Der Ornithologische Beobachter

Band 80 / Heft 1 / März 1983 *Der Ornithologische Beobachter 80: 1–28 (1983)*

Beiträge zum Sozialverhalten der Alpendohle *Pyrrhocorax graculus*

Hans Peter Büchel

So bekannt und populär die Alpendohle in allen Alpenländern auch ist, so wenig weiß man über ihr Sozialverhalten. Zwar hat Lorenz (1927, 1931) das Vorhandensein einer sozialen Rangordnung bei Dohlen längst nachgewiesen. Seine Arbeiten enthalten eine Fülle von Angaben über die Ethologie sozialer Corviden (namentlich der Dohle, des Kolkraben und der Elster). Später haben Strauss (1938), Gothe (1962) und vor allem Gwinner (1964) unsere Kenntnisse über die Ethologie der Corviden erweitert. Keiner dieser Autoren hat aber die Alpendohle untersucht. Auch in den Arbeiten von Holyoak (1972) und Lovari (1978) über die Alpenkrähe finden sich nur gelegentlich Angaben über unsere Art. Einige ethologisch bedeutsame Einzelheiten sind in der ältern Alpendohlenliteratur beschrieben (etwa bei Zollikofer in Noll 1956 und bei Murr 1921). Die neueren Publikationen hingegen befassen sich fast ausschließlich mit den winterlichen Nahrungsflügen und deren Periodizität (z.B. Rothschild 1957; Strahm 1958, 1960; Voisin 1963, 1966; Praz 1967). Es lag also nahe, in der für mich leicht erreichbaren Alpendohlenkolonie am Pilatus vor allem das Sozialverhalten zu untersuchen, das Vorhandensein einer sozialen Rangordnung zu klären und zu versuchen, eine Verbindung zwischen Sozialstruktur und ökologischen Bedingungen herzustellen. Da wir außerdem laut Glutz (1962: 596) «nur bei wenigen Alpenvögeln so wenig über die Brutbiologie wissen wie bei der Alpendohle», sammelte ich nach Möglichkeit auch Daten zur Brutbiologie (Büchel 1974).

1. Die Kolonie im Pilatusgebiet

Die Kolonie am Pilatus existiert seit Menschengedenken. Sie besteht aus verschiedenen Teilschwärmen, welche in den Wänden der ganzen Pilatuskette übernachten (Abb. 1). Pilatus Kulm hat seit dem Bau der Pilatusbahnen und der Hotels für die Kolonie eine große Bedeutung als Nahrungsplatz erhalten.

In der Brutzeit (Mai) verteidigen die Brutpaare ihre Nestreviere nachhaltig. Im Juni nach dem Schlüpfen der Jungen sammeln die Elternvögel auf den Bergweiden eifrig Insekten und andere proteinhaltige Nahrung. Späte Schneefälle bringen die Brutpaare in arge Schwierigkeiten. Den Sommer und Herbst über fliegen die Pilatusdohlen paarweise oder in kleinen Trupps nach Nahrung. An günstigen Nahrungsquellen (Picknickplätze, Beerenfelder, Mistwiesen) sammelt sich im Nu ein größerer Schwarm. Altvögel bleiben jahraus jahrein im Koloniegebiet. Dagegen ziehen Jungvogelschwärme aus verschiedenen Kolonien der Region im Herbst vermutlich von Kolonie zu Kolonie (s. Kap. 3).

In der warmen Jahreszeit begeben sich die Pilatusdohlen nur selten weit unter die Waldgrenze. Erst ab Oktober zeigen sie die arttypische «Kulturfolge»: Spätestens seit den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts besuchen sie an den meisten Wintermorgen Schwarzenberg (831 m) und seit dem zweiten Weltkrieg auch Malters (500 m), wobei sie das Dorf Malters im Laufe der Jahre von der Kirche her in nördlicher Richtung «erobert» haben. Wieso die Pilatusdohlen

nicht nach dem nur halb so weit entfernten Alpnach (446 m) fliegen und auch das nahegelegene Kriens (480 m) bisher mit einer Ausnahme (Büchel 1974) nicht aufsuchten, bleibt rätselhaft. Man kennt diese Bevorzugung einzelner Ortschaften auch bei andern Kolonien (Murr 1957, Strahm 1960).

An fast jedem Wintermorgen, kurz nach Sonnenaufgang, legen die Pilatusdohlen in einem beschleunigten Gleitflug die 8,3 km lange Strecke Pilatus Kulm-Malters in 2½ min zurück, was einer mittleren Geschwindigkeit von 199 km/h entspricht und bei relativ langsamem Start eine Spitzengeschwindigkeit – kurz vor der Landung – von weit über 200 km/h ergibt (Büchel 1974). Nach zwei bis drei Stunden morgendlicher Futtersuche in Malters sammeln sich die Vögel bei der Kirche und fliegen meist geschlossen nach Schwarzenberg. Die Flugzeit beträgt rund 5 min, bei Westwind bis 15 min. In Schwarzenberg halten sich die Dohlen etwa noch eine Stunde auf und ziehen dann in Trupps, paarweise oder auch als geschlossener Schwarm bergwärts. Offenbar veranlassen günstige Aufwinde die Vögel, den Esel östlich zu umfliegen (Abb. 1). Das Gros trifft dann von Süden her auf Kulm ein, meist recht pünktlich aufs Mittagessen der Hotelgäste. Am Nachmittag bevölkern die Dohlen die Hotelfassaden und -terrassen oder spähen aus der sonnseitigen Felswand am Esel nach Futter. Bei schönem Wetter tummeln sich oft hundert und mehr Dohlen zwischen Oberhaupt und Esel in herrlichen Flugspielen. Recht früh, im Winter meist kurz nach 16 Uhr, verziehen sich die Dohlen in Trupps oder paarweise in die heimischen Felswände zur langen Nachtruhe.

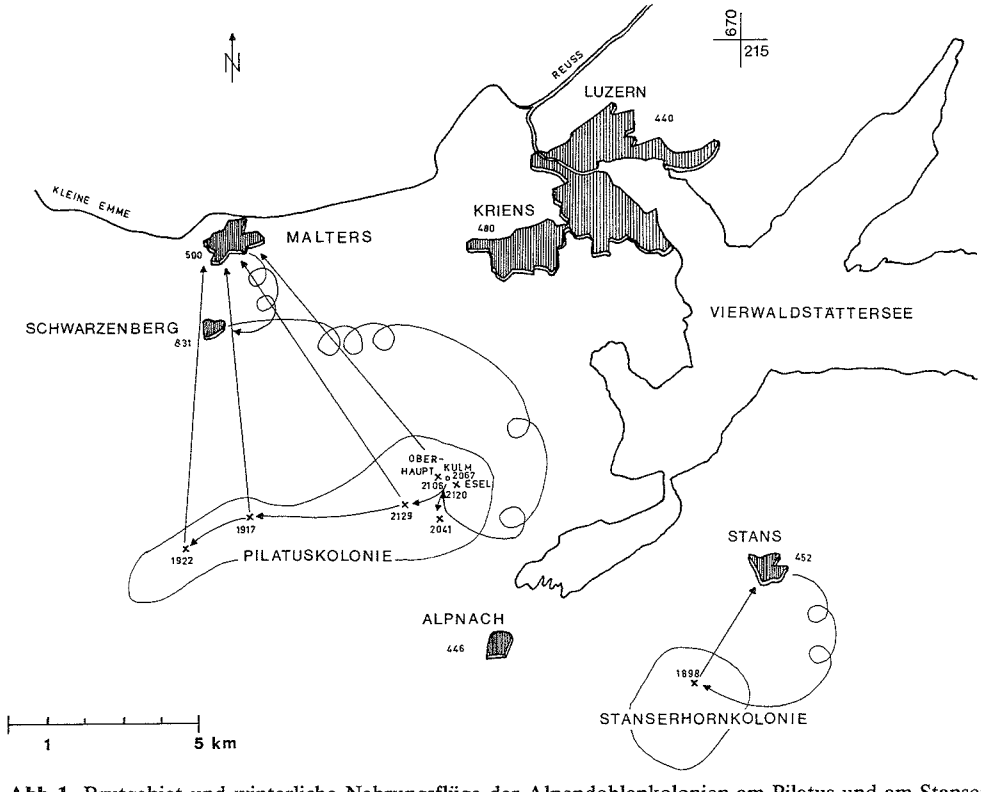


Abb. 1. Brutgebiet und winterliche Nahrungsflüge der Alpendohlenkolonien am Pilatus und am Stanserhorn.

Abb.2. Alpendohlen fliegen nach Futterbrocken. Auf dem Nebelmeer zeichnet sich der Schatten des Pilatus ab. Aufnahme H.Mäder, Rehetobel.

Um den *Gesamtbestand der Kolonie* zu ermitteln, wurden im März 1972 innert drei Wochen auf Pilatus Kulm, in Malters und in Schwarzenberg total zehn Zählungen durchgeführt. Dabei wurde das Verhältnis der beringten zu den unberingten Vögeln festgestellt. Mittels Lincoln-Index, separat errechnet für jede der zehn Zählungen, ergab sich ein geschätzter Gesamtbestand von 295 (± 12) Alpendohlen. Es muß allerdings mit einem systematischen Fehler gerechnet werden, da die Daten die beim Lincoln-Index zu beachtenden Voraussetzungen nur zum Teil erfüllen (vgl. Seber 1973). Eine weitere mögliche Fehlerquelle dieser Methode könnte sich daraus ergeben, daß die beringten, also schon einmal gefangenen Tiere weniger scheu sein und sich besser zählen lassen könnten.

Brutbiologie. Einige der früher veröffentlichten Ergebnisse meiner brutbiologischen Beobachtungen (Büchel 1974) seien an dieser Stelle nebst ergänzenden Hinweisen kurz erwähnt. Als natürliche Brutplätze dienen Felsspalten und kleine Höhlen in den Wänden der Pilatuskette. Brutplätze fanden sich aber auch in Kunstbauten: in den Tunnels der Zahnradbahn (auf Felskanten, 3 m über Boden, 10–20 m vom Tunneleingang entfernt), in der alten Zahnradbahnstation (auf Eisenbalken, 6 m über Boden, 30 m vom Eingang entfernt) sowie (1969) auf einem leicht erreichbaren Gesimse der Seilbahnstation (7 m über Boden, 10 m vom Eingang entfernt). Die Intoleranz am Nest (andere Dohlen wurden schon 50 m vor dem Gebäude- oder Tunneleingang angegriffen) sowie die vielen paarweisen Landungen an ganz bestimmten Felswänden deuten auf Einzelbrüten als Regel. Das in Glutz (1962) auch beschriebene Koloniebrüten konnte am Pilatus

nicht beobachtet, aber auch nicht ausgeschlossen werden. Nach Goodwin (1976) dürften Berichte über das Koloniebrüten der Alpendohle auf der unrichtigen Annahme basieren, daß in den Höhlen, die als gemeinsame Schlafplätze dienen, auch gebrütet werde. Im Mai 1966 baute ein Paar neben dem definitiven Nest zwei Spielnester. Diese Beobachtung läßt die «Nest an Nest»-Schilderung älterer Beobachter (vgl. Corti 1966) in neuem Lichte erscheinen.

Bei einem von mir genauer untersuchten Maigelege wurden die 5 Eier in zweitägigen Abständen gelegt. Die Jungen schlüpften nach 18–20 Tagen in eintägigen Intervallen. Der einzige überlebende Nestling war nach 30 Tagen flügge. Nur das ♀ brütet, das ♂ beteiligt sich aber an der Fütterung. Es kann die Jungen direkt füttern oder das Futter dem ♀ zur Fütterung übergeben. Auch M.Herzog und M.Kanis (briefl.) beobachteten 1973 an einer Bruthöhle in der Wendelsteiner Südostwand, daß beide Partner füttern.

2. Methodik

Fang und Markierung. Die meisten Vögel fing ich in einer großen Reusenanlage (6 m lang, 2 m breit, 1 m hoch) mit Eingängen an den beiden Schmalseiten. Vom Herbst 1968 bis Herbst 1980 konnten insgesamt 370 Individuen gefangen werden, davon 44 zweimal, 10 dreimal, 4 viermal und ein Vogel sogar fünfmal. Unerfahrene Jungvögel ließen sich noch 1980 ohne Schwierigkeiten in der Reuse fangen. Alte Koloniemitglieder dagegen lernten die Lektion bald und schnarrten schon, wenn sie sahen, wie ich die Reuse auf Fang stellte. Neben dem Aluminiumring der Vogelwarte erhielten die Fänglinge drei Farbringe. Farbige Celluloidringe, wie sie der Armeebrieftaubendienst verwendet, erwiesen sich als ungeeignet. Besser bewährten sich Ringe aus farbeloxiertem Aluminium. Da diese zwar leichteren, aber harten Ringe den fußwärts gelegenen weicheren Sempacherring verformen können, dürfen sie nur am Bein ohne Sempacherring angebracht werden. Seit 1977 verwendete ich mit Aceton verleimte farbige Celluloidringe der englischen Firma A.C.Hughes, Hampton Hill (12% Verluste in 18 Monaten).

Unterscheidung der Geschlechter. Alpendohlen zeigen keinen auffälligen Geschlechtsdimorphismus. Die ♂ sind zwar durchschnittlich etwas größer als die ♀, was namentlich in der Flügellänge zum Ausdruck kommt (E.Sutter briefl.), doch konnte anhand dieses Merkmals infolge des großen Überschneidungsbereiches nur eine Minderheit von Individuen auf ihr Geschlecht hin angesprochen werden. Ich entschloß mich deshalb, die Geschlechtsbestimmung ausschließlich nach dem Verhalten des Vogels beim Paarfüttern oder am Nest vorzunehmen. In 276 beobachteten Fällen von Paarfüttern, bei denen die Partner individuell kenntlich waren, fütterte immer derselbe Partner; diesen sprach ich als ♂ an. Das ♀ besorgte das Geschäft des Brütens stets allein und ließ sich auch am Nest durch das ♂ füttern.

Verhaltensbeobachtungen. Von 1967–1980 wendete ich an 257 Tagen 627 Beobachtungsstunden auf. Diese verteilten sich wie folgt auf das ganze Jahr: Januar 13,6%, Februar 7,8%, März 8,9%, April 5,4%, Mai 6,2%, Juni 7,4%, Juli 3,8%, August 5,1%, September 6,2%, Oktober 14,0%, November 11,3%, Dezember 10,5%. Wegen der verstärkten Futterrivalität im Winter boten sich mir vom Oktober bis in den März besonders gute Beobachtungsvoraussetzungen bezüglich der Rangordnungsverhältnisse. 35 der 627 Beobachtungsstunden widmete ich der Brutbiologie.

