

## Wander- und Sozialverhalten der Alpendohle *Pyrrhocorax graculus*

Hans Peter Büchel

**Notes on ringing recoveries and behavioural aspects of Alpine Choughs *Pyrrhocorax graculus* at Pilatus mountain, Switzerland.** – 34 Alpine Choughs ringed (24 at Pilatus) moved up to 165 km from their place of birth. In 1992/93, 3–4 year old males, mated with considerably older females, were in the top ranks of the hierarchy. A copulation, lasting for fractions of a second, could be filmed for the first time. A local dominance call, first recorded in 1970, still prevails unchanged in the colony 23 years later. Alpine Choughs mob their potential enemies (or dummies), including the Raven. The species shows a clear k-strategy: a strong pair bond and lasting monogamy, high life expectancy, low recruitment rate and a relatively constant population size.

Key words: Behaviour, *Pyrrhocorax graculus*, ringing recoveries.  
Dr. Hans Peter Büchel, Langensandstrasse 25/61, CH-6005 Luzern

Von 1967 bis 1980 untersuchte ich das Sozialverhalten der Alpendohle in der Kolonie des Pilatusgebietes, vor allem an den Nahrungsplätzen Pilatus Kulm und Malters (Büchel 1974, 1983, teilweise auch dargestellt in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die systematischen Beobachtungen wurden weitergeführt, so dass nun verschiedene Verhaltensweisen besser beschrieben und einige Aspekte der Ethologie und der Ökologie der Art geklärt werden können. Die Berechnung der Lebenserwartung und Angaben zu Todesursachen und Flügelmassen werden in Büchel (1994) dargestellt.

### 1. Untersuchungsgebiet und Methode

Das Pilatus-Massiv südwestlich des Vierwaldstättersees in der Zentralschweiz (Abb. 1) beherbergt eine Kolonie von etwa 250 Alpendohlen. Zwischen 1968 und 1990 wurden 676 Alpendohlen mit Farbringen individuell markiert.

Zwischen 1968 und 1993 habe ich auf Pilatus Kulm, in Malters (500 m ü. M.) und in Schwarzenberg (830 m), also an den drei wichtigsten Winterfutterplätzen der Kolonie, die beringten Vögel am Futter (Sultaninen) beobachtet und kontrolliert. Mit Vi-

deoaufnahmen von J. P. Grüter konnten die wichtigsten Verhaltensweisen dokumentiert werden.

Nähere Angaben zum Untersuchungsgebiet und zur Dohlenkolonie am Pilatus finden sich in Büchel (1983, 1994).

### 2. Ergebnisse

#### 2.1. Körperpflege

Alpendohlen baden gerne, nicht nur in der warmen Jahreszeit, sondern auch im Winter, allerdings nicht bei Schneefall. Sie bevorzugen Stellen in Bächen und Weihern mit einer Wassertiefe von etwa 10 cm. Badebewegungen und Badedauer entsprechen etwa denen anderer Singvögel. Bei Regen haben Alpendohlen oft auffallend nasse Federn, was sie nicht sonderlich zu stören scheint. Sie können 10 min lang im Dauerregen sitzen und sich dabei in aller Ruhe putzen. Am 9. 6. 1971 sah ich zwei Alpendohlen (ein Paar?) nach einem Gewitterregen sich gegenseitig die Federchen direkt hinter den Augen putzen.

Zum Putzen am Kopf wird normalerweise ein Flügel angehoben und nach vorn geschoben. Dann wird das Bein hinter dem Flügel durchgehoben und der Kopf ausgiebig geputzt. Am Schluss wird das Bein zu-



**Abb. 1.** Pilatus-Massiv mit den Gipfeln Esel (links) und Oberhaupt (rechts), dazwischen Pilatus Kulm. Ansicht von Luzern (Allmend) aus, März 1994. Die Alpendohlen-Kolonie nistet vom Hauptmassiv über Matthorn–Tomlishorn–Widderfeld bis zum Mittaggüpfli (1916m, rechts im Bild). Hauptfutterplätze sind die Alpweiden und Waldränder westlich und südlich der Pilatuskette. Winterliche Futterplätze sind Malters im Talgrund und Schwarzenberg auf einem vorgelagerten Hügelzug. Aufnahme J.-P. Grüter. – *Pilatus mountain. View from Lucerne, March 1994. The Alpine Choughs nest from the main peaks on the mountain ridge to the Mittaggüpfli (right). Main feeding sites are alpine meadows and forest edges west and south of Pilatus mountain. Winter feeding sites are Malters (village in the bottom of the valley, 500m a.s.l., 8km from Pilatus) and Schwarzenberg on the hills 7km north-west of Pilatus (830m).*

rückgeschwungen und der Flügel wieder eingeschwenkt. Bauchfedern und Schwingen werden mit dem Schnabel gereinigt. Schwanzfedern werden manchmal durch heftiges Schütteln im Fluge neu geordnet, Kehlfedern oft mehrfach über Steine oder Mauerkanten gerieben.

