Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach und dem
Ufficio della caccia e della pesca del Dipartimento del territorio del Cantone Ticino

Bedeutung der Temperatur in der frühen Aufzuchtzeit für den Fortpflanzungserfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* auf verschiedenen Höhenstufen im Tessin, Südschweiz

Niklaus Zbinden und Marco Salvioni

The importance of temperature during the early chick-rearing period for the reproductive success of Black Grouse *Tetrao tetrix* at different altitude levels in the Ticino, southern Swiss alps. – In their first days of life grouse chicks are very susceptible to outside temperature because thermoregulation has not fully developed. From 1981 to 2002 the relationship between reproductive success of Black Grouse and temperature was studied in the southern Swiss alps. Data showed that at different altitude levels temperature conditions in different time periods were particularly important: In northern Ticino (at the highest altitude) reproductive success depended on the mean daily temperature of five-day period 41 (20–24 July), in the central Ticino that of five-day period 39 (10–14 July) and in southern Ticino (at the lowest altitude) temperature of five-day period 37 (30 June to 4 July). At the altitude levels of the home ranges of Black Grouse hens temperature in these three five-day periods reached a mean of 11.4 to 11.8 °C. In northern Ticino five-day period 41 lies in the warmest season. In central and southern Ticino temperatures continue to grow after the five-day period most relevant for reproductive success. A comparison of the temperature conditions in the southern Swiss alps with those in Finland indicated different time constraints for alpine and northern birds: In Finland, before the start of egg-laying only one month with temperatures above 0 °C and thus increased assimilation of food plants is available to the hens, whereas in northern Ticino this period reaches more than two months. When spring arrives late Finnish hens are not able to build up sufficient reserves and lay eggs from which weak chicks hatch. On the other hand, temperature conditions in Finland after hatching are favourable for chick-rearing. In the southern Swiss alps the opposite is the case. Hens have enough time to build up reserves before egg-laying. In cool summers, however, temperature after hatching is often not high enough to enable a high number of chicks to survive the first critical days.

Key words: *Tetrao tetrix*, reproductive success, temperature.

Dr. Niklaus Zbinden, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, e-mail niklaus.zbinden@vogelwarte.ch; Dr. Marco Salvioni, Ufficio della caccia e della pesca, Viale Franscini 17, CH–6500 Bellinzona, e-mail marco.salvioni@ti.ch

Die Witterung und extreme Wetterereignisse können auf unterschiedlichste Weise in bestimmten Lebensphasen die Populationsentwicklung von Vogelarten beeinflussen. Da sie in der Regel dichteunabhängig wirken, können sie aber nicht allein für die Populationsregulation verantwortlich sein (Lack 1954, Ricklefs 1973, Royama 1996, Newton 1998).

Wegen unvollständiger Thermoregulation sind Küken der Hühnervögel in den ersten Lebenstagen stark von der Aussentemperatur abhängig. Bei schlechten Wetterbedingungen wird sehr viel Zeit unter der hudernden Henne verbracht. Dadurch nehmen die Küken zu wenig Nahrung auf und gehen rasch ein. Für den Alpenraum liegen dazu direkte Beobachtungen am Alpenschneehuhn *Lagopus mutus* vor (Marti & Bossert 1985). Experimente zur Entwicklung der thermoregulatorischen Fähigkeiten von Raufusshuhnküken wurden vor allem am Auerhuhn *Tetrao urogallus* durchgeführt. Frisch geschlüpfte Auerhuhnküken können bei Temperaturen von 10–15 °C nur wenige Minuten aktiv sein und müssen sich daher unter diesen Bedingungen die meiste Zeit unter der hudernden Henne aufhalten (Höglund 1955, Hissa et al. 1983). Bereits Marcström (1960) und Marcström & Höglund (1980) haben die

Bedeutung der Witterung für die Bestandsentwicklung des Auerhuhns beschrieben. Rajala (1962) kam für das Birkhuhn und das Moorschneehuhn *Lagopus l. lagopus* zu den gleichen Schlussfolgerungen.

Um eine möglichst hohe Nachwuchsrate zu erreichen und dem Nachwuchs den Eintritt in den Winter mit einer guten Kondition zu ermöglichen, muss das Birkhuhn den Zeitraum für das Brutgeschäft zeitlich sehr genau in die klimatischen Gegebenheiten einpassen. Es ist zu erwarten, dass dies für die Vögel an der oberen Waldgrenze in den Alpen von besonderer Bedeutung ist, weil hier auch im Hochsommer raue Witterungsbedingungen herrschen können. Auf der einen Seite sollte der Schlüpfzeitpunkt möglichst früh liegen, damit die Jungen vor dem Wintereintritt ihre Entwicklung inklusive der Mauser vollständig abgeschlossen haben. Auf der anderen Seite ist die Bildung hochwertiger Eier nur möglich, wenn den Hennen für den Aufbau von genügend Reserven für die Produktion eines Geleges eine gut verdauliche proteinreiche Nahrung zur Verfügung steht. Der Legebeginn muss deshalb auf die Entwicklung wichtiger Nahrungspflanzen abgestimmt sein (Siivonen 1957). Zusätzlich müssen während der frühen Aufzuchtzeit relativ hohe Temperaturen herrschen, damit die Küken in langen Aktivitätsphasen ein gut entwickeltes Angebot an Wirbellosen nutzen können (Lack 1954, Kaasa 1959, Kastdalen & Wegge 1984, Ponce & Magnani 1988, Ponce 1992a, b, Baines et al. 1996).

Im Alpenraum sind die Witterungsverhältnisse vor allem entsprechend der Meereshöhe und der Exposition kleinräumig stark unterschiedlich. Für Organismen mit stark temperaturabhängigen Lebensphasen ist die Verteilung geeigneter Lebensräume entlang des Höhengradienten von Bedeutung, weil die Lufttemperatur mit zunehmender Meereshöhe abnimmt. Vielerorts hat der Mensch die obere Waldgrenze, in deren Bereich das Birkhuhn optimale Lebensraumverhältnisse findet, zur Gewinnung von Weideflächen und für die Beschaffung von Brennholz hinuntergedrückt. Dadurch wurden tiefer liegende Gebiete mit höheren Temperaturen für das Birkhuhn besiedelbar. Wegen der Aufgabe der Alpwirtschaft in neuerer Zeit kommt es zu einem Ansteigen der Waldgrenze und zu einer Verdichtung des Baumbestandes. Dadurch verliert das Birkhuhn nicht nur nutzbare Flächen, sondern wird zudem in klimatisch ungünstigere Gebiete gedrängt. Abgesehen von Analysen von Jagdstreckendaten (Eiberle & Matter 1985) und einer Analyse an einem wenige Jahre umfassenden Tessiner Datensatz (Zbinden 1987) fehlen für den Alpenraum Untersuchungen zur Bedeutung von Wetterfaktoren für das Birkhuhn.

