

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim)

Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen)

Christian Marti

Das Birkhuhn war noch vor zwanzig Jahren eine der in Mitteleuropa am wenigsten untersuchten Vogelarten (Glutz von Blotzheim 1962). Die bis dahin übliche Übertragung der umfangreichen fennoskandischen Forschungsergebnisse auf alpine Verhältnisse führte zu Unklarheiten und Widersprüchen. Am Zoologischen Institut der Universität Bern begann sich deshalb Ende der sechziger Jahre eine Arbeitsgruppe unter der Leitung von Prof. U. Glutz von Blotzheim der Raufusshühnerforschung zu widmen. Beim Birkhuhn wurde neben der Bestandsentwicklung (Zbinden 1983, Marti & Pauli 1983) und der Herbstnahrung (Zbinden 1984) vor allem die Winterökologie untersucht. So kennen wir heute das Aktivitätsmuster einer Population im Winter (Pauli 1974), die Nahrung des Birkhuhns im zentralalpinen Lärchen-Arvenwald im Jahresverlauf (Zettel 1974a) sowie die Winternahrung am oberen Rand des subalpinen Fichtenwaldes der Nordalpenzone (Keller et al. 1979), dazu Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der Winternahrung sowie Prinzipien der Nahrungswahl (Pauli 1978, 1980; Zbinden 1980). In letzter Zeit entstanden auch in andern Teilen der Alpen Arbeiten z. B. zur Bestandsdichte und zum Einfluss der Jagd (Ellison et al. 1981) und des Tourismus (Meile 1982) auf die Populationen, zur Brutbiologie (Bernard 1981) und zur Herbstnahrung (Bernard-Laurent 1983).

Die Arbeiten der Berner Arbeitsgruppe zeigen, dass zumindest für zentralalpine

Populationen trotz des langen und harten Bergwinters (Abb. 1) ein mengenmässig ausreichendes Nahrungsangebot rentabel genutzt werden kann; dementsprechend nimmt auch das Körpergewicht der ♂¹ im Verlauf des Winters nicht und dasjenige der ♀¹ nur wenig ab (Marti & Pauli in Vorb.). Die Qualität der Winternahrung bezüglich der wichtigsten Nährstoffe ist aber gering. Aus der Nahrungszusammensetzung (Zettel 1974a) und den durch eigene Daten (Tab. 2) ergänzten Analysenwerten von Pauli (1978) lässt sich der durchschnittliche Gehalt an Rohprotein und an verdaulichem (HCl-Pepsin-löslichem) Rohprotein in der Nahrung errechnen (Abb. 2). Der Rohproteingehalt liegt in den Wintermonaten nur bei 10% des Trockengewichts; der blosse Energiebedarf kann jedoch nach Pauli (1978) aus gesamtzuckerreichen Nahrungspflanzen mit viel «umsetzbarer Energie» leicht gedeckt werden.

Erst wenn im Frühjahr Lärchennadeln, Knospen von Zwergsträuchern und Kräuter austreiben, können die Hühner eiweissreichere Nahrung aufnehmen. Besonders bei später Schneeschmelze und verzögertem Wachstum der Nadeln könnten daher Engpässe in der Proteinversorgung der ♀ auftreten, da sie bereits Ende Mai oder Anfang Juni 7–10 Eier legen müssen (Glutz et al. 1973). Eine mangelhafte Eiweissversorgung der ♀ in der Vorlegeperiode kann aber die Qualität der Eier und damit Brut- und

¹♂ = Hahn/Hähne, ♀ = Henne/Hennen.



Abb. 1. Birkhahn im Flug vor verschneiten Lärchen (links) und Arven im Aletschwald während starken Schneefällen; 7. Februar 1984. – *Black Grouse cock flying in front of larch and Arolla pine during heavy snowfall.*

Aufzuchterfolg negativ beeinflussen, wie beim Schottischen Moorschneehuhn² nachgewiesen wurde (Moss et al. 1975). Es stellt sich deshalb die Frage, ob die ♀ proteinreichere Nahrung aufnehmen als die ♂. Sie könnten qualitativ bessere Nahrung auch dann nutzen, wenn die Erreichbarkeit schlechter oder die Ernterentabilität geringer wäre; denn während die ♂ im Frühjahr mehrere Stunden täglich am Balzplatz zubringen, können die ♀ ihre individuelle tägliche Aktivzeit fast ausschliesslich dem Nahrungserwerb widmen.

In dieser Arbeit soll gezeigt werden, wie die ♀, in den bisherigen Untersuchungen aufgrund der Fragestellung oder der Methode meist weniger stark berücksichtigt, mit dem vorhandenen Angebot auskom-

² Wissenschaftliche, englische und deutsche Namen der Raufusshühnerarten sowie wissenschaftliche und deutsche Namen ihrer Nahrungspflanzen im Anhang.

men können. Zwei Hypothesen stehen im Vordergrund:

(a) Die ♀ könnten zumindest zeitweise Gebiete mit einem hochwertigeren Nahrungspflanzenangebot aufsuchen, da sie nicht wie die ♂ streng an die Balzplatzumgebung gebunden sind. Eine Trennung der Geschlechter im Winter vermuten u. a. Ellison et al. (1981), und sie kommt auch bei andern Raufusshühnern gelegentlich vor (s. Kapitel 4.2.4.). Zur Untersuchung dieser Frage wurden Hühner farbberingt, und einzelne ♀ wurden zudem mit einem Radioteleskopmetriesender versehen.

(b) Die ♀ könnten zwar im selben Gebiet wie die ♂ bleiben, aber das vorhandene Angebot noch selektiver nutzen. Dass Raufusshühner in der Lage sind, die proteinreichsten Pflanzenteile auszuwählen, haben Keller et al. (1979) für das Birkhuhn, Gurchinoff & Robinson (1972) für das Tannenwaldhuhn und Doerr et al. (1974) für

das Kragenhuhn gezeigt. Zur Überprüfung dieser Hypothese verglich ich die Nahrung von ♂ und ♀ nach Kotanalysen.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methode

1.1. Untersuchungsgebiet

Am Südrand des Grossen Aletschgletschers zieht sich ein Bergrücken vom Bettmerhorn über Moosfluh und Hohfluh nach WSW und biegt dann allmählich via Riederfurka und Riederhorn nach S, bevor er steil ins Walliser Rhonetal abfällt. An der Aussen-seite des Bogens liegt in seinem westlichen Teil der Lebensraum der untersuchten Birkhuhnpopulation, der Aletschwald (Abb. 3 und 4). Er steht seit 1933 unter Naturschutz und ist Teil des Jagdbanngiets Aletsch – Bietschhorn.

Das Kernstück ist ein lockerer Lärchen-Arven-Wald mit reichem Zwergstrauchunterwuchs aus Heidelbeere, Rostblättriger Alpenrose und Zwergwacholder, stellenweise Schweizerweiden. In feuchten Runsen gedeihen Grünerlen; Fichten kommen vor allem am Westteil der Hohfluh vor. Unterhalb des ca. 9000 Jahre alten Lärchen-Arven-Waldes folgen ausgedehnte Pioniergesellschaften auf den Jungmoränen. Auf den ältesten, vor ca. 130 Jahren vom Gletscher freigegebenen Teilen stehen lockere Bestände von Lärchen, Birken und kleinen Fichten (Richard 1968, Zettel 1974a). Über der durch intensive Bewirtschaftung erniedrigten Waldgrenze finden sich Zwergstrauchgesellschaften, vor allem mit Moorbeere und Rostblättriger Alpenrose (Bossert 1980), während im W, an der Westflanke des Riederhorns, ein steiler, felsdurchsetzter Fichtenwald anschliesst, der sogenannte Tiefwald (Galland 1976). An den SE-Hängen gedeihen alpine Rasengesellschaften, die mit einer felsigen Steilstufe gegen das Siedlungsgebiet Riederalp und Bettmeralp (ca. 1900 m ü. M.) abgeschlossen werden. Unter dem Plateau mit diesen Tourismuszentren folgen grosse Fichtenwälder.

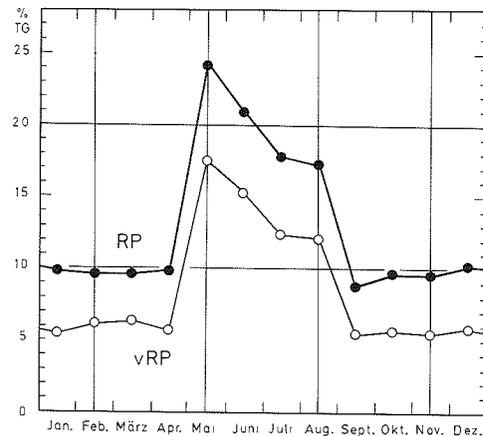


Abb. 2. Gehalt an Rohprotein (RP) und an verdaulichem (= HCl-Pepsin-löslichem) Rohprotein (vRP) der Birkhuhnnahrung im Jahresverlauf. Angaben in % der Trockensubstanz, berechnet nach Kotanalysen von Zettel (1974a) und nach Nährstoffanalysen von Pauli (1978) sowie eigenen Daten (Tab. 2). – Contents in crude protein (RP) and digestible (= soluble in HCl-pepsin) crude protein (vRP) in the Black Grouse diet over the year. Given in % of dry matter, calculated from fecal analysis from Zettel (1974a), nutritional analyses from Pauli (1978) and own data (Tab. 2).

1.2. Ermittlung der Aufenthaltsgebiete

Birkhühner können im Winter mit Handnetzen aus ihren Schlafhöhlen im Schnee herausgefangen und anschliessend sichtmarkiert werden. Auf diese Weise ermittelte Pauli (1974) die Aufenthaltsräume von ♂. Durch Wiederfänge beringter ♂ und durch Ablesen der Farbringe mit dem Fernrohr an den Balzplätzen erhielt ich weitere Angaben über die Gebietsnutzung durch die ♂. Da die ♀ viel schwieriger zu beobachten sind, fing ich in den Wintern 1980/81 und 1981/82 acht ♀ und versah sie mit Kleinsendern für die Radiotelemetrie.

In der Rauhfusshühnerforschung war man zum Abschätzen der Grösse von Aufenthaltsgebieten bis vor kurzem auf Einzelbeobachtungen (Zusammenstellung De Vos 1983) und Feststellungen sichtmarkierter Tiere angewiesen (z. B. Pauli 1974). Zu Beginn der sechziger Jahre wurde die Radiotelemetrie entwickelt (Cochran & Lord



Abb. 3. Der Aletschwald von der Triesthütte auf der Nordseite des Grossen Aletschgletschers aus. Der schneebedeckte Boden lässt die lockere Waldstruktur deutlich erkennen; 27. April 1984. Aufnahme H. Gfeller, Konolfingen. – *The Aletschwald, viewed from the Triest Refuge north of the Aletsch Glacier.*

1963, Verts 1963). Diese Technik wurde seither für die verschiedensten Tierarten verwendet; von Anfang an wurde sie auch für die Untersuchung von Raufusshühnern gebraucht (Kragenhuhn ab 1962; Brander 1968). Beim Birkhuhn wurde sie ausser zur Ermittlung von Aufenthaltsgebieten auch zur Überprüfung physiologischer Werte (z.B. Körpertemperatur in Schneehöhlen, Marjakangas et al. 1983), der Mortalität in schwedischen Nadelwäldern (Angelstam 1983, 1984) oder des Auswilderungserfolgs in norddeutschen Mooren eingesetzt (G. Sodeikat, mdl.). Da die Methode in dieser Zeitschrift noch nie dargestellt wurde, soll im folgenden etwas näher darauf eingegangen werden.

1.2.1. Radiotelemetrie-Ausrüstung

Ich verwendete Sender der amerikanischen Firma AVM (Champaign, Ill.). In wasserdichtes Kunstharz eingebettet und mit einer 30 cm langen flexiblen Antenne versehen,

wogen die Sender-Batterie-Einheiten ca. 30 g (Tab. 1), d.h. rund 3% vom Körpergewicht einer ♀. Die 3,5 cm langen, 3 cm breiten und ca. 2,5 cm hohen Sendereinheiten wurden den Hühnern auf den Rücken gebunden. Dazu zog ich, nach Empfehlungen der Herstellerfirma, eine ca. 1 mm dicke Nylonschnur durch eine Öse am Vorderende des Senders, führte beide Enden zusammen nach vorn zu einem Knoten im Nacken, dann je eines auf jeder Halsseite nach unten zum nächsten Knoten über der Kropfgegend, dann parallel über Brust- und Bauchmitte nach hinten, wo ich sie vor den Beinen nochmals verknötete. Beim Hochführen der beiden Teile seitlich unter den Flügeln muss man darauf achten, dass die Schnur nicht nach vorn unter die Flügelansatzstellen rutschen und dort die Haut wundscheuern kann. Sie wird zum Schluss durch die hintere Öse der Sendereinheit gezogen, verknötet und mit einem Leimtropfen gesichert (Abb. 5 und 6). Wichtig ist, dass die Befestigungsschnur satt auf der

Tab. 1. Vergleich der beiden verwendeten Sendertypen. – *Technical data of the 2 types of transmitters used.*

	SB 2	SB 2-IV
Gewicht der fertigen Sendereinheit	31 g (29–33)	28 g (26–30)
Batterie	Lithium 2,7 V	Quecksilber 1,35 V
Gewicht der Batterie	13,5 g	13,2 g
Reichweite theoretisch	2,8 km	1,4 km
Reichweite im Untersuchungsgebiet max.	1,8 km	1 (einmal 2) km
praktische Reichweite im Wald	ca. 1 km	ca. 0,5 km
Funktionsdauer theoretisch	5 Monate	10 Monate
Funktionsdauer praktisch	1mal 2 Monate	1mal 6 Monate 2mal 4,5 Monate 1mal 1,5 Monate

amerikanischen Firma WMI (Wildlife Materials, Carbondale, Ill.). Der eingebaute Lautsprecher musste bei nassem Wetter durch Überziehen eines Plasticsacks geschützt werden.

1.2.2. Durchführung, Auswertung und Leistungsfähigkeit der Radiotelemetrie

Mit Hilfe der Handantenne und des Empfängers lässt sich die Richtung bestimmen, aus der das Signal beim Beobachter eintrifft. Der Aufenthaltsort des markierten Tieres befindet sich im Schnittpunkt zweier von bekannten Standorten aus gewonnenen Peilrichtungen bzw. im Schwerpunkt des Vielecks, das durch mehrere (bei meiner Arbeit bis 8) Peilstrahlen gebildet werden kann. Bei Vorversuchen in der Ebene betrug die Abweichungen der gemessenen zur wirklichen Richtung 5° bis max. 10°; Wald und Felsen können das Signal aber reflektieren. Da im Aletschwald meist keine Sichtverbindung zwischen Sender und Empfänger besteht, wird das Signal oft vom gegenüberliegenden Talhang zurückgeworfen und scheint dann in der Regel von unten her den Hang hinaufzukommen. Die Abweichungen zur wirklichen Richtung betragen gelegentlich über 90°! Durch Peilung von wenigen erhöhten und wenn möglich baumfreien Geländepunkten aus liess sich das Problem der Reflexionen vermindern und zudem die Eintragung der Peilrichtung in die Karte erleichtern. Besonders wichtig war die Kontrolle der Lo-

kalisierung aus möglichst geringer Distanz (50–100 m), was allerdings leider nicht immer ohne Störung der ♀ möglich war. Das ursprüngliche Ziel, ♀ in schwer zugänglichen Gebieten wie z. B. dem Tiefwald von weit her lokalisieren zu können, wurde somit nicht erreicht, doch konnten solche Gebiete dank der Radiotelemetrie gezielt betreten werden. Vom Schnittpunkt zweier Peilrichtungen aus fand ich den Sender jeweils recht rasch, und es war sogar möglich, innerhalb einer auf engem Raum im Schnee eingegrabenen Hennengruppe die Lage der markierten ♀ eindeutig zu bestimmen.