Wie jeder Alpinist weiß, sind Alpendohlen mit Futter leicht anzulocken. Die Dohlen der Pilatuskolonie gewöhnten sich rasch an meine periodischen Besuche und an die Fütterung mit Sultaninen, ein Futter, das sie in allen Jahreszeiten jedem andern vorzogen. Mit der Nachahmung ihres «zia»-Rufes konnte ich leicht das Gros der anwesenden Vögel in meine Nähe locken. Aber auch der bloße Anblick meiner schwarzen Windjacke genügte im Winter jeweilen, um

Abb. 3. Zur Klärung der sozialen Rangordnung werden die Alpendohlen stets an der gleichen Stelle eines Felskopfes mit Sultaninen gefüttert. Aufnahme H. Mäder, Rehtobel.

innert kurzer Zeit fünfzig oder mehr Alpendohlen auf die Terrassenmauer auf Kulm oder auf die Mauer vor der Kirche Malters zu locken. Besonders in Fütterungspausen konnte ich dann aggressive und defensive Verhaltensweisen, Gruppenbalz und das Paarfüttern oder andere Paarverhaltensweisen beobachten.

Um die Dominanzverhältnisse zu untersuchen, warf ich die einzelnen Sultaninen stets gegen die gleiche Stelle auf der Mauer, einem Felsen oder Zaun. Rasch merkten die Dohlen, wie vorteilhaft dieser bevorzugte Futterplatz war. In Fütterungspausen kam es dann bald zu Auseinandersetzungen um diesen Vorzugsplatz (Abb. 3). Alpendohlen sind primär am Futter interessiert. In Erwartung des nächsten Futterbrockens dulden ranghohe Dohlen auch schwächere Vögel neben sich. Deshalb schaltete ich häufig Fütterungspausen ein. Nach wenigen Sekunden wurden dann jeweilen die schwächeren Vögel an die Peripherie der Gruppe verjagt. Blieben zwei Dohlen trotz gegenseitiger Drohung nebeneinander im Zentrum sitzen, wertete ich diesen Ausgang als unentschieden.

Neben dem schriftlichen Protokoll erstellte ich Foto-, Tonband- und Farbfilmbelege.

3. Wanderungen der Jungvögel

Alpendohlen gelten als strenge Standvögel, die allerdings lange Nahrungsflüge (bis 15 km und mehr) ausführen können (Glutz 1962). Von den auf Pilatus Kulm jeweils in den Monaten September bis November beringten Jungvögeln sind bisher 15 später anderswo beobachtet oder tot gefunden worden. 11 Vögel wurden noch im Laufe des gleichen Winterhalbjahres gemeldet (Fundorte geordnet nach Entfernung vom Beringungsort, Funddaten in Klammer): Stans/NW 8 km ESE (21.11.75), Sachseln/OW 12 km S (30.11.74), Schüpfheim/LU

18 km WSW (2 Ex.: 30.11.74, 6.12.75), Engelberg/OW 22 km SE (3 Ex.: 10.12.68, 15.11.70, 19.11.70), Meiringen/BE 29 km SSW (10.2.79), Thun/BE 53 km WSW (2 Ex.: Jan.79, 10.9.80), Sent/GR 155 km E (14.1.82). Aus dem zweiten Winterhalbjahr sind drei Vögel, aus dem vierten ist einer nachgewiesen: Schüpfheim/LU (beringt 23.8.74, kontr. 6.12.75), Engelberg (beringt 29.8.69, kontr. 15.10.70), Schwyz/SZ 30 km E (beringt 28.10.68, tot 26.2.70), Meiringen (beringt 1.9.69, kontr. 5.12.72).

Bei den Besuchen auf Pilatus Kulm zählte ich jeweils die anwesenden Dohlen und ermittelte den Jungvogelanteil. Im August waren gewöhnlich 10–25 (Mittel aus 10 Jahren: M_{10} 16,5) frischflügge Junge in eng zusammenhaltender Schar zu sehen, was einem Jungvogelanteil von 4–10% entspricht; dieser ungewöhnlich niedrige Jungvogelanteil (vgl. dazu auch Schifferli 1954) erklärt sich wohl daraus, daß über 80% der Kolonie Nichtbrüter sind, s.Kap.6.1. Die anschließenden Herbstmonate fielen auf durch starke Schwankungen des Jungvogelanteils. Dieser konnte innert weniger Tage von 5% auf 20% ansteigen und am nächsten Tag auf Null absinken. So war am 3.10.1981 unter rund 70 Dohlen kein einziger Jungvogel bei der Fütterung auf Pilatus Kulm; vier Tage später zählte ich 14 Junge, und zwei Tage darauf waren sie alle wieder fort. Etwa von Dezember an und während der ganzen ersten Jahreshälfte gab es dann keine sprunghaften Änderungen mehr. Von Dezember/Januar mit 4–9 (M_{10} 6,6) Jungvögeln sanken die Zahlen leicht ab auf 3–8 (M_{10} 4,4) im Juni; der Jungvogelanteil lag in dieser Periode bei 1–3%. Eine Ausnahme bildete das Jahr 1977/78: hier blieben von 19 Jungvögeln (Dez./Jan.) im Juni 1978 noch 12 übrig.

Die auffällig wechselnden Jungvogelanteile im Herbst sowie die oben angeführten Funde beringter Jungvögel führten mich zu folgender Annahme: Die Jungvögel einer Kolonie vereinigen sich im Herbst mit den Altersgenossen einer größeren Region, ziehen in gemeinsamen Schwärmen von Kolonie zu Kolonie und lassen sich dann wohl im Laufe des ersten Winters in der Kolonie ihrer Wahl nieder. So können Bestandesschwankungen in den Kolonien ausgeglichen werden. Konkrete Beweise für diese Annahme stehen noch aus.

4. Verhaltenselemente von Einzelvögeln und Paaren

4.1. Aggressive und defensive Verhaltensweisen (Abb.5)

Schnabelhiebe Androhen oder Austeilen. Wie im Hühnerhof (Schjelderup-Ebbe 1922) wird auch bei Alpendohlen mit Schnabelhieben ums Futter gekämpft. Auch ein nur in Richtung Futterkonkurrent geführter Schnabelhieb erhält, ohne zu treffen, bereits eine starke Drohwirkung.

Flügelspreiten. Das Flügelspreiten wird meist verbunden mit mehr oder weniger starkem Schwanzfächern. Eine so drohende Alpendohle wird optisch größer. Wie wirksam dieser Schlüsselreiz sein kann, zeigte mir eine Zufallsbeobachtung am 1.6.1974: Mit einer quer aus dem Gefieder herausragenden und durch den Wind bewegten Einzelfeder (Abb.4) konnte die rangtiefe Nr.452 drei Stunden lang eine Gruppe von

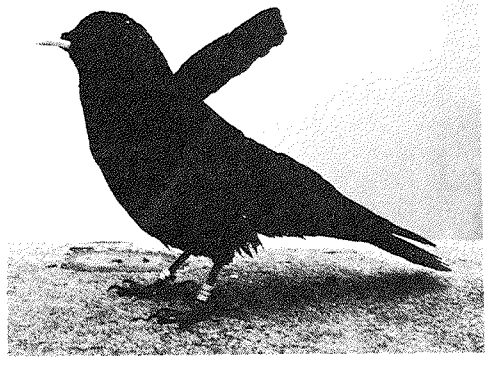


Abb.4. Bei Alpendohle Nr.452 erhöht eine herausragende Einzelfeder die Drohwirkung; Pilatuskulm 1.6.1974.

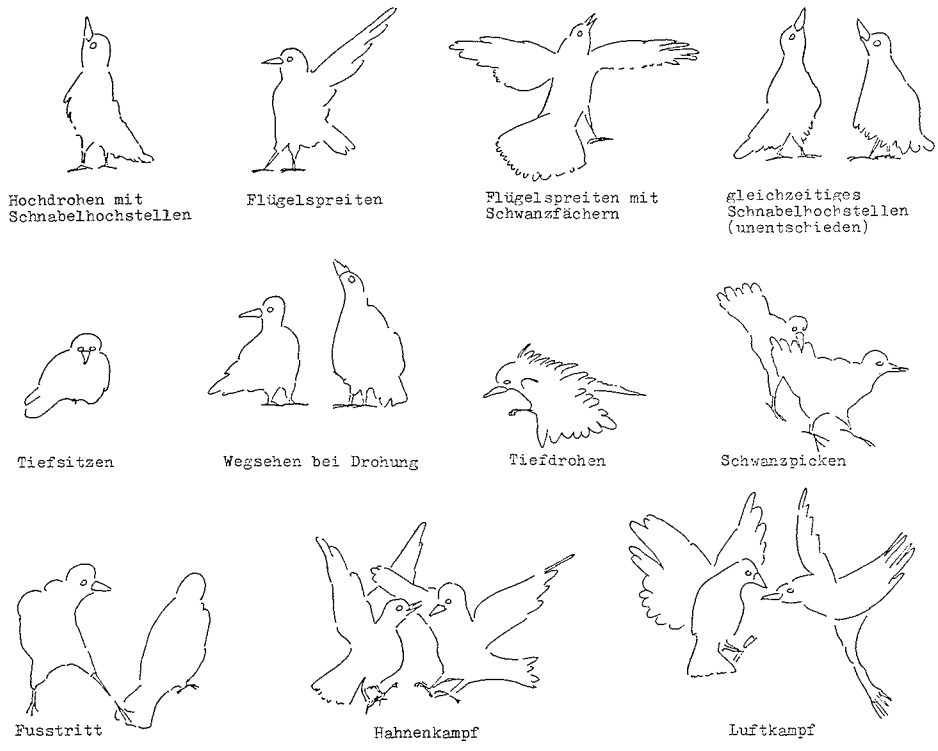


Abb. 5. Aggressive und defensive Verhaltensweisen der Alpendohle.

rund zwanzig Artgenossen immer wieder erschrecken und beeindrucken. Nach dem Ausfallen der Feder konnte ich bei 452 allerdings keine Rangverbesserung feststellen.

Hochdrohen. Diese Drohform wird meist (nicht immer) mit Schnabelhochstellen kombiniert. Auch hier ist die optische Vergrößerung offensichtlich.

Aggressive Annäherung. Wenn eine ranghohe Dohle nach der Landung sich in großen Schritten schreitend der Futterstelle nähert, weichen die rangtiefen Konkurrenten meist aus. Wenn das nicht der Fall ist, hilft die ranghohe Dohle mit Flügelspreiten, Schnabelhochstellen oder Schnabelhieben nach.

Akustische Drohformen. Häufig wird die optische Drohung unterstützt durch akustische Signale (Abb. 6 u. 9). Das *Schnabelknappen* (ein hartes Schnabelschließen oder eine kurze Serie klappernder, selten knarrender Töne) soll wohl akustisch einen Schnabelhieb androhen. Dazu kommen der einfache *Drohlaut* («diüpp», «drupp»), das *Drohplaudern* («wrrrl», «wirr-wierl-wiirl») und bei ranghohen Vögeln der *Dominanzlaut* («dipperiudidipp»), auf den ich in Kap. 5.1. zurückkomme.

Tiefdrohen. Es wird etwa nach gemeinsamem unentschiedenem Hochdrohen angewandt und signalisiert dem Rivalen die Entschlossenheit, nicht von der Stelle zu weichen. Größere Futterbrocken (Aas, Fallobst, Küchenabfälle am Haufen) sowie Trinkplätze im Winter werden mit schützend über das begehrte Objekt ausgebreitetem Flügel tiefdrohend verteidigt.

Fußtritte. Sie stellen einen hohen Aggressionsgrad dar. Nicht selten verbinden (auch rangtiefere) Dohlen eine Luftlandung auf dem Rücken eines Konkurrenten mit blitz-

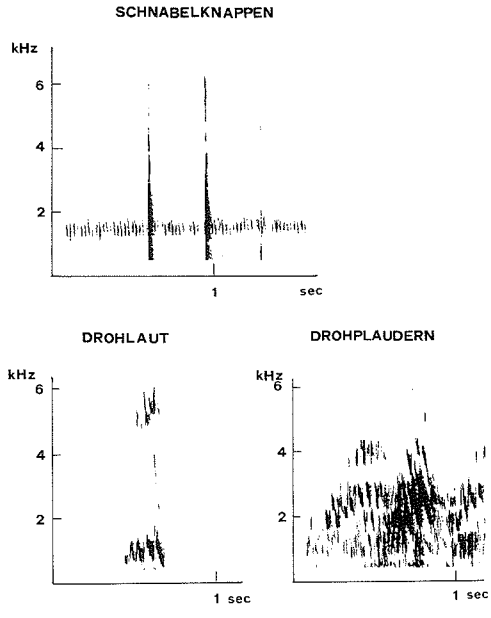


Abb. 6. Sonagramme von aggressiven Lauten der Alpendohle.

schnellen Fußtritten. Eine so attackierende rangtiefe Dohle wird nach dem ersten Überraschungserfolg meist nachdrücklich bestraft, etwa durch eine langdauernde Luftverfolgung.

Schwanzpicken. Es wird mehrheitlich von rangtiefen Dohlen betrieben. Auch sie riskieren dabei heftige Schnabelhiebe oder Luftverfolgungen, wenn sich der hinterrücks Angegriffene vom ersten Schrecken erholt hat. Oft richtet sich das Schwanzpicken gegen Jungvögel. Der Schwanz (manchmal auch ein Flügel) wird dabei längere Zeit festgehalten, wobei sich die fixierte Dohle wehklagend im Kreise um den fixierenden Vogel herum dreht.

Hahnenkämpfe. Die zwei Rivalen springen gegeneinander hoch, schlagen mit den Flügeln aufeinander ein und können sich zudem mit Schnäbeln und Füßen bekämpfen. Bei besonders heftigen Hahnenkämpfen können auch einmal die Federn fliegen.

Luftkampf und Luftverfolgung. Der Luftkampf ist ein Hahnenkampf in der Luft. Luftverfolgungen werden mit bemerkenswerter Gewandtheit und erstaunlicher Ausdauer (oft dreißig Sekunden und länger) durchgeführt.

Ausweichen ist eine häufige und sehr rasch ablaufende defensive Verhaltensweise. In Sekundenbruchteilen sieht man den Rivalen an, wendet sich ab oder weicht zurück. Trotz des hohen Tempos ist die Verhaltensweise wenig auffällig. Das Ausweichen wirkt meistens «wie zufällig».

Tiefsitzen ist eine wirksame Demutshaltung. Ich habe nie beobachtet, daß eine tiefsitzende Alpendohle grob angegriffen wurde. Manchmal können sich tiefsitzende Dohlen sogar zwischen zwei Ranghohen halten, welche über sie hinweg einander androhen.

Wegsehen. Schwanzpickende Alpendohlen können im Moment, wo sich die von hinten Angegriffene umdreht, durch Wegsehen einer Strafe entgehen. Aber auch ranghohe Alpendohlen sehen bei ebenbürtigem Rivalen manchmal weg und können so eine Auseinandersetzung vermeiden.

