

MÜNSTERSCHE GEOGRAPHISCHE ARBEITEN

Hermann Mattes

Der Tannenhäher im Engadin

Studien zu seiner Ökologie und Funktion
im Arvenwald

SCHÖNINGH

Hermann Matthes · Der Tannenhäher im Engadin

MÜNSTERSCHE GEOGRAPHISCHE ARBEITEN

Herausgegeben von den Hochschullehrern des Instituts für Geographie
der Westfälischen Wilhelms - Universität Münster

Wilfried Bach · Hermann Hambloch · Heinz Heineberg · Ludwig Hempel

Ingrid Henning · Friedrich-Karl Holtmeier · Cay Lienau · Alois Mayr

Karl-Friedrich Schreiber · Ulrich Streit · Peter Weber · Julius Werner

Schriftleitung: Alois Mayr

Heft 2

Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes* (L.))
im Engadin

Studien zu seiner Ökologie und Funktion
im Arvenwald (*Pinus cembra* L.)

Hermann Mattes

FERDINAND SCHÖNINGH · PADERBORN · 1978

**Die vorliegende Arbeit wurde von der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Westfälischen Wilhelms - Universität Münster - Fachbereich Biologie -
als Dissertation 1978 angenommen.**

**Alle Rechte, auch das der auszugsweisen photomechanischen Wiedergabe, vorbehalten.
© 1978 by Ferdinand Schöningh, Paderborn, ISBN 3 - 506 - 73202 - 1**

Gesamtherstellung: Phototechnische Zentralstelle der Universität Münster

Einbandgestaltung: F. - K. Holtmeier, M. Michelka

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	VI
1. Einleitung	1
1.1 Problemstellung	1
1.2 Ziele der Arbeit	1
1.3 Durchführung der Arbeit	2
2. Das Untersuchungsgebiet	3
2.1 Zur Wahl des Oberengadins als Untersuchungsgebiet	3
2.2 Geographische Lage und morphologischer Überblick	3
2.3 Das Klima	3
2.4 Die Vegetation	4
2.4.1 Die Höhenstufen	4
2.4.2 Die Arve	4
2.4.3 Die Waldgrenze	5
3. Die Anpassungen des Tannenhäfers an die Lebensbedingungen im Lärchen-Arvenwald	8
3.1 Untersuchungen zur Populationsökologie: Die Tannenhäherpopulation im Stazer Wald	8
3.1.1 Systematische Stellung	8
3.1.2 Territorialverhalten	9
3.2.3 Der Brutbestand	11
3.2.4 Der Winterbestand	12
3.2.5 Reproduktionsrate	13
3.1.6 Überlebensrate	15
3.1.7 Populationsdynamik	16
3.2 Untersuchungen zur Nahrungsökologie: Die Verwertung der Arvennüsse durch den Tannenhäher	18
3.2.1 Die Fruktifikationsverhältnisse der Arve	18
3.2.2 Das Abernten der Zapfen	19
3.2.3 Der Nußtransport	26
3.2.4 Das Anlegen der Vorräte	33
3.2.5 Die Nutzung der Vorräte	40
3.2.6 Bilanz über den Verbleib der Arvennüsse	50
4. Die Bedeutung der zoochoren Samenverbreitung	52
4.1 Die Verteilung des Arvenjungwuchses als Ausdruck der Tätigkeit des Tannenhäfers	52
4.1.1 Die Verjüngung der Arve innerhalb des Lärchen-Arvenwaldes am Beispiel des Stazer Waldes	52
4.1.2 Die Verjüngung der Arve oberhalb der aktuellen Waldgrenze	61
4.1.3 Die Verjüngung der Arve in den Randbereichen des Arvenvorkommens	63
4.2 Die Effektivität der zoochoren Verbreitung	69
4.2.1 Unter heutigen Verhältnissen	69
4.2.2 Während des Postglazials	70
4.3 Die Anpassungen der Arve für die Samenverbreitung durch Vögel	71
4.4 Arealgeographische Situation von zoochoren Kiefernarten und Tannenhäher	74
5. Schlußbetrachtung über die Bedeutung der Koevolution von Tannenhäher und Arve	75
6. Zusammenfassung	76
7. Summary	78
8. Figures and Tables	80
9. Literaturverzeichnis	83

Vorwort

Die vorliegende Studie entstand im Rahmen der Forschungsprojekte "Tierpopulationen als landschaftsökologische Faktoren" von Prof. Dr. F.K. HOLTMEIER und "Sukzessionsfragen in verschiedenen Landschaften Mitteleuropas" von Prof. Dr. K.-F. SCHREIBER. Als Mitarbeiter von Herrn Prof. SCHREIBER, Lehrstuhl für Landschaftsökologie, wurde mir dabei an der Universität Münster die Möglichkeit zur Promotion gegeben.

Ich bedanke mich bei Herrn Prof. HOLTMEIER für die Überlassung des Themas und seine vielfältigen praktischen Orientierungshilfen zu Beginn und während meines Aufenthaltes im Engadin. Die beratenden Gespräche mit Herrn Prof. SCHREIBER bedeuteten mir eine weitere wesentliche Stütze bei der Gestaltung des Untersuchungsablaufes. Ihnen beiden möchte ich Dank sagen für das rege Interesse am Fortgang meiner Arbeit, insbesondere auch für die Unterstützung meines Antrages auf ein Stipendium der Universität Münster. Dieses Stipendium erlaubte mir erst die umfassende Bearbeitung des Themas. Ich erhielt die Möglichkeit zur weitgehend selbständigen Planung und Bearbeitung des Themas.

Mme. M.H. BIRD, St. Moritz, möchte ich meinen herzlichen Dank aussprechen. Ihre Gastfreundschaft und ihre unkonventionelle Unterstützung förderten meine Arbeit besonders im Hinblick auf Fang und Hal tung der Tannenhäher.

Die Schweizerische Vogelwarte vermittelte mir die Beringungserlaubnis und stellte die Ringe zur Verfügung. Das Justiz- und Polizeidepartement des Kantons Graubünden genehmigte die Aufzucht der unter Schutz stehenden Tannenhäher. Herr Kreisoberförster Forsting. O. BISAZ und Herr Revierförster Th. JUVALTA (beide Celerina) stellten mir freundlicherweise forstliche Unterlagen für das Untersuchungsgebiet zur Verfügung. Die Eidgenössische Landestopographie genehmigte die Veröffentlichung des Kartenmaterials. Den schweizerischen Dienststellen möchte ich für ihr freundliches Entgegenkommen meinen Dank aussprechen.

Frau T. LITWINSKA übernahm dankenswerterweise die Übersetzung der russischen Literatur.

Anregende Diskussionen über das vorliegende Thema konnte ich u.a. mit den Herren Prof. Dr. R. BALDA (Flagstaff/Arizona), W. BÜRKLI (Samedan), Dr. R. FURRER (Sempach), W. GATTER (Schopfloch), Dr. H. LÜHRL (Pfalzgrafenweiler) und Dr. H. TURNER (Birmensdorf) führen. Ornithologische bzw. pflanzensoziologische Hinweise aus dem Untersuchungsgebiet erhielt ich von den Herren Forsting. E. CAMPELL (Bever), Dr. R. MAURIZIO (Vicosoprano) und Dr. R. MELCHER † (Sils). Herrn K. SILL (Kirchheim/Teck) verdanke ich den Hinweis auf ein Tannenhähernest.

1. Einleitung

1.1 Problemstellung

Die Vorliebe des Tannenhäfers für die Samen der Arve ist schon sehr lange bekannt. Während der Reife der Arvensamen ist das auffällige Verhalten des Tannenhäfers kaum zu übersehen. Die Arvennüsse sind wohlgeschmeckend und kalorienreich und waren daher auch für den Menschen eine willkommene Abwechslung in seiner Ernährung. Die Nüßchen eignen sich sehr gut zur Aufbewahrung und waren bei der Bergbevölkerung begehrte als Wintervorrat und Handelsobjekt. Die direkte Nahrungskonkurrenz mußte schon früh zu einer Abneigung gegen den Tannenhäfer geführt haben, der es so viel leichter hat, die an den Zweigspitzen und im Wipfelbereich sitzenden Arvenzapfen zu erreichen und der immer den größeren Teil der Nüßchenernte für sich gewinnen konnte (s. HOLTMEIER 1966). In neuerer Zeit sind es vor allem die Probleme um die Wiederbewaldung, die die Aufmerksamkeit wiederum auf den Tannenhäfer gelenkt haben.

Seit der Besiedlung der inneren Alpen durch Bauern und Hirten (im Engadin spätestens seit der Bronzezeit; CONRAD in HOLTMEIER 1974) wurde der Wald rücksichtslos vom Menschen genutzt. Die Anlage bzw. Vergrößerung der Weidegebiete durch Brandrodung, sehr starker Holzeinschlag zu Bauzwecken, zur Erzverhüttung und später, als der Wald anderswo schon knapp war, auch in großem Umfang zu Handelszwecken, verringerten den Waldbestand auf einen Bruchteil der ehemaligen Fläche und des Holzvorrates (vgl. dazu HOLTMEIER 1974). In Tirol schrumpfte die Waldfläche lediglich im Zeitraum seit 1774 auf die Hälfte (Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung in Innsbruck 1961). Die auf den Rodungsflächen erzielten landwirtschaftlichen Gewinne waren minimal und die unrentable Bewirtschaftung mußte oft schon nach einem halben Jahrhundert wieder aufgegeben werden. Die Vernichtung des Waldes erhöhte die Lawinengefahr beträchtlich, weshalb schon im ausgehenden Mittelalter oberhalb der Dörfer Bannwaldgebiete ausgewiesen wurden, die vollständige Schonung genossen, aber viel zu klein waren. Die Erhebungen der Forschungsstelle für Lawinenvorbeugung in Innsbruck (1961) in den "Lawinewintern" zu Anfang der fünfziger Jahre ergaben, daß von den 2500 Lawinen, die im Siedlungsbereich niedergingen, etwa 2/3 unterhalb der potentiellen Waldgrenze abgingen. Das Abnehmen der Bewaldung wirkte sich außerdem sehr ungünstig auf den Bodenabtrag (Murgänge, Solifluktion, Kammeis usw.) und den Wasserhaushalt aus (höhere Hochwasserspitzen mit Überschwemmungen und verstärkter Erosion der

Uferbänke). Neben der Bewirtschaftung der noch bestehenden Wälder ist es heute für die Forstwirtschaft der Alpenländer deshalb von größter Wichtigkeit, durch möglichst rasche und umfangreiche Erweiterungen des derzeitigen Waldareals diesen Gefahren entgegenzuwirken. Der hohe finanzielle Aufwand, den Aufforstungen und Verbauungen erfordern, zwingt dazu, die natürlichen Möglichkeiten bei der Wiederbewaldung voll auszunutzen.

Mit Beginn der forstwirtschaftlichen Planung - das erste staatliche Forstgesetz in Graubünden trat im Jahre 1876 in Kraft (HOLTMEIER 1974) - rückte nun der Tannenhäfer erneut ins Blickfeld der Öffentlichkeit. Verhinderte er bisher die Nutzung größerer Mengen von Arvenbüschchen zur menschlichen Ernährung, so galt er nun als Konkurrent im Hinblick auf die Gewinnung von Saatgut für Aufforstungen. Außerdem wurde ihm angelastet, er verhindere fast vollständig die natürliche Verjüngung der Arve, indem er viele unreife Zapfen vom Baum reißt und "fast alle" Nüßchen vertilgt (HESS 1916). Dem steht aber entgegen, daß der Tannenhäfer die geernteten Nüßchen nicht sofort aufbraucht, sondern Vorratswirtschaft betreibt, wobei viele Nüßchen im Boden verbleiben und auskeimen können. In der Forstwirtschaft entbrannte ein immer noch nicht ganz abgeschlossener Streit darüber, wie der Tannenhäfer nun zu beurteilen sei.

Die so unterschiedlichen Auffassungen kamen dadurch zustande, daß lediglich einzelne Verhaltensweisen des Tannenhäfers betrachtet und in verallgemeinernder Art als typisch dargestellt wurden - das mußte zwangsläufig zu einer Fehleinschätzung führen. Vom Standpunkt des Menschen aus galten gemäß dem jeweiligen Nutzungsanspruch einmal die eine, einmal die andere Eigenschaft von Arve und Tannenhäfer als fördernd ("nützlich") oder hemmend ("schädlich"). Aber gerade bei den langfristig wirksamen Planungen in der Forstwirtschaft kommt es auf eine umsichtige Bewertung der ökologischen Situation an. Die Klärung des Problems erfordert daher eine genaue und umfassende Kenntnis der Biologie von Arve und Tannenhäfer, deren Beziehungen sich auf Grund der natürlichen Selektion herausgebildet und zu deutlichen gegenseitigen Anpassungen geführt haben.

1.2 Ziele der Arbeit

Unter biologischen und forstlichen Gesichtspunkten ergaben sich folgende Zielsetzungen für die Untersuchung:

- Die Erforschung der Beziehungen zwischen Arve (*Pinus cembra*) und Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) unter naturnahen Bedingungen und deren Bedeutung in der Biozönose des Hochgebirgswaldes, d. h. eine detaillierte Beschreibung der für die Lebensgemeinschaft wesentlichen Verknüpfungspunkte, insbesondere Samenverbreitung der Arve und Ernährung des Tannenhäfers, Erfassung von Art und Ausmaß gegenseitiger Anpassung, Förderung und Abhängigkeit.
- Die Überprüfung dieses Beziehungsgefüges unter stark vom Menschen beeinflußten Bedingungen, also in degradierten, aufgesplitterten oder sonstwie im Aufbau stark veränderten Wäldern und an deren Grenzsaum (z. B. Kampfzone der oberen Waldgrenze).
- Versuch einer Beurteilung der Verhaltensweisen des Tannenhäfers im Hinblick auf die derzeitigen forstwirtschaftlichen Bestrebungen im Hochgebirge, d. h. eine Abschätzung des Beitrags, den der Tannenhäher zur Verjüngung und Ausbreitung der Arve leistet.

1.3 Durchführung der Arbeit

Die wenigen bereits vorhandenen systematischen Untersuchungen zur Lebensweise des Tannenhäfers stammen aus Schweden, Sibirien und Nordamerika. Aus dem Alpenraum gibt es nur gelegentliche Beobachtungen, insbesondere fehlen Populationsstudien. Ich hielt es deshalb für vordringlich, eine größere Population längerfristig zu kontrollieren und das Problem vorrangig unter dem Aspekt des Tannenhäfers anzugehen. Bei der Arve war die Ausgangssituation für meine Arbeit wesentlich besser,

da zahlreiche Untersuchungen über deren Ökophysiologie, ihre Standortansprüche und Verbreitung vorliegen. Außerdem sind durch die forstlichen Erhebungen Bestandeszahlen vorhanden und durch vielfache Aufforstungsversuche ist das Verhalten der Jungpflanzen an der Waldgrenze bekannt.

Um über eine reine Aufzählung der Verhaltensweisen des Tannenhäfers hinauszukommen, und um schließlich deren Bedeutung für die Arvensamenverbreitung abschätzen zu können, war eine Quantifizierung der Populationsgrößen und der Aktivitäten des Tannenhäfers über Zeit und Raum notwendig. Bekanntermaßen schwanken die Fruktifikationsverhältnisse bei der Arve von Jahr zu Jahr stark und damit auch die Reaktion des Tannenhäfers. Die Untersuchungsdauer mußte deshalb auf mehrere Jahre angelegt werden, denn es sollte nach Möglichkeit wenigstens ein extremes Zapfenjahr (Fehlernte oder Vollmast) in den Untersuchungszeitraum fallen.

Die Arbeitsweise bestand im wesentlichen aus Beobachten und Kartieren. Experimentelle Ansätze traten dabei vergleichsweise zurück, jedoch waren beispielsweise Fang, individuelle Markierung und Hal tung des Tannenhäfers unbedingte Voraussetzung zur Klärung mehrerer Fragenkomplexe (Nahrungsverbrauch, Aktionsradius, Mortalität). Dadurch, daß am Beobachtungsgebiet nichts verändert werden konnte, kam der sorgfältigen Wahl der Eignung des Geländes zu Untersuchungszwecken besondere Bedeutung zu.

Einige Teilprobleme wie z. B. Populationsdynamik, Mortalitätsrate und Keimerfolg, die längere Zeit für eine befriedigende Lösung in Anspruch nehmen, einer Veröffentlichung der bisherigen Ergebnisse jedoch nicht im Wege stehen, sind bei Abschluß der vorliegenden Schrift noch in Bearbeitung.

2. Das Untersuchungsgebiet

2.1 Zur Wahl des Oberengadins als Hauptuntersuchungsgebiet

Durch die Waldgrenzstudien HOLTMEIERS (1967, 1974) war die Wahl des Engadins als Untersuchungsgebiet bereits vorgezeichnet. Bei näherer Oberprüfung ergab sich dann auch, daß vielleicht außer dem Nockgebiet (Kärnten/Steiermark) kein anderes arvenreiches Gebiet in den Alpen gleichzeitig so viele Vorteile für eine Untersuchung aufweist. Im Engadin sind große zusammenhängende Lärchen-Arvenwälder vorhanden, wovon einige in relativ naturnahem Zustand erhalten sind. Gemessen an der Höhenlage sind sie leicht zugänglich. Die benachbarten Alpensüdtäler mit ihren stark abweichenden Lebensbedingungen bieten außerdem interessante Vergleichsmöglichkeiten an der Arealgrenze der Arve. Im Oberengadin und im nahegelegenen Schweizerischen Nationalpark (Unterengadin) wurden weitere Forschungsprogramme durchgeführt, so daß die vorliegenden Untersuchungen in einem größeren Rahmen stehen.

Der Stazer Wald (Gemeinde Celerina, Oberengadin) war der räumliche Mittelpunkt meiner Untersuchungen. Hier lag die Mehrzahl der Probeflächen und wurde die Farbberingung der Tannenhäher durchgeführt. Der insgesamt bearbeitete Raum erstreckte sich aufs ganze Oberengadin von Maloja bis unterhalb S-chanf, sowie auf die oberen Talstufen des Bergells und des Puschlav. Dazu kamen weitere Bestandsaufnahmen im Ofenpaßgebiet, im Val Malenco und im Livigno (die letzteren beiden Talschaften liegen bereits in der Provinz Sondrio/Italien).

2.2 Geographische Lage und morphologischer Überblick

Das Engadin ist der oberste Abschnitt eines der größten zentralalpinen Längstäler und wird vom Inn entwässert. In den westlichsten Ostalpen gelegen, nimmt es eine sehr zentrale Position in den Alpen überhaupt ein. Man unterscheidet Ober- und Unterengadin, jenseits der schweizerischen Grenze bei Martina setzt sich der Talzug im österreichischen Oberinntal fort. Zur allgemeinen Geographie vgl. FROH (1930) und GUTERSON (1958-1969).

Das Oberengadiner Hochtal gehört zum Bereich der sehr hohen Massenerhebung des bis 4050 m aufragenden Berninamassives und der Rätischen Alpen. Der Talboden liegt zwischen 1620 m und 1810 m

über NN und somit ist das Oberengadin bei einer Längenausdehnung von ca. 35 km das höchstgelegene Tal dieser Größenordnung in den Alpen. Das Relief der Oberengadiner Landschaft wurde hauptsächlich von den eiszeitlichen Gletschermassen geprägt, die von der Berninagruppe aus nicht nur talabwärts flossen, sondern auch über die Transfluenzpässe Maloja, Juiliier, Albula und Bernina. Der Höchststand der pleistozänen Eisoberfläche kann entsprechend der Schliffgrenze bei etwa 2800 m angenommen werden (WALDBAUER in HOLTMEIER 1967) und so herrschen an den Talfanken runde Formen und ausgeglichene Hänge vor. Da sich zudem die fluviatile Erosion auf Grund des geringen Gefälles (ca. 5%) und der noch bescheidenen Wassermengen des Inns in Grenzen hielt, zeigt das Oberengadin (im Gegensatz zum Unterengadin) ein reifes, d. h. ausgeglichenes Relief.

Einen kaum zu übertreffenden landschaftlichen Gegensatz dazu stellt das angrenzende Bergell dar (STAMPA 1964), das in den Comersee bzw. in den Po entwässert und daher eine viel tiefere Erosionsbasis besitzt. Die stürmischen Wasser der Maira und Orlegna (Gefälle auf 8 km von Maloja - Orden bis zur Talstufe Vicosoprano 1100 m, etwa 88%) haben das Engadiner Tal gekappt und durch rückschreitende Erosion bis zum Felsriegel bei Maloja abgegraben, wo ein Steilabfall von 300 m das Hochtal jäh beendet. HOLTMEIER u.a. (1975) geben eine ausführliche Luftbildinterpretation dieser orographisch eindrucksvollen und bedeutsamen Situation.

Geologisch gehört das Oberengadin zu den Ostalpen, deren Oberschiebungsdecken hier auf die penninische Region stoßen (STAUB 1946). Granite, Diorite, Gneise, Glimmerschiefer und Phyllite sind die vorherrschenden Gesteine, talabwärts gewinnen mesozoische Sedimente geologisch wie auch im Landschaftsbild zunehmend an Bedeutung (HEIM 1922; HEIERLI & SOMM 1967). Die morphologischen Verhältnisse im Hauptuntersuchungsgebiet Stazer Wald werden im Zusammenhang mit der Kartierung des Arvenjungwuchses (Kap. 4.1.1) erläutert. Eine detaillierte Beschreibung und Luftbildinterpretation dieses Gebietes hat bereits HOLTMEIER (1969) gegeben.

2.3 Das Klima

Die geographische Lage der inneralpinen Täler hat entscheidenden Einfluß auf die Klimasituation. Die zentralen Alpen sind wolkenarm und durch geringen Luftdruck, geringe Feuchtigkeitskapazität und Staubgehalt der Luft intensiver Ein- und Ausstrahlung

ausgesetzt. Daraus resultiert ein ausgesprochen kontinentaler Klimatyp mit relativ wenig Niederschlägen und starken täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen.

Diese Kontinentalität des Klimas wird im oberen Abschnitt des Oberengadins durch die "Wetterlücke" am Malojapass (1809 m üb. NN) etwas abgeschwächt. Aufgrund des Fehlens eines Talabschlusses können feuchte Luftmassen aus dem Südwestquadranten relativ ungehindert ins Engadin eindringen. Es sind dies einerseits regenbringende großräumige Luftströmungen bei Südwestlagen, andererseits regionale Luftmassen aus dem sommers feucht-warmen insubrischen Klimabereich der Poebene, die wesentlich zur Gewitterbildung beitragen (HOLTMEIER 1966 b, 1967). Während am Malojapass noch 1240 mm Niederschlag jährlich fallen (mit relativ hohen Mengen im März und Oktober, dann besonders Naßschneefälle!), sind es bei Sils nur noch 1037 mm, bei Bever 855 mm und bei Zernez 790 mm. Auch nehmen die mittleren Jahresschwankungen der Temperatur gegen den Malojapass hin ab (19° gegenüber 21,7°C bei Bever). Bever im Samedaner Talkessel mit einer maximalen Jahresschwankung von 50,6°C ist eine der Stationen mit dem kontinentalsten Klima in der Schweiz. Für das Untersuchungsgebiet Stazer Wald sei stellvertretend das Klimadiagramm vom benachbarten Pontresina dargestellt (Abb. 1).

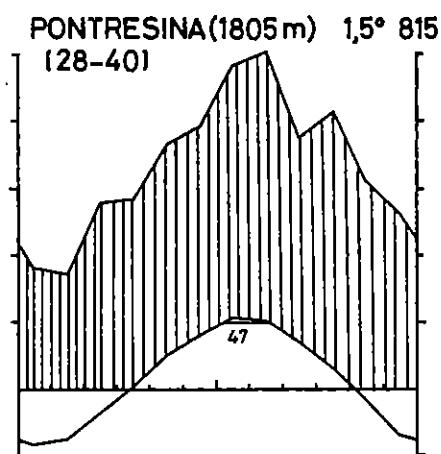


Abb. 1: Klimadiagramm Pontresina (aus WALTER & LIETH 1967).

2.4 Die Vegetation

Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Vegetation in den Alpen gab schon vor der Jahrhundertwende Anlaß zu zahlreichen botanischen Untersuchungen. So liegen auch aus dem Oberengadin und dem Schweizerischen Nationalpark (Ofenpassgebiet) aus-

fürliche Arbeiten vor über Floristik, Gesellschaftssystematik und -dynamik (ROBEL 1912, PALLMANN u.a. 1933, BRAUN-BLANQUET 1950, BRAUN-BLANQUET u.a. 1954, CAMPELL u.a. 1968), sowie über standörtliche, bodenkundliche und forstliche Probleme (PALLMANN u.a. 1938, AUER 1947, CAMPELL 1955, BISAZ 1968, u.a.). Weitere Untersuchungen aus benachbarten Talschaften der zentralen Ostalpen (Davos, Tirol) vervollständigen die Kenntnisse (z. B. KUOCH 1970, KUOCH & AMIET 1970, NEUWINGER 1970, 1972). Eine zusammenfassende Darstellung von Waldgesellschaften und -standorten mit ökologischer Charakterisierung geben ELLENBERG & KLÜTZLI (1974) für die Schweiz und MAYER (1974) für den Ostalpenraum.

2.4.1 Höhenstufen

Das Oberengadin umfaßt die subalpine, alpine und nivale Höhenstufe. Alle Wälder liegen somit in der subalpinen Zone, welche sich in den Inneralpen von etwa 1400 m bis zur Waldgrenze erstreckt. Die vorherrschenden Baumarten sind die Arve oder Zirbelkiefer *Pinus cembra* und die Lärche *Larix decidua*, bis 1900 m überwiegt oft noch die Fichte *Picea abies*. Alle übrigen Holzarten sind auf spezielle Standorte beschränkt und kommen nur kleinflächig vor: Aufrechte Bergkiefer *Pinus uncinata*, Latsche *Pinus mugo*, Engadiner Waldkiefer *Pinus sylvestris engadinensis*, Grauerle *Alnus incana*, Grünerle *Alnus viridis*, Birke *Betula pubescens*. Die Holzartenverteilung im Oberengadin stellte HOLTMEIER (1967) dar, die des Bergells GEIGER (1901). Oberhalb der Waldgrenze (am Schatthang etwa bei 2200 m) schließen sich die Zwergschneiden der alpinen Stufe an, vor allem die Krähenbeer-Rauschbeerheide (*Empetrum-Vaccinietum*, bis 2350 m). Ein eigentlicher Alpenrosengürtel fehlt; das von PALLMANN & HAFFTER (1933) beschriebene *Rhododendro-Vaccinietum extrazonaticum* gehört noch zur Waldgesellschaft und stößt kaum über die Waldgrenze hinaus. Dann folgen die Gemshiedenspaltere (*Loiseleurio-Cetrarietum*, bis 2500 m) und alpine Rasen- und Schuttgessellschaften, unter denen der Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) den größten Anteil hat.

Die nivale Stufe, in der nur noch an den günstigsten Stellen Pflanzenwuchs möglich ist, beginnt im Engadin etwa bei 3200 m (klimatische Schneegrenze).

2.4.2 Die Arve

Die Verdrängung der Arve auf derart waldfeindliche Gebiete im Hochgebirge läßt sofort erkennen, daß es sich um eine sehr konkurrenzschwache Art han-

delt. Das langsame Wachstum und die geringe Stammhöhe (20 - 22 m, höchstens 25 m) bei relativ hohem Lichtbedarf geben der Arve an besseren Standorten keine Chance, sich durchzusetzen. Aufgrund ihrer physiologischen Anpassungsfähigkeit war es ihr jedoch möglich, im extremen Lebensraum an der oberen Waldgrenze ihr Fortbestehen zu behaupten.



Abb. 2: Mächtige, mehrere hundert Jahre alte Arve nahe der Waldgrenze bei 2190 m im Stazer Wald. Durch die kandelaberartigen Äste ist der Baum ebenso breit wie hoch. Januar 1976

Im wesentlichen ist es die Konkurrenz der Fichte, die die Arve in ihrer Verbreitung einschränkt. Nur dort, wo durch zunehmende Kontinentalität die Amplituden von Feuchte, Strahlung und Temperatur sehr weit sind, wird die Fichte in ihrer Vitalität geschwächt, so daß ihr die Arve überlegen ist. Im Postglazial, solange die von Osten her einwandernde Fichte noch fehlte, reichte das Areal der Arve in den westlichen Alpen viel weiter ins humide Gebiet und bis herunter zur Tannenstufe. Noch heute finden sich kleine, aber gutwüchsige Restbestände des ehemals ausgedehnteren Arvenvorkommens im ozeanischen Klimabereich in den bernischen Randalpen (SCHWEINGRUBER 1972). Die heutigen Verbreitungszentren der Arve fallen mit den Gebieten höchster Massenerhebung zusammen, die ausgesprochen kontinentalen Klimacharakter haben. Eine ausgezeichnete Darstellung des Vorkommens der Arve in der Schweiz gab bereits RIKLI (1909). Außerhalb der Alpen kommt die Arve nur noch in den höchsten Lagen der Karpaten vor.

Sehr nahe mit der Arve verwandt ist die Sibirische Zirbelkiefer *Pinus sibirica*. Beide ähneln sich sehr und wurden deshalb lange Zeit zu einer Art (*P. cembra*) zusammengefaßt. Neuerdings wird jedoch *P. sibirica* aufgrund chemotaxonomischer Ergebnisse von MIROV (1961, 1967) als eigene Art geführt. (*Pinus cembra* besitzt keine Δ^3 -Carene, eine

Gruppe bicyclischer Terpene, die bei *P. sibirica* und *P. pumila* vorhanden sind).

Als Art des Klimaxwaldes findet die Arve ihr ökologisches Optimum in frischen und versauerten, also in mehr oder weniger ausgereiften Böden. Die Klimaxvegetation des Lärchen-Arvenwaldes ist dem Eisenpodsol als Bodenklimax zugeordnet (PALLMANN & HAFFTER 1933). Bei fortgeschrittener Bodenentwicklung und ausreichender Humusschicht ist die Arve unabhängig vom Untergrund und kommt selbst auf Dolomit vor. Für die Vegetationsentwicklung über Dolomit vom Rohboden bis zum Lärchen-Arvenwald auf Podsolböden veranschlagten BRAUN-BLANQUET und Mitarbeiter (1954) etwa 2000 Jahre.

Der Lärchen-Arvenwald als dominierende Waldgesellschaft (*Larici-Pinetum cembrae*) besiedelt im Oberengadin mittlere Standorte mit mäßigem Nährstoffangebot und guter bis spärlicher Wasserversorgung (frisch bis trocken) in allen Expositionen und Hanglagen. Das Fehlen oder das seltenere Vorkommen der Arve auf einigen geologischen Schichten (z. B. Bündner Schiefer) und an südexponierten Hängen ist eindeutig auf den menschlichen Einfluß zurückzuführen (ausführliche Diskussion in FURRER 1955).

2.4.3 Die Waldgrenze

Typisch für die obere Waldgrenze in den Alpen ist, daß sie nicht linienhaft ausgebildet, sondern stark vertikal zerrissen ist durch orographische Gegebenheiten wie Lawinengassen, Karmulden, Felsrippen usw. Das kann zu beträchtlichen Schwierigkeiten führen im Hinblick auf die Angabe einer allgemeinen Höhengrenze des Waldes. In der vorliegenden Arbeit wird die Waldgrenze dort angenommen, wo der noch einigermaßen geschlossene Bestand (KUOCH & AMIET 1970: "Baumtruppe von relativ großer Scheitelhöhe, teilweise in gegenseitigem Kontakt und oft deutlich abgegrenzte Lücken umschließend") endet und eine schon aus größerer Entfernung klar erkennbare physiognomische Grenze im Landschaftsbild erkennen läßt. Diese Definition der Waldgrenze eignet sich z. B. auch zur oberen Abgrenzung der Tannenhäherreviere. Die aktuelle Waldgrenze im Engadin liegt am Schatthang in der Regel bei 2200 m, am Sonnhang oft sehr viel niedriger oder der Wald fehlt völlig. Stellenweise reicht sie aber auch weit höher hinauf. Am Südwestexponierten Hang "Suot Paradis" oberhalb Pontresina steigen fruchtende Arven in der Fels- und Geröllhalde bis 2390 m. Das ist die höchste Stelle der aktuellen Waldgrenze im Oberengadin. Durch den starken Besatz an Steinwild (*Capra ibex*) ist das Gelände aber enorm erodiert und der spärliche Jungwuchs wird stark verbissen. Am benachbarten Schafberg,

ebenfalls Südwestexposition, sind Aufforstungen mit Arve und Latsche sogar bis auf 2500 m bis jetzt erfolgreich verlaufen (BISAZ md1.). An zahlreichen weiteren Süd- bis Westhängen des Engadins kommen Arven lokal und in lockeren Beständen bis in die Höhenstufe zwischen 2300 m und 2350 m vor (z. B. Val Bever, Val Susauna, Val S-charl, bei Zernez), an mehr oder weniger nördlich exponierten Hängen bis um 2300 m (z. B. Val Roseg, Val Vederia/Livigno, Val S-charl). Alle diese Standorte zeichnen sich nicht etwa durch klimatische oder edaphische Begünstigung aus, sondern dadurch, daß es sich um schwer zugängliche Geländepartien handelt. Dabei tritt der anthropogene bzw. anthropozogene Charakter der Differenzierung in Baum- und Waldgrenze klar hervor (vgl. dazu ELLENBERG 1963, FRIEDEL 1967, SCHIECHTL 1967, TROLL 1961).

Gemäß dem rezenten höchsten Baumvorkommen könnte man die potentielle, also klimabedingte Waldgrenze im Oberengadin am Sonnhang bei etwa 2400 m, am Schatthang etwas tiefer ansetzen. ELLENBERG (1963) postulierte als Voraussetzung für den Baumwuchs, daß eine durchschnittliche Temperatur von 5°C an 100 Tagen während der Vegetationsperiode erreicht werden muß. Davon ausgehend errechnete BOESCH (1969, in HOLTMEIER 1974) durch Reduktion der Temperaturwerte der Talstationen (mittels des Höhengradienten der Standardatmosphäre von $0,65^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$) die Lage der potentiellen Waldgrenze auf ca. 2240 m am Julierpaß, auf 2300 m bei St. Moritz und auf 2380 m am Berninapaß. Da bereits die angenommenen 5°C als waldbegrenzender Faktor sehr vereinfacht und hypothetischer Natur sind und die lokalklimatischen Verhältnisse im Tal und am Hang sich meist sehr deutlich unterscheiden, kann damit nur eine grobe Festlegung der potentiellen Waldgrenze erfolgen. In der Höhenlage zwischen 2300 m und 2400 m konnten an mehreren Stellen des Engadins subfossile Holzreste von Arven geborgen werden (RIKLI 1909, ROBEL 1912). Funde von Arvennüssen sind jedoch bedeutungslos, da sie ja vom Tannenhäher "verschleppt" werden. Weiterhin sind nach PALLMANN & HAFFTER (1933) sowie NEUWINGER (1967, 1970) Eisenpodsole und aktive Podsolierungs-vorgänge eindeutig dem Waldareal zuzuordnen und im Oberengadin bis mindestens auf 2300 m noch nachweisbar. Nach den Mooruntersuchungen von KELLER (1930) konnte eine nicht genau datierte Waldgrenze bei gut 2350 m ermittelt werden. Aufgrund vergleichender phänologischer Betrachtungen setzte SCHREIBER (1977) die potentielle Waldgrenze am sonnseitigen Hang bei etwa 2500 m und am Schatthang bei etwa 2400 m fest.

Die obere Waldgrenze dürfte deshalb vor der stark einsetzenden menschlichen Beeinflussung (Rodung, Brand, Weidennutzung) bei rund 2400 m gelegen haben. Somit waren ehemals auch die bedeutendsten Paßübergänge ins Engadin (Julier, Albula, Bernina) bewaldet - vom Berninapaß ist dies durch Holzfunde bewiesen.

Die Depression der Waldgrenze beträgt demnach selbst am weniger beeinflußten Schatthang um die 200 Höhenmeter. Es ist unsicher, inwieweit diese potentielle Waldgrenze bereits durch Klimaverschlechterung seit dem Atlantikum/Subboreal heruntergedrückt wurde. Zu jener Zeit des Klimaoptimums in Mitteleuropa waren noch große Teile der zentralalpinen Talböden von Gletschern bedeckt, so daß die damaligen Waldgrenzverhältnisse schwer zu beurteilen sind (vgl. KLEIBER 1974). KRAL (1972) errechnete für das Dachsteinmassiv aufgrund von Pollenanalysen eine klimatische Waldgrenzdepression seit dem Subboreal um 150 Höhenmeter. Dazu kommen weitere 230 m, für die er anthropogene Ursachen annimmt.

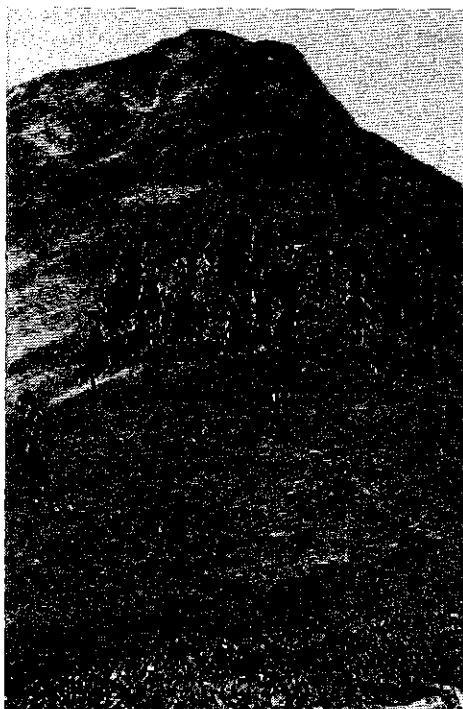


Abb. 3: Durch Oberbeweidung zerstörter Wald in der Val Mela (Val Trupchun, Nationalpark). Letzter Waldrest aus Arven und Lärchen bei 2100 m, ohne Verjüngung. Die Regeneration des Waldes wurde ehemals durch das Weidevieh, heute durch den hohen Wildbestand erschwert bzw. verhindert. Juni 1976

Die für die Weidewirtschaft vorzüglich geeigneten, sanft ansteigenden und sonnig-warmen Hänge der linken Engadiner Talseite sind im Bereich von Maloja, St. Moritz, Samedan und Zuoz entweder vollständig entwaldet oder weisen nur noch schmale, auf

die steilste Talstufe beschränkte Waldreste auf. Am eindrucksvollsten ist die Waldvernichtung im Bereich des Malojapasses. Dieser gehört noch zur Gemeinde Stampa im Bergell und diente den Bergeller Bauern als Maiensäß, da der Weidegrund im tiefingeschnittenen Bergell sehr knapp war. An der Gemeindegrenze zu Sils beginnt dann wieder unvermittelt das Waldareal. Neben den weidegünstigen Südhängen blieben die Wälder am Schatthang relativ ungestört. Zwar wurden auch hier Überall auf den Trogschultern oder sonstigen Verflachungen

(z. B. Alp Staz) Almen eingerichtet, sie wurden aber längst nicht so intensiv betrieben. Die Waldgrenzniedrigung war trotzdem beträchtlich, weil die Trogschultern gerade in den Waldgrenzbereich fielen. Ein Vergleich zwischen den beiden Talseiten ergibt, daß der (forstlich verwertbare) Holzvorrat am Schatthang mehr als doppelt so groß ist (ca. 150 000 m³) als am Sonnhang (ca. 70 000 m³) (AUER 1947).

Eine ausführliche Darstellung des Waldgrenzverlaufs im Oberengadin gab HOLTMEIER (1967a).

3. Die Anpassungen des Tannenhämers an die Lebensbedingungen im Lärchen-Arvenwald

3.1 Untersuchungen zur Populationsökologie: Die Tannenhäherpopulation im Stazer Wald

3.1.1 Systematische Stellung

Der Tannenhäher ist ein palaearktisches Faunenelement (VOOUS 1960, 1962) und als typischer Nadelwaldbewohner zeigt er wie viele andere Tai-gabewohner eine charakteristische Verbreitung mit einem nördlichen zonalen und südlichen azonalen, montanen Teilarealen. Im europäischen Bereich werden beide Teilareale von derselben Rasse, dem Dickschnäbigen Tannenhäher *N. c. caryocatactes* bewohnt⁺, wenngleich die Balkanvögel (*N. c. relictus*, REICHENOW 1889, PRZYGODDA 1969) und die zentralalpinen (Tab. 1) etwas vom typischen Vogel abweichen.

Im Nordosten Russlands kommt neben der europäischen Rasse bereits schon - vermutlich den Zirbelkiefernwäldern folgend - die sibirische Schlagschnäbige (*N. c. macrorhynchos*) vor, die durch ihre riesigen Invasionen bekannt ist. In deren Verlauf ziehen einzelne Vögel mitunter bis an die Atlantikküste Westeuropas. Die sibirischen Tannenhäher unterscheiden sich durch ihre Schnabelmaße und die Schwanzendbinde. Die Breite der Unterkieferäste korreliert in frappierender Weise mit der Größe der jeweiligen Hauptnahrung, die im Kehlsack transportiert wird: Haselnüsse bei der⁺ Dagegen sind in den südlichen Gebirgen Asiens 5, z.T. stark voneinander abweichende Tannenhäherrassen beheimatet, die auf mehrfache Neubesiedlung spätestens während den eiszeitlichen Klima- und Vegetationsverschiebungen hindeuten

Tab. 1: Schnabelmaße und Breite der weißen Schwanzendbinde bei europäischen und sibirischen Tannenhähern. Es sind nur Werte aus vergleichbaren Meßtechniken aufgeführt (Schnabellänge ab distalem Rand der Nasengrube, Höhe am Winkel des Unterschnabels, Breite an der Vereinigung der Unterkieferäste, Schwanzendbinde am Kiel der äußersten Steuerfeder). Angegeben sind die Durchschnittswerte und die Variationsbreite (in Klammern).

n	Länge (mm)	Höhe (mm)	Schnabelmaße H L	Breite (mm)	B L	Schwanz- binde (mm)	Material
<i>N. c. caryocatactes</i>							
22	37,6 (32,6-42,0)	14,1 (12,8-15,8)	0,373 (0,336-0,413)	12,8 (11,3-14,4)	0,341 (0,304-0,411)	18,4 (15-22)	SLDD. Mittelgebirge Präparator, Museum Stuttgart
37	37,4 (32,5-43,0)	14,3 (13,5-15,5)	0,382			17,4 (11-24)	ERARD (1970) Museen Paris, London
35		13,0-16,3				(12-23)	SVENSSON (1970)
?				13,5 (11,5-15,0)			PRZYGODDA (1969) (boreale Ex.)
26				12,6 (12,0-13,5)			KLEINSCHMIDT (1909) (boreale Ex.)
<i>N. c. caryocatactes</i> , alpine Ex.							
71	39,3 (31,8-45,7)	13,6 (12,3-14,5)	0,348 (0,300-0,421)	12,8 (10,9-14,6)	0,328 (0,279-0,396)	18,6	Engadin
?				13,0 (11,5-15,0)			PRZYGODDA (1969)
24				12,0 (11,0-13,0)			KLEINSCHMIDT (1909)
<i>N. c. macrorhynchos</i>							
20	38,5 (33,6-44,3)	13,0 (12,0-13,9)	0,338 (0,312-0,341)	11,0 (9,9-11,9)	0,286 (0,247-0,342)	24,2 (21-31)	Invasionsvögel Rosensteinmuseum Stuttgart
38	40,3 (36,5-44,0)	12,9 (12,0-14,0)	0,320			24,2 (19-29)	ERARD (1970) Invasionsvögel
74		11,5-13,8				(19-32)	SVENSSON (1970)
67	42,8 (38,0-49,0)						DEMENTIEV u.a. (1970)
?				10,8 (9,0-13,0)			PRZYGODDA (1969)
24				10,2 (9,5-11,0)		(18-33)	KLEINSCHMIDT (1909)

europeischen, Zirbelnusse bei der sibirischen Rasse. Die Engadiner Tannenhäher (also zur Rasse *H.o. caryocatactes* gehörend) tendieren nach ihren Schnabelmaßen etwas zur sibirischen Form hin, da ihre Schnäbel länger und spitzer sind als bei den nord-europäischen Vögeln. Dies könnte als Anpassung an die Bearbeitung der Arvenzapfen gedeutet werden. Die arvennußfressende Alpenpopulation (die Nüßchen der Sibirischen Zirbelkiefer und die der Arve sind nahezu gleich groß) ist vermutlich nicht genügend von den übrigen haselnußfressenden Populationen isoliert, um deutlichere morphologische Unterschiede auszubilden zu können. Es ist unwahrscheinlich, daß diese spitzschnäbige Tendenz durch wiederholte Einkreuzung sibirischer Invasionsvögel entstand, wie man vermuten könnte. Die Invasionsvögel treten in Skandinavien und Norddeutschland



Abb. 4: Tannenhäher in typischer Ruhehaltung. Dim-
lej, Februar 1976

nachgewiesenermaßen sehr viel häufiger auf als in Süddeutschland und im Alpenraum (vgl. HUCKRIEDE 1969, GATTER 1969, BOECKER 1970, WITTENBERG 1971). Aber gerade im Norden weisen die Tannenhäher die Merkmale der *Caryocatactes*-Rasse in reinster Form auf.