Besonders gut werden auch die Füße von Eisklumpchen oder anderen Fremdkörpern gereinigt. Wenn Alpendohlen in frischen Kot oder andern Unrat getreten sind, werden sie sofort unruhig, fliegen beiseite und putzen ihre Zehen sorgfältig mit dem Schnabel.

## 2.2. Fernfunde

14 von mir als Jungvögel auf Pilatus Kulm beringte Alpendohlen wurden später in der

Zentralschweiz (Schwyz, Bannalp, Engelberg, Stans, Sarnen, Sachseln, Schüpflheim, Escholzmatt) wieder beobachtet oder tot gefunden. 9 auf Kulm beringte Jungvögel wurden später im Kanton Bern (Thun, Sigriswiler Rothorn, Beatenberg, Meiringen, Innertkirchen) wieder beobachtet. Ein von mir beringter Jungvogel (K 24899) wanderte im Spätherbst 1981 ab Kulm gar 163km Richtung E nach Sent im Unterengadin.

Anders als alle bisherigen Wanderdohlen blieb die K 45125/126 nach ihrer Beringung am 18.10.1990 auf Pilatus Kulm (8 Beobachtungen von 1990–1992, die letzte am 30.6.1992). Dann, in ihrem 3. Lebensjahr, begann sie offenbar zu wandern und wurde am 19.3.1993 auf dem Niederhorn (Beatenberg) und am 19.8.1993 auf dem Sigriswiler Rothorn beobachtet.

Von weiteren in der Schweiz beringten Alpendohlen sind folgende Fernfunde bemerkenswert: (a) 800983 am 15.1.1953 in Brienz gefangen, in Basel frei gelassen, im März 1956 in Schangnau BE tot gefunden (90km SSE). (b) 921388 am 25.12.1943 in Davos als diesjährig beringt, am 18.2.1948 in Hindelang D gefangen und wieder frei gelassen (85km NNE). (c) im Januar 1959 wurden in Sempach u.a. 5 Alpendohlen frei gelassen, die wie folgt flogen: 2 nach Pilatus Kulm (16km SSE), 1 nach Grindelwald (55km S), 1 nach Schwyz (38km ESE) und 1, die Nr.933253, nach Schruns im Vorarlberg (129km E). (d) 943636 am 1.2.1965 in Monthey VS beringt, wurde Ende November 1970 im Stadtpark von Lugano tot gefunden (165km ESE). (e) 944217 in Monthey VS beringt wurde 4 Jahre später in Morgex (Aostatal) gefunden (58km S). (f) K 4610 am 15.11.1970 in Engelberg beringt, wurde am 10.7.1976 auf dem Niederhorn bei Beatenberg beobachtet (51km WSW).

All diese auf Pilatus Kulm oder anderswo in der Schweiz gestarteten Alpendohlen wanderten also westlich, südlich oder östlich. Nur die Davoser Dohle wanderte nördlich und fand offenbar Anschluss an eine bayrische Population.

### 2.3. Warnverhalten

Alpendohlen warnen akustisch beim Anblick eines Artfeindes (Büchel 1983). In Experimenten mit Stopfpräparaten konnte ich jederzeit einen Grossalarm im Sinne des Mobbing auslösen (Videobelege). Das in der Jägersprache als «Hassen» bezeichnete Warnverhalten enthält neben dem akustischen Alarm (Schnarren) noch ein dichtes Kreisen sowie Sturzflüge auf den am Boden präsentierten Feind. Alpendohlen warnen sich gegenseitig auch vor anderen Gefahren, etwa vor Steinschlag, vor überraschend auftauchenden Menschen, vor dem Befliegen eines dunkeln Tunnels oder vor dem Betreten meiner auf Fang gestellten Reuse. Aber auch bei innerartlichen Kämpfen wird geschnarrt, wenn diese in-

tensiver werden, besonders stark natürlich bei einem «Kampf auf Leben und Tod» (Büchel 1983). Die ganze Kolonie beteiligt sich dann am Alarm und beruhigt sich erst, wenn die beiden Kämpfer voneinander ablassen.