«Kampf auf Leben und Tod». So bezeichne ich den seltenen aber spektakulären Kampf zweier Alpendohlen über mehrere Minuten (beobachtetes Maximum: 20 min). Ein solcher Kampf verläuft meistens blutig und kann mit dem Tod eines der beiden Rivalen enden. Dabei wird offenbar auch die von Goodwin (1976) bei allen Corviden vermutete Augenhackhemmung aufgegeben. So hinterließ ein solcher Kampf am 25.3.1974 in Malters einen Verlierer mit herausgehackten Augen und federlosem, blutendem Hinterkopf. Das Schauspiel eines solchen Kampfes wird durch die heftige Anteilnahme der ganzen Kolonie besonders eindrücklich: Alle anwesenden Alpendohlen schnarren und blöken in einer Intensität und Dauer, welche diejenigen beim Alarm (Boden- oder Luftfeind) weit übertreffen. Ein Teil der Dohlen kreist schnarrend über den beiden ineinander verkrallten Vögeln und stößt immer wieder in Sturzflügen auf sie hinab. Gambon (1969) hat solche blutige Kämpfe bei der Engelberger Kolonie in fünf Jahren

dreimal beobachtet. Ich selber kam in zehn Jahren auf vier solche Beobachtungen. Lovari (1978), der zwei Jahre lang im Abruzzen-Nationalpark Alpenkrähen und Alpendohlen beobachtete, sah einen einzigen Kampf, der anfangs Mai 1976 an einem Brutplatz ausgefochten wurde und über 3 min dauerte. Ich nehme an, daß er einen «Kampf auf Leben und Tod» beobachtet hat. In einer phantasievollen Schilderung berichtet Keller (1886) von der «Lynchjustiz» einer Kolonie in einer «Bruthöhle» einem einzelnen «ledigen Ruhestörer» gegenüber. Einen Kampf, der ebenfalls mit dem Tode eines Rivalen endete, beobachtete Zollikofer (in Noll 1956), allerdings bei Vögeln in Gefangenschaft. Tote Alpendohlen werden durch ihre Artgenossen noch stundenlang schnarrend «bewacht». Girtanner (1900), Schuster (1902) und Fritschi (1940) berichten von eigentlichen «Trauerversammlungen» bei einem durch Jäger erlegten Artgenossen. Der Tod eines Artgenossen scheint auf Alpendohlen eine außerordentliche Faszination auszuüben.

Häufigkeit der unterschiedenen Verhaltensweisen. Tab. 1 gibt Einblick in die Häufigkeitsverteilung, wie sie sich aus Stichproben im Umfang von insgesamt 250 min Beobachtungszeit ergab. Der seltene «Kampf auf Leben und Tod» kommt darin gar nicht vor. Auch Hahnenkampf, Luftkampf und Luftverfolgung sind ziemlich selten. Offenbar spricht die Kosten-Nutzen-Rechnung eher gegen solche aufwendige Aggressionsformen. Das Ergebnis hängt zudem davon ab, welche Vögel bei einer Stichprobenerhebung gerade anwesend waren. Einzelne Individuen der Kolonie haben nämlich «Spezialitäten» entwickelt: Fußtritte waren die Hauptwaffe des ♂ 444, und das Tiefdrohen war beim ♂ 536 überdurchschnittlich häufig zu beobachten. Von total 102 innert sechs Jahren notierten Fällen von Schwanzpicken gingen 78 auf das Konto des ♀ 0666. Die übrigen 24 Fälle verteilten sich auf sechs weitere Vögel.

Die von mir gewöhnlich verfütterten Sultaninen entsprechen im Format den Beeren oder Insekten der natürlichen Nahrung.

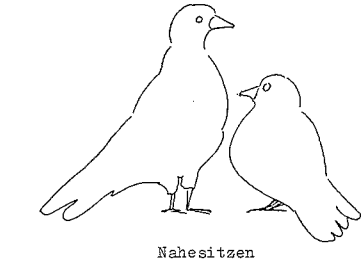
Tab. 1. Häufigkeit aggressiver und defensiver Verhaltensweisen am Futterplatz auf Grund von 25 Stichproben zu je 10 min Beobachtungszeit; notiert wurden die Verhaltensweisen aller bei der Fütterung anwesenden Vögel.

	n	%
Aggressive Verhaltensweisen (n = 1412)		
Schnabelhiebe (ausgeteilt oder angedroht)	269	19,1
Flügelspreiten	229	16,2
Hochdrohen (auch ohne Schnabelhochstellen)	209	14,8
Aggressive Annäherung	198	14,0
Schnabelknappen	84	5,9
Fußtritte	78	5,5
Tiefdrohen	75	5,3
Drohlaut	61	4,3
Dominanzlaut	60	4,2
Drohplaudern	43	3,1
Hahnenkampf	37	2,6
Schwanzpicken	35	2,4
Luftkampf	18	1,3
Luftverfolgung	16	1,1
Defensive Verhaltensweisen (n = 403)		
Ausweichen	275	68,2
Tiefsitzen	118	29,3
Wegsehen	10	2,5

Um auch die Situation an größeren Futterbrocken (Aas, Fallobst, Abfallhaufen) klarzustellen, machte ich zehn Stichproben (zu 10 min) an einem ganzen Apfel, einer Käseschnitte aus der Hotelküche und einem wenig geöffneten Sultaninenpaket. Ergebnis: Alle oben genannten aggressiven und defensiven Verhaltensweisen kommen auch bei großen Futterbrocken vor. Das Tiefdrohen (11,9%) und der Hahnenkampf (10,1%) sind hier aber wesentlich häufiger als bei kleineren Futterbrocken (n = 668 Verhaltensweisen).

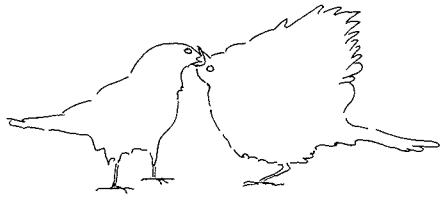
4.2. Paarverhalten (Abb. 7)

Balz. Eine eigentliche Einzelbalz konnte ich nicht beobachten. Vermutlich hat die Gruppenbalz (Kap. 5.5) unter anderem auch paarbildende Funktion. Die von mir beobachteten Werbeverhaltensweisen bestanden aus einem intensiven Paarfüttern, wie es (etwas flüchtiger) auch bei langjährig



Nahesitzen

Männchen wird von Weibchen angebettelt



Paarfüttern

Abb. 7. Paarverhalten der Alpendohle.

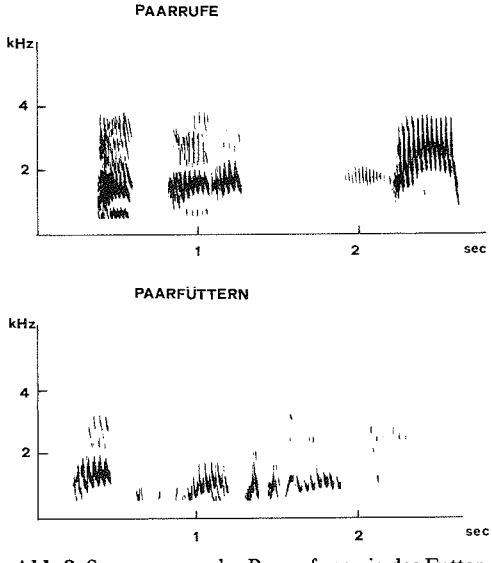


Abb. 8. Sonagramme der Paarrufe sowie des Futterlockens beim Paarfüttern.

verpaarten Vögeln das ganze Jahr über zu beobachten ist.

Paarfüttern. Beide Partner können zum Paarfüttern auffordern. Das ♂ durch *Futterlocken* «(wrääg – wrr – wierl – wägagaga», Abb. 8) und gleichzeitiges Herauswürgen des Futters aus dem Kehlsack, das ♀ durch *Anbetteln,* wobei es wie ein bettelnder Jungvogel in tiefer Annäherung die Individualdistanz rasch unterschreitet, mit den ausgebreiteten Flügeln zittert und mit weit offenem Schnabel hohe, zarte Zieptöne erzeugt. Das Paarfüttern findet das ganze Jahr über statt, eher unauffällig aber häufig in der Brutzeit, mit laut schallendem Futterlocken und auffälligem Anbetteln in den übrigen Monaten.

Paarrufe. Alpendohlenpaare nehmen auf Distanz miteinander mit «wre-», «wrii-», «wro-» oder «wrü»-Rufen (Abb. 8) Kontakt auf. Diese Paarrufe sind offenbar individuell verschieden, so daß die Partner einander am Rufe erkennen können. Daneben benützen die Paare untereinander auch die im Schwarm üblichen Locklaute «ziupp», «ziu», «zio» oder «zia», den Abflugruf «wriiii» und den weicheren Hierbleiberuf «wrieee».

Flügelwinken und Paarflug. Durch ein wiederholtes kurzes Anheben der Flügel verständigen sich die Paare (und nur sie!) auch optisch miteinander. Das Flügelwinken kann stehend (als Aufforderung zum Wegflug), schreitend (als Kontaktnahme nach der Landung im hohen Gras) oder auch im Flug erfolgen (demonstrativ langsame, weit ausholende Flügelschläge zur Förderung des Flugkontaktes). Paarflug nenne ich das paarweise Fliegen in minimalem Abstand, wobei jede Wendung gemeinsam erfolgt. Paarflug kann, muß aber nicht, mit Flügelwinken verbunden sein.

Begrüßungsgeschrei und Nahesitzen. Wenn ein Paar gemeinsam landet, ertönen oft folgende Laute: «wria-wree», «wria-wrii» oder «wrüi-wree». Diese weithin schallende Ruffolge nenne ich Begrüßungsgeschrei. Sie wird rasch vorgetragen und mehrmals wiederholt. Begrüßungsgeschrei ertönt auch dann, wenn ein einzelner Part-

ner beim schon dasitzenden Partner landet. Anschließend kann man die Paare häufig beim Nahesitzen beobachten. Dabei unterschreitet das ♀ die Individualdistanz und rutscht in Demutshaltung tiefer ans ♂ heran. ♀ verteidigen diese Stellung gegenüber sich nähernden Artgenossen. Manchmal bettelt das nahesitzende ♀ sein ♂ durch zartes Schnabelspitzenberühren um Zärtlichkeiten an. Dann krault das ♂ sein ♀ am dargebotenen Hals.

Paarung. Die Paarungsweise ist noch ungeklärt. Holyoak (1972) beobachtete in einer gemischten Kolonie innert neun Jahren vier Paarungen bei Alpenkrähen (das ♀ kauerte dabei am Boden), aber keine einzige bei Alpendohlen. Nach Keller (1886), Corti (1966) und Gambon (1969) erfolgt die Paarung bei Alpendohlen im April und wahrscheinlich in der Luft. Acht eigene Beobachtungen, alle von Ende März oder im April, sprechen für diese Annahme. Dabei konnte ich Paare in «enger Luftverfolgung» beobachten: In stürmischem Flug, jeder Wendung des Partners folgend, manchmal anscheinend Körper an Körper fliegend, löste sich das engfliegende Paar erst nach etwa 30 sec voneinander und flog normalen Paarflug mit Flügelwinken. Im gesamten Ablauf folgten einem oder zwei Paarfüttern die auffällige «enge Luftverfolgung» (= Paarung?), dann immer ein Paarflug, die Landung und meist ein weiteres Paarfüttern. Da ich nie paarungsähnliche Verhaltensweisen am Boden und die «enge Luftverfolgung» nie außerhalb der Fortpflanzungszeit beobachtet habe, gewinnt die Hypothese der Paarung in der Luft an Gewicht. Ich kann aber keineswegs ausschließen, daß die Paarung irgendwo heimlich, zum Beispiel am Brutplatz, stattfindet.

Häufigkeit der Paarverhaltensweisen. In 6 Stichproben zu 2 Stunden und 3 Stichproben zu 1 Stunde zählte ich alle Paarverhaltensweisen (n = 168) innerhalb meines Beobachtungsradius. Die gleiche Verhaltensweise eines Paares innert 1 min wurde nur einmal gezählt. Ergebnis: Paarrufe 39,9%, Paarfüttern 19,6%, Nahesitzen 11,3%, Flügelwinken 11,3%, Paarflug 10,7%, Begrüßungsgeschrei 7,1%. Stichproben innerhalb und solche außerhalb der Brutzeit ergaben keine Unterschiede in bezug auf die Häufigkeitsverteilung.

5. Beobachtungen zum Sozialverhalten

5.1. Der Dominanzlaut (DL)

Die Lautimitation (das Spotten) ist bei Corviden weit verbreitet (Goodwin 1976). Am Beispiel des Dominanzlautes möchte ich zeigen, daß auch Alpendohlen Laute imitieren.

Am 17.3.1970 hörte ich erstmals vom ranghohen Vogel K1621 ein deutliches, immer wieder vorgetragenes «dipperiudidipp» (Sonagramm Abb. 9). Dieser Laut wirkte auf die andern Dohlen einschüchternd, stärker noch als der übliche Drohlaut und das Drohplaudern. Er schien mir aber auch als Bettellaut mir gegenüber gemeint zu sein. K1621 benützte den Laut von da an regelmäßig; kaum gelandet, machte er mich und seine Artgenossen damit auf sich aufmerksam. Ob dieser Laut von K1621 selbst stammt oder ob er ihn gehört und übernommen hat, konnte ich nicht feststellen.

In der Folge entwickelte sich eine Lauttradition innerhalb der Hierarchiespitze (deshalb die Bezeichnung «Dominanzlaut»). Tab. 2 zeigt, daß ich den Laut in den

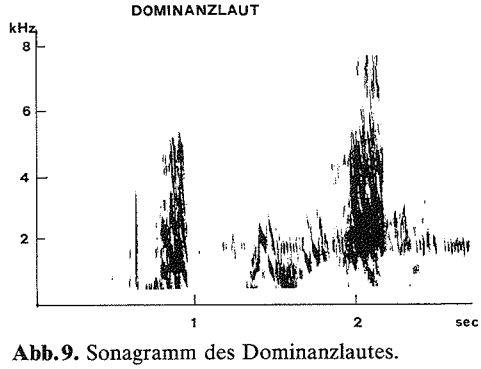


Abb. 9. Sonagramm des Dominanzlautes.

Tab. 2. Verwendung des Dominanzlautes (DL) in der Alpendohlenkolonie Pilatus in vier aufeinanderfolgenden Beobachtungsperioden. Angegeben ist die Anzahl registrierter DL und (in Klammern) die Zahl der Beobachtungsdaten, an denen die Präsenz des betreffenden Vogels festgestellt wurde. *Rang* (zu Beginn der Beobachtung): S = Spitzenvogel, h = hoher Rang, m = mittelhoch. *Beobachtungsperioden:* Per. 1 = 20.10.1968–17.2.1970, Per. 2 = 17.3.1970–9.11.1971, Per. 3 = 16.11.1971–20.2.1973, Per. 4 = 23.4.1973–10.10.1978. *Bemerkungen:* * = vermutlicher Tod zu Beginn oder im Laufe der betreffenden Periode, + = Dominanzverlust nach Verlust des ♀.