Nach dem Vermauern des Nestkleides können die Tannenhäher im Felde nicht mehr, in der Hand nur noch selten nach Alter und Geschlecht unterschieden werden. Zwar sind die bereits von KLEINSCHMIDT (1909) beschriebenen Unterschiede in einigen Merkmalen auch in der Engadiner Population vorhanden, aber sie sind nur statistisch bzw. in der Tendenz vorhanden. Auch das vielfach zur Bestimmung von ein-

jährigen herangezogene Merkmal der braunen, glanzlosen Schwingen ermöglicht keine sichere Diagnose, wie mehrjährige Vögel, die sich in Schwingenmauser befinden, deutlich vor Augen führen. Sowohl Groß- als auch Kleingefieder bleichen während des Winters kräftig aus und zerschleißt stark.

3.1.2 Territorialverhalten

Der Tannenhäher ist ein ausgesprochen ortstreuer Vogel, der sein Revier ein Leben lang beibehält. SWANBERG (1956) hatte unter seinen farbberingten Tannenhähern ein Männchen, das sich nach der Beiringung noch mindestens 15 Jahre lang im gleichen Revier aufhielt. Dies ist zugleich das höchste bisher festgestellte Alter eines freilebenden Tannenhämers. In dieser Zeit wechselte er nur zweimal seinen Partner, jeweils nach dem Tode des vorherigen Weibchens. Soweit ich nach der vergleichsweise kurzen Untersuchungsdauer im Engadin urteilen kann, trifft dies auch für die Engadiner Vögel zu. So hält ein farbberingtes Paar nun schon im 4. Jahr dasselbe Territorium. Während des Untersuchungszeitraumes bleibt nicht nur die Siedlungs-dichte der Brutvögel weitgehend konstant, sondern auch Lage und Ausmaß der einzelnen Reviere (Abb.5). Sogar der engere Nistbezirk wird beibehalten, so daß man hier gehäuft bis zu einem Dutzend alte Nester finden kann.

Die Jungvögel sind naturgemäß noch nicht ortsgebunden. Ihre Ansiedlung erfolgt im weiteren Umkreis des Geburtsortes. Von 23 Junghähern, die gegen Ende der Brutzeit im Stazer Wald farbig be- ringt waren, konnte ich im ersten Jahr im Bereich des Stazer Waldes nur noch 4 (=17%) registrieren, während über weitere 4 Junghäher Meldungen aus anderen Teilen des Oberengadins (bis zu 11 km Ent-fernung) eingingen und 1 Junghäher in der Nähe von Bergamo am Südalpenrand festgestellt wurde (85 km SSW).

Bereits im ersten Herbst transportieren die Junghäher Nüsse und legen Wintervorräte an, was auf den Besitz eines vorläufigen oder auch end-gültigen Revieres hindeutet. Mangels ausreichender Bestimmungskriterien konnte nicht sicher geklärt werden, ob die Junghäher schon im ersten Jahr zur Brut schreiten. Jedenfalls konnten keine Reviere nachgewiesen werden, in denen Brutversuche unterblieben und die in der Folge davon die Dichte an Brutvögeln herabgesetzt hätten.

Der Tannenhäher verteidigt sein Revier längst nicht so stark, wie man es von anderen streng territorialen Tierarten her gewohnt ist (z. B. unter

den Corviden: Rabenkrähe, Kolkkrabe). Der Grund hierfür liegt in der besonderen Ernährungsweise. Da er sich zu einem großen Teil von seinen versteckten Vorräten ernährt, braucht er keinen Nachteil von in sein Revier eindringenden Artgenossen zu befürchten und Revierverteidigung wäre somit ein unnützer Energieaufwand. Andererseits gelänge es einem Revierbesitzer auch nicht, im Falle einer guten Arvenzapfernte sein Revier gegen die große Zahl sammelnder Häher zu verteidigen. Deshalb zeigt er sich lediglich zur Brutzeit gegenüber Eindringlingen in den engeren Nestbezirk aggressiv, wobei es zu heftigen und lautstarken Attacken kommen kann, wenn der Eindringling nicht sofort weichen will. Echte Revierkämpfe gibt es nur selten. Da man annehmen kann, daß sich die Reviernachbarn "persönlich" kennen, gibt es kaum An-

laß zu Reibereien. Die lange Lebensdauer des Tannenhäfers verbürgt die Konstanz der Reviere, beim Verlust des Partners übernimmt der neue das Revier seines Vorgängers. Selbst wenn beide Partner im gleichen Winter umkommen sollten, ist das neu zu besetzende Revier durch die umliegenden Territorien in Form und Größe festgelegt. Erst eine einschneidende Dezimierung der Population könnte zu einer umfassenden Neuordnung der Reviere führen. SWANBERG (1956) konnte in 15 Jahren intensiver Beschäftigung mit einer schwedischen Tannenhäherpopulation keinen einzigen Revierkampf beobachten. Ich hatte nur ein einziges Mal die Gelegenheit, einen solchen mitzuerleben. Das Weibchen eines farbberingten Paares, das den auf die schlechte Arvenzapfernte 1975 folgenden Winter auswärts verbrachte, kehrte erst im März 1976 zurück. Zu dieser Zeit hatten einige Paare be-

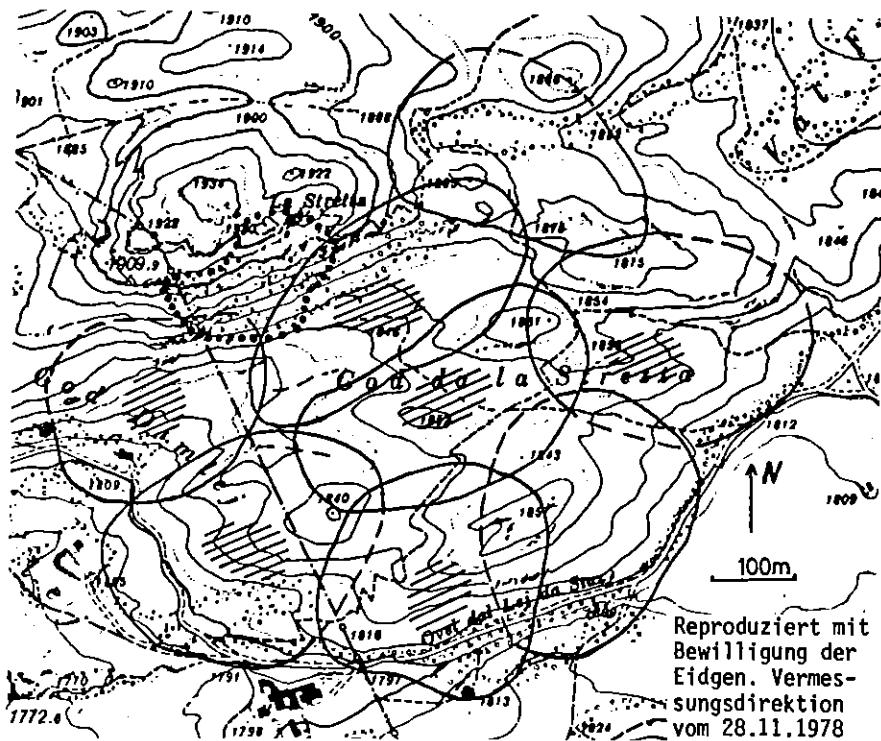


Abb. 5.: Tannenhäher-Reviere im God da la Stretta (— = Reviergrenzen, - - - = unsichere Reviergrenzen, // = Nestbezirk) und gemeinschaftlicher Versteckplatz (.....) am La Stretta-Steilhang

reits mit dem Nestbau begonnen. Am 16.3. beobachtete ich eine der Frühjahrsgesellschaften, bei der mindestens 6 balzende Tannenhäher anwesend waren und entdeckte dann, daß etwas abseits ein erbitterter Kampf zwischen dem Weibchen des Revierbesitzers und einem anderen Tannenhäher geführt wurde. Das Überwinternde Männchen hatte sich anscheinend wegen der späten Rückkehr des Weibchens bereits neu verpaart.

Die Vögel verkrallten sich ineinander und hieben, am Boden liegend, mit ihren Schnäbeln aufeinander

ein. Die anderen versammelten Häher kamen gelegentlich näher herbei und sahen sichtlich erregt zu, ohne aber in den Kampf einzugreifen. Der Kampf dauerte vom Zeitpunkt meiner Entdeckung an noch weitere 12 min, bis sich die beiden Vögel endlich völlig erschöpft trennten. Das revierbesitzende Weibchen hatte seinen Platz zurückerobern.

Dieser Revierkampf wirft ein bezeichnendes Licht auf die Frühjahrsgesellschaften und bestätigt die Vermutung von KLEINSCHMIDT (1909), daß der Sinn dieser Versammlung zumindest auch darin liegt, ledige

Partner zusammenzuführen. Die wichtige soziale Funktion der Frühjahrsgesellschaften wird dadurch unterstrichen, daß sie oft im Bereich des gemeinschaftlichen Versteckplatzes (vgl. 3.2.4.2) stattfinden. Näheres zum Verhalten während dieser Treffen beschreibt KIPP (1978).

Die gegenseitige Verträglichkeit der Revier-nachbarn läßt keine scharfen Reviergrenzen zu-stande kommen. Sie sind dementsprechend auch schwer feststellbar für den Beobachter. In Abb. 5 wurde derjenige Aktionsbereich als Revier dargestellt, in dem sich die jeweiligen Revierbesitzer regelmäßig aufhielten. Dabei ergaben sich bemerkenswerte Oberschneidungen, die rund ein Drittel der gesamten, etwa 5,5 bis 6,5 ha großen Reviere ausmachten. Die umfangreiche Überlappung der Reviere deutet auf einen starken Populationsdruck hin. Die Nistbezirke lagen in jedem Revier im allein beanspruchten Zentrum und

waren in 5 von 6 Fällen durch das Vorkommen dichter Baumgruppen (Stangenholz) gekennzeichnet.

3.1.3 Der Brutbestand

Die Siedlungsdichte zur Fortpflanzungszeit läßt beim Tannenhäher sehr deutlich die Abhängigkeit vom Nahrungsangebot erkennen (Tab. 2). In gut ausgebildeten Lärchen-Arvenwäldern liegt die Dichte bei 2 Brutpaaren pro 10 ha. Diese hohe Dichte dürfte kaum noch überschritten werden, da sich dann bereits die Reviere der einzelnen Tannenhäherpaare stark überschneiden. Der Lärchen-Arvenwald bietet dem Tannenhäher ja nicht nur einen geeigneten Lebensraum (Brutstätte, Versteckplätze, Schutz usw.), sondern er deckt zugleich mit seinem Angebot an Arvensamen dessen hauptsächlichen Nahrungsbedarf. Die in den Stammprobeflächen des Stazer Waldes festgestellte Sied-

Tab. 2: Siedlungsdichte des Tannenhäfers auf Probeflächen im Oberengadin und angrenzenden Tälern. Die Siedlungsdichte blieb während der mehrjährigen Bestandsaufnahme gleich, so daß die Ergebnisse zusammengefaßt werden konnten.

Ort	Höhe m Üb. NN	Größe ha	Untersuchungs-jahre	Exp.	Bemerkungen zum Gebiet	Dichte Rev./ 10 ha	Dominanz %
LÄRCHEN-ARVEN WÄLDER:							
Staz	1770-1940	175	1 *	div.	Rundhöcker	1,8	5,5
Staz	1770-1940	62	2 *	N	50% Fichte	1,9	5,8
Staz	1950-2080	35	2	N		2,0	5,7
Staz	2090-2230	33	2 *	N	Waldgrenzsaum	1,5	5,9
God Languard (Pontresina)	1880-2180	22	1	W		2,3	
God Resgia (Pontresina)	1840-2100	28	1	SW	stark degradiert	1,4	
Suot Paradis (Pontresina)	2100-2380	31	1	SW	Waldgrenzgeb. licht, felsig	0,65	
Forbesina (Val Malenco)	1700-2080	42	1	NW	nur 10% Arven	0,5	
FICHTENWÄLDER:							
God Chasilitsch	1740-1880	32	1	NW	10-20% Arven	0,9	
Bosch da Canova/Cass.	1550-1780	29	1	SE	Arven benachbart	0,7	2,4
Bosch da Barga	1300-1680	68	1	SE	Haselvork.	0,6	
BERGKIEFERNWÄLDER:							
Maloja	1810-1900	26	1	div.	Rundhöcker	0,4	
LÄRCHENWÄLDER:							
God Laret/Sils	1800-1910	27	1	NW	Arven i.d. Nachbarschaft	0,7	2,7
Tscheppa/Sils	1800-2040	48	1	SE	"	0,4	
Crappa/Sils	1800-2100	17	1	SE	"	0,6	
Plaun da Lej	1800-2020	58	1	SE		0	
Alp Grüm	1860-2120	68	2	SW-E		0	

* kleinere Stammprobeflächen (insgesamt 81 ha) während 5 Jahren.

lungsdichte blieb während des Untersuchungszeitraumes von 5 Jahren annähernd konstant.

Der Tannenhäher besiedelt den Lärchen-Arvenwald auf breiter Front bis zur oberen Waldgrenze. Die geringere Dichte nahe des Waldgrenzsaumes hängt hauptsächlich mit den lückig stehenden Bäumen zusammen. Stark reduziert ist die Siedlungsdichte in degradierten Wäldern mit Überwiegender Lärche oder Bergkiefer und im Val Malenco an der Verbreitungsgrenze der Arve, wo diese den Lärchenwäldern nur noch mit knapp 10% beigemischt ist. Kleine, als Brutreviere unzureichende Arvenvorkommen (God Tscheppa u. Crappa bei Sils, Piz Lunghin, Val di Pila, Puschlav u.a.) werden von den in benachbarten Wäldern ansässigen Tannenhähern genutzt.

Regelmäßig, aber viel schwächer besiedelt ist der Fichtenwaldgürtel; im Bergell bis herunter auf etwa 1100 m. Zwar wird der Fichtenwald als Habitatstruktur genauso vom Tannenhäher akzeptiert, aber das Nahrungspotential ist geringer. Mit zunehmendem Abstand von den nahrungsspendenden Arvenwäldern nimmt die Siedlungsdichte ab. Die Haselbestände im Bergell bieten keinen vollständigen Ersatz, da sie relativ kleinflächig vorkommen und in niedrigeren Höhenstufen mehrere Konkurrenten (Gelbhalsmaus, Siebenschläfer bis 1400 m, Eichelhäher ausnahmsweise sogar bis 1520 m u.a., R. MAURIZIO mdI.) hinzukommen. Dagegen ist der schmale Fichtenkeil, der im Oberengadin in die Arvenstufe vorstößt, sehr gut besiedelt (s. Tab. 2: Stazer Nordhang 1770-1940 m)!

Für die Bergkiefernwälder gilt dasselbe wie für den Fichtenwald. Fichten- und Bergkiefernsamen werden zwar vom Tannenhäher gefressen, eignen sich aber nicht zur Vorratsanlegung. Die großen Bergkiefernbestände im Ofenpaßgebiet sind gleichmäßig, aber nur dünn besiedelt. Eine genaue Bestandsaufnahme aus diesem Gebiet liegt nicht vor.

In den Lärchenwäldern zeigt sich die Abhängigkeit des Tannenhäfers von der Arve am deutlichsten. Sind die nächsten Arvenvorkommen mehr als 1 km entfernt, so findet meist keine Dauerbesiedlung statt. Die Lärchensamen sind klein und kalorienarm und eignen sich nicht zur Vorratshortung; da sie im Hochsommer zur Zeit des vielseitigsten Nahrungsangebotes reifen, spielen sie keine nennenswerte Rolle in der Ernährung des Tannenhäfers.

Im Vergleich zu den subalpinen Wäldern ist die durchschnittliche Populationsdichte des Tannenhäfers in den schwedischen Fichtenwäldern mit 0,4P/10 ha (Probefläche: 3800 ha) verhältnismäßig niedrig (vgl. Tab. 2). Die Dichte von 1,1 P/10 ha für eine Insel im Alandarchipel (360 ha) bezeich-

net SWANBERG (1956) bereits als außergewöhnlich hoch. Noch niedriger liegen die Angaben aus den deutschen Mittelgebirgen: HAENSEL (1970) gibt für den Harz einen Maximalwert von 1 Paar pro 4-5 qkm an, das entspricht 0,02-0,03 P/10 ha. Meine eigenen Beobachtungen auf der Schwäbischen Alb ergaben aufgrund von Brutzeitbeobachtungen für 52 qkm Waldfäche mit vorwiegend Nadelholz etwa 14 Reviere, das sind ebenfalls etwa 0,025 P/10 ha.

Die Angaben in den russischen Arbeiten bezüglich der Siedlungsdichte sind weniger genau. So gibt REJMERS (1959) für das südliche Mittelsibirien eine Antreffhäufigkeit von 1 Tannenhäher pro 1-2 km an. Nimmt man eine Beobachtungsbreite von etwa 50 m beiderseits des Kontrollweges an, so entspräche dies einer recht mäßigen Dichte von 0,5-1,0 P/10 ha. MEZHENNYJ (1964) fand hingegen Nester, die lediglich 50 m voneinander entfernt waren. Im Engadiner Lärchen-Arvenwald betragen die Nestabstände normalerweise 150-200 m.

Der Tannenhäher erreicht im Lärchen-Arvenwald eine relative Häufigkeit (Dominanz) von fast 6% aller vorhandenen Vogelreviere und zählt damit zu den dominanten Arten. Er übertrifft somit bei weitem die Werte des Eichelhämers (GLUTZ 1964, KEVE 1974) im Tiefland, die gewöhnlich 1-2% und nur gelegentlich bis 5% betragen.

3.1.4 Der Winterbestand

Im Lärchen-Arvenwald reicht die Nußernte sehr oft aus, um den meisten Tannenhähern ein Überwintern im Brutrevier zu ermöglichen. Die Anzahl der Überwinterer (Tab. 3) wurde auf zwei verschiedenen Wegen erfaßt. Die Bestandesaufnahme in den Brutrevieren (Sichtbeobachtungen, Grabstellen) gibt an, ob das jeweilige Revier besetzt ist, unabhängig davon, ob nur einer oder beide Partner anwesend sind. Die Linientaxierung (Registrierung der Vögel entlang einer gleichen Exkursionsroute) vermittelt einen Anhaltspunkt für die Häufigkeit, wie oft ein Tannenhäher auf 1 km Wegstrecke angetroffen werden konnte.

Die Beobachtungen zeigen, daß trotz der schlechten Arvenzapfenernte im Herbst 1975 (vgl. 3.2.1) im nachfolgenden Winter die Zahl der Überwinterer nicht abgenommen hat. Möglicherweise nutzen die Tannenhäher zusätzlich Vorräte von der vorletzten Ernte. Die relativ hohe Antreffhäufigkeit im Rundhöckergelege kommt durch den Zustrom von Tannenhähern aus Waldteilen der Umgebung zustande, die entweder die benachbarte Futterstelle oder den gemeinschaftlichen Vesteckplatz besuchen. Diejenigen Häher, die das Gebiet verlassen und auswärts Überwintern, halten sich vorwiegend in den tieferliegenden Fichten-

wäldern auf, soweit diese einen guten Samenertrag aufweisen. Sie kehren Ende Februar, spätestens anfangs März in ihre Brutreviere zurück. Von Alpen-tannenhähern, die auswärts Überwintern, sind mittels Beringung Zugstrecken bis zu 350 km festgestellt worden (GLUTZ 1966 u. JACQUAT 1975). Verglichen mit den enormen Strecken von mehreren tausend Kilometern, die sibirische Invasionsvögel zurücklegen können, sind dies relativ kurze Wanderungen. Bei einer Kontrolle im Januar 1978 mußte ich unerwarteterweise feststellen, daß fast alle Tannenhäher den Stazer Wald verlassen hatten und auch

nicht an den Futterstellen erschienen. Hingegen wurden an anderen Stellen im Oberengadin (Morteratsch, Val Roseg) regelmäßig Tannenhäher beobachtet. Die Arve brachte im Herbst 1977 eine mittlere Zapfenernte, so daß die Abwanderung nicht durch Nahrungsmangel, sondern vielleicht etwa durch eine soziale Komponente ("Gedrängefaktor") ausgelöst wurde. Zur Brutzeit 78 kehrten die Häher jedoch früh zurück und siedelten in der gleich hohen Dichte wie zuvor. Da mir aus dem betreffenden Zeitraum keine kontinuierlichen Beobachtungen vorliegen, bleiben Ablauf und Gründe der Abwanderung leider ungeklärt.

Tab. 3: Winterbestand des Tannenhäfers, bezogen auf die relative Anzahl der besetzten Reviere (n= Anzahl der untersuchten Reviere) und die Antreffhäufigkeit pro km Wegstrecke.

	besetzte Reviere			Antreffhäufigkeit Ex/km	
	74/75	75/76	76/77	74/75	75/76
Staz, Rundhöckergelände	0,89 (n=19)	1,00 (n=7)	0,86 (n=7)	2,7	2,2
Staz, Nordhang bis 1950 m	0,83 (n=12)	0,88 (n=8)	1,00 (n=5)	1,9	1,9
Staz, Nordhang 1950 m bis Waldgrenze	1,00 (n=10)	1,00 (n=6)	1,00 (n=8)	1,4	1,3
Bosch da Canova, Cassaccia (Fichtenwald)	1,00 (n=2)	1,00 (n=3)	---	0,8	0,8

3.1.5 Reproduktionsrate

Die Anzahl der Eier im Gelege entspricht der Höchstzahl an Jungvögeln, die von den Eltern unter durchschnittlichen Bedingungen aufgezogen werden können (LACK 1968). Ausschlaggebend ist vor allem die Ernährungslage. Übereinstimmend wurde bei allen Tannenhäherpopulationen festgestellt, daß die Hauptnahrung der Jungvögel aus Hasel- oder Arven-nüssen besteht, die aus den Vorratslagern stammen (SWANBERG 1956, REJMERS 1959, MEZHENNYI 1964, CROCQ 1974, eigene Untersuchungen). Die spärlich vorhandenen Insekten und Spinnen stellen zwar eine wichtige zusätzliche Eiweißquelle dar, sind aber mengenmäßig unbedeutend. Erwartungsgemäß liegt deshalb die Eizahl des Tannenhäfers nicht allzu hoch, nämlich bei 3-4, während der später im Jahr brütende Eichelhäher 5-7 Eier legt (GLUTZ v. BLOTZHEIM 1964). SWANBERG (1956 und zit. in BURCKHARD 1958) konnte den Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot und Eizahl auch experimentell nachweisen. Nach schlechten Nußjahren fand er nur 3-er Gelege, nach Mastjahren jedoch fast ausschließlich 4-er Gelege. Fütterte er in schlechten Jahren zusätzlich reichlich Haselnüsse, so erhöhte sich die Gelegestärke in der Folge

wiederum auf 4 Eier. Im Engadin tritt die Nahrungsabhängigkeit der Gelegegröße weniger deutlich in Erscheinung, da die Fruktifikationsverhältnisse im Arvenwald uneinheitlich sind. Nach einer mittleren Ernte fand ich zwei Vierergelege und ein Dreiergelege, nach schlechten Jahren je ein Vierer- und ein Dreiergelege.

Der Brutbeginn (um Mitte März) ist weitgehend unabhängig vom Witterungsgeschehen - die vorhandene, gehortete Nahrung wird dadurch ja kaum beeinflußt. Durch die sehr fürsorgliche Brutflege (beide Eltern brüten und hütern abwechselnd, so daß das Nest keinen Moment unbewacht bleibt, bis die Jungen ab etwa dem 13. Lebenstag genügend befiedert sind) können selbst späte Naßschneefälle der Brut nichts anhaben (Abb. 6). Die Mortalität vom Ei bis zum etwa 10-wöchigen, bald selbständigen Jungvogel beträgt deshalb kaum 50% (vgl. Tab. 4).

Die Reproduktionsrate lag im durchschnittlichen Jahr 1975 und nach weniger vollständigen Erfassungen von 1977 und 1978 ebenfalls bei etwa 2 Jungvögeln pro Paar, 1976 nach der schlechten Arvenzapfenernte jedoch deutlich niedriger. Die höheren Werte im Rundhöckergelände "Stretta" sind

höchstwahrscheinlich auf die Nähe der (nachfolgend beschriebenen) Futterstellen zurückzuführen. Die



Abb. 6: Nach 50 cm Neuschnee brütet der Tannenhäher im völlig verschneiten Nest (19.3.75, Choma Sur/Staz). Die Nestmulde ist jedoch trocken, die Eier sind warm.

Ernährungslage beeinflußte die Reproduktion also entscheidend. Bemerkenswert ist, daß die schlechte Nüßernte im Herbst 1975 die Reproduktionsrate viel stärker beeinträchtigte als den Bestand an Überwinternden Altvögeln - beide sind ja gleichermaßen von dem gehorteten Nahrungsvorrat abhängig. Der geringe Nachwuchs von 1976 wurde keinesfalls durch die Witterung bedingt, da diese 1976 durch frühe Ausperung und hohe Frühjahrstemperaturen ausgesprochen günstig war.

Da die Nester bekanntermaßen sehr schwer zu finden sind, die Familien nach dem Flüggewerden der Jungen aber relativ leicht, richtete ich auf letztere mein Hauptaugenmerk (vgl. RUDAT & RUDAT 1978). Kurz nach dem Ausfliegen leben die Jungen zwar noch sehr versteckt ("Astlingsstadium"), aber in der 6. Lebenswoche verlieren sie ihre Scheu und sind dann relativ leicht zu beobachten. Gegenüber der Angabe von Nestlingszahlen liefert die Erfassung der nahezu selbständigen Jungvögel (7.-11. Lebenswoche) viel genauere Zahlen darüber, wie viele Jungvögel tatsächlich-

Tab. 4: Reproduktionsrate des Tannenhäfers im Stazer Wald, Anteil erfolgreich brütender Paare (in %) und Anzahl der flüggen Jungvögel pro Paar; n = Anzahl der kontrollierten Reviere.

	ERFOLGREICHE PAARE %		JUNGVÖGEL/PAAR	
	1975	1976	1975	1976
Rundhöckergelände 1800-1930 m	88 (n=8)	89 (n=9)	2,4 (n=7)	1,8 (n=8)
Nordhang 1790-1940 m	100 (n=6)	80 (n=5)	1,8 (n=6)	1,0 (n=5)
Nordhang 1950-2230 m	100 (n=6)	17 (n=6)	1,8 (n=6)	0,3 (n=6)

lich zur Populationsentwicklung beitragen. Zu diesem Zeitpunkt haben sie die kritischen Stadien der Jugendentwicklung schon hinter sich, insbesondere das Verlassen des Nestes und das Zurechtfinden in der neuen Umgebung. Sie bewegen sich dann bereits ähnlich gewandt wie ihre Eltern, denen sie bei der Nahrungssuche folgen. In den Erfassungszeitraum fällt auch die Kleingefiedermauer der Jungvögel, die ein Abschätzen ihres Alters erlaubt und eine willkommene Unterscheidungsmöglichkeit bietet zwischen benachbarten (meist nicht ganz gleichaltrigen) Bruten und zwischen Jung- und Altvögeln, da letztere ihre Kleingefiedermauer einen Monat später durchmachen. Die Bestandsaufnahme 1978 wurde allerdings dadurch gestört, daß sich die Junghäher von mindestens 5 Familien und unterschiedlichen Alters (8-11 Wochen) zu einem großen Jungvogeltrupp von mindestens 19 Exemplaren zusammenschlossen, der sich lärmend (Jugendgesang!) und nur sehr langsam durch mehrere

Reviere hindurch fortbewegte. Dabei bildeten sich wiederholt kleine Gruppen um fütternde Altvögel. Aus Zeitmangel konnte leider nicht geklärt werden, ob die Eltern nur ihre eigenen Jungen fütterten und inwieweit Nichtbrüter oder fremde Altvögel sich an den Fütterungen beteiligten, wie dies von amerikanischen Häherarten bekannt ist (R. BALDA mdI., LIGON 1978, WOOLFENDEN 1978).

In der 8. bis 9. Lebenswoche haben die Junghäher bereits die Größe der Altvögel erreicht. Messungen an 22 Jungvögeln ergaben ein durchschnittliches Gewicht von 166 g und eine mittlere Flügellänge von 186 mm; bei 70 Altvögeln betrugen die Durchschnittswerte 166 g und 187 mm. Der Schnabel der Junghäher ist zu dieser Zeit noch etwa 7 mm kürzer und zudem niedriger als bei Altvögeln, was auch im Felde deutlich erkennbar ist, aber er hat mit durchschnittlich 12,7 mm (n=13) annähernd die endgültige Breite erreicht. Die Bedeutung der Un-

terschnabelbreite, die ja im wesentlichen durch die Morphologie des Schädelns vorgegeben ist, als Rassenkennzeichen von *caryocatactes* kommt darin besonders deutlich zum Ausdruck.

Die Entwicklung der vielfältigen Verhaltensweisen, die der Tannenhäher beim Nahrungserwerb zeigt, bedürfen bei den Jungvögeln einer 11 bis 12 Wochen dauernden Lernperiode. Die Einzelfunktionen wie Zupacken, Hacken, Knacken von Nüssen, Graben, Zirkeln (Auseinanderdrücken durch Schnabelöffnen), das Benützen des Kehlsackes sowie das Verstecken sind zwar beim Jungvogel vorhanden, also in der Erbkoordination festgelegt, aber noch nicht einem bestimmten Auslöser oder Reaktionsschema zugeordnet. Erst durch Erfahrungen und Lernvorgänge kommt es zur Instinkt-Dressur-Verschränkung (EIBL-EIBESFELDT 1967), die eine sinnvolle Handlung bzw. Reaktion ermöglicht. So mußten meine handaufgezogenen Jungvögel z.B. lernen, daß man Gegenstände durch Zupacken ergreift und nicht durch Zirkeln. Dieser große Freiheitsgrad in der Kombination von Erbkoordinationen erlaubt eine große Anpassungsfähigkeit im Verhalten, bedingt aber die erwähnte lange Entwicklungszeit. Der jahreszeitliche Zyklus des Tannenhäfers ist so eingerichtet, daß die Jungvögel im Juli zur Zeit des größten Insektenangebotes und kurz vor dem Beginn der Arvenzapfenreife in die Selbständigkeit entlassen werden. Aus diesem Grunde ist – abgesehen von Ersatzbruten – auch nur eine reguläre Jahresbrut möglich. Ergänzende Berichte über das Brutverhalten des Tannenhäfers, auf das hier nicht näher eingegangen werden kann, sind zu finden bei BARTELS (1929), STEINFATT (1944), SWANBERG (1956), MATZ (1967), RUOAT (1971).

3.1.6 Überlebensrate

Seit vielen Jahren besteht am Rande des Stazer Waldes eine Futterstelle, die traditionell von den Tannenhäfern aufgesucht wird. Aus bis zu 2 km Entfernung kommen einzelne Besucher herbeigeflogen. Es war deshalb möglich, an einer weiteren, in der Nähe errichteten Futterstelle eine größere Anzahl von Hähern zu fangen und individuell zu kennzeichnen (Farbberingung). Die Zahl der an den beiden Futterstellen anwesenden Tannenhäfern schwankte tagsüber sehr stark. Abgesehen von den Revierbesitzern aus der Nachbarschaft hielten sie sich nie lange dort auf. Eine Abschätzung der Gesamtbesucherzahl war jedoch frühmorgens vor Sonnenaufgang möglich: Die Tannenhäher sammelten sich in der Nähe und warteten auf das Ausstreuen des Futters. Die Zählungen im Mittwinter ergaben maximal 23, 29 bzw. 41 Exem-

plare für den Januar der Jahre 1975, 76 und 77. Das Ansteigen der Zahlen hängt sicherlich mit der durch den Fang notwendig gewordenen stärkeren Fütterung zusammen. Während der drei Untersuchungsjahre beringte ich insgesamt 92 Tannenhäher, von denen ich manche zu Kontrollzwecken bis zu 4 mal wiederfing.

Zur Ermittlung der Überlebensrate war es günstig, daß die Besucherzahl anstieg. Damit konnte man annehmen, daß praktisch alle Häher des Stazer Waldes, die die Futterstelle kannten, im nächsten Winter wieder erscheinen würden – falls sie noch am Leben waren. Der wechselnde Anteil der außerhalb des Stazer Waldes überwinternden Vögel hat keinen Einfluß auf die Mortalitätsberechnung, da der Futterhausbesuch für die Häher während der sehr früh beginnenden Brutzeit keineswegs an Attraktivität verliert. (Die Zahl der Futtergäste nimmt nur scheinbar ab, da einer der beiden Eltern jeweils beim Nest bleibt.) Es ist also eine Überprüfung des beringten Tannenhäherbestandes während der Brutzeit möglich, auch wenn längst nicht von allen Paaren die Lage des Revieres bekannt ist. In der übrigen Jahreszeit etwa von Juli bis November wird die Futterstelle wenig frequentiert.

Als jährlich Überlebende wurden solche Individuen betrachtet, die im darauffolgenden Winter oder in der folgenden Brutzeit wiederum registriert werden konnten, unabhängig davon, ob inzwischen ein ganzes Jahr oder nur etwa 10 Monate vergangen waren. So konnte ich von 29 im Winter 74/75 beringten Exemplaren im Jahr darauf (75/76) noch 23 (= 79%) nachweisen, von diesen wiederum ein Jahr später (76/77) noch 18 (= 78%). Dagegen ließen sich von 19 im Winter 1975/76 beringten Hähern im Jahr darauf (76/77) nur 11 (= 58%) feststellen. Die Ursache für diesen niedrigen Wert ist aller Wahrscheinlichkeit nach darin zu suchen, daß diese Beringungsperiode auf den Herbst 1975 folgte, der eine sehr schlechte Arvenzapfenernte brachte. Deshalb dürfte es sich bei den Futtergästen in jenem Winter vermehrt um umherstreifende Tannenhäher gehandelt haben, die auf der Suche nach einem günstigen Winterquartier waren, aber ihre Reviere weitab vom Stazer Wald hatten und so im nächsten, nahrungsreicheren Jahr nicht wieder erschienen. Daß es sich nicht allgemein um ein Jahr mit höherer Mortalität handelte, wird durch die Überlebensrate von 78% der schon früher beringten und ortsfesten Gruppe bewiesen. Die 58% dürften somit eine Ausnahme darstellen und nicht repräsentativ sein für Mortalitätsberechnungen. Unter Vorbehalt weiterer Ergebnisse kann man somit von einer sehr hohen Überlebensrate von annähernd 80% ausgehen. Für

1977/78 ist keine Mortalitätsberechnung möglich, da, wie bereits erwähnt, die Futterstelle eigenartigerweise nicht besucht wurde.

Es soll nicht außer acht gelassen werden, daß die Winterfütterung einen gewissen Einfluß auf die Überlebenschancen des Tannenhäfers haben könnte. Die zusätzliche Nahrung bedeutet zweifelsohne eine Begünstigung, die aber durch den starken Streß am Futterhaus wieder verloren gehen dürfte. Unter natürlichen Verhältnissen kommen tätliche Auseinandersetzungen (z. B. Revierkämpfe) beim Tannenhäher äußerst selten vor, - am Futterhaus kann man sie jedoch oft beobachten (Abb. 7-9). In der Rangfolge tiefer stehende Individuen gehen oft leer aus. Aber auch sozial höhergestellte Häher werden stark beeinträchtigt; sie verteidigen zwar oft die Falle gegen drängende Artgenossen und finden dann aber nicht mehr den Mut, sich Futterbrocken zu holen. Die Anspannung einer solchen Situation wird besonders deutlich, wenn man dagegen sieht, wie ungehemmt sich unerfahrene Neulinge in der Falle bewegen.

Ausgehend von einer Überlebensrate von 80% beim erwachsenen Tannenhäher, sind 0,4 überlebende Jungvögel pro Paar und Jahr notwendig, um den nachgewiesenermaßen konstanten Bestand im Stazer Wald zu erhalten. Die Ergebnisse belegen aber eine Reproduktionsrate von durchschnittlich knapp 2 flüggen Jungvögeln pro Paar (Tab. 4). Selbst im ungünstigen Jahr 1976 wurde durchschnittlich von jedem Paar noch 1 Jungvogel aufgezogen. Es besteht demzufolge ein beträchtlicher Überschuß an Jungvögeln, von denen die meisten abwandern dürften. Wäre das nicht der Fall, so müßten innerhalb des Gebietes (bei 2 Nachkommen pro Jahr) 80% der Jungvögel zugrunde gehen. Das ist aber höchst unwahrscheinlich, da die Jungvögel bei der Entlassung in die Selbstständigkeit recht erfahren sind (11-12 Wochen alt) und schon bald die neue Arvenzapfenernte eine reichliche Nahrungsquelle bietet. Da beim Fang Altvögel und Einjährige nicht unterschieden wurden, könnte bei hoher Jugendsterblichkeit kaum eine so hohe durchschnittliche Überlebensrate von 80% zustande kommen. Weiterhin liegen nur wenige Rupfungsfunde vor: 3 betreffen flügge Junghäher, weitere 4 Altvögel oder Einjährige. Als Räuber kommen vor allem Habicht (*Accipiter gentilis*) und Baumarder (*Martes martes*), weniger der Uhu (*Bubo bubo*) und der Fuchs (*Vulpes vulpes*) in Frage, aber die Dichte der Räuberpopulationen ist insgesamt sehr niedrig.

3.1.7 Populationsdynamik

Im optimalen Biotop des Lärchen-Arvanwaldes herrscht ein starker Populationsdruck. Da den



Abb. 7-9: Streitereien um Erdnüsse, Staz, Januar 1976.

- 7: Drohgebärde durch Seitwärtshacken; die Rückenfedern sind auffällig und in typischer Weise gesträubt.
- 8: Direktes Androhen mit Überleitung zum Kampf.
- 9: Heftiger Kampf.

Schwankungen des Nahrungsangebotes keine Dichteschwankungen folgen, dürfte die beobachtete Revierdichte die maximale Höhe erreicht haben und durch soziale (Dichte-) Faktoren begrenzt sein. Ein Absinken der Dichte in Mangeljahren wird verhindert durch die starke Revierbindung, hohe Lebenserwartung, die spezifischen Anpassungen an den Nahrungsvererb, insbesondere Transport und Vorräte sowie

durch die Tatsache, daß kaum einmal zwei sehr geringe Ernten aufeinanderfolgen. In der hohen, konstanten Siedlungsdichte findet sowohl die hohe Tragfähigkeit dieses Lebensraumes für den Tannenhäher als auch dessen hervorragend angepaßte Überlebensstrategie ihren Ausdruck.

Die Bestandsregulierung durch Abwanderung der Jungvögel in die Randgebiete des Arvenvorkommens und in die Fichtenwälder dürfte für die dortigen Bestandesschwankungen des Tannenhäfers (CORTI 1961) mitverantwortlich sein. Da Fichtenwälder in den Alpen sehr viel verbreiteter sind als die Arvenwälder, kann der Populationsüberschuß immer aufgefangen werden. Meines Wissens kam es noch nie zu einer Invasion von Alpentannenhähern. Im Gegen-

satz dazu führt der Produktionsüberschuß der Tannenhäfer in den riesigen sibirischen Arvenwäldern (*Pinus sibirica*) zu den wohl meistbeachteten Eruptionen in der Vogelwelt.

In Mitteleuropa registriert man etwa seit 1930 eine langsame Ausbreitung des Tannenhäfers von den herzynischen Gebirgen aus in westliche Richtung (FELLENBERG 1971, 1972, LEFRANC u.a. 1975, SCHERNER 1978, T. MEINECKE brief., vgl. Abb. 10). Obwohl die Fichte schon seit viel längerer Zeit forstlich eingebaut wurde und in den hessischen und rheinischen Gebirgen ausgedehnte Wälder bildete (vgl. SCHMIDT-VOGT 1977), folgte der Tannenhäfer erst viel später. Die Gründe hierfür sind nicht bekannt, jedoch mag der Populationsdruck und die Konkurrenzkraft für eine

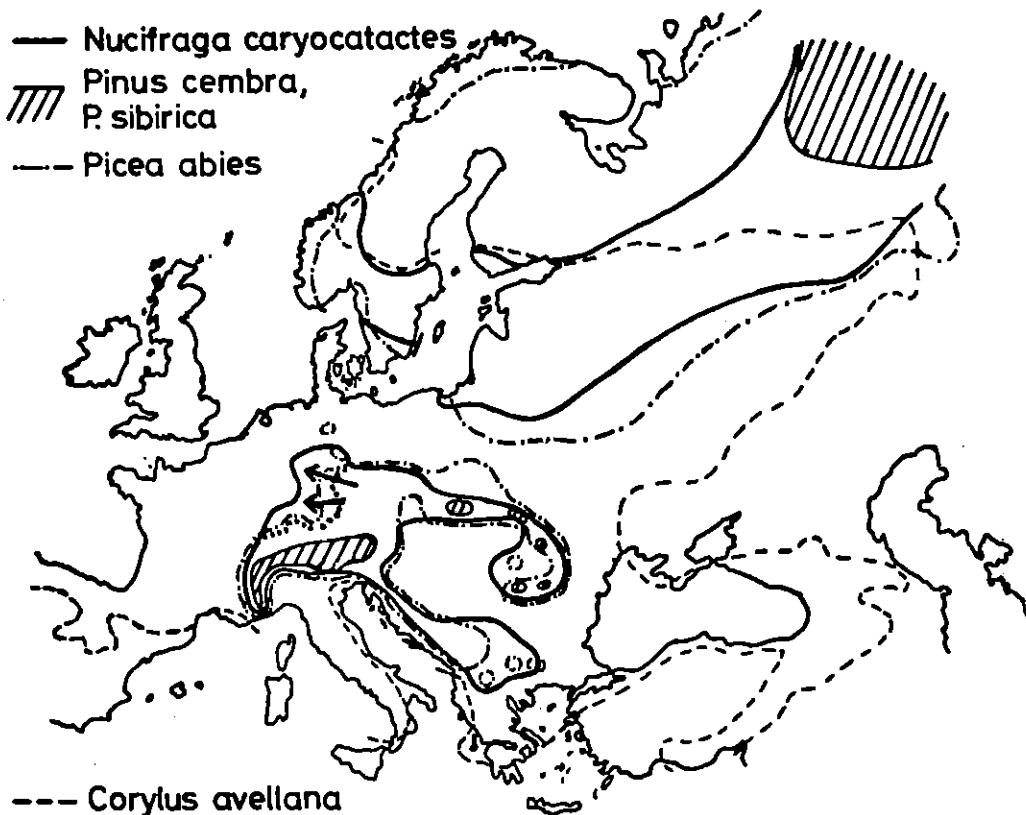


Abb. 10: Areale des Tannenhäfers, der Arve und Sibirischen Zirbelkiefer, der Fichte und des Haselstrauches. Das Vorkommen des Tannenhäfers in Mitteleuropa vor 1900 ist durch eine Punktlinie angedeutet. Die westlichsten Brutversuche von sibirischen Invasionsvögeln liegen in den Ardennen und im Massiv Central (CROCQ briefl.). Ergänzt nach MOSER (1970), MEUSEL u.a. (1965), MAYER (1974), SCHMIDT-VOGT (1974) und VOOUS (1962). In Nordrussland westlich der Petschora wurde *Pinus sibirica* forstlich eingebaut (BERG 1958).

eine rasche Besiedlung zu gering gewesen sein.