Von den beiden ♀1 und 2, von denen viele Lokalisierungen vorliegen, verwendete ich die der ersten Woche nach dem Fang nicht, da sich Tiere anfänglich oft nicht normal verhalten sollen. Die ♀ wurden anschliessend etwa jede zweite Woche für 2–4 Tage mit Hilfe der Radiotelemetrie überwacht (Tab. 3).

Für die Auswertung verwendete ich von jeder ♀ nur eine Lokalisierung pro Ruheperiode, also zwei pro Tag, um Aufenthalte in leicht kontrollierbarem Gebiet nicht überzubewerten. Den Nachtruheplatz bestimmte ich am Abend oder am Morgen, z. T. auch während der Aktivitätsperioden, da sich die Hühner vor allem im Winter vor und nach der Ruhe meist nicht weit verschieben. Beim Vorliegen mehrerer Lokalisierungen pro Ruheperiode wählte ich die zuverlässigsten aus: Sichtkontakte, Peilungen aus geringer Distanz (erkennbar an der grossen Signalintensität) und solche, bei

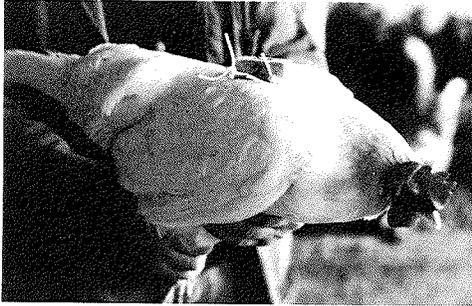


Abb. 5. Haushuhn mit einer Senderattrappe bei Vorversuchen in Scheunen BE, 31. März 1980. – *Domestic hen with transmitter imitation.*

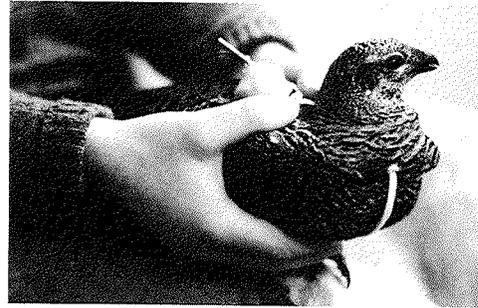


Abb. 6. Birkhenne 1 mit Sender, 14. Januar 1981 abends. – *Black Grouse hen with transmitter.*

denen die Peilrichtungen durch einen Punkt gehen oder ein möglichst kleines Vieleck bilden. Soweit überprüfbar, betrug der Fehler bei einer Lokalisierung nie mehr als 50 m; er dürfte meist um 20–30 m liegen.

1.2.3. Zuverlässigkeit der Radiotelemetrie-Resultate

Die einzelnen Lokalisierungen der ♀ durch die Radiotelemetrie sind trotz der während der Arbeit z. T. aufgetretenen technischen Schwierigkeiten recht präzise. Dagegen wurde die Ermittlung des Aufenthaltsgebietes mit Hilfe der einzelnen Lokalisationen dadurch beeinflusst, dass die Verfolgung der markierten ♀ nicht lückenlos war und dass ich die ♀ gelegentlich aufscheuchte. Diese beiden Fehlerquellen wirken sich in entgegengesetzter Richtung auf die Resultate aus.

Schwerer wiegt der Einwand, dass sich ♀ mit aufgebundenen Sendern anders verhalten könnten als unmarkierte. Bei Vorversuchen mit Haushühnern (Abb. 5) verschwanden allerdings alle feststellbaren Verhaltensänderungen innerhalb weniger Stunden nach dem Aufbinden der Senderattrappe, sofern diese an der richtigen Stelle in der Mitte des Vorderrückens und fest genug sass. Die Hühner versorgten sie bald vollständig unter dem Gefieder. Auch mehrmonatiges Tragen hatte keine Schäden an

Haut oder Federn zur Folge. Die markierten Birkhennen verhielten sich bei den gelegentlichen Beobachtungen normal; insbesondere war die Flugfähigkeit von Anfang an nicht beeinträchtigt.

Verschiedene Autoren haben hingegen über Verhaltensänderungen in den ersten Tagen des Sendertragens berichtet (z. B. Nenno & Healy 1979 für Truthennen *Meleagris gallopavo* für 1–7 Tage; Boag 1972 für ♀ des Schottischen Moorschneehuhns während 2 Wochen; Siegfried et al. 1977 für Fleckenenten *Anas sparsa* während einigen Wochen). Alle geben aber an, dass sich Habitatwahl und Raumnutzung nicht verändern. Während Sender bei kleinen Vögeln (z. B. Amerikanische Waldschnepfe *Scolopax minor*, Ramakka 1972) und bei Wasservögeln (z. B. Krickente *Anas crecca*, Tamisier 1981; Stockente *A. platyrhynchos* und Blauflügelente *A. discors*, Greenwood & Sargeant 1973) gelegentlich bleibende und deutliche Verhaltensänderungen bewirken, scheinen alle daraufhin untersuchten Rauhfusshühnerarten bald nach der Markierung wieder normales Verhalten zu zeigen (Schottisches Moorschneehuhn: Boag 1972, Boag et al. 1973, Erikstad 1979; Kragenhuhn: Maxson 1978; Tannenwaldhuhn: Keppie & Herzog 1978, Herzog 1979). Dies gilt auch für das Birkhuhn (Robel 1969a und b, Niewold & Nijland 1979, Angelstam 1983). Wichtig ist allerdings, dass die ♀ nicht in kritischen Phasen wie zu

Beginn der Brutzeit markiert werden (Lance & Watson 1977 für das Schottische Moorschneehuhn).

1.3. Nahrungsuntersuchungen

1.3.1. Kotanalyse

Die unverdauten Epidermen in der Walzenlosung erlauben unter dem Mikroskop die Bestimmung der pflanzlichen Nahrung. Der Kot wird in einer Ultrazentrifugalmühle schonend gemahlen (Marti 1980a, 1982) und dann nach der Methode von Hegg (1961) und Zettel (1974a, b) weiterpräpariert. Eine kleine Menge wird in einem heissen Glycerin-Wasser-Gemisch (1 : 1) aufgeweicht. Durch kurzes Kochen in Kalilauge (KOH 10%) und anschliessend in einer Mischung von Chrom- und Salpetersäure (HCrO₃ und HNO₃ je 5%) werden die Epidermen gebleicht und dann in einer alkoholischen Lösung von Sudan III gefärbt.

Von jeder Kotprobe werden 600 eindeutig bestimmbare Epidermisfragmente ausgezählt. Die Teilchenzahlen müssen mit Hilfe von Quantifizierungsfaktoren, gewonnen durch Auszählung kleiner Mengen jedes in der Nahrung vorkommenden Pflanzenteils, in Trockengewichtsanteile umgerechnet werden (Zettel 1974 a und b),

worauf durch Berücksichtigung des Wassergehalts jedes Pflanzenteils auch die Frischgewichtsanteile ermittelt werden können. Die Genauigkeit und Zuverlässigkeit dieser in unserer Arbeitsgruppe oft verwendeten Methode wurde u.a. durch Experimente mit Pflanzenmischungen bekannter Zusammensetzung belegt (Marti 1982).

Die Summe der Produkte aus Trockengewichtsanteilen jeder Nahrungskomponente und ihrem Gehalt an Rohprotein bzw. verdaulichem Rohprotein entspricht dem Gesamtgehalt an diesen Stoffen der durch eine Kotprobe repräsentierten Nahrung. Für diese Berechnungen verwendete ich die Analysenwerte von Pauli (1978) und Bossert (1980); für einzelne Pflanzenteile liess ich nach derselben Methode weitere Analysen machen, deren Ergebnisse in Tab.2 zusammengefasst sind. Wo nötig, verwendete ich die Analysenwerte auch für andere als die Monate, aus denen die Proben stammten, sofern dies zulässig schien. Zudem rechnete ich im Mai mit dem Juniwert für Lärchennadeln aus Pauli (1978), d.h. mit 30,7% statt 24,0% Rohprotein und 21,5% statt 16,8% verdaulichem Rohprotein, da in meinem Untersuchungsjahr (1978) die Schneeschmelze und damit das Austreiben der Nadeln sehr spät erfolgten. Der Proteingehalt von Nadeln und Blättern

Tab.2. Gehalt an Rohprotein (RP) und verdaulichem Rohprotein (vRP) von Pflanzenteilen, die zusätzlich zu den von Pauli (1978) und Bossert (1980) untersuchten Nahrungskomponenten untersucht wurden, sowie von Ameisen (*Formica rufa*). Je 1 Bestimmung, Angaben in % des Trockengewichts. – *Content in crude protein (RP) and digestible crude protein (vRP) of plant parts, which have been analyzed additionally to the diet components earlier analyzed by Pauli (1978) and Bossert (1980), as well as of ants (Formica rufa). 1 analysis each, given in % of dry matter.*

Pflanze	Teil	Monat	RP	vRP
<i>Larix decidua</i>	männl. Zapfen	Mai	17,7	14,1
	weibl. Zapfen	Mai	24,5	17,8
<i>Pinus cembra</i>	Knospe	Mai	22,0	17,0
	weibl. Zapfen	Mai	13,1	7,8
	Nadel	Mai		5,5
<i>Picea abies</i>	Knospe	März	11,0	7,3
<i>Juniperus c. nana</i>	Nadel	März		4,1
<i>Betula pendula</i>	Kätzchen	Mai	16,5	7,5
<i>Formica rufa</i>	(ganzes Tier)	August	67,0	36,1

ist unmittelbar beim Austreiben am höchsten (Zbinden 1979).

Die Diversität (die negative Summe der Produkte aus Anteil und natürlichem Logarithmus dieses Anteils jeder Nahrungskomponente), ein Mass für die Vielseitigkeit der Nahrung, wurde nach Frischgewichtsanteilen berechnet, da diese eher mit den Volumenanteilen vergleichbar und damit für die Beurteilung der Nahrungswahl eines Huhns geeigneter sind. Die Berechnungen sowie die Detailergebnisse der Kotanalysen können auf Wunsch vom Verfasser zur Verfügung gestellt werden.

1.3.2. Kotprobenwahl, Statistik

Die Nahrung von ♂ und ♀ wurde durch Analyse von Kotproben untersucht, die sich eindeutig einem der beiden Geschlechter zuordnen liessen. Bei der Auswahl der beiden Proben eines Kotprobenpaares aus den ca. 200 von März bis Juni 1978 gesammelten Proben achtete ich darauf, dass sie wenn möglich vom selben Tag stammten und bezüglich Uhrzeit, Fundort sowie Vegetations- und Wetterverhältnissen zum Zeitpunkt der Abgabe möglichst weitgehend vergleichbar waren. Da Birkhühner aber nicht paarweise leben, ist diese Zuordnung nur zulässig, wenn die Aufenthaltsgebiete beider Geschlechter übereinstimmen.

Neben den Proben aus dem Frühjahr 1978 analysierte ich einige Kotproben von radiotelemetrisch markierten ♀, um die Veränderung der Nahrungszusammensetzung von Tag zu Tag zu prüfen.

Abweichungen zwischen den Mittelwerten von Protein- und Diversitätswerten sowie von Anteilen einzelner Nahrungskomponenten bei ♂ und ♀ prüfte ich mit dem Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentest, wobei ich teilweise nacheinander je 2 Abschnitte der Untersuchungsperiode zusammenfasste, um genügend Probenpaare für den Test zu erhalten. Bei Zusammenfassung aller 25 Paare wurde der z-Test verwendet. Die Signifikanz der Korrelationskoeffizienten wurde mit dem t-Test (Ried-

wyl 1978) geprüft, und mittels Varianzanalysen untersuchte ich, ob die Steigungen von Regressionsgeraden signifikant von Null abweichen. Als Sicherheitsschwelle wurde bei allen Tests $\alpha = 5\%$ gewählt.

2. Ergebnisse

2.1. Aufenthaltsgebiete

2.1.1. Ergebnisse der Radiotelemetrie

Die ♀2 konnte 4½ Monate, ♀8 3½, ♀4 3 und ♀1 2 Monate lang verfolgt werden. Bei den anderen vier ♀ lag die Beobachtungsdauer unter 1½ Monaten (Tab. 3). Die Aufenthaltsgebiete der vier am längsten verfolgten ♀ wiesen eine Fläche von 33, 35, 36 und 44 ha auf (Tab. 4). Die ausschliesslich am Nordhang gelegenen Gebiete waren mehr langgezogen und erstreckten sich horizontal dem Hang entlang. Fast kreisförmig war dagegen das Gebiet der ♀1, welche den Bereich des Übergangs Riederfurka bewohnte (Abb. 7 und 8).

Wegen ihrer gestreckten Form sind die grössten Ausdehnungen der Aufenthaltsgebiete mit 800–1610 m beachtlich. Den längsten Flug einer markierten ♀, den ich beobachten konnte, unternahm ♀4: sie startete, wahrscheinlich ohne von mir gestört worden zu sein, am 27.12.81 am Rand ihres Aufenthaltsgebietes, flog an mir vorbei über dessen Zentrum und verschwand nach ca. 400 m hinter einer Kuppe; 90 min später fand ich sie 950 m von der Abflugstelle entfernt wieder.

Die Nutzung der Aufenthaltsgebiete erwies sich als recht ausgeglichen (Abb. 8). Innerhalb einer Beobachtungsperiode von 2–4 Tagen wurde eine ♀ oft an den verschiedensten Stellen in ihrem Gebiet angetroffen. Die ♀ hielten sich gelegentlich einige Tage in einem kleinen Teil ihres Aufenthaltsgebietes auf, konnten aber auch das ganze in kurzer Zeit durchstreifen. Lediglich bei ♀2 ist eine leichte Verschiebung des Aktivitätsschwerpunkts nach W feststellbar. Entsprechend der Verteilung der Pflanzengesellschaften im Untersuchungs-

Tab.3. Angaben zu den 8 radioelemetrisch verfolgten Birkhennen; Beginn, Dauer und Ende der Überwachung. – *Information on 8 ♀ Black Grouse equipped with transmitters. Start, length and end of supervision.*

	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	♀ 5	♀ 6	♀ 7	♀ 8
Alter der ♀	ad.	ad.	ad.	ad.	ad.	ad.	juv.	ad.
Sendertyp	SB 2	SB 2-IV	SB 2-IV	SB 2-IV	SB 2-IV	SB 2	SB 2-IV	SB 2-IV
Fang	14.1.81	21.1.81	22.12.81	22.12.81	22.12.81	22.12.81	29.12.81	23.1.82
Letzte Lokalisierung lebend	12.3.82	31.5.81?	27.12.81	27.3.82?	10.1.82?	23.1.82	9.2.82	8.5.82
Anzahl Sendetage	57	130	6	95	19	32	42	105
Tage mit Peilungen	24	36	6	17	9	10	10	21
Anzahl Beobachtungsperioden	6	11	2	5	4	3	4	8
Anzahl Lokalisierungen total	67	84	10	24	20	12	22	43
davon Sichtkontakte	24	31	1	5	7	2	3	6
davon Huhn aufgescheucht n mal	5	16	–	1	4	1	1	2
Für Auswertung verwendete Lokalisierungen (1 pro Ruheperiode)	35	54	7	15	14	9	15	33
Grund für Schluss der Verfolgung:								
Senderpanne	12.3.82?						9.2.82?	8.5.82?
Tod des Huhns festgestellt am		20.6.81	28.12.81	8.5.82	23.1.82			
Todesursache		Marder	Unfall	Adler?	Tod in Schneehöhle			
♀ verlässt Gebiet						23.1.82?		