Auf einen ausgestopften Kolkkraben mit schwarzer Kartondohle zwischen den Füßen reagierte die Kolonie ebenfalls mit Mobbing. Nicht ohne Grund: Am 8.11.1973 beobachtete ich auf Kulm 11 Kolkkraben, welche 30min lang Flugschpiele durchführten und dabei fast spielerisch Jagd auf die ebenfalls kreisenden Alpendohlen machten. Diese reagierten von Zeit zu Zeit mit gelegentlichen Alarmen, beruhigten sich aber gleich wieder. Ein Kolkkrabe stiess dreimal in reissendem Sturzflug auf eine Dohle nieder und verfolgte sie längere Zeit. Er war im Sturzflug deutlich schneller, die Dohle erwies sich als wendiger, wich seitwärts aus und drehte erst kurz über dem Boden weg, während der Kolkkrabe früher abbremsen musste. Zwei andere Kolkkraben nahmen eine Alpendohle in die Mitte und versuchten längere Zeit (erfolglos), sie zu erwischen.

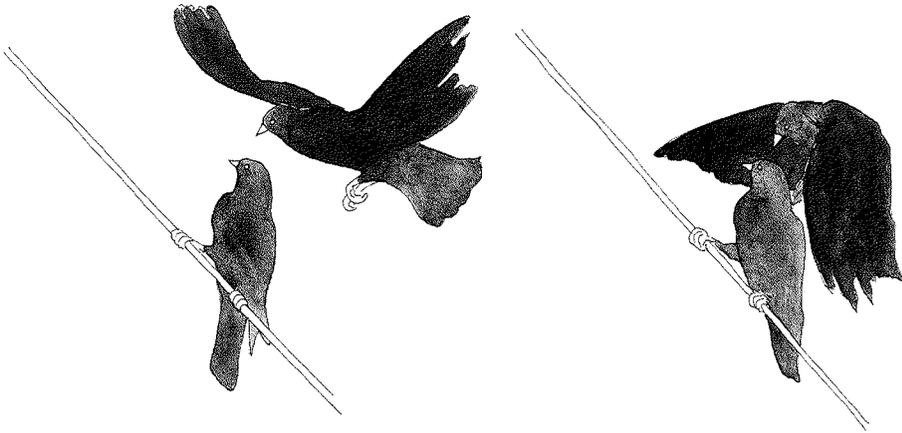
Im Februar 1992 beobachtete ich in Leukerbad VS mehrmals eine kleine Gruppe von Turmdohlen, welche sich unter die über 100 Alpendohlen mischten und von diesen kaum beachtet wurden.

Manchmal übernehmen Alpendohlen die Rufe anderer Corviden: Am 19.12.1972 hörte ich in Malters mehrmals einen Kolkkrabenruf, eindeutig ausgestossen durch eine Alpendohle. Ebenso liess am 20.3.1973 eine einzeln fliegende Alpendohle ein sanftes «kia, kia» hören, das sie nur von einer Turmdohle gelernt haben konnte.

### 2.4. Veränderung der Rangordnung im Laufe der Jahre, Dominanzlaut

Lücken in der Hierarchiespitze, welche durch den Tod eines Spitzenvogels entstanden waren, wurden jeweils bald ausgefüllt.

1992/93 beobachtete ich am Futter die folgenden Spitzenvögel: (a) K 30248 (11jährig), (b) K 37441/651 (mindestens



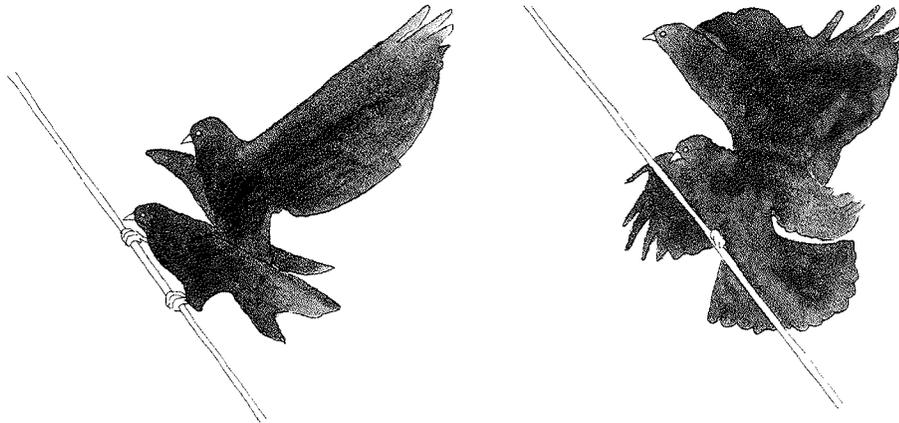
**Abb. 2.** Kopulation eines Alpendohlenpaares, nachgezeichnet nach Video-Standbildern. Zwischen der 1. und der 4. Situation liegen knapp 1,5sec. J. P. Grüter.

