

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

Zur Verbreitung, sozialen Organisation, Raum- und Habitatnutzung der Alpenbraunelle *Prunella collaris* im Winter

Lorenz Heer und Annemarie C. Fraenkl

Distribution, social organization, home-range and habitat utilization of the Alpine Accentor *Prunella collaris* in winter. – In the Swiss Alps, Alpine Accentors are commonly observed all year round above 2000 m above sea level. In winter, adult males were observed predominantly. At this altitude, they form changing aggregations consisting of 1–3 individuals. At lower elevations, aggregations often involve more individuals and up to 40 birds can be observed together. Home-range size and habitat utilization in winter were examined on three radio-tracked males. Two of them performed vertical movements between 1600 und 2700 m a.s.l., whereas one male always stayed above 2200 m, even after strong snowfall. The birds foraged mainly in rocky parts, at snowfree patches of alpine meadows and on low-level meadows. Feeding on artificial resources in human proximity made up just a small fraction of foraging time. All three birds roosted above 2500 m in rocky parts.

Key words: *Prunella collaris*, winter ecology, home-range, habitat utilization, social organization, roosts.

Lorenz Heer, Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstrasse 3, CH–3012 Bern

(email: lorenz_heer@hotmail.com); Annemarie C. Fraenkl, Institut für Pathologie, Medizinische Biologie, Universität Basel, CH–4003 Basel

Nur wenige Sperlingsvögel (Passeres) des alpin-nivalen Bereiches verbringen auch den Winter teilweise oberhalb der Waldgrenze: Schneesperling *Montifringilla nivalis*, Alpenbraunelle und Alpendohle *Pyrrhocorax graculus*.

Der winterliche Tagesaufenthaltsraum des Schneesperlings konzentriert sich auf Grate, Pässe, Bergrücken und steile Felswände oberhalb der Baumgrenze zwischen 1800 und 4000 m ü.M. (Heiniger 1991). Die Schlafplätze der untersuchten Population befanden sich ebenfalls weit oberhalb der Baumgrenze in Felswänden (zwischen 2500 und 3000 m). Die Nahrungsplätze lagen tiefer und bei schlechtem Wetter nutzten die Schneesperlinge anthropogene Futterstellen oberhalb 2000 m. Nur bei schlechtesten Wetterbedingungen wichen sie ausnahmsweise bis in tiefergelegene Dörfer aus (Wengen, 11. 4. 1978 in 1200 m, H. Brunner briefl. in Heiniger 1991).

Im Gegensatz zum Schneesperling suchen Alpendohlen im Winter schon seit je besiedelte Talsohlen zum Nahrungserwerb auf (Übersicht

in Glutz & Bauer 1993). Während sie vor 200 Jahren noch in Abhängigkeit von natürlichen Ressourcen stärker umherzustreichen schienen, können sie heute in touristisch stark erschlossenem Gebiet dank der Küchenabfälle von Bergrestaurants auch oberhalb der Waldgrenze reichlich Nahrung finden (Delestrade 1989). Im saisonalen Verlauf hängen die Tagesbestände in tiefer gelegenen Ortschaften von verfügbaren Haushaltsabfällen, von Tradition und von der Lage der unteren Schneegrenze ab. Im Tal kann die Nutzung anthropogener Nahrung 70 % ausmachen (Struch & Fankhauser 1994).

Alpenbraunellen der Alpenpopulation sind Standvögel, Vertikalwanderer oder Teilzieher, die in der Nähe des Brutgebietes verbleiben oder in Nord- oder Mittelitalien und Südostfrankreich überwintern (Glutz & Bauer 1985). Ein Teil der Vögel zieht auch west- und nordwärts. So liegen mehrere Winterbeobachtungen aus dem Schweizer Jura vor, wobei es sich hier teilweise um traditionelle Überwinterungsplätze handelt: Creux-du-Van NE, Chaseral BE, Welschenrohr SO und Balmflue SO

(Christen 1984). Einzelvögel wandern aber zum Teil beachtliche Strecken und erscheinen unregelmässig sogar in Nordeuropa (z.B. Schottland, Helgoland, Norwegen, Schweden; Glutz & Bauer 1985, Achtermann & Stühmer 1987, Nuiver & van IJendoorn 1987). In Japan kehrten farbberingte Alpenbraunellen jährlich an denselben Überwinterungsort zurück, der bis zu 250 km vom Brutgebiet entfernt lag (Nakamura et al. 1996). Ein ähnliches Bild zeigt sich bei den Populationen der Iberischen Halbinsel, wo die Alpenbraunelle zumindest teilweise Zugbewegungen durchführt. Hier treffen im Winter Individuen zu grösseren Aggregationen in niederen Lagen und am Rande der Gebirgsmassive zusammen. Alpenbraunellen in Spanien verbleiben aber auch im Winter teilweise auf über 2000 m, und für beringte Individuen wurden Vertikalwanderungen nachgewiesen. Die Vögel brüteten dann zum Teil im selben Gebiet, in dem sie auch überwintert hatten (Martí et al. 1988, Martín-Vivaldi et al. 1995).

Winterliche Fangergebnisse deuten auf Unterschiede im Zugverhalten der Geschlechter hin. So waren in der Stadt Salzburg 73 von 74 und in der Sierra de Gredos 20 von 25 Fänglingen ♂ (A. Aichhorn in Glutz & Bauer 1985, Martí et al. 1989). Allgemein zieht ein Individuum fort, wenn der dadurch entstandene Nutzen im Überwinterungsgebiet die Kosten des Wegzuges übertrifft (*migration threshold model*, Baker 1978: Kap. 8 und 10). Ebenso dürfen die Kosten bei einem Ausharren im Brutgebiet die Zugkosten nicht übersteigen. Bei einem Verbleib beeinflussen ungünstigere Klima- und Nahrungsbedingungen unter anderem die winterliche Überlebenswahrscheinlichkeit und verschlechtern die Umstände für die Mauser. Dem entgegen stehen die Zugkosten, die Zugmortalität und die Abwesenheit vom Brutgebiet gegenüber Residenten. Geschlechtsunterschiede im Zugverhalten weisen deshalb auf ein unterschiedliches Kosten-Nutzen-Verhältnis zwischen ♂ und ♀ bezüglich dieser Faktoren hin.

In der vorliegenden Arbeit werden Winterbeobachtungen der Alpenbraunelle (u.a. aus dem Beobachtungsarchiv der Schweizerischen Vogelwarte) hinsichtlich folgender Themenbe-

reiche ausgewertet: Winterliche Verbreitung in der Schweiz, Höhenverteilung der Beobachtungen und Grösse von Aggregationen. Im weiteren wird die winterliche Raum- und Habitatnutzung anhand von drei besenderten Alpenbraunellen-♂ in den Walliser Alpen aufgezeigt.