Tab.4. Ergebnisse der Radiotelemetrie. – *Results of radio-tracking.*

	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	♀ 5	♀ 6	♀ 7	♀ 8
Fläche des Aufenthaltsgebiets (ha)	33	36	8	35	16	10	21	44
Grösste Ausdehnung des Aufenthaltsgebiets (m)	730	860	410	1420	840	800	850	1610
Mittlere Distanz zwischen 2 Lokalisierungen innerhalb einer 2–4tägigen Beob.periode (m)	182	154	69	237	169	103	221	250
Mittlere Distanz zwischen 2 Beob.perioden (m) (* Differenz statist. gesichert)	326*	276*	266	771*	183	460*	278	381
Grösste Distanz innerhalb von 2–4 Tagen (m)	640	537	196	940	233	300	530	883
Grösste Distanz zwischen 2 Beob.perioden (m)	421	452	266	1594	324	531	405	894
♀ allein n mal (bis 31.3.)	31	18	1	3	1	–	2	5
♀ mit andern ♀ zusammen n mal (bis Ende März)	–	11	–	1	3	1	–	1

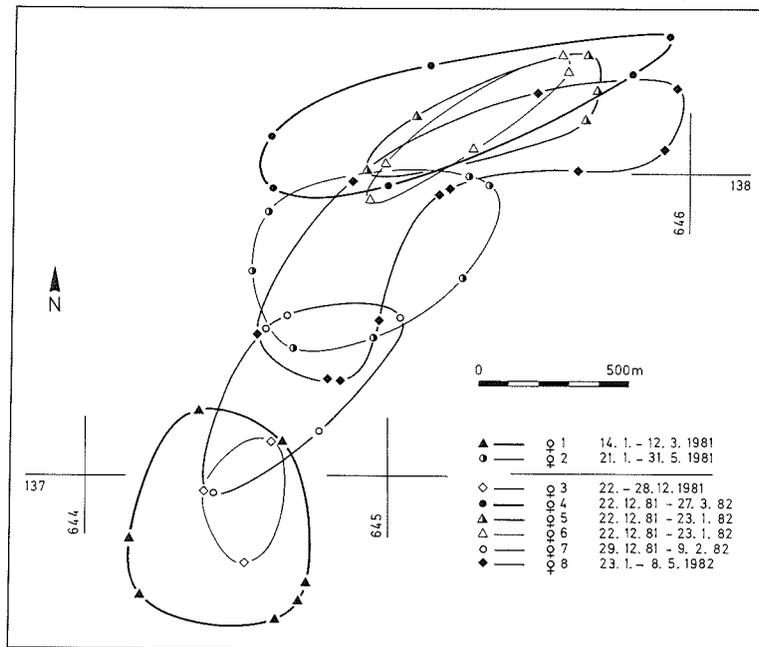


Abb. 7. Lage und Ausdehnung der Aufenthaltsgebiete aller acht radiotelemetrisch verfolgten ♀. Eingezeichnet sind die äussersten Lokalisierungen, mit deren Hilfe die ungefähren Grenzen des Aufenthaltsgebiets von Hand eingepasst wurden. Konkave Linien wurden nur bei ♀8 verwendet, um nicht benützte obere Gebietsteile auszuschliessen. Es waren nie mehr als 4 markierte ♀ gleichzeitig im Gebiet. Angegeben sind auch einzelne Kilometerlinien des schweizerischen Koordinatennetzes. – Home ranges of all the ♀ supervised by radio-tracking. The approximative boundaries are fitted by taking the outermost localisations. Concave lines were used only for ♀8 to exclude higher parts of the area which were not exploited. There were never more than 4 marked ♀ in the area at any one time. Crosses and numbers refer to the coordinate grid.

gebiet nutzten sie vor allem (♀2, 3 und 7 sogar ausschliesslich) den Lärchen-Arven-Wald; ♀1 hielt sich gelegentlich im Grenzbereich zum subalpinen Fichtenwald auf, während die Aufenthaltsgebiete der vier andern ♀ zu einem kleinen Teil in den ältesten, obersten Ausbildungen der Pioniervegetation auf den Jungmoränen liegen.

Die Aufenthaltsgebiete der gleichzeitig verfolgten ♀ (♀4–6, dann ♀4 und 8) zeigen eine starke Überlappung. ♀ versammeln sich im Winter oft in grösseren Trupps, ohne Aggressionen zu zeigen (Aggressionen zwischen ♀ kommen gelegentlich am Balzplatz vor; H.R. Pauli mdl.). So bildeten die drei ♀4–6 beim Fang eine lose Gruppe am oberen Rand der Jungmoräne, hielten sich aber später nie mehr nahe beieinander auf.

Dass sich die Aufenthaltsgebiete überschneiden müssen, wird auch daraus ersichtlich, dass im Untersuchungsgebiet von ca. 5 km² im Mittel 25 ♀ leben, wobei diese Zahl je nach Jahr um $\pm 30\%$ schwanken kann (Marti & Pauli 1983). Bei exklusiver Nutzung eines "home range" von $\frac{1}{3}$ km² durch eine einzige ♀ fänden im Aletschwald nur 15 ♀ Platz.

Da zwischen den Beobachtungsperioden von meist 2–4 Tagen Lücken von mehreren Tagen bis 2, einmal sogar 3 Wochen bestanden, könnte das Aufenthaltsgebiet der ♀ grösser sein als angegeben. Die Distanzen zwischen der letzten Lokalisierung einer Beobachtungsperiode und der ersten Feststellung in der folgenden sind tatsächlich im Mittel deutlich grösser als diejenigen zwi-

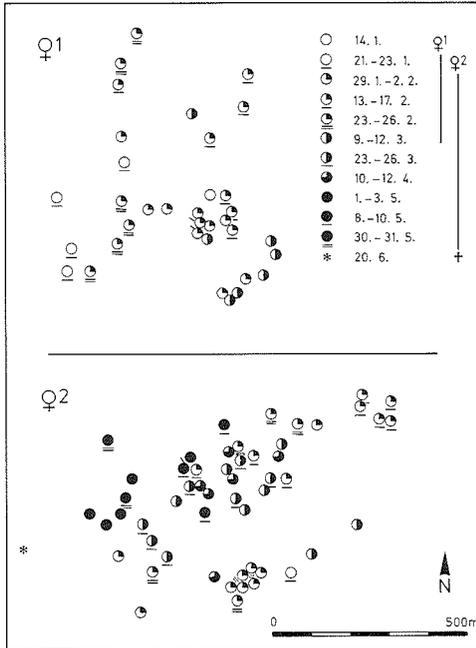


Abb. 8. Lokalisierungen der beiden im Winter 1980/81 mit Sendern markierten ♀, unterteilt nach den einzelnen Untersuchungsperioden. Die Lage des Totfundes von ♀2 ist in Abb. 7 nicht berücksichtigt, da die ♀ von einem Steinmarder getötet und verschleppt wurde. – *Localisations of the two ♀ equipped with transmitters in the winter of 1980/81, subdivided in observation periods. The place where ♀2 was recovered dead is not taken into account in Fig. 7, because this ♀ had been killed and carried away by a Beech Marten.*

schen zwei Lokalisierungen innerhalb einer Periode (Tab.4). Dies liegt vor allem daran, dass sich ♀ innerhalb eines Tages oder von Tag zu Tag häufig nicht oder nur sehr wenig verschieben. Die grössten Distanzen zwischen zwei Lokalisierungen innerhalb einer Periode liegen aber in derselben Grössenordnung wie die zwischen den Perioden (Tab.4.). Ich nehme daher an, dass durch die Beobachtungslücken keine grossen Fehler entstanden.

Die mit Sender versehenen ♀ erwiesen sich als ausserordentlich sesshaft, vermochten offensichtlich ihre winterlichen Nahrungsansprüche ähnlich wie ♂ (s. Pauli

1974) auf kleinem Raum zu befriedigen und haben auf kurzfristige Ausflüge aus ihrem unerwartet kleinen Aufenthaltsgebiet verzichtet.

2.1.2. Resultate der Beringung

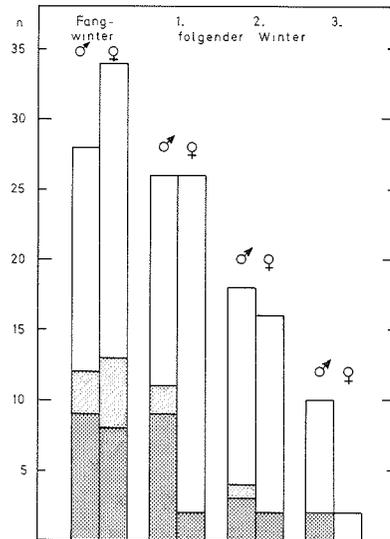
H. R. Pauli und J. Zettel begannen mit ihren Helfern im Winter 1970/71 mit dem Fang und der Beringung von Birkhühnern im Aletschwald. In den vier Wintern von Dezember 1980 bis Februar 1984 unternahm ich verstärkte Fanganstrengungen. Dies führte dazu, dass in den beiden letzten Wintern fast jeder adulte ♂ beim Fang bereits beringt war (4 von 5 bzw. 5 von 6 ♂) (Tab.5). Dagegen wurde in der ganzen Fangzeit nur zweimal eine ♀ in einem auf die Beringung folgenden Winter wiedergefangen; dabei handelte es sich beide Male um dasselbe Tier! Eine weitere, als adult beringte ♀ wurde 2 Jahre nach der Beringung tot aufgefunden.

An den seit Ende 1980 verwendeten Farbringen können Hühner durch Beobachtung vor allem im Frühling am Balzplatz individuell erkannt werden. Dank solcher Beobachtungen und dank der Wiederfänge lässt sich bestimmen, wieviele der bis zum gegebenen Zeitpunkt gesamthaft markierten Hühner in jedem Winter minimal noch vorhanden sind. Abb.9 zeigt die Ergebnisse für die zwischen Dezember 1980 und Februar 1984 gefangenen Hühner. Auffällig ist vor allem der Unterschied im ersten auf die Beringung folgenden Winter: 44% (11 von 25) der beringten ♂, aber nur 8% (2 von 26) der beringten ♀ sind noch im Gebiet nachgewiesen worden.

Da das Geschlechterverhältnis ausgeglichen ist (Marti & Pauli 1983), lässt sich dieser Unterschied kaum durch höhere Sterblichkeit der ♀ deuten; zudem weisen auch Merkmale der Armschwingenmauser (Marti & Zbinden, in Vorb.) darauf hin, dass die Altersstruktur bei beiden Geschlechtern weitgehend gleich ist; auch in den Niederlanden fand de Vos (1983) für eine ähnliche Lebenserwartung wie für ♂.

Auch methodische Fehler können die

Abb. 9. Anzahl der im Beringungs- und den drei folgenden Wintern noch im Untersuchungsgebiet festgestellten Birkhühner (punktiert) gemessen an der Gesamtzahl der zwischen Dez. 1980 und Feb. 1984 beringten Hühner (ganze Säule). Diese lässt sich aus Tab. 5 berechnen: nur die im Winter 1980/81 beringten 10 ♂ und 2 ♀ hätten bis zum Ende der Untersuchungszeit während vier Wintern anwesend sein können; diese und die Hühner des Winters 1981/82 während drei Wintern usw. Die Mortalität in diesen max. 3¼-Jahren wurde nicht berücksichtigt, da sie für die ♂ und für die teilweise mit Sendern markierten ♀ nicht gleich gut bekannt war. Dunkler Punktraster = durch Wiederfang und z. T. zusätzlich durch Beobachtung festgestellte Hühner; heller Punktraster = nur beobachtete Tiere. – *Numbers of Black Grouse encountered in the study area during the winter of first capture and the 3 subsequent ones (shaded) as compared to the total number of ringed birds summed up over each year, from Dec. 1980 till Feb. 1984, not taking into account mortality. Light dotting = birds identified only by sighting, heavy dotting = recaptured birds.*



Differenz kaum verursacht haben: Es wurden gesamthaft fast ebensoviele ♀ beringt wie ♂ (43 ♀ gegenüber 56 ♂), in den letzten vier Wintern sogar mehr (34 ♀ und 28 ♂). Dass ♂ leichter zu beobachten sind als ♀, wirkt sich kaum aus, da im ersten Winter 9 von 11 ♂ durch Wiederfang festgestellt wurden.

Das Verschwinden der beringten ♀ lässt sich nur durch eine tatsächliche Abwanderung deuten: gelegentlich verlassen ♀ das Untersuchungsgebiet, während andere einwandern, so dass die ♀-Population des Aletschwaldes jeden Winter zu einem grossen Teil aus anderen Individuen besteht.

Dieser Befund steht scheinbar im Wider-

Tab. 5. Beringung (B), Wiederfang von in früheren Wintern beringten Birkhühnern (WF) und Kontrollfänge von im selben Winter bereits mindestens einmal gefangenen Tieren (K) sowie Gesamtzahl der Fänge (G). – *Numbers of ringed Black Grouse (B), recaptures of birds ringed in earlier winters (WF), controls of birds already captured in the same winter (K), and number of captures (G).*

Winter	♂			♀			♂	♀	♂+♀
	ad. B	juv. B	ad. WF	ad. B	juv. B	ad. WF			
1970/71	2			1					46
1971/72	4	1	1	3	1				
1972/73	6	5	2		1		4		
1973/74	2	1		1	1				
1974/75			1						
1975/76	5		1						
1977/78	2			1					87
1980/81	8	2	1	2					
1981/82	7	1	2	11	3		2	5	
1982/83	1	7	4	4	6	1	1	2	
1983/84	1	1	5	6	2	1	1		
Total	38	18	17	29	14	2	8	7	133

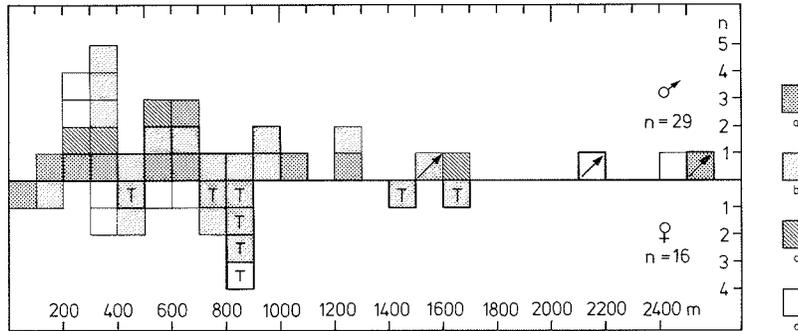


Abb. 10. Distanzen zwischen den zwei am weitesten voneinander entfernten Lokalisierungen von Birkhühnern innerhalb des Untersuchungsgebietes. a = während mehrerer Winter beobachtete adulte Tiere; b = adulte Tiere, nur 1 Beobachtungswinter; c = als juv. gefangene, in späteren Wintern wieder beobachtete Tiere; d = Tiere im ersten Winter. Dick ausgezogen = Tiere, für die 6 oder mehr Lokalisierungen vorliegen; Pfeil = Balzplatzwechsel, bzw. auf verschiedenen Arenen balzend beobachtet; T = radiotelemetrisch verfolgte ♀. – Maximum distances between observations of individual Black Grouse within the study area. a = adult birds observed during several subsequent winters; b = adult birds observed during one winter only; c = birds ringed during their first winter and observed again in subsequent winters; d = first winter birds. Heavy contours = birds localized at least 6 times; arrows = lek change, i.e. birds observed displaying on several arenas; T = ♀ supervised by radiotelemetry.

spruch zu den Ergebnissen der Radiotelemetrie. Die Ortstreue der ♀ wurde mit dieser Methode aber nur für einige Wintermonate nachgewiesen, und ein einziger längerer Flug pro Tier und Jahr reicht aus, um die Durchmischung der Population zu bewirken, die durch das Fehlen von Wiederfängen belegt wird. Einzelne längere Flüge aus dem Untersuchungsgebiet hinaus auf die 2–4 km entfernte Belalp wurden auch tatsächlich beobachtet (Marti & Pauli 1983), und auch bei ♀6, deren Signal nach einer Störung der ♀ nicht mehr empfangen werden konnte, nehme ich an, dass sie das Gebiet verlassen hat.