Wir prüfen daher am Datenmaterial aus den Jahren 1981–2002 die Hypothese, dass der von Jahr zu Jahr stark schwankende Fortpflanzungserfolg des Birkhuhns (Zbinden & Salvioni 2003) von der Witterung in der frühen Aufzuchtzeit entscheidend beeinflusst wird.

1. Material und Methode

1.1. Kontrollen der Hennen und Jungvögel im Spätsommer

Für die Analyse werden Daten aus dem ganzen Areal des Birkhuhns im Tessin verwendet (Details s. Zbinden & Salvioni 2003). Jeweils in der zweiten Hälfte August/anfangs September haben wir in Zusammenarbeit mit Jägern mit gut ausgebildeten Vorstehhunden (Abb. 1; mit wenigen Ausnahmen English Setter oder Pointer) die Aufenthaltsgebiete des Birkhuhns abgesucht und alle Beobachtungen protokolliert. Die Suche erfolgte nicht flächendeckend. Ab Mitte August sind praktisch alle Küken flugfähig, so dass die Ermittlung der Jungenzahl in den Gesperren in der Regel gut möglich ist. In der Region Nordtessin wurden im Durchschnitt 90 Birkhennen pro Jahr kontrolliert (in den einzelnen Jahren zwischen 33 und 159), im Zentraltessin 35 (17–68) und im Südtessin 29 (16–51). Die Unterschiede in der Zahl der pro Jahr kontrollierten Hennen sind in erster Linie auf den unterschiedlichen Aufwand bei den Kontrollen im Feld zurückzuführen.

1.2. Wetterdaten

Für die Auswertungen standen uns Daten der SMA MeteoSchweiz zur Verfügung. Bei den Temperaturen waren die Ausgangswerte die ta-

Abb. 1. Dank dem extrem gut ausgebildeten Geruchssinn finden Vorstehhunde auch Hühnervögel, die sich in der Vegetation verstecken. Die Hunde werden speziell dazu abgerichtet, die Vögel nicht selbst zum Auffliegen zu veranlassen. – *Pointing dogs have a well-developed sense of smell and find even grouse hiding in the vegetation. The dogs are trained not to flush the birds.*

geweisen Temperaturmittel. Für die Berechnung der Temperatur entsprechend der durchschnittlichen Aufenthaltshöhe der Hennen während der Aufzuchtzeit wurden die Daten der Station Locarno-Monti verwendet, wobei wir von einer Abnahme von 0,7 °C pro 100 m Höhenzunahme ausgingen. Die für dieselbe Meereshöhe berechneten Temperaturwerte verschiedener Messstationen des Kantons Tessin sind im Hochsommer unter Annahme dieses Wertes gut vergleichbar. Für den Vergleich mit den Verhältnissen in Zentral-/Südfinnland wurden Temperaturdaten von Tampere und Kuopio herangezogen.

1.3. Statistische Auswertung

Zusammenhänge zwischen Variablen wurden mit der Methode der Multiplen oder Monofaktoriellen Linearen Regression geprüft. Generell wurde die Signifikanzschwelle bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05 angesetzt.

2. Ergebnisse

2.1. Aufenthaltshöhe der Birkhennen in der Fortpflanzungszeit

Das Birkhuhn besiedelt in den Schweizer Alpen den Übergangsbereich zwischen Wald und alpinen Rasen. Im Nordtessin liegt die potenzielle Waldgrenze ungefähr zwischen 2000 und 2100 m ü.M., im Zentraltessin zwischen 1950 und 2050 und im Südtessin zwischen 1850 und 1950 (Eggenberg 1995). Die Waldgrenze wurde im ganzen Kanton, von Norden nach Süden in zunehmendem Masse, durch menschliche Aktivitäten um bis zu 300 m hinuntergedrückt. Damit geprüft werden kann, ob die Witterung, insbesondere die mit zunehmender Meereshöhe abnehmende Temperatur, einen wesentlichen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg hat, war vorab die Frage der Aufenthaltshöhe der Birkhennen in der Fortpflanzungszeit zu klären. Entsprechend dem Ansteigen der Waldgrenze von Süden nach Norden werden Birk-

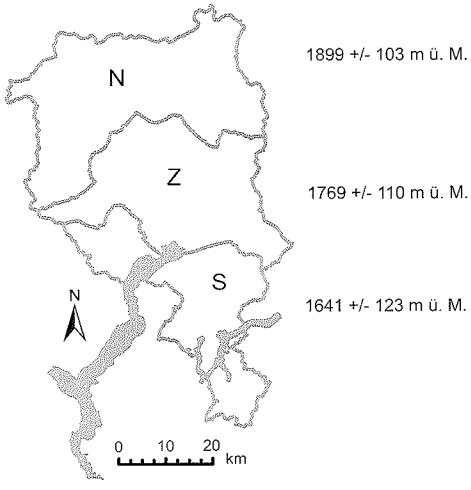

Abb. 2. In dieser Arbeit verwendete Einteilung des Kantons Tessin in Regionen und die entsprechenden Aufenthaltshöhen der im Spätsommer kontrollierten Hennen (Durchschnittswert und Standardabweichung). – *Division of the canton of Ticino in three study areas and altitude (mean ± SD) of Black Grouse hens observed in late summer.*

hühner auf von Region zu Region unterschiedlichen Meereshöhen gefunden, und die mittlere Aufenthaltshöhe der Birkhennen während der Aufzuchtzeit lag im Südtessin gut 250 m tiefer als im Nordtessin (Abb. 2).

2.2. Abhängigkeit des Fortpflanzungserfolgs von der Temperatur und langfristige Entwicklung

Die Nachwuchsrate in den drei Regionen Nord-, Zentral- und Südtessin lag im Mittel bei 1,9–2,0 Jungen/Henne. Im Nord- und Zentraltessin wurden starke Fluktuationen, aber kein langfristiger Trend festgestellt. Im Südtessin ging die Nachwuchsrate dagegen von fast 2,6 auf etwa 1,4 signifikant zurück (Steigung –0,057 + 0,018, r = 0,57, p = 0,006). Im Südtessin war die Nachwuchsrate zu Beginn der Achtzigerjahre höher als im Nordtessin und lag 20 Jahre später um gut einen Viertel niedriger (Zbinden & Salvioni 2003).