1. Material und Methode

1.1. Verbreitung in der Schweiz

Unterschiedliche Quellen wurden für die Auswertung der Verbreitung, Höhenverteilung und Grösse von Aggregationen herangezogen. Den Hauptteil bildete das Beobachtungsarchiv der Schweizerischen Vogelwarte Sempach (808 Meldungen). Dieses wurde ergänzt durch Beobachtungen von M. Gerber, H. Senn, J.-C. Tièche u.a. (17 Beobachtungen) und von den Autoren (44 Beobachtungen). Um Pseudoreplikation zu vermeiden, ist bei mehreren Meldungen innerhalb von 30 Tagen am selben Ort nur immer jene mit der Höchstzahl an Individuen verwendet worden. Total ergab dies 832 Beobachtungen mit insgesamt 3001 Individuen. Bei der Berechnung der winterlichen Verbreitung in der Schweiz wurde die Anzahl der Beobachtungen verwendet, bei der Höhenverteilung die aller festgestellten Individuen. Diese Beobachtungsdaten wurden lediglich semiquantitativ erfasst und dürften entsprechend auch die unterschiedlichen Beobachtungshäufigkeiten in verschiedenen Höhenlagen und Regionen widerspiegeln. Deshalb sind der Interpretation Grenzen gesetzt.

Die ausgewertete Zeitspanne der Meldungen des Archivs der Vogelwarte umfasst alle gemeldeten Beobachtungen aus den Wintermonaten Dezember 1980–1997 und Januar, Februar und März 1980–1998. In der vorliegenden Arbeit werden sowohl Dezember als auch März ganz zum Winter gezählt, da der biologische Winter in grosser Höhenlage länger dauert als in den Niederungen.

Alters- und Geschlechtsbestimmung: Sämtliche Alpenbraunellen wurden im Untersuchungsgebiet gefangen. Im Winter dienten Kastenfallen und ein Schlagnetz zum Fang, ab April wurden Japannetze verwendet. Die Al-

penbraunellen wurden in zwei Altersklassen eingeteilt (einjährig: im ersten Lebensjahr; adult: mindestens zweijährig). Die Altersbestimmung erfolgte an Fänglingen wie im Felde aufgrund der Grossen Armdecken. Im Jugendgefieder sind diese bräunlich schwarz und besitzen einen grossen, bräunlich weissen Spitzenfleck. Vermauserte Grosse Armdecken adulter Individuen sind glänzend schwarz mit scharf abgegrenztem, reinweissem Spitzenfleck (Heer 1999). Die Geschlechtsbestimmung wurde bei Fänglingen anhand biometrischer Daten durchgeführt (Diskriminanzfunktion $Z = -21,31 - 0,41 \times \text{ALTER} + 0,21 \times \text{FLÜGEL}$, wobei einjährig $\text{ALTER} = 0$, adult $\text{ALTER} = 1$, Fängling als ♂ bestimmt sofern $Z > 0,35$ und als ♀ sofern $Z < -0,21$, Heer 1999). Bei Feldbeobachtungen gab die Körpergrösse einen Hinweis auf das Geschlecht (♀ sind etwa 11 % leichter als ♂).

Körpergewicht und Fettdeposition: Die Fänglinge wurden mit einer Federwaage PESOLA auf 0,5 g genau gewogen. Das Fettdepot wurde gemäss einer 9stufigen Skala eingeteilt (Kaiser 1993).

1.2. Raum- und Habitatnutzung

1.2.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt mehrheitlich in der Gemeinde St-Luc VS (Koordinaten des Untersuchungsquadrats: 612 000/115 000 und 616 500/119 500). Es ist stark vertikal gegliedert und reicht von 1360 bis 3010 m ü.M. In den höheren Lagen umfasst es mehrere Bergketten und felsige Regionen (Pointes de Nava, Le Toûno). Im Winter sind oberhalb 2200 m die meisten Gebiete schneebedeckt. In steileren Felsregionen, an Windecken und Lawinhängen finden sich aber immer schneefreie Stellen. Auf 2330 m liegt zentral im Untersuchungsgebiet ein Berghotel. Unterhalb 2200 m trennt an den meisten Stellen ein Bergwald die oberen Schneeregionen von den anthropogen stark beeinflussten tieferen Gebieten. Im Bergwald hat es zum Teil grössere waldfreie Flächen, die im Sommer als Weiden dienen. Im Untersuchungsgebiet liegt zudem zwischen 1540 und 1740 m das Dorf St-Luc.

1.2.2. Raumnutzung

Drei adulte ♂ wurden mit einem Schlagnetz gefangen und mit einem Kleinstsender versehen (Naef-Daenzer 1993). Dieser wurde in das Rückengefieder geklebt und übte keinen ersichtlichen Einfluss auf die Raumnutzung und das Verhalten des besenderten Individuums aus (Sendergewicht: < 1 g, entspricht ca. 2,4 % des Körpergewichtes). Mit zwei Peilgeräten wurde die Raumnutzung der drei Alpenbraunellen jeweils mehr als 17 h lang verfolgt. Ein Beobachter peilte von einem übersichtlichen Standort aus (Hotel Weisshorn), welcher ungefähr in der Mitte der Aufenthaltsgebiete lag. Dies lieferte die ungefähre Position des besenderten Vogels. Der zweite Beobachter folgte mit Touren-Skis der besenderten Alpenbraunelle so nah wie möglich. Hierbei konnte der entsprechende Vogel teilweise gesichtet werden (41 %; vor allem auf Wiesen, alpinen Rasen, beim Berghotel) oder es wurden bestmögliche Kreuzpeilungen versucht (59 %; vor allem Felsen). Die Raumnutzungsdaten wurden mit dem Programm GRID analysiert (B. Naef-Daenzer, Schweizerische Vogelwarte, Version 11.2, 1994). Zusätzliche Beobachtungen farbberingter Individuen ergänzten die Angaben zur Raumnutzung und sozialen Organisation.

♂ I: Die gesamte Peildauer dieses adulten ♂ betrug 19 h 37 min, und die Lokalisierungen erfolgten vom 24. bis 26. 2. 1998. Am 23. 2. 1998 fielen bei wenig Wind etwa 30 cm Neuschnee, welcher weitgehend die schneefreien Rasenstellen oberhalb der oberen Waldgrenze und die Speisereste um das erwähnte Berghotel zudeckte. Nur steile felsige Regionen blieben weitgehend schneefrei. Die untere Schneegrenze lag auf rund 1300 m.

♂ II: Die Erfassung der Raumnutzung erfolgte vom 12. bis 14. 3. 1998 (Peildauer: 17 h 34 min). Schneefall an den Peiltagen brachte etwa 15 cm Neuschnee. Infolge starken Windes blieben oberhalb 2000 m nebst Felsen auch wenige alpine Rasen frei von Schnee. Zwischen 1800 und 2000 m hatte es grössere schneefreie Flächen, die untere Schneegrenze lag auf etwa 1800 m.

♂ III: Diese Alpenbraunelle wurde vom 24. bis 28. 3. 1997 insgesamt 21 h 57 min lang ge-

ortet. Oberhalb 2200 m gab es infolge längeren Tauwetters viele kleine, schneefreie Rasenflächen. Wiesen unterhalb 2150 m waren weitgehend ohne Schneebedeckung.