Die Konkurrenzfähigkeit des Tannenhäfers, somit also auch Verbreitung und Vorkommen, wird neben der starken Bindung an Nadelwaldhabitatem (vgl. NIETHAMMER 1936, GLUTZ 1964, DEMENTIEV u.a. 1970) wesentlich dadurch bestimmt, inwieweit das Oberwintern mittels Vorratssirtschaft gegenüber anderen Möglichkeiten des Überdauerns von Zeiten der Nahrungs knappheit (z. B. Abwanderung, Umstellung in der Ernährungsweise) Vorteile bietet. Das Horten von Vorräten begünstigt den Tannenhäfer gegenüber Konkur-

renten in Gebieten mit lang andauerndem, stark ausgeprägtem Winter. So ist der Tannenhäfer im Arvenwald und im Sibirischen Zirbelkieferwald häufiger als vergleichbare Vögel (Spechte, Eichel- und Un glückshäher) (vgl. dazu 3.2.2.4 und 3.2.5.3, REIMERS 1963). Das Areal des Dickschnabel-Tannenhäfers deckt sich weitgehend mit den Gebieten, in denen Fichte und Hasel gemeinsam oder wo Arven vorkommen (Abb. 10). In Südw- und Mitteleuropa sammelt der Tannenhäfer zwar auch Nahrungsvorräte in angrenzenden Laubwäldern, wenn dort Eichen *Quercus* (T. MEINECKE

mdl.), Rotbuche *Fagus sylvatica* (W. GATTER mdl.) oder Kastanie *Castanea sativa* (Südalpen, z.B. Bergell) in Vollmast stehen, ohne sich jedoch dort dort anzusiedeln.

3.2 Untersuchungen zur Nahrungsökologie:

Die Verwertung der Arvennässen durch den Tannenhäher

3.2.1 Die Fruktifikationsverhältnisse der Arve

Der gleichmäßige und hohe Brutbestand des Tannenhäfers im Arvenwald ist nur möglich, weil die Arve Aufenthaltsort und Nahrung zugleich bietet.

Die Unterlagen des Forstkreises 29 (Oberengadin/Bergell) weisen die Arve als fruktifikationsfreudigste Baumart aus, die durchschnittlich etwa alle 5 Jahre eine Vollmast zustande bringt. Die Streumästen umfassen den weiten Bereich von geringer bis guter Samenproduktion, sind aber in den Forstberichten leider nicht weiter differenziert. Ein wesentlicher Grund hierfür ist, daß der Fruchtansatz oft lokal schwankt und eine genaue Aufnahme zeitlich nicht bewältigt werden kann. Trotz der örtlichen Schwankungen stimmen die Angaben für die einzelnen Gemeinden aber gut überein, so daß eine Zusammenfassung für das ganze Oberengadin gerechtfertigt erscheint (Tab. 5).

Tab. 5: Samenproduktion bestandsbildender Waldbäume im Oberengadin nach Unterlagen des Forstkreises 29 Oberengadin/Bergell

	Untersuchte Jahre	Darauf entfallen in % auf Voll-mästen	Streu-mästen	Fehl-jahre
Arve <i>Pinus cembra</i>	53	19	55	26
Waldkiefer <i>P. sylvestris engadinensis (Celerina)</i>	28	7	79	14
Bergkiefer <i>P. uncinata</i> (nur Maloja)	13	8	23	69
Lärche <i>Larix decidua</i>	52	10	50	40
Fichte <i>Picea abies</i>	26	16	50	34

Einen starken Einfluß auf die Fruktifikationsverhältnisse besitzt neben den klimatischen Faktoren der Graue Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana*), der im 9-10 jährigen Rhythmus zur Massenentwicklung gelangt und dann über 2-3 Jahre hinweg starke sichtbare Schädigungen an den Lärchen verursacht (AUER 1969, 1975; BALTENSWEILER 1975). Die Gradationen sind von so großem Ausmaß, daß regelmäßig auch die Arven befallen werden. Da die Arven nur einmal im Jahr austreiben und viel stärker an Sekundärparasiten leiden, gehen sie bei starkem Befall oft zugrunde, während die Lärchen meist Überleben, wenn auch mit einem erheblichen Zuwachsverlust. In der Folge davon kommen Vollernten ausschließlich während des Populationstiefstandes des Lärchenwicklers zustande (vgl. HOLTMEIER 1974).

In die Zeit der Untersuchungen (1974-77) fielen ein sehr mageres und zwei mittlere Streumastjahre. Genaue Bestandsaufnahmen im Stazer Wald ergaben (Zusammenstellung der Probeflächen in Tab. 6), daß 1974 und 1976 etwa gleich viel Zapfen produziert wurden, der Ertrag 1975 jedoch insgesamt kaum die Hälfte dessen erreichte und im Rundhöckergelände Stretta ausgesprochen schlecht war. Wesentlichen An-

teil daran hatte auch die im Vergleich zum Vorjahr geringere Größe der Zapfen. Es fällt auf, daß im Waldgrenzgebiet der Ertrag annähernd stabil blieb.

Der Zapfenertrag pro Baum hängt von dessen Alter und der Kronenentwicklung ab. So ergaben sich im Vergleich der Probeflächen 4 und 11 für 1974 etwa gleiche Flächenerträge, bei Probefläche 11 aber mehr als das Doppelte pro Baum, da die Stämme mit zunehmender Meereshöhe lichter stehen und sich die Kronen besser entwickeln können. Denselben Effekt zeigen einzelne freistehende Arven auf der Alp Staz (Probefläche 7), die Bäume der Kampfzone (Probefläche 14), sowie durch forstliche Maßnahmen lichtgestellte Waldteile (Probefläche 3). Dagegen wirkte dichter Kronenschluß, besonders durch aufkommendes Stangenholz (vgl. Probeflächen 2 und 9) in umgekehrtem Sinne. Bei starkem Fichtenanteil in der Kronenschicht (Probefläche 5) wurde der Samenertrag der einzelnen Arve zwar wenig, wohl aber der Hektarertrag stark vermindert. Die höchsten Erträge lieferten überalterte Bestände in mittlerer Hanglage in Nordexposition (Probefläche 10, 11). Nicht ganz klar ist, warum die Zapfenernte im Rundhöckergelände des Stazer Waldes so gering war. Der Annahme, daß die Ursachen im sehr flachgründigen

Tab. 6: Samenertrag der Arve in Probeflächen des Stazer Waldes. Holzartenzusammensetzung (in Zehntel): A = Arve, L = Lärche, F = Fichte; Dk = Deckungsgrad der Kronenschicht.

Probe- fläche Nr.	Höhe m üb. NN	Baum- arten A/L/F	Dk %	1974				1975				1976 Anzahl Zapfen/ha	
				Anzahl /Baum	Zapfen /ha	Anzahl /Zapfen	Nüsse /ha	Anzahl /Baum	Zapfen /ha	Anzahl /Zapfen	Nüsse /ha		
Rundhöckergelände:													
1	0,3	1800-1890	7/3/+	30	2	943	44	41492	0,5	227	30	6810	1660
2	0,1	1830-1930	8/2/+	60	0,7	700	-	-	0,3	280	37	10360	2200
3	0,1	1890-1930	4/6/-	10	4	1320	-	-	1,3	380	21	7980	-
Unterer Nordhang:													
4	0,06	1820-1860	5/3/2	30	11	4383	-	-	0,7	233	-	-	-
5	0,25	1770-1920	3/1/6	50	9	1108	43	47644	1,2	133	19	2527	796
6	0,15	1910-1950	6/3/1	30	10	4360	-	-	3	1210	19	22990	4820
Alp Staz:													
7	2,0	1930-1940	+/-/-	1	90	180	63	11340	27	54	25	1350	195
Oberer Nordhang:													
8	0,35	1950-2040	6/4/+	40	15	2243	37	82991	6	854	-	-	2094
9	0,12	1910-1970	6/3/1	60	4	2517	-	-	-	-	-	-	-
10	0,1	1970-2020	8/2/-	30	29	10510	-	-	-	-	-	-	-
11	0,2	2010-2100	6/4/-	30	23	4225	43	181675	17	3010	27	81270	6055
12	0,25	2020-2130	4/6/-	20	20	1388	-	-	8	725	-	-	-
13	0,4	2140-2230	4/6/-	20	23	1350	28	37800	24	1388	24	33312	1988
Kampfzone:													
14	2,8	2200-2260	5/5/-	2	32	357	-	-	-	-	-	-	-

und ziemlich nährstoffarmen Boden zu suchen sind (vgl. das Vorkommen von Wald- und Bergkiefer und das Fehlen der Fichte), widerspricht der recht gute Holzzuwachs in diesem Gebiet.

Im Stazer Wald fruchtete die Arve bis zum obersten Baum in der Kampfzone, wie dies auch andernorts regelmäßig der Fall ist (CAMPELL 1950). Die höchste Ertragsleistung lag wie an anderen Talflanken in mittlerer Höhe am Nordhang, wie das Verhalten der Tannenhäher zur Sammelzeit zeigte.

Insgesamt gesehen reichte die mittlere Zapfenproduktion im Stazer Wald bereits aus, um die maximale Dichte der Besiedlung durch den Tannenhäher zu gewährleisten.

3.2.2 Das Abernten der Zapfen

3.2.2.1 Verlauf während des Herbstes

Die Arvenzapfen brauchen zu ihrer Entwicklung zwei Vegetationsperioden. Nach Blüte und Befruchtung schließen sie als 1-2 cm lange Zäpfchen ihre Entwicklung vorerst ab und überwintern im Schutze dichter Nadelbüschel. Im nächsten Jahr können sie dann bei günstiger Witterung sofort ihr Wachstum wieder aufnehmen und sind Anfang Juli so groß, daß man sie in den Kronen erkennen kann. Bereits jetzt schon

interessieren sich die Tannenhäher für die Zapfen, aber sie nehmen die noch sehr weichschaligen und milchigen Nüßchen nur als gelegentliche Beikost an. Wenn die Samen im August allmählich fester werden, haben alle Häher harzverschmierte Schnäbel und rotviolett verfärbte Brustfedern. Anfangs werden die Zapfen noch am Baum bearbeitet, wobei nur die oberen, wohl am weitesten entwickelten Nüßchen ausgefressen werden, später dann vom Zweig losgehackt und in eine "Schmiede" (Baumstumpf, Astgabelung) gebracht. Je nach Höhenlage und Witterung zwischen Mitte August und Anfang September sind die ersten Zapfen so reif, daß der Harzfluß zurückgeht und sich die Nüßchen somit leichter herauslösen lassen. Jetzt erst beginnt die eigentliche Ernte für den Tannenhäher, die Zeit des Transportierens und Versteckens der Nüßchen.

Das Sammeln beschränkt sich nicht nur auf das eigene Revier. Wird der Zapfenbehang geringer als in benachbarten Wäldern, wechseln die Häher größtenteils in diese über. Ausschlaggebend ist die Anzahl der Zapfen je Baum. So wurden die freistehenden, zapfenreichen Bäume der Alp Staz so lange verstärkt aufgesucht, bis sie etwa gleiche Zapfenzahlen aufwiesen wie andere Bäume der Umgebung (vgl. Probeflächen 7 und 11 in Abb. 11). Ist der Hektarertrag an Zapfen groß, d.h. sind viele reichlich tragende Bäume vorhanden, so ist der Anreiz auch für entfernter beheimatete Häher

groß, und es bildet sich ein Sammelzentrum aus. Daraus ergibt sich, daß stark tragende Waldteile relativ schnell, wenig tragende relativ langsam abgeerntet werden. Die Erntegeschwindigkeit ist in

allen Teilgebieten des Stazer Waldes ähnlich und die Zapfenabnahme nur entsprechend der Reife zeitlich verschoben (Abb. 11, 12).

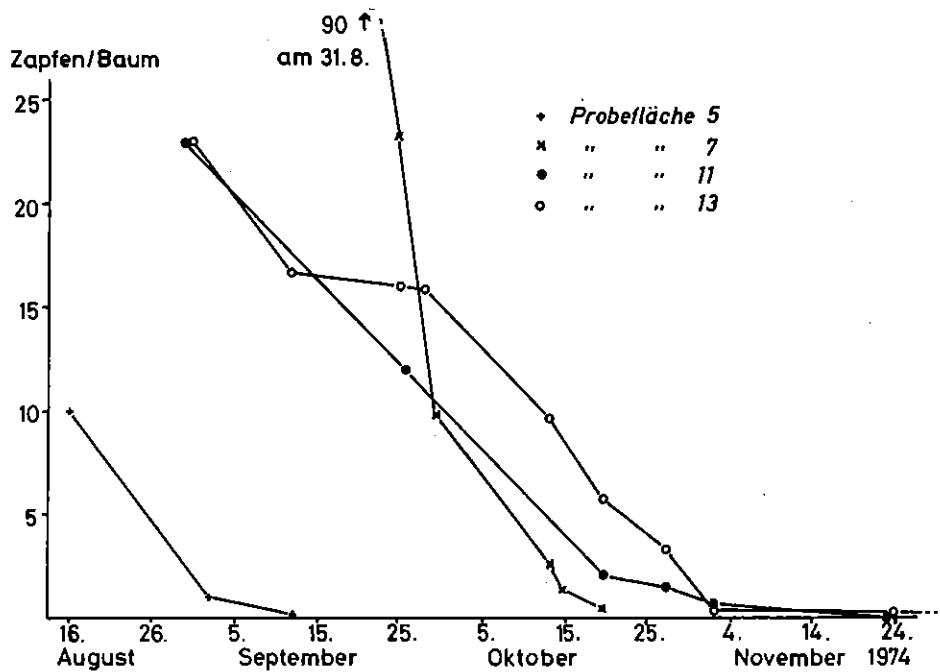


Abb. 11: Zapfenabnahme im Stazer Wald während der Ernte im Herbst 1974. Die Probeflächennummern entsprechen denen in Tab. 6.

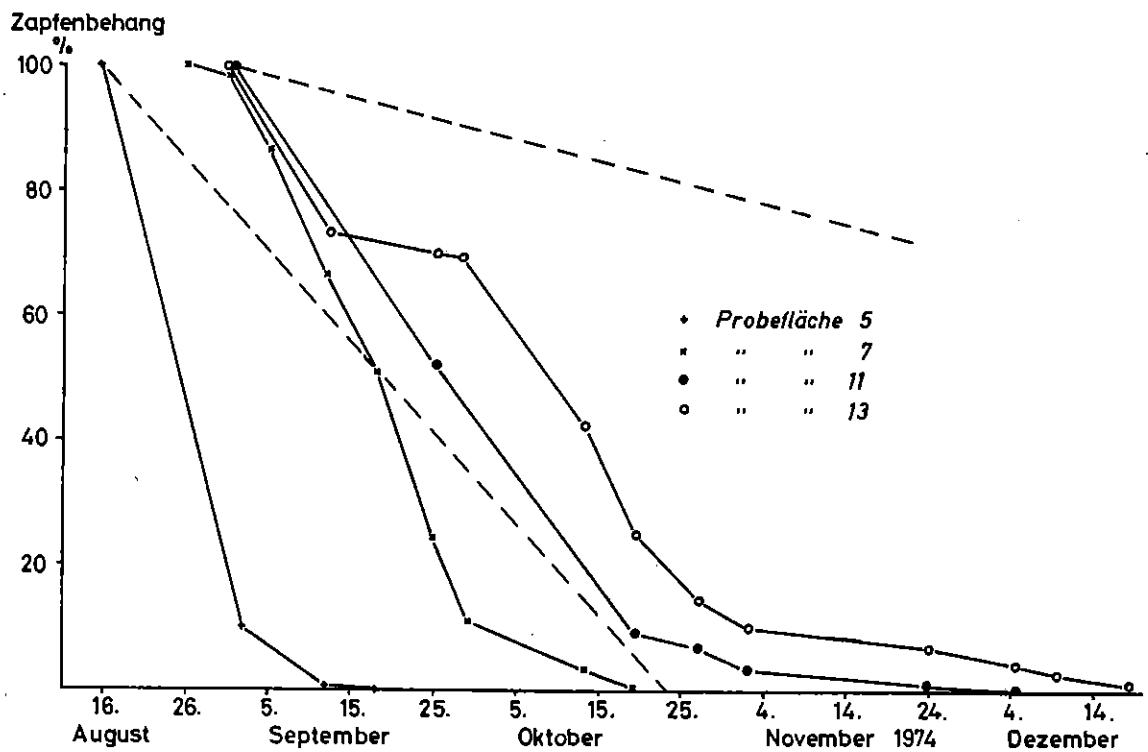


Abb. 12: Relative Zapfenabnahme im Stazer Wald während der mittleren Ernte im Herbst 1974. Die Nummern der Probeflächen entsprechen denen von Tab. 6. Die gestrichelten Linien sind theoretische Kurven, die die Zapfenabnahme ohne Vorratswirtschaft darstellen und allein durch den Nahrungsverbrauch von Tannenhäher und anderen arvennußfressenden Tierarten verursacht wird (vgl. Tab. 9).

Da 1975 die schlechte Ernte nicht nur auf den Stazer Wald beschränkt war, boten sich den Tannenhäher kaum Möglichkeiten, auf andere Wälder auszuweichen, so daß die Zapfen sehr schnell bis zum letzten abgeräumt wurden (Abb. 13). Im Vorjahr dagegen wechselten die sammelnden Häher bereits bei einer durchschnittlichen Anzahl von 1-2 Zapfen pro Baum auf teilweise recht weit entfernt liegende, noch besser tragende Wälder über. Das kommt im Abknicken der Erntekurven in Abb. 13 deutlich zum Ausdruck.

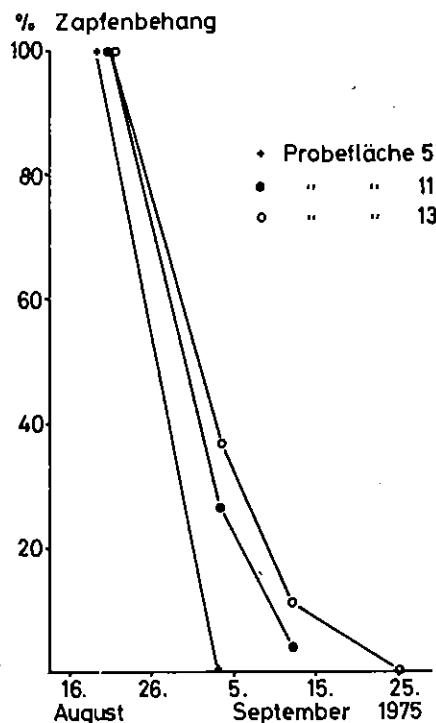


Abb. 13: Relative Zapfenabnahme im Stazer Wald während der geringen Ernte im Herbst 1975. Die Nummern der Probeflächen entsprechen denen von Tab. 6.

Die zeitliche Verspätung der Zapfenabnahme mit zunehmender Höhe vom Stazer Nordhang hängt mit dem Reifegrad der Nüßchen zusammen. Allerdings tritt im Waldgrenzgebiet (Probefläche 13, Abb. 12) die Verzögerung der Ernte erst verspätet auf (Plateau in der Kurve). Das läßt sich dadurch erklären, daß hier die mikroklimatischen Unterschiede den Reifegrad stärker als an tiefergelegenen Stellen variieren. Die günstig plazierten, sonnenexponierten Zapfen wurden sofort verbraucht, dann aber wurde die Ernte erst nach einer mehr als 2-wöchigen Unterbrechung fortgesetzt.

3.2.2.2 Selektive Auswahl der Nüßchen durch den Tannenhäher

Ein Teil der Arvensamen ist hohl, also unbefruchtet oder verdorben. Etwa 3% aller Zapfen ($n=466$ Zap-

fen von 1974 überprüft) sind völlig taub, die anderen enthalten durchschnittlich um die 10% hohle Nüßchen. Diese sind an ihrer hellen, bleichbraunen Farbe, der trockenen, harzlosen Schale und am geringen Gewicht gut zu erkennen. Sind alle Nüßchen unbefruchtet, so macht schon der ganze, noch geschlossene Zapfen einen vertrockneten Eindruck.

Für den Tannenhäher ist es von großer Wichtigkeit, volle und hohle Arvensammler unterscheiden zu können, da ein Mißgriff nicht sofort offenbar wird, sondern erst im Winter zur Zeit der Nahrungsknappheit. Der große Energieaufwand beim Sammeln, Transportieren, Verstecken und vor allem beim Wiederausgraben übt einen starken Selektionsdruck aus hinsichtlich der Unterscheidungsfähigkeit von verwertbaren und wertlosen Nüßchen.

Der Tannenhäher dürfte die hohen Nüsse ähnlich dem menschlichen Betrachter optisch erkennen. Manche vom Tannenhäher bearbeitete Zapfen enthalten unversehrte helle Nüßchen, die durch Abhaken der Zapfenschuppen zwar freigelegt, aber nicht herausgenommen wurden. Diese Nüßchen erweisen sich mit großer Regelmäßigkeit als taub und wurden also bereits optisch erkannt.

Außer dem optischen Eindruck besitzt der Tannenhäher mit dem Schnabelrüttern eine weitere Möglichkeit, hohle Samen auszusortieren ("billclicking", R. BALDA mdL., LIGON u.a. 1974). Die Nuß wird dabei durch schnelle Öffnungsbewegungen im Schnabel hin und her gerüttelt. Wahrscheinlich können die Häher damit eine kombinierte Prüfung auf Schalenfestigkeit, Dichte, Klang und Resonanz der Nuß bzw. des Kerns durchführen. Dies ist bedeutsam für das Aussortieren von Nüssen, die durch Pilze usw. ungeeignet wurden, aber äußerlich (optisch) noch keine Veränderung zeigen. Die Häher wenden diese Methode auch bei anderen Nüssen an. Die normalerweise an der Futterstelle angebotenen Erdnüsse konnten so leicht in ihrer Qualität unterschieden werden; geschrumpfte oder zu stark geröstete wurden zuletzt genommen.

Eine experimentelle Nachprüfung des Unterscheidungsvermögens scheiterte bei meinen Junghähern an deren Unerfahrenheit. Sie testeten jeglichen Gegenstand durch Schnabelrüttern, also auch bereits geöffnete Nüsse (Kerne und Schalen) oder ihr Spielzeug (Bleistift o.ä.). Der Bezug dieser angeborenen Verhaltensweise zur Nahrungsqualität war anscheinend noch nicht hergestellt. Die Überprüfung von Wildfängen führte zu keinem statistisch abgesicherten Ergebnis. Ich nehme an, daß die Erregung und die eingeschränkte Aktivität durch die Umstellung auf die Voliere dazu führten, daß die Häher alle Arvensammler ohne Unterschied knackten. Leider las-

sen sich hiesige Wildfänge im Gegensatz zu sibirischen Invasionsvögeln auch mit viel Sorgfalt kaum in die Voliere eingewöhnen. Daß die Unterscheidungsfähigkeit für eßbare Samen sehr gut entwickelt ist, belegen die Untersuchungen von Samen aus den Kehlsäcken transportierender Tannenhäher. Von insgesamt 432 Nüßchen von *Pinus edulis*, die 10 Clark's nutcrackers *Nucifraga columbiana* bei sich trugen, waren alle voll entwickelt und eßbar (VANDER WALL & BALDA 1977). REIMERS (1959) fand unter 500 Samen von *Pinus sibirica* aus den Kehlsäcken Sibirischer Tannenhäher lediglich 3 verdorbene (= 0,6%). Vom europäischen Tannenhäher sind mir zwar keine diesbezüglichen Untersuchungen bekannt, aber Tab. 7 gibt einen Hinweis, daß sich die europäischen hierin von den anderen *Nucifraga*-Formen nicht unterscheiden.

Zu Beginn der Erntezeit findet man viele Zapfen, die nur einseitig bearbeitet sind; der Tannenhäher hat hier nur die Seite mit den reifen Samen (am Baum nach oben gerichtet) geleert. Das geht schon daraus hervor, daß die Nüßchen am Rand der Bearbeitungsstelle reifer sind als auf der "Rückseite". Ein Vergleich von unbearbeiteten und vom Tannenhäher teilweise bearbeiteten Zapfen zeigt aber auch, daß in den letzteren nur noch wenige eßbare bzw. keimfähige Nüßchen verblieben sind, d. h. die vom Tannenhäher herausgenommenen Nüßchen dürften eßbar und somit weitgehend reif gewesen sein. Der Selektionsdruck bezüglich der Unterscheidungsfähigkeit von Samenqualitäten setzte selbstverständlich nicht am Reifegrad im Sinne der Keimfähigkeit, sondern an der Eßbarkeit und Haltbarkeit der Samen während der winterlichen Lagerung an.

Tab. 7: Eßbarkeit und Keimfähigkeit der Arvennüsse aus der Zeit zu Beginn der Sammelaktivität des Tannenhäfers nach 1 1/2 Jahren Lagerung.

Probefläche (vgl. Tab. 6)	Zeit	Anzahl		v. Tannenh. geerntet	eßbar	bedingt eßbar	davon in %		
		Zapfen	Nüsse				nicht eßbar	keimfähig	bedingt keimfähig
A. Bei unbearbeiteten Zapfen									
1	E August	4	174	-	16	40	44	13	12
5	A September	16	622	-	24	68	8	28	25
11	M September	5	261	-	47	49	4	51	24
13	E September	7	207	-	60	32	8	28	22
B. Bei unvollständig bearbeiteten Zapfen									
1	E August	4	218	28	0	6	66	1	0
5	A September	11	715	39	13	31	17	12	7
11	M September	11	486	50	2	41	7	9	8
13	E September	8	251	66	10	9	15	1	6
									27

3.2.2.3 Reifegrad der Nüßchen während der Tannenhäherernte

Nach ROHMEDER (1972) keimen vollreife Arvensamen zu 76%. Allerdings handelt es sich dabei um ausgesuchtes forstliches Saatgut. Diese hohen Keimprozente konnten im Stazer Wald nur angenähert erreicht werden.

Da mangelnde Reife der Arvensamen sich erst nach einiger Zeit auswirkt, wurden die Nüßchen vor der weiteren Untersuchung etwa 1 1/2 Jahre gelagert. Danach wurden sie mit Triphenoltetrazoliumchlorid (TTC) biochemisch auf ihre Keimfähigkeit getestet. Diese Methode ist schneller und ebenso zuverlässig wie echte Keimversuche, da die Arvensamen unregelmäßig auskeimen. Bei der herbstlichen Reife am Baum sind die Embryonen noch nicht vollständig entwickelt und bedürfen noch der Nachreife. Im Labor wird dies durch

eine Kaltungsbehandlung erreicht (7 Monate feucht bei 4°C) (ROHMEDER 1972), unter natürlichen Gegebenheiten sind hierfür 1-2 Oberwinterungen notwendig, d. h. viele Arvensamen keimen erst im zweiten Frühling aus. Traten nach TTC-Behandlung an den Samen größerenekrotische Flecken auf, die eine Keimung als nicht ganz gesichert erscheinen lassen, wurden sie nur als bedingt keimfähig eingestuft.

Als Beginn der Nußernte muß man den Zeitpunkt ansehen, bei dem die Tannenhäher anfangen, ihre Kehlsäcke zu füllen und die Nüsse in Verstecke abzutransportieren. Durch die Unterscheidungsfähigkeit der Tannenhäher für die Qualität der Nüßchen geschieht dies entsprechend deren Reifegrad und somit abgestuft nach Höhenlage bzw. Standort. Die Reifeverhältnisse der Nüßchen im Stazer Wald zu Beginn der Ernte im Herbst 1974 sind in Tab. 7 zusammengestellt. Im Rundhöckergelände (Probefläche 1) waren die Nüßchen früh

reif, aber nur in geringer Zahl vorhanden. Den Nüßchen in diesem Waldteil wurde deshalb besonders stark zugesprochen, so daß eine große Anzahl von Zapfen abgerissen wurde, die nur wenig reif waren. Daher ergab sich hier ein hoher Anteil an nicht eßbaren bzw. nicht keimfähigen Nüßchen. Die günstigsten Verhältnisse waren am oberen Nordhang gegeben (Probeflächen 8-11), wo der reichliche Zapfenansatz dem Tannenhäher genügend Möglichkeiten bot, reife Samen auszuwählen. Mit fortschreitender Jahreszeit wurden die Zapfen dann wieder gründlicher bearbeitet. War anfangs mangelhafte Reife Grund zu unvollständiger Bearbeitung, führte die allmäßliche Abnahme der Zapfenzahl neben besserer Reife zu höherer Ausnutzung der einzelnen Zapfen. Diese Tendenzen im Ausnutzungsgrad dürften auch auf Fehl- bzw. Vollmastjahre übertragbar sein. Das bedeutet, daß bei schlechter Ernte auch die Ausnutzung der Zapfen schlecht ist. Hat das Sammeln erst einmal begonnen, so entfacht der Konkurrenzdruck ein hektisches Treiben, dem

dann mangels genügender reifer Zapfen auch die unreifen zum Opfer fallen. Ein rapider Rückgang des Zapfenbehanges ist die Folge (vgl. Abb. 15). Bei guten oder überdurchschnittlichen Ernten hingegen wählt der Tannenhäher die Zapfen unter Berücksichtigung der Qualität (= Reifezustand) aus, wobei die noch weniger entwickelten zwischenzeitlich ebenfalls heranreifen können.

3.2.2.4 Der Anteil des Tannenhähers an der Zapfenernte

Die nahrhaften Arvensamen sind bei vielen Tierarten eine beliebte Kost. Unter den im Arvenwald lebenden Vögeln hält sich neben dem Tannenhäher der Buntspecht *Dendrocopos major* gerne an die Zapfen. Da dieser aber kaum Vorräte anlegt und seine Bestandesdichte niedriger als die des Tannenhähers liegt (Tab. 8), ist sein Zapfenverbrauch recht gering. Die anderen Spechtkarten Grünspecht *Picus viridis*, Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* und Schwarz-

Tab. 8: Populationsdichten (Reviere/10 ha) einiger arvennußfressender Tierarten im Stazer Wald (Durchschnittswerte von 1974 bis 1977). Die Tannenhäherwerte differieren leicht gegenüber Tab. 2 und Abb. 38, da dort eine größere Probefläche zugrunde liegt. Zur Methodik vgl. MATTES 1977.

Art,	Rundhöckergelände (1800-1920m) 35 ha	Unterer Nordhang (Fichtenmischwald 1820-1940m) 25 ha	Mittlerer Nordhang (1950-2080m) 15 ha	Oberer Nordhang bis Wald- grenze (2090-2230m) 23 ha
Tannenhäher <i>N. caryocatactes</i>	2,0	2,0	2,0	0,9
Buntspecht <i>Dendrocopos major</i>	1,4	0,8	0,7	0
Kleiber <i>Sitta europaea</i>	1,1	0,8	0,7	0,4
Weidenmeise <i>Parus montanus</i>	2,3	1,6	2,7	0,9
Eichhörnchen <i>Sciurus vulgaris</i>	1,1	1,2	0,7	0

specht *Dryocopus martius* sind hauptsächlich insektivor, die letzteren beiden zudem sehr selten.

Von den kleineren Vogelarten ist nur noch der Kleiber *Sitta europaea* in der Lage, Arvenzapfen und -nüsse zu bearbeiten. Durch seine geringe Größe fällt sein Verzehr jedoch nicht ins Gewicht. Meist begnügt er sich damit, vom Tannenhäher halb geleerte Zapfen weiterzubearbeiten. Dagegen vermögen alle vier im Arven-Lärchenwald heimischen Meisenarten nicht, Arvennußchen in frischem Zustand zu öffnen, wie Feldbeobachtungen und Versuche am Futterhaus übereinstimmend ergaben. Sie können erst nach dem winterlichen Oberliegen aufgehackt werden. Die Kleiber, in geringerem Umfange auch die Weidenmeise

(*Parus montanus*), verstecken Arvennüsse und nutzen sie als Wintervorräte.

Im Gegensatz hierzu sind die Nager sehr wohl in der Lage, Zapfen und Nüsse rasch zu öffnen (Abb. 14). Sie erreichen diese aber nur durch mühsames Klettern. Da die Kronen oft weiträumig auseinanderstehen, müssen die Bäume einzeln erklettert werden. So kann sich das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) zwar gut für den Moment versorgen, aber das Anlegen von Vorräten wird durch die ständigen Kletterpartien sehr zeitraubend. Diesem geringen Wirkungsgrad bei der Vorratshortung entspricht die recht mäßige Populationsdichte des Eichhörnchens (Tab. 8). Nach Mitteilung von Forst-

Ing. O. BISAZ u. Revierförster T. JUVALTA schwankt der Bestand des Eichhörnchens entsprechend dem Angebot an Arvenzapfen. Diese Schwankungen erreichen aber anscheinend nie das Ausmaß der Populationsbewegungen im Fichtenwald. Dort erlaubt eine Vollmast eine explosionsartige Vermehrung des Eichhörnchens, da die Zapfenreife der Fortpflanzungs-

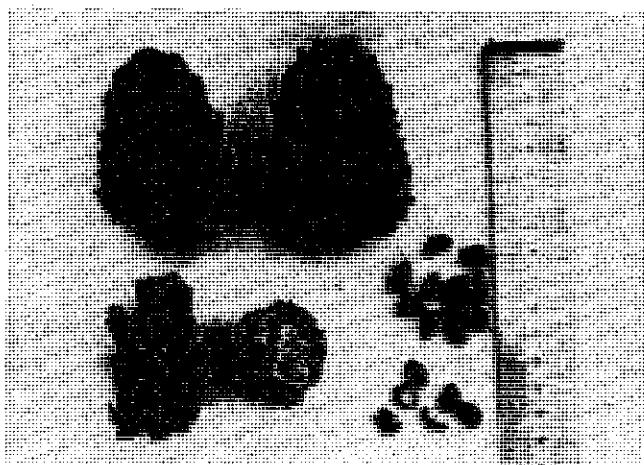


Abb. 14: Arvenzapfen und -nüßchen. Zapfen oben links noch fast vollständig, oben rechts halbseitig vom Tannenhäher geleert (reife Seite), unten links reifer Zapfen vom Eichhörnchen bearbeitet, unten rechts von Mäusen aufgenagt. Bei den oberen Nüßchen handelt es sich um volle Samen, die unteren sind hohl (helle Farbe!).

zeit vorangeht und diese direkt beeinflußt. Im Arvenwald sind die Auswirkungen wegen der herbstlichen Zapfenreife und der starken Tannenhäherkonkurrenz schwächer und nur über die relativierende Vorratswirtschaft möglich.

Die dem Eichhörnchen in der Ernährungsweise ähnlichen Bilche sind im Oberengadin so selten, daß sie außer Betracht bleiben können. Es liegt mir lediglich ein Nestfund vor, der dem Baumschläfer (*Dyromys nitedula intermedius*) oder dem Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*) zugeordnet werden muß. Häufiger sind die Bilche in Tirol, wo LÖHRL (mdl.) im oberen Ützatal zahlreiche Nester fand.

Die Mäuse sind fast ausschließlich durch wenig klettergewandte Wühlmausarten vertreten, so daß sie bei der Primärernte keine Rolle spielen und mit den heruntergefallenen Zapfen vorlieb nehmen müssen. Dabei handelt es sich vornehmlich um vom Tannenhäher unvollständig oder überhaupt nicht bearbeitete Zapfen. Da ein Teil der heruntergefallenen Zapfen von Mäusen in Erdlöcher weggeschafft wird und auch der Tannenhäher ganze Zapfen in sog. Zwischenverstecken ablegt, kann man aus den am Boden liegenden Zapfen nur ungefähr das Ausmaß der Verluste

an Nüßchen schließen, die dem Tannenhäher entgehen. Von 441 am Boden gesammelten Zapfen waren 19% sehr wenig bearbeitet. Zwar nimmt der Tannenhäher auch Zapfen vom Boden auf, aber sie fallen doch größten-



Abb. 15: Tannenhäher beim Bearbeiten eines Arvenzapfens. Man beachte, daß der Tannenhäher mit leicht geöffnetem Schnabel hackt, wobei der Hieb mit dem Unterschnabel (!) geführt wird und der Oberschnabel das abgetrennte Stück pinzettenartig festhält.



Abb. 16: Säubern und Knacken eines Nüßchens.



Abb. 17: Der losgehackte Zapfen wird abtransportiert. September 1976.

teils den Nagern zu und sind somit Verluste für den Tannenhäher.

Im Gegensatz zu diesen Tierarten ist der Tannenhäher viel besser befähigt, die Arvenzapfen auszubeuten (Abb. 15-17). Der starke Schnabel zur Bearbeitung der Zapfen, der Kehlsack zum Transport der Nüßchen, der Vorteil, mittels seines Flugvermögens schneller und in weitem Umkreis ernten zu können sowie sein ausgezeichnetes Ortsgedächtnis bei der Vorratshortung verschaffen ihm eine solche Überlegenheit, daß er der bei weitem häufigste und wichtigste Arvennußfresser ist.

Die dominierende Stellung des Tannenhäfers wird sehr deutlich aus Abb. 12. In Zeiten, in denen er durch Beobachtung nachgewiesenermaßen nicht oder kaum in dem betreffenden Gebiet Nüßchen sammelte, tritt dies als Verflachung der Kurve der Zapfenabnahme in Erscheinung. Dies war 1974 der Fall beim Sammelbeginn in Probefläche 7 (verzögterer Sammelbeginn wegen der freien Standorte auf der Alp Staz), nach Erreichen der Untergrenze von 1-2 Zapfen pro Baum in den Probeflächen 5, 7, 11, 13 (die umliegenden Wälder waren jetzt attraktiver für sammeln-

de Tannenhäher) und in der Probefläche 13 an der Waldgrenze während einer Sammelpause (wohl wegen mangelhafter Reife der Zapfen wichen diese Häher zeitweilig in tieferliegende Waldteile aus). An der verbleibenden Zapfenabnahme sind dann alle weiteren ortsfesten Tierarten (insbesondere Spechte und Eichhörnchen) beteiligt, sie enthält aber auch noch einen Teil der Tannenhäherernährung; es ist nicht bekannt, wieviel der Tannenhäher von den Zapfen seines eigenen Reviers verbraucht, während er auswärts sammelt.

Die in Tab. 9 zusammengestellten Werte für die Zapfenabnahme ohne sammelnde Tannenhäher zeigen einen absolut gesehen etwa gleich hohen Verbrauch im unteren (Probefläche 5, Fichten-Arvenmischwald) und mittleren (Probefläche 11) Nordhang, aber er fällt in der unteren Zone wegen der geringeren Produktion prozentual viel stärker ins Gewicht. Entsprechend der schwachen Besiedlung ist der Verbrauch nahe der Waldgrenze (Probefläche 13) viel geringer, und nochmals viel geringer bei den freistehenden, von Eichhörnchen schlechter erreichbaren Bäumen auf der Alp Staz (Probefläche 7). Geht man davon aus, daß die Werte der Zapfenabnahme in Tab. 9 nur den Verbrauch

Tab. 9: Abnahme des Arvenzapfenbehanges im Herbst 1974 im Stazer Wald in Zeiten ohne Sammeltätigkeit des Tannenhäfers. Angegeben ist die Abnahme in Anzahl Zapfen je Dekade und ha in Prozent der Gesamtproduktion.

Probefläche Nr. (vgl. Tab. 6)	5	7	11	13
beim Sammelbeginn	-	5 (2,8%)	-	-
Sammelpause	-	-	-	34 (2,5%)
nach Sammelzeit	100 (9%)	9 (5,0%)	97 (2,3%)	28 (2,1%)

der Tannenhäherkonkurrenten enthalten und schlägt man dann den geschätzten Nahrungsverbrauch der Tannenhäher noch hinzu (errechnet aus Populationsdichte und Nahrungsbedarf zu etwa 40 Arvenzapfen pro 10 Tage und Hektar), so ergibt dies für die Probeplächen 5 und 11 (untere und mittlere Hangzone) eine Gesamtabnahme von ca. 140 Zapfen pro Hektar und 10 Tage, was 12,6% bzw. 3,3% der Zapfenproduktion ausmacht. Diese Werte sind als theoretische Kurven in Abb. 12 eingetragen. Im Gebiet 5 wäre diese Nahrungsquelle für den Tannenhäher bereits Ende Oktober erschöpft gewesen, im optimalen Gebiet 11 hätte sie ca. 300 Tage, also kaum bis zur nächsten Ernte gereicht, wobei die Aufzucht des Nachwuchses noch nicht einberechnet ist. Unter solchen Umständen könnten sich die Konkurrenten des Tannenhäfers allerdings sprunghaft vermehren, insbesondere das Eichhörnchen und die Bilche. Deshalb würden letztlich die Zapfen keine 300 Tage hängen, sondern von diesen längst vorher geerntet

sein. Es würde eine beträchtliche Umverteilung der Arvensamen unter den Nahrungskonkurrenten im Vergleich zur heutigen Situation statt. Die Vorratswirtschaft besitzt demnach einen bedeutenden Selektionsvorteil, da sie eine hohe Erntegeschwindigkeit erlaubt. Je schneller der Tannenhäher erntet, desto weniger können seine Konkurrenten die Zapfen nutzen. Deshalb zeigt er während der Ernte ein so hektisches Treiben; er ist den ganzen Tag über hochaktiv. Aus Gründen der Erntegeschwindigkeit dürfte sich auch das Anlegen von Zwischenverstecken herausgebildet haben (vgl. Abschnitt 3.2.4.3). Neben der Vorratshortung besitzt er noch die Möglichkeit, durch den Samentransport auch weiter entfernte Nahrungsquellen zu nutzen. Die Verhaltensweisen des Tannenhäfers sind somit am weitesten dem Selektionsdruck angepaßt.

Unter den 1974 waltenden Umständen gelang es den Konkurrenten nur, im Lärchen-Arvenwald schätzungsweise ein Fünftel bis ein Viertel der Ernte für sich zu nutzen, im Fichtenmischwald etwas über ein

Drittel (höhere Eichhörnchen-Dichte) (s. Tab. 10). Ein weiterer Weg zur Berechnung des Ernteanteils der verschiedenen Tierarten über die Zahl der bearbeiteten Zapfen am Boden blieb unbefriedigend. Einerseits verstecken Tannenhäher und Eichhörnchen anfangs ganze Zapfen und andererseits bleibt ein beträchtlicher Teil der Zapfen nach der Bearbeitung im dichten Geäst der Kronen hängen. Diese Zapfen fallen allmählich im Herbst und Winter herunter oder werden aus den Verstecken geholt und machen somit eine Zuordnung zu Erntezeit und -ort unmöglich.

Tab. 10: Durchschnittlicher Zapfenverbrauch der mit dem Tannenhäher konkurrierenden Tierarten im Stazer Wald im Herbst 1974, berechnet nach Abb. 12.

Probefläche Nr. (vgl. Tab. 6)	5	7	11	13
absolut (Zapfen/ha)	400	39	873	340
relativ (in % der Gesamtproduktion)	36%	22%	21%	25%

19). Diese wird von der erweiterten Zungenmuskulatur umgeben und kann durch deren Druck geleert werden. Der volle Kehlsack beeinträchtigt die Funktion von Schnabel, Zunge und Rachen nicht, so daß der Vogel beim Sammeln bzw. Transportieren weiterhin z. B. nicht transportfähige Nahrung fressen oder auch rufen kann. Eine genaue morphologisch-funktionelle Beschreibung des Kehlsackes geben BOCK u.a. (1973).

3.2.3.1 Die Transportkapazität des Tannenhämers je Flug

Die Öffnung des Kehlsacks ermöglicht das Aufnehmen von Nahrungsbrocken bis zur Größe von großen

3.2.3 Der Nußtransport

Während die meisten Corviden den erweiterten Oesophagus (Eichelhäher *Garrulus glandarius*, Pinon Jay *Gymnorhinus cyanocephala*) oder Schnabelraum (Krähen *Corvus* und Elstern *Pica*) zu Transportzwecken benutzen, hat der Tannenhäher eine spezielle morphologische Eigenart, den Kehlsack, entwickelt. Diesen Öffnung liegt im Unterschnabel vor bzw. unter der Zunge (deshalb auch "Unterzungensack" genannt), und führt in eine stark dehbare Hautfalte (Abb. 18,

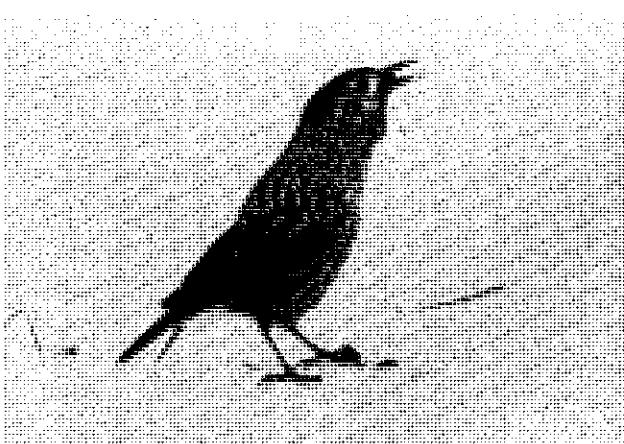


Abb. 18: Tannenhäher deponiert eine halbe Erdnuß im Kehlsack. Mit dem linken Bein hält er noch die Schalenreste fest. Januar 1976.