Bei den ♂ wurde der Aufenthaltsraum ganzer Balzgruppen durch die Beobachtung sichtmarkierter Tiere schon von Pauli (1974) bestimmt, so dass ich darauf verzichtete, ♂ radiotelemetrisch zu verfolgen. Pauli zeigte, dass die ♂ ganzjährig stark an die Umgebung des Balzplatzes gebunden sind und dass adulte ♂ diesen nur ausnahmsweise wechseln. Allerdings reichen die durch Direktbeobachtung und Wiederfänge gewonnenen Lokalisierungen für eine zuverlässige Bestimmung der Grösse des Aufenthaltsgebiets einzelner ♂ nicht

aus. Hingegen erlaubt die Ermittlung der Distanz zwischen den am weitesten auseinanderliegenden Feststellungen jedes Tieres einen Vergleich mit den Resultaten der Radiotelemetrie für diejenigen Hühner, welche das Untersuchungsgebiet von ca. 5 km Länge nicht verlassen haben (Abb. 10). Für diesen Vergleich konnten die Beobachtungen sichtmarkierter Tiere von H. R. Pauli (briefl.) mit ausgewertet werden.

Bei den 7 adulten radiotelemetrisch verfolgten ♀ liegen die grössten Ausdehnungen der Aufenthaltsgebiete (Tab. 4) im selben Bereich wie die Maximaldistanzen von adulten ♂, die ebenfalls nur einen Winter lang beobachtet wurden (♀: 410–1610 m, ♂: 360–1560 m). Junge ♂ legten z. T. grössere Distanzen zurück (je einmal 2450 m und 2120 m). Da die grösste Entfernung zwischen zwei Balzplätzen im Aletschwald 1300 m beträgt, haben einige ♂ die Umgebung mehrerer Arenen aufgesucht; 3 davon wurden auf verschiedenen Arenen balzend angetroffen. Innerhalb desselben Winters wechselten je 1 adulter und 1 juveniler ♂ den Balzplatz; ein adulter ♂ wechselte den Platz von einem Jahr zum nächsten.

Erstaunlich klein sind die Maximaldi-

stanzen von ♂, die während mehrerer Winter beobachtet werden konnten: bei 3 ♂, die im 3. Winter nach der Beringung kontrolliert wurden, betrug sie 120, 580 und 1270 m; ein ♂ wurde 8 Jahre nach seiner Beringung (die in seinem 1. Winter erfolgte) nur 500 m von der damaligen Fangstelle entfernt wiedergefangen.

Bei den ♀ wurden durch die Telemetrie grössere Distanzen ermittelt als durch Beobachtungen und Wiederfänge allein. Drei Fangstellen einer ♀ aus drei verschiedenen Wintern lagen sogar bloss 70 m auseinander.

2.2. Nahrung von ♂ und ♀ in der Vorlegeperiode

2.2.1. Nahrungszusammensetzung

Tab. 6 gibt die Trockengewichts-, Abb. 11 die Frischgewichtsanteile von Pflanzen, Pflanzenteilen und Pflanzengruppen in jedem Teil der Untersuchungsperiode wieder. Die wichtigsten Nahrungspflanzen sind für ♂ und ♀ dieselben; die geringen Unterschiede in den Anteilen dürften angesichts der kleinen Kotprobenzahlen eher zufällig sein. Die Ericaceen, vor allem Heidelbeere und Alpenrose, welche im Sommer und in schneearmen Wintermonaten die Hauptnahrung bilden, müssen in strengen Wintern wie im Untersuchungsjahr durch qualitativ schlechtere, aber leicht erreichbare Baumnahrung (Lärchentriebe, Fichten- und Arvennadeln) ersetzt werden; Birken und Erlen sowie einige weitere Pflanzen stellen eine quantitativ wenig bedeutende Zusatznahrung dar. Zur Zeit des Austreibens werden die jungen Lärchennadeln und -zäpfchen zur wichtigsten Nahrung. Die Ablösung der typischen Winter- durch die Sommernahrung setzt erst im April richtig ein und dauert bis Ende Mai, erfolgt also entsprechend der Schneeschmelze sehr spät im Frühling.

Abb. 11 wurde so gestaltet, dass meine Befunde direkt mit denen von Zettel (1974a, dargestellt in Abb. 19 in Glutz et al. 1973) verglichen werden können; nur bei der Lärche habe ich eine Unterteilung vor-

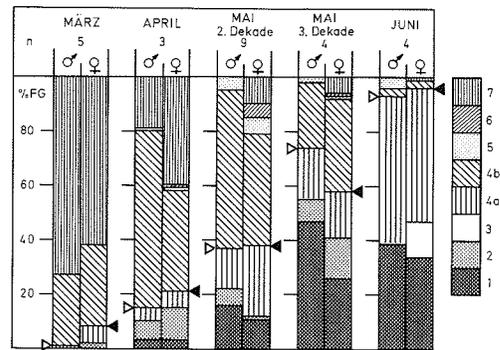


Abb. 11. Zusammensetzung der Nahrung von ♂ und ♀ in % des Frischgewichts im Frühjahr. n = Anzahl Kotprobenpaare; über dem Pfeil typische Winter-, darunter Sommernahrung. – *Diet composition for ♂ and ♀ in spring, given in percentage of fresh matter. n = number of pairs of fecal samples; above the arrow: typical winter diet, below: summer diet. Grouping of components mostly as in Glutz et al. (1973) after results from Zettel (1974a).*

1 = Vaccinien: Heidelbeertriebe, Spuren von Preiselbeer- und Heidelbeerblättern, Blüten und Beeren / bilberry shoots, traces of cowberry and bilberry leaves, blossoms and berries.

2 = Alpenrose: Blätter und Knospen, ferner Spuren von Krähenbeere und Besenheide (Blätter) / *Rhododendron*: leaves and buds, as well as traces of crowberry and heather (leaves).

3 = Kräuter / herbs.

4 = Lärche: 4a Nadeln, ♂ und ♀ Zäpfchen, 4b Lang- und Kurztriebe / larch: 4a needles, ♂ and ♀ cones, 4b twigs and sprouts.

5 = Erle, Birke und Weide: Kätzchen und Knospen / alder, birch and willow: catkins and buds.

6 = Zwergwacholdernadeln / juniper needles.

7 = Fichte und Arve: Nadeln und Knospen, bei der Arve auch ♀ Zäpfchen / spruce and Arolla pine: needles and buds, as well as female pine cones.

genommen. Der wesentliche Unterschied besteht darin, dass die Sommernahrung in Zettels Untersuchungsjahren infolge früherer Schneeschmelze und geringerer Schneemengen früher zur Verfügung stand. So stellen 1970 und 1971 Heidelbeertriebe bereits im April 58% der Nahrung, und frische Lärchenteile (Nadeln und Zäpfchen) machten bereits im Mai 87% der Nahrung aus (Angaben in % Frischgewicht). Die grösseren Anteile der Grünerle bei Zettel (25% im März) sind ebenfalls auf die Schneeverhältnisse zurückzuführen: 1978

Tab. 6. Nahrungszusammensetzung von ♂ und ♀ im Frühjahr 1978. Angaben in % des Trockengewichts, + = weniger als 1,5%, D = Dekade, n = Anzahl Kotproben. Lt = Langtrieb, Kt = Kurztrieb, Za = junge Zapfen, Kä = Kätzchen, Kn = Knospen, St = Stengel. Nur pflanzliche Nahrung. – *Diet composition in ♂ and ♀ during spring 1978, given in percentage of dry matter. + less than 1.5%. D = decade, n = number of fecal samples. Lt = twigs, Kt = sprouts, Za = young cones, Kä = catkins, Kn = buds, St = stems. Plant food only.*

	n	März		April		Mai 2.D		Mai 3.D		Juni	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>Larix decidua</i>	Lt	27	26	67	39	60	43	10	31	+	2
	Kt	5	10	11	6	8	13	20	15	4	4
	Nadel	+		+	+	+	+	11	4	32	37
	♂ Za	+	3		2		3				15
	♀ Za	+	+	2	+	5	10	2	5	3	5
<i>Pinus cembra</i>	Nadel	3	8	+	+	+	4		5		+
	Kn	2	2	4	2	+	+		+		+
	♀ Za	13	3	4	7						
<i>Picea abies</i>	Nadel	43	44	+	16	+	4				+
	Kn	6		+	9					+	+
<i>Juniperus c. nana</i>	Nadel			+	+	+	5		+		
<i>Alnus viridis</i>	Kä/Kn			+	+	+	2		+		
<i>Betula pendula</i>	Kä					+	2				
<i>Salix</i> sp.	Kn			+	+	2	2	2		4	+
<i>Rhodod. ferrug.</i>	Blatt		2	5	6	+	+	+	10	+	+
	Kn		+	+	7	5	+	8	5	+	+
<i>Vacc. myrtillus</i>	Trieb		+	3	3	15	10	44	23	41	34
	Blatt					+					
<i>Vacc. vitis-idaea</i>	Blatt			+	+	+	+	+	+		
	St										+
<i>Calluna vulgaris</i>	Blatt				+	+	+				
<i>Empetrum n. h.</i>	Blatt		+	+		+	+	+	+		
<i>Vaccinium</i> sp.	Blüte										+
	Beere						+	+			3
Poaceae	Blatt										+
unbest. Kräuter	Blatt										11

lag so viel Schnee, dass die hohen, aber biegsamen Erlengebüsche darunter fast vollständig verschwanden. Die Birkhühner ersetzten in meinem Untersuchungsjahr die fehlende Sommernahrung durch Lärchentreibe, die oft fast die einzige Nahrung darstellten (z.B. 82% FG bei einem ♂, 81% bei einer ♀ im April), und durch Fichtennadeln. Diese erreichten im März einen Anteil von 34% bei den ♂ und von 41% bei den ♀. Abweichend von Pauli (1980) müsste ich also die Fichte als wichtige Ersatz- statt bloss als Zusatznahrung und Grünerle (sowie Zwergwacholder) nur als Zu-

satznahrung bezeichnen. Birken kommen nur auf den Jungmoränen vor und werden entsprechend unregelmässig und meist nur in kleinen Mengen genutzt. Lediglich im Kropf eines am 4.1.81 verunglückten jungen ♂ erreichte die Birke 42% des Trockengewichts der Nahrung; daneben waren nur Lärchentreibe gefressen worden (Analyse von N. Zbinden briefl.).

2.2.2. Eiweissgehalt und Diversität

Die Protein- und Diversitätswerte der Nahrung sind für jeden Abschnitt der Untersu-

chungsperiode in Tab.7 zusammengefasst. Vergleichlich mit dem starken Anstieg der Proteinwerte nach Zettel (1974a) in Abb.2 (April 9,9; Mai 24,2% Rohprotein vom Trockengewicht) erfolgt in meinem Untersuchungs-jahr der Anstieg spät und wenig ausgeprägt: erst im Juni werden die Höchstwerte von bloss um 20% Rohprotein erreicht. Da das Angebot im Frühling vielfältiger wird, nimmt auch die Streuung der Proteinwerte zu (Tab.7 und Abb.12). Die Zunahme des Rohproteingehalts von durchschnittlich 0,11% pro Tag bei ♂ und 0,12% bei ♀ (Bestimmung nach der Regressionsgeraden) ist aber statistisch signifikant, ebenso die positive Korrelation zwischen Datum und Rohprotein-Wert (♂: $r = 0,69$; ♀: $r = 0,76$).

Da die ♀ dieselbe Nahrung aufnehmen wie die ♂, ergeben sich auch beim Rohproteingehalt übereinstimmende Befunde. In keinem Abschnitt der Untersuchungsperiode und in keiner Kombination von zwei aufeinanderfolgenden Teilen sind Unterschiede statistisch nachweisbar. Dasselbe gilt für den Gehalt an verdaulichem Rohprotein. Dieser ist stark mit dem gesamten Rohproteingehalt korreliert (für ♂ und ♀ $r = 0,98$). Im Mittel sind 61% des gesamten Rohproteingehalts verdaulich ($n = 50$, $s = 5,7\%$), wobei wieder kein Unterschied zwischen ♂ und ♀ besteht.

Die Diversität der Nahrung ist bei ♀ in jedem Abschnitt der Untersuchungspe-

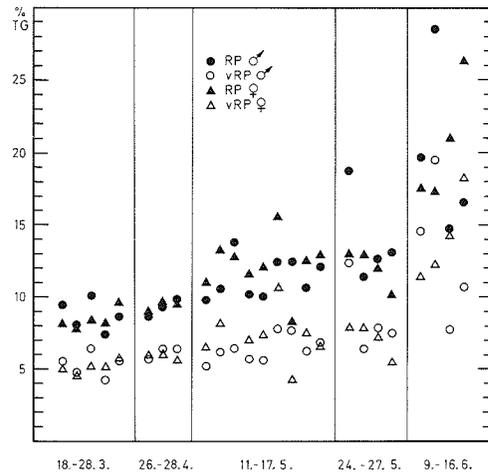


Abb. 12. Vergleich der Trockengewichtsanteile von Rohprotein (ausgefüllte Symbole) sowie verdaulichem Rohprotein in den beiden Proben eines Kotprobenpaares. Kreise = Proben von ♂, Dreiecke = Proben von ♀. – Percentage in dry matter of crude protein (solid symbols) and digestible crude protein in pairs of fecal samples. Circles = ♂ samples, triangles = ♀ samples.

riode (bzw. in jeder Zweiergruppe von Abschnitten derselben) grösser als bei ♂ (Tab.7). ♀ ernähren sich also vielseitiger als ♂. Der Unterschied liegt teils in der Anzahl der aufgenommenen Pflanzenarten (♂: 3,9; ♀: 4,6 pro Kotprobe) oder Pflanzenteile (♂: 7,5; ♀: 7,6 pro Probe, Unterschiede nicht signifikant), vor allem aber in einer ausge-

Tab. 7. Durchschnittlicher Gehalt an Rohprotein und an verdaulichem Rohprotein der Birkhuhn-nahrung in % des Trockengewichts sowie durchschnittliche Diversität der Nahrung nach Frischgewichtsanteilen. Aletschwald, Frühling 1978. n = Anzahl Kotprobenpaare, \bar{y} = Mittelwert, s = Standardabweichung, D = Dekade. – Mean content in crude protein and digestible crude protein in the Black Grouse diet, given in percentage of dry matter, and mean diversity of diet calculated from proportions in fresh matter. Aletschwald, spring 1978. n = number of fecal sample pairs, \bar{y} = mean, s = standard deviation, D = decade.

	n	Rohprotein		verdauliches Rohprotein		Diversität	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
		\bar{y}	\bar{y}	\bar{y}	\bar{y}	\bar{y}	\bar{y}
März	5	8,7 (1,1)	8,5 (0,6)	5,3 (0,8)	5,2 (0,3)	1,21 (0,22)	1,31 (0,13)
April	3	9,3 (0,6)	9,4 (0,5)	6,1 (0,4)	5,9 (0,2)	1,32 (0,50)	1,50 (0,52)
Mai 2.D	9	11,3 (1,4)	12,3 (2,0)	6,4 (0,9)	7,2 (1,7)	1,03 (0,25)	1,28 (0,27)
Mai 3.D	4	14,0 (3,2)	12,0 (1,3)	8,5 (2,6)	7,1 (1,2)	1,23 (0,35)	1,46 (0,19)
Juni	4	19,9 (6,1)	20,6 (4,2)	13,2 (5,2)	14,0 (3,0)	0,78 (0,34)	1,10 (0,46)

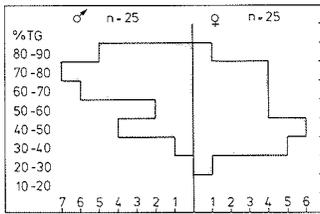


Abb. 13. Trockengewichtsanteil der mengenmässig bedeutendsten Nahrungskomponente jeder Kotprobe bei ♂ und ♀. – *Percentage in dry matter of the quantitatively most important diet component in each sample for ♂ and ♀.*

gleicheneren Verteilung (Abb. 13). Bei ♂ stellt die wichtigste Nahrungskomponente in 12 von 25 Fällen über 70% des Trockengewichts einer Probe, bei ♀ ist dies nur 5 mal der Fall, dafür erreicht bei ihnen 6 mal keine Komponente mehr als 40%.