Vogel Nr.	DL erstmals gehört	Rang	Anzahl gehörte DL je Beobachtungsperiode				DL total	DL in %	DL pro Beob.
			Per. 1	Per. 2	Per. 3	Per. 4			
K1621	17. 3.70	S	0 (15)	63 (19)	130 (20)	– – *	193 (54)	58,3	3,57
134	16.11.71	S	0 (2)	0 (7)	18 (18)	14 (27)	32 (54)	9,6	0,59
342	16.11.71	h	0 (5)	0 (19)	7 (20)	20 (57)	27 (101)	8,1	0,27
513	16.11.71	h	0 (6)	0 (16)	2 (3)	0 (1)*	2 (26)	0,6	0,08
444	31.12.71	h	0 (1)	0 (3)	23 (20)	0+ (25)*	23 (49)	6,9	0,47
551	18. 1.72	m	– –	0 (2)	2 (7)	4 (50)	6 (59)	1,8	0,10
3×g	22. 2.72	h	0 (0)	0 (4)	1 (13)	0 (42)	1 (59)	0,3	0,02
536	24.10.72	h	– –	0 (0)	3 (17)	0+ (18)*	3 (35)	0,9	0,08
A	31.10.72	S	– –	– –	1 (1)	15 (13)	16 (14)	4,8	1,14
116	11.10.74	S	0 (15)	0 (15)	0 (23)	4 (38)	4 (91)	1,2	0,04
433	11.10.74	m	0 (0)	0 (10)	0 (26)	1 (34)*	1 (70)	0,3	0,01
002	5.11.74	h	– –	– –	– –	1 (12)	1 (12)	0,3	0,08
0124	16.11.76	h	– –	– –	– –	1 (19)	1 (19)	0,3	0,05
0346	16.11.76	h	– –	– –	– –	1 (8)	1 (8)	0,3	0,12
c3a666	6. 9.77	h	– –	– –	– –	4 (46)	4 (46)	1,2	0,09
c525	20.12.77	h	– –	– –	– –	6 (5)	6 (5)	1,8	1,2
c066	29. 3.78	h	– –	– –	– –	10 (7)	10 (7)	3,0	1,43
total			0 (44)	63 (95)	187 (168)	81 (402)	331 (709)	99,7	0,47

16 Monaten der Periode 1 bei total 15 Kontrollen des Vogels K1621 nie, in der nicht viel längeren Periode 2 dagegen 63 mal beobachtet habe. Ab Periode 3 haben dann andere ranghohe Vögel den Laut übernommen. Interessant ist dabei, daß zwei verpaarte ♂ (444 und 536) den DL nach Verlust ihrer Partnerinnen nicht mehr benützten. Die Verpaarung hat einen Einfluß auf die Rangstellung (s. Kap. 5.4.). Das würde heißen, daß der DL weniger mithilft, einen höheren Rang zu erkämpfen, als dazu dient, eine bereits etablierte hohe Rangstellung zu dokumentieren. Die in Tab. 2 auch aufgeführte 433 benützte den DL vor mir ein einziges Mal. Offenbar hat sie sich erst kurz vor ihrem vermutlichen Tod in der Ranglistenspitze etablieren können. Seit dem 17.3.1973 habe ich K1621 nie mehr beobachtet und als «vermutlich tot» abgeschrieben. Wie Tab. 2 zeigt, ist der DL seither in seiner Häufigkeit etwas zurückgegangen (vgl. auch Tab. 1), da K1621 den DL häufiger brauchte als alle andern ranghohen Dohlen zusammen (in der Periode 3 betrug sein Anteil 69,5% aller DL). Der Dominanzlaut ist aber noch immer in der Kolonie zu hören und wird auch heute (Dezember 1981) noch von neu in die Hierarchiespitze aufgestiegenen Vögeln benützt.

5.2. Verhalten des Alpendohlenschwarmes

Stimmungsübertragung. Beim Flug nach Malters, beim Wegflug nach Schwarzenberg, beim Wechsel vom Dorfzentrum auf die Jauchewiese, von den Pommes frites vor der Hotelküche zu den Heidelbeerfeldern an der Waldgrenze, beim Rückflug nach Pilatus Kulm oder zur Nachtruhe in die Felswand spielt die Stimmungsübertragung – akustisch durch Abflugrufe (Abb. 10, oben), optisch durch die mitreißende Wirkung bewegter Dohlenflügel – offenbar eine recht zwingende Rolle (vgl. Gwinner 1964). Immer wieder konnte ich

beobachten, wie die einzelnen oder paarweise herumfliegenden oder von Warten her Ausschau haltenden Alpendohlen sich in wenigen Sekunden zu einem bis 200 Individuen zählenden kompakten Schwarm vereinigen konnten. Umgekehrt löste sich der Schwarm, wenn das Futter zur Neige ging, im Nu in einzelne Trupps oder Paare auf.

Alarm bei Bodenfeinden. Auf Feinde am Boden reagierte die Kolonie akustisch mit einem unverwechselbaren Alarm (Abb. 10, Mitte). Der Bodenfeind konnte ein Hund auf der Hotelterasse, die heranschleichende Hotelkatze, ich selber im Reusenkäfig oder ein Wiesel in der Geröllhalde sein (total rund 200 Beobachtungen). Zwei Versuchsreihen mit ausgestopften Tieren, einem Uhu *Bubo bubo,* Steinmarder *Martes foina* und einem Kolkraben *Corvus corax,* ergaben das gleiche Resultat, einen dicht kreisenden, lauthals schnarrenden Schwarm, aus dem sich immer wieder einzelne Dohlen lösten und in immer kühneren Sturzflügen auf den am Boden präsentierten Artfeind stießen (Filmbeleg). Die Aufregung legte sich jeweilen erst, wenn ich die Stopfpräparate in einem Sack verschwinden ließ. Nebenbei: Beim Ergreifen der im Reusenkäfig gefangenen Dohlen hört das Schnarren der Kolonie meist schlagartig auf, wenn die letzte Dohle in meinem Fangsack verschwunden ist.

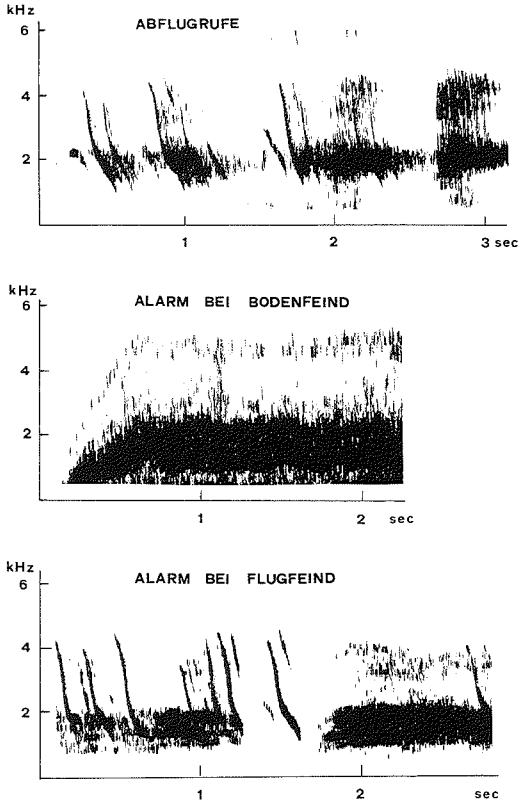


Abb. 10. Sonagramme von Schwarmrufen der Alpendohle.

Alarm bei Feinden in der Luft. Im akustischen Alarm mischen sich hohe «wiii»-Rufe ins tiefe Schnarren (Abb. 10, unten). Raubvögel, kreisende Kolkraben oder ein von mir in der Luft präsentierter Papierdrachen mit Raubvogelzeichnung veranlaßten die Dohlen zum Zusammenschluß. In dichtem Schwarm wurde der Luftfeind umkreist und mit Schnarren und «wiii»-Rufen überschüttet. Ein zeitweise auf Pilatus Kulm zu beobachtendes Kolkrabenpaar wurde oft nur lautlos umkreist oder später überhaupt nicht mehr beachtet. Vorbeifliegende Flugzeuge oder Helikopter lösen aber immer wieder Kreisfliegen und «wiii»-Rufe aus.

5.3. Rangordnung

Ein Hauptteil meiner Arbeit bestand in der Klärung der Frage nach dem Vorhandensein einer sozialen Rangordnung. Goodwin (1976) bezweifelt, daß freilebende Corviden derart strenge hierarchische Strukturen zeigen, wie sie Schjelderup-Ebbe (1922) am Haushuhn oder Lorenz (1931) an gefangenen Dohlen festgestellt haben. Lovari (1978) dagegen vermutet bei Alpendohlen das Vorhandensein einer strengen Hierarchie.

Mit der eingangs beschriebenen, gezielten Fütterungsmethode beobachtete und notierte ich in sechs Jahren total 1904 Auseinandersetzungen zwischen je zwei individuell erkennbaren Alpendohlen. 1727 dieser Auseinandersetzungen endeten mit

dem Erfolg eines der beiden Futterkonkurrenten (d.h. mit dem Verjagen des Rivalen). 177 Auseinandersetzungen (9,3%) endeten unentschieden: beide Vögel blieben nebeneinander am Futter. Die Ergebnisse trug ich in ein Soziogramm ein, welches 74 Dohlen umfaßte. Zwischen diesen 74 Tieren sind theoretisch n/2 (n–1) = 2701 Zweierbeziehungen möglich. Davon habe ich 336 Beziehungen (12,4%) beobachtet. 297 dieser Beziehungen (88,4%) beurteilte ich als eindeutige Dominanz (Beispiele: K1621 > 433 oder 116 > DS). 24 Beziehungen (7,1%) betrachtete ich als unentschieden (=u, Bsp.: 116 u 342 oder DS u 424). 15 Beziehungen (4,5%) stufte ich als wechselnd ein (Bsp.: 444 ≶ 433 oder 342 ≶ 424). Gründe für solche Wechsel s. Kap. 5.4.

Tab. 3 gibt eine Matrix jener 15 Vögel, die vom Dezember 1969 bis Ende 1973 untereinander wenigstens 30mal interagierten. Einbezogen ist noch die invalide Dohle 100, die sich nur 8mal in Auseinandersetzungen verwickeln ließ, obschon sie in 120 der 142 Beobachtungsstunden anwesend war. Innerhalb der 16 Vögel setzen sich die drei Spitzentiere (K1621, 116 und 134) mit

Tab. 3. Dominanz-Matrix von 15 Alpendohlen mit über 30 Interaktionen innert vier Jahren (Ende 1969–Ende 1973) sowie des invaliden Omegavogels Nr. 100. * = Abweichungen von der linearen Rangordnung (s. S. 15).

gegen Verlierer Nr.	Anzahl Siege von Vogel Nr.															
	K1621	116	134	342	444	424	DS	4a11c	235	433	356	551	561	361	445	100
K1621		10*	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
116	8		2	15*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
134	14	5		2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
342	18	15	3		5*	11*	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0
444	21	15	5	3		2	6*	0	0	10	0	0	0	0	0	0
424	16	21	7	7	4		5	1	1	1	1	0	0	2	0	0
DS	35	17	5	20	3	5		2	3*	0	1	0	0	0	0	0
4a11c	4	0	3	4	3	3	2		0	1	0	0	0	0	0	0
235	11	4	8	2	5	2	1	0		4*	1	0	0	0	0	0
433	49	24	10	18	11	4	7	1	1		0	0	0	1	0	0
356	9	1	2	1	9	6	1	1	3	3		1	3*	0	0	1
551	3	6	0	4	5	2	3	1	1	3	0		0	1	0	0
561	6	3	3	1	2	4	2	1	0	2	1	2		0	1	0
361	21	2	4	3	9	3	3	0	3	1	0	1	0		0	0
445	8	2	2	2	2	3	5	1	0	7	4	2	0	0		0
100	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	
total Siege	225	125	56	82	61	45	42	9	12	33	10	6	3	4	3	1
Unentschieden	14	13	8	10	4	3	3	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Niederlagen	12	25	24	60	62	66	91	20	38	126	41	29	28	50	38	7
Interaktionen	251	163	88	152	127	114	136	30	50	160	51	35	31	55	41	8
Erfolge in %	92,4	80,7	68,2	57,3	49,6	40,8	31,9	31,7	24,0	20,9	19,6	17,1	9,7	8,2	7,2	12,5
Ranghöhe	Spitzenvögel			ranghohe Vögel					mittelhohe Vögel				rangtiefe Vögel			

über zwei Dritteln Erfolgsrate leicht ab von der nächsten Gruppe ranghoher Dohlen. Die Nr.235 führt das Mittelfeld an mit einer Erfolgsrate von 24%. Dohlen wie 561, 361 und 445 bezeichne ich als rangtief, stufe sie aber immer noch etwas höher ein als das invalide ♀ 100, das mit Ausweichen und Tiefsitzen Auseinandersetzungen nach Möglichkeit vermied.

Abweichungen. In Tab.3 ergeben sich (mit * markiert) einige Abweichungen von einer streng linearen Hierarchie. Sie beruhen zum Teil auf wechselnden Beziehungen (444, 424). Erklärungen dazu bringt Kap.5.4. Unverändert über alle vier Jahre beobachtete ich aber auch die folgende intransistente Triade:

zwar: K1621 u 116 (8+, 10−, 5u)
und: 116 u 342 (15+, 15−, 7u)
aber: K1621 > 342 (18+, 0−, 1u)

Eine solche Dreiecksbeziehung widerspricht der Logik eines rein physischen Kräfteverhältnisses. Schjelderup-Ebbe (1922) erklärt Dreiecks- oder Vielecksbeziehungen in den Hacklisten des Haushuhns unter anderem damit, daß die erste Begegnung zweier Tiere häufig über die zukünftige Rangstellung entscheide. Es ist durchaus denkbar, daß auch bei Alpendohlen der physische und psychische Zustand bei der ersten Begegnung zweier Tiere (z.B. nach der Ankunft in einer neuen Kolonie) über die zukünftige Dominanz mitentscheidet.

Das Kräfteverhältnis zwischen zwei Individuen muß offenbar nicht ständig neu ausgehandelt werden. Die Rangordnung scheint sich mit der Zeit zu verfestigen. Tab.4 zeigt, wie die Anzahl der Auseinandersetzungen zwischen den gleichen Tieren abnimmt. Die Tabelle enthält die gleichen Tiere wie die Dominanz-Matrix der Tab.3, diesmal angeordnet nach dem Alter. Ein Vergleich der Interaktionen innerhalb dreier Beobachtungsperioden (Perioden I–III, s. Legende Tab.4) ergibt eine deutliche Abnahme der Kämpfe: In Periode I sind es rund 8 Auseinandersetzungen pro Beobachtungsstunde, in Periode II noch 6, in Periode III nur noch rund 2 Interaktio-

Tab.4. Abnahme der Zahl der Auseinandersetzungen bei zunehmend verfestigter Rangordnung. Die Vögel sind nach Alter geordnet; angegeben ist das Alter in Jahren im Juni 1971. Periode I = Dez. 1969–Sept. 1971 (37 Beobachtungsstunden), II = Okt. 1971–Mai 1972 (50 Stunden), III = Juni 1972–Dez. 1973 (55 Stunden).