1.2.3. Habitatnutzung

Sechs Habitattypen wurden unterschieden:

Fels: Grosse Blöcke und felsige Regionen, im Untersuchungsgebiet fast nur oberhalb von 2200 m vorhanden. In den reich strukturierten Felswänden sind Grasbänder zahlreich, zudem wachsen vereinzelt Wacholder *Juniperus communis alpina* und zwerg- bis baumwüchsige Arven *Pinus cembra*.

Rasen: Schneefreie Flächen mit alpinem Rasen oberhalb der oberen Waldgrenze (>2200 m), im Winter meistens an Windkuppen, an sonnigen Hängen oder nach Abgleiten der Schneedecke.

Wald: Lockerer Waldrand bis dicht geschlossener Bergwald, gebildet von Fichte *Picea abies* (38 %), Lärche *Larix decidua* (31 %) und Arve (31 %). Im Untersuchungsgebiet unterhalb 2200 m vorkommend. Schneefrei oder zumindest am Stammfuss häufig schneefreie Stellen.

Wiese: Weiden und Wiesen unterhalb der oberen Waldgrenze (<2100 m) mit vereinzelt Sträuchern, Einzelbäumen oder Scheunen. Aufgrund ihrer tieferen Lage und mehrheitlich südlichen Exposition im Untersuchungsgebiet waren diese Wiesen die meiste Zeit des Winters schneefrei.

Berghotel: Hotel Weisshorn auf 2330 m. Regelmässig sind Küchenabfälle und Picknick-Reste für Vögel zugänglich.

Schnee: Geschlossene Schneedecke. Auf der Oberfläche sind mehr oder weniger windverfrachtete Insekten vorhanden.

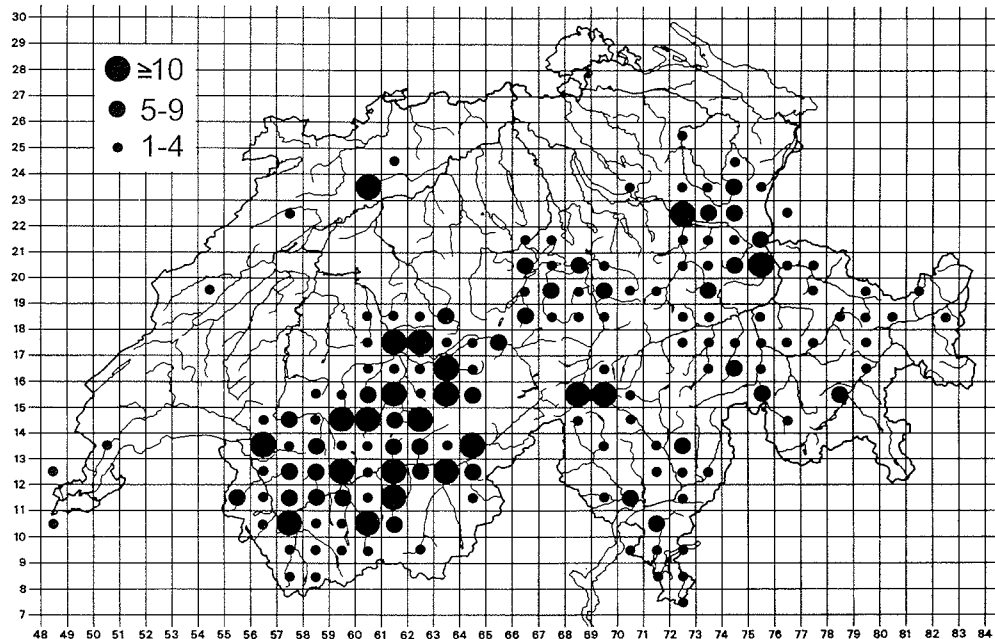


Abb. 1. Anzahl Beobachtungsmeldungen ($n = 832$, Archiv der Schweizerischen Vogelwarte Sempach u.a.) von Alpenbraunellen im Winter (Dezember 1980–1997 und Januar bis März 1980–1998) pro Atlasquadrat (10×10 km). Gitter entsprechend dem Schweizerischen Koordinatensystem ($\times 10000$). – Number of observations of Alpine Accentors reported mainly from collaborators of the Swiss Ornithological Institute Sempach ($n = 832$). Symbols indicate winter observations from December 1980–1997 and January until March 1980–1998 per grid cell (length 10 km). Axes named according the Swiss coordinate system ($\times 10000$).

1.2.4. Verhalten

Vollgesang ist definiert als lauter, weithin hörbarer und reich strukturierter Gesang mit trillerähnlichen Elementen (Sonagramme in Glutz & Bauer 1985). Im Gegensatz dazu ist der *sub-song* leise, trillerlos und hört sich «plaudernd» an.

Als Nahrungssuche galt, wenn sich die Alpenbraunelle langsam in der Vegetation fortbewegte und mit dem Schnabel zeitweise das Substrat durchsuchte. Aggressive Interaktionen umfassten Verhalten wie das Vertreiben von Artgenossen oder Verfolgungsflüge, bei denen sich zwei oder mehrere Individuen im Flug verfolgten.

1.2.5. Schlafplatz

Das Aufsuchen des Schlafplatzes wurde angenommen, wenn um die Abenddämmerungszeit das Signal des Senders «unbewegt» blieb (♂ I, II, III). Am Morgen wurde das erste Peilsignal aus Richtung Schlafplatz (♂ III) oder eine Änderung des «unbewegten» Signals (♂ I, II) als das Verlassen des Schlafplatzes gewertet.

Tag- und Nachtgrenzen: Die bürgerliche Morgendämmerung beginnt und die bürgerliche Abenddämmerung endet, wenn sich der Mittelpunkt der Sonnenscheibe jeweils 6° unter dem astronomischen Horizont befindet, und dauert etwa 30 min (genaue Zeitangaben u.a. in VFR-Guide Schweiz, Bundesamt für Zivilluftfahrt, 1997).

2. Ergebnisse

2.1. Verbreitung in der Schweiz

Die Mehrheit der Winterbeobachtungen erfolgte im Schweizer Alpenraum (Abb. 1). Tendenziell lagen von den westlichen Schweizer Alpen mehr Meldungen vor. Gegen Osten hin dünnen sie etwas aus. Grössere Beobachtungs- oder Verbreitungslücken bestanden in den Regionen Galenstock – Sustenhorn, Schärhorn – Tödi – Oberalpstock, Piz Medel – Piz Terri – San Bernardino, Val Poschiavo und Val Müstair. 18 Meldungen stammten aus dem Schweizer Jura, wovon 14 einen traditionellen Über-

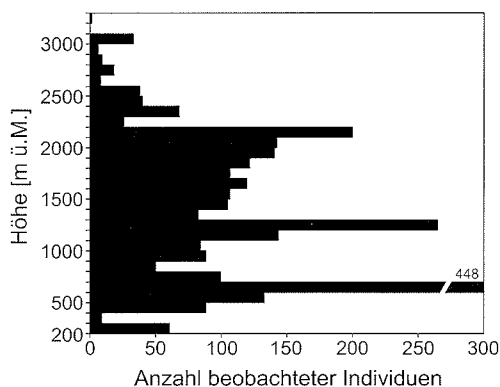


Abb. 2. Höhenverteilung der im Dezember 1980–1997 und Januar bis März 1980–1998 beobachteten Alpenbraunellen in der Schweiz (n = 3001). – *Altitudinal distribution of reported Alpine Accentors in December 1980–1997 and January until March 1980–1998 (n = 3001).*

winterungsplatz bei Herbetswil SO betreffen (E. Gunzinger).