Die Diversität (aber nicht die Anzahl der nachweisbaren Nahrungspflanzen oder Pflanzenteile) nimmt mit steigender Anzahl Kotstücke der Kotprobe zu, bei den ♂ signifikant: grosse Kotproben geben ein repräsentativeres Bild der Nahrung als kleine, da sie die Überreste einer längeren Periode der Nahrungsaufnahme enthalten. Dass grössere Proben auf eine ausgeglichene Nahrung schliessen lassen, zeigt, dass die Hühner innerhalb einer Aktivitätsperiode die Nahrungspflanze meist mehrfach wechseln. Da die Kotproben der ♂ im Mittel mehr Kotstücke (6,5; $s = 6,9$) enthalten als die der ♀ (5,4; $s = 5,3$; Differenz nicht gesichert), liegt die grössere Diversität der ♀-Nahrung nicht an der unterschiedlichen Probengrösse.

Eine Beziehung zwischen der Diversität und den Proteinwerten besteht nicht; dagegen nimmt die Diversität im Laufe der Untersuchungsperiode leicht, für ♀ sogar signifikant, ab. Diese Abnahme ist mit der Kotprobengrösse erklärbar. Diese nimmt von März bis Juni ab (für ♂ ist diese Abnahme gesichert), da ich zu Beginn unter hochwinterlichen Verhältnissen oft den ganzen Kot aus Schlafhöhlen verarbeiten konnte, während später eher einzelne Kotstücke aktiver

Hühner gesammelt wurden. Die Diversität dürfte in Wirklichkeit im Verlauf der ganzen Untersuchungsperiode etwa gleich bleiben. Dass sie trotz reichhaltiger werdendem Angebot nicht zunimmt, liegt daran, dass die Hühner neu zugängliche Nahrungsquellen für einige Zeit sehr intensiv nutzen.

2.3. Nahrung und Verhalten markierter Hennen

2.3.1. Tägliche Veränderung der Nahrung

Im Februar und im März 1981 sammelte ich an je zwei aufeinanderfolgenden Tagen den Kot aus 2 Tageshöhlen (♀1), aus 2 Nachthöhlen (♀2) und von 2 Aktivitätsperioden (♀1). Die Resultate (Abb. 14) sind für die Nahrung der entsprechenden Monate nicht repräsentativ, u. a. weil ♀1 beide Aktivitäten am Südhang der Hohfluh verbrachte, wo Zwergwacholder sehr häufig ist. Die drei Beispiele zeigen, dass sich die Nahrungszusammensetzung von Tag zu Tag nur sehr wenig verändern kann: Die Nahrungskomponenten sind innerhalb der zwei Proben einer Gruppe praktisch identisch, und die Mengenverhältnisse sind ähnlich. Die Euklidische Distanz ED (die Wurzel aus der Summe der quadrierten Differenzen zwischen den Anteilen jedes Pflanzenteils in den beiden Proben als Mass für diese Ähnlichkeit, nach Westoby et al. 1976) beträgt zwischen den Proben 1a und 1b 19,6%, zwischen 1c und 1d 15,4% und zwischen 2a und 2b 46,9%. Dagegen beträgt die ED bei den 12 anderen Zweierkombinationen aus den 6 Kotproben im Mittel 66,7% ($s = 21,6$; Variationsbreite 25,9–82,6%).

Zettel (1974a) hat aus den Kotprobenserien sichtmarkierter ♂ den Schluss gezogen, dass die Nahrungszusammensetzung von Tag zu Tag stark variiert. Die ED zwischen je 2 aufeinanderfolgenden Proben seines Materials (berechnet nach den gerundeten Frischgewichten) beträgt im Mittel aus 6 Fällen 55,2% ($s = 29,6\%$). Mit seiner Methode verarbeitete er aber pro Probe nur je 1 Kotstück, wobei die ED zwischen allen 45

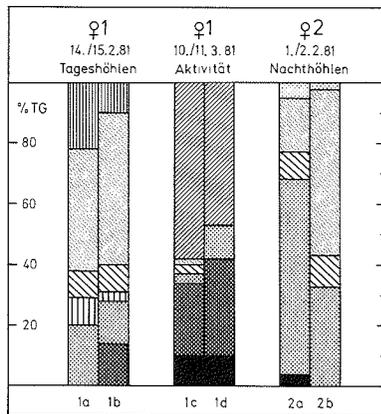


Abb. 14. Kotprobenpaare markierter ♀ von je zwei aufeinanderfolgenden Tagen. Angaben in % des Trockengewichts (TG). – Fecal samples from marked ♀ on 2 subsequent days. Results given in percentage of dry matter.

1 = Ericaceen ausser Heidelbeere und Alpenrose / *Ericaceae except bilberry and Rhododendron*.

2 = Heidelbeertriebe / *bilberry shoots*.

3 = Alpenrose: Blätter und Knospen / *Rhododendron: leaves and buds*.

4 = Lärche: 4a Zapfen, 4b Kurztriebe, 4c Langtriebe / *larch: 4a cones, 4b sprouts, 4c twigs*.

5 = Erle und Birke: Kätzchen und Knospen / *alder and birch: catkins and buds*.

6 = Zwergwacholdernadeln / *juniper needles*.

7 = Nadeln von Fichte und Arve / *spruce and Arol-la pine needles*.

Zweiergruppen aus 10 Kotstücken desselben Losungshaufens bereits 29,5% ($s = 14,2\%$) betrug. Bei der Verwendung grösserer Kotproben (was durch Mahlen des Kotes ermöglicht wird), entfällt diese grosse Variabilität, und die Nahrungsanalyse ergibt ein repräsentativeres Bild einer Aktivitätsperiode.

2.3.2. Heimlichkeit und Fluchtverhalten

Birkhennen leben ausserordentlich heimlich. Während die ♂ im Winter bei der Nahrungsaufnahme in den kahlen Lärchenästen oder auf Fichten- und Arvenwipfeln meist leicht zu sehen sind, verstecken sich die ♀ zum Fressen oft in den dichten, flechtenbehangenen Ästen von Fichten und Arven. Markierte ♀ konnten vor allem in Arven oft

auch dann nicht entdeckt werden, wenn ihre Position und Höhe im Baum durch Peilung genau festgestellt worden war (z. B. 21.1.81 ♂ ca. 20 min Aktivität, 30.1.81 ♀ von 13.20–15.45 Uhr; da ich sie gackern hörte und da sich das Signal veränderte, muss sie mindestens teilweise aktiv gewesen sein).

Die ♀ reagieren oft sehr wenig auf Wanderer oder Skifahrer, die in geringer Distanz passieren, wie wenn sie auf die Wirksamkeit ihrer Tarnung vertrauten. So sass ♂1 am 1.2.1981 während ihrer Mittagsruhe bei schönem Wetter auf einem Felsblock unter den herabhängenden Ästen einer Fichte nur 10 m neben einer stark befahrenen Skipiste, von wo aus sie gesehen werden konnte. Bleibt hingegen jemand in geringem Abstand vor ihnen stehen, fliegen die ♀ meist nach wenigen Minuten weg.

Die Distanzen, die auf der Flucht zurückgelegt werden, sind meist nur klein. In den 22 Fällen, in denen ich eine von mir aufgescheuchte markierte ♀ innerhalb einer Stunde wieder lokalisieren konnte, lagen sie zwischen 10 und 263 m (Mittel 115 m, $s = 63$ m). Diese Distanzen sind nicht grösser als diejenigen zwischen zwei Lokalisierungen ohne Störung. Nach Pauli (1974) fliehen Birkhühner normalerweise nicht aus ihrem Aufenthaltsraum heraus, sondern fliegen, am Rande aufgejagt, in ihn zurück. Ich nehme deshalb an, durch die gelegentlichen unbeabsichtigten Störungen die ermittelten Aufenthaltsgebiete nicht wesentlich verfälscht zu haben. Einzelne Hühner verlassen allerdings nach einer Störung das Untersuchungsgebiet (Marti & Pauli 1983), was wohl auch für ♀6 zutrifft.

2.3.3. Gruppenbildung

Birkhennen schliessen sich im Winter oft zu Gruppen von 2–6, ausnahmsweise auch mehr Tieren zusammen; Pauli (1974) beobachtete sogar Ansammlungen von bis zu 20 ♀. Die Tendenz zur Gruppenbildung nimmt im Frühling deutlich ab (Abb. 15): Der Anteil derjenigen ♀, die allein oder mit einem oder mehreren ♂ angetroffen wurden,

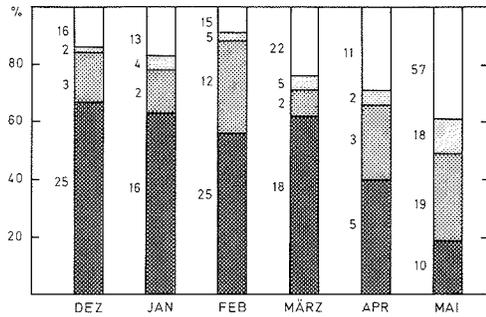


Abb. 15. Gruppenbildung bei Hennen. Eingetragen ist der Anteil der ♀, die allein (= weiss), zusammen mit ♂ (= heller Raster), mit anderen ♀ und ♂ (= mittlerer Raster) und in reinen Hennengruppen (= dunkler Raster) angetroffen wurden. Links ist jeweils die Anzahl der beobachteten Gruppen (Raster) bzw. Einzeltiere (weisser Säulenteil) angegeben. Daten von März 1978 bis Mai 1984. – *Flocking behaviour of ♀. Percentage of ♀ encountered: single (white), together with ♂ (light shading), together with ♂ and other ♀ (medium shading), in pure hen groups (heavy shading). The numbers of observed groups (shaded) and single individuals (white) are indicated on the left. Data from March 1978 to May 1984.*

nahm von Dezember/Februar bis Mai von < 20 auf 51% zu. Zu Beginn des Winters entfielen 54% der Begegnungen mit ♀ auf reine Hennengruppen, im Mai nur noch 10%. Zur Fortpflanzungszeit leben die ♀ solitär.

Bei diesen Berechnungen wurde das kurzfristige Zusammentreffen von ♀ mit ♂ auf den traditionellen Balzplätzen nicht berücksichtigt; hingegen gesellen sich im Frühjahr tagsüber oft einzelne ♂ zu einer oder mehreren ♀ und balzen, was sich in einer Zunahme der «gemischten Gruppen» vor allem im Mai widerspiegelt.

Das Sozialverhalten der mit Sendern ausgerüsteten ♀ war sehr unterschiedlich (Tab.4). Während ♀1 nie zusammen mit andern Hühnern angetroffen werden konnte, war ♀2 nur bei 62% der Sichtkontakte oder Peilungen aus geringer Distanz allein. Die Hennengruppen scheinen nicht stabil zu sein; Phasen des Alleinseins wechselten bei ♀2 innerhalb der 29 Beobachtungen 14 mal mit solchen des Gruppenlebens,

wobei die Zahl der Gruppenmitglieder stark schwankte (z. B. 3♀ am 10.3.81, 5 am 11., 2 am 12. und 4 am 13.3.).

2.3.4. Aktivität

Pauli (1974) gibt Beispiele dafür an, dass die Aktivitätszeit der ♀ kürzer sein kann als diejenige der ♂ (11.3.70 ♂ 1 h 12 min, ♀ 1 h 06 min aktiv; 20.4.73 ♂ 111 min, ♀ 66 min aktiv). Er schätzt die Winteraktivitätszeit auf $\frac{3}{4}$ bis 2 h pro Tier und Tag, vermutet allerdings, dass ♀ mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme brauchen als ♂. Die Reduktion zumindest der täglichen Aktivzeit geht aber bei ♂ weniger weit als bei ♀, da ♂ den ganzen Winter über regelmässig Zeit und Energie für die Markierung ihres Territoriums aufwenden.

Da ich die Raumnutzung der ♀ untersuchte, näherte ich mich ihnen wenn möglich nicht bis auf Sichtweite, um sie nicht öfter als nötig aufzuscheuchen. Ein Aktivitätsprotokoll liess sich nur von ♀1 erstellen, als sie sich vom 10.3.1981 09.45 bis 12.3.09.06 Uhr an der relativ übersichtlichen SW-Flanke der Hohfluh aufhielt. In Abb.16 sind aus diesen knapp 48 h jene 6 Zweistundenintervalle dargestellt, in denen Aktivität beobachtet werden konnte. Allerdings wurde die ♀ nicht ununterbrochen überwacht; sass sie bei 2 aufeinanderfolgenden Kontrollen an derselben Stelle, nahm ich an, sie habe inzwischen geruht, andernfalls lässt sich über ihre Aktivität in der Zwischenzeit nichts aussagen. Lücken entstanden auch dadurch, dass die ♀ nach Ortswechseln z. T. erst wieder gesucht werden musste.

Total wurden 137 min Nahrungsaufnahme festgestellt. Hätte die ♀ in allen Beobachtungslücken nur gefressen, kämen noch weitere 140 min dazu. Dies ist allerdings unwahrscheinlich, da die ♀ nach wenigen (max. 21) Minuten eine Pause einlegte. Die Aktivitätszeit beschränkte sich auf die frühen Morgen- und die Spätnachmittags- und Abendstunden. Sie betrug täglich ca. 70 bis höchstens 140 min und war damit wesentlich kürzer als die Zeit, in der aktive

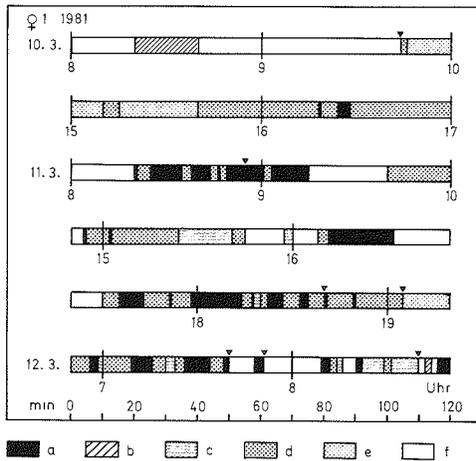


Abb. 16. Aktivität der Henne 1 innerhalb von knapp 48 Stunden. – *Activity of ♀ 1 during 48 hours.* – a = Nahrungsaufnahme / feeding; b = Fussmarsch / walking; c = Gefiederpflege / preening; d = beobachtete Ruhe / observed rest; e = vermutete Ruhe / assumed rest; f = Beobachtungslücke / observation gap; Dreiecke / triangles = Flug / flight.