Nr.	Rang	Alter	Anzahl Siege				Anzahl Niederlagen			
			Periode I	II	III	total	Periode I	II	III	total
100	tief	8	0	1	0	1	7	0	0	7
116	Spitzenvogel	6	74	21	30	125	13	11	1	25
K1621	Spitzenvogel	>5	93	96	36	225	7	3	2	12
342	hoch	>5	42	27	13	82	42	13	5	60
235	mittelhoch	>5	6	6	0	12	17	19	2	38
445	tief	>5	2	1	0	3	17	17	4	38
444	hoch	>4	2	48	11	61	34	14	14	62
433	mittelhoch	>4	17	11	5	33	61	53	12	126
134	Spitzenvogel	3	17	32	7	56	5	11	8	24
424	hoch	3	23	22	0	45	18	36	12	66
DS	hoch	3	19	16	7	42	46	23	22	91
4a11c	hoch	3	2	4	3	9	9	6	5	20
356	mittelhoch	3	0	10	0	10	8	26	7	41
551	mittelhoch	2	1	2	3	6	0	17	12	29
561	tief	2	0	3	0	3	2	24	2	28
361	tief	2	0	3	1	4	12	30	8	50
total			298	303	116	717	298	303	116	717

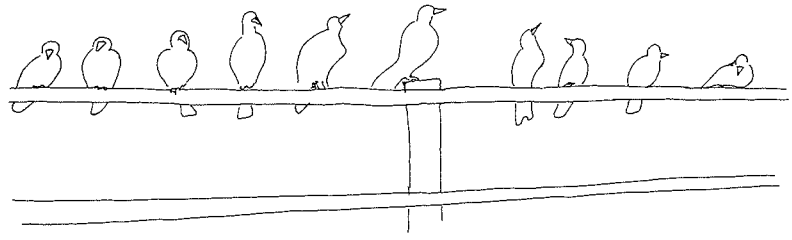


Abb.11. Alpendohlen warten auf Futter: die Spitzentiere im Zentrum, die rangtiefen Vögel an der Peripherie.

nen pro Stunde. Da alle drei Beobachtungsphasen mindestens ein volles Winterhalbjahr (= Jahreszeit der schärfsten Futterkonkurrenz) umfaßten, kann es sich bei der Abnahme nicht einfach um jahreszeitliche Schwankungen der Kampflust handeln.

Untersucht man nur die Auseinandersetzungen der sechs ältesten Tiere (Nummern 100 bis 445), so fallen auf die Periode I 62 Auseinandersetzungen (= 1,68/Std.), auf die Periode II 27 (= 0,54/Std.) und auf die Periode III nur noch 8 (= 0,14/Std.). Bei den drei jüngsten Vögeln (Nummern 551 bis 361) überwiegt die Periode II (total 79 Auseinandersetzungen, wovon 71 Niederlagen) gegenüber 15 Interaktionen in der Periode I und 26 in der Periode III. Diese Dohlen sind offenbar in ihrem dritten Lebensjahr daran, sich mit vermehrten Kämpfen in der Rangordnung zu etablieren. Wieder anders ist die Situation beim ♂ 444: Durch eine Verpaarung in der Periode II gewann es offenbar an Sicherheit und kämpfte und siegte häufiger (Einfluß der Verpaarung s. Kap.5.4.).

Ermittelt man anhand von Tab.4 die *Erfolgsraten* der beteiligten Vögel, so zeigt sich, daß diese bei den ältesten Ranghohen gegen 1 streben (Periode I: 0,77, Periode III: 0,91) und bei den Rangtiefen gegen 0 (Periode II: 0,09, Periode III: 0,06). Der χ^2-Test ergibt bei den drei ältesten Ranghohen einen signifikanten Unterschied zwischen den Erfolgsraten der I. und III. Periode ($p < 0{,}01$, $\chi^2 = 7{,}84$). Dasselbe trifft zu für den entsprechenden Vergleich bei den 8 über vierjährigen Vögeln ($p < 0{,}005$, $\chi^2 = 9{,}17$).

Die Tatsache, daß die Anzahl der Kämpfe zwischen zwei untereinander vertrauten Individuen zurückgeht, deutet darauf hin, daß Alpendohlen ihren Futterrivalen individuell erkennen und seinen Rang respektieren. So oft jeweilen eine Gruppe vor mir landete, ordnete sie sich in Erwartung des Futters in wenigen Sekunden wie nach einem festen Plan: Durch gegenseitiges Beäugen oder Wegsehen, scheinbar zufälliges Ausweichen (auch der Spitzentiere untereinander!), kaum sichtbares Drohen oder Beschwichtigen gelangten die Spitzentiere ohne jeglichen Kampf ins Zentrum, die Rangtiefen an die Peripherie der Gruppe (Abb.11).

Weibchen in der Rangordnung. Von 15 individuell erkennbaren ♀ konnte ich 11 in die Rangordnung einordnen. Sie waren alle ohne Ausnahme rangtief. 9 von ihnen siegten in total 33 Auseinandersetzungen überhaupt nie. 13 der 33 Niederlagen am Futter erlitten sie durch das eigene ♂. Etwas aktiver waren am Futter die ♀ 445 und 0666: 445 siegte viermal und steckte total 48 Niederlagen ein (keine vom eigenen ♂). 0666 siegte ebenfalls viermal. Von den 25 Niederlagen gingen 6 auf das Konto ihres ♂ (342). Diese beiden Vögel stellen aber eher die Ausnahme dar (s.S.18). ♀ ziehen in der Regel am Futter den kürzeren. In 19 beobachteten Fällen wurden sie durch ihr eigenes ♂ verjagt. Auch konnten andere Dohlen am Futter ungestraft ein verpaartes ♀ angreifen, ohne daß sich das danebensitzende ranghohe ♂ für seine Partnerin gewehrt hätte (total 16 Beobachtungen).

Jungdohlen führen untereinander in den

ersten zwei Monaten keine Rangkämpfe. Außerdem profitieren sie noch über diese Zeit hinaus von einer offensichtlichen Hackhemmung adulter Tiere ihnen gegenüber. Vom dritten Lebensmonat an beginnen sie, die Individualdistanz untereinander zu wahren, sich gegenseitig anzugreifen und sich langsam untereinander rangmäßig zu ordnen. Definitiv erfolgt die Integration in die Rangordnung der Kolonie vermutlich erst nach der Rückkehr von den herbstlichen Jungvogelzügen.

5.4. Änderungen in der Ranghöhe

Einfluß der Verpaarung. An acht adulten ♂ beobachtete ich total 28 veränderte Rangbeziehungen im Anschluß an die Verpaarung. Gegen 28 verschiedene Futterrivalen erzielten sie vor der Verpaarung zusammen 44 Siege und 18 Unentschieden und mußten 98 Niederlagen hinnehmen (Erfolgsrate 33%). Nach der Verpaarung dominierten die acht ♂ die gleichen Rivalen deutlich: 216 Siege, 31 Unentschieden und 12 Niederlagen (Erfolgsrate 89,4%). ♂ 444 z.B. verlor vor der Verpaarung neunmal gegen ♂ 433. Nach der ersten Verpaarung aber besiegte es 433 zehnmal, ohne eine einzige Niederlage hinnehmen zu müssen. Tab.5 zeigt eine Zusammenstellung aller Rangkämpfe dieses ♂ 444. Nach der ersten Verpaarung stieg es zu den ranghohen Vögeln auf, verlor dann aber seine Partnerin und fiel ins Mittelfeld zurück. Im folgenden Herbst konnte es sich neu verpaaren und rangmäßig wieder etwas verbessern, wobei die erste Verpaarung offenbar stärker wirkte als die zweite. Die Bilanz der Tab.5 ergibt 86 Siege, 8 Unentschieden und 39 Niederlagen (Erfolgsrate 67,7%) aus total 133 Auseinandersetzungen der Phasen mit Verpaarung sowie 15 Siege, 58 Niederlagen und 5 Unentschieden (Erfolgsrate 22,4%) aus nur 78 Auseinandersetzungen der etwa gleich langen unverpaarten Zeit. Im χ^2-Test erweist sich der Unterschied als hochsignifikant ($p<0{,}001$, $\chi^2 = 42{,}94$).

Einfluß des Verschwindens des Jugendkleides. Frischflügge Alpendohlen haben einen gelbgrauen, kurzen Schnabel und tiefschwarze Beine. Der Schnabel wird dann von der Basis her gelblich, die Hinterseite der Beine leicht gelbbraun. Einjährige zeigen einen fast gelben Schnabel (meist mit noch dunkler Spitze), ihre Läufe und Zehen sind dunkelbraun geworden. Im zweiten Jahr haben Alpendohlen einen adulten Schnabel und dunkelorange Beine.

Zur Klärung der Bedeutung des Jugendkleides für die Rangstellung machte ich folgenden Versuch: Am 21.11.1973 färbte ich das ♂ 116 (damals fast unbestrittenes Alpha-Tier) mit Vogelmarkierfarbe der Firma Ciba-Geigy Basel auf Jungvogelmerkmale um, indem ich ihm Schnabel und Beine schwarz bemalte. Aus einem Vorversuch wußte ich, daß die Dohlen die harmlose Farbe wieder rasch entfernen können. Ich gab dem ♂ 116 deshalb einen besonders

Tab.5. Einfluß der Verpaarung auf die Rangordnung am Beispiel des ♂ 444. Ab Herbst 1971 war es mit ♀ 545 verpaart, dann ab 11.1.1972 partnerlos und ab 3.10.1972 neu verpaart mit einem unberingten adulten ♀. + = Sieg, − = Niederlage, u = unentschieden.

Interaktionen mit	vor erster Verpaarung			erste Verpaarung			wieder unverpaart			zweite Verpaarung		
	+	−	u	+	−	u	+	−	u	+	−	u
6 Spitzenvögeln	0	13	0	4	15	2	1	15	2	4	9	4
7 ranghohen Vögeln	0	12	0	27	4	0	7	4	3	2	11	2
9 mittelhohen Vögeln	0	13	0	13	0	0	3	0	0	7	0	0
8 rangtiefen Vögeln	2	0	0	16	0	0	2	1	0	13	0	0
total mit 30 Vögeln	2	38	0	60	19	2	13	20	5	26	20	6

Tab.6. Versuch über den Einfluß von Juvenilmerkmalen auf die Rangordnung. Schnabel und Beine des 8jährigen verpaarten ♂ 116 wurden am 21.11.1973 schwarz übermalt. Der Schnabel war 2 Wochen später wieder gelb; die Beine entsprachen zu diesem Zeitpunkt denen vorjähriger Vögel und nach 2 Monaten annähernd wieder dem Adultzustand (vgl. Text). Bezeichnungen wie Tab.5.

Interaktionen mit	Normalfärbung (4 Jahre)			experimentelles Jugendkleid (2 Monate)			Verschwinden des Jugendkleides (2 Monate)		
	+	−	u	+	−	u	+	−	u
5 Spitzenvögeln	41	36	20	0	5	3	3	0	3
5 ranghohen Vögeln	84	1	5	0	7	1	10	0	0
7 mittelhohen Vögeln	54	0	2	0	3	1	8	0	0
7 rangtiefen Vögeln	26	0	0	0	0	0	3	0	0
total mit 24 Vögeln	205	37	27	0	15	5	24	0	3

sorgfältigen doppelten Anstrich. Trotzdem reinigte es seinen Schnabel (vermutlich im Schnee) in zwei Wochen wieder auf leuchtend gelb. Auch seine Beine waren nur noch dunkelorange, sie wirkten genau wie die Beine einer zweijährigen Alpendohle. Das genügte aber bereits: Tab.6 zeigt, welchen Ranglistensturz der Spitzenvogel durch diese Umfärbung erlitt. Rivalen, die ihm früher immer ausgewichen waren, drohten plötzlich erfolgreich gegen ihn oder verjagten ihn rücksichtslos. Seine Erfolgsrate von 81,2% (aus 269 Auseinandersetzungen vor dem Versuch) sank in den ersten zwei Monaten nach der Umfärbung auf bescheidene 12,5%. Nach dem Verschwinden des künstlichen Jugendkleides etablierte sich 116 wieder bald im obersten Bereich der Rangordnung, wurde aber deutlich dominiert vom ♂ 342, das seither (bis 1980) die Hierarchiespitze mit niemandem mehr teilen mußte.

Rohwer (1977) färbte Harrisammern *Zonotrichia querula* um, indem er ihr Gefieder an Kopf und Hals dunkler färbte (dunkle Individuen dominieren in der Winterhierarchie). Er veränderte aber auch ranghohe Individuen durch Ausbleichung des Kopf- und Halsgefieders zu scheinbar rangtiefen. Die bisher Untergeordneten, künstlich dunkel Gefärbten wurden meist sofort von den rechtmäßig Dominanten verjagt, vielleicht weil sie mit andern Signalen ihre gebliebene Unsicherheit verrieten. Die bisher dominanten Individuen mit gebleichten Federn dagegen waren gezwungen, viel mehr um ihren Status zu kämpfen. Gegen Ende der Beobachtungen benahmen sie sich so, wie wenn alle andern um sie herum respektlos wären und griffen ihre Rivalen in anomal hohem Maße despotisch an. Im Gegensatz zu diesen Befunden hatte ich bei meinem Versuchstier 116 den Eindruck, daß es nachher weniger sicher auftrat als vor dem Umfärben, und daß auch die Anzahl der Auseinandersetzungen deutlich abnahm.

Erlebte Erfolge, Häufigkeit der Auseinandersetzungen. Ich habe oft beobachtet, daß Alpendohlen nach einem harterrungenen Sieg (z.B. Hahnenkampf mit anschließender Luftverfolgung) besonders sicher auftraten und von den Artgenossen entsprechend respektiert wurden. Aber auch die Häufigkeit der Auseinandersetzungen (also auch der negativ verlaufenen!) hat Einfluß auf die Rangstellung: Unter den drei ♀ 445, 0666 und 100 stufe ich die zwei Erstgenannten nicht nur deshalb als ranghöher ein, weil sie die direkten Auseinandersetzungen mit ♀ Nr.100 siegreich gestalten konnten, sondern weil sie viel mehr Interaktionen (wenn auch meist negativ verlaufene!) aufzuweisen haben. Das ♀ 445 beobachtete ich an 62 Daten und notierte 48 Niederlagen und 4 Siege. Das ergibt 0,84 Auseinandersetzungen pro Beobachtungsdatum. Für 0666 lauten die Zahlen: 25

Niederlagen und 4 Siege an 34 Daten (0,85 Auseinandersetzungen pro Datum), die Nr. 100 dagegen erreichte nur 13 Niederlagen und 1 Sieg an total 88 Beobachtungsdaten (0,16 Auseinandersetzungen pro Datum). Wer viele Kämpfe verliert, ist möglicherweise ranghöher, als wer überhaupt nicht zur Kenntnis genommen wird.