7jährig, füttert das 14 jährige ♀, (c) K 19991), (d) K 45073/074 (6jährig, füttert unberingt adult), (e) K 37527/577 (4jährig, füttert das 9jährige ♀ K 35835/36), (f) K 37644/694 (4jährig, füttert unberingt adult).

All diese Spitzenvögel erzielten mit dem seit 1970 auf Kulm beobachteten Dominanzlaut (Büchel 1983) eine deutliche Impionierwirkung bei ihren Futterkonkurrenten. Hie und da versuchten auch jüngere Dohlen, den Dominanzlaut zu gebrauchen, so die damals knapp 2jährige K 45245/246 am 18. 3. 1992, nachdem sie durch einen unberingten einjährigen Vogel von hinten am Schwanz gepackt worden war. Nach Ertönen des Dominanzlautes liess der Angreifer sofort los. Der damals anderthalbjährige K 37535/625 liess am 3. 12. 1990 neben mehreren normalen Dominanzlauten einen neuartigen, langgezogenen Drohlaut ertönen. Am 23. 1. 1990 liess K 37642/692, damals knapp acht Monate alt, eine Art Dominanzlaut ertönen, ohne damit allerdings Wirkung zu erzielen.

Am 23. 2. 1993 beobachtete ich in Leukerbad VS in der dortigen Alpendohlenkolonie ein für mich neues Drohverhalten: In der morgendlichen Kälte sassen 12 Dohlen

auf einer Balkonstange tief (Tiefsitzen als Kälteschutzstellung, Büchel 1983). Sobald ich fütterte und Pausen einschaltete, wurde ich mit hochgestelltem Schnabel gedroht. Die Konkurrenten wurden mit Schnabelhieben und Fusstritten vertrieben. Für mich neu war ein «Hochdrohen im Tiefsitzen». 3 Dohlen signalisierten total 8mal den Futterrivalen ihre Ranghöhe tiefsitzend durch Hochstellen des Schnabels und erzielten damit etwa die gleiche Wirkung wie mit «normalem» Hochdrohen. Zwei Tage später beobachtete ich auf der gleichen Balkonstange einen Jungvogel, der sich gleich wie der daneben sitzende Altvogel intensiv putzte. Dreimal hintereinander näherte sich der Jungvogel dann – ganz in der Art eines verpaarten ♀ – in tiefer Haltung dem Altvogel und unterschritt dabei die Individualdistanz deutlich. Erst 5cm neben «seinem ♂» blieb er tief sitzen. Sobald der Altvogel in einer Putzpause den (zu) nah sitzenden Jungvogel bemerkte, rutschte er seitwärts weg. Später versuchte er (erfolglos), mit einem Schnabelhieb den Jungen auf Distanz zu halten.



**Fig. 2.** Copulation of a pair of Alpine Choughs, drawn from a film; 1 and 4 are 1.5 sec apart. J. P. Grüter.

### 2.5. Paarverhalten

Nachdem ich vorher ausser den im April zu sehenden «engen Luftverfolgungen» (Büchel 1983) nie paarungsähnliche Verhaltensweisen beobachten konnte, gelang es im April 1989 J. P. Grüter auf dem Oberhaupt (Pilatus), eine flüchtige Landung eines ♂ auf einem ♀ im Videofilm festzuhalten (Abb. 2). Erst die starke Verlangsamung der Aufnahme zeigte dann klar, dass es sich um eine Paarung gehandelt hatte, die aber nur Bruchteile von Sekunden gedauert hatte. In Zukunft müssen deshalb die im April zu beobachtenden «engen Luftverfolgungen» mit anschliessendem Paarflug und Paarfüttern eindeutig als Paarungen angesprochen werden.