2.2. Höhenverteilung

Beobachtungen im Winter oberhalb von 2000 m waren eher selten (26,7 %). Der höchste Winternachweis erfolgte am Wildstrubel (3243 m, 29. 3. 1998, B. Holderegger mdl.). Die meisten Winterbeobachtungen von Alpenbraunellen lagen unterhalb von 2000 m ü.M. (73,3 %, Abb. 2). Die tiefstgelegene stammte von Monte Carasso TI auf 250 m ü.M. (M. Salvioni). Beobachtungen von Alpenbraunellen in Tiefstlagen erfolgten häufig nach starken Schneefällen bis in die Niederungen, so beispielsweise im Rhonetal (J.-C. Praz), in Stansstad (U. N. Glutz von Blotzheim) oder im Südtessin (H. Brüngger, B. Posse, M. Salvioni, B. Schelbert, M. Widmer).

2.3. Grösse von Aggregationen

Die Grösse von Aggregationen nahm mit abnehmender Meereshöhe zu (Abb. 3; lineare Regression: Gruppengrösse = $5,8 - 0,0012 \times \text{Höhe}$, n = 703, r = 0,13). Oberhalb 2000 m waren die Alpenbraunellen gewöhnlich einzeln, zu zweit oder zu dritt (85,1 %, n = 139). Unter-

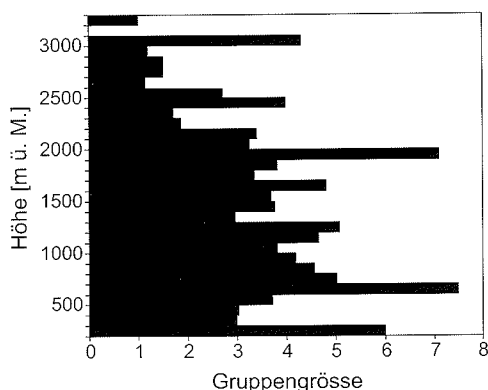


Abb. 3. Grösse von Aggregationen (Mittel, $n = 832$) im Winter in Abhängigkeit von der Meereshöhe. – Size of aggregations (mean, $n = 832$) at different sea levels in winter.

halb von 2000 m zählten Trupps durchschnittlich $4,1 \pm 5,74$ Individuen (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung; $n = 590$). Die grösste Aggregation betraf 40 Individuen bei Sion (600 m, 1. 2. 1986, A. Sierro; bis 80 Individuen in Praz 1976). Die Zusammensetzung dieser Aggregationen war lose und änderte sich bei Dislokation

tionen oder während der Nahrungssuche häufig. Im Gegensatz dazu gab es keinen Unterschied in deren Grösse über die Wintermonate Dezember bis März (ANOVA, Höhenklassen 100 m: $F_{3; 27} = 1,26$, n.s.).

2.4. Fettdeposition und Gewicht: Februar bis Juli

Alpenbraunellen wiesen im Winter eine höhere Fettdeposition auf als im Frühling (Abb. 4; Kruskal-Wallis-Test: $H_6 = 17,21$, $n = 70$, $p < 0,01$, Bonferroni korrigiert, $\tau = 2$). Die meisten Winterfänglinge zeigten mindestens ab Dezember Fettdepots, die das Gabelbein voll ausfüllten oder über dessen Rand reichten und sich nach aussen wölbten (Fettskala 4–5). Weitere grössere Fetthanlagerungen zeigten sie am Unterleib. Während der Brutzeit waren vielfach nur Spuren von Fett am Gabelbein vorhanden (Fettskala 0–3). Das Körpergewicht adulter ♂ lag im Winter nicht über demjenigen des Frühlings und Frühsommers (Februar/März: $44,5 \pm 2,24$ g, $n = 7$, April–Juli: $42,1 \pm 2,08$ g, $n = 22$; ANOVA: $F_{5; 23} = 2,21$, n.s.). Im Frühling ist das erhöhte Gewicht durch die Vergrösserung der Fortpflanzungsorgane bedingt; die Hoden alleine machen dann 7,7 % des Körpergewichtes aus (M. Nakamura in Briskie 1993).

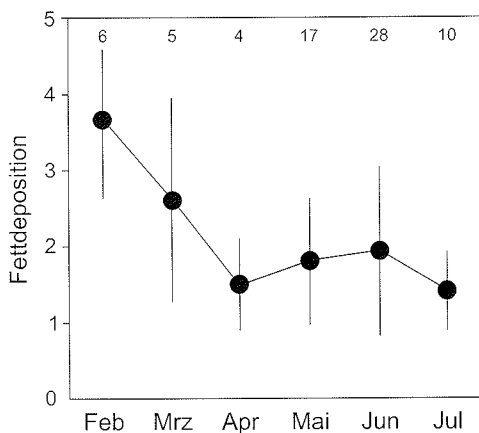


Abb. 4. Fettdeposition von Alpenbraunellen (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung) während des Spätwinters und der Brutzeit. Die Stichprobengrösse n ist am oberen Grafikrand angegeben. – Fat score (mean $\pm$ sd) from February until July. Sample sizes are given at the top of the graph.

2.5. Raum- und Habitatnutzung

Die drei besenderten adulten ♂ zeigten während der Peildauer unterschiedliche Raum- und Habitatnutzungsmuster (Abb. 5 und 6):

♂ I verblieb an drei aufeinanderfolgenden Tagen trotz grösserer Neuschneemenge oberhalb der oberen Waldgrenze (> 2200 m). Es hielt sich fast ausschliesslich in den west- und ostseitigen Felswänden der Pointes de Nava auf. Es war allein oder zusammen mit einer zweiten Alpenbraunelle anzutreffen.

♂ II führte Vertikalwanderungen durch, aber auch grössere horizontale Verschiebungen oberhalb der Waldgrenze. In den Morgenstunden hielt es sich zuerst bis 0934 bzw. 0711 Uhr in den felsigen Regionen in der Nähe des Schlafplatzes (2600 m ü.M.) und in den Pointes de Nava auf. Danach wechselte es auf tiefergelegene Wiesen. Dort verbrachte es in Gesellschaft von bis zu 11 Individuen fast den