Individuen der Population angetroffen werden können (morgens und abends im März je ca. 4 h, Pauli 1974). Die ♀ scheinen ihre tägliche Aktivität auf das Minimum zu beschränken, das zur zweimaligen Füllung des Kropfes notwendig ist.

3. Diskussion

3.1. Aufenthaltsgebiete

3.1.1. Aufenthaltsgebiete anderer Rauhfuss-hühnerarten

Die für Birkhennen ermittelten Aufenthaltsgebiete von 33 bis max. 44 ha sind wesentlich grösser als diejenigen von ♂ und ♀ territorialer Arten, bei denen sich die individuellen Reviere nicht oder nur sehr wenig überlappen (2–10% bei ad. ♀, 4–6% bei ad. ♂ des Tannenwaldhuhns; Herzog & Boag 1978). Bei adulten ♀ messen die Reviere nach Herzog & Boag (1978) im Winter und im Frühling 2,0–4,1 ha, bei juvenilen ♀ 3,6–15,4 ha, allerdings bei letzteren mit er-

heblichen Überschneidungen von 35–47% im Winter und im frühen Frühjahr. Adulte ♂ dieser Art, untersucht von Ellison (1971), beanspruchen Territorien von 1,2–8,5 ha, während nichtterritoriale junge ♂ sog. Aktivitätszentren von 4–6,5 ha bewohnen, aus denen heraus sie aber gelegentlich bis zu 2200 m lange Exkursionen ausführen. Entsprechend den kleinen Territorien sind auch die täglich von Tannenwaldhennen zurückgelegten Distanzen mit 49 m ($s = 45$ m) im Winter und 113 m ($s = 77$ m) im frühen Frühling sehr gering (Herzog 1979). Beim Schottischen Moorschneehuhn werden Territoriumsgrößen von 1,37 ha ($s = 0,22$ ha) angegeben (Boag et al. 1973).

Vor allem zur Brutzeit sind die Aufenthaltsgebiete der ♀ sehr klein. Maxson (1978) ortete 9 ♀ des Kragenhuhns mit automatischen Anlagen alle 15 min. Die über 48000 Lokalisierungen ergaben Gebiete von 12,1 (5,8–22,9) ha in der Vorlegeperiode, von 8,4 (4,1–14,0) ha während der Eiablage und von bloss 0,9 (0,4–1,1) ha zur Brutzeit. Adulte ♀ des Tannenwaldhuhns beanspruchten während des Brütens noch 2,3 (0,6–3,9) ha (Herzog & Boag 1978); ♀ des Beifusshuhns haben brutzeitliche Aufenthaltsräume von 37–58 ha (Wallestad 1971).

3.1.2. Aufenthaltsgebiete der Birkhähne

Mir sind drei radiotelemetrische Untersuchungen von Birkhähnen bekannt:

(a) Robel (1969b) arbeitete in Heide- und Moorgebieten Schottlands. Zwischen Oktober und Juni lagen 75% der Lokalisationen von 6 adulten ♂ in Gebieten von je 302,9–688,6 ($M = 464,7$) ha, wobei die einzelnen ♂ während 53–173 ($M = 91$) Tagen beobachtet werden konnten. In dieser Zeit wurde aber meist nur ein Kernbereich von 7–32% der Gesamtfläche, d.h. von 48,2–151,1 ha, genutzt. Da alle ♂ auf derselben Arena balzten, überlappten sich ihre Aufenthaltsgebiete erheblich. Sie fanden sich oft zu stark wechselnden Gruppen zusammen. Die ♂ wurden zweimal täglich lokalisiert; je 2 aufeinanderfolgende Aufent-

haltsorte waren für die einzelnen σ im Mittel zwischen 292,4 ($s=14,0$) und 339,5 m ($s=30,8$ m) von einander entfernt. Ein knapp einjähriger σ nutzte in 24 Tagen in April und Mai 403 ha, wobei das Kerngebiet 95 ha und die täglichen Distanzen 516,5 m ($s=95,9$ m) massen.

(b) E. Clotuche (briefl.) markierte 1976 2 σ auf dem anmoorigen Hochplateau des belgischen Hohen Venn mit Sendern. Zwischen dem 30.5. und dem 20.8., d.h. während der Mauser, nutzten die beiden Tiere Flächen von 25 bzw. 70 ha.

(c) W. Dietzen verfolgte einige σ in einem Moorgebiet (Kochel-Loisach) Bayerns und in der Langen Rhön (Schröder et al. 1981). 4 der dort im April und Mai 1977 gefangenen σ konnten während 2–5 Monaten beobachtet werden. Ihre Aufenthaltsgebiete massen 128–356 ha; genutzt wurden aber nur wenige Aktivitätszentren von 10–50 ha. Es handelt sich dabei um Moore, vernähte Streuwiesen und strukturierte Halbtrockenrasen, während die übrigen Gebietsteile (Fichtenreinbestände und Buchenmischwälder) nie aufgesucht wurden.

Aufenthaltsräume ganzer Balzgruppen von Birkhähnen haben in Schottland eine Fläche von 72–500 ha (Johnstone 1969 für 4 Gruppen, zit. de Vos 1983); im Grenzgebiet von Heide und Kulturland der Niederlande schätzt sie de Vos (1983) ebenfalls auf einige hundert ha. Im Aletschgebiet sind sie mit 95 ha für eine Gruppe von 9 und 105 ha für eine solche von 10 σ wesentlich kleiner, vermutlich weil die σ hier dank der grösseren Reliefenergie, unterschiedlichen Expositionen und reichhaltiger Waldstruktur alles Lebensnotwendige auf kleinerem Raum finden als in den gleichförmigen Heide- und Moorgebieten.

3.1.3. Aufenthaltsgebiete von Birkhennen, Wanderungen

Birkhennen lebten in den Niederlanden während der Monate April und Mai in Gebieten von 30–75 ha (Niewold & Nijland 1979). Zwei σ mit Küken streiften in Schottland im Juni und Juli in Gebieten von

16 bzw. 17,5 ha umher (Robel 1969a). Ein Befund aus der Langen Rhön, wo eine σ vom 21.4. bis 28.9. Teile eines Gebietes von 484 ha nutzte (Schröder et al. 1981), kann kaum zum Vergleich herangezogen werden, da sie schon 2 km von dem von ihr besuchten Balzplatz entfernt zur Eiablage schritt und von diesem Brutplatz schliesslich noch vertrieben wurde.

Meines Wissens liegen keine mit meinen Daten direkt vergleichbaren Angaben über die Winteraufenthaltsgebiete von Birkhennen vor. Im Aletschwald sind sie mit 33–44 ha für nichtterritoriale, gruppenbildende Vögel dieser Grösse überraschend klein. Wenn sie, wie bei meinen 8 σ der Fall, keinen Balzplatz enthalten, müssen sie im Frühjahr dann erweitert werden. Die kürzesten Distanzen von den Grenzen der ermittelten Aufenthaltsgebiete zur nächstgelegenen Arena lagen zwischen 150 und 400 (M=200) m. Schliesslich haben wir festgestellt, dass offenbar die meisten σ nicht winterortstreu sind, sondern ihre Aufenthaltsgebiete von Zeit zu Zeit verlegen, was zu einer ständigen Durchmischung der Population führt.

Birkhühner waren schon längst als sehr sesshaft bekannt. Nur in den Heidegebieten und den Mittelgebirgen Deutschlands sowie im Flachland von Finnland, Karelien und Sibirien müssen Herbst- und Winterscharen offenbar gelegentlich weiter umherstreichen, wobei Extremdistanzen bis zu 50 oder gar 100 km angenommen werden. Durch Ringfunde sind allerdings nur ganz wenige Entfernungen über 10 km belegt; das Maximum beträgt 26 km (je einmal in Finnland und in Schweden; Zusammenstellung Glutz et al. 1973).

Gerichtete Wanderungen von Birkhühnern sind bisher nicht nachgewiesen worden. Ellison et al. (1981) nehmen allerdings aufgrund verschobener und wechselnder Geschlechterverhältnisse an, dass die σ aus einem Tal der französischen Alpen (Vallée de la Cerveyrette, Briançonnais) zur Überwinterung jedes Jahr über 5 km in ein Nachbartal wechseln, aus dem sie vor der Brutzeit zu den standorttreuen σ zurück-

kehren. Die Abwanderung einer ♀ in dieses Tal nach den ersten Schneefällen konnte radiotelemetrisch belegt werden (Ellison et al. 1984). Im Aletschwald sind unter den zufällig aus Schlafhöhlen im Schnee aufgejagten Birkhühnern in 2 von 5 Wintern statistisch gesicherte Abweichungen von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis aufgetreten, obschon über alle Winter hinweg fast gleichviele ♀ wie ♂ beobachtet wurden (Marti & Pauli 1983). Die Unterschiede können von den grossen Hengengruppen herrühren: ob ein paar davon zufällig aufgescheucht werden oder nicht, kann die recht kleinen Beobachtungszahlen erheblich beeinflussen. Aus Direktbeobachtungen aktiver Hühner lässt sich nicht auf das Geschlechterverhältnis und damit auf eventuelle Wanderungen schliessen, da ♀ viel heimlicher leben als ♂. Flüge von Birkhühnern über grössere Distanzen sind ungerichtet und stellen keine eigentlichen Wanderungen dar.

Wanderungen, verbunden mit einer Trennung der Geschlechter im Winter, kommen unter den Rauhfusshühnern vor allem in der Gattung *Lagopus* vor: In Alaska wandern die ♀ von Alpenschneehuhn und Moorschneehuhn im Winter aus dem Brutgebiet ab (Weeden 1964; Irving et al. 1973, zit. Ellison et al. 1981). In Colorado führen solche Wanderungen der Weisschwanzschneehennen sogar über 30 km (May & Braun 1972). Im Aletschgebiet fressen ♀ des Alpenschneehuhns bei durchschnittlichen Winterbedingungen oft an den Südhängen, während sich die ♂ (allerdings nur 200–500 m davon entfernt) bereits in den Brutrevieren an den Nordhängen aufhalten (Bossert 1980).

Birkhennen nutzen dagegen offenbar ganzjährig dasselbe Aufenthaltsgebiet wie die ♂. Dieses Ergebnis ist entscheidender als die genaue Grösse und Form der individuellen Winteraufenthaltsräume, die zweifellos je nach dem Angebot im entsprechenden Lebensraum schwanken können. Es bedeutet, dass die Nahrung von ♂ und ♀ nach Kotproben verglichen werden kann, die unter gleichen Bedingungen an dersel-

ben Stelle gesammelt wurden; denn diese sind nicht nur für den zufälligen Aufenthalt an dieser Stelle, sondern für die Durchschnittsnahrung beider Geschlechter repräsentativ.

3.2. Nahrung von ♂ und ♀

Der Vergleich der Nahrungszusammensetzung von ♂ und ♀ lässt keine statistisch gesicherten Unterschiede erkennen. Die Analyseresultate für beide Geschlechter entsprechen den Angaben von Zettel (1974a), wenn man die z.T. unterschiedlichen Schneebedingungen in den verschiedenen Untersuchungsjahren berücksichtigt (Kap. 2.2.1.). Paulis (1978) Feststellung, dass Birkhühner im Winter die Pflanzen mit dem höchsten Energiegehalt (d.h. mit am meisten «umsetzbarer Energie») auswählen, trifft somit nicht nur für die bereits bisher gut untersuchten ♂, sondern ebenso sehr auch für die ♀ zu. Im Frühling ziehen beide Geschlechter die proteinreichsten Nahrungskomponenten (spriessende Lärchnadeln, austreibende Knospen) vor.

Zettel (1974a) fand im Aletschwald drei Unterschiede zwischen der Nahrung von ♂ und ♀: die ♀ frassen im Oktober, Dezember, Januar und im April mehr Arvennadeln, im Juni und Juli mehr Insekten und im Juli mehr Moorbeerblätter als ♂. Diese drei von ♀ bevorzugten Nahrungsbestandteile gehören zwar zu den proteinreichsten des Angebots, doch zeigen unsere umfangreicheren Untersuchungen, dass Zettels Befunde bezüglich der Winternahrung noch zufallsbedingt waren.

3.2.1. Insekten

Die beiden letztgenannten Unterschiede lassen sich in meinem Material aus der Vorlegeperiode natürlich nicht überprüfen. Die ersten nennenswerten Mengen von Insektenresten fand ich im Kot einer ♀ vom 15. Juni. Da sie gegenüber dem Pflanzenmaterial nicht quantifiziert werden können, habe ich sie nicht in die Berechnungen einbezogen.

Eine stärkere Vorliebe der ♀ für Insekten haben auch Helminen & Viramo (1962) bei der Analyse der Kröpfe von Birkhühnern festgestellt, die in Finnland zwischen September und November erlegt worden waren. Butterfield & Coulson (1975) halten fest, dass die Aufnahme der sehr N-reichen Insekten (vgl. Tab. 2 dieser Arbeit) die Proteinversorgung der ♀ wesentlich verbessern kann, die Qualität der Eier aber nicht beeinflusst, da Insekten im wesentlichen erst nach der Eiablage zur Verfügung stehen.

3.2.2. Arven- und Fichtennadeln

Im Gegensatz zu Zettel (1974a) stellt ich keine Bevorzugung der Arvennadeln durch die ♀ fest; alle 6 April-Proben (je 3 von ♂ und 3 von ♀) enthielten bloss Spuren davon (weniger als 1,5% TG). Dagegen hatte eine ♀ 22, eine andere 27% Fichtennadeln gefressen, während diese nur bei einem der 3 ♂ und bloss in Spuren auftraten. In einer 72 Kotstücke umfassenden Probe aus der Schlafhöhle einer ♀ vom 7./8.2.1979 erreichten die Fichtennadeln sogar einen Anteil von 64%.

Die Fichte hat nach diesen Kotanalysen sowie nach Direktbeobachtungen aus verschiedenen Jahren eine grössere Bedeutung als nach den bisherigen Untersuchungen aus dem Aletschwald angenommen wurde (Kap. 2.2.1.). Die ♀ scheinen im April und in der zweiten Maidekade mehr Fichtennadeln zu fressen als ♂, doch lässt sich dieser Unterschied statistisch nicht sichern (anders als nach den ersten Zwischenergebnissen, Marti 1980b). Mit nur 6,7% Rohprotein gehören Fichtennadeln zu den schlechtesten Eiweisslieferanten (Pauli 1978), und ihre Verdaulichkeit liegt mit 19,4% der organischen Trockensubstanz nur unwesentlich über derjenigen von z. B. Heidelbeertrieben (18,7%) (Zbinden 1980). Strukturelle Eigenschaften der Fichte sowie bestimmte Inhaltsstoffe könnten sie aber als Ersatz für die verschneiten Heidelbeertriebe vor allem in strengen Wintern besonders auch für ♀ interessant machen:

(1) ♀ haben ein grösseres Deckungsbe-

dürfnis als ♂ und verstecken sich gern im dichten Geäst von Fichten oder Arven.