Die Nachwuchsrate ist in allen Regionen mit der Temperatur in einer bestimmten Pentade signifikant positiv korreliert (Abb. 3, Tab. 1). Im Nordtessin ist die Korrelation für die Pentade 41 (20.–24. Juli), im Zentraltessin für die Pentade 39 (10.–14. Juli) und im Südtessin für die Pentade 37 (30. Juni – 4. Juli) am besten. Weil die Nachwuchsrate im Südtessin im Laufe der Zeit zurückging, haben wir in die Auswertung auch das Jahr als unabhängige Variable einbezogen. Nur für den Südtessin besteht zusätzlich zur Korrelation zwischen der Nachwuchsrate und der Temperatur eine solche mit dem Jahr (Tab. 1).

2.3. Lage der entscheidenden Zeitspanne in den verschiedenen Gebieten im Jahresgang der Temperatur

Umgerechnet auf die Meereshöhe der Aufenthaltsgebiete der Birkhennen erreicht die Temperatur in den Pentaden 41 im Nordtessin, 39 im Zentraltessin und 37 im Südtessin im Mittel Werte zwischen 11,4 und 11,8 °C. Die im Nordtessin für den Fortpflanzungserfolg wichtigste Pentade liegt in der wärmsten Jahreszeit. Im Zentral- und Südtessin steigen die Temperaturmittel nach der für die Nachwuchsrate bedeutendsten Pentade noch weiter an (Abb. 4).

Der Legebeginn liegt unter der Annahme, dass der Schlüpftermin in die Pentade mit dem

Tab. 1. Regressionsanalyse für die Beziehung zwischen der Temperatur in der entsprechenden Pentade, dem Jahr und der Nachwuchsrate. – *Regression analysis of the relationship between temperature in the relevant five-day period, year and reproductive success.*

Abhängige Variable	unabhängige Variablen	$r^2_{adj.}$	b	n Jahre	t	p
Nachwuchsrate N-Tessin	Temperatur Pentade 41	0,28	0,131 + 0,043	22	3,03	0,007
Nachwuchsrate Z-Tessin	Temperatur Pentade 39	0,19	0,155 + 0,064	22	2,40	0,026
Nachwuchsrate S-Tessin	Temperatur Pentade 37	0,52	0,134 + 0,041	22	3,28	0,004
	Jahr		–0,059 + 0,015		–3,94	0,001

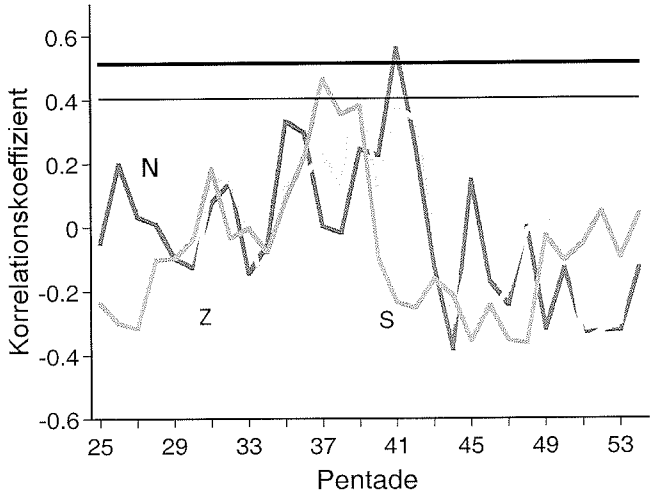

Abb. 3. Korrrelationskoeffizient der Beziehung zwischen der Temperatur in den einzelnen Pentaden und der Nachwuchsrate in den Regionen Nord-, Zentral- und Südtessin. Die dünne horizontale Linie markiert die Schwelle der Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %, die dicke diejenige von 1 %. – *Correlation coefficient of the relationship between temperature in the different five-day periods and reproductive success in the study areas northern, central and southern Ticino according to data from 1981 to 2002 (n = 22). Five-day period 37: 30 June – 4 July, 39: 10–14 July, 41: 20–24 July. Narrow horizontal line: 5 % significance level, broad line: 1 %.*

grössten Einfluss auf die Nachwuchsrate fällt, das Gelege in 12 Tagen produziert wird und das Brüten 26 Tage beansprucht, im Nordtessin um den 14. Juni, im Zentraltessin um den 4. Juni und im Südtessin um den 25. Mai. Im Nordtessin fällt der mittlere Legebeginn mit dem aus Werten von 12 Stationen extrapolierten mittleren Median des Nadelaustriebs der Lärche in der Region Nordschweiz zusammen (Defila 1992). Im Zentraltessin liegt der geschätzte Legebeginn 5 Tage, im Südtessin 9 Tage vor diesem Zeitpunkt.

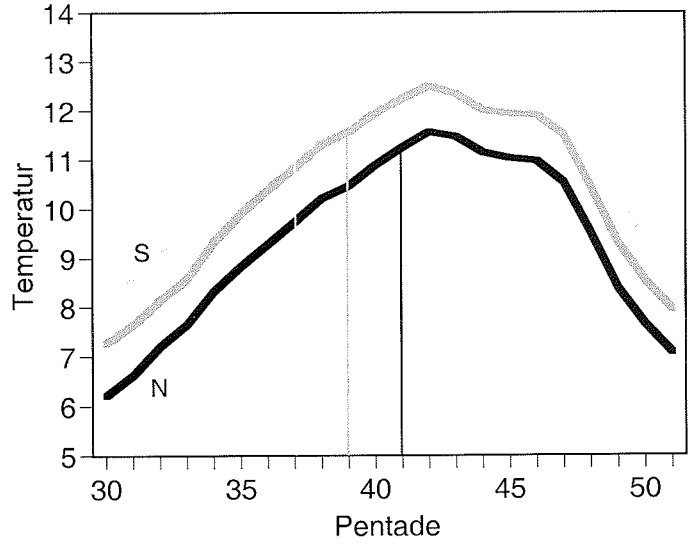

Abb. 4. Gleitende Mittel über drei Jahre der durchschnittlichen mittleren Tagestemperaturen in den entsprechenden Pentaden korrigiert für die Aufenthaltshöhen der Birkhennen in den Regionen Nord-, Zentral- und Südtessin (Temperaturabnahme 0,7 °C/100 m Höhenzunahme). Pentade 37: 30. Juni – 4. Juli, Penatde 39: 10. – 14. Juli, Pentade 41: 20. –24. Juli. – *Running mean (over three years) of the average mean daily temperature in the different five-day periods, corrected for the altitude levels of the home ranges of Black Grouse hens in the the study areas northern, central and southern Ticino (temperature decrease of 0.7 °C/100 m increase of altitude).*