5.5. Gruppenbalz

Über die Balz der Alpendohlen finden sich in der Literatur nur wenige Angaben. Corti (1966) beobachtete am 31.3.1934 «prächtige Balzflüge hoch über der Ortschaft» oder «16 Individuen paarweise über der Schatzalp balzfliegend». Murr (1921) bemerkt zu einer Beobachtung vom 12.4.: «Eine geschlechtliche Erregung in ihrem Benehmen ist nicht zu erkennen; höchstens könnte merkwürdiges Kopfheben und Rückwärtsbeugen, sowie Zwitschern der Sitzenbleibenden dahin gedeutet werden». Voisin (1966) gibt eine treffende Schilderung der Gruppenbalz: «Un adulte, les ailes pendantes, la queue largement étalée et abaissée, les plumes du cou gonflées, la tête redressée, pointe son bec en direction du ciel tout en gazouillant. Il est imité par plusieurs de ses congénères et ces groupes peuvent contenir jusqu'à 15 individus».

Anders als Voisin, der diese Gruppenbalz nur vom Dezember bis Mitte Juni feststellte, beobachtete ich sie das ganze Jahr über, allerdings mit deutlicher Häufung in den Wintermonaten. Außer Erhöhungen wie Felsgrätchen, Mauern, Schneewehen (Abb. 12), Zäunen (Abb. 14) sowie Dächern, Fenstersimsen oder Telefondrähten sind auch flache Plätze wie Straßen, Terrassen oder Wiesen beliebte Balzplätze. Wichtig ist offenbar nur, daß der Ort weithin sichtbar ist. Bei Sonnenschein und kurz nach einer Fütterung balzten die Pilatusdohlen besonders häufig. Ich habe aber auch Gruppenbalz im Nebel, Regen und bei Schneetreiben beobachtet. Voisin gibt an, daß eine einzelne Dohle die Gruppenbalz anführt («le maître de cérémonie»). Nach meinen Beobachtungen kann die Führung jederzeit wechseln: ein erster Vogel ruft «ziupp», ein anderer antwortet mit dem gleichen Ruf und beginnt zu balzen, der erste fällt ein, ein dritter hilft mit und

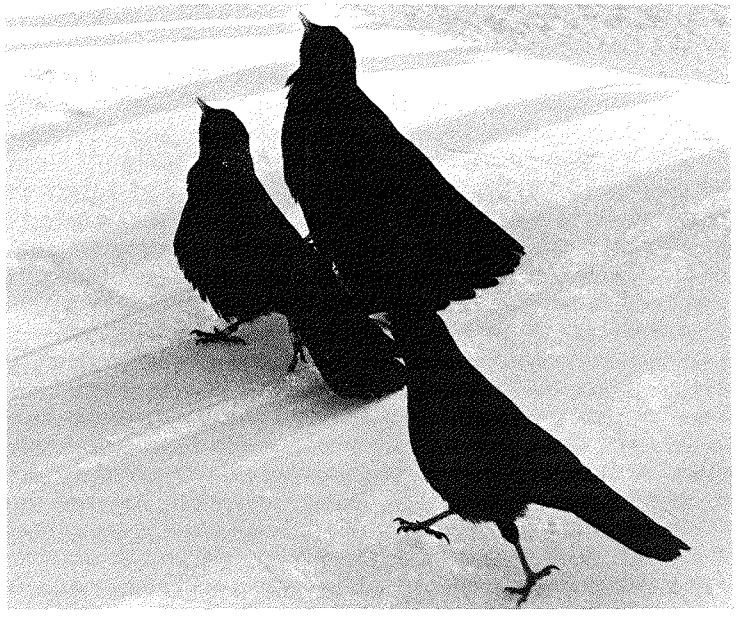


Abb. 12. Zwei Individuen bei der Gruppenbalz; ein drittes ist im Begriffe, sich anzuschließen. Aufnahme J.P. Grüter, Luzern.

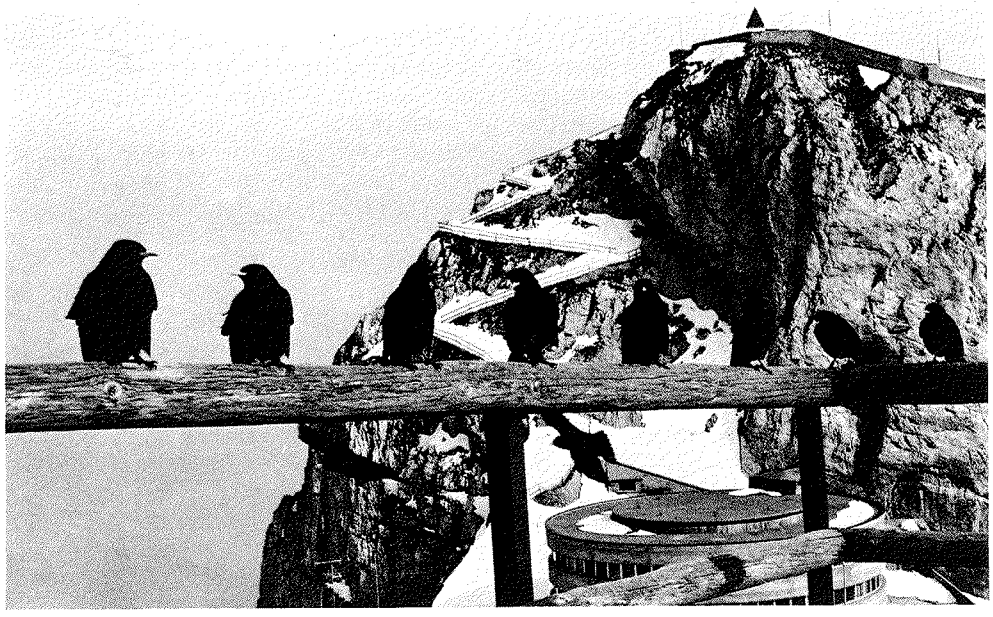


Abb. 13: Die auf einem Zaun sitzenden Alpendohlen sind um die Individualdistanz voneinander getrennt.

Abb. 14. Eine Minute nach der ersten Aufnahme (Abb. 13) beginnen die Vögel zusammenzurücken und gehen zur Gruppenbalz über.

macht das so eindrucksvoll, daß die beiden andern ihm bergaufwärts folgen; eine kurze Pause ausnützend führt dann ein vierter Vogel die Gruppenbalz weiter zum topografischen, optischen und akustischen Höhepunkt (Filmbeleg vom 23.1.1974). Die Pilatusdohlen balzten meist in Gruppen von 2–8 Vögeln, gelegentlich waren es 20 und mehr (am 22.2.1980 zählte ich 22). Der Mittelwert betrug 5,4 Tiere (n = 106).

Meist ertönt als Aufforderung zur Gruppenbalz der Locklaut (Abb. 15 oben), als ein helles «ziupp», «ziu» oder «zia», dem unmittelbar ein intensives Plaudern folgt, welches oft von weitern Locklauten oder auch von knarrenden Tönen unterbrochen wird (Abb. 15 unten). Die balzenden Vögel halten ihren Schnabel senkrecht in die Höhe, würgen scheinbar Futter heraus, schreiten oder hüpfen steifbeinig, lassen die Flügel ausgebreitet herunterhängen und laufen mit gesträubten Hals- und breit am Boden schleifenden Schwanzfedern vorwärts (Abb. 12). Die rasch anwachsende Prozession verläuft mit Vorliebe bergauf und endet auf dem höchsten Punkt, einer Schneewehe, einem Felsen oder Dachfirst mit verstärktem Plaudern, Pfeifen und Schnabelhochstellen. Manchmal können zwei gleichzeitig an verschiedenen Plätzen balzende Gruppen miteinander in Konkurrenz treten, wobei dann meist beide nicht recht vorankommen.

Die Gruppenbalz enthält zwar viele imponierende und aggressive Verhaltenselemente: Schnabelhochstellen, Flügelspreiten, Schwanzfächern, Drohplaudern. Zudem versuchen die in der Gruppenbalz hinten mitlaufenden Vögel häufig, die vor ihnen balzenden Tiere aus der Konkurrenz zu werfen, indem sie ihnen auf den nachgeschleiften Schwanz treten. Ich habe aber nie beobachtet, daß sich aus Balzsituationen richtige Kämpfe entwickelt hätten. Umgekehrt konnte ich feststellen, daß drohende Zweikämpfe nicht ausbrachen, wenn die beiden Rivalen zur Gruppenbalz übergingen, der sich dann noch weitere Vögel anschlossen (Tonbandbeleg vom 21.11. 1973). Einzelne Dohlen flechten manchmal

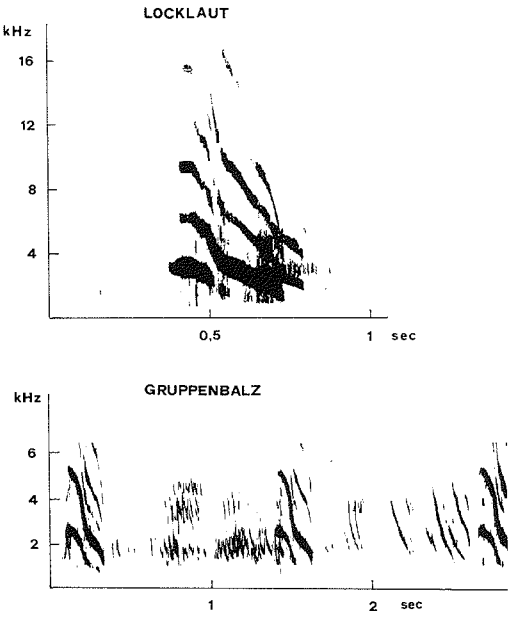


Abb. 15. Locklaut als Aufforderung zur Gruppenbalz (oben) und Ausschnitt aus einer Lautfolge bei der Gruppenbalz (unten).

in die Balzlaute schnarrende Warnrufe ein, die dem Beobachter unbegründet erscheinen. Vielleicht verstärkt dieses Schnarren den Imponiereffekt.

Das gesamte vielschichtige und bei andern Corviden bisher nicht beobachtete Verhalten geht meiner Ansicht nach über ein Gruppenimponieren (im Sinne des englischen «display») hinaus. Weil ich überzeugt davon bin, daß es auch eine Rolle bei der Partnerwahl zu spielen hat, wähle ich bewußt den Ausdruck «Balz». Für die Balzhypothese sprechen folgende Tatsachen: Weitaus häufigste Teilnehmer an der Gruppenbalz sind unverpaarte Vögel. Tab. 7 zeigt, daß unverpaarte mittelhohe und ranghohe Tiere zusammen über 70% der Gruppenbalzteilnahmen stellten, obschon ihr Anteil in der Kolonie nur etwa 40% beträgt. Der mit Abstand häufigste Teilnehmer, Nr. 141, war nach seiner Verpaarung längere Zeit nicht mehr beim Bal-

Tab.7. Anteil von Individuen verschiedener Rangklassen an der Gruppenbalz (n = 205) verglichen mit dem mittleren Anteil der Klassen am Gesamtbestand der Kolonie. Überdurchschnittlich häufig beteiligt sind unverpaarte ranghohe und mittelhohe Vögel.

	Anteil an Gruppenbalz	Anteil an Kolonie
Spitzenvögel		
verpaart	1,0%	2%
unverpaart	0,5%	1%
ranghoch		
verpaart	1,9%	4%
unverpaart	28,3%	15%
mittelhoch		
verpaart	2,4%	4%
unverpaart	43,4%	25%
rangtief		
verpaart (nur ♀!)	1,9%	8%
unverpaart	0 %	9%
adult unberingt	20,5%	20%
Jungvögel	0 %	12%
Verpaarte aller Klassen	7,2%	18%

zen zu beobachten. Seit dem Tode seines ♀ 064 (vermutlich im März 1979) ist er unverpaart und macht wieder eifrig bei der Gruppenbalz mit.

Bei Stockenten *Anas platyrhynchos* messen sich bekanntlich zu Beginn der Balzzeit reine Erpelgruppen in einer Gruppenbalz. Auch bei der Arenabalz der Kampfläufer *Philomachus pugnax* sind nur die ♂ aktiv beteiligt. Die zuschauenden ♀ sind anschließend meist paarungsbereit. Interessanter sind als Vergleich zur Alpendohle australische Schwalbenstare *(Artamus cinereus, A. leucorhynchus, A. minor)*. Wie Immelmann (1966) berichtet, haben diese ein hochentwickeltes Sozialverhalten (Kontaktsitzen, soziale Gefiederpflege, gegenseitige Futterübergabe, Gruppenflüge). Dazu zeigen alte und junge, verpaarte und unverpaarte ♂ das ganze Jahr über einen Gesang, der am abendlichen Sammelplatz seinen Höhepunkt erreicht und weder der Reviermarkierung noch der Kopulationseinleitung dient. Dieser soziale Gesang scheint ♂ und ♀ in gleicher Weise anzuziehen und dadurch den Zusammenhalt der Gruppe zu fördern. Immelmann vermutet, daß der Gesang bei dieser sexuell monomorph gefärbten Vogelgruppe möglicherweise auch das Erkennen der Geschlechter erleichtert und/oder dem persönlichen Erkennen des Partners dient.

6. Brutpaare in der Kolonie

6.1. Anzahl Brutpaare, Besitz des Nestreviers

Pro Saison waren in der rund 300 Vögel zählenden Kolonie am Pilatus nie mehr als 20–25 Paare (13–17% der Kolonie) am Paarfüttern als verpaart zu erkennen. Bei Zählungen auf dem Kirchendach in Malters stellte ich unter den ruhig dasitzenden bis 150 Vögeln nie mehr als 15 Paare (Nahesitzen!) fest, auch bei den Flugspielen in der Nachmittagssonne auf Pilatus Kulm waren nie mehr als 12 Paarflüge gleichzeitig sichtbar. Die Zahl der Brutpaare innerhalb der Kolonie ist offenbar limitiert. Ein Grund dieser Beschränkung könnte in der begrenzten Zahl geeigneter Brutplätze liegen. Die fünf von mir über Jahre beobachteten Nistplätze (wovon zwei in Kunstbauten) wurden regelmäßig benützt. Dagegen blieb der 1969 neu bezogene Nistplatz in der Seilbahnbergstation nach einmaliger Benützung verwaist.

In der Brutzeit zeigen verpaarte ♂ eine eigenartige Verhaltensweise: So sehr sie am Futter ihr ♀ auch weiterhin dominieren, so eng folgen sie ihm in der restlichen Zeit auf Schritt und Tritt, wohin es auch läuft oder fliegt. Ich vermute, daß die ♀ Besitzerinnen der Nestreviere und damit für ihren Partner in der Brutzeit besonders kostbar sind. Diese Vermutung wird gestützt durch die Beobachtung am einzigen über mehrere Jahre präzise kontrollierbaren Nest in der alten Zahnradbahnstation. Hier war es in den Jahren 1973–1978 immer das gleiche rangtiefe ♀ (064), das brütete. Durch Tod verlor es zwei Partner (4a11c sowie 361),

den dritten (DS) wechselte es zu Lebzeiten gegen ♂ 141 aus. Trotz wechselnder Partner behielt 064 ihr Nestrevier und verteidigte es in der Brutzeit zusammen mit dem jeweiligen Partner gegen alle Dohlen, die sich dem Gebäudeeingang näherten. Seit dem vermutlichen Tod von 064 (März 1979) blieb der Nistplatz in der Zahnradbahnstation unbenützt, obschon das ♂ 141 mindestens bis Herbst 1981 (also während drei Brutperioden) noch am Leben war.