Abb. 19: Erdnuß in der Kehlsacköffnung im Unterschnabel des Tannenhämers. Man beachte auch den Unterschnabelrist, der beim Knacken das Widerlager bildet.

zeit (August) mit 35-50 und Haupterntezeit (September) mit 75-100 Nüßchen der Sibirischen Zirbelkiefer im Kehlsack. Von der kleinsamigen Zwerg- oder Latschenkiefer (*Pinus pumila*) (Länge der Samen: 6-10 mm) kann etwa die doppelte Menge transportiert werden, als Höchstfall wurden 218 gefunden (MEZHENNYJ 1964). Haselnüsse im Kehlsack des Tannenhäfers wurden in folgenden Mengen festgestellt: 11 (TURCEK 1961), 16 (R. MAURIZIO mdl.), 12-20 (MEIER in GLUTZ 1964), 26 (ROEV in TURCEK u.a. 1968), 9 (eigene Beobachtung). VANDER WALL u. BALDA (1977) fanden bei 5 Clark's Nutcracker zwischen 17 und 95 (durchschnittlich 55) Samen der Pinon-Kiefer (*Pinus edulis*) (Tausendkorngewicht 300 g).

Die vorstehenden Angaben sind meist Zufallsdaten oder Extremwerte, ein Durchschnitt läßt sich daraus nur schwer ableiten. Aus meinen Beobachtungen oberhalb der Waldgrenze mit durchschnittlich 7,2 Verstecken pro Transportflug und durchschnittlich 5,7 Arvennüßchen pro Versteck (vgl. Kap. 3.2.4.6) errechnet sich eine durchschnittliche Kehlsackfüllung von 41 Arvennüßchen - das entspricht der mittleren Zapfengröße (Tab. 6).

Unrichtig ist die Ansicht JUNGs (1968), daß der Kehlsack nur zur Erntezeit zu gebrauchen sei und in der übrigen Zeit schrumpfe. Wohl kann eine stärkere Dehnung während der herbstlichen Sammelzeit angenommen werden, aber der Kehlsack wird das ganze Jahr über benutzt, wie vielfache Beobachtungen in der Voliere und im Freiland bestätigen. Bereits unselbständige Jungvögel bedienen sich schon in spielerischer Art ihres Kehlsackes (BOCK u.a. 1973, eigene Beobachtungen).

Innerhalb des eigenen Revieres wird der Kehlsack meist nicht prall gefüllt, weil die Transportstrecken kurz sind. Der Tannenhäher versteckt dann in der näheren oder weiteren Umgebung des Hackplatzes. Bei großen Zapfen, die mindestens bis 132 Nüßchen enthalten können, unterbricht er gelegentlich seine Arbeit, um die ausgeklaubten Nüßchen zu verstecken, bevor er den Zapfen vollends leert. Für lange Transportstrecken dagegen wird der Kehlsack wohl immer maximal gefüllt. Reicht ein Zapfen dazu nicht aus, werden weitere geleert. Unter den Arvennüßchen gibt es immer wieder auffallend kleine, wodurch sich vielleicht die oben erwähnten hohen Kehlsackfüllungen von über 100 Nüßchen erklären lassen.

Ein Tannenhäher mit 90 Arvensamen im Kehlsack, wie beobachtet, hat etwa 23 g (Tausendkorngewicht: 250 g) zu transportieren, das sind 14% des durchschnittlichen Körpergewichts von 166 g (n=70). Der gefüllte Kehlsack reicht weit auf die Brust herunter, so daß das Gleichgewicht des Vogels im Fluge nicht allzusehr gestört wird. Transportierende Tan-

nenhäher lassen denn auch keine Behinderung im Flug erkennen, lediglich die Flügelschlagfrequenz steigt pro 10 sec von 22 auf 25 Schläge (4 bzw. 6 Messungen). Selten begegnet man Hähern, die noch zusätzlich einen meist kleinen Zapfen im Schnabel tragen, denn an der Spitze des langen Schnabels gehaltene Gegenstände haben eine ungünstige Hebelwirkung. Trotzdem vermochte einer meiner Tannenhäherzöglinge mit einem 83 g schweren Gegenstand noch leider gut zu fliegen, und LÖHRL (1970) berichtet, wie sein Tannenhäher einen 86 g schweren Arvenzapfen fliegend tragen, aber einen 96 g schweren nur noch vom Boden hochheben konnte. Im Flug wurden sie dabei nicht zuletzt wegen der kopflastigen Gewichtsverteilung zu starkem Flattern gezwungen. Ein Transportieren mit Hilfe der Beine konnte ich nie feststellen, so daß die Feststellung von HAMMER (1970) als Ausnahme gelten muß.

3.2.3.2 Der Transport zwischen den Waldgebieten

Wie bereits im Abschnitt über den Verlauf der Zapfenernte erwähnt, erlaubt die Transportfähigkeit einer großen Anzahl von Tannenhäfern, lokal hohe Samenproduktionen auszunutzen. Die Sammeltätigkeit wird so lange fortgesetzt, bis der letzte Zapfen geerntet ist. Lediglich in reichlichen Mastjahren kann es vorkommen, daß die Tannenhäher bis zum Frühjahr noch nicht alle Zapfen geleert haben* (CAMPELL mdl.). Ab wann die Tannenhäher mit längeren Transportflügen beginnen und wohin sie zur Ernte fliegen, hängt von der Zapfenverteilung ab, d.h. vom Mehrertrag anderer Waldteile gegenüber dem eigenen Revier. Weit entfernte Waldteile müssen eine entsprechende Attraktivität durch größeres Zapfanangebot besitzen. Innerhalb eines Jahres wechseln die Transportrichtungen nur unwesentlich, weil die Ernte sehr gleichmäßig vor sich geht, jedoch können die Unterschiede von Jahr zu Jahr beträchtlich sein.

Um die Transportverhältnisse aufzuklären, kartierte ich zur Haupterntezeit von zahlreichen Beobachtungspunkten aus Richtung und Stärke des Transports. Die Länge der Pfeile in Abb. 20 und 21 entsprechen den Flugstrecken der Tannenhäher, soweit ich sie als Einzelbeobachter verfolgen konnte; die individuellen Transportstrecken der Tannenhäher konnten natürlich auch sehr viel länger sein. Die Wahl der Beobachtungspunkte hatte so zu erfolgen, daß sowohl knapp

* Im Juni 1978 waren im Waldgrenzbereich noch verschiedentlich Zapfen in den Kronen als auch frisch bearbeitete am Boden. Die Tannenhäher hatten das Gebiet jedoch ausnahmsweise verlassen und zwar anscheinend bereits mitten in der Erntezeit. Die Gründe dafür sind völlig unklar (vgl. 3.1.4). Gleichzeitig war die Population der Eichhörnchen in der Depressionsphase.

Abb. 20: Umfang, Richtungen und Entfernungen des Samen-Transports durch den Tannenhäher im Oberengadin 1974.

Tannenhäher - Transportflüge

Oktober 1974

-  <5/h  5-12/h
 -  13-20/h  20/h
 - (—) kein Weitstreckentransport
 - (?) nicht kontrolliert
 - (//) wichtiges Sammelgebiet
- 5 km





Über dem Wipfelpunkt als auch hoch fliegende Tannenhäher gegen den Horizont gesehen und somit registriert werden konnten. Vorspringende Geländerippen waren besonders zur Beobachtung geeignet. Die Arbeit erleichterte wesentlich, daß noch aus 1 km Entfernung (unter günstigen Umständen auch noch weiter) festgestellt werden kann, ob der Tannenhäher einen vollen Kehlsack hat (Abb. 22, 23, 24). Insbesondere ist dies auch von hinten möglich, da der Kehlsack unter der Brust stark durchhängt. Schwer befrachtete Tannenhäher erinnern im Fluge in gewisser Weise an die Haltung eines Reihs.



Abb. 22: Tannenhäher mit vollem Kehlsack rastet.
Val Morteratsch, September 1975.

Beim Sammeln und Transportieren beteiligen sich auch die Junghäher. Die Unterscheidung der Alt- und Junghäher im Felde ist zu dieser Jahreszeit zwar normalerweise nicht mehr möglich, jedoch konnten in zwei Fällen im September Jungvögel aus Spätbruten identifiziert werden, die sich noch in der Mauser vom (eindeutig erkennbaren) Nestkleid ins Jugendkleid befanden. Bereits Junghäher können also ein Revier mit Vorratslagern besitzen, wenn dieses auch noch nicht das bleibende zu sein braucht und vielleicht in der Struktur von Altvogelrevieren abweicht. Die Junghäher hätten ohne Vorräte keine Chance, den Winter über im Arven-Lärchenwald zu überdauern und könnten frühestens im Juni des folgenden Jahres aus dem Winterquartier zurückkehren.

3.2.3.2.1 Transportentfernungen

Das Ausmaß der Transporte war besonders 1974 beträchtlich, nahezu die gesamte Population des Oberengadins war in Bewegung (Abb. 20). Distanzen von

5 km und mehr wurden an mehreren Stellen des Engadins zurückgelegt: so vom Hahnenseegebiet bis zum Stazer Wald, von Muottas Pontresina zum Stazer Wald (wahrscheinlich z. T. auch vom Val Morteratsch, 8 km), vom Nordwesthang des Haupttales ins Val Bever, vom Val Susauna über das Haupttal hinweg in den Nationalpark. Der freie Überflug des Haupttals in 200-400 m Höhe überm Talboden wurde keineswegs gescheut. Er wurde an mindestens 7 Stellen festgestellt, u.a. auch an der breitesten Talweitung bei Samedan und Bever (2,5 km). Die Transporthäufigkeit

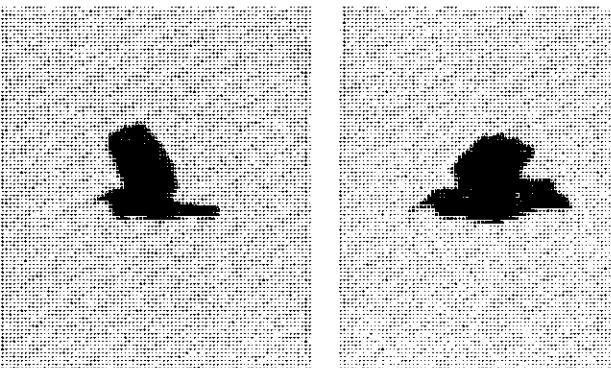


Abb. 23 und 24: Tannenhäher mit vollem Kehlsack beim Weitstreckentransport mit Arvennüssen und mit Haselnüssen, von denen er noch eine im Schnabel hält. September 1975.

im Haupttal ist entlang des Südosthangs weitaus geringer als am Nordwesthang, da am ersten die Tannenhäherpopulation entsprechend den geringen Waldflächen und den überwiegenden Lärchenbeständen klein ist.

Selbst im Bergell beheimatete Tannenhäher holten sich Arvennüsse aus dem Val Forno und am Nordwesthang bei Sils, wie die Beobachtungen bei Maloja ergaben. Die Entfernung zwischen Sils-Maria und dem Albignatal (eines der hauptsächlichen Herkunftsgebiete der aus dem Bergell stammenden Häher) beträgt 12 km. Diese Beobachtung von ins Bergell abtransportierenden Hähern am Malojapass machen bereits SUTTER u. AMANN (1956).

Vergleicht man dazu die Transportverhältnisse von 1975, so fällt sofort auf, daß viel weniger Häher beteiligt waren (Abb. 21). Die allgemein schlechte Zapfenernte bot kaum Möglichkeiten, in anderen Gebieten noch zusätzlich ernten zu können. Sehr interessant ist die Umkehrung der Transportrichtung im Engadin oberhalb Silvaplana gegenüber 1974, denn diese Populationen beteiligten sich an einer nur mittelmäßigen Haselnüßernte im Bergell. Die obersten Haselnüsse stehen im Bosco da Barga bei 1420 m, die Sammeltätigkeit konzentrierte sich jedoch auf die besser fruchten-

den Blische bei Roticcio (1160-1350 m) und Pranzaria (1160-1280 m). Durch Funde von Schalen der wilden Haselnuß in aufgegrabenen Vorratslagern im Waldteil Fratta/Silvaplana (bei 1950 m) konnte der durch die Beobachtungen vermutete durchgehende Transport bis hierher belegt werden. Der Tannenhäher hatte dabei eine Entfernung von 15 km bei einem Höhenunterschied von ca. 700 m zurückgelegt (vgl. Abb. 25).



Abb. 25: Blick vom Albignatal bergellaufwärts. Auf der Waldlichtung links vorne (Bosch da Barga) befinden sich die höchstgelegenen Haselstauden. Im Hintergrund ist der Talabschluß durch die flache Malojaschwelle zu sehen. Der Tannenhähertransport vollzog sich vorwiegend entlang der linken Talflanke. Im Vordergrund eine "Wetterarve", hinten links der Piz Lunghin. September 1975.

Dagegen konnte in beiden Jahren kein Transport über die unbewaldeten Pässe Bernina, Julier und Albula festgestellt werden, obwohl die Entfernungen zwischen den Waldungen der beiden Paßseiten höchstens 10 km betragen und die zu überwindende Höhendifferenz von 200-300 m keinerlei Hindernis darstellt. Auch bei einer Kontrolle 1976 am Passo del Muretto (2560 m üb. NN), dem Übergang vom Val Forno ins Val Malenco, war kein Tannenhäher beim Oberflug zu beobachten. Die Entfernung zwischen den Arvenbeständen beträgt hier lediglich 6 km, jedoch erscheint die Schneewand des Passes (im Herbst) mit 600 m Höhendifferenz durch die kurze Distanz als starke optische Schranke. In Vollmastjahren muß jedoch mit einem vielleicht sogar regen Fußtransport

über die Pässe gerechnet werden. HOLTMEIER (mdl.) berichtete mir von Tannenhähern, die im Herbst 1969 mit vollem Kehlsack den Julier in Richtung Bivio überquerten.

Umfangreiche Transportaktivitäten stellte ich anfangs Oktober 1975 im Bereich der Turracher Höhe (Kärnten/Steiermark) fest. Die längste Transportdistanz von gut 10 km führte vom Speikofel-Gebiet das Gurktal hinunter bis an den Nordabhang des Wöllauer Nock. Auch hier spielte sich das Transportgeschehen ähnlich wie im Bergell unmittelbar an der Arealgrenze der Arve ab. Für die Samenverbreitung der Arve ist es von großer Wichtigkeit, daß auch (oder gerade) am Arealrand große Entfernungen vom Tannenhäher überbrückt werden.

Die aus Sibirien mitgeteilten Transportdistanzen gleichen den hier aufgeföhrten: 3-10 km (MEZHENNYJ 1964), bis 10 km (KONEV 1951 und SMIRNOV 1957, beide zit. in TURCEK u. KELSO 1968), bis 15 km (REJMERS 1958). Für den nordamerikanischen Clark's Nutcracker (*N. columbiana*) geben VANDER WALL u. BALDA (1977) Entfernungen bis zu 22 km und 600 Höhenmetern an.

3.2.3.2.2 Dauer und Verlauf des Transports

Den jahreszeitlichen Verlauf des Transportgeschehens verfolgte ich 1975 an vier verschiedenen Punkten (Abb. 26). Beim Kurzstreckentransport über 1-2 km ergab sich sowohl im Bergell (Roticcio - Albigna) als auch im Stazer Wald (Nordhang-Rundhöckergebiet) ein breiter Kurvenrücken, d.h. eine etwa gleichbleibende Anzahl von Individuen beteiligte sich über längere Zeit an der Ernte im gleichen Waldgebiet. Während die Tannenhäherpopulation des Rundhöckergeländes im Stazer Wald noch an dessen Nordhang die restlichen Zapfen aberntete, fielen dessen Bewohner bereits ins benachbarte, zapfenreichere Rosegtal. Es war also ein Transport von dort für die Tannenhäher des Stazer Nordhangs bereits lohnend, für die des weiter entfernten Rundhöckergebietes noch nicht. Die Tannenhäher vermögen Aufwand und Nutzen des Transports anscheinend gut einzuschätzen. Sammelplätze werden nur kurzfristig zu Beginn des allgemeinen Weitstreckentransportes, wenn das Zapfangebot noch reichlich ist und eine große Anziehungskraft ausübt, von einer maximalen Zahl von Tannenhähern besucht. Das drückt sich in Abb. 26 in den schmalgipfligen, linkssteilen Kurven des Weitstreckentransports aus. Die Beobachtungen von SWANBERG (1951) in Schweden ergaben ebenfalls eine linkssteile Kurve für den Weitstreckentransport.

Die sammelnden und transportierenden Häher sind

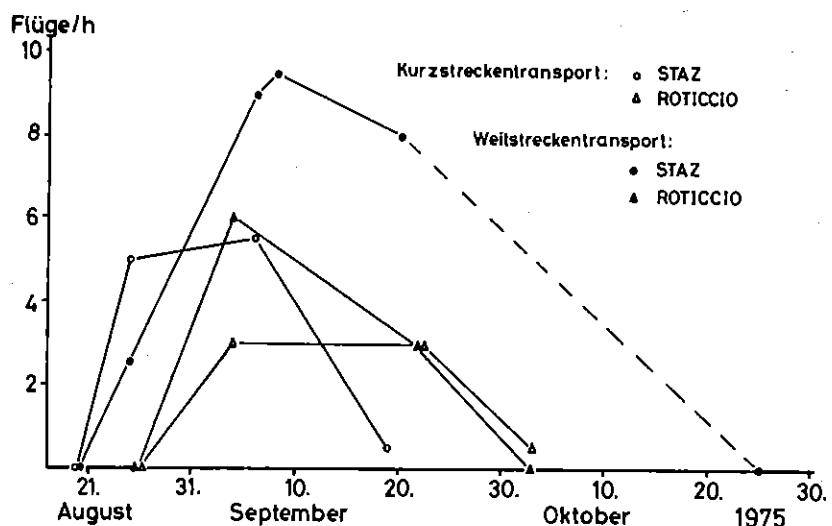


Abb. 26: Jahreszeitliche Verteilung des Tannenhähertransports im Stazer Wald (Arvennüsse) und bei Roticcio im Bergell (Haselnüsse). Aufgetragen sind jeweils die Tagesmittel der stündlichen Flugzahl.

den ganzen Tag über aktiv. Bei der Kontrolle des Weitstreckentransportes ergab sich die in Abb. 27 dargestellte tageszeitliche Verteilung. SWANBERG (1951) erhielt wiederum eine ganz ähnliche Kurve. Die Aktivität war bei beiden Untersuchungen am Vormittag etwas höher als am Nachmittag, sie beginnt um die Zeit des Sonnenaufgangs und dauert bis kurz nach Sonnenuntergang. Die letzten zurückkehrenden Häher hatten jedoch keinen vollen Kehlsack mehr, da die fortschreitende Dämmerung ihnen keine Zeit mehr zum Verstecken der Nüßchen gelassen hätte. VANDER

WALL u. BALDA stellten hingegen beim Weitstreckentransport des Clark's Nutcrackers einen bemerkenswerten Aktivitätsgipfel am Spätnachmittag fest.

3.2.3.3 Die Orientierung beim Auffinden der Sammelplätze

Die großen Distanzen zwischen den Wohnrevieren und manchen Sammelplätzen werfen die Frage auf, wie der Tannenhäher herausfindet, wo das momentan größte Zapfengebot herrscht. Es fällt auf, daß bereits

MORTERATSCH 18./23.9.1975

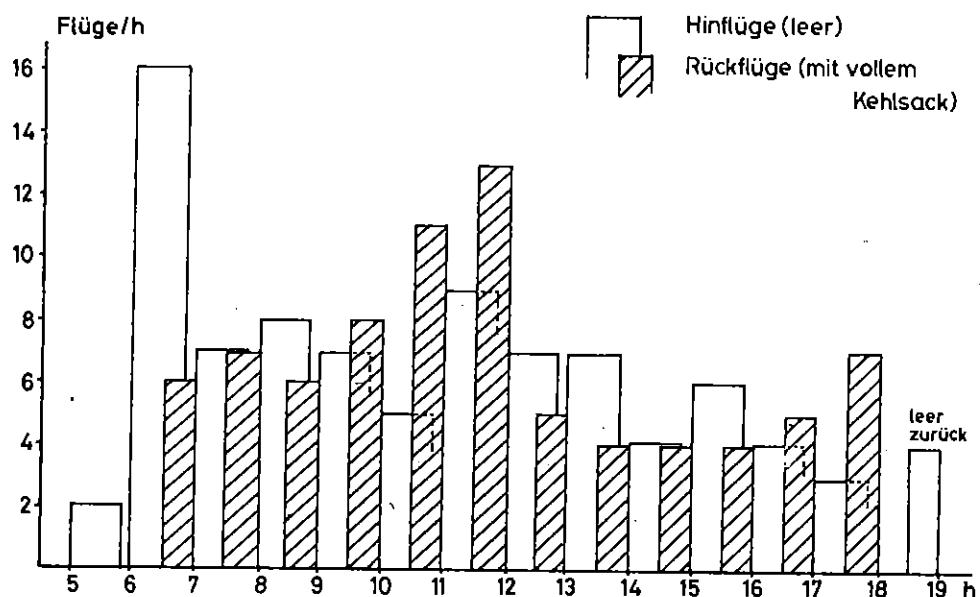


Abb. 27: Tageszeitliche Verteilung des Weitstreckentransports der Tannenhäher am Ausgang des Morteratschtales. Es konnten insgesamt 85 Hinflüge und 83 Rückflüge zwischen 5⁵⁷ h und 18²⁶ h registriert werden.

vor Beginn der Zapfenreife die Tannenhäher beginnen, vermehrt sozialen Kontakt aufzunehmen, der zur Brutzeit auf mehr zufälliges Zusammentreffen mit den Reviernachbarn beschränkt war. Dies äußert sich vornehmlich in dem nun überall zu hörenden charakteristischen lauten Schnarren. Gleichzeitig halten sich die einzelnen Vögel nicht mehr streng an ihr Territorium, auch streifen die jetzt selbständigen Junghäher weit umher.

Einzelne Beobachtungen von Hähern mit vollem Kehlsack, die schon vor der allgemeinen Weitstrekkentransportzeit große Entfernung zurücklegen, sprechen dafür, daß zumindest einige wenige Vögel aktiv auch weit entfernte Wälder nach guter Ernte absuchen. Gesteigerte detriebsamkeit und vermehrte soziale Aufmerksamkeit fürfte den Hähern ermöglichen, die Sammelzentren ziemlich schnell durch die Beobachtung der Tätigkeit von Artgenossen herauszufinden. Einen konkreten Hinweis hierfür erhielt ich durch Beobachtungen an der Futterstelle. Wurden in der Nähe sitzende Tannenhäher durch tatsächliches oder scheinbares Futterauslegen zum Anfliegen des Futterbrettes veranlaßt, so reagierten darauf selbst weit entfernt sich aufhaltende Tannenhäher und flogen herbei, obwohl sie nachweislich das Futterauslegen selbst nicht sehen konnten. Verstärkt wird die Reaktion noch, wenn die Tannenhäher in der Nähe der Futterstelle in einer charakteristischen Abwandlung des üblichen Schnarrens rufen (mehrfaich wiederholt, hoch und kurz).

Ist der Sammelplatz erst einmal gefunden, so dürfte den Hähern die weitere Orientierung für Hin- und Rückflug anhand der Topographie keine Schwierigkeiten mehr bereiten. Bei schlechtem Wetter (Regen, Schneetreiben, Nebel) wird der Transport etwas eingeschränkt, kommt aber normalerweise nicht zum Erliegen. Leider waren bei starker Sichtbehinderung auch keine genaueren Beobachtungen mehr möglich.

Jedenfalls besitzt der Tannenhäher nicht nur eine sehr gute örtliche, sondern auch eine ausgezeichnete regionale Ortskenntnis. Schon seine hohe Lebenserwartung ermöglicht ihm, in hohem Maße diesbezügliche Erfahrungen zu sammeln. Das schnelle Auffinden von bevorzugten Sammelplätzen in Waldgebieten, die in vielen Jahren durch hohe Samenproduktion auffallen (z. B. die arvenreichen Nebentäler Morteratsch, Roseg, Forno), sowie das Überwechseln von Bergeller Hähern ins Engadin und umgekehrt trotz der etwa 3 km breiten annähernd waldlosen Strecke bei Maloja deuten auf Traditionsbildung hin. Besonders bemerkenswert erscheint mir hierbei das Auffinden der kleinflächigen Haselvorkommen im Bergell durch Enga-

diner Häher, da die Haselnuß ja gewöhnlich nicht zur Nahrung der Tannenhäher im Arvenwald gehört.

3.2.4 Das Anlegen der Vorräte

Die im eigenen Revier gesammelten oder von anderswo herbeigeschafften Arvennüsse bilden die Nahrungsgrundlage für die Überwinterung und Fortpflanzung des Tannenhäfers. Es ist von ausschlaggebender Bedeutung, in welchem Umfang sie ihm während dieser Zeit zur Verfügung stehen. Deshalb sind die Verhaltensweisen zum Verstecken und Wiederfinden von Nahrungsvorräten, die bei allen Rabenverwandten (*Corvidae*) in Erscheinung treten, beim Tannenhäher am weitesten entwickelt. Die grundsätzlichen Strukturelemente dieser Verhaltensweisen sind angeboren und deshalb schon beim unselbständigen Jungvogel zu beobachten.

3.2.4.1 Versteckorte und Verhalten beim Verstecken

Fast ausnahmslos legt der Tannenhäher die Verstecke in seinem eigenen Revier an. Er braucht deshalb während der Zeit, in der er auf die Vorräte angewiesen ist, keine zusätzlichen Wegstrecken zurückzulegen. Die Verstecke sind über das ganze, etwa 6 ha große Revier verteilt, aber an günstigen Stellen gehäuft angelegt.

Für die Verstecke am Boden sucht er sich vegetationsarme Stellen oder solche mit niedriger Vegetation aus, an denen er beim Graben nicht durch die Pflanzen behindert wird, freien Anflug hat und den Überblick über das Gelände bewahrt. Zu den bevorzugten Versteckorten gehören vor allem die Umgebung der Stammbasis unter dichten Kronen, felsige Kuppen und Abhänge, sowie erhöhte Stellen im Mikrorelief (Zwergstrauchbulten, Baumstümpfe, Überwachsene Steine usw.). Stark strukturiertes Gelände wird in jedem Falle zur Versteckanlage bevorzugt. Übersteigt die Höhe der Vegetationsdecke etwa 20 cm, also seine eigene Höhe, so meidet er diese Stellen als Versteckplätze. Dazu zählen Geländepartien, die vorwiegend Alpenrosenblüche, Grünerlengebüsche, Hochstaudenfluren oder geschlossene Rasendecken mit Wolligem Reitgras (*Calamagrostis villosa*) aufweisen. Sobald sich hier jedoch Zwergstrauchbulten, Baumstümpfe oder andere (grasfreie) Erhebungen vorfinden, werden sie vom Tannenhäher zur Vorratsanlegung benutzt. Auch stark vernähte Stellen lehnt er nicht ab, solange die Pflanzendecke niedrig bleibt.

Die Mehrzahl der Tannenhäherreviere grenzt an offenes Gelände oder schließt eine Lawinengasse

oder Lichtung ein. Diese Freiflächen werden zur Vorratshortung mitbenutzt, wenn auch in geringerem Maße. Allerdings bleiben Weideflächen oft davon ausgeschlossen, wenn sie im Mikrorelief nur wenig differenziert sind oder wenn ausgedehnte Borstgrasrasen (*Nardetum*) vorhanden sind, die dem Häher wegen ihrer Dichte und Elastizität erhebliche Schwierigkeiten beim Graben bereiten.

Der Tannenhäher versteckt seine Vorräte jedoch nicht nur im Boden, sondern in größerem Umfange auch auf Bäumen. Er schiebt die Nüßchen einzeln in dichte Flechtenpolster oder in Vertiefungen dicker Äste, wo er sie zusätzlich mit Flechten abdeckt. Übereinstimmend mit MEZHENNYJ (1964) beobachtete ich nie, daß Baumhöhlen oder Spalten im Stamm zur Nußdeponie benutzt wurden; hier ist anscheinend die Konkurrenz durch Kleiber und Spechte zu groß. Für haselnußverzehrende Populationen wurden bis jetzt keine Baumverstecke nachgewiesen, wohl weil die Haselnüsse dafür zu groß sind.

Beim Verstecken geht der Tannenhäher recht behutsam vor. Öfters stochert er an mehreren Stellen im Boden, bevor er sich für den endgültigen Versteckort entscheidet. Dort stößt er einige Male kräftig in den Boden, um dann unter Zittern des ganzen Körpers nacheinander einige Arvennüsse aus seinem Kehlsack hervorzuwürgen, die er durch den leicht geöffneten Schnabel einzeln in das 0,5 - 2 cm tiefe Erdloch gleiten lässt. Die Verstecke deckt der Tannenhäher so sorgfältig mit Streu, Flechten oder ähnlichem zu, daß sie äußerlich nicht durch das geringste Merkmal kenntlich sind. Bleibt er ungestört, hüpfst er meist weiter, um in der Nähe weitere Depots aus seinem Kehlsack anzulegen. Die Bodenverstecke werden immer in der Streu bzw. den obersten Bodenschichten angelegt, nie in der Bodenvegetation selbst.

Zur Anlage eines Bodendepots braucht der Tannenhäher in der Regel nur 10-20 Sekunden in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Untergrunds und der Anzahl der abgelegten Nüsse. Unter Berücksichtigung der Zeit für die Fortbewegung zwischen den Versteckplätzen und für die Auswahl des neuen Versteckortes benötigt er durchschnittlich 33 sec pro Vorratslager (n= 98 Verstecke von 12 Exemplaren). Der schnellste von ihnen schaffte jedoch 17 Verstecke in 3 1/2 min, d.h. 1 Versteck innerhalb 12 sec. Zur Deponie des Inhalts eines vollen Kehlsackes (ca. 50 Nüßchen) benötigt der Tannenhäher somit nicht einmal 10 Minuten.

3.2.4.2 Gemeinschaftliche Versteckplätze

Während der Tannenhäher getrennte Reviere besitzt

und dort seine Vorräte versteckt, wird vom nah verwandten amerikanischen Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) berichtet (VANDER WALL u. BALDA, 1977), daß er außerdem einen beträchtlichen Teil der Vorräte auf gemeinschaftlichen Versteckflächen hortet. Dies sind in der Regel steile südexponierte Hänge, die klimatisch begünstigt sind und eine wesentlich geringere Schneedeckenandauer aufweisen. Ein derartiges Verhalten gibt es beim europäischen (und sibirischen) Tannenhäher nur ausnahmsweise. Beobachtungen vom Südhang des Strettauhügels im Stazer Wald (Abb.5) deuten daraufhin, daß es echte Entsprechungen zu den Gemeinschaftsflächen des Clark's Nutcracker geben dürfte. Wiederholt waren in der Zeit von Februar bis April in den Jahren 1974 bis 76 bis zu 5 Exemplare an dem steilen, locker bewaldeten und früh ausapernden Südosthang La Stretta mit dem Ausgraben von Vorräten beschäftigt und insgesamt bis zu 12 Exemplare dort versammelt. Auffälligerweise konnte gerade dieser als Versteckplatz gut geeignete Hang nie mit Sicherheit einem der umliegenden Reviere zugeordnet werden. Hingegen finden sich hier regelmäßig die sog. Frühjahresgesellschaften ein. Dieses Gebiet besitzt somit einen ausgesprochen hohen sozialen Stellenwert für die Tannenhäherpopulation.

Die Kampfzone oberhalb der Waldgrenze stellt ebenfalls eine gemeinschaftliche Versteckfläche dar. Im Unterschied zu den eben erwähnten Gemeinschaftsflächen handelt es sich bei der Kampfzone aber um ein für die Tannenhäherpopulation unbedeutendes Versteckgebiet. Es ist interessant, daß sich das gemeinschaftliche Verstecken beim europäischen Tannenhäher gerade in diesem unwesentlichen Versteckbereich häufig findet; vielleicht hat diese Verhaltensweise hier ihren Ursprung genommen.

Das gemeinschaftliche Benutzen von Versteckplätzen fügt sich widerspruchslös in viele andere Verhaltensweisen des Tannenhäfers ein - gemeinschaftliche Ernte der Arvenzapfen, gemeinsamer Besuch von Futterplätzen in menschlichen Siedlungen, starke Überlappung der einzelnen Reviere, Dulden fremder Artgenossen im Revier, gemeinsame Treffen zur Balzzeit (Frühjahresgesellschaften) - die alle gleichgerichtet zu einer Soziabilität höherer Ordnung hin tendieren. *Nucifraga columbiana* ist in dieser Entwicklung anscheinend schon einen Schritt weiter.

3.2.4.3 Zwischenverstecke

Ein beträchtlicher Teil der Ernte wird in vorläufigen Verstecken, sogenannten Zwischenverstecken, untergebracht. Das sind in vielen Fällen die ganzen, vollen Zapfen, die dadurch dem Zugriff anderer Tiere oder auch Artgenossen entzogen werden. Die

Erntegeschwindigkeit wird vergrößert, da das zeitraubende Herausklauben der Nüsse aus dem Zapfen auf später verschoben wird. Zwischenverstecke werden sowohl im eigenen Revier als auch außerhalb, z. B. am Sammelplatz, angelegt.

Sind bereits alle Zapfen abgeerntet, so kann man immer noch in geringerem Umfang das Abtransportieren von Nüssen aus Zwischenverstecken feststellen. Die Häher lassen sich damit jedoch Zeit. So beobachtete ich 1975 noch etwa 5 Wochen nach Ernteschluß am 11. November einen Tannenhäher, der Haselnüsse vom Bergell ins Engadin brachte.

Im Bereich des Stazer Waldes und im Morteratschtal konnte ich vielfach beobachten, daß die Tannenhäher für die ganzen Zapfen ein Zwischenversteck außerhalb des Waldes (nicht jedoch oberhalb der Waldgrenze) bevorzugten. Oft sogar benutzten sie Verstecke in ausgesprochen feuchtem Gelände. Da Zapfen längst nicht so gut versteckt werden können wie die Nüßchen, bedeutet dies wahrscheinlich einen selektiven Vorteil gegenüber Mäusen und Eichhörnchen, die nasses bzw. baumloses Gelände meiden.

Im Gegensatz zu den endgültigen Verstecken werden Zwischenverstecke auch im Schnee angelegt. Dies läßt sich leicht in der Umgebung der Futterstelle beobachten. Doch werden diese Vorräte manchmal schon nach einer Viertelstunde wieder ausgegraben, wenn am Futterhaus nichts mehr zu holen ist. Der Effekt der Erhöhung der "Erntegeschwindigkeit" tritt hier klar in Erscheinung. Von Zwischenverstecken könnte man schließlich auch sprechen, wenn der Tannenhäher eine Störung auf sich zukommen sieht und schnell noch den Zapfen vorher versteckt.

Im mageren Zapfenjahr 1975 war nach der Ernte oft zu beobachten, wie die Tannenhäher damit beschäftigt waren, die Nüsse auszugraben und in neue Verstecke zu bringen. Da dies in besseren Jahren nicht (oder vorsichtiger: kaum) vorkommt, dürfte es sich um eine Abreaktion des nicht genügend beanspruchten Verstecktriebes handeln. In diesem Sinne waren die zuerst angelegten Vorräte also keine Zwischenverstecke. Diesem zusätzlichen Umverstecken kommt keine Bedeutung zu in Bezug auf Sicherheit vor konkurrierenden Arten oder Artgenossen, da die Erfolgsrate beim Wiederausgraben 1975 nicht höher lag als in den Normaljahren 1974 und 76. Nach den ersten stärkeren Schneefällen wurde das Umverstecken eingestellt.

3.2.4.4 Die Größe der Vorratslager

Die Anzahl der Nüßchen im einzelnen Vorratslager unterliegt einem starken Selektionsdruck. Große Vor-

ratslager sparen Energie beim Anlegen und Ausgraben und die Versteckorte könnten durch die geringere Anzahl der insgesamt benötigten Verstecke vom Häher leichter in Erinnerung behalten werden. Andererseits werden große Verstecke leichter von Konkurrenten entdeckt und ausgeraubt. Für den Häher böten Verstecke, die eine ausgiebige Mahlzeit liefern, also etwa 20 Arvennüßchen enthielten, das günstigste Verhältnis zwischen Aufwand und Nutzen. Tatsächlich sind die Vorratslager aber viel kleiner und der Selektionsdruck durch Mäuse, Eichhörnchen usw. dürfte somit groß sein. Je substratärmer der Versteckort ist, desto kleiner ist die Anzahl der versteckten Nüsse. Es ist leicht einsichtig, daß flachgründiger Boden weniger Schutz vor Entdeckungen durch den Geruchssinn der konkurrierenden Nagetiere bietet als dicke Humuspolster.

Der Tannenhäher besitzt einen sehr einfachen Mechanismus, auf Grund dessen sich die Größe der Vorratslager ergibt. Die mit wenigen Schnabelhieben erzielte Bodenvertiefung bestimmt durch ihre Größe die Anzahl der Nüßchen, die sie aufnehmen kann. Diese von LÜHRL (1970) in der Voliere entdeckte Verhaltensweise bestätigte sich auch im Freiland. Die größten Vorratslager (bis 24 Nüßchen) sind in den dicken Rohhumuspolstern zu finden, während in verfestigten oder flachgründigen Böden unter Baumkronen, über anstehendem Fels usw. nur eines oder wenige Nüßchen ein Vorratslager bilden. Entsprechend werden in den Flechtenpolstern der Baumkronen fast immer nur einzelne Nüßchen versteckt.

Die Anzahl der Nüßchen pro Vorratslager ermittelte ich auf verschiedenen Wegen (Tab. 11). Die Nüßchenzahlen der beim flächenhaften Abtragen des Waldbodens entdeckten, noch unangetasteten Vorratslager ($\bar{\theta} = 3,5$) und die indirekt über die vom Tannenhäher ausgegrabenen Verstecke ermittelten Zahlen (3,8) stimmen recht gut überein. Der Fehler, der bei der indirekten Erfassung dadurch entstehen könnte, daß der Tannenhäher nicht sofort alle Nüßchen am Ort der Grabung öffnet, ist also unwesentlich. Die Beobachtungen oberhalb der Waldgrenze, wo man die Vögel längere Zeit verfolgen kann, ergaben mit 5,7 Nüßchen pro Versteck den höchsten Wert. Möglicherweise werden auf Freiflächen außerhalb des Waldes größere Einzelvorräte angelegt (mehr Energieaufwand durch Flugstrecken und höhere Schneedecke, geringere Konkurrenz durch Fehlen des Eichhörnchens).

Vom Sibirischen Tannenhäher (*N. c. macrorhynchos*) werden etwas größere Vorratslager angegeben: 3-28 (KUZNETSOW 1959), 7-15 (ausnahmsweise 23) (REJMERS 1959), durchschnittlich 5-6 Nüßchen von *Pinus sibirica* bzw. durchschnittlich 12 Nüßchen (ausnahmsweise 48) von *Pinus pumila* (MEZHEN-

NYJ 1964 und in EGOROV 1961). Die höheren Nußzahlen ergeben sich vielleicht aus besseren Versteckmöglichkeiten, die die ausgeprägten Rohhumusauflagen in vielen Waldtypen Sibiriens bieten.

Die Nußchenzahl pro Versteck war jahrweise verschieden, und zwar unabhängig vom Samenertrag der Arve. Im zapfenarmen Jahr 1975 wurden etwa gleich große Verstecke angelegt wie im darauffolgenden,

mittelmäßigen Zapfenjahr. Die geringe Anzahl von Nußchen pro Versteck im Winter 74/75 könnte damit zusammenhängen, daß damals bereits Ende September, also noch mitten in der Sammelzeit, nach starken Schneefällen eine geschlossene Schneedecke liegen blieb. Die damit verbundene Schwierigkeit beim Verstecken der Vorräte mag den geringeren Umfang der Einzelvorräte bedingt haben. Ebenfalls jährliche

Tab. 11: Anzahl der Arvennußchen je Vorratslager im Boden, ermittelt nach verschiedenen Beobachtungsmethoden. Angegeben sind Durchschnitt, Extremwerte und Anzahl der Feststellungen (n).

	74/75	75/76	76/77
vom Tannenhäher ausgegrabene Vorräte	2,7 (1-24) n= 834	3,6 (1-17) n= 314	3,8 (1-17) n= 106
Beobachtungen beim Verstecken oberhalb der Waldgrenze	5,7 (2- 8) n= 19	-	-
Eigene Grabungen (innerhalb des Waldes)	-	-	3,5 (1-13) (n= 37)

signifikante Schwankungen in der Größe der Vorratslager verzeichnete TOMBACK (1974) beim Clark's Nutcracker.

Eigenartig ist die zunehmende Nußchenzahl der geöffneten Verstecke im Laufe des Winters, die in allen 3 Jahren beobachtet wurde (Abb. 28). Möglicherweise hängt dies mit der Fortpflanzungszeit zusammen, jedoch gibt es noch keine sinnvolle Erklärung, wie dieses Ansteigen zustande kommen könnte.

3.2.4.5 Die Flächendichte der Vorratslager im Boden

Die Nüsse versteckenden Tannenhäher sind innerhalb des Waldes nur kurzfristig zu verfolgen. Sie lassen sich zwar durch eine zufällige Begegnung mit dem Beobachter kaum stören, reagieren aber auf eine Verfolgung empfindlich und wechseln in einen anderen Revierteil über. Bei der Verstecktätigkeit auf Bäumen können die Tannenhäher leichter entdeckt und verfolgt werden und sie sind dabei gegen Störungen

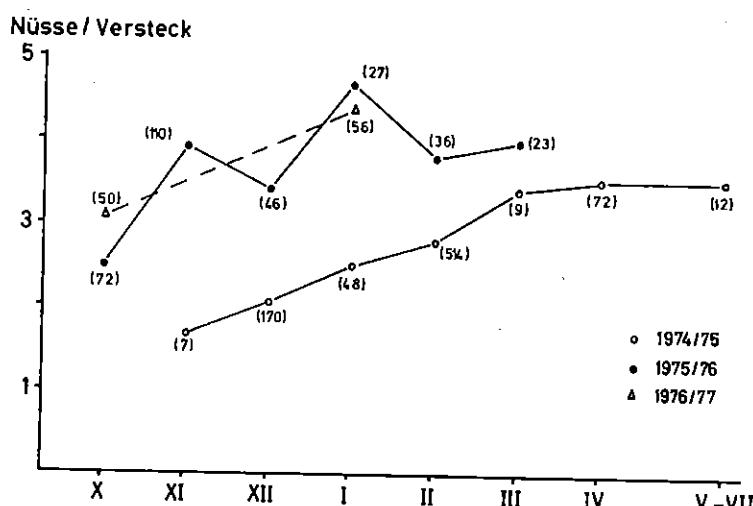


Abb. 28: Anzahl der Arvennüsse pro Vorratslager nach Kontrollen der vom Tannenhäher im Stazer Wald aufgegrabenen Verstecke. In Klammern ist die Anzahl der untersuchten Versteckgrabungen angegeben.

nicht so empfindlich wie am Boden, wo man sie oft erst bemerkt, wenn sie auffliegen. Es ist deshalb nicht möglich, aus den Revierbeobachtungen quantitative Angaben über die Verteilung der gehorteten Nüsse auf die beiden Versteckorttypen Boden und Geäst abzuleiten.

Um einen Anhaltspunkt der Flächendichte der Verstecke im Boden zu bekommen, hob ich im bevorzugten Versteckbereich unter dichten Baumkronen jeweils auf 1/4 Quadratmeter die Streu und oberste Bodenschicht ab. Es ergaben sich nach der Erntezeit pro m² 2,5 diesjährige Vorratslager und 0,7 ungenutzte bzw. vergessene Vorratslager aus früheren Jahren. An weniger günstigen Stellen dürfte die Anzahl der Verstecke schätzungsweise ein Zehntel dessen betragen.