3. Diskussion

3.1. Abhängigkeit des Fortpflanzungserfolges von der Witterung

Wir fanden eine positive Korrelation zwischen der durchschnittlichen Tagestemperatur in unterschiedlichen Pentaden in den Regionen Nord-, Zentral- und Südtessin und der Nachwuchsrate. Aufgrund dieses Befundes nehmen wir an, dass in diesen Zeiträumen zwischen Ende Juni und Ende Juli der jeweilige Hauptschlüpftermin liegt. Dazu sind leider für das Untersuchungsgebiet kaum Daten vorhanden. Bei 17 im Herbst im Tessin erlegten Hähnen lag das aufgrund des Mauserstandes errechnete Schlüpfdatum zwischen dem 23. Juni und dem 1. August, im Mittel am 14. Juli (E. Sutter, unpubl.), was im Einklang mit unserer Annahme ist. Klaus et al. (1990) haben für die Alpen aufgrund von Daten aus Pauli (1974) und Ellison et al. (1982) den 13. Juli als mittleren Schlüpftermin berechnet. Am Monte Baldo in der Provinz Verona (Italien) wurde der Schlüpfzeitpunkt zwischen dem 10. Juni und 24. Juli festgestellt (De Franceschi 1994), und Brichetti et al. (1992) und De Franceschi (1994) geben als Hauptschlüpfzeit für die italienischen Alpen die letzte Junidekade an.

Die Überlebensrate der Küken wird im Tessin offenbar in erster Linie durch die Temperatur in den ersten Lebenstagen entscheidend beeinflusst. Obwohl der Kanton Tessin gerade im Hochsommer zu den niederschlagsreichsten Gebieten der Schweiz gehört (Ambrosetti 1971), liess sich in unseren Daten zwischen der Niederschlagsmenge und der Nachwuchsrate kein direkter Zusammenhang erkennen. Es ist denkbar, dass das Fehlen einer Korrelation dadurch zustande kommt, dass gerade im Sommer die Niederschläge als heftige gewittrige Schauer fallen und trotz hoher Niederschlagsmenge am gleichen Tag viele Stunden lang die Sonne scheinen kann.

Auch in Finnland treten die stärksten Jungenverluste sofort nach dem Schlüpfen ein. Pro erfolgreiches Gelege schlüpfen 7,5 Junge (Gelegegrösse 8,1, Schlüpfrate 93 %), die Jungenzahl in den Gesperren beträgt Anfang August 5,1 und nimmt bis Ende August um 7 % auf 4,7 ab (Lindén 1981, Lindén 1983). Die Verhältnisse dürften beim Birkhuhn ähnlich liegen wie beim Auerhuhn, bei dem aufgrund von Beobachtungen von Hissa et al. (1983) die Küken bereits im Alter von 4–5 Tagen die eigene Wärmeproduktion stark erhöhen und damit längere Aktivitätsphasen für den Nahrungserwerb möglich sind. Nass-kaltes Wetter hat nicht nur einen direkten Effekt auf die Küken, sondern auch auf das Nahrungsangebot. Magnani (1987) hat festgestellt, dass sich die Wirbellosenfänge in den französischen Alpen in Gelbschalen und Barberfallen im Birkhuhngebiet mit einer von 20 °C auf 15 °C zurückgehenden Temperatur auf die Hälfte verringerten.

Eine starke Beeinflussung des Fortpflanzungserfolges durch die Witterung wurde in den einen Untersuchungsgebieten gefunden, in anderen nicht. Am Monte Baldo (Provincia di Verona, Italien) stellte De Franceschi (1994) eine negative Korrelation der Gesperregrösse mit der Anzahl Tage mit einer mittleren Temperatur unter 12 °C fest. Niederschläge hatten wohl nur bei längerdauernden Starkniederschlägen einen Einfluss auf den Bruterfolg. In den Alpes du Nord (Frêtes, Département Haute-Savoie, Frankreich), wo die Küken im Verlaufe des Juli schlüpfen, bestand eine negative Korrelation zwischen der Summe der Juli-Niederschläge und der Gesperregrösse. Im südlicher gelegenen Gebiet Cervières (Département Hautes-Alpes) wurde dagegen keine Beziehung zwischen der Gesperregrösse und Witterungsfaktoren gefunden (Ellison & Magnani 1985). In Schottland stellte Moss (1986) beim Birkhuhn im Gegensatz zum Auerhuhn keinen Zusammenhang zwischen den Niederschlägen und dem Fortpflanzungserfolg fest.

Lindström (1996) kam aufgrund von Daten aus Finnland zum Schluss, dass Modelle mit Wetterparametern häufig keine bessere Voraussage der Populationsentwicklung von Auer-, Birk- und Haselhuhn ergaben als solche mit Zufallsvariablen. Die Resultate aus dem Tessin zeigen demgegenüber einen so deutlichen Zusammenhang zwischen den Temperaturverhältnissen in der frühen Aufzuchtphase und der Nachwuchsrate, dass wir davon ausgehen, dass ein ursächlicher Zusammenhang besteht. In Finnland haben zudem die Witterungsverhältnisse und die davon abhängige

Vegetationsentwicklung in der Zeit der Eibildung eine grössere Bedeutung für die Überlebensfähigkeit der Küken als die Temperatur in deren ersten Lebenstagen. In Jahren mit spätem Frühlingsbeginn haben die Hennen nicht genügend proteinreiche Nahrung zur Verfügung, um qualitativ gute Eier zu produzieren (Siivonen 1957).

Dass die Waldgrenze und die durch das Birkhuhn nutzbaren locker bestockten Waldbereiche im ganzen Kanton Tessin, von Norden nach Süden in zunehmendem Masse, durch menschliche Aktivitäten um bis zu 300 m hinuntergedrückt wurden und sich nun nach der Aufgabe der Alpwirtschaft vor allem im Zentral- und Südtessin wiederum nach oben verschieben, ist für die Situation des Birkhuhns von grosser Bedeutung. In günstigen Habitaten in tiefen Lagen wurden in den Ostalpen mit 6,5–6,9 grössere Gesperre gefunden als in höher gelegenen Gebieten, wo eine Gesperregrösse von 4,1 beobachtet wurde (De Franceschi 1985).