6.2. Versuche zum Paarfüttern

Paarfüttern ist weitverbreitet. Es kommt bei Papageien und Prachtfinken aber beispielsweise auch beim Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* und beim Bienenfresser *Merops apiaster* vor. Unter den Corviden ist es bekannt beim Kolkraben *Corvus corax* (Gwinner 1964) und bei der Dohle *C. monedula* (Lorenz 1931). Bei dauermonogamen Arten scheint das Paarfüttern die Paarbindung zu verstärken. Bei Saisonmonogamie hat es eher paarbildende Funktion.

Bei der Alpendohle wird das in der Futterrangordnung ungünstig eingestufte ♀ jahraus jahrein mit zusätzlichem Futter versorgt. Aber auch für das ♂ scheint das Fütterndürfen Vorteile zu bringen. Vielleicht kann es damit in der Kolonie Prestigegewinne erzielen. Einen diesbezüglichen Hinweis liefert folgende kleine Episode: Aus einer hungrigen Schar Dohlen in Malters (April 1973) wählte ich ein Paar aus und fütterte es bewußt einseitig: das ♀ erhielt 20 Sultaninen in Serie, das ♂ nur eine. Dann schaltete ich eine Fütterungspause ein. Prompt lockte das ♂ sein (sattes) ♀ auf eine Mauer und fütterte es mit seiner einzigen Sultanine.

Weil ♂, die schon einige Sultaninen erhascht hatten, in Fütterungspausen immer bald unruhig wurden und nach dem ♀ Ausschau hielten, wollte ich herausfinden, wie lange ♂ mit Futter im Kehlsack bei mir ausharrten, bevor sie zur Paarfütterung wegflogen. Ich unternahm dazu folgenden Versuch: Ich fütterte einer Dohlengruppe in Anwesenheit eines verpaarten ♂ jeweilen im 2 sec-Rhytmus 10 Sultaninen in 20 sec, schaltete dann 40 sec Pause ein, fütterte wieder 10 Sultaninen in 20 sec, machte 40 sec Pause und so fort, bis das betreffende ♂ fortflog. Das Resultat aus 20 Versuchsserien sieht wie folgt aus (Tab. 8): Die vier untersuchten ♂ harrten zwischen 32″ und 4′35″ (Durchschnitt 3′02″) am Futterplatz aus; dabei erhielten sie 1–27 Sultaninen (Durchschnitt 10,4). Interessant waren die Unterschiede zwischen den vier ♂: Der Spitzenvogel 342 blieb jeweils am längsten und erhielt am meisten Sultaninen. Das rangtiefste ♂ c362 blieb durchschnittlich nur halb so lang und erhielt am wenigsten Futter; in der ersten Versuchsserie flog es schon nach 32 sec mit einer Sultanine zum Paarfüttern.

Tab. 8. Verweildauer verpaarter ♂ am Futterplatz vor dem Paarfüttern (vgl. Text). Angegeben sind Mittelwerte; n = Anzahl Versuchsserien.

♂ Nr.	Ranghöhe	Zeit am Futterplatz	Erhaltene Sultaninen	n
342	Spitzenvogel	4′03″	17,0	7
116	sehr hoch	3′30″	11,0	3
DS	hoch	2′18″	5,7	6
c362	mittelhoch	2′00″	5,5	4

Obschon also die rangtieferen DS und c362 weniger Sultaninen im Kehlsack hatten als die zwei ♂ aus der Hierarchiespitze, flogen sie nach kürzerer Zeit zum Paarfüttern weg. Möglicherweise müssen sie den Paarzusammenhalt häufiger sichern oder vielleicht ist ein durch das Paarfüttern zu erreichender eventueller Prestigegewinn für rangtiefere ♂ besonders wichtig.

6.3. Dauer der Paarbindung

Nach meinen Beobachtungen sind Alpendohlen streng monogam, was schon von Bailly (1850) und Schifferli (1953) vermutet worden ist. Die von mir während zwölf Jahren kontrollierten 44 Brutpaare, erkennbar am Paarfüttern und weiteren Paarverhaltensweisen, blieben 1–8 Brutperioden lang beisammen (Anzahl aufeinander-

folgende Brutperioden: 3mal 8, einmal 7, einmal 6, einmal 5, 2mal 4½, 3mal 4, 2mal 3, 11mal 2 und 20mal 1). Der Durchschnitt betrug 2,5 Brutperioden pro Paar. Ich beobachtete nur drei Partnerwechsel zu Lebzeiten des Partners. In allen Fällen ließ sich das ♀ (545, 0626, 064) durch ein futterlockendes unverpaartes ♂ zur Aufgabe der alten Partnerbindung bewegen.

7. Diskussion

7.1. Aggressive und defensive Verhaltensweisen

Schnabelhiebe und *Flügelspreiten* sind bei Vögeln weit verbreitete Verhaltensweisen. Das *Schnabelhochstellen* ist nach Lorenz (1931: 94–95) auch bei Dohlen *Corvus monedula* imponierend und aggressiv gemeint. Beim Kolkraben *C. corax* dagegen hat es nach Gwinner (1964) in Verbindung mit dem «Klein-Dünn-Werden» eine beschwichtigende Wirkung. Auch das *Tiefdrohen* findet sich bei andern Corviden. Gwinner nennt die extreme Abwehrhaltung des Kolkraben «Blockstellung». Mit ihr wehrt ein rangtiefer Vogel mit maximal aufgestelltem Gefieder und tief (oder hoch) gestelltem Schnabel laut rufend Angriffe Ranghöherer ab. Auch Dohlen verteidigen nach Lorenz (1931) ihren Nistplatz tief mit gesträubten Federn, gefächertem Schwanz, tiefem, abgedrehtem Kopf und scharfen, hohen «zick-zick»-Tönen im gleichen Rhytmus wie ein charakteristisches Schwanzzucken. Bei Alpendohlen hingegen geschieht das Tiefdrohen lautlos. Es wird aggressiv und defensiv gebraucht und richtet sich gegen Gleichrangige und Ranghöhere. *Fußtritte* und *Schwanzpicken* sind bei andern Corviden offenbar nicht üblich. Alpendohlen aber verwenden sie recht häufig.

Daß *Hahnenkämpfe, Luftkämpfe* oder gar *«Kämpfe auf Leben und Tod»* als aufwendigste Aggressionsformen seltener zu beobachten sind, leuchtet ein. In einem so lebensfeindlichen Biotop kann die kleinste Verletzung den Tod bedeuten. Das Verletzungsrisiko wiegt meistens schwerer als die mögliche Rangverbesserung. Der Umstand, daß Hahnenkampf und Tiefdrohen an großen Futterbrocken häufiger zu beobachten sind als an kleinen, zeigt, daß diese zwei Aggressionsformen recht aufwendig sind und erst bei größeren Ertragsaussichten in Kauf genommen werden. Aus einer ähnlichen Kosten-Nutzen-Rechnung heraus ist wohl auch das *Ausweichen* so häufig.

Eine interessante Beschwichtigungsgeste ist das *Wegsehen.* Beim Töten eines Vogels hacken Corviden zuerst auf den Hinterkopf. Nach Lorenz (1931: 100) besteht eine Demutshaltung der Dohle darin, durch Senken und Wegwenden des Schnabels dem Gegner den Hinterkopf darzubieten, wobei «der gnadeflehende Vogel bei fast lotrechter Haltung in den Fersen eingeknickt, also ähnlich kläglich dasitzt, wie bei starkem Regen». Ein ähnlicher Vergleich drängt sich bei der Alpendohle auf in bezug auf das *Tiefsitzen.* Tiefsitzen als Demutshaltung war für mich nicht zu unterscheiden vom Tiefsitzen bei Kälte und Schneetreiben. Vermutlich ist es aus dieser Verhaltensweise heraus ritualisiert worden. Gothe (1962: 690) definiert die Beschwichtigungsgeste beim Kolkraben treffend als «einen Kompromiß, der es dem Tier erlaubt, am Platze zu bleiben, ohne kämpfen zu müssen». Genau diesen Eindruck habe ich vom Tiefsitzen und Wegsehen der Alpendohle gewonnen.

Eine Verhaltensweise entsprechend dem bei Dohlen vorkommenden «Jüpen» am Nest beim Angriff durch einen Artgenossen, gefolgt von einem Großaufmarsch mitjüpender Koloniemitglieder (Lorenz 1931: 97–98) habe ich bei Alpendohlen nie beobachtet. Ein solcher Kollektivschutz der Einzelnester ist offenbar nur bei Koloniebrütern wichtig.

7.2. Paarverhalten

Das *Paarfüttern* ist auch bei Dohlen (Lorenz 1931: 93 «meist fütterte das Männchen») und bei Kolkraben (Gwinner 1964)

beobachtet worden. Bei Alpendohlen findet es regelmäßig und ganzjährig statt. Vermutlich verstärkt es die Paarbindung. Darüber hinaus deutet schon der große optische und akustische Aufwand auf die Prestige verstärkende Wirkung hin. *Paarrufe* und *Flügelwinken* erleichtern den Kontakt der beiden Partner. *Paarflug, Begrüßungsgeschrei* und *Nahesitzen* verstärken die Paarbindung.

Holyoak (1972) beobachtete Paarverhalten bei Alpenkrähen *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Diese haben aber höchstens beim Anbetteln eine leichte Ähnlichkeit mit dem der Alpendohle. Das durch Lorenz (1931: 90) bei Dohlen beobachtete Anwedeln mit dem Schwanz als Aufforderung zum Mitfliegen wurde durch M. Herzog und M. Kanis (briefl.) auch bei Alpendohlen beobachtet («ein auffälliges horizontales Schwanzschütteln, offenbar Mitfliegeaufforderung wie bei der gemeinen Dohle»). Zwar habe ich auch in der Pilatuskolonie beobachtet, daß das Flügelheben häufig von einem Schwanzzucken begleitet wird, das aber nicht horizontal, sondern vertikal erfolgt. Das für Alpendohlenpaare sicher sehr bedeutsame optische Signal, das Flügelwinken, habe ich auch bei Krähenpaaren *Corvus corone* schon oft beobachtet.

7.3. Der Dominanzlaut

Corviden leisten in der Lautnachahmung Erstaunliches. Vermutlich hat auch Alpendohle K1621 den Dominanzlaut irgendwo gehört (denkbar sind u.a. Bremsgeräusche der Zahnradbahn, Lockrufe eines Küchenmädchens oder das Scheppern eines Metalldeckels im Wind) und durch Imitation erworben. Weil der ranghohe Vogel damit bei Artgenossen und bei mir Wirkung erzielt hat, hat er den Laut immer häufiger gebraucht. Die sich anschließende Lauttradition blieb auf die Hierarchiespitze beschränkt. Die Tatsache, daß zwei durch Partnerinnenverlust aus dieser Spitze abgestiegene ♂ den Dominanzlaut nicht mehr verwendet haben, deutet darauf hin, daß der Laut nur dazu dient, eine bereits erreichte hohe Rangstellung zu dokumentieren.

7.4. Rangordnung

Sie ordnet die Vortrittsverhältnisse zweier Alpendohlen in bezug auf Futter oder Trinkwasser. Sie spielt ortsunabhängig in Malters, Schwarzenberg oder auf Pilatus Kulm und bleibt über längere Zeit konstant. Sie stellt in der Kolonie ein Kräftefeld dar, das Zahl und Härte der Auseinandersetzungen reduziert, und in welchem sich die Individuen wohlfühlen. Junge Alpendohlen wachsen im Laufe ihrer ersten Lebensjahre in die Rangordnung hinein. Brutpaare werden durch die Rangordnung besonders privilegiert: Das ♂ gewinnt allein schon durch die Tatsache, daß es verpaart ist und paarfüttern darf, an Ranghöhe. Das ♀ profitiert indirekt (durch häufigeres Gefüttertwerden) vom höhern Rang seines Partners. Auch wenn es nicht wie das Dohlen-♀ (Lorenz 1931) nach der Verpaarung auf die Ranghöhe seines Partners steigt, so wird dieser Nachteil durch das ganzjährige Paarfüttern mehr als aufgewogen.

7.5. Gruppenbalz

Diese auffällige soziale Verhaltensweise wurde bisher bei keiner andern Corvidenart beschrieben. Weil ich keine andern Balzverhaltensweisen beobachten konnte, vermute ich, daß die Gruppenbalz unter anderem auch der Paarbildung dient. Bereits verpaarte Alpendohlen können beim Mitbalzen vielleicht ihre Paarbindung verstärken. Die vielen imponierenden und aggressiven Verhaltenselemente deuten darauf hin, daß die Gruppenbalz auch jüngern Vögeln Gelegenheit gibt, sich in der Kolonie bekannt zu machen und die individuelle Stärke zur Schau zu stellen. Endlich enthält die Gruppenbalz auch eine gemeinschaftsfördernde Komponente. Durch ihren hohen Stimmungsgehalt und den Umstand, daß jeder Vogel mitmachen kann, wird der Zusammenhalt im balzenden Teilschwarm und in der ganzen Kolonie verstärkt.

7.6. Anzahl Brutpaare, Dauermonogamie

Die Tatsache, daß nur ein kleiner Teil der Pilatuskolonie verpaart ist, hängt möglicherweise mit der beschränkten Anzahl an geeigneten Nistplätzen zusammen. Holyoak (1972) fand bei einer Kolonie Alpenkrähen auf der Insel Man über 30% Nichtbrüter. Böhmer (1976) fand nur bei 64% von geschlechtsreifen Rabenkrähen-♀ Zeichen von Bruttätigkeit. Das Gros der Pilatuskolonie bleibt ohne Nestrevier und deshalb unverpaart. Es bildet, ähnlich wie die Nichtbrüterschwärme bei Rabenkrähen (Böhmer 1976), ein Reservoir, das die durch die Abgänge unter den revierbesitzenden Brutpaaren entstandenen Lücken auffüllen kann.

Die enge Paarbindung der Alpendohle hält zwei Individuen jahrelang beisammen. Dasselbe haben Lorenz (1931) für Dohlen und Gwinner (1964) für Kolkraben festgestellt. Für dauermonogame Arten scheint das Fehlen von Geschlechtsdimorphismen und Prachtkleidern charakteristisch zu sein (Orians 1969).