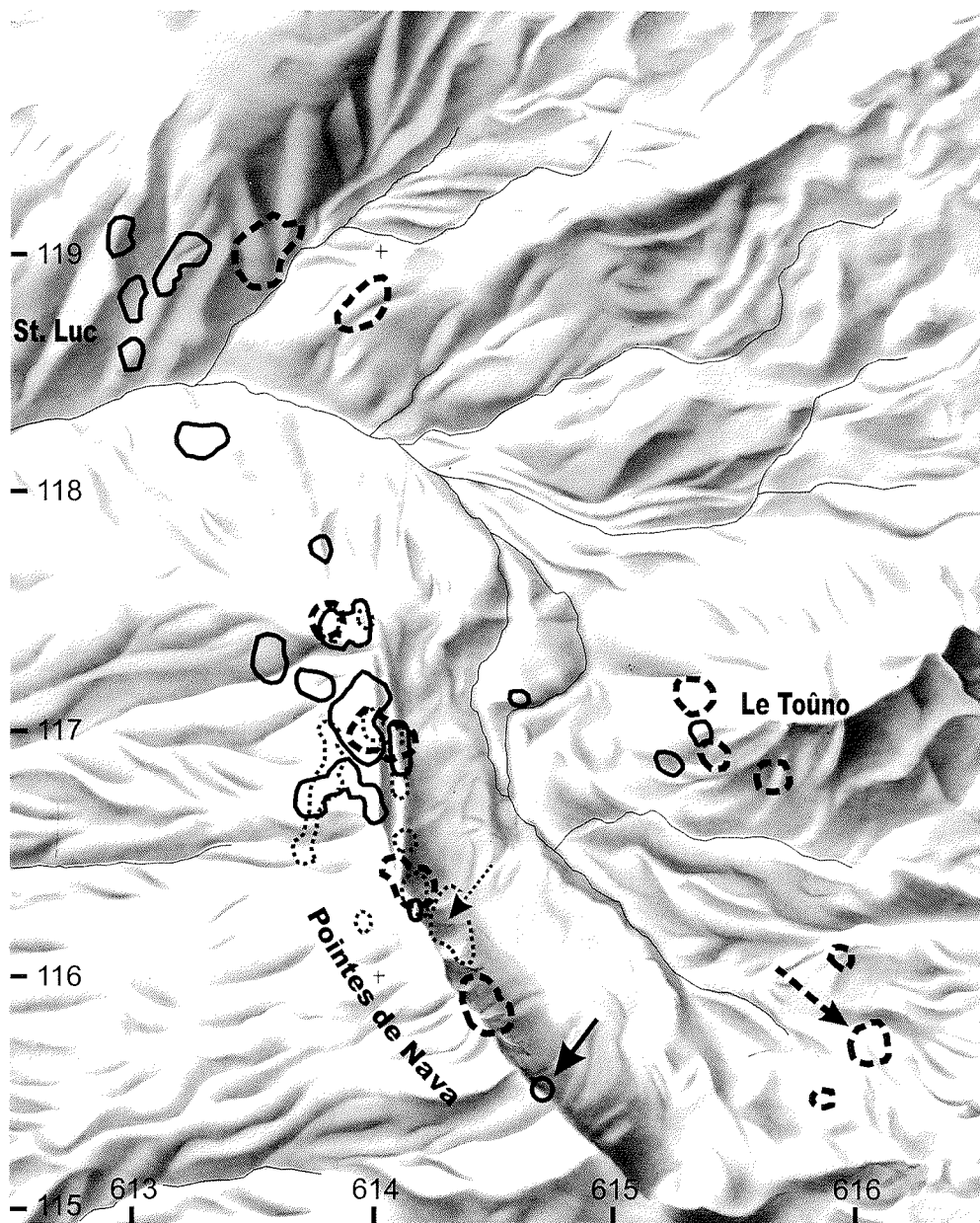


Abb. 5. Raumnutzung dreier besendeter ♂ (I: punktierte Linie; II: gestrichelte Linie; III: durchgezogene Linie). Ortsverschiebungen im Flug wurden nicht berücksichtigt. Pfeile zeigen die ungefähre Lage der Schlafplätze. Achsenbeschriftung gemäss schweizerischem Koordinatennetz ($\times 1000$). Reliefkarte reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 27. Januar 1999. – Home ranges of three radio-tracked adult males in winter (I: dotted line; II: dashed line; III: solid line). Dislocations in flight are omitted. Arrows indicate roughly the site of the roosts. Axes named according to the Swiss coordinate system ($\times 1000$).

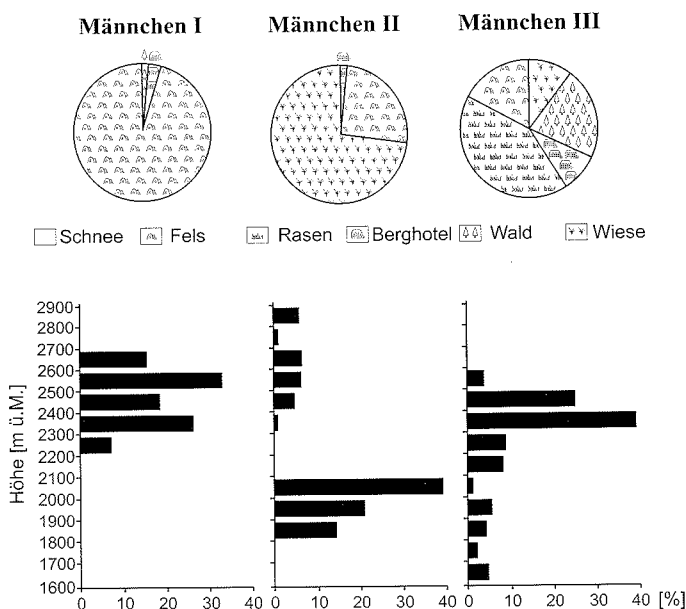


Abb. 6. Prozentuale Verteilung der von den drei besenderten adulten ♂ genutzten Habitats (oben) und Höhenlagen (unten). – *Habitat utilization (above) and altitudinal distribution (below) in per cent of the three radio-tracked male Alpine Accentors. Habitat types: Snow-field, cliffs, snowless alpine meadows, mountain hotel, forest, low-level meadows.*

ganzen Tag mit Nahrungssuche. Weiterreichende Flüge waren dort selten, und ♂ II suchte jeweils längere Zeit (2 h 16 min, 4 h 27 min, 6 h 11 min) auf kleinster Fläche (< 0,7 ha) Nahrung. Erst kurz vor Beginn der Abenddämmerung kehrte es wieder in die höheren Regionen in der Nähe des Schlafplatzes zurück.

♂ III verhielt sich ebenfalls als Vertikalwanderer, war aber 69 % der Zeit oberhalb der oberen Waldgrenze anwesend. Hier suchte es in erster Linie auf schneefreien alpinen Rasen nach Nahrung, verbrachte aber auch eine beträchtliche Zeit im Wald und in felsigen Regionen. Auch Speisereste beim Berghotel wurden zu 9 % der Hellzeit genutzt.

Entsprechend dem unterschiedlichen Aufenthalt in der Höhenlage und der Zugänglichkeit schneefreier Stellen variierte die Habitatnutzung der drei besenderten ♂ voneinander (Abb. 6). So waren dem ♂ I für die Nahrungssuche oberhalb 2000 m fast nur die felsigen Regionen zugänglich. Im Gegensatz dazu bevorzugte ♂ III die zu seiner Zeit schneefreien Stellen in alpinen Rasen. Unterhalb der oberen Waldgrenze nutzten ♂ II und III vorwiegend Wiesen, in geringerem Masse auch schneefreie

Flecken am Stammfuss von Nadelbäumen. Alle drei ♂ zusammen suchten zu 48,2 % ihre Nahrung in felsigen Regionen und zu 13,5 % auf schneefreien Flächen oberhalb der oberen Waldgrenze. Zu 27,2 % hielten sie sich in Wiesen an der unteren Schneegrenze auf. Der Zeitaufwand für die Nutzung anthropogener Nahrung belief sich auf 4 %.