BIBIKOV (1948) macht für einige Hauptwaldtypen der sibirischen Taiga aufgrund von 68 Probeflächen (je 1 m²) folgende Angaben über die durchschnittliche Versteckzahl pro ha: 833 in Mischwäldern der Flußtäler, 3334 an Hängen mit Arvenwäldern, 417 in Birkenwäldern, 1665 für die Gebirgstundra. REJMERS (1956) gibt durchschnittlich 5 kg Nüsse pro ha Arven- bzw. Arvenmischwald an, das entspricht etwa 2000-3000 Verstecken/ha.

3.2.4.6 Verstecktätigkeit oberhalb der Waldgrenze

Die Verstecktätigkeit des Tannenhäfers im offenen Gelände, insbesondere oberhalb der aktuellen Waldgrenze ist aus forstwirtschaftlicher Sicht sehr bedeutsam. Es bestehen hier nicht die Beobachtungsschwierigkeiten, wie innerhalb des Waldes, so daß

das Verhalten der Häher hier eingehend beobachtet werden konnte.

Die Verstecktätigkeit oberhalb der Waldgrenze setzt für die dabei beteiligten Tannenhäher ein günstiges Zapfenangebot an der betreffenden Hangpartie voraus. Die Maxima der Transportflüge (Abb. 29) spiegeln die günstigste Relation zwischen Menge, Reife und Transportdistanz der Zapfen wider. 1974 setzte allerdings eine längere Schlechtwetterperiode, die bereits Ende September eine geschlossene Schneedecke brachte, dem Treiben ein Ende und 1975 war die Aktivität wegen der Zapfenarmut sehr gering. Sind die Tannenhäher zum Weitstreckentransport genötigt, so wird die Tätigkeit oberhalb der Waldgrenze stark eingeschränkt. Die tageszeitliche Verteilung der Transportflüge über die Waldgrenze hinaus (Abb. 30) entspricht der beim Weitstreckentransport, das Maxima liegt wie dort am späten Vormittag.

Aus den vorliegenden Daten ist eine Abschätzung der Gesamtmenge der über die Waldgrenze hinaus transportierten Menge an Nüssen möglich. Legt man die Kurve der durchschnittlichen stündlichen Leistung an allen Transporttagen und eine tägliche Transportdauer von 11 Stunden zugrunde und rechnet die Werte für die gegebene Kontrollstrecke von 600 m auf 1 km um, so summieren sich für die Erntezeit 1974 1470 Transportflüge und für 1975 380 Transportflüge pro km Waldgrenze. Bei 24 Transportflügen, die während der ganzen Versteckdauer oberhalb der Waldgrenze verfolgt werden konnten, wurden durchschnittlich 7,2 Verstecke angelegt, wobei wiederum bei 19 Verstecken die abgelegte Nußzahl mit durchschnittlich 5,7 bestimmt werden konnte.

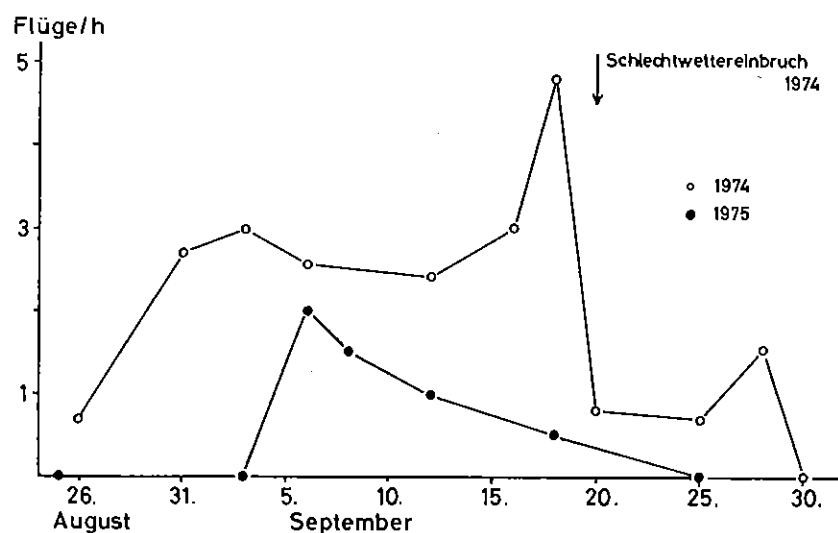


Abb. 29: Jahreszeitliche Verteilung der Transportflüge des Tannenhäfers über die Stazer Waldgrenze. Angegeben ist das tägliche Stundenmittel auf einer Kontrollstrecke von 600 m.

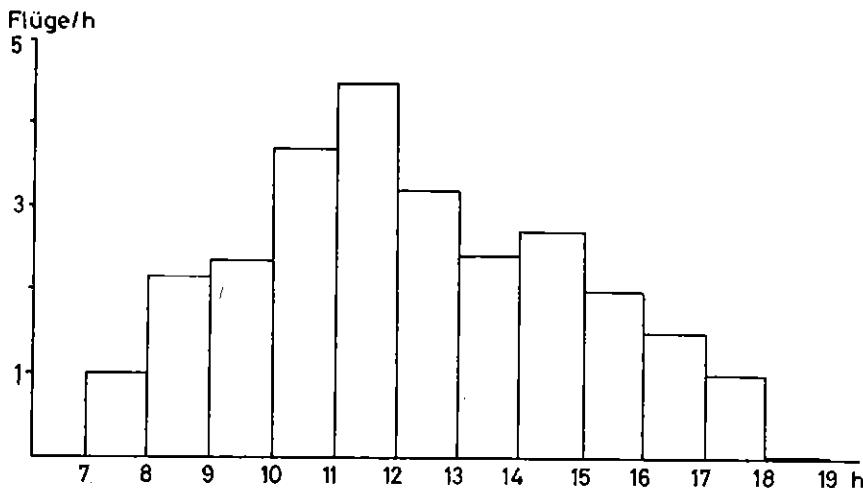


Abb. 30: Durchschnittliche tageszeitliche Verteilung der Transportflüge des Tannenhäthers über die Stazer Waldgrenze im September 1974.

Die daraus errechneten Zahlen der Verstecke und transportierten Nüsse sind in Tab. 12 zusammengestellt. Zum Vergleich sind dazu noch die Zahlen der pro ha Horizontalfläche versteckten Nüsse angegeben.

Am Transport über die Waldgrenze hinaus sind aller Wahrscheinlichkeit nach nur die Bewohner des obersten Waldgürtels beteiligt. So konnte ich an der 600 m langen Kontrollstrecke nie mehr als 5 Individuen gleichzeitig oder in kurzen Abständen hintereinander beobachten, was den in diesem Bereich ansässigen 2-3 Brutpaaren entspricht. Obwohl sich die einzelnen Individuen nur selten in Körpermerkmalen unterscheiden, waren doch Transportstrecke und Zeitpunkt des Erscheinen ein Anhaltspunkt für die individuelle Unterscheidung. In vielen Fällen ergab sich ein halbstündiger Transportrhythmus, wobei nur etwa 10 min oberhalb der Waldgrenze verbracht wurden.

Beim Aufstieg mit gefülltem Kehlsack ziehen die Tannenhäher weite Kreise, da ihnen vermutlich der direkte Steigflug mit ihrer Last zu beschwerlich ist. Dabei rasten sie immer wieder für kurze Zeit auf Baumspitzen oder Felsvorsprüngen. Manche beginnen bereits knapp oberhalb der Waldgrenze mit ihrer

Verstecktätigkeit, viele aber erst 100 oder sogar 200 m darüber. Teils hüpfend, teils fliegend steigen sie immer höher, bis sie den ganzen mitgebrachten Vorrat versteckt haben. Sie halten sich bevorzugt an konvexe Geländeformen wie Grate, Rippen, Abrißkanten, Felsnasen und -bänder, an denen sie in wechselnden Abständen ihre Nüsse verbergen. Mulden und Einbuchtungen beziehen sie nur gelegentlich in die Verstecktour mit ein (Abb. 31). Wie auch innerhalb des Waldes legen die Tannenhäher in größeren Rasenflächen (z. B. in den Deschampsiafluren mancher Rundhöcker) keine Vorräte an. Ebenso meiden sie flache Schuttkegel mitdürftiger Vegetation, die an sich kein Hindernis beim Verstecken darstellen. Hier dürfte vielmehr die sehr gleichmäßige Oberfläche die Ablehnung der Tannenhäher hervorrufen, denn entlang der Abrißkante zum Bach hin legten sie wieder regelmäßig Depots an. Auf die spezifische Standortswahl der Vorratslager und deren Bedeutung für den Arvenjungwuchs wird in Kap. 4.1.2 eingegangen.

In Abb. 32 ist dargestellt, auf welche Höhenstufen sich die Verstecke oberhalb der Waldgrenze verteilen. Dabei fällt auf, daß über die Hälfte der Verstecke höher als 2350 m angelegt werden, wo derzeit nur Krüppelwuchs möglich ist. Durch den Fund einer

Tab. 12: Die Anzahl der im Herbst 1974 und 1975 über die Waldgrenze am Stazer Nordhang hinauf transportierten Arvennüsse: Die Werte sind auf 1 km Waldgrenze berechnet (Beobachtungsstrecke 600 m).

	Transportflüge	Anzahl der Verstecke	Anzahl gehörter Arvennüsse	Nüsse/ha Versteckfläche
1974:	1470	10600	60300	1010
1975:	380	2700	15600	260

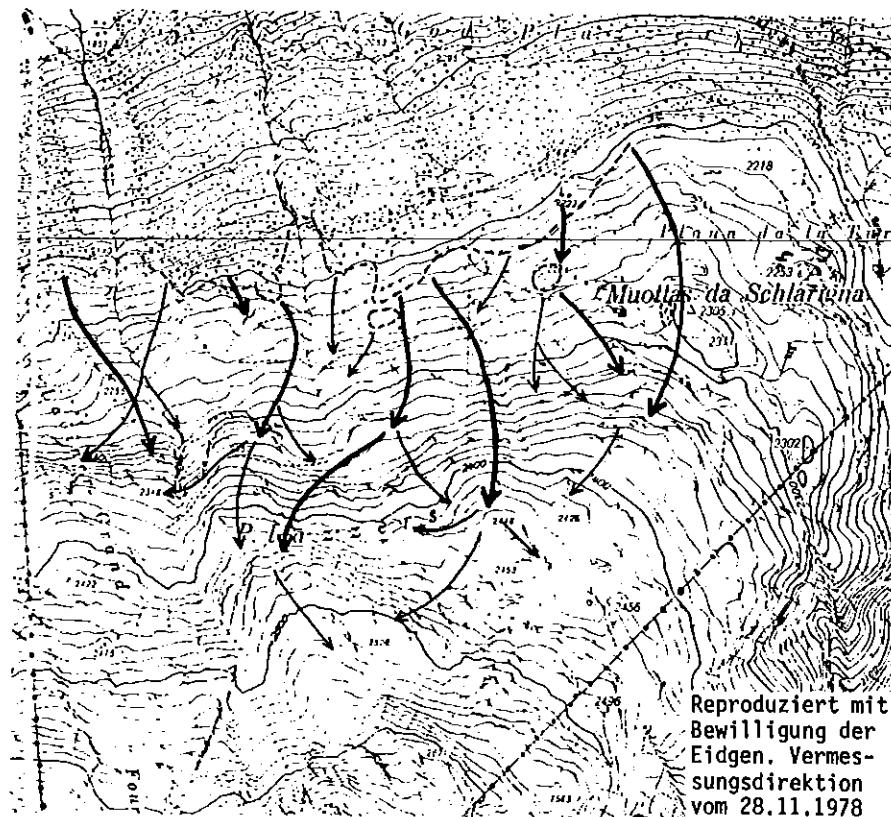


Abb. 31: Transportwege der Tannenhäher oberhalb der Stazer Waldgrenze (gestrichelte Linie) im September 1974. Bevorzugte Flugwege sind durch dicke Pfeile hervorgehoben.

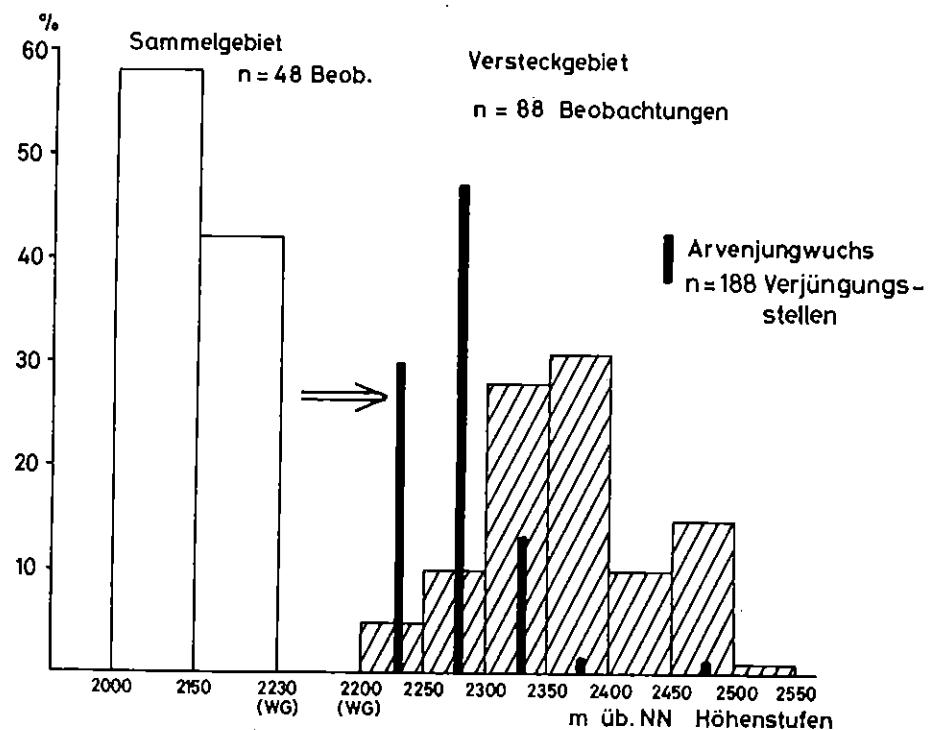


Abb. 32: Sammeln und Verstecken der Arvensamen durch den Tannenhäher an der Waldgrenze (WG, hier zwischen 2200 und 2230 m) am Stazer Nordhang und Verteilung des daraus aufwachsenden Arvenjungwuchses bezogen auf Höhenstufen. Das Sammelgebiet des Tannenhämers konnte aus beobachtungstechnischen Gründen nicht weiter aufgegliedert werden.

Jungarve am steilen ostexponierten Felshang des Piz Staz ist sogar der Transport durch den Tannenhäher bis auf 2650 m belegt. Die bisher höchste Beobachtung eines Tannenhäfers in den Alpen liegt bei 3850 m (A. LOMBARD, zit. in CORTI 1965), so daß ohne weiteres noch höhere Verfrachtungen vorkommen könnten. Der überwiegende Teil der Arvennlüßchen stammt aus Wältern bis auf 2000 m herunter, da sie dort früher reifen und reichlicher vorhanden sind als an der Waldgrenze selbst.

Wie die Beobachtungen zeigen, nutzt der Tannenhäher die Vorräte oberhalb der Waldgrenze am Nordhang allerdings nur während der kurzen Zeit des Spätfrühlings (von Ende Mai bis Ende Juni). Zu diesem Zeitpunkt sind auch die Jungen in der Lage, den Altvögeln über die Waldgrenze hinaus zu folgen. Es ist bislang ungeklärt, warum die Tannenhäher nicht im Hochwinter diese Vorratslager aufsuchen, obwohl auch in dieser Jahreszeit viele Verstecke durchaus erreichbar wären; denn infolge der Verblasung des Schnees weisen exponierte Geländepartien (Rippen, Kuppen, Felsnasen als vom Tannenhäher bevorzugte Versteckplätze) eine nur geringmächtige oder sogar keine Schneedecke auf. Für den Tannenhäher wäre weiterhin die oberhalb der Waldgrenze geringere Nahrungs konkurrenz von Vorteil. Das Eichhörnchen fehlt, und die Mäusedichte wird mit zunehmender Meereshöhe geringer.

Eine Erklärung dafür, daß der Tannenhäher im Hochwinter die Kampfzone nahezu völlig meidet, ist möglicherweise darin zu sehen, daß die Schneemumlagerung durch Wind und Schwerkraft die im Sommer physiognomisch so auffällige Strukturierung des Geländes, die auf den Tannenhäher beim Anlegen der Verstecke und mit großer Wahrscheinlichkeit auch beim Aufsuchen der Depots einen starken Anreiz ausübt, weitgehend verschwindet. Ein unmittelbarer selektiver Vorteil des Vorräteanlegens für den Tannenhäher oberhalb der Waldgrenze ist somit nicht zu erkennen. Die meisten der Depots bleiben ungenutzt. Daraus ließe sich zwangslös die große Häufigkeit der Jungarven in weiten Teilen der Kampfzone erklären. An dieser Stelle sei vermerkt, daß es gerade bei Vögeln viele Beispiele von morphologischen oder ethologischen Strukturen gibt, die nicht kausal erklärbar sind (vgl. z. B. Diskussionen in GRASSE 1973, PORTMANN 1969, 1973).

3.2.5 Die Nutzung der Vorräte

3.2.5.1 Verhalten und Effektivität beim Ausgraben der Vorräte

Um die Anstrengungen für das Ausgraben der Vorräte im Winter möglichst gering zu halten, nutzt der Tannenhäher hauptsächlich die an schneegeschützten Stellen angelegten Vorräte, vor allem solche unter den dichten Kronen von Arve und Fichte. Nach länger andauerndem Strahlungswetter, wie es im Engadin oft der Fall ist, apert an steilen Südhängen jedoch oft die ungeschützten Stellen aus, so daß für die Tannenhäher dann auch Vorräte an solchen Stellen gut zugänglich sind. Die Abb. 33 zeigt den Anteil der Versteckgrabungen an Orten ohne Schneeschutz, wobei der Jahresgang in Abhängigkeit vom Klima deutlich wird. Der Schlechtwettereinbruch Mitte März 1975 mit starken Schneefällen spiegelt sich in der Kurve des Rundhöckergeländes wider, während der Nordhang davon nicht betroffen wurde - dort war ohnehin noch alles verschneit. Auch das sehr frühe Ausapern im Frühjahr 1976 kommt deutlich zum Ausdruck. Insgesamt gesehen bezieht der Tannenhäher 3 bis 4 Fünftel der Vorräte aus schneegeschützten Stellen unter den Kronen.

Der Tannenhäher gräbt mit leicht geöffnetem Schnabel und scharrt niemals hühnerartig mit den Beinen. Mit kurzen, seitwärts wischenden Bewegungen legt er die Verstecke im aperen Boden oder bei geringer Schneeauflage in kürzester Zeit frei. Die Grabstelle ist kaum größer als zum Erreichen der Nüsse notwendig ist (Abb. 34); größerflächiges Freischarren von Streu oder Schnee habe ich nie beobachtet. Bei höherer Schneedecke arbeitet er sich durch einen ca. 30° geneigten Tunnel bis zur Bodenoberfläche (Abb. 35), wo er oft mit so erstaunlicher Präzision auf das Vorratslager trifft, daß lediglich die Eindrücke der gelagerten Arvennüsse zu sehen sind. Nur bei wenigen Grabungen brauchte der Tannenhäher am Ende des Tunnels mehrere Versuche, um die Vorräte zu finden. Der Arbeitsaufwand beim Graben ist beträchtlich; CROCQ (1977) ermittelte 13 min Grabzeit für einen Schneetunnel von 38 cm Tiefe. Ich fand erfolgreiche Grabungen des Tannenhäfers durch eine Schneedecke von 50 cm, SWANBERG (1951) solche durch 45 cm Schnee, TURCEK u. KELSO (1973) zitierten russische Autoren, die als Höchstwerte 60 cm (TELOW in BIBIKOW 1948), 85 cm (DULKEIT 1960) und 100 cm (ZYKOW 1953) angeben. BURCKHARDT (1958) berichtet sogar von bis zu 130 cm langen Grabröhren, die er im Ofenpaßgebiet fand.

Die ausgegrabenen Nüßchen verzehrt der Tannenhäher meist an Ort und Stelle, da er die Schalen

knackt und nicht aufhackt, da er dazu eine feste Unterlage benötigen würde. In der Mitte seines Unterschnabels befindet sich eine Leiste, die ein Wegrutschen des unter Druck stehenden Nüßchens nach hinten verhindert (Abb. 19). Die Schale springt oft mit vernehmbarem Knall. Eine ausführliche Beschreibung der Nahrungsaufnahme gab bereits LÜHRL (1970).

Die Eigenart des sofortigen Knackens der Nüßchen erlaubt festzustellen, wieviele der Grabungen Erfolg hatten, also ein Vorratslager freilegten. Die Grabspuren lassen im allgemeinen keinen Zweifel daran, ob Tannenhäher oder Eichhörnchen der Verursacher war. Zur Berechnung der Erfolgsrate wurden nur Grabungen im Schnee herangezogen, da an aperen Stellen

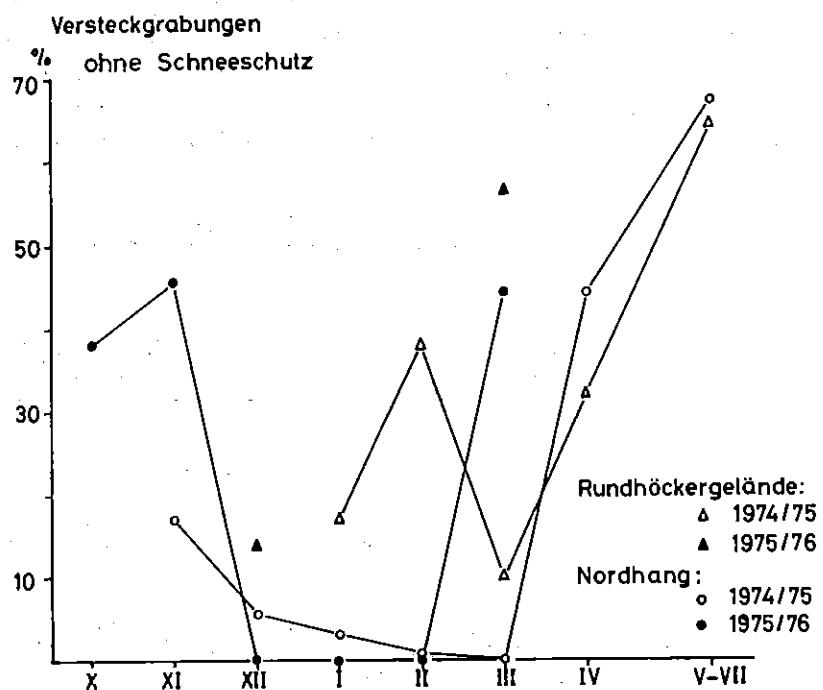


Abb. 33: Anteil der Versteckgrabungen des Tannenhäfers im Stazer Wald im Verlauf des Winters, die außerhalb des Schneeschutzes von Baumkronen lagen.



Abb. 34: Geöffnetes Versteck in der aperen Streu. Juni 1977.



Abb. 35: Tannenhäfergrabung in etwa 30 cm hoher Schneedecke mit Schalenresten von etwa 5 Arven-nüssen. Staz, Dezember 1975.

weniger Spuren vorhanden sind und die Grablöcher dort oft erst durch die leeren Fußschalen auffallen.

Die Erfolgsrate ist beim Tannenhäher mit durchschnittlich 82% höchst bemerkenswert und deutlich höher als beim Eichhörnchen mit durchschnittlich 71%. Sie nimmt bei beiden mit zunehmender Schneehöhe ab (Tab. 13).

Von anderen Autoren wurden als Erfolgsrate beim Ausgraben der Vorräte angegeben beim Tannenhäher: 83% im Ofenpaßgebiet ($n=106$ Grabungen) (BURCKHARDT 1958), 78% ($n=125$) in den französischen Alpen (CROCQ 1977), 86% in Zentralschweden ($n=351$) (SWANBERG

1951), 60-80% (geschätzt?) in Jakutien (MEZHENNYJ 1964); beim Eichhörnchen: 65% ($n=17$) (KRÄMER 1967) (wobei der Autor bei 4 von 6 Fehlgrabungen Nahrungsressourcen in nächster Nähe auffinden konnte).

CROCQ (1977) stellte in einem ungewöhnlich schneereichen Winter fest, daß bei einer mittleren Schneehöhe von 1,7-3 m die Tannenhäher keine Grabungen mehr unternahmen und daß ein Großteil der Population abwanderte. In solchen Fällen dürften die Baumverstecke besondere Bedeutung erlangen, da die Kronen auch nach schweren Schneefällen (zumindest im kontinentalen Strahlungsklima) rasch abtauen. Im

Tab. 13: Erfolgsrate der Grabversuche des Tannenhäfers und des Eichhörnchens in Abhängigkeit von der Schneehöhe; angegeben in Prozent der Gesamtzahl (n) aller Grabversuche

	Durchschnitt Gesamtzahl	Höhe der Schneedecke in cm			
		1-4	5-9	10-20	20-50
Tannenhäher	82% $n= 1141$	89 $n= 201$	81 $n= 369$	83 $n= 465$	75 $n= 106$
Eichhörnchen	71% $n= 62$	73 $n= 11$	74 $n= 19$	67 $n= 30$	(100) $n= 2$

Tab. 14: Ortswahl des Tannenhäfers bei der Nahrungssuche auf Bäumen im Fichten-Arven-Lärchenwald am unteren Stazer Nordhang nach $n= 33$ Beobachtungen mit sicher festgestellter Nahrungsaufnahme

	Fichte	Arve	Lärche
Anteil der Baumarten im Bestand	60%	25%	15%
Aufenthaltsorte nahrungsaufnehmender Tannenhäher	27%	52%	21%

Engadin übersteigt die mittlere Schneehöhe innerhalb des Arvenwaldes kaum 1,5 m; eine schneebedingte Abwanderung der Tannenhäher trat in keinem der Beobachtungswinter auf.

Der Anteil der erfolgreichen Wiederfunde nimmt im Verlauf des Winters nicht ab (Abb. 36), so daß angenommen werden muß, daß der Häher auch nach erneutem Schneefall zwischen bereits von ihm geleerten Verstecken und noch unbunutzten unterscheidet. SWANBERG (1951) stellte ebenfalls keine Verschlechterung des Graberfolges während des Winters fest.

Die Ausnutzung der Baumverstecke konnte nur bedingt qualitativ untersucht werden. Die Tannenhäher verbringen im stark verschneiten Wald einen Großteil der Nahrungssuche in den Kronen aller 4 vertretenen Baumarten (Arve, Lärche, Fichte, Waldkiefer). Besonders im Fichtenmischwald wird die Bevorzugung der Arve deutlich (Tab. 14), deren Zweigstruktur (gebüschelte Nadeln und in der Folge davon auch umfangreiche Flechtenpolster) für Verstecke am ge-

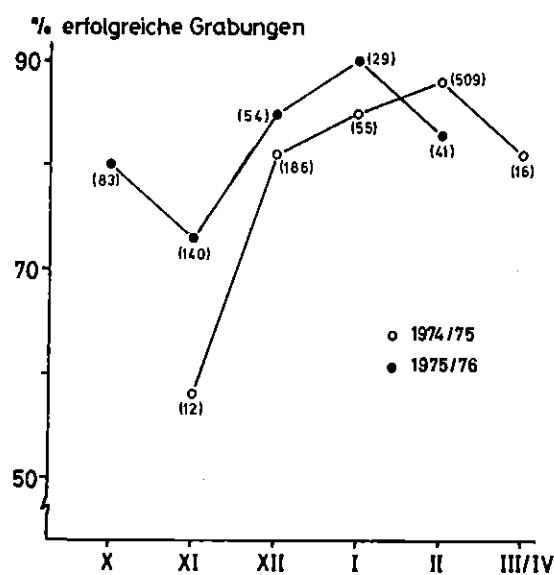


Abb. 36: Anteil erfolgreicher Versteckgrabungen des Tannenhäfers im Stazer Wald im Verlaufe des Winters. In Klammern: Anzahl der kontrollierten Grabungen.

eignetsten ist. Sie bewegen sich geschickt und unauffällig im Geäst und stochern viel in den Flechten herum. Von der Beobachtung her läßt sich nicht entscheiden, ob die Häher die einzeln versteckten Arvennüsse durch zufällige Suche oder aus der Erinnerung heraus finden. Denn neben den Arvennüssen nehmen sie immer wieder kleine Teilchen auf, die nicht identifiziert werden konnten. Es könnte sich ebensogut um Spinnen als auch um Dauerstadion von Insekten oder um ausgefallene Fichtensamen handeln. Es ist wahrscheinlich, daß die Strategie der Nahrungssuche in den Baumkronen der am aperen Boden entspricht: Durch Stöbern und Stochern macht er zufällsgemäß Jagd auf Spinnen und andere Bodentiere, die Lage der Nußvorräte ist ihm jedoch genau bekannt und er gräbt sie gezielt und mit großer Sicherheit aus.

3.2.5.2 Zum Auffindevermögen der Verstecke durch den Tannenhäher

Die überraschende Fähigkeit des Tannenhäfers, mit über 80%-iger Sicherheit seine Vorräte wiederzufinden, ist noch ungeklärt. Nach SWANBERGS Versuchen (1951) dürfte eine Beteiligung des Geruchssinnes an der Orientierung ausscheiden. Höhere Schneedecken sind für den Geruchssinn sowieso ein fast unüberwindliches Hindernis. Die wechselnd hohe Schneedecke ist es auch, die eine Erinnerungshilfe über die Motorik unmöglich macht. Somit bliebe noch die optische Orientierung, insbesondere da KRUSHINSKAYA (1966) (in TURCEK u. KELSO 1973) nach teilweisem Ausschalten der optischen Zentren (Archeo cortex) im Hinterhauptslappen beim Tannenhäher einen nahezu vollständigen Ausfall des Wiederfindevermögens erzielte. Geht man somit also von einer optischen Orientierung aus, so konzentriert sich die Frage darauf, ob der Tannenhäher in der Lage ist, die Versteckplätze individuell wiederzuerkennen oder ob er sich eines Suchschemas bedient.

Das Auffinden der Verstecke setzt eine dreidimensionale Navigation durch den Tannenhäher voraus (dritte Dimension = veränderliche Schneedecke). Wegen der hohen Treffsicherheit scheidet der bloße Zufall beim Wiederfinden praktisch aus. Experimentell habe ich dies durch Flächen- und Punktgrabungen nachgewiesen. Während ich nach Abtragen von jeweils 1/4 qm Streu bei 45% aller Versuche Verstecke entdeckte, ergaben 200 zufällsgemäß Stechproben in den Ausmaßen einer Tannenhähergrabung (10 cm^2) an den gleichen Standorten lediglich 3 positive Befunde, also 1,5%, während der Tannenhäher über 80% erreicht. Würde der Zufall - auch in Form eines einfachen Versteck- und Suchschemas - eine nennenswerte

Rolle spielen, so wäre anzunehmen, daß andere Tierarten ebenfalls in der Lage wären, zufällsgemäß einen Großteil der Vorräte des Tannenhäfers zu finden und über Selbstdressur eine immer bessere Fähigkeit zum Auffinden der Verstecke zu erlangen. Das würde die Überlebenschancen des Tannenhäfers drastisch verringern. Die Aufnahmen der Grabungen bestätigen, daß zumindest kein einfaches Versteckschema vorliegt: Die Abstände, Winkel und Lage zu markanten Punkten wie Baumstämmen, Stümpfen, Felsblöcken, tiefhängenden Ästen o.ä. unterliegen keinen konstanten Werten.

Da sich der Tannenhäher trotz Schneedecke zurecht findet, ist die optische Orientierung an der Bodenoberfläche selbst nicht möglich, sondern muß darüber, vielleicht in der Kronenschicht, vorgenommen werden. Ein Hinweis darauf könnte sein, daß er Verstecke in Freiflächen, wo diese Orientierungsmöglichkeit fehlt, erst nach der Ausaperung ausgräbt (z.B. oberhalb der Waldgrenze) und die Erfolgsrate der Versteckgrabungen im weniger markanten Bereich zwischen den Baumkronen mit 68% (n=94) signifikant ($p < 0,001$, χ^2 -Test) geringer ist als unter Kronen (84%, n=940). In felsigen, strukturreichen Partien ist der Graberfolg wieder etwas höher (78%, n=36).

Der Tannenhäher ist befähigt, die Orientierung sowohl von einem Baum aus als auch vom Boden aus zu erlangen. Mehrfach fand ich Stellen, wo der Tannenhäher den Abstand zwischen zwei oder mehreren erfolgreichen Grabungen hüpfend zurückgelegt hatte.

Eigene Beobachtungen und solche von MEZHENNYJ (1964) bestätigen jedoch, daß der Tannenhäher auch von einem Baum aus direkt die Versteckstelle anfliegen kann, wo er ohne zu zögern mit dem Graben beginnt. Das bedeutet, daß er die Versteckstelle bereits aus einiger Entfernung sicher geortet hat.

Zwei weitere Befunde sprechen für eine individuelle Kenntnis der Vorratsstellen und gegen ein Suchschema: Zum einen sinkt die Erfolgsrate beim Ausgraben im Laufe des Winters nicht (Abb. 36) (was für die Jungenaufzucht Ende des Winters katastrophale Folgen hätte), zum anderen konnte ich durch Markierung nachweisen, daß unter der jeweils gleichen Baumkrone (in mindestens 4 Fällen) in 1-2-monatigen Abständen nochmals erfolgreich Verstecke ausgegraben wurden. Das Revier wird also nicht in räumlich-zeitlich getrennter Ordnung, sondern etwa gleichmäßig genutzt (vgl. Abb. 37). Allem Anschein nach registriert der Tannenhäher im Laufe des Winters, welche Verstecke geleert sind und welche nicht - ein bloßes Suchschema kann dies nicht leisten.

BALDA (1978) erzielte bei ersten Versuchen mit einem sibirischen Invasionsvogel im Käfig trotz der geringen Zahl von Orientierungsmöglichkeiten eine hohe Wiederfundrate. Aber allem Anschein nach konnte

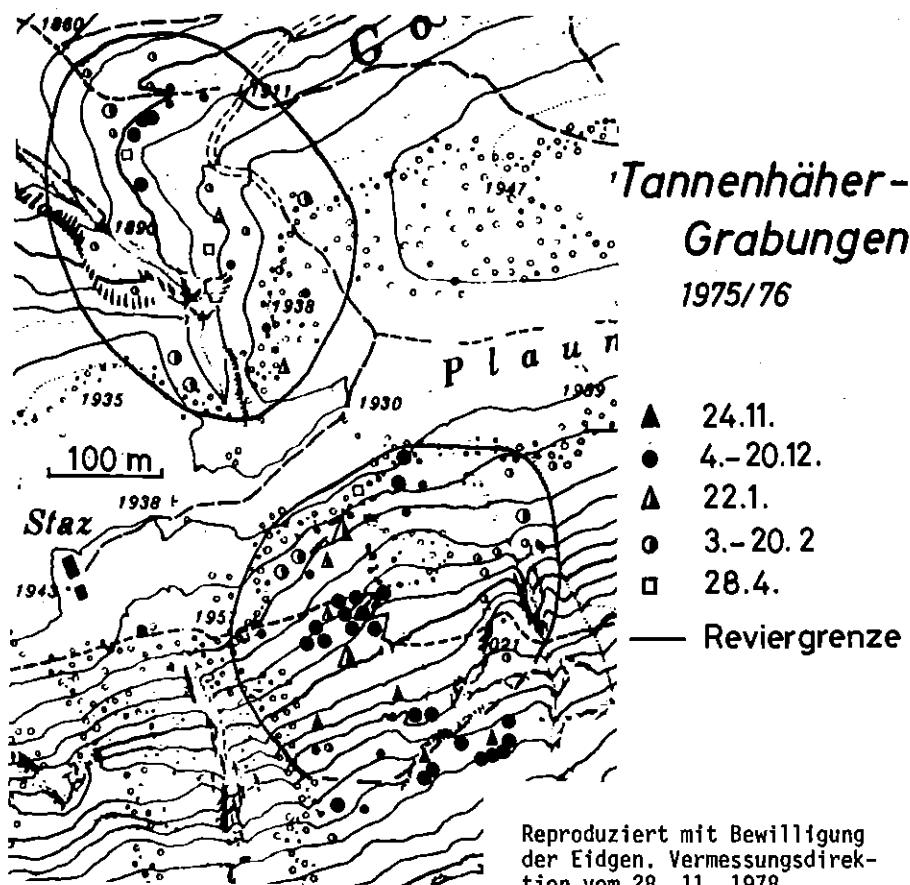


Abb. 37: Tannenhäherreviere nahe der Alp Staz mit kontrollierten Versteckgrabungen im Winter 1975/76. Große Symbole stehen für 5 oder mehr Grabungen, kleine für 1-4.

der Tannenhäher weder Verstecke, die bereits von ihm selbst noch solche, die vom Beobachter geleert worden waren, von unangetasteten unterscheiden. Lassen sich diese Befunde er härten, so wäre dies ein Beweis für optische Orientierung und individuelle Kenntnis der Verstecke, bedeutete aber gleichzeitig, daß das Aufbrauchen von Vorräten nicht im Gedächtnis gespeichert wird und damit die relativ konstante Wiederfundrate besonders gegen Ende des Winters nicht erklärt ist.

Die durch die bisherigen Ergebnisse gestützte Annahme, daß der Tannenhäher alle seine Vorratslager individuell kennt, wirft jedoch das Problem auf, daß er über 1-2 Jahre hinweg viele Tausende von Verstecken auseinanderhalten können müßte - eine schier unvorstellbare Gedächtnisleistung. Man ist deshalb versucht, an die Beteiligung eines noch unbekannten Orientierungssystems bzw. einer neuartige Sinnesqualität zu denken. Falls diese eine Orientierung der versteckten Nüsse durch die Schneedecke hindurch ermöglichte, wäre die erstaunliche Genauigkeit erklärt, mit der der Tannenhäher auf sein Versteck trifft. Es stellt sich dann aber die Frage, ob die Verstecke damit jedem nahrungssuchenden Tannenhäher zugänglich sind. REIJMERS (1959) erwähnt

Beobachtungen, nach denen Junghäher anscheinend befähigt sein sollen, die Vorräte anderer Tannenhäher aufzufinden. Ich konnte jedoch nie einen Hinweis auf eine derartige Befähigung feststellen. Im Bereich der Futterstelle ergab sich vielfach die Situation, daß in der Rangfolge tiefstehende Häher bei starkem Andrang nicht dazu kamen, sich eine Nuß zu holen. Sie versuchten deshalb, die von anderen Hähern oder von Eichhörnchen in Zwischenverstecken abgelegten Nüsse zu rauben. Sie flogen zwar die Versteckstelle richtig an, nachdem sie zuvor dem versteckenden Tannenhäher aus einiger Entfernung zugeschaut hatten, aber ihre Grabversuche brachten in keinem der beobachteten Fälle Erfolg. Leider sind letztere Beobachtungen nicht unbedingt beweiskräftig, da der soziale Streß, unter dem die Tannenhäher zweifelsohne an der Futterstelle stehen, ihre Leistungsfähigkeit entscheidend verringern könnte.

Die Feldbeobachtungen können sowohl bei der Annahme einer individuellen Kenntnis der Verstecke als auch bei deren direkter Ortung sinnvoll interpretiert werden. Auch bei direkter Ortung wäre die Konstanz der hohen Erfolgsrate beim Wiederausgraben der Vorräte über den ganzen Winter hinweg gegeben. Territorialstruktur und -verhalten erlauben eine

gewisse gegenseitige Durchdringung der Reviere, bei individueller Kenntnis der Verstecke spielt das Eindringen der Nachbarn ins Revier keine Rolle, bei einer direkten Ortung dürfte sich die gegenseitige Inanspruchnahme der Vorräte die Waage halten. Zur Klärung dieser Fragenkomplexe sind weitere Versuche mit handaufgezogenen Hähern geplant. Mit Wildfängen lassen sich meiner Erfahrung nach die notwendigen Experimente leider nicht durchführen.

3.2.5.3 Die Konkurrenz um die Vorratsverstecke

Die Vorratsverstecke des Tannenhämers erfüllen nur dann ihren Zweck, wenn die Nüsse hier wesentlich besser vor konkurrierenden Tierarten geschützt sind als im Zapfen am Baum. Daß dieses Ziel bei den Bodenverstecken erreicht wird, belegt eindrücklich die hohe Wiederfundrate von bis zu 89% (vgl. Tab. 13). Da angenommen werden muß, daß ein Teil der erfolglosen Grabungen auf eine Fehlleistung des Tannenhämers selbst zurückgeht, bleiben nicht einmal mehr 11%, wahrscheinlich sogar weit weniger, was von den Mäusen (und in noch geringerem Maße von Eichhörnchen) vernichtet wird.* Diejenigen Vorräte, die der Tannenhäher in der Zwergstrauchschicht weiter von den Bäumen entfernt anlegt, findet er allerdings nur mit 68%-igem Erfolg wieder. Dies liegt nicht etwa an einer höheren Schneedecke - denn bei sehr hohem Schnee beschränkt sich der Tannenhäher auf Vorratslager an schneegeschützten Standorten - sondern entweder an einer stärkeren Mäusekonkurrenz oder an den schlechteren Orientierungsmöglichkeiten für den Tannenhäher.

Um den Einfluß der Mäuse besser beurteilen zu können, führte ich zu Anfang und Ende des Winters 74/75 ein Fangprogramm durch. Damit Vergleichbarkeit und der Flächenbezug hergestellt war, stellte ich 20 Fallen jeweils gleichartig (4 Reihen zu je 5 Fallen in 5 m Abstand) 3 Tage lang auf. Die Anzahl der Fänge ergeben dabei die sog. Aktivitätsdichte, die davon abhängt, wie oft eine Maus auf eine Falle trifft und ob sie sie annimmt. Daß letzteres längst nicht immer der Fall ist, zeigten mir mehrere direkte Beobachtungen. Die tatsächliche Siedlungsdichte liegt daher um einen schwer zu ermittelnden, hier nicht näher bestimmten Faktor höher als die Aktivitätsdichte.

Vorversuche ergaben keinen Unterschied im Fangergebnis bei Verwendung von Schweinefett, Emmentaler Käse oder Erdnußbutter als Köder. Überhaupt machen die Mäuse keinen sehr hungrigen Eindruck - etliche wurden beim bloßen Überqueren der Falle gefangen. Mehrfach wurden in Waldgrenznähe gefangene Mäuse angefressen oder nur noch die blutverschmierten Fallen in der Umgebung des Stellortes gefunden. Nicht wieder aufgefundene Fallen wurden für die Auswertung als nicht gestellt betrachtet; sie wurden vermutlich durch Großtiere (Reh, Hase, Fuchs, Eichhorn) verschleppt oder weggeschleudert.

Eine geschlossene Schneedecke ist für den Fang ungünstig, da der Aktionsbereich der Mäuse stark eingeschränkt wird oder unter der Schneedecke liegt. Die Fangrate in den verbleibenden Höhlungen unter Wurzelstöcken usw. liefert dann zu hohe und nicht mehr flächenbezogene Werte (vgl. Probefläche 13 im Dez. 74, Tab. 15). Deshalb mußte mit den Hauptversuchen wegen des Schneereichtums bis in den späten Frühling hinein gewartet werden. Zu der Zeit ist aber bereits die erste Generation von Jungmäusen vorhanden und es können somit keine Schlüsse auf die Wintermortalität mehr gezogen werden. Man kann jedoch davon ausgehen, daß die Nahrungsverhältnisse während des Winters zumindest den ersten Wurf noch stark beeinflussen.