Auf kargen Inselbiotopen vor der englischen Küste wird der sonst polygame Zaunkönig nach Armstrong (1955) monogam. Armstrong führt diese ausnahmsweise Monogamie auf das lokal knappe Futterangebot zurück. Analog dazu sind die zäh zusammenhaltenden Paare der Alpendohle durch die Dauermonogamie den extrem harten Bedingungen, welchen ein Standvogel im Gebirge ausgesetzt ist, gut angepaßt. Gerade in einem Biotop, der hohe Nestlingssterblichkeit verursacht, produziert ein ♂ im Durchschnitt wohl mehr Nachkommen, wenn es sich mit nur einem ♀ paart und diesem bei der Aufzucht der Jungen hilft.

Dank. Bei meiner Arbeit haben mich viele Helfer unterstützt. Mein besonderer Dank gilt Dr. G. Wagner, Bern, für seine Beratung und stete Ermunterung, sowie Prof. Dr. H. Kummer und Dr. B. Nievergelt, Zürich, für ihre Hilfe bei der Schlußfassung. Herzlichen Dank schulde ich den Direktoren der Pilatusbahnen, M. Isenegger und H. Vonwyl (Freikarte), und Prof. Dr. R. Ineichen, Horw, für die mathematische Beratung. Für ornithologische Beratung danke ich Dr. E. Sutter, Basel, sowie Prof. Dr. U.N. Glutz von Blotzheim, Dr. R. Furrer und Dr. A. Schifferli, alle Sempach, für praktische Hilfe E. Benz, Kriens, H.R. Graf, Meggen, J.P. Grüter, Luzern, H. Mäder, Rehetobel, und für die Übersetzung der Zusammenfassung meiner Tochter Andrea sowie Dr. L. Schifferli, Sempach. Dankbar denke ich auch an Dr. U.A. Corti, Zürich, der mir kurz vor seinem Tode (1969) sein gesamtes Material über Alpendohlen zur Verfügung gestellt hat.

Zusammenfassung, Summary

In einer rund 300 Vögel starken Kolonie der Alpendohle am Pilatus in den Zentralschweizer Voralpen (2120 m ü.M.) wurden in zehn Jahren 370 Ex. gefangen und individuell markiert.

Fünfzehn Fernfunde beringter Jungdohlen deuten auf Jungvogelzüge von Kolonie zu Kolonie hin.

Die aggressiven und defensiven Verhaltensweisen werden beschrieben und auf ihre Häufigkeit hin untersucht. Die ungefährlichen aggressiven Verhaltensweisen sind häufig; Verhaltensweisen mit hohem Verletzungsrisiko wurden selten beobachtet. Eindrücklich, aber äußerst selten zu beobachten ist der «Kampf auf Leben und Tod».

Alpendohlenpaare verfügen über optische und akustische Signale und über Verhaltensweisen, welche die Paarbindung fördern dürften, so z.B. das Nahesitzen, den Paarflug und das Begrüßungsgeschrei. Auffallend ist das ganzjährige Paarfüttern des ♀ durch das ♂. Die 44 in zehn Jahren beobachteten Brutpaare blieben eine bis acht Brutperioden lang beisammen. Der Durchschnitt betrug 2,5 Brutperioden pro Paar.

Es wird von einem Fall von Lauttradition innerhalb der Hierarchiespitze berichtet (Dominanzlaut, vgl. 5.1. und Tab. 2).

Anhand von 1904 protokollierten Auseinandersetzungen wird das Vorhandensein einer sozialen Rangordnung nachgewiesen. Verpaarte ♂ nehmen in ihr die höchste, ♀ die niedrigste Stellung ein. Änderungen in der Rangordnung ergeben sich durch die Verpaarung, welche die ♂, nicht aber die ♀ aufsteigen läßt. Ein Umfärbeversuch läßt schließen, daß das Jugendkleid den Rang beeinflussen kann.

Als auffälliges, aber schwierig zu deutendes Phänomen wird die Gruppenbalz beschrieben. Sie wurde bisher bei keiner andern Corvidenart beobachtet.

Contribution to the social behaviour of the Alpine Chough Pyrrhocorax graculus

Over a period of ten years 370 Alpine Choughs have been marked individually in a colony of some 300 birds on Mount Pilatus (2120 m ASL) in the Lower Alps of Central Switzerland.

15 birds ringed as juveniles were subsequently observed at other places (within a radius of some

150 km), indicating that there is some movement between colonies.

Different postures of aggressive and defensive behaviour are described and their frequency of occurrence studied (figures 5, 6; table 1). Ritualised aggression is commonly observed but patterns with a high risk of injury are rare and real "fighting to the death" is very rare.

Mated pairs use postures (figure 7) as well as acoustic signals (figure 8) which presumably strengthen the pair bond, such as sitting in close proximity, flying in pairs and calls given to greet the partner or indicate its recognition. It is remarkable that the mated male feeds his female throughout the year. In the ten year covered, 44 pairs stayed together for 1–8 years (mean 2,5 years).

The analysis of 1904 interactions between marked individuals shows that there is a social hierarchy within the colony (tables 3, 4). Mated males are in the highest positions, females rank lowest. Unlike females, unmated males may improve their ranking by pairing. An experiment (dying bill and feet of an adult bird with immature colouring) indicated that colouring might influence the ranking position (table 6).

Group-mating, not observed in any other corvids, is described, but its function is still largely unknown (figures 12, 14, 15; table 7).

As other corvids, Alpine Chough may imitate other calls. On 17 March 1970 a high ranking male adopted a new call for the first time which had a stronger effect on the other colony members than any of the usual threatening calls (Dominanzlaut, dominance call, figure 9). He regularly used it thereafter (193 times over three years with 54 visits at the colony; table 2) and gradually other high ranking males adopted this same call. Two males used it only as long as they were paired and thus in top ranks but not thereafter. These observations suggest that the newly adopted call was used to manifest an already established ranking system, rather than to improve the position of an individual bird.

Literatur

ARMSTRONG, E.A. (1955): The Wren. London.

BAILLY, J.B. (1850): Observations sur les mœurs et les habitudes des oiseaux de la Savoie. Mém. Acad. royale Savoie 13: 41–140.

BÖHMER, A. (1976): Zur Struktur der schweizerischen Rabenkrähenpopulation. Orn. Beob. 73: 109–136.

BÜCHEL, H.P. (1974): Beobachtungen über die winterliche Kulturfolge, die Brutbiologie sowie einige vermutlich angeborene Verhaltensweisen der Alpendohle. Mitt. Naturf. Ges. Luzern 24: 72–94.

CORTI, U.A. (1966): Manuskript über eigene und fremde Beobachtungen an Alpendohlen (1966 an H.P.Büchel übergeben).

FRITSCHI, E. (1940): Die Alpendohlen von Davos. Vögel d. Heimat 10: 114–116.

GAMBON, R. (1969): Die Alpendohlen des oberen Engelbergertales. Schweizer Jugend forscht, Wettbewerb 1969 (Mskr.).

GIRTANNER, A. (1900): Die Alpendohle in den Schweizer Alpen. Diana 18: 112–139.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.

GOODWIN, D. (1976): Crows of the world. London.

GOTHE, J. (1962): Zur Droh- und Beschwichtigungsgebärde des Kolkraben. Z. Tierpsych. 19: 687–691.

GWINNER, E. (1964): Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkraben. Z. Tierpsych. 21: 657–748.

HOLYOAK, D. (1972): Behaviour and ecology of the Chough and the Alpine Chough. Bird Study 19: 215–227.

IMMELMANN, K. (1966): Beobachtungen an Schwalbenstaren. J. Orn. 107: 37–69.

KELLER, F.C. (1886): Die Alpendohle. Allg. Enzykl. d. ges. Forst- u. Jagdwiss., Bd. 1: 135–138.

LOVARI, S. (1978): Flocking behaviour of the Chough and the Alpine Chough. Gerfaut 68: 163–176.

LORENZ, K. (1927): Beobachtungen an Dohlen. J. Orn. 75: 511–519. – (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Orn. 79: 67–127.

MURR, F. (1921): Neues von der Alpendohle. Waldrapp 3: 2–4. – (1957): Zur Kulturfolge der Alpendohle. Anz. Orn. Ges. Bayern 4: 556–558.

NOLL, H. (1956): Aus Leben und Forschung von E.H.Zollikofer. Ber. St.Gall. Naturw. Ges. 75(3): 1–96.

ORIANS, G.H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Naturalist 103: 589–603.

PRAZ, J.C. (1967): Les chocards à Sion. Bull. Murith. 87: 39–53.

ROHWER, S. (1977): Status signalling in Harris Sparrows: some experiments in deception. Behaviour 61: 107–129.

ROTHSCHILD, M. (1957): L'augmentation du nombre des Chocards à bec jaune dans la région de Wengen, et l'extension de leurs terrains de pâture. Nos Oiseaux 24: 1–6.

SCHIFFERLI, A. (1953): Aus dem Leben der Alpendohle. Bericht 1952 z.H. d. Gemeinschaft d. Freunde d. Schweizerischen Vogelwarte Sempach. – (1954): Altersmäßige Zusammensetzung der Alpendohlenschwärme im Herbst und Winter. Orn. Beob. 51: 199.

SCHIFFERLI, A. & E.M.LANG (1946): Aus dem Brutleben der Alpendohle, *Pyrrhocorax graculus* (L.). Orn. Beob. 43: 114–117.

SCHJELDERUP-EBBE, J. (1922): Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Z. Psych. 88: 225–252.

SCHUSTER, W. (1902): Alpendohlen trauern um einen gefallenen Gefährten. Orn. Mschr. 27: 63–67.

Seber, G.A.F. (1973): The estimation of animal abundance and related parameters. London.
Strahm, J. (1958): Les déplacements des Chocards à bec jaune *Pyrrhocorax graculus* hôtes d'hiver de Bulle (Fribourg). Nos Oiseaux 24: 177–184. – (1960): Observations hivernales de Chocards *Pyrrhocorax graculus* dans la haute vallée de la Sarine. Nos Oiseaux 25: 265–271.
Strauss, E. (1938): Vergleichende Beobachtungen über Verhaltensweisen von Rabenvögeln. Z. Tierpsych. 2: 145–172.
Voisin, R. (1963): Une année de transhumance chez les Chocards de Monthey. Nos Oiseaux 27: 164–171. – (1966): Les Chocards alpins. Bull. Murith. 83: 107–112. – (1966): Essai d'étude partielle de transhumance des Chocards à Monthey. Bull. Murith. 83: 112–118.

Dr. H.P.Büchel, Schönbühlring 37/61, CH–6005 Luzern

Schriftenschau

Duffey, E. (1982): **Naturparks in Europa;** ein Führer zu den schönsten Naturschutzgebieten von Skandinavien bis Sizilien. Christian Verlag München, 287 S., Fr. 60.–. – Verf. hat in Zusammenarbeit mit nationalen Experten (für die Schweiz D.Burckhardt, J.Rohner) einen Bildband produziert, der 344 Schutzgebiete als repräsentative Auswahl der Landschaftsvielfalt Europas vorstellt. Berücksichtigt sind 19 Länder (aus Osteuropa nur Jugoslawien). 15 Artbeispiele für aktiven Naturschutz, darunter Wanderfalke, Bartgeier und Großtrappe, bilden die Einleitung. Im nach Ländern gegliederten Hauptteil bietet der Band eine gute Übersicht über Lage und Besonderheiten der behandelten Gebiete, verbunden mit einer Unmenge nützlicher Informationen über Pflanzen und Tiere, wobei die Vögel einen wichtigen Platz einnehmen. Aus der Schweiz fanden 22 Reservate, darunter Fanel, Kaltbrunner Ried, Pfynwald, Aletschwald und natürlich der Nationalpark Aufnahme. Abgesehen von einigen Fehlern (in Skandinavien steht für die Schneeammer stets «Schneefink»; S.116 Creux du Van im «östlichen Teil» der Schweiz) ist der Text sorgfältig redigiert. Etwas abwegig ist die Abbildung eines brütenden Schreiregenpfeifers (Keilschwanzregenpfeifer) S.118 als Hinweis auf das Vorkommen der Art als Irrgast am Klingnauer Stausee. Insgesamt aber kann das hervorragend gedruckte und reich illustrierte Buch jedem empfohlen werden, der sich über Reservate und Naturschutzprobleme in den Länders Westeuropas informieren möchte. B.Wartmann

Meile, P. (1982): **Wintersportanlagen in alpinen Lebensräumen des Birkhuhns *(Tetrao tetrix).*** Hg. Univ. Innsbruck; Alpinbiologische Studien 17, 101 S., 12 Tab., 17 Abb. – Peter Meile weist im Rahmen seiner Dissertation die Überlappung der Geländeansprüche von Birkhühnern und Skifahrern quantitativ nach und zeigt die Gründe dafür im einzelnen auf. Seine Arbeit ist für den ganzen Alpenraum repräsentativ, arbeitete der Autor doch während Jahren in drei verschiedenen Gebieten: Im Kanton Schwyz in Bergföhren- und aufgelockerten Fichtenwäldern, im Karwendel (Österreich) in Legföhrenbeständen auf Kalk und Dolomit sowie im Zillertal in lockeren Lärchen-Arvenwäldern auf Gneis und Schiefer. Dabei verglich er Eigenschaften von Gelände und Vegetation an zufällig ausgewählten Punkten des jeweiligen Untersuchungsgebietes mit Zufallspunkten auf Skipisten, an Berg- und Talstationen von Skiliften und auf Birkhuhnbalzplätzen. Bergstationen und Balzplätze konzentrieren sich deshalb so oft auf dieselben Kuppen oberhalb der Waldgrenze, weil Skifahrer einen ebenen Standplatz, freie Aussicht und eine gute Abfahrtmöglichkeit schätzen, während Birkhähne Plätze brauchen, auf denen optische und akustische Balzsignale eine gute Fernwirkung haben und wo eine frühzeitige Feinderkennung und leichte Fluchtmöglichkeiten gewährleistet sind. Wie sehr Pistenplanierungen die Vielfalt an Lebensräumen zerstören, welche für die Birkhühner in den Wintereinständen so wichtig ist, wird auch mit Fotos illustriert. Für mich erschreckend sind die Angaben über die Zerstörung einst großer Balzgruppen durch Wintersportanlagen und über die große Zahl der an Kabeln verunglückenden Hühner. Störende Einflüsse wie Jagd und unkontrollierter Tourismus müssen möglichst vermieden werden, wenn das Birkhuhn nicht bald auf der Roten Liste stehen soll. Meiles Arbeit gibt den Verbänden und Amtsstellen, die sich mit Naturschutz befassen, die konkreten Daten (in einem ausführlichen Anhang tabellarisch zusammengestellt) in die Hand, die sie für die Diskussion mit Fremdenverkehrsfachleuten dringend brauchen. Er erleichtert das Gespräch zwischen beiden Gruppierungen, indem er dem Biologen die Ansprüche des Skifahrers und dem Techniker mit ausgezeichneten eigenen Verhaltensskizzen und leichtverständlichen, kurzen Texten das Birkhuhn vorstellt. Der ganz auf den praktischen Gebrauch in der Planung zugeschnittenen Arbeit ist eine große Verbreitung und eine ebensogroße Wirkung dringend zu wünschen. C.Marti