(2) ♀ sind kleiner als ♂ und können daher in den Fichten fressen, während sich ♂ meist nur auf den Wipfel davon setzen. Nach Keller et al. (1979) erreichen ♀ in Fichten die höheren Pickfrequenzen (60mal pro min) als ♂ (35mal pro min). Nach eigenen Beobachtungen können aber gelegentlich auch ♂ auf Fichten sehr intensiv fressen. Die Bedeutung der Baumstruktur hat Ellison (1976) für Tannenwaldhühner nachgewiesen. Diese ziehen *Picea glauca* wegen ihrer lockeren Benadelung der andern Fichtenart des Gebiets, *P. mariana*, eindeutig vor.

(3) Fichtennadeln haben den höchsten Methioningehalt (2,9 g pro 100 g RP) der verfügbaren Nahrung im Aletschwald (Pauli 1978). Diese Aminosäure kann nach Byers (1977, zit. Pauli 1978) in der Ernährung von Pflanzenfressern am ehesten zum limitierenden Faktor werden.

(4) Fichtennadeln haben mit 0,83% vom Trockengewicht den höchsten Ca-Gehalt unter den typischen Winternahrungspflanzen (Tab. 8). Sie könnten den ♀ das vor der Eiablage für die Schalenbildung benötigte Calcium liefern, vor allem, wenn die noch Ca-haltigeren Heidelbeertriebe zugeschnitten sind und sonst fast nur besonders Ca-arme Lärchennahrung aufgenommen wird. Dies

Tab. 8. Calcium-Gehalt wichtiger Nahrungspflanzen. Alle Proben wurden am 18. März 1984 auf einer Fläche von ca. 30×50 m am NW-Hang unter der Riederfurka gesammelt. Angaben in % des Trockengewichts. – *Calcium content of plant species important in the diet. All samples were collected on March 18th on the northwestern slope below Riederfurka within an area measuring 30 by 50 m. Results given in percentage of dry matter.*

Pflanze		Ca
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Trieb	1,00
<i>Picea abies</i>	Nadel	0,83
<i>Rhododendron ferrug.</i>	Blatt	0,81
<i>Larix decidua</i>	Kurztrieb	0,65
<i>Vacc. vitis-idaea</i>	Blatt	0,51
<i>Pinus cembra</i>	Nadel	0,44
<i>Larix decidua</i>	Langtrieb	0,25

würde auch erklären, warum die Nutzung der Fichtennadeln in Jahren mit früher Schneeschmelze (1970/71, Zettel 1974a) geringer ist als bei spätem Ausapern (1978, diese Untersuchung). Auch die ♀ des Tannenwaldhuhns fressen im Mai und im Juni (Pendergast & Boag 1971) und während der Brutzeit (Herzog 1978) Nadeln, später auch Triebe der verschiedenen Fichtenarten, welche sie vorher ebensowenig beachten wie ♂. Die genannten Autoren erklären diesen Nahrungsunterschied ebenfalls mit dem Ca-Bedürfnis der ♀. Die ♀ des Fasans *Phasianus colchicus* decken ihren Ca-Bedarf in der Vorlege- und Legeperiode durch die Aufnahme kalkhaltiger Magensteine. Dass sie in der Lage sind, kalkreiche Kiesel aus andern auszuwählen, bewiesen Sadler (1964) für gefangengehaltene und Kopischke (1966) für freilebende Fasanen. Birkhühner können im Winter wegen der hohen Schneedecke möglicherweise nicht immer Magensteine aufnehmen (Porkert 1972). Zudem sind im Untersuchungsgebiet fast keine Kalksteine vorhanden, so dass der Ca-Gehalt der Nahrung ausschlaggebend sein dürfte. Der Anteil des Ca ist aber nicht nur von der Pflanzenart, sondern ebensowenig von der Bodenbeschaffenheit abhängig (Hunger 1965, Anke & Brückner 1973). Fichtennadeln weisen jedoch auch auf kalkarmen Böden hohe Ca-Werte auf (0,45–0,65%, Hunger 1965; 0,38–0,91%, Hunger 1970; 0,8–1,0%, Leibundgut 1974). Nach den genannten Autoren scheinen Baumalter, Niederschlagsverhältnisse und Besonnung nur einen geringen Einfluss zu haben.

Ausser den erwähnten vier Gründen könnte im westlichen Teil des Untersuchungsgebietes (Hohfluh, Riederfurka), wo die leicht erreichbare Fichte häufig ist, auch das Bedürfnis nach vielfältiger Nahrung zu ihrer starken Nutzung führen, vor allem solange im Winter das Nahrungsangebot stark eingeschränkt ist. Die Fichte wird dann meist zusammen mit Lärchentrieben gefressen, also im Gegensatz zu den Befunden von Keller et al. (1979) in der Lenk nicht bloss zusammen mit hochwertigen

Nahrungskomponenten. Der Rückgang des Fichtenanteils im Verlauf des Frühlings wird durch die Kotproben allein nicht bewiesen, da diese zu Beginn vor allem an der Hohfluh und später mehr im östlichen, fichtenarmen Teil des Aletschwaldes gesammelt wurden. Dieser Rückgang konnte aber auch durch Direktbeobachtungen äsender Hühner belegt werden.

3.2.3. Nahrungsunterschiede in anderen Gebieten und bei anderen Arten

Ausser aus dem Aletschwald (Zettel 1974a) liegen keine Untersuchungen zu geschlechtsspezifischen Nahrungsunterschieden in der Vorlegeperiode der Birkhühner vor. Mees (1980) vermutet, dass in Nordwestdeutschland die *Hähne* proteinreichere Nahrung aufnehmen, da sie eher vom Hochmoor ins Grünland ausweichen als ♀. Auch von anderen Raufusshühnerarten gibt es nur wenige entsprechende Berichte aus der Vorlegeperiode. Seiskari (1962) stellte fest, dass Auerhennen im Frühjahr eher zu einer reichhaltigen Bodenäsung übergehen als ♂. Diese sind allerdings mit bis 5 kg so schwer, dass sie nur auf grösseren Bäumen äsen und wegen ihres grossen Nahrungsbedarfs nicht mehr allzu selektiv fressen können.

Nahrungsunterschiede treten vor allem dort auf, wo ♀ im Winter nicht dieselben Biotope bewohnen wie ♂ (Alpenschneehuhn, Bossert 1980, Weisschwanzschneehuhn, May & Braun 1972). In zwei französischen Alpentälern bei Cervières halten sich Birkhennen im Gegensatz zu den ♂ nie in reinen Lärchenbeständen auf. Hier ist bei hoher Schneelage im Winter die Hakenkiefer die wichtigste Ersatznahrung. ♀ nutzen daneben die Lärche in stärkerem Mass als die ♂ (Ponce 1984), wodurch sie die Diversität ihrer Nahrung erhöhen, ohne ihren Proteingehalt zu steigern. Im Sommer dagegen nehmen brütende und führende ♀ z.T. mehr Eiweiss auf als ♂ (Schottisches Moorschneehuhn in Irland, Lance & Mahon 1975); Weisschwanzschneehuhn, May & Braun 1972).



Abb. 17. Skispuren von «Variantenfahrern» führen im oberen Teil des Hangs über einen Balzplatz, weiter unten durch ein lockeres Wäldchen, das von Birkhühnern zum Anlegen von Schneehöhlen sehr oft aufgesucht wird; 31. Januar 1981. – *Ski traces leading through a display ground and an open forest where Black Grouse often dig their snow burrows.*

3.3. Optimierung der winterlichen Energiebilanz durch Birkhennen

Die beiden anfangs geäußerten Hypothesen treffen also nicht zu: ♀ verlassen den Aletschwald nicht, um anderswo (z. B. in den vor allem jenseits des Gletschers auf den Jungmoränen ausgedehnten Birkenbeständen) bessere Nahrungsquellen aufzusuchen, und sie nehmen im selben Gebiet wie die ♂ nicht proteinreichere Nahrung auf als diese. Sie wählen im Winter aus dem vorhandenen Angebot wie die ♂ diejenigen Pflanzen aus, die am meisten umsetzbare Energie liefern. Dadurch, dass sie die Nahrungspflanze häufiger wechseln als ♂, verschaffen sie sich eine vielseitigere Nahrung, was eine Voraussetzung für die optimale Versorgung mit allen notwendigen Nährstoffen darstellt (Pauli 1978 und 1980).

Mindestens ebenso wichtig wie die Energiegewinnung ist für die Birkhühner das Energiesparen durch äusserste Reduktion

der Aktivitätszeit und das Ruhen in Schneehöhlen. Dies gilt für die ♀ in noch höherem Mass als für die ♂. Es muss deshalb angenommen werden, dass häufige Störungen im Winter die ♀ entscheidend schwächen und damit den Bruterfolg in Frage stellen. Tiefschneefahrer abseits der Pisten bevorzugen nicht zu dichte Waldpartien (Abb. 17), dieselben also, in denen Birkhühner ihre Schneehöhlen anlegen, um bei Gefahr rasch und in ungehindertem Flug hangabwärts fliehen zu können. Skifahrer suchen diese Gebiete häufig am frühen Vormittag auf, vor allem wenn frischer Pulverschnee liegt, und dann zumindest an den Nordhängen des Aletschgebiets wieder im Spätnachmittag nach der Einstellung des Skiliftbetriebs. Zu diesen Zeiten haben die Hühner eben gefressen und ruhen bereits, so dass sie oft aus ihren Schlafhöhlen aufgescheucht werden.

Die Schlussfolgerungen für die Naturschutzpraxis sind nicht neu, sondern bestä-

tigen die Forderungen von Pauli (1980), Meile (1982) u. a. Es geht ausser um Massnahmen waldbaulicher Art darum, Störungen von den Birkhuhngebieten fernzuhalten. Im Aletschwald haben Hinweisschilder mit der Bitte, die Tiere in Ruhe zu lassen (ohne spezielle Erwähnung des Birkhuhns) eine wesentliche Verbesserung der Situation gebracht. Durch die Schaffung von Schutz-, Ruhe- und Schonzonen liesse sich viel für die Erhaltung des Birkhuhns tun.

Dank. Mein ganz herzlicher Dank gilt H. R. Pauli, der mich bei der Feldarbeit unterstützte und der mir Daten zur Auswertung überliess. Auch andere Mitglieder unserer Arbeitsgruppe, A. Bossert, N. Zbinden und J. Zettel, haben mir beim Erlernen der Kotanalyse oder im Feld geholfen und durch ihre Untersuchungen wertvolle Grundlagen für meine Studie gelegt. Der Fang und die radiotelemetrische Überwachung der Hühner war nur möglich, weil viele Freunde z.T. mehrmals zur Mitarbeit für einige Tage ins Aletschgebiet reisten, unter ihnen P. Baumann, U. Breitenmoser, P. Dick, D. Engel, M. Fasel, P. Heiniger, S. Hofer, T. Imhof, A. Kappeler, P. Keusch, P. Martignoli, P. Meile, R. Merz, P. Mosimann, K. Rösti, H. J. Surbeck, U. Siegenthaler und A. Schläpfer. Technische Hilfe bei der Kotanalyse, der statistischen Auswertung und vor allem bei der Radiotelemetrie erhielt ich von R. Brenneisen, M. Dozzi, M. Graf, H. U. Paul, R. Schär, W. Suter und anderen. M. Hauswirth von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion Grangeneuve, Posieux FR, führte die Nährstoffanalysen durch. P. Mosimann verfasste die englischen Texte. Beiträge an die Reise- und Übernachtungskosten erhielt ich aus dem Feldspesenkredit der Universität Bern. Während der winterlichen Feldarbeit konnte ich in der Aletschhütte des Schweizerischen Bundes für Naturschutz (SBN) auf der Riederfurka wohnen. Ganz besonders wertvoll war mir während der ganzen Zeit die Mitarbeit meiner Frau Christa und meines Vaters Walter Marti, und Herrn Prof. Glutz von Blotzheim danke ich sehr herzlich für die Leitung der Arbeit.

Zusammenfassung, Summary

Frühere Arbeiten im Aletschgebiet und im Berner Oberland haben gezeigt, dass auch im harten Bergwinter ein mengenmässig ausreichendes Nahrungsangebot von den Birkhühnern rentabel genutzt werden kann. Da es aber sehr eiweissarm ist, untersuchte ich die Proteinversorgung der Birkhennen im Winter und in der Vorlegezeit. Es war anzunehmen, dass die ♀ entweder durch Nutzung eines aus-

gedehnteren «home range» oder durch eine Bevorzugung qualitativ hochwertiger Nahrung eine ausreichende Eiweissaufnahme sicherstellen. Die Ergebnisse bestätigen diese Vermutungen nicht:

1. Die radiotelemetrische Überwachung von 8 ♀ zeigte, dass sich die Aufenthaltsgebiete von ♂ und ♀ weder nach ihrer Ausdehnung noch nach der Vegetationszusammensetzung und Lage unterscheiden. ♀ nutzen mit ca. 33–36 (44) ha ebenso kleine Räume und vermögen ihren Nahrungsbedarf darin ebenso zu decken wie die ♂.

2. Obwohl nicht an einen Balzplatz gebunden, sind ♀ auch im Winter ebenso sesshaft wie ♂. Sie leben aber heimlicher und entgehen leicht der Beobachtung. Während die beringten ♂ im Jagdbanngebiet Aletschwald teilweise mehrere Jahre lang regelmässig nachgewiesen werden können, bleiben Wiederfänge von markierten ♀ fast vollständig aus. Dies lässt darauf schliessen, dass gelegentlich ♀ das Untersuchungsgebiet verlassen, während andere einwandern, so dass die Hennenpopulation des Aletschwaldes jeden Winter zu einem grossen Teil aus anderen Individuen besteht.

3. 25 Kotanalysepaare aus den Monaten März bis Juni widerlegten auch die Annahme, ♀ würden im selben Gebiet proteinreichere Nahrung auswählen als ♂.

4. ♀ unterscheiden sich von den ♂ durch häufigeren Wechsel zwischen den einzelnen Äsungspflanzen, wodurch ihre Nahrung reichhaltiger wird. Durch etwas grössere Artenzahl und ausgeglichene Anteile der genutzten Nahrungspflanzen wird die Versorgung mit allen wichtigen Nährstoffen sichergestellt.

5. Für die ♀ noch entscheidender als für die ♂ ist die Reduktion des Energiebedarfs: Sie reduzieren im Hochwinter ihre Aktivität auf die Minimalzeit, die für die Füllung des Kropfes am Morgen und im Spätnachmittag nötig ist. Den Rest der Hellzeit sowie die Nacht verbringen sie in Schneehöhlen, welche als Kälteschutz den Energieaufwand für den Erhaltungsstoffwechsel stark vermindern. Die tägliche Aktivitätszeit hat bei einer während gut 48 h praktisch unter Dauerbeobachtung stehenden ♀ noch Mitte März höchstens 140 min betragen.

Die für das Wohlergehen alpiner Birkhuhn-Populationen von unserer Arbeitsgruppe schon früher aufgezeigte Bedeutung einer störungsfreien Überwinterung wird damit noch besser belegt und unterstrichen.

Differences in the winter ecology between cock and hen Black Grouse *Tetrao tetrix* in the Swiss Alps

Previous studies in a timberline larch-Arolla pine forest in the Aletsch region and in subalpine spruce forests of the Bernese Oberland showed that Black Grouse can efficiently exploit the quantitatively sufficient food resources even under the severe winter conditions in the mountains. As these food resources are very poor in protein, I studied the hens'

provision of protein during winter and in the pre-laying period. It was hypothesized that the ♀ ensure sufficient protein intake either by expanding their home ranges or by selecting food of higher quality. The results do not confirm either hypothesis: 1. Supervision of 8 ♀ by means of radiotracking showed that home ranges of ♂ and ♀ differ from each other neither in size nor in vegetation structure and location. Hens' home ranges being 33–36 (44) ha are approximately the same size as cocks'. Also, ♀ do not leave even temporarily the larch-Arolla pine forest to search for better food resources, e. g. in birch stands on the nearby moraines.