### 3. Diskussion

*Fernfunde, Herbstwanderungen:* Es sind offensichtlich vor allem die Jungvögel im 1. (ausnahmsweise wohl auch im 2. oder 3.) Lebensjahr, welche in andere Kolonien wandern. Von den gemessenen Flügellängen der Auswanderer her kommen beide Geschlechter in Frage. Dass die Herbst-

wanderung neben dem Gen-Austausch auch einen Bestandesausgleich bringen kann, zeigt der Jahrgang 1989: Obschon im Frühsommer 1989 in der Kolonie selber offenbar nur 18 flügge Jungvögel erbrütet worden sind, konnte ich im Herbst total 65 Jungvögel beringen. 55 davon blieben auf Kulm (15 von ihnen wurden im 1. Jahr, 9 im 2. Jahr, 11 im 3. Jahr noch beobachtet; ganze 20 Vögel waren 1993 noch am Leben). Es müssen also im Herbst 1989 mindestens 37 fremde Jungvögel zur Pilatuskolonie gestossen sein!

*Warnverhalten:* Das beschriebene Mobbing dient natürlich der Alarmierung der ganzen Kolonie. Daneben wird mit diesem Schwarmverhalten sicher auch eine Feind-Tradition gepflegt: Auf recht harmlose Weise lernen die anwesenden Jungvögel die Gefährlichkeit und durch die immer näher an den Artfeind herangeführten Sturzflüge auch die Begrenztheiten dieser Feinde kennen.

*Paarverhalten:* Nach intensivem Studium des Verhaltens verpaarter Alpendohlen leuchten die Vorteile der Dauermonogamie ein: Alpendohlen brauchen nicht in jeder Fortpflanzungsperiode neu eine aufwendige Werbung durchzuführen. Die beiden

Partner vertiefen im Laufe der Jahre ihre Paarbindung durch das Paarfüttern, das Nahesitzen mit Schnabelzärtlichkeiten und durch die individuellen Paarrufe, die oft weithin über die Kolonie erschallen aber nur beim Partner Beachtung finden, meist sofort beantwortet werden und in einen mehrfach wiederholten Rufwechsel ausmünden. Dazu kommt das Flügelwinken vor dem Abflug, im Paarflug oder bei der gemeinsamen Futtersuche im hohen Gras. Zum Schluss nenne ich das Begrüssungsgeschrei. Vermutlich dient es auch der akustischen Markierung des Nestreviers. Im Gegensatz zu den Gesängen von Singvögeln mit Geschlechtsdimorphismus, bei denen nur die ♂ ihre Reviere akustisch markieren, sind bei den Alpendohlen beide Geschlechter beteiligt. Es ist für mich klar, dass das Begrüssungsgeschrei (zu vergleichen etwa mit dem Schnabelklappern eines Storchenpaares oder den Begrüssungsritualen von Graugänsen) ein weiteres Mittel ist, um die Paarbindung zu verstärken. Dieser Duettgesang ist das Resultat sehr präziser akustischer Zusammenarbeit der beiden Partner. Ein solch kompliziertes Duett lernt man nicht jede Saison neu!

*Soziobiologische Überlegungen:* Bei polygamen Arten erfolgt die Werbung meist über Grösse und Stärke. Die imponierende Erscheinung, das Ignorieren aller Gefahren oder Rivalen sollen dem unscheinbareren ♀ Garantie dafür geben, dass ein so starker Partner auch starke Nachkommen zeugen wird, dass damit also auch die Fitness des ♀ gesichert ist. Der schwedische Zoologe Anders Pape Møller berichtete 1989 (nach Hagen 1991) über die Spermakonkurrenz bei Arten, deren ♂ mit mehreren ♀ kopulieren. Dabei entscheidet die Menge des Spermas und dessen Qualität, welches der mit dem gleichen ♀ kopulierenden ♂ sich schliesslich fortpflanzt. Die ♀ erkennen bei solchen Arten die Hodengrösse ganz einfach an den Körperdimensionen des Bewerbers (anabole Eigenschaften der männlichen Sexualhormone). Monogam lebende Arten dagegen haben deutlich kleinere Hoden, da bei ihnen keine Spermakonkurrenz stattfindet.

Unter den Primaten haben die in Promiskuität lebenden Schimpansen relativ riesige Hoden. Ihre ♂ sind deutlich grösser als die ♀. Die in strenger Monogamie lebenden Siamangs dagegen haben winzige Hoden. Die beiden Geschlechter sind bei ihnen praktisch gleich gross.