Die Fangzahlen der Mäuse folgen auffallend genau den Werten der Samenproduktion der Arve (vgl. Tab. 6, Abb. 38), so daß zwei Schlüsse naheliegen: 1) Bei hoher Samenproduktion können die Mäuse größere Vorräte anlegen, da sie mehr heruntergefallene (bzw. -geworfene) Zapfen leeren können. Der Anteil der vom Tannenhäher unvollständig bearbeiteten und fallen gelassenen Zapfen beträgt um die 20%. Außerdem werden in reichlichen Sammelgebieten vom Tannenhäher viele Zwischenverstecke angelegt, die vor Mäusen nicht sicher sind. 2) Die intensive Sammel- und Transporttätigkeit des Tannenhämers schafft eine ziemlich gleichmäßige Verteilung der endgültigen Vorratslager in den verschieden stark fruktifizierenden Waldteilen. Den Mäusen ist es anscheinend nicht möglich, sich diese Tannenhähervorräte nutzbar zu machen, da ansonsten eine gleichmäßigere Mäusedichte zu erwarten wäre. Die Analyse der Fangorte unterstützt diese Annahme - Fanghäufigkeit der Mäuse und Häufigkeit der Vorratsanlage durch den Tannenhäher stehen an den verschiedenen Standorten in umgekehrtem Verhältnis zueinander (Tab. 16). Das ist leicht verständlich, wenn man sich die verschiedenen Ansprüche der beiden Konkurrenten vor Augen hält: Der Tannenhäher braucht freie, übersichtliche Stellen, die Mäuse bevorzugen den Schutz der dichten Vegetation.

*Dies gilt, wenn der Tannenhäher die Verstecke individuell kennt, weil er dann zu Grabbeginn noch nicht wissen kann, ob das Versteck unversehrt ist. Sollte er durch ein noch unbekanntes Sinnensystem die Nüsse direkt orten können, entfielen die 11% voll auf die Fehlleistung des Tannenhämers bei der Ortung und eine Aussage über die Verluste durch Mäuse wäre nicht möglich.

Tab. 15: Aktivitätsdichte der Mäuse im Stazer Wald nach systematischen Fällen-fangen, angegeben in gefangenen Mäusen pro 10 Fällen und umgerechnet auf Mäuse pro ar; n= Anzahl der Fällen.

A) innerhalb des Waldes im Dezember 1974 und im Mai/Juni 1975; die Nummern der Probeflächen (PF) korrespondieren mit Tab. 6.

	Dezember M/10 F.	Mai/Juni M/10 F.	M/ar	Zahl und Art der Mäuse
Rundhöcker PF 1 (1800-1890 m)	1,0 (n=41)	0,7 (n=59)	0,3	Rötelfmaus 7 Kurzohrmaus 1
Nordhang PF 5 (1820-1940 m)	1,4 (n=29)	1,1 (n=75)	0,4	Rötelfmaus 11, unbest. 1
Nordhang PF 8/11 (1950-2090 m)	1,6 (n=6)	2,7 (n=56)	1,1	Rötelfmaus 13, Gelb- haselm. 1, unbest. 2
Nordhang PF 13 (2140-2230 m)	(4,2) (n=12)	1,6 (N=5))	0,6	Rötelfmaus 8, Feld- maus 3, unbest. 2
B) oberhalb der Waldgrenze (2240 - 2260 m) im September 1975				
	M/10 F.	M/ar	Zahl und Art	
üppiges <i>Empetrum-Vaccinietum</i> + <i>Rhododendro-Vaccinietum</i>	1,8 (n=37)	0,7	Feldmaus 7	
<i>Empetrum-Vaccinietum</i> , niedrigwüchsig	0 (n=19)	0	-	
dichte <i>Deshampsia</i> -Flur	2,9 (n=34)	1,2	Feldmaus 10	

Tab. 16: Aufenthalts- bzw. Fangorte von Mäusen im Stazer Wald

Fangort	Fallenanzahl	Fangerfolg	Häufigkeit der- Verstecktätigkeit d. Tannenhäfers
A. Innerhalb des Waldes, Mai/Juni 75:			
Stammfuß, vegetationsarme Flächen im Schneeschutz	83	1%	sehr oft
Baumstümpfe, Zwergstrauch- bulten	32	9%	oft
Gebüsch (Latschen, Wacholder, Jungwuchs, Reisig)	27	11%	gelegentlich
Felsblöcke	13	15%	gelegentlich
Wurzelwerk, Höhlungen	24	25%	gelegentlich
Alpenrosen	50	30%	selten
Geröll	14	36%	selten
B. Oberhalb der Waldgrenze, September 75:			
niedere Zwergsträucher	11	0%	oft
Felsvorsprünge, Felsblöcke	9	0%	oft
Alpenrosen	17	12%	selten
Geröll	5	20%	selten
dichtes Gras	30	27%	fast nie
Wachholder, Krüppelbäume	17	29%	gelegentlich

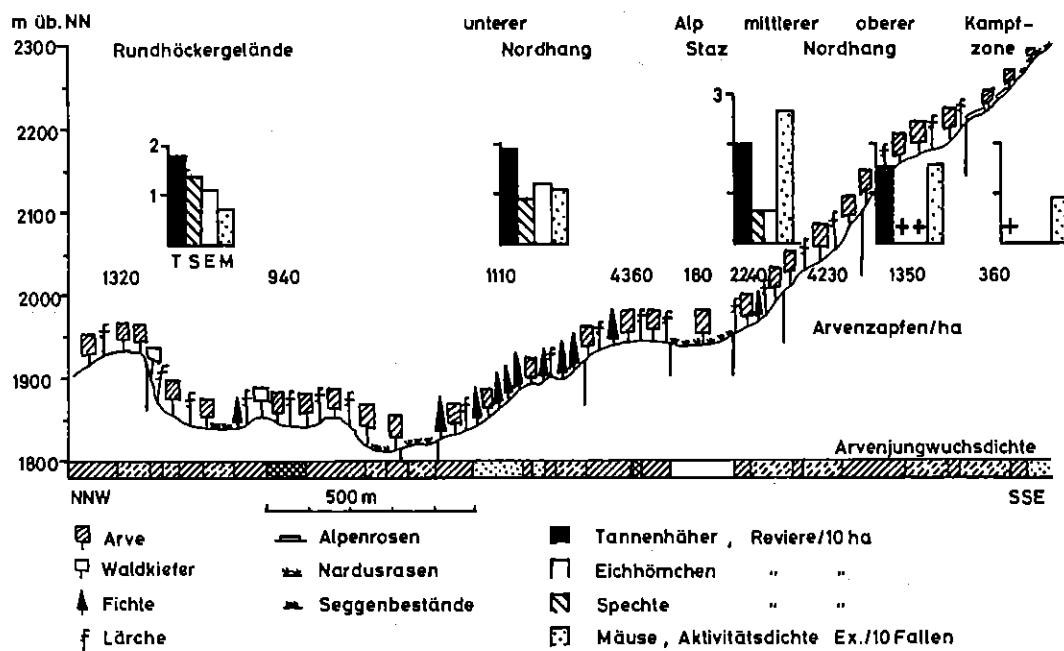


Abb. 38: Höhenprofil durch den Stazer Wald, doppelt überhöht. Zur Signatur der Arvenzungswuchsdichte vgl. Abb. 39. Ein +-Zeichen bei den Dichtediagrammen deutet ein regelmäßiges Vorkommen der Art in dieser Stufe an, ohne daß sie hier zur Fortpflanzung schreitet.

Oberhalb der Waldgrenze kommt dies noch deutlicher zum Ausdruck (Tab. 15 B). Die als einzige Mausart festgestellte Feldmaus (*Microtus arvalis*, wahrscheinlich die Form *M.a. incertus*) besiedelt die Deschampsiafluren, wo der Tannenhäher praktisch nie versteckt, am dichtesten.

Trotz der starken positiven Auslese, die das Auffinden der Vorratslager des Tannenhäfers durch Mäuse auf diese haben muß, waren sie nicht in der Lage, sich darauf zu spezialisieren. Die Verstecke werden vom Tannenhäher etwa 0,5-2 cm tief in die unter der lockeren Streuauflage folgenden Bodenschicht eingegraben, gleichgültig, ob es sich dabei um weitere organische Horizonte (Rohhumus, Fermentationsschicht) oder bereits um den Mineralboden handelt. Dies ist die ungünstigste Lage für die Mäuse, denn sowohl Wühler und Minierer (Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus*) (Gänge liegen tiefer) als auch Stöberer an der Erdoberfläche (Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus intermedius*) stoßen nicht direkt auf die Verstecke. Anscheinend unterscheiden sich die Arvennüsse geruchsmäßig nicht besonders stark von der Arvenstreu, auch ist der feuchte Rohhumus ein schlechter Geruchsüberträger.

Im Gegensatz zu dem vorliegenden Ergebnis sprechen sibirische Autoren von meist viel höheren Verlusten an Vorräten, vor allem durch Wühlmause und Lemminge: Bis zu 80% (PIVNIK 1960 in TURCEK u. KELSO 1968), zwischen 20% (Wälder) und 74% (Tundra) (BIBIKOV 1948 in TURCEK u. KELSO 1968), "eine Vielzahl" (MEZHENNYJ 1964). Weiterhin sollen sich außer den

Nagetieren auch noch Zobel, Bären usw. die Nüsse schmecken lassen. Der grundlegende Unterschied zu den Arvenwäldern in den Alpen besteht darin, daß die Artenvielfalt an borealen Faunenelementen von Sibirien gegen Westen abnimmt. In den Alpen gibt es keine einzige Säugerart, die speziell an den Arven-Lärchenwald angepaßt ist. So vermochte unter den Kleinsäugern der weitverbreitete Generalist Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) die absolute Vormachtstellung einzunehmen. Für die Tannenhäher bedeutsam ist, daß die Lemminge im Alpenraum fehlen, da gerade diese die oberste Schicht des Bodens durchwühlen, die anderen Mäusen schlechter zugänglich ist.

3.2.5.4 Der Bedarf an Vorratslagern

3.2.5.4.1 Der Nahrungsverbrauch des Tannenhäfers

Wie auch in anderen Arvenwäldern, spielt im Stazer Wald die Arvennuß zweifellos die größte Rolle in der Ernährung des Tannenhäfers. Von November bis Mai stehen ihm zum Lebensunterhalt praktisch nur seine versteckten Vorräte zur Verfügung. Man findet jedoch auch den ganzen Sommer über noch frisch geleerte Tannenhäherverstecke. LÜHRL (1970) und TURCEK (1966) beschreiben sogar ausgegrabene Verstecke, die bereits Keimlinge enthielten. Spätestens ab Anfang September beginnt dann die neue Ernte.

Die animalische Kost tritt mengenmäßig weit zurück. Von Juni bis August sieht man allerdings die Tannenhäher öfters Raupen aufnehmen, besonders bei

Gradationen des Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana*) oder der Arvenminternmotte. Gelegentlich raubt er eine Vogelbrut aus oder stiehlt dem Sperlingskauz abgelegte Beutestücke (BÜRKLI 1975, THÜNEN 1964, eigene Beobachtungen). Im Herbst nimmt er auch Heidel- oder Preiselbeeren (*Vaccinium myrtillus* bzw. *vitis-idaea*), die hinsichtlich des Nährstoffgehaltes zwar unbedeutend sind, aber eine wichtige Vitaminquelle darstellen (vgl. BERTHOLD 1976).

Auch die Aufzucht der Brut erfolgt im wesentlichen mit Arvennüssen. Trotz der winterlichen Witterung während der Nestlingszeit im April verstehen es die Altvögel, in der erwärmten Streu von aperen Stellen Spinnen und Insekten zu erbeuten, die trotz der geringen Menge als eiweißreiche Beikost wichtig sein dürften. Der Tannenhäher gehört zu den wenigen holarktischen Vogelarten, die ihre Nachkommenschaft zum weitaus größten Teil und vom ersten Tag an mit pflanzlicher Nahrung großziehen.

Wo die Fichte vorkommt, werden deren Samen gerne angenommen; wo sie häufig ist, können ihre Samen eine wichtige Rolle spielen wie z. B. in der Fichtenstufe im Bergell. Die Samen der Lärche werden dagegen verschmäht, - sie reifen während des Sommers und sind zudem nährstoffarm (Tab. 17). Daß gelegentlich ein Transport von Haselnüssen in den Arvenwald vorkommt, wurde bereits erwähnt (3.2.3.2.).

Auch CROCQ (1977) gibt für 3% seiner Reviere in den französischen Westalpen (zwischen 1600 u. 2400 m) Haselnüsse als gelegentliche Beikost an.

MEZHENNYJ (1964) und REIJMERS (1959) untersuchten bei zahlreichen erlegten Exemplaren im sibirischen Brutgebiet die Mageninhalte und bestätigten die hohe Bedeutung der Arvennußnahrung während des ganzen Jahres. MEZHENNYJ fand nur in 3 der 68 untersuchten Mägen keine Arvennüsse, in 54% der Mägen waren ausschließlich Arvennüsse vorhanden. 25% enthielten zusätzlich Insekten und andere Wirbellose, 9% Beeren, 7% Teile von Wirbeltieren. Lediglich bei jungen diesjährigen Exemplaren konnten im Juni/Juli Insekten 90-100% des Mageninhaltes ausmachen

REIJMERS (1959) fand bei 20 genau analysierten Exemplaren in allen Mägen Arvennüsse, außerdem bei 46% Insekten, bei 7% Wirbeltierteile, bei 17% sonstige pflanzliche Teile. Weitere 206 allgemeiner untersuchte Tannenhähermägen erlaubten ihm eine Jahreszeitliche Einteilung, aus der hervorgeht, daß lediglich von Juni bis September, mit einem Maximum in der ersten Augusthälfte, also unmittelbar vor der neuen Ernte, nennenswerte Mengen von Zusatzkost zu den Arvennüssen aufgenommen wird.

Für die Berechnung des jährlichen Bedarfs an Arvennüssen für ein Tannenhäherpärchen dürfte es somit angenehert richtig sein, mit 9 Monaten voller und 3 Monaten halber Versorgung mit Arvennüssen zu rech-

Tab. 17: Die Nährgehalte einiger Nüsse und Baumsamen.

	cal/g	Nährstoffe in %			
		Ei-weiß	Fett	Kohlehydrate	Autor
Arve <i>Pinus cembra</i>	-	17	56	16-25	ROH
" " "	5620	4	49	22	BIR
" " "	6780				TUR
" " "	7740				GROD
Waldkiefer <i>Pinus sylvestris</i>	-	34	35	5	ROH
" " "	4700				TUR
Schwarzkiefer <i>Pinus nigra</i>	4450				TUR
Pinie <i>Pinus pinea</i>	6100	20	50	20	BIR
Fichte <i>Picea abies</i>	-	22	35	12	ROH
" " "	6120				TUR
Lärche <i>Larix decidua</i>	-	7	11	28	ROH
" " "	2600				TUR
Hasel <i>Corylus avellana</i>	6900	14	62	13	BIR
" " "	6870				TUR
Erdnuß <i>Arachis hypogaea</i> geröstet	6310	26	47	19	BIR

ROH = ROHMEDER 1972; BIR = BIRCHER-BENNER 1973; TUR = TURCEK 1960, 1967;
GROD = GRODZINSKI u.a. 1970

nen. Das ergibt insgesamt ein Äquivalent von 630 Tagesrationen. Für einen Jungvogel kann von 2 Monaten voller und 1 Monat halber Versorgung mit Arvennüssen ausgegangen werden. Das sind für jeden selbstständig werdenden Jungvogel nochmals 75 Tagesrationen, die in Rechnung zu stellen sind.

Die Menge der täglich verzehrten Nüsse ermittelte ich bei meinen Zöglingen und bei zwei Wildfängen, die ich im Januar bzw. Februar für einige Zeit in der Voliere hielt. Da mir nicht genügend Arvennüsse zur Verfügung standen, verfüllte ich Hasel-, Pinien- und Erdnüsse. Deren Nährgehalt entsprechen etwa dem der Arvensamen (vgl. Tab. 17), so daß eine Umrechnung des Futterverbrauchs auf Arvennüsse erlaubt sein dürfte. Unter winterlichen Bedingungen benötigten die Tannenhäher in der Voliere mindestens 11-12 g Nüsse (ohne Schale) pro Tag, um ihr Gewicht halten zu können. Das sind bei einem durchschnittlichen Gewicht von 0,09 g pro Arvennuß (ohne Schale) etwa 130 Arvennüsse; MEZHENNYJ (1964) ermittelte bei einem Exemplar des Sibirischen Tannenhäfers jedoch lediglich 70-90 Nüsse der Sibirischen Zirbelkiefer als Tagesverbrauch. Die Divergenz in den Ergebnissen geht vielleicht darauf zurück, daß ich nicht die Arvennüsse selbst verfüllte. Zweifellos besteht auch bei den Arvennüssen selbst ein großer Qualitätsunterschied, der die Menge des Verzehrs beeinflußt. Hält man den Tannenhäher unter einigermaßen natürlichen Verhältnissen in der Voliere, so ist es außerdem recht schwierig zu überwachen, inwieweit er während des Versuchs Nüsse wegsteckt oder sich evtl. versteckter Nüsse bedient.

Wenn man für ein Tannenhäherpaar, das zwei Jungvögel großzieht (vgl. Tab. 4), im Jahr 780 Tagesrationen annimmt, und diese mit 130 Nüssen ansetzt, so liegt der Jahresverbrauch bei rund 101 000 Nüssen - unter der Annahme von MEZHENNYJs Ergebnissen immer noch bei 62 000 Nüssen.

3.2.5.4.2 Anzahl der benötigten Vorratslager

Für die Berechnung der jährlichen Vorratsmenge eines Tannenhäherpaares brauchen die Monate September und Oktober nicht einbezogen zu werden, da die Häher die Nüsse dann direkt aus den Zapfen entnehmen. Je nachdem, ob man den Tagesverbrauch von MEZHENNYJ oder den von mir ermittelten zugrunde legt, kommt man für die verbleibenden 660 Tagesrationen auf 53 000 bzw. 86 000 Nüßchen, die aus Vorratslagern während eines Jahres von einer Tannenhäherfamilie mit zwei Jungvögeln benötigt werden. Die tatsächliche Zahl der versteckten Nüsse muß dann noch um den Faktor höher sein, der Fehlleistungen und Vergeß-

lichkeit beim Ausgraben sowie eventuell schlecht gewordene Nüßchen kompensiert. Wird diese Mindestmenge an Vorräten nicht erreicht, so fällt die Brut aus oder die Altvögel überwintern anderswo oder die Häher greifen auf Vorräte von der vorletzten Ernte zurück.

Zur Klärung, in welchem Verhältnis der Tannenhäher die Vorräte der Baum- bzw. Bodenverstecke ausnutzt, versuchte ich in zwei Tannenhäherrevieren nahe der Alp Staz im Februar 1976, wo beide Partner überwinternten, genau die Anzahl der Grabungen zu ermitteln. Um eindeutige Spuren und den Zeitbezug sicherzustellen, führte ich die Kontrolle wenige Tage nach einem kräftigen Schneefall durch. Dabei ergaben sich nur 29 bzw. 37 pro Tag von einem Tannenhäherpaar aus 9 Bodenverstecken ausgegrabene Nüßchen, das entspricht nach MEZHENNYJ etwa einem Fünftel, nach meinen Ergebnissen einem Achtel des täglichen Verbrauchs. Dieser geringe Anteil der Bodenverstecke erscheint sehr niedrig. Möglicherweise hielten sich die Häher nach dem Neuschnee vermehrt an die leichter zugänglichen Baumverstecke. Revierkontrollen längere Zeit nach dem letzten Schneefall sind wegen der Unzahl von Spuren nicht mehr mit ausreichender Genauigkeit durchführbar, jedoch finden sich pro Revier innerhalb 2 Wochen höchstens 100-150 Versteckgrabungen auch fernab von menschlichen Futterstellen (Val Bever), was größtenteils dem Ergebnis der 2-Tages-Untersuchung entspricht. Als Störfaktor wirkt sich die Futterstelle am Dorfrand besonders im nahegelegenen Rundhöckergebiet (La Stretta) aus, wo die Anzahl der Versteckgrabungen bis auf etwa ein Drittel oder die Hälfte verringert ist. Die oben erwähnten Reviere liegen aber bereits stärker abseits und deren Besitzer besuchen die Futterstelle wahrscheinlich wenig (es sind keine beringten Vögel darunter).

Unabhängig davon, ob der Anteil der Bodenverstecke ein Achtel oder ein Fünftel des Nahrungsverbrauchs darstellt, errechnen sich daraus mindestens 6 000 Bodenverstecke, die ein Tannenhäherpaar im Jahr benötigt. Dabei ist die Verlustrate durch Vergeßlichkeit, Raub oder Verderben der Vorräte noch nicht berücksichtigt.

CROCQ (1977) erhielt entlang einer Exkursionsroute (1-3 km) auf einer Breite von 20 m durchschnittlich 114 geöffnete Arvensamen pro Tannenhäher und Tag (bei der Annahme von 10 ha pro Tannenhäherrevier). Das würde einer Gesamtzahl an Bodenverstecken von ca. 25 000 pro Tannenhäherpaar und Jahr entsprechen. Unter Berücksichtigung verschiedener Unsicherheitsfaktoren (Reviergröße 6-10 ha, täglicher Verzehr 80-130 Arvennüsse) läge der Anteil von

Bodenvorräten am Nahrungsbedarf hier zwischen 50 und 100%.

Für die Verteilung der Vorräte auf Baum- und Bodenverstecke sind im wesentlichen zwei Annahmen diskutabel: Entweder die Verstecktätigkeit entspricht im großen und ganzen dem späteren Nutzungsverhältnis oder die Versteckkapazität in den Bäumen wird voll erschöpft und der (verschieden große) Rest an Vorräten wird dem Boden anvertraut. Nun wird möglicherweise die Nahrungssuche in den Bäumen vom Tannenhäher bevorzugt, aber unmittelbar nach Beendigung der Sammel- und Verstecktätigkeit beginnt er mit dem Ausgraben von Bodenvorräten, deren Nahrungsanteil den Winter über anscheinend ziemlich konstant bleibt. Das spricht meines Erachtens eher für die erste Annahme, ohne daß allerdings damit die zweite ausgeschlossen werden könnte.

3.2.6 Bilanz Über den Verbleib der Arvennüsse

Das in den vorausgegangenen Kapiteln dargelegte Zahlenmaterial wird hier zu einer Bilanz zusammengefaßt (Tab. 18).

Der zugrunde liegende Zeitraum reicht von jeweils Erntebeginn zu Erntebeginn. Erfäßt wurde dabei ein 28 ha großes Gebiet zwischen der Alp Staz und der oberen Waldgrenze (1950 m bis 2240 m), in dem 5 Tannenhäherpaare ihre Reviere haben; in dieser Fläche liegen die Probeflächen 8 bis 14 (vgl. Tab. 6). Der Nußertrag ergibt sich aus Zapfenbehang und Zapfengröße in zahlreichen Probeflächen, die standortgemäß auf die zuvor kartierten Struktureinheiten der Gesamtwaldfläche umgerechnet wurden. Hieron gehen ca. 10% der Nüsse ab, die zur Zeit der Ernte noch unreif oder verdorben und damit ungenießbar waren.

Tab. 18: Übersicht über den Verbleib der Arvennüsse vom Herbst 1974 und 1975 in einer 28 ha großen Waldfläche am Stazer Nordhang (1950-2240 m), die 5 Tannenhäherpaare besiedeln.

	1974/75	1975/76
	Anzahl der Nüsse in Tausend	
1. Nußertrag	1882	710
2. Hohlkörner (10%)	- 188	- 71
3. Nußernte durch konkurrierende Tierarten	- 390	- 107
4. Verluste durch unvollständiges Bearbeiten (20%)	<u>- 241</u>	<u>- 106</u>
5. Von Tannenhähern geerntet	963	426
6. Abtransport durch fremde Tannenhäher	<u>- 93</u>	<u>- 56</u>
7. Von ansässigen Tannenhähern geerntet	870	370
8. Abtransport über die Waldgrenze	<u>- 60</u>	<u>- 16</u>
9. Im Wald verbleiben	810	354
10. Zutransport aus anderen Wäldern	<u>+ 144</u>	<u>+ 96</u>
11. Gesamtvorräte der ansässigen Tannenhäher innerhalb des Waldes	954	450
12. Nahrungsverbrauch der Tannenhäher	<u>- 439</u>	<u>- 351</u>
13. Restvorräte	515	99 (= 22%)
14. davon im Boden (1/8 bis 1/1)	64 bis 515	12 bis 99
15. Verluste durch Mäusefraß ($\leq 11\%$)	<u>- 13 bis -105</u>	<u>- 6 bis -50</u>
16. Restbestand für Verjüngung	51 bis 410	6 bis 49

(Tab. 7, Kap. 3.2.2.2). Die Verluste an eßbaren Samen in unvollständig bearbeiteten oder unbearbeitet fallen gelassenen Zapfen liegen bei 20% (Kap. 3.2.2.4). Der Anteil der von konkurrierenden Tierarten geernteten Zapfen wurde in Abschnitt 3.2.2.4 erläutert (Tab. 10, Probefläche 11 u. 13). Für die Transportberechnungen wurden im wesentlichen die Zeit-Häufigkeitsdiagramme integriert; die Transportkapazität pro Flug wurde mit durchschnittlich 40 Arvennüssen angenommen (Kap. 3.2.3.1). Somit wurden von jedem Tannenhäher 100 000 (1974) bzw. 47 000 (1975) Nüßchen gehortet (Summe von Zeile 7 und 10).

Der in Zeile 12 eingesetzte Betrag für den Nahrungsverbrauch basiert auf dem von mir ermittelten täglichen Verzehr von 130 Arvennüssen (vgl. Kap. 4.2.5.4.1). Brutbestand, Oberwinterungs- und Reproduktionsdaten für 1974/75 und 75/76 sind den Tab. 2 bis 4 entnommen. Die Tannenhäher gelangten in der Brutzeit 1976 anscheinend an die Grenze der Nahrungsbeschaffung, da die niedrige Reproduktionsrate auf beträchtliche Versorgungsschwierigkeiten schließen lässt. Dennoch blieb 1976 ein Vorratsrest von 99 000 Nüssen (= 22%; Zeile 13), den man als den Anteil der Vorräte ansehen kann, der vom Tannenhäher nicht verwertet werden konnte (Vergessen, Raub).

Der Nutzungsgrad der Vorräte liegt also wohl nicht höher als etwa 80%.

Nimmt man an, daß 1/8 der Vorräte im Boden versteckt war und im gleichen Maße wie die Baumverstecke genutzt wurden, so entfielen wiederum 1/8 des Vorratsrestes auf Bodenverstecke. Daraus ergeben sich Mindestzahlen; die Höchstzahlen erhält man, wenn man den gesamten Vorratsrest in Bodenverstecken annimmt (vgl. Abschn. 3.2.5.4.2). Nach Kap. 3.2.5.1 und 3.2.5.3 war der Anteil der im Boden durch Mäuse zerstörten Vorräte etwa 11% oder weniger (Zeile 15 = 11% von 1/8 bzw. 1/1 der Zeile 11). Letztlich blieben von den Nüssen zwischen 51 000 und 410 000 (1975) bzw. zwischen 6 000 und 49 000 (1976) übrig. Das sind bei 3,5 Nüssen pro Versteck 15 000 bis 117 000 bzw. 1 700 bis 14 000 Verstecke insgesamt oder 540 bis 4 200 bzw. 60 bis 500 Verstecke pro ha (Waldfläche ohne Kampfzone). Die Anzahl der Verstecke bzw. potentiellen Verjüngungsstellen betragen somit für 1975 (nach mittlerer Ernte) zwischen 0,8 und 6%, für 1976 (nach magerer Ernte) zwischen 0,2 und 2% des Samenertrages. Dieser Prozentsatz liegt im Bereich einer sinnvollen ökologischen Größenordnung und dürfte eher höher sein als bei anemochoren Arten.

4. Die Bedeutung der zoochoren Samenverbreitung für die Arve

4.1 Die Verteilung des Arvenjungwuchses als Ausdruck der Tätigkeit des Tannenhämers

Nach der Analyse des Verhaltens soll nun der Einfluß des Tannenhämers auf Verbreitung und Häufigkeit des Arvenjungwuchses anhand von Kartierungen untersucht werden.

4.1.1 Die Verjüngung der Arve innerhalb des Lärchen-Arvenwaldes am Beispiel des Stazer Waldes

Durch seine Größe und die Vielfalt der Standorte eignet sich der Stazer Wald sehr gut zur Untersuchung der Verjüngung. Gemessen am Holzvorrat und an der Zuwachsleistung dürften die Bedingungen des Stazer Waldes dem ökologischen Optimum der Arve sehr nahe kommen. Allerdings ist der Wald längst nicht mehr natürlich zu nennen - wie praktisch alle Wälder im Engadin -, da die starke wirtschaftliche Nutzung über Jahrhunderte durch Hieb und Waldweide bis heute deutliche Spuren hinterlassen hat. Die Schädigungen des Stazer Waldes hielten sich in Grenzen, da die großflächigen und wenig steilen Hänge auf der südexponierten Seite des Tales bevorzugt wurden und genügend Weidegrund boten. Um die Jahrhundertwende wurde der Waldweidebetrieb reglementiert und seither sukzessive abgebaut. Heute wird nur noch die Alp Staz und der darüberliegende Waldkomplex gelegentlich bestoßen.

Die Kartierung des Arvenjungwuchses (Abb. 39) erfolgte im Maßstab 1 : 5 000, die Kartiereinheit betrug 3 ar. Berücksichtigt wurden lediglich noch lebende Jungbäumchen ab 30 cm bis etwa 1,5 m, sog. Recklinge (KUOCH u. AMIET 1970). Diese haben die Bodenvegetation bereits überwachsen und es kann angenommen werden, daß sie größtenteils überleben.

Für eine zufriedenstellende Verjüngung reichen etwa 5 Recklinge pro ar aus (O. BISAZ md1.). MEZHENNYJ (1964) gibt für sibirische Arvenwälder die gleiche Zahl an. Demnach kann man die Verjüngung im Stazer Wald insgesamt als gut bezeichnen, auf weite Strecken sogar als reichlich. Daneben gibt es jedoch auch ausgesprochene Fehlstellen. In den folgenden Abschnitten werden Jungarvenverteilung, Charakteristik des Standorts und Einfluß des Tannenhämers miteinander in Beziehung gesetzt. Die von den Standortsverhältnissen vorgegebene Dreigliederung des Geländes soll dabei erhalten werden.

4.1.1.1 Bestandsaufnahmen im Rundhöckergelände (God da la Stretta und God da Choma Sur)

Es handelt sich hier um den höchsten Teil des in Talmitte gelegenen, stark glazial überformten Rundhöckergeländes über Glimmerschiefer. Die Struktur der Bewaldung läßt noch deutlich die ehemalige Weidenutzung erkennen. Besonders an flachen Hängen und gegen den Waldrand hin läßt die absolute Vorherrschaft der Lärche in der oberen Kronenschicht auf einen früher ausgedehnten Lärchenweidewald schließen. Die Beweidung wurde in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts nach und nach aufgegeben, so daß die Sukzession zum arvenreichen Wald jetzt in vollem Gange ist. Während sich die Arve reichlich verjüngt, findet man nur sehr wenig Lärchenjungwuchs, obwohl dieser forstlich unterstützt wird, da die Lärche dem Wald beigemischt bleiben soll. Die Sukzession vom Pionier- oder Degradationsstadium mit Überwiegender Lärche bis zum Vorherrschen der Arve hat AUER (1947) eingehend beschrieben. Ausschlaggebend sind die Keim- und Wachstumsbedingungen der Jungpflanzen, wobei die Lärche auf Mineralboden und viel Licht angewiesen ist, während der Arvenkeimling reichlich Reservestoffe mitbekommt, so daß er viel eher der Konkurrenz dichter Bodenvegetation gewachsen ist.

Die pflanzensoziologische Ausbildung des Lärchen-Arvenwaldes (*Larioi-Cambretum*) ist kleinräumlich verschieden; heidelbeerreiche (*Vaccinietum myrtillii*) bzw. reitgrasreiche (*Calamagrostietum villosae*) Subassoziationen sind mosaikartig ineinander verzahnt (vgl. PALLMANN & HAFFTER 1933).

Dominierend ist die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*); durch das relativ trockene Klima bleibt sie aber niedrigwüchsig und setzt wenig Frucht an. Die Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) ist trotz z.T. lichtem Kronenschluß ausgesprochen spärlich, wohl wegen des frühzeitigen Ausaperns und zu geringer Humidität (Abb. 40).

Das Wollige Reitgras (*Calamagrostis villosa*) kommt an lichteren Stellen und unter Lärchenbeständen zur Vorherrschaft. Diese Standorte sind heller, erwärmen sich schneller und besitzen im Winter besseren Schutz durch eine gleichmäßige Schneedecke. Sie weisen deutlich weniger Jungwuchs auf, da sie aber nur kleinflächig ausgebildet sind, beeinflussen sie das Gesamtbild der Verjüngung nur unwesentlich.

Große zusammenhängende Gebiete des God da la Stretta und God da Choma Sur weisen einen sehr guten Jungwuchsbestand auf, der mehr als 50 Jungarven (Recklinge) pro ar erreichen kann. Der Jungwuchs ist

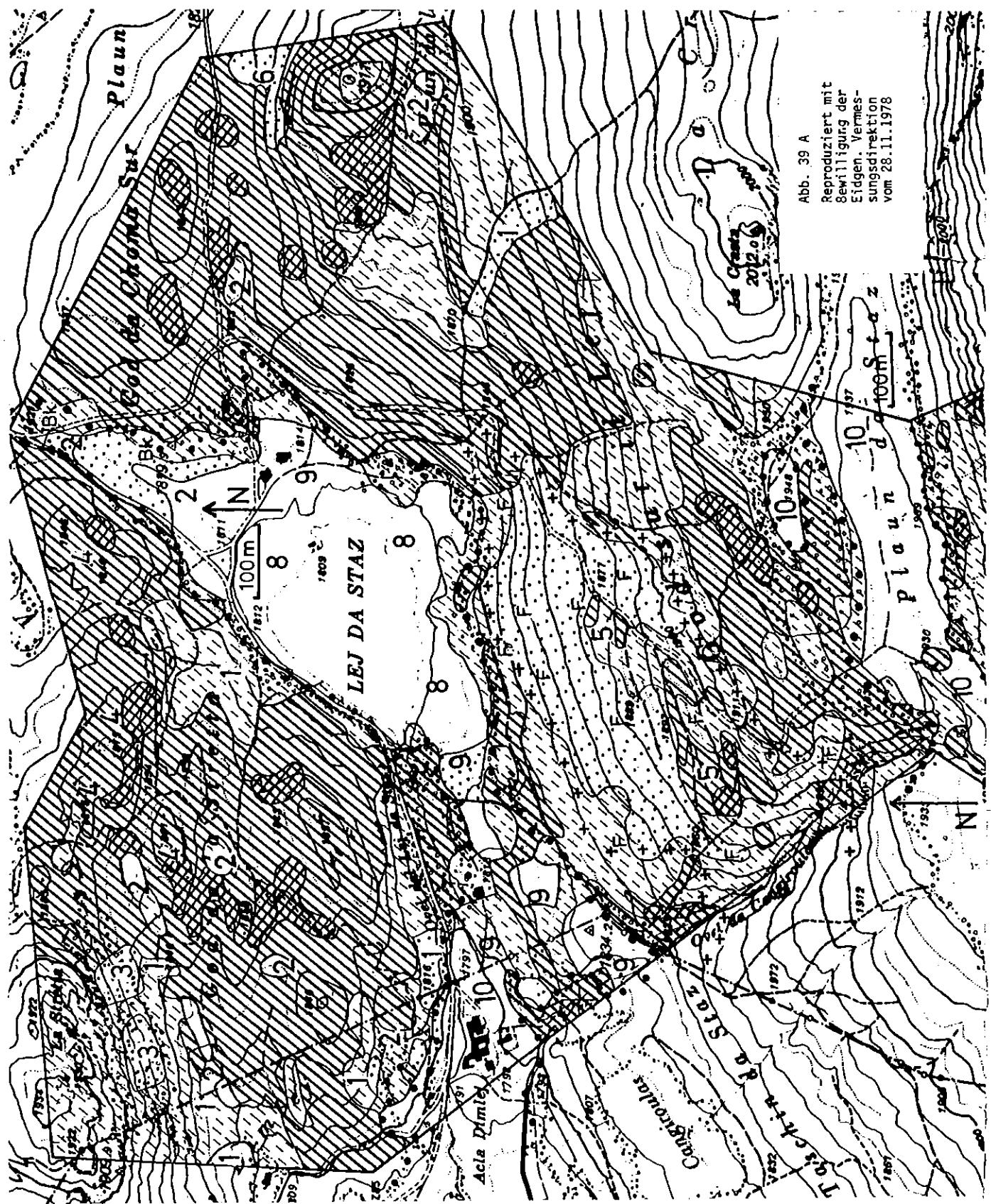


Abb. 39: Arvenjungwuchs im Stazer Wald (1967).

A : Rundhöckergelände (God da la Stretta, God da Choma Sur) und unterer Nordhang (God sur il Lejj).

B : Mittlerer und oberer Nordhang von der Alp Staz bis zur Waldgrenze (God Plazzers).

Arvenjungwuchsdichte (ReckTinge/ar):

- 0 (fehlt)
- < 1 (sehr gering)
- 1 - 5 (gering)
- 6 - 25 (mittel bis reichlich)
- > 25 (sehr reichlich)

— — — Waldgrenze

••••• Waldrand

+++++ Zone mit mind. 5/10 Fichtenanteil

F
Fichtjenjungwuchs
L
Lärchenjungwuchs
Bk
Bergkiefernjungwuchs

überwiegt lokal

- 1 Aufforstungssparzellen und dichtes Stangenholz
- 2 vernäste Münden, Flachmoore, Hochmoorreste
- 3 Steilhang und Geröllhalde La Stretta
- 4 Rundhöckerkuppen mit Engadiner Waldkiefer
- 5 Hangparallele Rippen im Fichtenmischwaldgebiet
- 6 Steilhang mit üppiger Bodenvegetation
- 7 Grünerlenbestände und Hochstaudenfluren in der Lawinengasse
- 8 Seggenbesiedlung am Stazer See
- 9 ehemalige Weideflächen
- 10 noch bestehende Weideflächen
- oberhalb der aktuellen Waldgrenze:
- 11 *Deschampsia caespitosa*-Flur (auf Rundhöckern)
- 12 Abrißkante am Bach
- 13 vernäste Münden
- 14 Bereiche starker Lawinentätigkeit

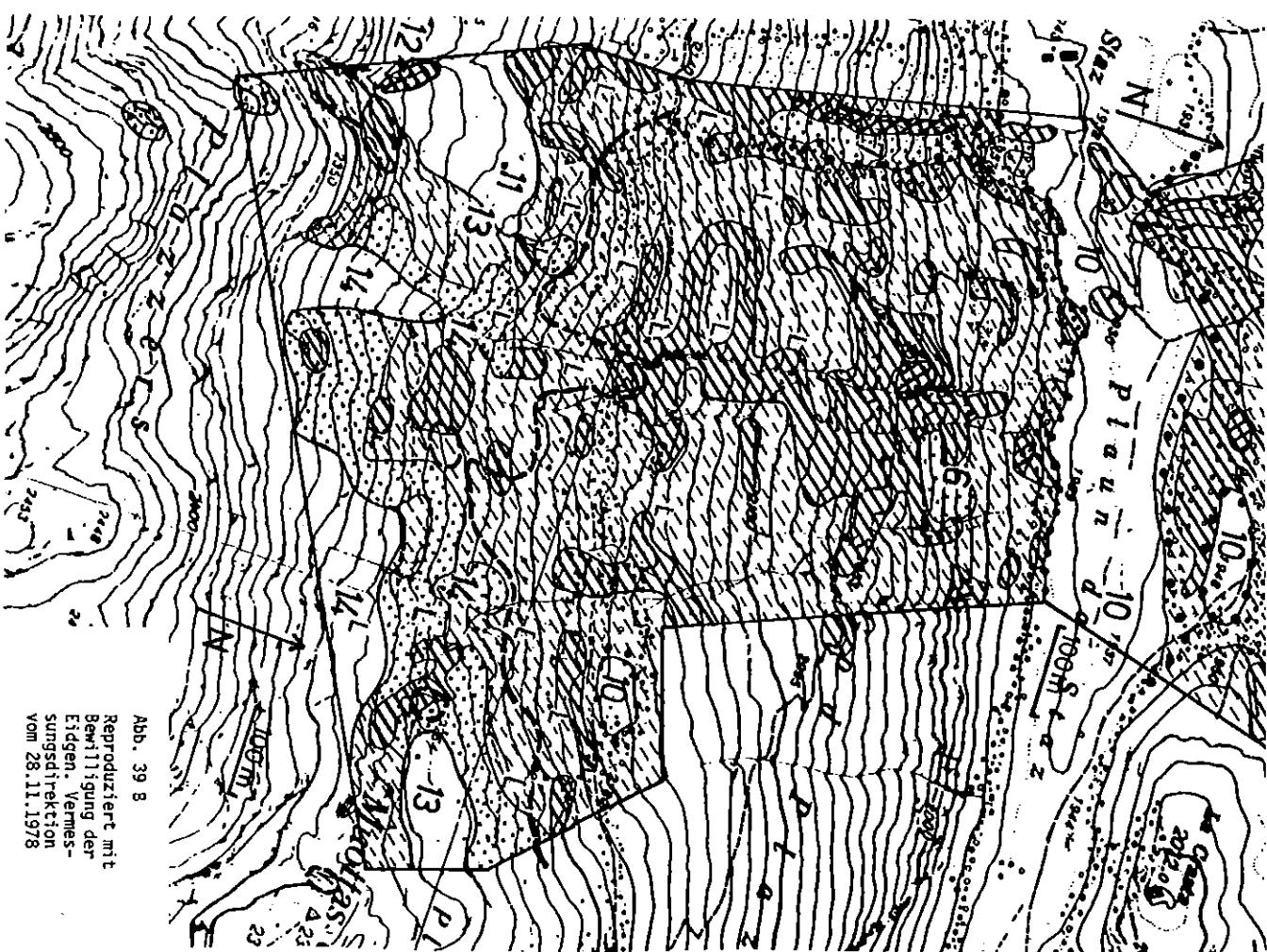


Abb. 39 B
Reproduziert mit
Bewilligung der
Eidgen. Vermessungs-
direktion vom 28.11.1973



Abb. 40: Arvenwald. God da la Stretta, Juni 1976.

hier nicht relieforientiert. Verebnungen geben genauso gute Jungwuchsstandorte ab wie flache oder steilere Hänge.

Da der Wald im Plenterbetrieb bewirtschaftet wird und gewöhnlich alle Altersstufen nebeneinander vorkommen, fallen einige Stellen mit dichtem gleichaltrigen, etwa 10-14 m hohem Bestand an Arven, Fichten und nordamerikanischen Blaufichten (*Picea pungens*) auf. Im Zuge der Aufforstungswelle zur Zeit der Jahrhundertwende (CAMPELL 1944) waren mehrere Parzellen im Lärchenweidewald bepflanzt worden. Die Verjüngung ist hier schwächer, z. T. sogar fehlend (Nr. 1 in Abb. 39). Ausschlaggebend dafür ist im wesentlichen der Lichtmangel, worauf auch die dürftige Bodenvegetation hinweist. Solange diese Parzellen noch gestrüppartig dicht schließen, meidet sie auch der Tannenhäher. Später findet er hier zwar viele geeignete, schneegeschützte Versteckorte, die er dann aber auch intensiv nutzt, so daß nur wenige Verstecke zur Verjüngung beitragen können.

Auffallend verjüngungsschwach bzw. ohne Jungwuchs sind die Mulden zwischen den Kuppen (Nr. 2 in Abb. 39). Durch schlechten Abfluß und reichlich zuströmendes Sickerwasser von den Hängen stark vernässt, bildeten sich hier mächtige Torfhorizonte. Wo sich jedoch Zwergstrauchbulten über die vernässtesten Horizonte herausheben, finden sich fast immer Jungarven (Abb. 41). Geringe Verjüngung weisen auch die Schuttfluren am steilen, nur dürfzig bewaldeten La Stretta-Hang auf, der starker Einstrahlung und

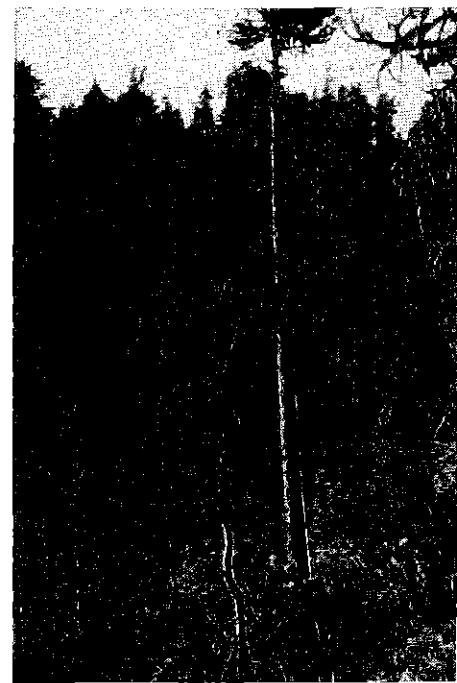


Abb. 41: Arvenjungwuchs auf Zwergstrauchbulten im *Caricetum fuscae* einer stark vernässtesten Mulde im Rundhöckergebiet. Im Hintergrund Arvenwald mit einigen Lärchen und Fichten und mit mäßig dichter bis dichter Arvenverjüngung.