2. ♀ exhibit the same site fidelity in winter as do ♂, although they are not bound to an arena. Due to their more concealed way of living, they prove more difficult to observe. Whereas ringed ♂ were recorded regularly during several years in the nature reserve of Aletsch, there are almost no recaptures of ringed ♀. We may therefore conclude that, contrary to ♂, ♀ do not show site fidelity for life, but are changing their seasonal home ranges from time to time. This would lead to different individuals forming the ♀ population in the Aletschwald each winter.

3. Analysis of 25 pairs of fecal samples from the same area, dating from March to June, disproved the assumption of ♀ selecting food richer in protein.

4. ♀ differ from ♂ by switching between food plant species more frequently, thereby obtaining a more diverse diet. Provision of the essential nutrients is ensured by exploiting a somewhat larger number of plant species in more balanced proportions.

5. Reduction of energy requirement is even more decisive for ♀ than for ♂: in mid-winter the ♀ reduce their activity in the morning and in late afternoon to the minimum amount of time needed to fill up their crops. They spend the remaining daylight hours as well as the night in snow burrows, thereby strongly reducing energy expenditure for maintenance metabolism. Practically nonstop-observation of a ♀ for 48 hours gave a maximum daily period of activity of 140 min as late as mid-March.

The importance of undisturbed wintering for alpine Black Grouse populations has already been pointed out by our research group and is substantiated and emphasized by this study.

Literatur

- ANGELSTAM, P. K. (1983): Population dynamics of tetraonids, especially the Black Grouse *Tetrao tetrix* L., in boreal forests. Acta Univ. Upsalensis, 33 p. – (1984): Sexual and seasonal differences in mortality of the Black Grouse *Tetrao tetrix* in boreal Sweden. Orn. Scand. 15: 123–134.
- ANKKE, M. & E. BRÜCKNER (1973): Der Mengen- und Spurenelementgehalt verschieden frequentierter Asungspflanzen des Rotwildes und des Rothirschgeweihs unterschiedlicher Qualität. Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 8: 21–32.
- BERNARD, A. (1981): Biologie du Tétrás lyre, *Lyrurus tetrix* L., dans les Alpes françaises: la sélection de l'habitat de reproduction par les poules. Bull. mens. Off. Nat. Chasse, Nr. sci. tech. Tétráonidés, 1981: 87–184.
- BERNARD-LAURENT, A. (1983): Comparaison des régimes alimentaires du Tétrás lyre, *Lyrurus tetrix* (L.), et du Lagopède alpin, *Lagopus mutus* (Montin), dans le vallon de la Cerveyrette (Hautes-Alpes). Rev. Ecol. (Terre et Vie) 37: 241–258.
- BOAG, D. A. (1972): Effect of radio-packages of behavior of Red Grouse. J. Wildl. Mgmt 36: 511–518.
- BOAG, D. A., A. WATSON & R. PARR (1973): Radiomarking versus back-tabling Red Grouse. J. Wildl. Mgmt 37: 410–412.
- BOSSERT, A. (1980): Winterökologie des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus* Montin) im Aletschgebiet, Schweizer Alpen. Orn. Beob. 77: 121–166.
- BRANDER, R. B. (1968): A radio-package harness for game birds. J. Wildl. Mgmt 32: 630–632.
- BUTTERFIELD, J. & J. C. COULSON (1975): Insect food of adult Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.). J. Anim. Ecol. 44: 601–608.
- COCHRAN, W. W. & R. D. LORD (1963): A radiotracking system for wild animals. J. Wildl. Mgmt 27: 9–24.
- DOERR, P. D., L. B. KEITH, D. H. RUSCH & C. A. FISCHER (1974): Characteristics of winter feeding aggregations of Ruffed Grouse in Alberta. J. Wildl. Mgmt 38: 601–615.
- ELLISON, L. N. (1971): Territoriality in Alaskan Spruce Grouse. Auk 88: 652–664.
- ELLISON, L., Y. MAGNANI & R. CORTI (1981): Comparaison entre une population chassée et trois populations non chassées de Tétrás lyre dans les Alpes françaises. Bull. mens. Off. Nat. Chasse, Nr. sci. tech. Tétráonidés, 1981: 227–242.
- ELLISON, L. N., A. BERNARD-LAURENT, Y. MAGNANI, R. GINDRE & R. CORTI (1984): Le Tétrás lyre *Lyrurus tetrix*; Dynamique des populations, chasse et biotope de reproduction dans les Alpes françaises. Off. Nat. Chasse, 80 p.
- ERIKSTAD, K. E. (1979): Effects of radio packages on reproductive success of Willow Grouse. J. Wildl. Mgmt 43: 170–175.
- GALLAND, P. (1976): Carte de la végétation du Riederhorn, Ried, VS. Bull. Murith. 93: 3–28.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Frankfurt am Main.
- GREENWOOD, R. H. & A. B. SARGEANT (1973): Influence of radio packs on captive Mallards and Blue-winged Teal. J. Wildl. Mgmt 37: 3–9.
- HEGG, O. (1961): Analysen von Grosswildkot aus

- dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung. *Rev. suisse Zool.* 68: 156–165.
- HELMINEN, M. & J. VIRAMO (1962): Animal food of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and Black Grouse (*Lyrurus tetrix*) in autumn. *Orn. fenn.* 34: 1–12.
- HERZOG, P. W. (1978): Food selection by female Spruce Grouse during incubation. *J. Wildl. Mgmt* 42: 632–636. – (1979): Effects of radiomarking on behavior, movements and survival of Spruce Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 43: 316–323.
- HERZOG, P. W. & D. A. BOAG (1978): Dispersion and mobility in a local population of Spruce Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 42: 853–865.
- HUNGER, W. (1965): Untersuchungen über die Nährlementkonzentration in den Nadeln optimalwüchsiger Fichtenbestände. *Arch. Forstwesen* 14: 571–590. – (1970): Über den Ernährungszustand älterer Fichtenreinbestände auf Pseudogley-Standorten in Jahren mit stark unterschiedlichen Niederschlagsverhältnissen. *Arch. Forstwesen* 19: 937–961.
- KELLER, H., H. R. PAULI & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1979): Zur Winternahrung des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im subalpinen Fichtenwald der Nordalpenzone. *Orn. Beob.* 76: 9–32.
- KEPPIE, D. M. & P. W. HERZOG (1978): Nest site characteristics and nest success of Spruce Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 42: 628–632.
- KOPISCHKE, E. D. (1966): Selection of calcium- and magnesium-bearing grit by Pheasants in Minnesota. *J. Wildl. Mgmt* 30: 276–279.
- LANCE, A. N. & G. MAHON (1975): Foods of a marginal Red Grouse population in western Ireland. *J. Wildl. Mgmt* 39: 183–187.
- LANCE, A. N. & A. WATSON (1977): Further tests of radiomarking on Red Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 41: 579–582.
- MARJAKANGAS, A., H. RINTAMÄKI & R. HISSA (1983): Thermal responses in the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and the Black Grouse (*Tetrao tetrix*) roosting in snow burrows. *Suomen Riista* 30: 64–70.
- MARTI, C. (1980a): Zur Genauigkeit der Kotanalyse beim Birkhuhn (*Tetrao tetrix* L.) nach Mahlen des Kotes. *Zool. Inst. Univ. Bern*, Typoskript 26 p. – (1980b): Zur Nahrungsselektion von Hähnen und Hennen des Birkhuhns (*Tetrao tetrix* L.) in der Vorlegeperiode. *Zool. Inst. Univ. Bern*, Typoskript 38 p. – (1982): Accuracy of fecal analysis for identifying foods of Black Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 46: 773–777.
- MARTI, C. & H. R. PAULI (1983): Bestand und Altersstruktur der Birkhuhnpopulation im Reservat Aletschwald. *Bull. Murith.* 101: 23–38.
- MAXSON, S. J. (1978): Spring home range and habitat use by female Ruffed Grouse. *J. Wildl. Mgmt* 42: 61–71.
- MAY, T. A. & C. E. BRAUN (1972): Seasonal foods of adult White-tailed Ptarmigan in Colorado. *J. Wildl. Mgmt* 36: 1180–1186.
- MEES, K. (1980): Zur Biologie des Birkhuhns in den nordwestdeutschen Hochmooren. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 16: 15–21.
- MEILE, P. (1982): Wintersportanlagen in alpinen Lebensräumen des Birkhuhns. *Veröff. Univ. Innsbruck* 135, 101 p.
- MOSS, R., A. WATSON & R. PARR (1975): Maternal nutrition and breeding success in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *J. Anim. Ecol.* 44: 233–244.
- NENNO, E. S. & W. M. HEALY (1979): Effects of radio packages on behavior of wild Turkey hens. *J. Wildl. Mgmt* 43: 760–765.
- NI EWOLD, F. J. J. & H. NILAND (1979): Zur Situation des Birkwildes (*Lyrurus tetrix* L.) in den Niederlanden. *Z. Jagdwiss.* 25: 207–211.
- PAULI, H. R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 71: 247–278. – (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 75: 57–84. – (1980): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn in den Schweizer Alpen. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 16: 23–35.
- PENDERGAST, B. A. & D. A. BOAG (1971): Nutritional aspects of the diet of Spruce Grouse in central Alberta. *Condor* 73: 437–443.
- PONCE, F. (1984): L'alimentation hivernale du Tétrás lyre (*Lyrurus tetrix* L.) à Cervières (Hautes Alpes). *Éc. prat. Htes Études, Montpellier*. Typoskript 51 p.
- PORKERT, J. (1972): Zum Gritwechsel bei unseren Waldhühnern (Tetraonidae). *Vestn. Českosl. společn. zool.* 36: 134–159.
- RAMAKKA, J. M. (1972): Effect of radio-tagging on breeding behavior of male Woodcock. *J. Wildl. Mgmt* 36: 1309–1312.
- RICHARD, J.-L. (1968): Les groupements végétaux de la réserve d'Aletsch. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 51, 30 p.
- RIEDWYL, H. (1978): Angewandte mathematische Statistik in Wissenschaft, Administration und Technik. 2. Aufl., Bern.
- ROBEL, R. J. (1969a): Nesting activities and brood movements of Black Grouse in Scotland. *Ibis* 111: 395–399. – (1969b): Movements and flock stratification within a population of Blackcocks in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 38: 755–763.
- SADLER, K. C. (1961): Grit selectivity by the female Pheasant during egg production. *J. Wildl. Mgmt* 25: 339–341.
- SCHRÖDER, W., W. DIETZEN & U. GLÄNZER (1981): Das Birkhuhn in Bayern. *Schreihe Naturschutz Landschaftspflege* 13, München.
- SEISKARI, P. (1962): On the winter ecology of the Capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the Black Grouse, *Lyrurus tetrix*, in Finland. *Pap. Game Res.* 22: 1–119.
- SIEGFRIED, W. R., P. G. H. FROST, J. J. BALL &

- D.F. MCKINNEY (1977): Effects of radio packages on African Black Ducks. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 7: 37–40.
- TAMISIER, A. & M.-C. TAMISIER (1981): L'existence d'unités fonctionelles démontrée chez les Sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémetrie. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 35: 563–579.
- VERTS, B.J. (1963): Equipment and techniques for radiotracking Striped Skunks. *J. Wildl. Mgmt* 27: 325–339.
- VOS, G.J. DE (1983): Social behaviour of Black Grouse – an observational and experimental field study. *Ardea* 71: 1–103.
- WALLESTAD, R.O. (1971): Summer movements and habitat use by Sage Grouse broods in central Montana. *J. Wildl. Mgmt* 35: 129–136.
- WEEDEN, R.B. (1964): Spatial separation of sexes in Rock and Willow Ptarmigan in winter. *Auk* 81: 534–541.
- WEGGE, P., B. LARSEN & T. STORAAS (1982): Dispersion printanière d'une population de Coqs de Bruyère dans le sud-est de la Norvège. *Actes Coll. int. Grand Tétras, Colmar 1981*: 138–153.
- WESTOBY, M., G.R. ROST & J.A. WEIS (1976): Problems with estimating herbivore diets by microscopically identifying plant fragments from stomachs. *J. Mammal.* 57: 167–172.
- ZBINDEN, N. (1979): Zur Ökologie des Haselhuhns *Bonasa bonasia* in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura. *Orn. Beob.* 76: 169–214. – (1980): Zur Verdaulichkeit und umsetzbaren Energie von Tetraoniden-Winternahrung und zum Erhaltungsbedarf des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) in Gefangenschaft mit Hinweisen auf Verdauungsversuche. *Vogelwelt* 101: 1–18. – (1983): Alcune note sulla situazione attuale della coturnice, del fagiano di monte e della pernice bianca nel Canton Ticino. *Dip. dell' economia pubblica, Typoskript* 43 p. – (1984): Zur Herbstnahrung des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin in Jahren mit unterschiedlichem Vaccinien-Beerenangebot. *Orn. Beob.* 81: 53–59.
- ZETTEL, J. (1974a): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 71: 185–246. – (1974b): Mikroskopische Epidermiskennzeichen von Pflanzen als Bestimmungshilfen. *Mikrokosmos* 63: 106–111, 136–139, 177–181, 201–206.

Dr. Christian Marti, Bümplizstrasse 84/407,
CH-3018 Bern

Anhang 1

Wissenschaftliche, englische und deutsche Namen der im Text erwähnten Raufusshühner, ferner Gewichtsangaben zur Vermittlung einer Vorstellung der Grössenverhältnisse (für amerikanische Arten gerundet nach P. A. Johnsgard 1973 «Grouse and quails of North America», Lincoln). – *Scientific, English and German names of Tetraonids mentioned in this paper, with weights given for comparison.*

<i>Bonasa umbellus</i>	Ruffed Grouse	Kragenhuhn	500–650 g
<i>Canachites canadensis</i>	Spruce Grouse	Tannenwaldhuhn	450–550 g
<i>Centrocercus urophasianus</i>	Sage Grouse	Beifusshuhn	♂ 2000–2800 g/ ♀ 1100–1500 g
<i>Lagopus leucurus</i>	White-tailed Ptarmigan	Weisschwanz-Schneehuhn	300–400 g
<i>Lagopus lagopus lagopus</i>	Willow Ptarmigan (Grouse)	Moorschneehuhn	500–700 g
<i>Lagopus lagopus scoticus</i>	Red Grouse	Schottisches Moorschneehuhn	500–600 g
<i>Lagopus mutus</i>	Rock Ptarmigan	Alpenschneehuhn	450–550 g
<i>Tetrao tetrix</i>	Black Grouse	Birkhuhn	♂ 1250 g/♀ 950 g
<i>Tetrao urogallus</i>	Capercaillie	Auerhuhn	♂ 3700–5000 g/ ♀ 2000 g

Anhang 2

Wissenschaftliche und deutsche Pflanzennamen (nach Hess, Landolt & Hirzel 1976). – *Scientific and German plant names.*

<i>Alnus viridis</i>	Grünerle	<i>Pinus cembra</i>	Auwe
<i>Betula pendula</i>	Hängebirke	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Roströte Alpenrose
<i>Calluna vulgaris</i>	Besenheide/Heidekraut	<i>Salix helvetica</i>	Schweizer Weide
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Zwittrige Krähenbeere	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Heidelbeere
<i>Juniperus communis nana</i>	Zwergwacholder	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Echte Moorbeere
<i>Larix decidua</i>	Lärche	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Preiselbeere
<i>Picea abies</i>	Fichte		