Die gleiche Partnerschaftsstruktur wie Siamangs haben Gänse, Kraniche, Störche, Steinadler und neben andern Corviden eben auch die Alpendohlen. Die beobachteten flüchtigen Kopulationen passen gut zu diesem Konkurrenztyp: Alpendohlen-♂ müssen ihren ♀, den Besitzerinnen des Nestreviers, nicht Stärke garantieren, sondern schon bei der ersten Werbung und später ein Dohlenleben lang ihre Eignung als zuverlässige Fütterer, Warner und Nestrevierverteidiger beweisen. Im Gegensatz zu anderen Arten mit Werbegeschenken wie Seeschwalben oder Bienenfresser füttert das Alpendohlen-♂ sein ♀ jahraus jahrein, ein Leben lang. Beim Paarfüttern verbessert das ♂ nicht nur die eigene Fitness und die Bruterfolgchancen seiner Partnerin, sondern vergrössert auch sein Sozialprestige in der Kolonie und steigt in der Futterrangordnung auf.

Alpendohlen zeigen deutliche Tendenzen Richtung k-Selektion: Trotz innerartlicher Konkurrenz haben sie eine hohe Lebenserwartung bei mehr oder weniger konstanter Populationsgrösse. Arten mit langer Lebensdauer und einem relativ grossen Angebot an Sexualpartnern ersparen sich viel Zeit und Kraft, wenn sie ein erstes und meist einziges Mal intensiv werben, dann aber den Partner laufend immer stärker an sich binden.

In extremen Umweltverhältnissen, wie sie etwa Albatrosse in der Antarktis oder Alpendohlen im Gebirge antreffen, sind offenbar Nistplatz- und Partnertreue, eine vollkommene Abstimmung mit dem Partner sowie perfekte Anpassung der Futterstrategien an die Jahreszeiten günstige Voraussetzungen für eine hohe Lebenserwartung und den für das Überleben der Art nötigen Bruterfolg.

**Dank.** Für seine Hilfe bei der Feldarbeit und für die Video- und Photodokumentation danke ich Jean-Pierre Grüter, Luzern, herzlich. Der Direktion der Pilatusbahnen danke ich für die jahrelange Gratisbenützung der Bahnen. Wertvoll waren auch die Anregungen von Dr. Christian Marti und Prof. U. Glutz von Blotzheim, beide Sempach, bei der Gestaltung der Schlussfassung. Dr. Luc Schifferli übersetzte die Zusammenfassung und die Legenden ins Englische.

### Zusammenfassung

Fernfunde von 24 auf Pilatus Kulm beringten Jungvögeln und 10 weiteren in der Schweiz beringten Alpendohlen ergaben Flüge bis 165 km Distanz. Vermutlich dienen solche Wanderungen dem Gen-Austausch und der Bestandsregulierung der einzelnen Kolonien. Pilatusdohlen reagierten mit Mobbing auf ihre Artfeinde resp. deren Attrappen, u. a. auch auf Kolkrahen.

Unter den Spitzenvögeln in der Hierarchie befinden sich 1992/93 auch 3–4-jährige ♂, die zum Teil mit wesentlich älteren ♀ verpaart sind. Der 1970 erstmals festgestellte Dominanzlaut hat sich bis 1993 in der Kolonie gehalten und wirkt noch gleich wie zu Zeiten des «Erfinders».

1989 konnte erstmals eine eindeutige Paarung beobachtet und mit Videofilm belegt werden. Sie erfolgte in Bruchteilen von Sekunden. Paarverhal-

ten und Dauermonogamie der Alpendohle passen gut zu ihren übrigen Tendenzen der k-Strategie: hohe Lebenserwartung, geringe Nachkommenzahl und relativ konstante Populationsgrösse.

### Literatur

- BÜCHEL, H. P. (1974): Beobachtungen über die winterliche Kulturfolge, die Brutbiologie sowie einige vermutlich angeborene Verhaltensweisen der Alpendohle. Mitt. Naturf. Ges. Luzern 24: 72–94. – (1983): Beiträge zum Sozialverhalten der Alpendohle *Pyrrhocorax graculus*. Orn. Beob. 80: 1–28. – (1994): Lebenserwartung, Todesursachen und Flügelmasse der Alpendohle *Pyrrhocorax graculus*. Orn. Beob. 91 (im Druck).
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 13, Passeriformes (4. Teil). Wiesbaden. (*Pyrrhocorax graculus* S. 1571–1615)
- HAGEN, W. & H. (1991): Was Tiere sich zu sagen haben. Formen und Inhalte der Verständigung. Rasch und Röhning, Hamburg.

*Manuskript eingegangen 7. Januar 1993*  
*Angenommen 3. Januar 1994*