2.6. Verhalten

Die weitaus meiste Zeit (> 76 %, s. auch Janiga & Romanová 1997) verbrachten die besenderten ♂ mit Nahrungssuche, gelegentlich unterbrochen von längeren Ruhepausen und Komfortverhalten. Das ganz Jahr über liessen ♂ unabhängig vom Aufenthaltsort *subsong* hören, während einer Ruhephase im Sitzen oder bei der Nahrungssuche. Diese Gesangsart wirkte auf Artgenossen nicht aggressiv.

Im Gegensatz dazu steht der Vollgesang. Die erste Strophe konnte am 14. Januar gehört werden und die Gesangsaktivität nahm gegen den Frühling hin zu. Bereits im März kam es zu Verfolgungsflügen in potentiellen Brutterritorien, woran sich bis zu 5 ♂ beteiligten. Vollge-

sang und aggressive Interaktionen wurden in den Morgenstunden, besonders aber in der letzten Abendstunde vor Aufsuchen des Schlafplatzes festgestellt. Vollgesang und Verfolgungsflüge beschränkten sich fast ausschliesslich auf die Regionen potentieller Brutterritorien (Südhang Le Toûno, Pointes de Nava).

2.7. Schlafplatz

Die Schlafplätze der drei besenderten adulten ♂ lagen in Felsregionen oberhalb 2500 m ü.M. (Pfeile in Abb. 5). ♂ I und III nächtigten in der Ostwand der Pointes de Nava, ♂ II in einer kleineren Felsformation mit Ausrichtung Nordwest. Bei zwei der drei ♂ (I, II) war das Signal auch bei völliger Dunkelheit laut und deutlich zu empfangen, und zwar aus einem Winkel von mindestens 20° bzw. 90°. Dies lässt darauf schliessen, dass der Schlafplatz recht frei liegen musste und sich nicht in einer Felsspalte befand.

Heinz Hersberger (mdl.) beobachtete in Falera GR, wie allabendlich mehrere Alpenbraunellen aus verschiedenen Richtungen herbeiflogen und sich beim Kirchturm zum Nächtigen einfanden. Dabei schmiegt sie sich im alten Gemäuer in Vertiefungen, blieben aber von aussen gut sichtbar.

Marián Janiga berichtet von einem Schlafplatz in der Slowakei. Hier nächtigten drei Alpenbraunellen in einer halboffenen Nische einer Bergunterkunft eng aneinandergeschmiegt. Während der Nacht wurden sie vollständig eingeschneit und flogen am darauffolgenden Morgen durch den Schnee hindurch weg.

Aktivitätsbeginn und -ende der drei besenderten ♂ richteten sich nach der Dämmerung

(Tab. 1). Sie suchten den Schlafplatz innerhalb von 12 min um das Ende der Abenddämmerung auf und verliessen ihn innerhalb von 10 min um den Beginn der Morgendämmerung. Damit verlängerte sich die Zeit der Tagesaktivität von rund 12 Stunden von Ende Februar auf fast 14 Stunden Ende März.

2.8. Geschlechts- und Alterszusammensetzung

Bei 32 der von den Autoren beobachteten Alpenbraunellen oberhalb 2000 m konnte das Geschlecht sicher bestimmt werden (Fänglinge, ♂-Gesang). Es waren ausschliesslich ♂. Bei den übrigen 10 Alpenbraunellen, bei denen eine Geschlechtsbestimmung im Felde lediglich anhand des Grössendimorphismus erfolgte, dürfte es sich mit einer Ausnahme ebenfalls um ♂ gehandelt haben (ein ♀ am 25.3.1997, Tignousa/St-Luc, 2170 m).

Bei 42 Alpenbraunellen oberhalb 2000 m konnte das Alter anhand der Grossen Armdecken sicher bestimmt werden. 39 davon waren adult, 3 einjährig. Damit wich dieses Verhältnis signifikant vom errechneten Altersverhältnis zur Brutzeit ab (einjährig : adult = 1 : 2,19; Chi-Quadrat-Test: $\chi^2_1 = 7,83$, $p < 0,01$). Demnach sind es vorwiegend adulte ♂, die sich auch im Winter in der Nähe der Brutterritorien aufhalten.

2.9. Winterlicher Aufenthalt bzw. Ankunftszeit im Brutgebiet

Von den 34 beringten adulten ♂ hielten sich mindestens 7 sowohl im Winter als auch zur Brutzeit im Untersuchungsgebiet auf. Drei wurden schon im Winter in ihren späteren

Tab. 1. Zeitpunkt des Aufsuchens und Verlassens des Schlafplatzes im Vergleich zu Sonnenstand und Dämmerung. – *Time of going to and leaving of the roosts by the three radio-tracked males. Time of sunset, end of dusk, beginning of dawn and sunrise is given for this date.*

	Datum	Aufsuchen des Schlaf- platzes	Sonnen- untergang	Ende der Abend- dämmerung	Verlassen des Schlaf- platzes	Beginn Morgen- dämmerung	Sonnen- aufgang
♂ I	25./26.2.1998	1837	1811	1841	0637	0645	0715
♂ II	13./14.3.1998	1851	1833	1903	0617	0615	0645
♂ III	27./28.3.1997	1927	1851	1921	0542	0552	0622

Brutterritorien angetroffen. Einjährige ♂ konnten ebenfalls in der Nähe der Brutgebiete überwintern. Der Hauptteil erschien aber erst im April in den höheren Lagen. ♀ trafen ab der 3. März-Dekade im Brutgebiet ein, wobei der Haupteinzug im April erfolgte.

Vor allem die ♂ besetzten alljährlich wieder genau dieselben Brutterritorien (Heer 1998: I.3). Deren intensivste Verteidigung erfolgte Mitte April bis Ende Mai. Im Mai konnten zudem viele umherziehende Individuen festgestellt werden. Mit Brutbeginn ab Ende Mai oder Anfang Juni waren die polygynandrischen Brutgruppen etabliert. Umherziehende Alpenbraunellen waren dann selten, und Grenzüberschreitungen erfolgten diskret und vorwiegend durch Einzelindividuen.