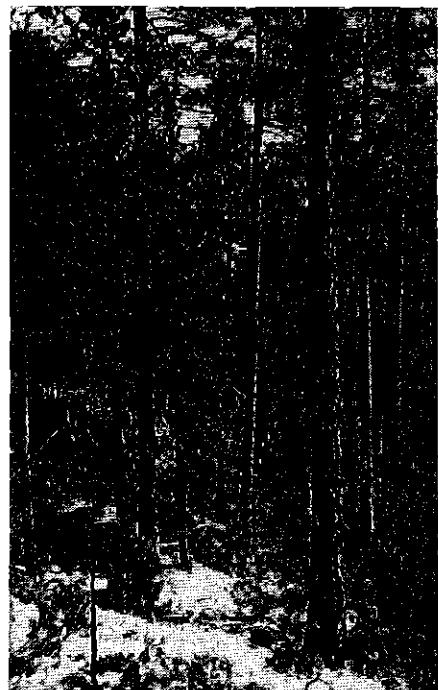


Abb. 42: Dichter Arvenjungwuchs unter Waldkieferhorsten, God da la Stretta, August 1975.

teilweise kräftiger Bodenerosion ausgesetzt ist (Nr. 3 in Abb. 39).

Die sommerwarmen, trockensten Standorte auf der Südseite der glattgeschliffenen Kuppen, die durch Abtragung und verzögerte Verwitterung des Gesteins nur eine langsame Bodenentwicklung zulassen und wo nur eine flachgründige Rohhumusschicht den anstehenden Fels bedeckt, sind kleinflächig von z. T. noch artenreinen Beständen der Engadiner Waldkiefer (*Pinus sylvestris engadinensis*) bestockt. Die dürftige Bodenvegetation zeichnet sich durch Trockenheitszeiger und vermehrtes Auftreten von Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*) und Heidekraut (*Calluna vulgaris*) aus. Unter den lichten Kronen der Waldkiefern wächst der Arvenjungwuchs besonders gut heran (Abb. 42, Nr. 4 in Abb. 39). Die im Postglazial im Oberengadin ehemals viel weiter verbreitete Waldkiefer (KELLER 1930) wird dadurch immer stärker verdrängt und findet sich nur noch auf den edaphischen Trockenstandorten der Rundhöckergebiete im Raum Celerina-Bever-Bernina. Bezeichnenderweise liegen diese Vorkommen alle in der Verbreitungslücke des Fichtenareals (vgl. 4.1.2).

4.1.1.2 Bestandsaufnahmen am unteren Nordhang bis zur Alp Staz (God sur il Lej)

Das auffallendste Merkmal dieses Waldteiles ist das reichliche Vorkommen der Fichte bis auf 1920 m. Höchstwahrscheinlich muß dies mit der lokal gesteigerten Feuchtigkeit in Zusammenhang gebracht werden, die die allgemeine Kontinentalität des Klimas abschwächt. Einerseits vermögen die dicken Rohhumuspolster und das tiefgründige Moränenmaterial in größerem Umfange Wasser zu speichern, andererseits kann ein steter Zustrom von Sickerwasser aus höhergelegenen Hangteilen angenommen werden. HOLTMEIER (1966) betont außerdem die Obereinstimmung der Ausdehnung des Fichtenareals mit der Malojaschlange, einer Nebelzone entlang des Schatthanges nach Schlechtwetterlagen aus Süd oder Südwest, die die Luftfeuchtigkeit zeitweise steigert. Auffallend ist, daß das Fichtenvorkommen gerade dort ausklingt, wo der Nordhang abrupt in die kontinentalere Westexposition übergeht. Nach CAMPELL (mdl.) endet hier das Vordringen der grobstägigen Bergeller Fichte ins Oberengadin, die somit ein nur wenige Kilometer breiter Zwischenraum von der durchs Unterengadin bis Bever hochgestiegenen ostalpinen Fichtenpopulation trennt. Auf die Abhängigkeit der Fichte von Stellen gesteigerter Humidität weisen auch die Standorte von Einzelbäumen im Rundhöckergelände hin, die mit großer Regelmäßigkeit auf den Fuß der Nordabhänge be-

schränkt sind; ferner das Vorkommen der Fichte in der feuchten Charnadüra-Schlucht und ihr Fehlen in den ausgeprägt kontinental getönten Seitentälern Val Bever, Val Roseg, Val Morteratsch.

Wegen der Vorherrschaft der weidefeindlichen Fichte und ihrer gleichzeitigen günstigen Holzproduktion blieb dieser Waldteil weitgehend von der Beweidung verschont. Es ist dies der dunkelste aller Oberengadiner Waldtypen (Stammanteil in Zehntel: Fichte 6, Arve 3, Lärche 1). Trotz eines Deckungsgrades der Kronenschicht von lediglich 50% wirkt er viel stärker beschattend als die Lärchen-Arvenwälder der Umgebung, da der Anteil der lichten Lärche gering ist und die Wipfelhöhe der dunklen Fichte die der Arve um 5-10 m übertrifft. Der Zwergstrauchteppich ist deshalb ziemlich dürftig und besteht vor allem aus der schattenertragenden Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*); die Alpenrose gedeiht nur ganz kümmerlich. Entsprechende Schwierigkeiten stellen sich dem Arvenjungwuchs entgegen. Die Verjüngungsschwäche Zone fällt recht genau mit dem Bereich zusammen, in dem die Fichte 50% oder mehr am Stammanteil erreicht (Abb. 39). Hier überwiegt meistens der Fichtenjungwuchs, obwohl auch dieser als schwach bezeichnet werden muß. Einen erstaunlich guten Ansatz von Arvenjungwuchs weisen dagegen zwei hangparallele Rippen sowie einige kleine Lichtungen auf (Nr. 5 in Abb. 39). Die Beobachtung bestärkt in der Annahme, daß hauptsächlich Lichtmangel für das Ausbleiben des Jungwuchses verantwortlich ist. Jedoch könnte auch eine allelopathische Wirkung von Blattstreu und Wurzelausscheidungen der Fichte beteiligt sein. BU-BLITZ (1953) fand eine keimhemmende Wirkung auf Kiefernkeimlinge durch Fichtenstreu und -streuauszüge. Keinesfalls kann die Jungwuchsarmut auf den Tannenhäher zurückgeführt werden, da er die Fichtenmischwaldzone am Nordhang genauso dicht besiedelt wie die anderen Arvenwälder und der niedrige Zwergstrauchteppich seine Verstecktätigkeit begünstigt.

In den Waldteilen ohne Fichtenherrschaft entspricht die Häufigkeit des Arvenjungwuchses derjenigen des Rundhöckergeländes. Auch hier werden an mehreren Stellen Jungwuchsdichten von über 50 Recklingen pro ar erreicht.

4.1.1.3 Bestandsaufnahmen am Nördhang oberhalb der Alp Staz (God Plazzer)

Dieser Waldteil wird heute noch von der Alp Staz aus beweidet. Besonders im gut zugänglichen und nur mäßig steilen (durchschnittlich 25°) westlichen Teil finden sich größere Flächen mit Reitgrasbeständen, Lägerfluren sowie Hochstaudenfluren in wasserzähligen

gen Rinnen. Die Lärche überwiegt teilweise in der Stammzahl gegenüber der Arve, wodurch sich die lichtbedürftigen Alpenrosen ausbreiten konnten. Diese Waldformation ist also noch am weitesten vom arven- und vaccinienreichen Klimaxstadium entfernt. Die Waldgrenze ist auch hier anthropogen bedingt (vgl. HÖLTMEIER 1967) und fällt mit der Kante der Trog-schulter zusammen. Die flachen Hänge der darüberliegenden Muottas Schlarigna werden bis heute regelmäßig mit Schafen und Jungvieh bestoßen.

Der Arvenjungwuchs wird nicht nur durch die üppige Bodenvegetation behindert, viele Exemplare weisen Schädigungen durch Tritt oder Verbiß auf. Deshalb fällt hier relieforientierte Verteilung des Jungwuchses auf, der sich an felsigen Geländevorsprüngen und Bacheinschnitten konzentriert. Diese Standorte bieten am ehesten Schutz vor dem Vieh, sie werden aber wegen der weniger dichten Vegetation auch vom Tannenhäher als Versteckorte bevorzugt. Insgesamt weisen deshalb etwa 2/3 des Geländes nur 1-5 Recklinge/ar auf, also eine auf die Dauer kaum ausreichende Verjüngung. Im oberen Hangteil dominiert hingegen an vielen Stellen der Lärchenjungwuchs, da die Lärchensamen hier in den zahlreichen Viehgängen und Bodenanrissen ein geeignetes Keimbett finden.

Als ausgesprochene Fehlstellen in der Arvenverjüngung fallen zwei Geländestellen auf, die sich durch sehr dichten Bewuchs auszeichnen: Der Rand der Lawinengasse mit Grünerlen und Hochstaudenfluren (Nr. 7 in Abb. 39) sowie feuchte und gleichförmig steile Hangpartien ($35-40^{\circ}$) mit üppigem Gestrüpp aus Alpenrose und Heidelbeere (Nr. 6 in Abb. 39), die den Tannenhäher vollständig daran hindern, bis zum Boden vorzudringen und Verstecke anzulegen.

4.1.1.4 Der Einfluß des Reitgrases auf den Verjüngungsansatz

Schließt sich das Wollige Reitgras *Calamagrostis villosa* zu dichten Herden zusammen, so weisen diese eine geringere Verjüngung auf als direkt benachbarte Zergstrauchflächen (Abb. 43). Allerdings können an günstigen Stellen im Reitgras Jungwuchsdichten erreicht werden, die denjenigen an verjüngungsschwachen Zergstrauchflächen nicht nachstehen (vgl. Probeflächen A und B in Tab. 19). Typisch ist das Fehlen von Jungwuchs im Reitgras, wenn daneben größere Zergstrauchflächen vorhanden sind (Probefläche C).

Zu einem ähnlichen Ergebnis kam AUER (1947): Er zählte auf 1 ha einer insgesamt sehr verjüngungsschwachen Partie des Nordwesthangs unterhalb Muottas Muragl je ca. 1 Jungarve pro ar sowohl in der *Calamagrostis*-Subassoziation als auch in der *Rhododendron ferrugineum*-Variante des Lärchen-Arven-

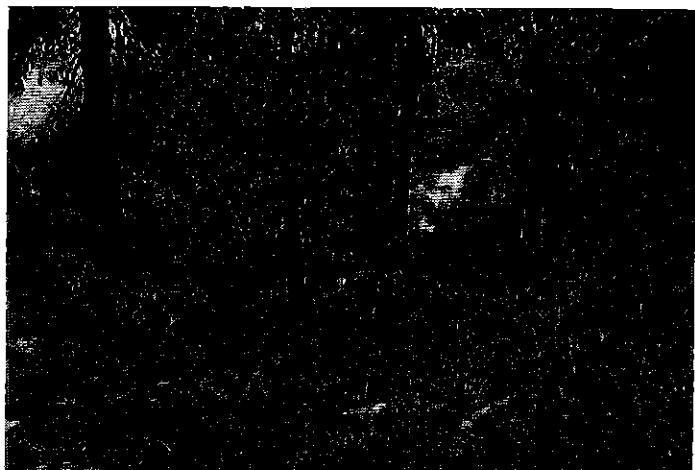


Abb. 43: Reitgrasfläche im God da la Stretta

waldes, dagegen ca. 13 Jungarven in der *Vaccinium myrtillus*-Subassoziation. JUNG (1966) stellte in den Sibirischen Zirbelkieferwäldern des Altais ebenfalls eine wesentlich geringere Arvenjungwuchsdichte in farn- und reitgrasreichen Waldtypen gegenüber solchen mit überwiegender Moos- und Zergstrauchvegetation fest.

Die Aufgliederung des Arvenjungwuchses nach der Vitalität in Tab. 19 zeigt nur einen geringen Unterschied zwischen Zergstrauch- und Reitgrasflächen, der die mangelhafte Verjüngung in den letzten nicht zu erklären vermag. Anscheinend ist die Beeinträchtigung der Jungarven durch den Wurzelfilz des Reitgrases nicht von entscheidender Bedeutung. Aussagen über die empfindliche und wohl entscheidende Phase während der Keimung sind dabei nicht möglich, da abgestorbene Keimlinge sehr vergänglich sind und zudem sehr schwer quantitativ zu erfassen. Jedoch muß berücksichtigt werden, daß die Nährstoffreserven dem Arvenkeimling bereits im ersten Jahr ein kräftiges Wachstum ermöglichen (Abb. 44). Versuche von KUOCH & AMIET (1970) im Freiland und im Gewächshaus ergaben keinen Hinweis, daß unter der Konkurrenz von *Calamagrostis villosa* eine Keimhemmung der Arvensamen auftritt.

Die hohen Jungwuchsausfälle im *Calamagrostietum villosae adenostyletoeum* in Versuchsaufforstungen am Stillberg, über die SCHÖNENBERGER (1975) berichtet, sind nicht auf die Reitgrasflächen innerhalb des Arven-Lärchenwaldes übertragbar. Das *Calamagrostietum villosae* kommt hauptsächlich in feuchten, schattigen und windstillen Rinnen vor; es sind dies lawinen- und schneedruckgefährdete Standorte, in denen der Schnee zudem spät ausapert und deshalb für die Arve die Gefahr einer Pilzinfektion sehr groß ist.

(Schneeschütte *Phacidium infestans*, weniger *Herpotrichia juniperi*). Die Reitgrasflächen im Arven-Lärchenwald findet man dagegen auf günstigeren und ausgeglicheneren Standorten bezüglich Strahlung und Schneedeckendauer. Die Konkurrenzkraft des Reitgrases ist hier geringer, während die der Arve zunimmt.

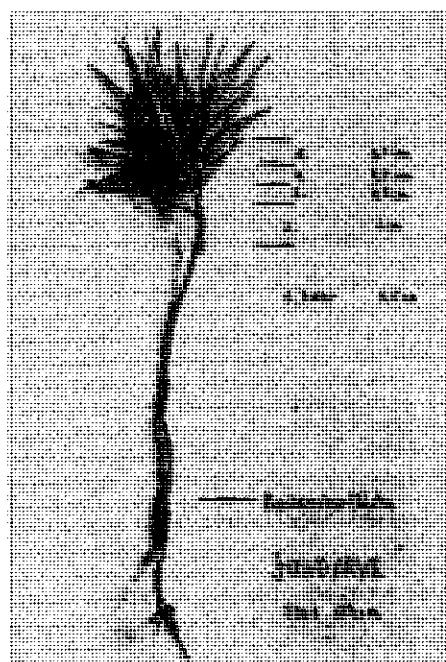


Abb. 44: 5 Jahre alte Jungarve

Die Altersstruktur des Jungwuchses kann in direkt benachbarten Flächen sehr verschieden aussehen. Die Zwergschraubflächen in A und B (Tab. 19) weisen einen sehr geringen Anteil an 1-25-jährigen auf, d.h. die Verjüngungspotenz ist rückläufig. Das mahnt zur Vorsicht, aus anderen Flächen mit niedrigerem Anteil an 26-50-jährigen direkt eine Mortalitätsrate ableiten zu wollen, wenn Ausbreitungs- und Keimverhältnisse nicht bekannt sind, da diese gerade in der Nähe der absoluten Waldgrenze besonders wechselhaft sein dürften. JUNG (1966) fand in verschiedenen Waldtypen im Altai ebenfalls eine sehr uneinheitliche Altersstruktur der Jungarven (*P. sibirica*). Aus seinen Ausführungen wird nicht ganz klar, wie er dabei auf einen Rückgang von 75% der Jungarven kommt (dieser müßte m.E. wesentlich höher liegen!). In den Probeflächen A und B der Tab. 19 hat in der jüngsten Baumgeneration (1-25-jährige) ein Ausgleich zwischen den Vegetationseinheiten stattgefunden; der Anteil an Verjüngungsstellen entspricht jetzt viel eher den Flächenanteilen. Eine solche Sukzession in Reitgrasflächen veranschaulicht auch Abb. 45. Wenn keine Störungen an der Bodenoberfläche auftreten (Tritt, Schürfungen), spielt dabei die Lärche als Mineralbodenkeimer keine Rolle mehr (AUER 1947). Die Jungwuchsarmut der Reitgrasbestände kann bei der Arve also wohl nicht allein durch die Konkurrenz des Reitgrases bedingt sein. Vielmehr muß in Übereinstimmung mit den Beobachtungen am Tannenhäher angenommen werden, daß dessen Abneigung, in hohen, dichten Grasfluren Verstecke anzulegen, eine entschei-

Tab. 19: Verteilung, Vitalität und Altersstruktur der Verjüngungsstellen der Arve in 3 Probeflächen im God da la Stretta mit unterschiedlichem Anteil an Zwergschraub (Zw)- bzw. Reitgrasvegetation (Rgr). Nur das jeweils kräftigste Exemplar einer Kernwuchssippe wurde zur Beurteilung der Vitalität herangezogen (vgl. 4.1.1.6). Die Altersklasse 1-25 Jahre wurde zur Verdeutlichung der Tendenzen nochmals aufgegliedert.

Probefläche	A (2,24 ar)		B (3,92 ar)		C (1,0 ar)	
	Zw (10%)	Rgr (90%)	Zw (20%)	Rgr (80%)	Zw (80%)	Rgr (20%)
Verjüngungsstellen pro ar	78	27	28	7	136	0
Anteil in % an						
Gesunden	53	55	63	64	64	
schwach Geschädigten	32	21	21	20	26	
stark Geschädigten	10	6	8	8	2	
Abgestorbenen	5	18	8	8	8	
Anteil in % an						
1-12-jährigen	6	26	9	22	35	
13-25-jährigen	22	45	9	43	25	
26-50-jährigen	72	29	82	35	40	

dende Bedeutung zukommt. Bezeichnend und auf das spezifische Versteckverhalten des Tannenhäfers zurückzuführen ist die Konzentration von Jungarven an Vegetationsrändern, an Erhöhungen und im lockerrasigen Bereich unter den Kronenrändern (Abb. 45).

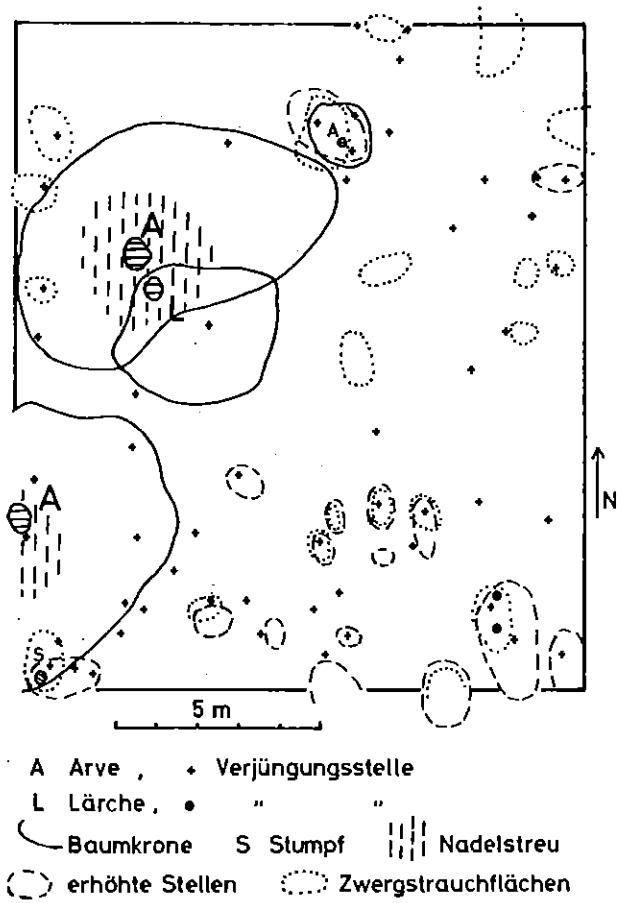


Abb. 45: Skizze der Verjüngungsstellen der Arve in einer Probefläche des Stazer Waldes mit vorwiegend *Calamagrostis villosa*-Vegetation; gleichförmig leicht gegen Westen geneigte Lage. Juli 1975

4.1.1.5 Die Altersstruktur des Arvenjungwuchses

Die Altersbestimmung der Jungpflanzen geschah durch Abzählen der Jahrestriebe, was etwa bis zum 25. Lebensjahr genau möglich war. Ein Vergleich der Altersstruktur des Jungwuchses mit der Samenproduktion der Arve ergibt nicht den klaren Bezug, den man vielleicht erwarten würde (Tab. 20). Dies hat mehrfache Gründe. Zuerst wäre zu nennen, daß die Erfassung der Samenproduktion relativ grob ist, insbesondere umfaßt die Bezeichnung Streumast einen weiten mittleren Bereich in der Häufigkeitsskala. Stark modifizierend auf den Keim- und Wachstumserfolg wirken natürlich auch die Witterungsverhältnisse. Im Zusammenhang damit steht auch die verlängerte Keimruhe der Arvensamen, die teilweise erst im zweiten Frühjahr keimen. Wenig Einfluß hingegen dürfte nach den vorliegenden Untersuchungen den Populationsdichten von Mäusen und Eichhörnchen zu kommen.

Der Tannenhäher ist sicherlich ein wichtiger Faktor beim Ausgleich des Arvenjungwuchses über die Zeit hinweg. Durch die Transportfähigkeit gleicht er die verschiedene Samenproduktion der einzelnen Waldteile aus. Auch dürfte ihn sein ausgezeichnetes Ortsgedächtnis in die Lage versetzen, bei diesjähriger Nahrungsknappheit auf etwaige Überschüssige Vorräte der Vorjahresernte zurückzugreifen. Dem Verjüngungsschub, den man nach Vollmästen erwartet, wird so die "Spitze" genommen.

Erste Kontrollen auf Jungwuchs aus den zuvor untersuchten Jahren zu Beginn der Vegetationsperiode im Juni 1977 brachten auf 160 m² oberhalb der Waldgrenze keine und auf 40 m² innerhalb des Waldes an verjüngungsstarken Stellen nur 1 Jungpflanze, die von der Nußernte 1974 stammte. Allerdings ist die Suche nach Jungarven, die erst am Anfang der zweiten bzw. dritten Vegetationsperiode stehen, sehr mühsam und wenig effektiv. Eine umfangreichere Kontrolle ist daher erst in 2-3 Jahren sinnvoll.

Tab. 20: Altersstruktur des Arvenjungwuchses im Herbst 1975 im Stazer Wald in Bezug auf die Samenproduktion (0 = Fehljahr, S = Streumast, V = Vollmast) im Vorjahr im Forstbezirk Pontresina/Celerina. Keimlinge = 1 Jahr.

Alter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	1-25
Verjüngungsstellen																										
A im Wald	3	6	7	27	1	4	6	12	15	8	13	18	11	10	17	9	12	13	14	9	10	9	2	7	5	248
B Kampfzone	0	1	1	7	2	2	9	6	11	15	3	6	7	5	1	8	3	1	7	1	3	0	1	2	0	102
Samenpr. im Vorjahr	S	S	S	V	0	V	S	0	S	S	S	S	S	V	0	V	0	S	S	0	0	S	S	V		

4.1.1.6 Die Größe der Kernwuchs-Sippschaften der Arve

Die vom Tannenhäher versteckten Arvennüsse bilden nach der Keimung Kernwuchs-Sippschaften, also Verjüngungsstellen, an denen zu gleicher Zeit aus mehreren Samen Jungpflanzen aufwachsen. Unter diesen Umständen sind die Jungpflanzen sofort stärkster gegenseitiger Konkurrenz ausgesetzt und nur die stärksten Individuen haben eine Chance hochzukommen. Nach bisheriger Kenntnis darf man annehmen, daß innerhalb der Sippschaft die Wurzeln bereits frühzeitig miteinander verwachsen (KUOCH & AMIET). Das bedeutet für die stärkste bzw. bestplazierte Jungpflanze, daß sie sich des Wurzelsystems ihrer schwächeren Nachbarn bedienen kann und somit nicht mehr eingeengt, sondern sogar gefördert wird. Durch das vergrößerte Wurzelsystem wird die Chance einer Infektion mit Mykorrhiza-Pilzen vergrößert, allerdings können dabei auch Krankheiten (Keimnissfäule) übertragen werden. Das Absterben der schwächeren Nebenpflanzen kann letztlich dem Absterben von weniger günstig plazierten Trieben einer einzigen Pflanze gleichgesetzt werden.

Zur Ermittlung der Größe der Kernwuchs-Sippschaften wurden nur die 1-20-jährigen Jungpflanzen herangezogen (Tab. 21), da bis zu diesem Alter die Nebenpflanzen (außer Keimlingen) meist noch (lebend oder schon abgestorben) vorhanden sind. Setzt man Sippschaftsgröße und Anzahl keimfähiger Samen gleich ($\varnothing = 1,6$), so ergibt sich daraus, daß im Mittel mindestens die Hälfte der Samen pro Tannenhäherversteck ($\varnothing = 3,5$) gekeimt haben muß. Damit stimmen die Ergebnisse der Keimfähigkeitsversuche überein (Tab. 7 A), die bereits zu Erntebeginn nur noch für durchschnittlich knapp die Hälfte der geernteten Nüßchen eine Keimfähigkeit ergaben.

4.1.1.7 Der Anteil der Tannenhäkersaat am Arvenjungwuchs innerhalb des Arvenwaldes

In vielen Fällen gibt der Standort einer Jungarve Hinweise darauf, ob der Same, aus dem sie keimte, durch ein Tier verbreitet wurde. Das sind zum einen ganze Geländepartien, wenn sie keine Arve tragen

und durch fallende oder rollende Zapfen nicht erreicht werden können, zum anderen spezielle Kleinstandorte, wie die Stirnseite einer Zwergschraubulte oder andere Steilstellen, an denen sich Arvenzapfen oder -samen nicht halten könnten.

Innerhalb des dichten Arvenwaldes, besonders in mehr oder weniger ebener Lage, ist es zumeist nicht möglich, mehr als 10-20% des Jungwuchses als zooloche Ansammlung nachzuweisen. An einigen Sonderstandorten gelingt dies jedoch für 80-100% der Jungpflanzen. Es handelt sich dabei sowohl um sehr jungwuchstarke Flächen (z. B. Kuppen mit Waldkiefern, Nr. 4 in Abb. 39 und Bachinschnitte) als auch um jungwuchsame Stellen (z. B. vermoorte Niederungen, Nr. 2 in Abb. 39). Es kann daher angenommen werden, daß in den übrigen Waldteilen der Anteil des zooloche Jungwuchses ähnlich hoch sein dürfte. Einen weiteren Anhaltspunkt dafür gibt die Verteilung des Arvenjungwuchses im Gelände, die nicht vom Standort der Altarven oder dem Gefälle des Geländes abhängt, wie bei einer Verbreitung durch Zapfenfall oder -rollen zu erwarten wäre. Vielmehr läßt die Konzentration des Jungwuchses an Geländerippen, an Stümpfen, an den Kronenrändern der Fichten usw. auf eine vorwiegend zooloche Verbreitung schließen (Abb. 46).

Sieht man von den besonderen Konkurrenzverhältnissen einmal ab, die die stärkere Beimischung der Fichte mit sich bringt, so kann man für fast alle übrigen Verjüngungsschwachen Bezirke (stark vernässt, geschlossene hohe Reitgrasflächen, dichtes Gestrüpp aus Alpenrosen oder Grünerlen, sehr dichte, tiefe Beauftragung in meist künstlich angelegten Parzellen) eine stark verringerte Verstecktätigkeit des Tannenhäfers nachweisen. Diese Standorte sind gleichzeitig für den Arvenkeimling ungünstig. Der Tannenhäher nutzt vor allem die unter den dichten Baumkronen versteckten Nüsse als Nahrung; auch hier bei Lichtmangel, starker Wurzelkonkurrenz und verfestigtem Oberboden ohne Rohhumusaufklage (Austrocknungsfahr) hätte die Jungarve nur geringe Chancen (vgl. aber Abb. 47). Ähnlich ist die Situation am stark erodierten Stretta-Südhang, der als gemeinschaftlicher Versteckplatz dient (vgl. 3.2.4.2). Somit verbleibt der Überschuß an Tannenhähervorräten im wesentlichen an solchen Standorten, die sich für die

Tab. 21: Die Größe der Arven-Kernwuchssippschaften innerhalb des Waldes (A) und in der Kampfzone (B).

	Anzahl										
	Verjüngungsstellen	Jungarven	Mittlere Jungarvenzahl	davon in % mit einer Jungarvenzahl von	1	2	3	4	5	6	≥ 7
A	218	345	1,6		69	16	9	3	2	1	(0,5)
B	127	214	1,7		61	16	15	3	1	1	3

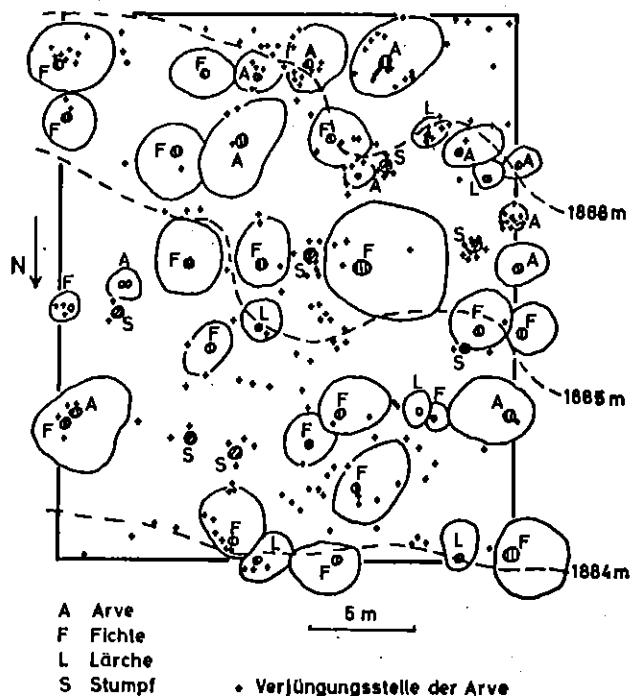


Abb. 46: Skizze der Verjüngungsstellen der Arve in einer Probefläche im Stazer Fichten-Arven-Lärchen-Mischwald. Auf der gesamten Fläche dominiert *Vaccinium myrtillus* in der Bodenvegetation.



Abb. 47: Zahlreiche Jungarven unter dem Schirm einer licht stehenden Waldkiefer, die aus Tannenhäherverstecken hervorgegangen ist. Die lichte Krone der Waldkiefer bot im Winter kaum Schneeschutz, so daß diese Verstecke vom Tannenhäher vergleichsweise wenig genutzt worden sind.

Jungarven als günstig erweisen, die Zwergstrauchteppiche zwischen den Baumkronen.

Der Anteil des Eichhörnchens an der zoolochore Verbreitung ist nicht genau erfassbar, dürfte aber relativ gering sein, da Ernte- und Transportkapazität beträchtlich hinter den Leistungen des Tannenhäfers zurückbleiben.

Dem Tannenhäfer kommt somit die bedeutendste Rolle bei der Arvensamenverbreitung innerhalb des Arvenwaldes zu.

4.1.2 Die Verjüngung der Arve oberhalb der aktuellen Waldgrenze

Maßgeblich für die Grenze des Baumwachstums sind die Dauer der Vegetationsperiode und der in dieser Zeit mögliche Strahlungsgenuß (TRANQUILLINI 1967). Die Vegetationsperiode muß ein volles Ausreifen der neu gebildeten Nadeln ermöglichen. Ist die Cuticula ungenügend ausgebildet, so bietet sie keinen ausreichenden Transpirationsschutz, wenn im Spätwinter und Frühjahr aufgrund zunehmender Tageslänge und Erwärmung die Bäume ihre Winterruhe allmählich aufgeben und damit ihre Resistenz gegen Dürre und Frost abnimmt. Die fehlende Wassernachlieferung im gefrorenen Boden und die starke mittägliche Erwärmung

der über die Schneedecke hinausragenden Sproßteile führen dann zu einer starken Anspannung des Wasserhaushaltes, es kommt zur Frosttrocknis (BERGER-LANDEFELDT 1936, TRANQUILLINI & TURNER 1961, TRANQUILLINI 1965, HOLZER 1969, LARCHER 1963). Frost allein beeinträchtigt den Baumwuchs weniger, da Arve und Lärche sehr frosthart sind; die Arve erträgt im Mittwinter nach SCHWARZ (1970) Temperaturen bis -40°C , nach ULMER (1937) bis -42°C . Die Assimulationsleistung der Arve an der Waldgrenze hängt stark vom Wasser- und Wärmeaushalt der Pflanze ab, stellt aber noch keinen limitierenden Faktor für das Wachstum dar (TRANQUILLINI 1955, 1957, 1965, PISEK & WINKLER 1958), selbst wenn bei sonnseitigen Nadeln durch die intensive Strahlung viel Chlorophyll zerstört wird. Die obere Waldgrenze ist daher vor allem eine Frosttrocknisgrenze.

Differenzierend auf die Standortsverhältnisse in der Kampfzone (Abb. 48) wirken sich vor allem die durch das Relief bedingte Strahlungs- und Windexposition aus; damit wird auch die winterliche Schneeverteilung bestimmt. In Mulden und im Lee von Geländerippen akkumuliert sich der Schnee durch Windverwehung sowie durch abgleitende Schneemassen und im Frühjahr verzögert sich die Ausaperung durch die stärkere Beschattung (AULITZKY 1963, TURNER 1966,

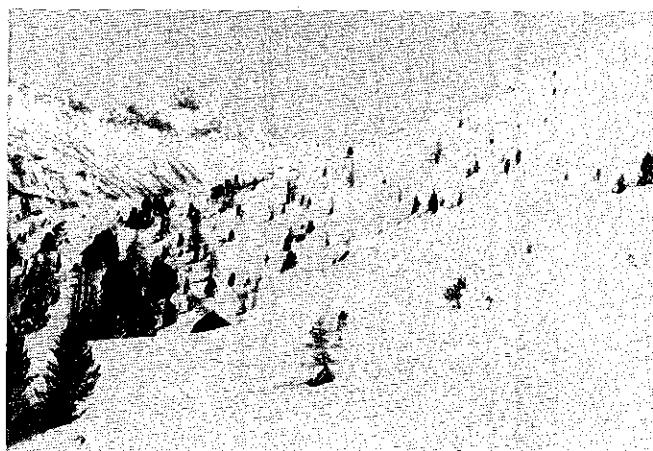


Abb. 48: Kampfzone oberhalb des Stazer Waldes, 30.4.1975. Die Schneehöhe beträgt an ebenen Stellen etwa 120 cm; trotzdem ragen auch kleine Jungarven (40-50 cm, im Vordergrund) schon weit über die Schneedecke hinaus, da sie auf Geländevorsprüngen stehen. Der Arvenjungwuchs überwiegt deutlich gegenüber dem der Lärche. Die höchsten Einzelbäume und Baumgruppen (Bild Mitte, hinten) stehen bei 2290 m. Im Hintergrund der Piz Languard.

TURNER u.a. 1975). Es sind dies die bevorzugten Standorte der frostempfindlichen Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*). Den Jungarven setzen hier jedoch Pilzinfektionen (Schneeschüttel *Phaeodium infestans*, Schneeschimmel *Herpotrichia juniperi*, weniger: *Lophodermium pinastris*) stark zu, da diese während der langen Ausaperungsphase im feuchten Frühjahrsschnee gute Wachstumsbedingungen vorfinden (DONAUBAUR 1963). Die entnadelten Zweige des unteren Stammteiles der Arven werden so geradezu zu einem Anzeiger für die mittlere winterliche Schneehöhe (HOLTMEIER 1967, 1974).

An windoffenen Stellen, besonders auf Kuppen und Graten ist die Jungarve dagegen Eisgebläse, Frost und Frosttrocknis ausgesetzt. Das Eisgebläse (treibende Eiskristalle in wenigen cm über der Schneedecke) verursacht oft sog. Tischformen, wobei die unter dem Schnee geschützten Zweige unbeschadet bleiben, der hochragende Stamm im Laufe der Zeit aber sämtlicher Trieb spitzen beraubt wird und abstirbt. Weitere mechanische Schädigungen durch Schneedruck und Wildverbiß (Gemse, Schneehase, Birkhuhn, Schneehuhn) können hinzukommen.

Am besten halten sich die Jungarven bei früher bis mittlerer Ausaperung, hohem Strahlungsgenuß und mäßiger Windgeschwindigkeit, also an strahlungs begünstigten Hängen oder Flanken von Geländerippen, Kuppen und Rippen erweisen sich ebenfalls noch günstiger als Muldenlagen. Das ergaben übereinstimmend

Standortsuntersuchungen und Berichte über Aufforstungsversuche von AULITZKY (1963), OSWALD (1963), KUOCH & AMIET (1970), TURNER (1971) und SCHÖNENBERGER (1975).

Am Stazer Nordhang findet sich Arvenjungwuchs (Tab. 22, Abb. 39) in recht guter Dichte (bis 5 Exemplare/ar) entlang den Rippen und Geländevorsprüngen bis 2330 m; oberhalb sind nur noch Krüppelbäumchen vorhanden, von denen die höchsten bis auf 2460 m vordringen. In Mulden reicht das Vorkommen meist nur bis 2250 m, höchstens bis 2280 m. Am Osthang des Piz Staz macht sich die günstigere Exposition bei sonst ähnlichen Bedingungen deutlich bemerkbar: Entlang den Geländevorsprüngen sind bis 2370 m Jungwuchsdichten von bis zu 5 Exemplare/ar vorhanden, bei 2560 m gibt es im Fels noch 2 m hohe Arven und vereinzelte Bäumchen erreichen 2650 m. Die hochgelegenen Vorkommen betreffen durchweg Felsstandorte, wo durch die Reflexion der Felswand und die frühe Ausaperung der Strahlungsgenuß höher ist; außerdem treten kaum mechanische Schädigungen auf. Diese Standortsveränderungen in der Felswand wirken im Sinne einer Erhöhung der klimatischen Kontinentalität und ermöglichen lokal ein ungewöhnlich hohes Baumvorkommen, entsprechend dem "Massenerhebungseffekt" bei der Waldgrenze.

Für sämtlichen Jungwuchs, der oberhalb der letzten fruktifizierenden Bäume vorhanden ist, gilt mit Sicherheit, daß er aus Tannenhäkersaat aufgegangen ist. Beim Verstecken der Vorräte verhält sich der Tannenhäher in der Nähe der aktuellen Waldgrenze bis ca. 2250 m noch wie innerhalb des Bestandes: Der ganze Waldgrenzaum (ca. 40 Höhenmeter) wird in die Vorratshortung einbezogen, die Standortauswahl bezieht sich vorwiegend auf das Mikrorelief. Dadurch wird gerade hier im wichtigsten Teil der Kampfzone ein flächenhaft verbreiteter Jungwuchs ermöglicht. Je höher der Tannenhäher dann während seiner Verstecktour steigt, desto stärker bevorzugt er vor springende Geländeformen (Abb. 31). Dies geschieht möglicherweise aus Gründen der Übersichtlichkeit, vielleicht auch der Orientierung wegen.

Eine auffallende Fehlstelle des Arvenjungwuchses stellen die *Deschampsia*-Fluren dar, wo der Tannenhäher noch weniger als in den Reitgrasbeständen Gelegenheit hat, in den dichten Horsten von *Deschampsia caespitosa* Verstecke anzulegen (Nr. 11 in Abb. 39; Tab. 22). Sehr einförmige Geländepartien werden vom Tannenhäher ebenfalls gemieden und weisen demzufolge kaum Arvenjungwuchs auf (vgl. Probeflächen 5 bis 7 in Tab. 22; Nr. 11 und 12 in Abb. 39).

Somit steht das vegetations- und relieforientierte Versteckverhalten des Tannenhäfers auch hier weitgehend im Einklang mit den Standortsansprüchen der Jungarve. Sowohl der Ausbreitungsmodus als auch

die Oberlebensrate begünstigen so den Arvenjungwuchs auf konvexen Geländeformen. Die teilweise sehr weite Verfrachtung der Arvensamen bis in die Höhenstufen, die nur noch Krüppelwuchs zulassen (vgl. Abb. 32), also momentan keine Vorteile für die Verjüngung bzw. Wiederbewaldung bringt, stellt lediglich eine latente Ausbreitungsmöglichkeit dar, die im Falle einer Klimaverbesserung zum Tragen käme.

Das Aufwachsen des Jungwuchses geschieht jedoch auch an relativ günstigen Standorten der Kampfzone



Abb. 49: Lawinenholz an der Stazer Waldgrenze.
Juni 1977.

sehr langsam. Nur an wenigen Stellen in der Kampfzone finden sich trüppchenweise Bäume, die als neu aufgewachsene Vorposten des Waldes anzeigen, daß sich die Waldgrenze, wenn auch sehr langsam, nach oben verschiebt. In jedem Winter wird durch größere und viele kleine Lawinen ein Großteil der vorangegangenen Stoffproduktion der Bäume in der Kampfzone wieder vernichtet (Abb. 49).

4.1.3 Die Verjüngung der Arve in den Randbereichen des Arvenvorkommens

4.1.3.1 Die Verjüngung der Arve an der Arealgrenze des Arven-Lärchenwaldes am Beispiel des Val Malenco

Die orographische Situation des Berninamassives bringt es mit sich, daß Schwerpunkt und Südrand des ostschweizerischen Arvenvorkommens bis auf wenige Kilometer zusammenrücken. Von den Arvenwäldern des Engadins an der Nordabdachung der Berninagruppe bis zu den Randvorkommen der Arve im Val Malenco auf der Südseite dieses Massives sind es durchschnittlich 12 km Luftlinie, die Arvenbestände am Lägh da Cavloc im Val Forno sind nur 6 km von denen im hintersten Val Malenco entfernt.

Tab. 22: Dichte des Jungwuchses von Arve und Lärche in der Kampfzone des Stazer Waldes.