3.2. Terminierung des Fortpflanzungsgeschäftes

Wir gehen davon aus, dass die Witterung in drei Phasen des Fortpflanzungsgeschäfts von besonders einschneidender Bedeutung ist: (1) In der Vorlegeperiode, wenn die Hennen ihre Proteinreserven aufbauen. Es muss dazu während einer genügend langen Zeit gut verdauliche proteinreiche Nahrung zur Verfügung stehen. (2) Während der frühen Aufzuchtzeit, wenn die Küken auf hohe Aussentemperaturen angewiesen sind, um überhaupt aktiv sein zu können. (3) Während der Abschlussphase der Jungenentwicklung vor dem Eintritt in den Winter. Nun vorliegende Resultate aus den Hochalpen und seit langem bekannte Befunde aus Finnland (Siivonen 1957) ergeben einen – allerdings nicht vollständig mit Daten abgestützten – Einblick in die Strategie bezüglich des zeitlichen Ablaufs des Fortpflanzungsgeschäftes des Birkhuhns.

Die in den Alpen und in Finnland unterschiedliche Periode mit hoher Bedeutung der Witterung für die Populationsentwicklung des Birkhuhns könnte auf folgende Umstände zurückzuführen sein:

Die mittleren Tagestemperaturen erreichen sowohl in Zentral-/Südfinnland (Tampere, Kuopio, 1980–2000) als auch im Birkhuhngebiet des Nordtessins ab etwa anfangs April Werte über 0 °C. Weil der Temperaturanstieg im Frühjahr in Finnland wesentlich rascher erfolgt und die mittlere Tagestemperatur bereits Ende Mai etwa 12 °C beträgt, ist es für finnische Birkhühner möglich, wesentlich früher mit dem Brutgeschäft zu beginnen als für solche im Nordtessin, wo erst nach Mitte Juli die in den ersten Lebenstagen offenbar nötige minimale durchschnittliche Tagestemperatur von etwa 11,5 °C erreicht wird. Bei einem berechneten Legebeginn in Finnland um den 7. Mai erlauben Temperaturen von über 0 °C demnach etwa während eines Monats eine Nutzung von gegenüber der Winternahrung proteinreichen Kost. Birkhennen im Nordtessin haben dagegen bis zum berechneten Legebeginn gegen Mitte Juni mehr als zwei Monate Zeit, um ihre Reserven für das Gelege aufzubauen. In Jahren mit spätem Frühlingseintritt ergeben sich allerdings in Finnland Schwierigkeiten, weil nun die proteinreiche Nahrung nicht früh genug bereitsteht (Siivonen 1957). In Schweden fand Willebrand (1988), dass grosse Unterschiede in der Kondition der Birkhennen in der Brutzeit von Jahr zu Jahr wesentlich zu den Unterschieden im Fortpflanzungserfolg beitrugen: Niedriges Körpergewicht, geringe Fettreserven und kleine Gelegegrössen dürften durch die bei niedriger Frühjahrstemperatur verzögerte Pflanzenentwicklung verursacht werden und zu einer kleinen Nachwuchsrate führen. Derselbe Autor fand eine gute Korrelation zwischen der Durchschnittstemperatur in den 20 Tagen vor dem Gipfel der Paarungszeit und den Fettreserven der Hennen. Der allerdings nicht signifikante Anstieg des Korrelationskoeffizienten zwischen Temperatur und Nachwuchsrate in der Phase der Eiablage im Nordtessin kann als Hinweis gedeutet werden, dass auch für die Birkhühner an ihrer oberen Verbreitungsgrenze in den Alpen die Temperaturverhältnisse während der Eiproduktion von Bedeutung sein könnten.

Die grosse Bedeutung der Nahrung in der Vorlegeperiode wurde auch bei anderen Raufusshühnern in borealen Lebensräumen gefun-

den. Naylor & Bendell (1989) schätzten, dass das Tannenhuhn *Falcipennis canadensis* nur etwa 60 % des Proteins und 45 % des Kalziums, die für die Gelegeproduktion benötigt wurden, mit der damit einhergehenden Nahrungsaufnahme gewannen; den Rest mussten sie aus körpereigenen Reserven beisteuern. Eine proteinreiche Nahrung in der Phase der Eiproduktion ist deshalb entscheidend. Beckerton & Middleton (1982) konnten beim Kragenhuhn *Bonasa umbellus* mit zunehmender Proteingabe in Gefangenschaft Legephase, Legefolge, Gelegegrösse und Gewicht des ersten Eies positiv beeinflussen. Auch für das Moorschneehuhn in Schweden konnte gezeigt werden, dass die Nahrungsqualität in der Vorlegephase für die Kondition der Hennen von entscheidender Bedeutung ist und damit einen starken Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg hat (Brittas 1988). Im Extremfall kann ein schlechtes Nahrungsangebot in der Vorlegephase beim Moorschneehuhn in Ostsibirien dazu führen, dass Hennen kleinere Gelege produzieren oder gar nicht zur Eiablage kommen (Andreev 1994).

Die Nahrungssituation für die Henne während der Eibildungsphase kann auch die Lebensfähigkeit der Küken beeinflussen. Moss & Watson (1984) zeigten, dass Küken des Schottischen Moorschneehuhns *Lagopus l. scoticus* und des Alpenschneehuhns *L. mutus*, die aus Freilandgelegen stammten, unter Laborbedingungen entsprechend dem Nahrungsangebot in der Vorlegephase unterschiedlich gut heranwuchsen. Die Überlebensrate der Küken war in Jahren mit einem frühen Beginn der Vegetationsperiode und damit besserem Nahrungsangebot während der Eibildungsphase höher.

Die Befunde von Siivonen (1957) passen sich gut in diese experimentellen Resultate ein. Er fand bei Auer- und Birkhuhn in Finnland, dass in Jahren mit einer kleinen mittleren Gelegegrösse, die eine Folge des schlechten Nahrungsangebots in der Vorlegephase sein dürfte, der Herbstbestand gering war. Dieselbe Feststellung machten sowohl Swenson et al. (1994) in Finnland als auch Klaus (1995) im Böhmer Wald (Tschechien) für das Haselhuhn; zwischen der Frühjahrstemperatur und dem Herbstbestand fanden sie eine positive Korrelation.

Als Zeitgeber für den Legebeginn ist das zunehmende Angebot an proteinreicher Nahrung zu vermuten. Zettel (1974) fand im Aletschgebiet, dass im Mai/Juni die frischen Nadeln und Zäpfchen der Lärche die Hauptnahrung sind. Lärchennadeln weisen im gleichen Untersuchungsgebiet im Mai mit gut 30 % einen hohen Rohproteingehalt auf (Pauli 1978). Die als Nahrungspflanze sehr beliebte Heidelbeere beginnt kurz nach der Ausaperung zu spriessen, und bei verschiedenen alpinen Pflanzenarten setzt die Assimilation bereits bei Temperaturen um 0 °C ein (Billings & Mooney 1968). Im Zentral- und Südtessin ist der Legebeginn stärker nach vorne verschoben als aufgrund der vorliegenden Daten zur Vegetationsphänologie zu erwarten wäre. Wir vermuten, dass dem Birkhuhn in den südlicheren Gebieten des Tessins, wo häufig nur geringe Schneemengen fallen, früh im Frühjahr ein wesentlich breiteres Spektrum an Nahrungspflanzen zur Verfügung steht als im Nordtessin.