3. Diskussion

3.1. Vertikalwanderungen

Die drei besenderten adulten Alpenbraunellen-♂ hielten sich zu einem grossen Teil oberhalb der oberen Waldgrenze auf, zwei wanderten aber auch vertikal. Dabei nutzten sie Orte in menschlicher Nähe nur zu einem sehr kleinen Teil. In erster Linie erfolgte die Nahrungssuche in felsigen Regionen und auf schneefreien Flecken in alpinen Rasen und in Wiesen unterhalb des Waldgürtels. Deshalb dürften die überwiegenden Beobachtungen von Alpenbraunellen im Siedlungsbereich, bei Bergrestaurants und auf klassischen Skitouren-Gipfeln deren Raumnutzung nicht repräsentativ widerspiegeln. Ebenso wenig sind Alpenbraunellen auf vom Menschen geschaffene Nahrung angewiesen, um auf über 2000 m überwintern zu können. So zwangen selbst 30 cm Neuschnee ♂ I nicht, anthropogene Nahrungsquellen oder tiefergelegene Zonen aufzusuchen. Winterliche Anwesenheit in Höhenlagen über 2000 m ist in den Schweizer Alpen deshalb nicht wie angeblich in Spanien alleine auf den Menschen zurückzuführen (Martí et al. 1988, Martín-Vivaldi et al. 1995).

Die beiden besenderten Vertikalwanderer wichen minimal aus, meistens nur gerade bis an die untere Schneegrenze. Sie verblieben zur Nahrungssuche jeweils längere Zeit am selben

Ort. Dies zeigen auch die Beobachtungen aus den Niederungen, wo die Alpenbraunelle in der Regel nur nach Schneefällen auftaucht (Beobachtungsarchiv der Schweizerischen Vogelwarte, Glutz & Bauer 1985). Damit ähnelt das Muster der Vertikalwanderungen der Alpenbraunelle demjenigen des Schneesperlings (Heiniger 1991, eigene Beobachtungen), der jedoch im Winter noch mehr in der alpinen Stufe ausharrt und nur ganz ausnahmsweise in tiefere Lagen ausweicht (Glutz & Bauer 1997). Im Gegensatz dazu erscheint die Alpendohle im Winter regelmässiger in den Talsohlen, wobei Abhängigkeit von Haushaltsabfällen und Tradition bei dieser Art stärker ins Gewicht fallen als die aktuelle untere Schneegrenze (Delestrade 1989, Glutz & Bauer 1993, Struch & Fankhauser 1994).

3.2. Geschlechtsspezifischer Wegzug

Es sind überwiegend adulte ♂, die sich im Winter in oder nahe der Brutterritorien aufhalten. Da für ♂ die Zugkosten, die Zugmortalität sowie der Nutzen im Überwinterungsgebiet ähnlich hoch sein dürften wie für ♀, müssen adulte ♂ einen grösseren Vorteil aus dem winterlichen Verbleib im Brutgebiet ziehen als ♀. Polygynandrische Paarungssysteme wie dasjenige der Alpenbraunelle zeichnen sich durch grosse Unterschiede im Reproduktionserfolg unter den ♂ aus, wogegen die Unterschiede bei ♀ kleiner sind (Trivers 1972). Wenigstens zur Brutzeit sind sozialer Rang und Territoriumspräsenz der ♂ für die Zahl der Nachkommen von entscheidender Bedeutung (Heer 1998: I.2). Da günstige Brutterritorien in dieser Höhe sehr beschränkt sind (Süd- und Südwesthänge mit früher Schneeschmelze, Brutfelsen, reiches Arthropodenangebot u.a.) und nur inselartig vorkommen, ist die Konkurrenz um diese limitierten Brutplätze sehr gross (Habitatsättigungs-Hypothese, Selander 1964: 206). Deshalb könnte es sich für adulte ♂ lohnen, bereits im Winter im Brutterritorium anwesend zu sein und dieses früh zu verteidigen. Jedenfalls unterstützen die winterliche Territoriumspräsenz der adulten ♂, deren Gesangsaktivität und Verfolgungsflüge bereits vier Monate vor Brutbeginn die Habitatsättigungs-Hypothese.

Im Untersuchungsgebiet überwinternde Alpenbraunellen verfügten über eine deutliche Fettdeposition. Diese dauerte mindestens von Dezember bis Februar. Diese Fettreserve gilt als Absicherung vor strengen Wetterbedingungen oder Nahrungsknappheit, damit sich ein Individuum über seinem Minimalgewicht halten kann. Allgemein kann Fettdeposition nur erreicht werden, wenn der nächtliche Gewichtsverlust überkompensiert wird (Lehikoinen 1987). Alpenbraunellen verkürzten die Nacht, indem sie den Schlafplatz erst wenige Minuten vor Ende der Abenddämmerung aufsuchten und diesen noch vor Beginn der Morgendämmerung verliessen. Erstaunlicherweise suchten die besenderten Alpenbraunellen aber zur Übernachtung keine Felsspalten mit günstigerem Mikroklima auf, wie es für den Schneesperling nachgewiesen ist (Heiniger 1991).

3.3. Sozialer Zusammenhalt

Im Herbst und Winter bilden sich zum Teil grössere Aggregationen. Diese entstehen insbesondere in tieferen Regionen dadurch, dass Alpenbraunellen minimal bis an günstige Nahrungsplätze oder zur unteren Schneegrenze ausweichen. In höheren Lagen finden sie sich an den wenigen schneefreien Stellen oder bei Bergrestaurants zusammen. Die Ansammlungen kommen aufgrund der Zugänglichkeit der Nahrung zustande und nicht durch feste soziale Gruppenbildung. Auch wenn diese Aggregationen lose sind und ihre Zusammensetzung immerfort wechselt, halten Alpenbraunellen während der Nahrungssuche oft zusammen und Dislokationen erfolgen teilweise gemeinsam.

Zur Brutzeit bildet die Alpenbraunelle Gruppen, bestehend aus 2–3 ♀ und 3–5 ♂ (Nakamura 1995, Davies et al. 1995, Heer 1996). Der Zusammenhalt der einzelnen Gruppenmitglieder besteht hierbei vorwiegend in der Überlappung und gemeinsamen Verteidigung der Territorien, nicht aber auf verwandtschaftlicher Ebene. Bereits während der Nestlingszeit der Letztbruten Ende Juli/Anfang August lösen sich diese Gruppen auf (Heer 1996).

Dank. Ein besonderer Dank gebührt Herrn Prof. U. N. Glutz von Blotzheim, der diese Arbeit geleitet, unsere Ideen voll unterstützt und viele Anregungen zum Manuskript gegeben hat. Dank geht auch an alle ehrenamtlichen Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter der Schweizerischen Vogelwarte und an Hans Schmid, der mir deren Meldungen aus dem Beobachtungsarchiv zur Verfügung gestellt hat. Dr. B. Naef-Daenzer hat uns freundlicherweise mit Sendern versorgt. Ch. Angst gab uns praktische Hinweise für die Telemetrie im Felde. B. Heer half bei der Übersetzung der spanischen Publikationen. M. Kestenholz und ein anonymes Rezensent begutachteten den Artikel. D. und U. Ammann, Hotel Weisshorn, danken wir für ihre herzliche Gastfreundschaft. Die Untersuchung wurde finanziert vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Nr. 3100-041911.94/1.

Zusammenfassung, Résumé

In der Auswertung der winterlichen Verbreitung, Höhenverteilung und sozialen Organisation der Alpenbraunelle in der Schweiz wurden insgesamt 832 Beobachtungsmeldungen aus den Monaten Dezember 1980–1997 und Januar bis März 1980–1998 berücksichtigt. Zusätzlich wurde die winterliche Raum- und Habitatnutzung dreier adulter ♂ in den Walliser Alpen mittels Telemetrie untersucht.

Die Mehrheit der Schweizer Alpenbraunellenbeobachtungen von Dezember bis März stammt aus dem Alpenraum. Die meisten Winterbeobachtungen lagen unterhalb 2000 m ü.M. 18 Meldungen betrafen Überwinterungsplätze im Schweizer Jura. Im Winter bilden Alpenbraunellen lose Aggregationen, deren Grösse mit abnehmender Meereshöhe zunimmt.

Oberhalb 2000 m wurden im Winter fast ausschliesslich ♂ beobachtet, davon überdurchschnittlich viele adulte. Diese zeigten zum Teil Vertikalwanderungen, konnten aber auch mehrere Tage lang oberhalb der oberen Waldgrenze verbleiben. Zum Nahrungserwerb aufgesuchte Habitate waren einerseits felsige Regionen (48,2 %) und schneefreie Flächen mit alpinem Rasen (13,5 %) oberhalb der oberen Waldgrenze, andererseits Wiesen (27,2 %) an der unteren Schneegrenze. Menschliche Gebäude und künstliche Nahrung wurden nur zu einem kleinen zeitlichen Anteil (4,0 %) aufgesucht. Die recht offenen Schlafplätze der drei besenderten Alpenbraunellen lagen alle oberhalb 2500 m in felsigen Regionen.

Die Ursache für das geschlechtsspezifische Überwinterungsverhalten dürfte in erster Linie im unterschiedlich grossen Nutzen des winterlichen Aushaltens in der Nähe der Brutterritorien liegen.

Répartition, transhumance, utilisation de l'habitat et organisation sociale de l'Accenteur alpin *Prunella collaris* en hiver

Dans les Alpes suisses on trouve des Accenteurs alpins pendant toute l'année au-dessus de 2000 m. Ce sont surtout des mâles qui y séjournent en hiver. A cette altitude, ils forment des rassemblements d'un à trois individus. Les Accenteurs qui évitent les neiges se rassemblent en groupes comprenant jusqu'à 40 oiseaux. L'utilisation spatiale a été examinée en équipant trois mâles adultes avec des émetteurs. Deux individus ont fréquenté des lieux entre 2700 et 1600 m d'altitude, le troisième est resté au-dessus de 2500 m dans les rochers, même après une chute de neige. Tous les trois ont cherché de la nourriture surtout dans les rochers et sur les pelouses sans neige. Ils ont rarement visité des lieux habités par l'homme pour profiter des déchets de ménage. Les trois Accenteurs portant des émetteurs ont passé la nuit au-dessus de 2500 m dans les rochers.

Literatur

- ACHERMANN, S. & F. STÜHMER (1987): Eine Alpenbraunelle *Prunella collaris* auf Helgoland. *Limicola* 1: 53–55.
- BAKER, R. R. (1978): The evolutionary ecology of animal migration. London.
- BRISKIE, J. V. (1993): Anatomical adaptations to sperm competition in Smith's Longspurs and other polygynandrous passerines. *Auk* 110: 875–888.
- CHRISTEN, W. (1984): Zum Vorkommen der Alpenbraunelle *Prunella collaris* im Schweizer Jura. *Ornithol. Beob.* 81: 256–257.
- DAVIES, N. B., I. R. HARTLEY, B. J. HATCHWELL, A. DESROCHERS, J. SKEER & D. NEBEL (1995): The polygynandrous mating system of the Alpine Accentor, *Prunella collaris*. I. Ecological causes and reproductive conflicts. *Anim. Behav.* 49: 769–788.
- DELESTRADE, A. (1989): Quelques facteurs influençant la répartition des Chocards dans la vallée de Chamonix. *Acta biol. mont.* 9: 93–102.
- GLUTZ VON BLITZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 10. Wiesbaden. – (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 13. Wiesbaden. – (1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 14. Wiesbaden.
- HEER, L. (1996): Cooperative breeding by Alpine Accentors *Prunella collaris*: polygyny, territoriality and multiple paternity. *J. Ornithol.* 137: 35–51. – (1998): The polygynandrous mating system of the Alpine Accentor *Prunella collaris*, individual reproductive tactics, breeding adaptations on high mountain conditions and winter ecology. Diss. phil.-nat. Fakultät Univ. Bern. – (1999): Zur Alters- und Geschlechtsbestimmung bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris*. *Ornithol. Beob.* 96 (in Vorb.).
- HEINIGER, P. H. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. *Ornithol. Beob.* 88: 193–207.
- JANIGA, M. & E. ROMANOVÁ (1997): The biology of the Alpine Accentor *Prunella collaris*. II Behaviour: rhythmic aspects of maintenance activities. *Oecol. Mont.* 6: 45–48.
- KAISER, A. (1993): A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *J. Field Ornithol.* 64: 246–255.
- LEHIKONEN, E. (1987): Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scand.* 18: 216–226.
- MARTÍ, R., A. GÓMEZ-MANZANEQUE & J. A. PERALES (1988): Invernada del Acentor Alpino (*Prunella collaris* Scop.) en los altos niveles de la Sierra de Gredos (Sistema Central). *Ardeola* 35: 143–146. – (1989): Diferencias según edad y sexo en los movimientos dispersivos de una población de Acentor Alpino (*Prunella collaris*) en España central. *Ardeola* 36: 224–226.
- MARTÍN-VIVALDI, M., J. M. MARÍN & M. VILLAR (1995): Selección de hábitat, tamaño de bando y movimientos locales del Acentor Alpino (*Prunella collaris*) en Sierra Nevada (SE de España). *Ardeola* 42: 11–20.
- NAEF-DAENZER, B. (1993): A new transmitter for small animals and enhanced methods of home-range analysis. *J. Wildl. Manage.* 57: 680–689.
- NAKAMURA, M. (1995): Territory and group living in the polygynandrous Alpine Accentor *Prunella collaris*. *Ibis* 137: 477–483.
- NAKAMURA, M., Y. MATSUZAKI & H. OOTAKA (1996): Social unit of the Alpine Accentor *Prunella collaris* in the non-breeding season. *Jap. J. Ornithol.* 45: 71–82.
- NUIVER, R. & E. J. VAN IJZENDOORN (1987): Alpenheggemussen in Nederland in voorjaar van 1986. *Dutch Birding* 9: 162–167.
- PRAZ, J.-C. (1976): Notes sur l'Accenteur alpin *Prunella collaris* dans le Val d'Hérens (Valais). *Nos Oiseaux* 33: 257–264.
- SELANDER, R. K. (1964): Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 74: 1–224.
- STRUCH, M. & R. FANKHAUSER (1994): Bestand und Kulturfolge zweier Populationen der Alpendschneehühner *Pyrrhocorax graculus* im Winter 1992/93 in den Schweizer Alpen. *Ornithol. Beob.* 91: 269–286.
- TRIVERS, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: B. CAMPBELL (ed.): Sexual selection and the descent of man. Chicago.

Manuskript eingegangen 2. Oktober 1998

Bereinigte Fassung angenommen 19. Januar 1999