Der Schlüpfzeitpunkt beim Birkhuhn liegt in Nordengland und Schottland in der Zeit des reichsten Wirbellosenangebots für die Küken. Er war zwischen den Jahren nicht unterschiedlich, aber zwischen den Regionen (Baines et al. 1996). Atlegrim (1991) fand in Schweden, dass der Höhepunkt der Raupenbiomasse (Schmetterlinge, Schwebfliegen) auf Heidelbeerpflanzen mit dem Schlüpfzeitpunkt der Raufusshühner zusammenfiel. In verschiedenen Regionen Grossbritanniens bestand die Nahrung der Küken hauptsächlich aus Larven von Schmetterlingen/Schwebfliegen und Ameisen (Zusammenstellung in Baines 1993). In Frankreich erlangten Heuschrecken eine grosse Bedeutung, ergänzt durch Ameisen, Käfer, Spinnen und Larven (Ponce 1992b).

Aufgrund von Wirbellosenfängen aus verschiedenen Windwurfflächen (Schwanden, Pfäfers, Disentis; 1100–1500 m ü.M. geht M. Obrist (pers. Mitt.) davon aus, dass das Maximum des Wirbellosenangebots an der potenziellen oberen Waldgrenze Ende Juli liegen dürfte, d.h. in der wärmsten Zeit des Jahres. Obwohl der Anteil der Insekten und Spinnen in der Nahrung der Küken von weit über 50 % in

den ersten Tagen rasch zurückgeht, nimmt der absolute Bedarf an tierischer Nahrung bis zum Alter von drei bis vier Wochen zu (Kastdalen & Wegge 1984). Auch im Nordtessin sollten demnach die Küken ihren grössten Bedarf an tierischer Nahrung vor dem deutlichen Temperaturrückgang im letzten Augustdrittel decken können.

Mit der beobachteten Lage des Zeitpunktes für den Legebeginn erreicht das Birkhuhn wohl die im alpenkammnahen Lebensraum maximal mögliche Nachwuchsrate. Bezüglich der Kondition der Jungen bei Winterbeginn liegen die Verhältnisse dagegen nicht ideal. Junge Birkhähne (Hennen konnten nicht untersucht werden) erreichen im Tessin im Herbst im Oktober/November nur 81 % des Adultgewichtes (juv. 1100 g, n = 20; ad. 1360 g, n = 14). Dies steht im Einklang mit Befunden von Marti & Pauli (1985) im Aletschgebiet (Walliser Zentralalpen), wo juvenile Hähne wie auch Hennen im ersten Winter nur 89 % des Adultgewichtes aufwiesen. In Finnland dagegen sind die Novembergewichte von juvenilen Birkhennen gleich hoch wie diejenige der adulten, und die juvenilen Hähne erreichen immerhin etwa 95 % des Adultgewichts (Koskimies 1958). Möglicherweise hat das höhere Körpergewicht bei Birkhühnern in der borealen Zone eine grössere Bedeutung für das Überleben im Winter, weil im Norden wesentlich niedrigere Wintertemperaturen herrschen. Zudem erlaubt in den Alpen das reich strukturierte Relief auch im Winter häufig den Zugang zu Bodenvegetation und damit einer reichhaltigeren Nahrung. Die im Vergleich zum Norden lange Zeitspanne mit Tagesmittelwerten über 0 °C vor dem Legebeginn im Nordtessin erlaubt den Hennen, den winterlichen Gewichtsverlust, der im Aletschgebiet bereits im Dezember einsetzt (Marti & Pauli 1985), wettzumachen und in jedem Jahr Eier ähnlich hoher Qualität zu produzieren. Der Vergleich der zeitlichen Lage des Fortpflanzungsgeschäfts im Jahresablauf in Nordeuropa und in den Alpen zeigt, dass die Temperatur in beiden Gebieten ein bedeutender Faktor ist. Die kritische Periode liegt dabei im Norden in der Vorlegeperiode, in den Alpen dagegen in der frühen Aufzuchtzeit.

Dank. Die Daten zur hier vorgelegten Analyse stammen aus einem Projekt zur Überwachung der Situation des Birkhuhns, das in einer Zusammenarbeit zwischen dem Ufficio della caccia e della pesca, Dipartimento del territorio del Cantone Ticino und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach durchgeführt wird (s. Zbinden & Salvioni 2003). Die aufwändige Sammlung der Daten verdanken wir Wildhütern sowie Jägern mit ihren Vorstehhunden. Martin Obrist (Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf) danken wir für die Beurteilung der Situation des Nahrungsangebots. Die hier vorgelegte Auswertung wurde durch das Ufficio della caccia e della pesca del Dipartimento del territorio del Cantone Ticino sowie durch das Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL) mit finanziellen Beiträgen unterstützt. Die SMA MeteoSchweiz (Daniel Wolf) und das Finnish Meteorological Institute (Jaakko Helminen) stellten uns Wetterdaten zur Verfügung. Siegfried Klaus und Hans-Rudolf Pauli gaben wertvolle Anregungen zur Verbesserung des Manuskripts. An der Vogelwarte haben uns Beat Naef-Daenzer, Lukas Jenni, Raphaël Arlettaz, Hans Schmid, Verrena Keller und Christian Marti mit wesentlichen Diskussionsbeiträgen unterstützt. Verena Keller hat zudem die englische Zusammenfassung erstellt.

Zusammenfassung, Riassunto

Wegen unvollständiger Thermoregulation sind Küken der Hühnervögel in den ersten Lebenstagen stark von der Aussentemperatur abhängig. Für Daten aus dem Zeitraum 1981–2002 zeigte sich, dass entsprechend den unterschiedlichen Aufenthaltshöhen der Hennen in der Brutperiode in den verschiedenen Regionen des Kantons Tessin Temperaturverhältnisse in unterschiedlichen Zeiträumen die grösste Bedeutung für den Fortpflanzungserfolg haben: Im Nordtessin ist die mittlere Tagestemperatur der Pentade 41 (20.–24. Juli), im Zentraltessin der Pentade 39 (10.–14. Juli) und im Südtessin der Pentade 37 (30. Juni–4. Juli) entscheidend. Umgerechnet auf die Meereshöhe der Aufenthaltsgebiete der Birkhennen erreicht die Temperatur in den Pentaden 41 im Nordtessin, 39 im Zentraltessin und 37 im Südtessin im Mittel Werte zwischen 11,4 und 11,8 °C. Im Nordtessin liegt die Pentade 41 in der wärmsten Jahreszeit. Im Zentral- und Südtessin steigt die Temperatur nach der für die Nachwuchsrate bedeutendsten Pentade noch weiter an. Ein Vergleich der zeitlichen Lage des Legebeginns in Finnland und in den Zentralalpen zeigt, dass den Birkhennen in Finnland nur etwa ein Monat Zeit mit mittleren Tagestemperaturen über 0 °C und damit verstärkter Assimilationsaktivität der Nahrungspflanzen bis zum Legebeginn zur Verfügung steht, während es im Nordtessin mehr als zwei Monate sind. Bei verzögertem Frühlingseintritt können die Birkhennen in Finnland nicht genügend Reserven aufbauen, und sie legen Eier, aus de-

nen schwache Küken schlüpfen. Dagegen herrschen im Norden günstige Temperaturverhältnisse nach dem Schlüpfen der Küken. In den Zentralalpen verhält es sich umgekehrt: Die Hennen haben genügend Zeit, um vor dem Legebeginn hochwertige Nahrung aufzunehmen. In kühlen Sommern ist die Temperatur dagegen so niedrig, dass viele Küken in der frühen Aufzuchtzeit nicht überleben.

Importanza della temperatura durante i primi giorni dell'allevamento dei piccoli per il successo riproduttivo del fagiano di monte *Tetrao tetrix* a diverse altitudini in Ticino

A causa dell'incapacità di termoregolarsi i pulcini dei gallinacei sono molto dipendenti dalle temperature esterne. Tra il 1981 e il 2002 è stata studiata in Ticino la relazione tra il successo riproduttivo del fagiano di monte e la temperatura. I dati mostrano che a diverse altitudini e in periodi diversi dell'anno la temperatura è molto importante: nel Ticino settentrionale (con altitudine maggiore) decisiva è la temperatura media nella pentade 41 (20–24.7), nel Ticino centrale la pentade 39 (10–14.7) e nel Ticino meridionale la pentade 37 (30.6 al 4.7). Nelle rispettive pentadi la temperatura, calcolata in base all'altitudine nella quale troviamo le femmine, si situa in media tra 11,4 e 11,8 °C. Nel Ticino settentrionale la pentade 41 si situa nel periodo più caldo dell'anno mentre nel Ticino centrale e meridionale le temperature medie aumentano ancora dopo le pentadi decisive per il successo riproduttivo del fagiano di monte. Un paragone fra l'inizio della deposizione delle uova in Finlandia e nelle Alpi centrali mostra che le femmine di fagiano di monte finlandesi hanno circa solo un mese di tempo, con temperature sopra i 0 °C, per l'assimilazione delle sostanze necessarie per la produzione delle uova, mentre nel Ticino settentrionale questo periodo è di più di due mesi. In caso di arrivo tardivo della primavera in Finlandia le femmine non possono creare sufficienti riserve e depongono delle uova dalle quali nascono pulcini deboli. Tuttavia al nord dopo la nascita dei piccoli troviamo delle condizioni di temperatura favorevoli. Nelle Alpi la situazione è invece inversa: le femmine di fagiano di monte hanno abbastanza tempo per crearsi delle riserve prima della deposizione delle uova, tuttavia in estati fresche, la temperatura può diventare così bassa che molti pulcini hanno difficoltà a sopravvivere nei primi giorni dopo la nascita.

Literatur

AMBROSETTI, F. (1971): Il clima del Sud delle Alpi. Boll. Soc. ticin. Sci. nat. 62: 12–66.

ANDREEV, V. (1994): Winter nutrition of Willow Ptarmigan (*Lagopus lagopus*): A trap that can affect population prosperity through the individual. J. Ornithol. 135: 265.

ATLEGRIM, O. (1991): Interactions between the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) and a guild of insect larvae in a boreal coniferous forest. Diss. University Umeå.

BAINES, D. (1993): The Black Grouse report. First approaches towards the restoration of Black Grouse numbers in Britain. The Game Conservancy Trust, Upland Research Group, Inverness-shire.

BAINES, D., I. A. WILSON & G. BEELEY (1996): Timing of breeding in Black Grouse *Tetrao tetrix* and Capercaillie *Tetrao urogallus* and distribution of insect food for the chicks. Ibis 138: 181–187.

BECKERTON, P. R. & A. L. A. MIDDLETON (1982): Effects of dietary protein levels on ruffed grouse reproduction. J. Wildl. Manage. 46: 569–579.

BILLINGS, W. D. & H. A. MOONEY (1968): The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. 43: 481–529.

BRICHETTI, P., P. DE FRANCESCHI & N. BACCETTI (1992): Fauna d'Italia. Aves. I. Gaviidae–Phasianidae. Calderini, Bologna.

BRITTAS, R. (1988): Nutrition and reproduction of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* in Central Sweden. Ornis Scand. 19: 49–57.

DE FRANCESCHI, P. (1985): Caratteristiche ambientali, fluttuazioni, densità e gestione delle popolazioni di tetraonidi sulle Alpi italiane. S. 35–50 in F. DESSI FULGHERI (ed.): Biologia dei Galliformi. Problemi di gestione venatoria e conservazione. Università della Calabria, Dipartimento di ecologia, Arcavacata.

DE FRANCESCHI, P. F. (1994): Black Grouse *Tetrao tetrix* population on Mount Baldo (Verona – Italy), 1985–90. S. 67–77 in N. E. BALDACCINI (ed.): Atti del 6° Convegno Italiano di Ornitologia (Torino, 8–11 ottobre 1991). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino.

DEFILA, C. (1992): Pflanzenphänologische Kalender ausgewählter Standorte in der Schweiz 1951–1990. Beiheft zu den Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt. Klimatologie der Schweiz Heft 30/L. Schweizerische Meteorologische Anstalt, Zürich.

EGGENBERG, S. (1995): Ein biogeographischer Vergleich von Waldgrenzen der nördlichen, inneren und südlichen Schweizeralpen. Mitt. Nat.forsch. Ges. Bern 52: 97–120.

EIBERLE, K. & J.-F. MATTER (1985): Zur Bedeutung einiger Witterungselemente für das Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) im Alpenraum. Allg. Forst- Jagdztg. 156: 101–105.

ELLISON, L. N. & Y. MAGNANI (1985): Eléments de dynamique de population du Tétras lyre (*Tetrao tetrix*) dans les Alpes françaises. Gibier Faune

Sauvage, Game Wildl. 2: 63–84.

ELLISON, L. N., Y. MAGNANI & R. CORTI (1982): Comparison of a hunted and three protected black grouse populations in the French Alps. S. 175–188 in T. W. I. LOVEL (ed.): Proceedings of the Second International Symposium on Grouse, Dalhousie Castle, Edingburgh, 16–20 March 1981. World Pheasant Association, Suffolk.

HISSA, R., S. SAARELA, H. RINTAMÄKI, H. LINDÉN & E. HOHTOLA (1983): Energetics and development of temperature regulation in Capercaillie *Tetrao urogallus*. Physiol. Zool. 56: 142–151.

HÖGLUND, N. H. (1955): Körpertemperatur, Aktivität und Verjüngung beim Auerwild. Viltrevy 1: 1–87 (schwedisch mit englischer und deutscher Zusammenfassung).

KAASA, J. (1959): On the knowledge of the food of the Black Grouse (*Lyrurus tetrix* (L.)) in Norway. Meddelelser fra Statens Viltundersøkelser, Papers of The Norwegian State Game Research, 2. serie, nr. 4.

KASTDALEN, L. & P. WEGGE (1984): Animal food in capercaillie and black grouse chicks in south east Norway – a preliminary report. S. 499–509 in T. LOVEL (ed.): 3rd International Grouse Symposium, York, 1984. International Council for Game & Wildlife Conservation (C.I.C.), Paris, und World Pheasant Association, Reading.

KLAUS, S. (1995): Hazel Grouse in the Bohemian Forest – results of a 20-year study. S. 27–33 in D. JENKINS (ed.): Proceedings of the 6th International Grouse Symposium, 20–24 September 1993, Udine, Italy. World Pheasant Association, Reading, und Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica, Ozzano dell'Emilia.

KLAUS, S., H.-H. BERGMANN, C. MARTI, F. MÜLLER, O. A. VITOVIC & J. WIESNER (1990): Die Birkhühner *Tetrao tetrix* und *T. mlokosiewiczi*. Neue Brehm-Bücherei 397. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.

KOSKIMIES, J. (1958): Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and Blackgame (*Lyrurus tetrix*) in Finland. Ornis Fenn. 35: 1–18.

LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London.

LINDÉN, H. (1981): Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. Finnish Game Res. 39: 35–51. – (1983): Estimation of juvenile mortality in the capercaillie and the black grouse from indirect evidence. Suomen Riista 30: 79–89.

LINDSTRÖM, J. (1996): Weather and grouse population dynamics. Wildl. Biol. 2: 93–99.

MAGNANI, Y. (1987): Reflexions sur la dynamique d'une population de Tétras-lyre *Tetrao tetrix* L. des Alpes françaises. Diss. Université Claude Bernard Lyon.

MARCSTRÖM, V. (1960): Studies on the physiological and ecological background to the reproduction of the capercaillie (*Tetrao urogallus* Lin.). Viltrevy 2: 1–85.

MARCSTRÖM, V. & N. H. HÖGLUND (1980): Factors affecting reproduction of Willow grouse, *Lagopus lagopus*, in two highland areas of Sweden. Viltrevy 11: 285–314.

MARTI, C. & A. BOSSERT (1985): Beobachtungen zur Sommeraktivität und Brutbiologie des Alpenschneehuhns *Lagopus mutus* im Aletschgebiet (Wallis). Ornithol. Beob. 82: 153–168.

MARTI, C. & H.-R. PAULI (1985): Wintergewicht, Masse und Altersbestimmung in einer alpinen Population des Birkhuhns *Tetrao tetrix*. Ornithol. Beob. 82: 231–241.

MOSS, R. (1986): Rain, breeding success and distribution of Capercaillie *Tetrao urogallus* and Black grouse *Tetrao tetrix* in Scotland. Ibis 128: 65–72.

MOSS, R. & A. WATSON (1984): Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish Ptarmigan *Lagopus mutus*. Ibis 126: 212–220.

NAYLOR, B. J. & J. F. BENDELL (1989): Clutch size and egg size of spruce grouse in relation to spring diet, food supply, and endogenous reserves. Can. J. Zool. 67: 969–980.

NEWTON, I. (1998): Population limitation in birds. Academic Press, San Diego und London.

PAULI, H.-R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Ornithol. Beob. 71: 247–278. – (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Ornithol. Beob. 75: 57–84.

PONCE, F. (1992a): Régime alimentaire du Tétras lyre *Tetrao tetrix* dans les Alpes françaises. Alauda 60: 260–268.

PONCE, F. & Y. MAGNANI (1988): Régime alimentaire des poussins de Tétras lyre (*Tetrao tetrix*) sur deux zones des Alpes françaises: méthodologie et résultats préliminaires. S. 225–228 in Office National de la Chasse (ed.): Actes du colloque galliformes de montagne, Grenoble, 14–15 décembre 1987. Office National de la Chasse, Paris.

PONCE, F. M. J. (1992b): Régime et sélection alimentaires des poussins de Tétras lyre (*Tetrao tetrix*) dans les Alpes françaises. Gibier Faune Sauvage, Game Wildl. 9: 27–51.

RAJALA, P. (1962): On the ecology of the broods of capercaillie (*Tetrao urogallus*), black grouse (*Lyrurus tetrix*), and willow grouse (*Lagopus lagopus*). Suomen Riista 15: 28–52.

RICKLEFS, R. E. (1973): Fecundity, mortality, and avian demography. S. 366–447 in D. S. FARNER (ed.): Breeding biology of birds. National Academy of Sciences, Washington.

ROYAMA, T. (1996): Analytical population dynamics. Chapman & Hall, London.

SIIVONEN, L. (1957): The problem of short-term fluctuations in numbers of tetraonids in Europe. Pap. Game Res. 19: 1–44.

SWENSON, J. E., L. SAARI & Z. BONCZAR (1994): Effects of weather on Hazel Grouse reproduction: an allometric perspective. J. Avian Biol. 25: 8–14.

WILLEBRAND, T. (1988): Demography and ecology of a Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) population. Acta Universitatis Upsaliensis 148. Uppsala University, Uppsala.

ZBINDEN, N. (1987): Zum Aufzuchterfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin. Ornithol. Beob. 84: 49–61.

ZBINDEN, N. & M. SALVIONI (2003): Verbreitung, Siedlungsdichte und Fortpflanzungserfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin 1981–2002. Ornithol. Beob. 100: 211–226.

ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Ornithol. Beob. 71: 186–246.

Manuskript eingegangen 2. August 2004
Bereinigte Fassung angenommen 8. Oktober 2004