Nr.	Vegetation	Relief	Höhe m Üb. NN	Fläche ar	Verjüngungsstellen/ar Arve	Verjüngungsstellen/ar Lärche	Häufigkeit der Verstecktätigkeit des Tannenhäfers
1	<i>Rhododendro-Vaccinietum extrasilvicum</i>	gleichförmiger Hang	2230 m	1,4	9	0,7	oft
2	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	Hang + Rippe	2230 m	3,8	13	3	sehr oft
3	<i>Eriophoretum</i>	breite Mulde	2240 m	5,7	1,1	0	gelegentlich
4	<i>Deschampsiaflur</i>	Rundhöcker, Verebnung	2240 m	2,4	0	0	fast nie
5	<i>Nardetum</i>	Schuttkegel	2250 m	2,7	0	0	fast nie
6	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	Abrißkante am Bach	2260 m	2,9	15	0,3	oft
7	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	flacher Hang, Schuttkegel	2270 m	1,4	0,7	0,7	selten
8	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	Rippe	2330 m	3,0	4	1,3	sehr oft
9	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	Mulde	2330 m	2,4	0	0	gelegentlich
10	<i>Empetrum-Vaccinietum</i>	Rippe	2400 m	15	0,3	0,2	sehr oft
11	<i>Loiseleurietum</i>	Rippe	2440 m	2,4	0	0	oft
12	<i>Loiseleurietum</i>	Felsabhang	2460 m	8	0,25	0	oft

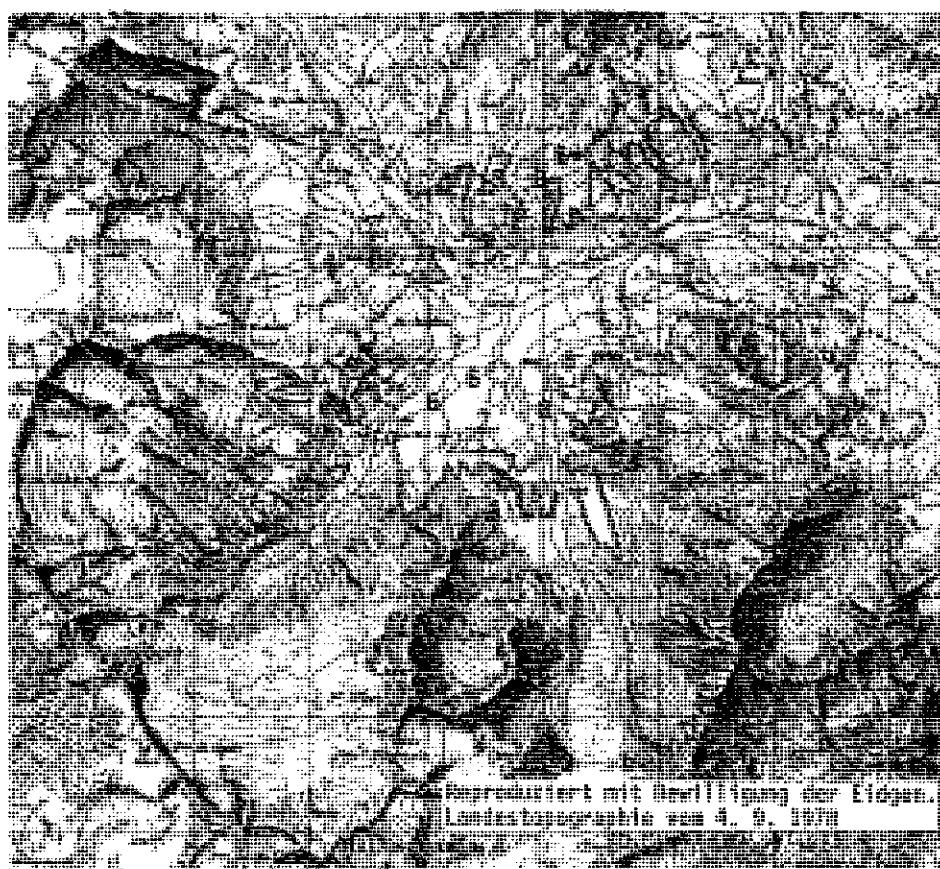


Abb. 50: Lage der Probeflächen im Val Malenco bei Chiareggio. Vgl. Tab. 23.

Kartengrundlage: Blatt 278 M. Disgrazia (1 : 50 000) der Landeskarte der Schweiz. Der Verlauf der Waldgrenze ist hervorgehoben.

Tab. 23: Verbreitung von Jungarven am Arealrand der Arve im obersten Val Malenco, Angegeben sind die Holzartenzusammensetzung in Zehntel der Stammzahl (A = Arve, L = Lärche, F = Fichte; + = wenig vorhanden), die Dichte der Verjüngungsstellen der Arve (Recklinge/ar) und der relative Mindestanteil der aus Tannenhäversaat gekeimten Jungarven. Die Nummern der Probeflächen beziehen sich auf die Abb. 50.

Nr.	Höhenstufe m üb. NN	Holzarten	Arvenjung- wuchs/ar	Tannenhäver- saat	Bemerkungen
Südhang (Chiareggio):					
1	1650-1840	F 9, L 1	0	-	1 Jungarve auf Fels bei 1680 m
2	1850-2000	F 5, L 5	0,2 (0-2)	1	Jungwuchsdichte stark wechselnd
3	2000-2150	L 10, F+ A+	0,2 (0-1)	1	beweidet
4	1950-2050	L 10, A+	2 - 5	0,8	beweidet
5	2150-2250	-(Kampfzone)	0,2-0,5(-4)	1	Felsgelände
Nordhang (Forbesina):					
6	1700-1950	L 9, A 1	0,2-0,5	0,7	Üppiger Unterwuchs
7	1950-2150	L 8, A 2	1 - 5	0,6	Beweidung aufgegeben
8	1900-2150	L 10, A+	0,5-2	0,9	Beweidung aufgegeben
9	2200-2240	-(Kampfzone)	0,2 (-1)	1	Beweidung aufgegeben

Das Ausklingen des Arvenvorkommens ist klimatisch bedingt. Die weite Talfurche des Veltlins gestattet den feuchten insubrischen Luftmassen ungehindert Eintritt. Das bedeutet im Winter viel und feuchten Schnee, im Sommer häufige Gewitterregen, also eine starke Beeinträchtigung der Konkurrenz- kraft der Arve gegenüber Fichte und Lärche und gegenüber der verjüngungsfeindlichen Alpenrose.

Das Veltliner Haupttal wird erst ab Grosotto (10 km talaufwärts von Tirano) von der Arve besiedelt. Von den Nebentälern erreicht das Val Malenco durch die Abschirmung des Disgrazia-Massives im hinteren Talabschnitt als erstes eine genügende Kontinentalität des Klimas, um ein Arvenvorkommen zu ermöglichen. Die weiter talab mündenden Nebentäler Valle dei Ratti und Val Masino sind ohne Arven, während das talaufwärts liegende Puschlav schon auf weite Strecken besiedelt ist.

Zur Untersuchung des Arvenjungwuchses wählte ich die Gegend von Chiareggio im Talhintergrund des Val Malenco. Die Arve kommt hier an beiden Talseiten vor, bleibt aber großflächig immer unter 10% Stammanteil. Die Fichte dominiert in den Südexpositionen bis 1900 m, am Nordhang bis etwa 1700 m, darüber bis zur Waldgrenze herrscht die Lärche vor. Die Jungwuchsdichte erreicht streckenweise recht beachtliche Werte (Nr. 4,7 in Tab. 23). Abgesehen von der Fichtenstufe trifft man Jungwuchs unabhängig von fruchtenden Altarven in der ganzen Ausdehnung der Hänge auf beiden Talseiten. Am Nordhang wird das Aufkommen der Jungarven erschwert durch eine sehr üppige Zwergstrauchschicht (Alpenrose, Heidelbeere) und Grünlerben-Hochstaudenfluren. Die günstige Auswirkung der vom Tannenhäher für die Verjüngung standortsgemäß versteckten Nüßchen kann hier sehr schön beobachtet werden; zum Überwiegenden Teil lässt sich der Jungwuchs auf Tannenhäheresaat zurückführen.

Obwohl der Bestand an Arven gering ist und weil der Tannenhäher deutlich seltener als im Engadin vorkommt (am Nordhang ermittelte ich die Siedlungsdichte zu 0,5 Revieren/10 ha, vgl. Tab. 2), funktioniert auch hier am Arealrand die ornithochore Verbreitung der Arvensamen noch unvermindert. Das bedeutet, daß die dauernde Knappheit an Arvensamen nicht zu einer totalen Vernichtung derselben durch den Tannenhäher führt. Vielmehr paßt sich dessen Populationsgröße dem Nahrungsangebot in der Art an, daß genügend "Reserven" übrig bleiben, die die Verjüngung der Arve garantieren. Die große Mobilität des Hähers garantiert auch hier eine großräumige und relativ gleichmäßige Verteilung der Arvensamen. Die Sukzession zu einem arvenreicherem Waldtyp ist nach Beendigung der Beweidung am Nordhang jetzt schon auf-

großer Fläche erkennbar. Der noch stark beweidete Südhang zeigt hingegen die typische Weidesituation, d.h. die dem Vieh unzugänglichen Stellen tragen einen weitaus besseren Arvenjungwuchsbestand.

4.1.3.2 Die Verjüngung der Arve im Übergangsbereich zum subalpinen Fichtenwald

Der Übergangsbereich zwischen dem subalpinen Fichtenwald und dem Lärchen-Arvenwald liegt im Engadin im Bereich zwischen 1700 und 1950 m üb. NN (mit wenigstens noch 1 Zehntel Anteil von Arve oder Fichte).

Die Verjüngungsverhältnisse der Arve im Übergangsbereich entsprechen ganz denen, die im relativ schmalen Fichtengürtel des Stazer Waldes auftraten (vgl. Kap. 4.1.1.2). Im God Chasalitsch bei La Punt-Chamues-ch als typischem Beispiel herrscht im größten Teil des Waldes die Fichte mit 8/10 der Stämme vor, der Arve bzw. Lärche kommen je 1/10 zu. Der Arvenjungwuchs ist kümmерlich und beträgt weniger als 1 Exemplar auf 5 ar (Tab. 24).

Mit zunehmender Auflichtung des Waldes (weniger als 50% Fichten bzw. geringerer Deckungsgrad) verdichtet sich der Jungwuchs zusehends, und zwar unabhängig vom Anteil der Arven in der Kronenschicht. Das deutet wiederum auf die Aktivitäten des Tannenhäfers hin, wenn auch die örtlichen Umstände nicht immer eine sichere Bestimmung des zoochoren Ursprungs zuließen. Der Tannenhäherbesatz ist auf Grund von benachbarten Arvenwäldern mit 0,9 Revieren pro 10 ha noch recht hoch (vgl. Tab. 2).

Im geschlossenen, reinen Fichtenbestand des Bosch da Canova im obersten Bergell konnte von 1550 m bis auf 1800 m hinauf keinerlei Arvenjungwuchs gefunden werden. Ähnlich sind die Verhältnisse im Bosch da Barga (Höhenstufe 1300-1500 m), wo nur eine einzige etwa 3 m hohe Arve an einem typischen Tannenhäherversteckort auf einem Felsblock zu finden war. Beide Wälder werden regelmäßig von Tannenhähern besiedelt (0,7 bzw. 0,6 Reviere/10 ha, vgl. Tab. 2). Sie bedienen sich zwar bereits zu einem großen Teil der Haselnuss, um Vorräte anzulegen, sie verstecken aber nachweislich auch Arvennüsse. Das Fehlen des Jungwuchses dürfte auf die Fichtenkonkurrenz zurückgehen (vgl. 4.1.1.2).

4.1.3.3 Die Verjüngung der Arve in Bergkiefern-Wäldern

Die Aufrichtete Bergkiefer (*Pinus uncinata*) bildet im Gebiet nur im Rundhöckergelände von Maloja und im Ofenpaßgebiet großflächige Bestände. Der Tannenhäher bewohnt auch diese Wälder, allerdings in nur geringer Dichte (0,4 Reviere/10 ha bei Malo-

Tab. 24: Arvenverjüngung im Obergangsgebiet zum subalpinen Fichtenwald im God Chasilitsch (Höhenlage 1700-1900 m üb. NN); die Stammanteile der einzelnen Holzarten (F = Fichte, A = Arve, L = Lärche) sind in Zehntel angegeben; die Dichteangaben für den Jungwuchs umfassen nur Recklinge (30-150 cm); die relativen Anteile des aus Tannenhäversaat gekeimten Jungwuchses sind Mindestwerte.

Holzartenanteil	Deckungsgrad (Kronenschicht)	Jungwuchs Ex/ar	Anteil aus Tannenhäversaat
F 8, A 1, L 1	80-90%	0,2	0,7
dto., unter Lücken im Kronenschluß bis		4	0,7
F 6, A 2, L 2	80%	0,2	0,4
F 4-5, A 3-2, L 3	70%	0,2 - 3	0,3
F 4-5, A 2-1, L 4	40-60%	2 - 10	0,1-0,9
Lichtungen	0-10%	8 - 15	0,8
Lawinengassen, einige L	5%	0,5 - 3	1

ja, am Ofenpaß nicht genauer erfaßt).

Im Rundhöckergelände von Maloja sind keine fruchtbaren Altarven vorhanden. Der gänzlich auf Tannenhäversaat zurückgehende Arvenjungwuchs erreicht nur an wenigen Stellen 1 Jungarve pro ar und fehlt einigen Waldteilen vollständig. Von einer Sukzession zum Arvenwald kann deshalb kaum gesprochen werden, sie steht allenfalls in den allerersten Anfängen. Die zoochore Verbreitung der Arvensamen durch den Tannenhäher besitzt in diesem Gebiet eine geringe Effizienz. Die dichte Zwergstrauchschicht mit viel Alpenrose und teilweise auch Grünerle, die Mächtigkeit und lange Andauer der Schneedecke und die schmalen Kronen der Bergkiefern, die kaum Schneeschutz bieten, sind Gründe genug, um den Tannenhäher davon abzuhalten, in größerem Umfang Verstecke anzulegen. Er hat vielmehr die Möglichkeit, auf den unmittelbar unterhalb anschließenden, weit mehr Schutz biedenden Fichtenwald und den felsigen Steilhang auszuweichen. Weniger bedeutsam dürfte hingegen die größere Entfernung von Einzelarven (0,5 km) bzw. Arvenwäldern (1,5 km) sein.

Im Ofenpaßgebiet sind die Verjüngungsverhältnisse günstiger. Durch geringe Niederschläge und schlechtes Wasserhaltevermögen der Karbonatböden bleiben die winterliche Schneedecke sowie der Zwergstrauchteppich niedriger als bei Maloja. Allerdings wird hier die Austrocknung für viele Keimlinge verderblich. Deshalb findet sich der Arvenjungwuchs am häufigsten dort, wo die Bodenentwicklung fortgeschritten ist und eine Rohhumusauflage aufweist, also hauptsächlich in den moosreichen Subassoziationen des Schneeholz-Bergkiefernwaldes (*Erico - Pinetum montanae*) und des Steinrosen-Bergkiefernwaldes (*Rhododendro hirsutii - Pinetum montanae*). BRAUN-

BLANQUET u.a. (1954) fanden hier durchschnittlich 15 Arvenjungpflanzen/ar (0-100 cm Höhe), in den anderen Subassoziationen (*cladonietosum* bzw. *caricetosum humile*) nur 1-5. Auf drei größeren Probeplächen untersuchte ich den Anteil der Tannenhäversaat am Arvenjungwuchs. Bei Champsech mit durchschnittlich 4 Recklingen pro ar (30-150 cm Höhe) erwiesen sich mindestens 80% des Jungwuchses als zoochor. Am Talausgang der Val Nüglia ist eine typische, wesentlich vom Tannenhäher mitbestimmte Standortverteilung des Jungwuchses zu beobachten: Auf den hochliegenden Terrassen, die im Mikrorelief kaum strukturiert sind, finden sich nur sehr wenige, weit zerstreute Jungpflanzen (weniger als 0,2/ ar). Mit Zunahme der Relief differenzierung kurz vor Erreichen des Hangfußes steigt sich die Jungwuchsdichte abrupt auf 0,5 - 2 Exemplare/ar. Die Analyse der Kleinstandorte ergab einen Anteil von 90% an Jungarven zoochoren Ursprungs. Auf den sehr verjüngungsschwachen Rundhöckern des Ofenpasses (0-0,5 Recklinge/ar) konnten alle Jungpflanzen auf Tierverbreitung zurückgeführt werden.

Die zerstreut in den Bergkiefernwäldern des Ofengebietes vorkommenden Arven, meist begleitet von inselartigen Assoziationsfragmenten der Vegetation des Lärchen-Arvenwaldes (*Larici - Pinetum cembrae*) und den entsprechenden Bodenbildungen (Rohhumuspolster über oberflächlich entkalkten Böden), tragen deutlichen Reliktkarakter und beweisen das frühere Vorherrschen des Arvenklimaxwaldes. Die Sukzession zurück zur Klimaxvegetation ist heute überall dort wieder in vollem Gange, wo die Standorte durch die Pioniergesellschaften genügend vorbereitet sind. Hinsichtlich der zoochoren Verbreitung der Arvensamen bestehen ähnliche Verhältnisse wie im Val Malenco:

Die geringe Menge der jährlich zur Verfügung stehenden Arvennässse wird nicht etwa vollständig aufgebraucht bzw. vernichtet, sondern erlaubt in vollem Umfang Verjüngung und Ausbreitung. Die Populationsgröße des Tannenhämers ist dem mittleren Nahrungsangebot angepaßt, die Regulation der Dichte verhindert eine Zerstörung der Lebensgrundlage des Tannenhämers.

4.1.3.4 Die Verjüngung der Arve in den Lärchenwäldern

Die Lärchenwälder der Zentralalpen sind nicht natürlichen Ursprungs, sondern entstanden durch Jahrhundertlange Bewirtschaftung. Wenn der Wald nicht insgesamt gerodet wurde, so wurden doch vie-

lenorts die stark schattenden Fichten und Arven selektiv herausgeschlagen, da unter den lichten Kronen der Lärchen bessere Bedingungen für die Waldweide gegeben waren. Die Lärche ist durch die dicke Borke und ihre Austriebskraft auch relativ widerstandsfähig gegen Brände, die zur Rodung oder zum Abbrennen der "Weideunkräuter" Wacholder und Alpenrose gelegt wurden. Die heute noch vorhandenen Lärchenweidewälder sind völlig überaltert, da die ausgedehnten Reitgrasflächen im Verein mit Tritt und Verbiß durch das Vieh kaum eine Verjüngung zulassen.

Artreine Lärchenwälder werden vom Tannenhämer gemieden. Er besiedelt nur solche Bestände, in denen immergrüne Nadelhölzer eingestreut sind (vgl. Tab. 2). Er ist auf diese nicht als Brutstätten angewiesen -

Tab. 25: Vorkommen von Jungarven in den Lärchenwäldern bei Sils (Nr. 1-10 und 14-19), im Bergkiefernwald bei Maloja (Nr. 13) und in angrenzenden Weidegebieten (Nr. 11, 12, 19-21) sowie relativer Mindestanteil der Tannenhämersaat. L = Lärche, A = Arve, Bk = Bergkiefer mit Stammanteil in Zehntel. Die Tabelle bezieht sich auf Abb. 51.

Nr.	Holzarten	Arvenjungwuchs Recklinge/ar	Tannenhämersaat	Bemerkungen
1	L 7, A 3	2 (0,5-5)	0,8	Beweidung aufgeg.
2	L 10	0 - 1 (an Steilstellen bis 6)	0,9	beweidet
3	L 10	1 - 5 (unterhalb Geröllh. 20)	0,1-1	beweidet
4	A 10, licht	3 - 10	0,5	Steilhang
5	L 9, A 1	1 - 5	0,3	beweidet
6	L 10	1 - 5	0,6	beweidet
7	L 10	0,2	1	beweidet
8	L 10	0	-	beweidet
9	L 10, A+	0,5 - 2	0,9	beweidet
10	-	vereinzelt	1	Felsabsturz
11	-	vereinzelt	1	Weidegebiet
12	-	0,5 - 2	1	Weidegebiet, Fels
13	Bk 10, F+	0 - 1	1	
14	L 10	5 - 8 (1-15)	1	Beweidung aufgeg.
15	L 9, A 1	4 - 6 (1-10)		Beweidung aufgeg.
16	L 10	0,1 - 1 (3)		beweidet
17	L 10	10 - 20		Beweidung aufgeg.
18	L 10, A+, Kampfzone	0,2 - 1 (an Fels bis 8)		Waldgrenzbereich
19	-	0	-	Weidegebiet
20	-	0	-	Weidegebiet
21	-	sehr vereinzelt	1	Weidegebiet, Fels

die Nester werden auch im Lärchen-Arvenwald oft in Lärchen gebaut -, sondern auf die Versteckplätze im Schneeschutz unter dichten Kronen. Zwar sind für Baumverstecke auch bei der Lärche durch die dichten Flechtenpolster Versteckmöglichkeiten gegeben, sie reichen aber anscheinend nicht aus. Ganz offensichtlich ist es dem Tannenhäher also nicht möglich, auf Bodenverstecke zu verzichten. Neben dem fehlenden Schneeschutz ist es auch die Bodenvegetation (entweder vorwiegend Reitgrasfluren oder in niederschlagsreicherem Gebieten Alpenrosengestrupp), die im Lärchenwald den Tannenhäher beim Versteckanlegen behindert. Den Mangel an günstigen Habitatstrukturen in Lärchenwäldern mit nur gelegentlich eingestreuten Arven oder Fichten kann der Tannen-

häher bis zu einem gewissen Grade durch die Vergrößerung seines Reviers ausgleichen. Gerade beim Verstecken der Vorräte zeigt er im Lärchenwald einen ähnlichen Expansionsdrang wie an der oberen Waldgrenze. Er legt vielfach in weitem Umkreis seines Reviers Depots an, die er dann aber nur in geringem Maße nutzt. Es werden auch Einzelarven und kleine Baumgruppen in die Ernte und in den Versteckbereich mit einbezogen, selbst wenn sie außerhalb des eigentlichen Revieres liegen. Das ist von großer Bedeutung für die Ausbreitung der Arve, da hier der Anteil der im Boden verbleibenden Vorratslager groß ist und damit nicht nur in vom Tannenhäher bevorzugten oder besiedelbaren Biotopen Jungarven heranwachsen, sondern weit darüber hinaus.

Die Häufigkeit des Arvenjungwuchses im Lärchen-

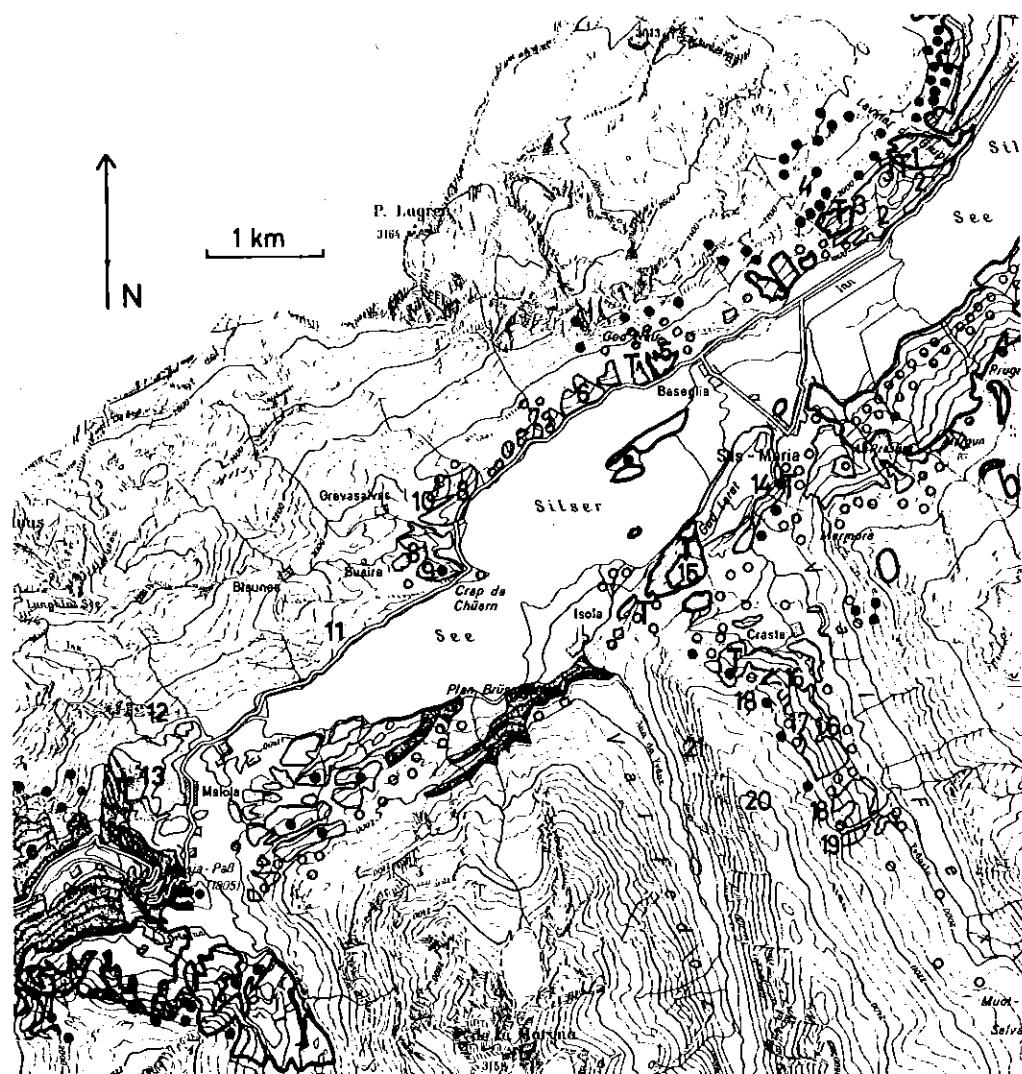


Abb. 51: Vorkommen von Jungarven im Gebiet von Sils und Maloja. Vorlage: Waldkarte des Oberengadins aus HOLTMEIER (1967). Arvenwälder sind dick, Lärchenwälder schmal umrandet, Einzelvorkommen als Punkte bzw. Kreise dargestellt. Der Bergkiefernwald bei Maloja ist grau schraffiert, Fichten- und Grünerlenbestände sind flächig dunkelgrau. Die Nummern der Probeflächen korrespondieren mit Tab. 25. T = Tannenhäherreviere außerhalb des geschlossenen Arven- und Fichtenwaldgebietes.

wald nimmt mit steigender Entfernung von Altarvenvorkommen und Tannenhäherrevieren ab. Jedoch selbst in den ausgedehntesten Lärchenwäldern im Oberengadiner Raum (Sils/Maloja, Abb. 51 und Tab. 25; Zuoz; Alp Grüm) sind keine Lücken im Jungarvenvorkommen vorhanden. Das belegt eine horizontale Reichweite der zoolichen Arvensamenverbreitung von mindestens 2 km (Zuoz) bzw. 3 km (Sils, Alp Grüm) in Gebiete außerhalb des rezenten Altarvenvorkommens. Soweit diese Gebiete noch beweidet werden, findet sich Arvenjungwuchs typischerweise fast nur an schlecht zugänglichen Stellen (Felsbänder, Bacheinschnitte, Steilhänge), aber oft in erstaunlicher Dichte (z.B. am Pradal Vent/Alp Grüm bis zu 7 Exemplare/ar).

Ein sehr anschauliches Beispiel für die Sukzession im Lärchenwald und den Einfluß der Beweidung findet man am Nordosthang der Muott' Ota im Val Fex, wo die früher ausgedehnte Weide vor einigen Jahrzehnten auf den unteren Waldteil beschränkt wurde. Hier fristen im Mittel 0,2 Jungarven pro ar ein kümmerliches Dasein (praktisch alle mit Verbißspuren oder mechanischen Schädigungen), während außerhalb des Weidezaunes oberhalb 2100 m der Arvenjungwuchs mit 10-20 Exemplaren pro ar sehr gut gedeiht (Nr. 16 und 17 in Abb. 51 und Tab. 25).

In Zentral- und Ostibirien bewohnt der Tannenhäher weithin Lärchenwälder, die im Unterholz die Zergkiefer *Pinus pumila* aufweisen, deren Samen dort seine Hauptnahrung liefert und die ausreichend Versteckmöglichkeiten bietet.

4.1.3.5 Die Verjüngung der Arve auf Weideland

Vom überalterten Lärchenweidewald ist es nur noch ein kleiner Schritt zum offenen Weideland. Wie bereits dort hängt auch hier die Jungwuchsdichte der Arve von der Entfernung der nächsten Tannenhäherreviere (bzw. Arvenvorkommen), vom Standort (stark strukturiertes Gelände, Art der Pflanzendecke) und vom Grad der Beweidung ab.

Das ansehnlichste Beispiel im Oberengadin für die horizontale Ausbreitung der Arve durch den Tannenhäher über die Waldfläche hinaus ist das Weidegebiet am Südosthang zwischen Sils-Baseglia und Maloja. Wie aus Abb. 51 ersichtlich ist, befindet sich dieses Gebiet am Rande des geschlossenen Arvenareals überhaupt, es weist aber noch durchgehend Arvenjungwuchs auf. Die Entfernung zu den nächsten Arvenvorkommen betragen bis zu 3 km. Die Beschränkung des Jungwuchses auf steile Geländepartien (Bacheinschnitte, Felsabhänge) ist durch die starke Beweidung bedingt; gleichzeitig weisen diese recht unzugänglichen Standorte den Tannenhäher als alleinigen Verbreiter aus.

Im offenen Weideland wird der Tannenhäher noch mehr von vorspringenden Geländestrukturen angezogen als innerhalb des Waldes. Mit großer Regelmäßigkeit legt er die Verstecke in Zergstrauchbulten oder an Erdanrissen (Bacheinschnitten) an, wo die Rasenfläche unterbrochen ist. Die Rasenflächen selbst, insbesondere auch das *Nardetum*, meidet er, es sei denn, sie weisen eine erhebliche Differenzierung im Mikrorelief auf. Die im Bereich des Stazer Waldes gelegenen ehemaligen Weidegebiete (z. B. Nr. 9 in Abb. 39) zeigen eine deutliche Abhängigkeit des Arvenjungwuchsbestandes vom Angebot an Zergstrauchbulten. Den besten Jungwuchs weist der flache Hang unterhalb Choma Suot auf, der hier zahlreicher ist als im angrenzenden Arvenwald und von Anfang an einem relativ geschlossenen Bestand zustrebt. Aber auch hier schreitet die Sukzession nur sehr langsam voran entsprechend dem geringen Zuwachs der Jungbäume. Mit einem verstärkten Einsetzen der Wiederbewaldung von aufgelassenen Weideflächen - ob nun erwünscht oder nicht - ist unter den hier gegebenen Verhältnissen frhestens nach etlichen Jahrzehnten zu rechnen, zumeist wird man hierfür jedoch wesentlich längere Zeiträume veranschlagen müssen. Landschaftspflegerische Maßnahmen zur Offenhaltung der ehemaligen Weidelandschaft wie etwa im süddeutschen Raum dürften deshalb in absehbarer Zeit nicht notwendig sein.

Dem an ehemaliges Weidegebiet anschließenden Verlandungsbereich des Stazer Sees (Braunseggenried, *Caricetum fuscae*; Nr. 8 in Abb. 39) sowie den Hochmoorresten und Flachmooren fehlt der Baumwuchs entweder völlig oder die Bergkiefer dominiert gegenüber der Arve (Palüd als Pelets, Plaun da Choma Sur, Palüd Chape).

4.2 Effektivität der zoolichen Verbreitung bei der Arve im Vergleich zu anderen Verbreitungsmöglichkeiten

4.2.1 Unter heutigen Verhältnissen

Die Arvenzapfen bleiben auch nach der Reife geschlossen und fallen erst etwa 1 Jahr später von selbst ab. Sie streuen die Nüßchen auch beim Aufprall am Boden nicht aus. Deshalb bleiben die Zapfen in Baumnähe liegen oder rollen hangabwärts, wo sie sich in Geländevertiefungen sammeln. Die Standorte sind aber für die Jungarven oft ungünstig, wie Jungwuchsverteilung und Standorttests Übereinstimmend ergaben. Die am Boden liegenden Zapfen werden leicht eine Beute von Mäusen und anderen Nagern. Die Vorratsanlage in Mäusebauten trägt nichts zur Arvenverjüngung bei, da die Samen zu tief in der Erde liegen. Neben zahlreichen Fällen, die eine

zoochore Ansamung der Jungarven bewiesen, fand ich lediglich eine Stelle, die eine Verbreitung der Samen durch Herunterrollen oder Verfrachtung im Schnee (chionochor) vermuten lässt. Es handelt sich dabei um den Steilhang zwischen Silvaplana und Sils-Basgia (Abb. 51, Nr. 3). Hier fällt die hohe Dichte des Jungwuchses (bis 20 Jungarven/ar) am unteren Rand der Geröllhalde im Lärchenwald auf. Für diese Verdichtung bietet der Tannenhäher keine Erklärung, da etwas unterhalb im gleichartigen Gelände nur 1-5 Jungarven/ar vorhanden sind. Von den zerstreut stehenden Altarven im Felsabsturz des La Tscheppa kommen anscheinend herunterrollende oder im Schnee verfrachtete Zapfen (Lawinengebiet!) am Ende des Geröllfeldes zur Ablagerung. Der Arvenjungwuchs findet sich hier ganz im Gegensatz zu den zoochoren Verjüngungsstellen in Vertiefungen des Blockstroms und nicht auf den Felsblöcken selbst. Der Einfluß der Beweidung macht sich erst unterhalb des Auslaufs der Geröllhalde stärker bemerkbar, weil das Vieh die Blockfelder meidet; die Verjüngungsverhältnisse sind deshalb relativ ungestört.

Ohne tierische Hilfe wäre also höchstens eine stationäre Verjüngung und eine hangabwärts gerichtete Verbreitung bei der Arve möglich. Die zoochore Verbreitung ermöglicht dagegen eine flächenhafte Ansiedlung des Jungarvenwuchses innerhalb des Arvenwaldes und darüber hinaus ohne wesentliche Einschränkung durch die Geländeform.

Die Ausbreitungspotenz hängt stark von der Mobilität der samenverbreitenden Tierart ab. Die beim Tannenhäher festgestellten Transportdistanzen von bis zu mindestens 15 km (bei Arvennüssen) bzw. (bei *Pinus edulis*, *Nucifraga columbiana*) dürften nur selten durch den Samentransport der anemochoren Arten in der Reichweite übertroffen werden. Das Verstecken eines Großteils der Arvensamen in einem günstigen Keimsubstrat durch den Tannenhäher gewinnt gerade bei großen Transportdistanzen an Bedeutung und erhöht die Ausbreitungseffizienz wesentlich. Besonders dadurch wird der Nachteil der geringeren Samenproduktion der zoochoren Arten im Vergleich zu den anemochoren ausgeglichen. Obwohl der Tannenhäher an den Nadelwald als Lebensraum gebunden ist, ermöglicht er die Ausbreitung der Arvensamen auch außerhalb seiner Reviere im offenen Gelände, sowohl in horizontaler als auch vertikaler Richtung. Eine so weitreichende Verschleppung bzw. Verbreitung von Samen ist nur einem Vogel möglich. Das Eichhörnchen als zweitwichtigster Arvennußverzehrer bleibt deshalb in seiner Bedeutung für die Zoochorie weit hinter dem Tannenhäher zurück. Da auch innerhalb des Waldes der Tannenhäher die größte Rolle beim Samenaus-

bringen spielt, dürfte er gut 3/4 des gesamten Arvenjungwuchses in den Engadiner Wäldern ausgebracht haben.

Ein treffendes Beispiel für die Wirksamkeit der Samenverbreitung bietet die momentane Verjüngungssituation in der Kampfzone der Zentralalpen, wo sehr oft die Arve als häufigster Baumpionier auftritt (HOLTMEIER 1967, 1974; vgl. Abb. 39 und Tab. 22), obwohl ihr Lärche und Bergkiefer als Erstbesiedler physiologisch überlegen sein dürften und bei Versuchspflanzungen bessere Ergebnisse bezüglich Überlebensrate und Höhenwachstum aufwiesen (SCHÖNENBERGER 1975). Das Vorherrschen der Arve geht deshalb wohl auf das günstigere Angebot an keimfähigen Samen an geeigneten Standorten zurück, d. h. also die Verbreitung durch den Tannenhäher ist effektiver als die bei den anemochoren Arten.

Die Untersuchungen von KUOCH (1965) an der Fichtenwaldgrenze im Sertigtal (Graubünden) belegen eine geringe Wirksamkeit der Höhenverbreitung durch den Wind. Bereits im Bereich von zwanzig bis neunzig Höhenmeter oberhalb der Waldgrenze fielen nach guter Samenproduktion pro m² höchstens noch 1 bis 2 keimfähige Fichtensamen an (knapp 1% der Samenmenge innerhalb des Waldes), wobei viele Samen auf kein geeignetes Keimbett trafen oder schnell ihre Keimfähigkeit durch die klimatischen Extreme verloren (MORGINS in KUOCH 1965). Ein derartiges Samenan gebot reicht nicht zu einer Wiederbewaldung aus.

4.2.2 Während des Postglazials

Weitere Hinweise auf die Wirksamkeit der Samenverbreitung durch die Häher erhält man aus der spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsentwicklung. Von den zahlreichen tertiären Kiefernarten aus dem nördlichen Eurasien überdauerten im borealen Bereich 1 anemochore (*Pinus sylvestris*) und 3 zoochore Arten (*P. sibirica*, *P. pumila* und *P. koraiensis*). Im Bereich der europäischen Hochgebirge sind es 3 anemochore (*P. sylvestris*, *P. uncinata*, *P. nigra*), 1 zoothore (*P. cembra*) und 1 intermediäre Art (*P. peuce*) (MIROV 1967).

Pinus sibirica breitete sich von ihren Refugien im Altai sehr schnell nach Norden aus und erreichte den nördlichen Teil Westsibiriens schon im Präboreal und lange vor der Fichte. Die Verbreitungsgrenze liegt heute zwischen 1800 und 2300 km vom Altai entfernt und dehnte sich im Wärmeoptimum des Postglazials mindestens noch 300 km weiter nach Norden aus, wie Pollenanalysen von der Tas-Halbinsel ergaben (FRENZEL 1968, MIROV 1967).

Weder vom ausgehenden Tertiär noch von den Inter-

glazialen liegen Hinweise vor, daß die Areale der Arve (*Pinus cembra*) und der Sibirischen Zirbelkiefer (*Pinus sibirica*) in gegenseitigem Kontakt gestanden hätten. Zwischen beiden Arealen klafft heute eine Lücke von etwa 2500 km. Die eiszeitlichen Refugien der Arve lagen in der Nähe der heute besiedelten Hochgebirge: Am Fuße der Karpaten und Südalpen, in Ungarn und Polen (MIROV 1967, EMBERGER 1944 in MIROV 1967, WALTER & STRAKA 1970). Von hier aus konnten die Gebirge sehr schnell auch in größeren Höhenlagen wieder besiedelt werden. Wäre die Arve langsamer vorgedrungen als die Fichte, so hätte in hohem Maße die Gefahr der Auslöschung bestanden, da die Arve der Fichtenkonkurrenz in tieferen Lagen nicht gewachsen ist. Nach KLEIBER (1974) erreichte die Arve z.B. das Oberengadin bereits um ca. 8200 v. Chr., also zu Beginn des Präboreals.

Viele subalpine und sibirische Holzgewächse haben es allerdings nicht vermocht, nach Rückzug des Eises Nordskandinavien zu erreichen. Das betrifft sowohl anemochore (*Pinus uncinata*, *Larix decidua*, *Alnus viridis* aus den Alpen sowie *Larix sibirica* und *Abies sibirica*) als auch zoolochore Arten (*Pinus cembra*, *Pinus sibirica*). Skandinavien als Zentrum des Eisschildes sowie die südwärts fließenden Schmelzwasser und Eisstauseen waren extrem ausbreitungshemmend; nur die kleinsten, flugfähigsten Samen, nämlich von Waldkiefer (*P. sylvestris*) und Birke (*Betula spea.*) erreichten es. Forstliche Versuche mit *Pinus sibirica* und *Larix sibirica* in Lappland und in Nordrußland ergaben gute Erfolge (HOLTMEIER 1974, BERG 1958), so daß die Vermutung nahe liegt, daß die Fichte (im Verein mit dem Weißen Meer) als Ausbreitungsschranke für das Vordringen sibirischer Nadelhölzer gegen Westen wirkt.

Die Hasel als ebenfalls vom Tannenhäher verbreitete Art konnte in kaum 1000 Jahren ihre Arealgrenze im Präboreal um 700 km vom südlichen Mitteleuropa bis Südschweden vorverlegen (FIRBAS 1949). Bei einer Mannbarkeit ab 10 Jahren sind damit mittlere Verbreitungssprünge von 7 km pro Generation erreicht worden, die von Kleinvögeln und Nagern wohl kaum bewältigt werden könnten, so daß FIRBAS einen Transport durch Flüsse annahm und auch den Menschen nicht ausschloß, der sich im Mesolithikum auch von der Haselnuss ernährte. Demgegenüber bietet der Transport der Nüsse durch Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) (zur Transporttätigkeit des Eichelhäfers vgl. z. B. SCHUSTER 1950) und Tannenhäher eine recht einfache Erklärung. Die Hasel besiedelte Mitteleuropa längst vor Fichte und Tanne. Ähnlich war die Situation beim Vordringen des Eichenmischwaldes: Die vorwiegend vom Eichelhäher verbreitete Eiche

(TURCEK 1961, 1966) wanderte gleich schnell wie die anemochore Ulme.

Die postglaziale Verbreitungsgeschichte der Holzgewächse zeigt also, daß die Windverbreitung keineswegs der durch Tiere überlegen zu sein braucht.

4.3 Anpassungen der Arve an die Samenverbreitung durch Vögel

Die Mehrzahl der ca. 105 Kiefernarten verbreitet sich anemochor. Zahlreiche Arten besitzen jedoch bereits größere Samen mit verringriger Verbreitungsmöglichkeit durch den Wind, ohne aber spezifische Anpassungen an Tierverbreitung entwickelt zu haben. Etwa 12 Arten aus den Sektionen *Cembra* und *Cembroides* (Subgenus *Haploxyylon*) sind durch weitgehende Umbildungen an Zapfen und Samen an eine Verbreitung nahezu ausschließlich durch Tiere angepaßt (MIROV 1967, KROSSMANN 1972).

Die Verbreitung durch den Wind erfordert sehr kleine und langgeflügelte Samen, um wirkungsvoll zu sein. Dem Keimling werden somit nur wenige Nährstoffe mitgeliefert und seine Konkurrenzkraft ist entsprechend gering. Ausgeprägt anemochore Baumarten besitzen deshalb eher Vorwald- bzw. Pioniercharakter oder besiedeln Sonderstandorte (z. B. *Pinus sylvestris*, *Larix*, *Betula*, *Alnus*).

Im Gegensatz dazu wird die Klimaxvegetation an besseren Standorten meist von großsamigen und dadurch anfangs wuchskräftigen und schattenertragenden Baumarten aufgebaut (z. B. *Quercus*, *Fagus*, *Pinus cembra*, *P. sibirica*); diese Samen sind in der Regel zoolochor.

Verglichen mit den windverbreiteten Arten unterliegen die Anpassungen an Tierverbreitung einem gerade entgegengesetzt wirkenden Selektionsdruck. Die Samen brauchen nicht mehr gegen Fraßfeinde geschlitzt zu werden, vielmehr sollen sie eine große Anziehungs- kraft auf die als Verbreiter fungierenden Tierarten ausüben. Das wird hauptsächlich durch große und kalorienreiche Samen erreicht (vgl. Tab. 17 und 26). Die Oberfülle an Nahrungsangebot während der Reifezeit führte zwangsläufig zur Ausbildung einer Vorratswirtschaft bei den betreffenden Tierarten, da sie hierdurch einen erheblichen Selektionsvorteil erhielten. Damit war aber auch schon erreicht, daß nicht alle Samen sofort durch Fraß vernichtet wurden, sondern in die Reviere der Tiere verschleppt und dort zumeist im Boden und vor weiteren Zugriffen gesichert versteckt wurden.

Deutlichstes Merkmal der zoolochoren Samen sind die rückgebildeten Flugorgane. Weiterhin sind diese Samen relativ dünnchalig, so daß sie von den Tie-

Tab. 26: Samenvolumen, Schalendicke, das Verhältnis von beiden (SD/V) und Flügellänge bei einigen Kiefernarten nordamerikanischer (NA) (nach VANDER WALL & BALDA 1977) und europäischer (E) Herkunft. Vergleichsweise ist die Haselnuß aufgeführt. Ausgeprägt zoolochore oder anemochore Arten sind gekennzeichnet (Z, A).

Art		Volumen ml/Nuß	Schalendicke mm	SD V	Flügellänge	Herkunft
<i>Pinus aristata</i>	A	0,03	0,14	4,7	12	NA
<i>Pinus ponderosa</i>	A	0,03	0,34	11,3	29	NA
<i>Pinus flexilis</i>		0,13	0,48	3,7	?	NA
<i>Pinus coulteri</i>		0,32	0,72	2,3	25	NA
<i>Pinus cembra</i>	Z	0,36	0,65	1,8	0	E
<i>Pinus edulis</i>	Z	0,36	0,39	1,1	0	NA
<i>Pinus pinea</i>		0,60	1,42	2,4	kurz	E
<i>Pinus sabiniana</i>		0,73	1,53	2,1	kurz	NA
<i>Corylus avellana</i>	Z (Bergeller Wild- form)	0,90	1,29	1,4	0	E

ren besser bearbeitet werden können und dickschaligeren Samen vorgezogen werden. In Nordamerika, wo mehrere zoolochore Kiefernarten nebeneinander vorkommen, führte der Selektionsdruck zu einer besonders deutlichen Abnahme der Schalendicke bei *Pinus edulis* (Tab. 26) (VANDER WALL & BALDA 1977). Weiterhin zeigt der Vergleich mit der schon recht stabilen Haselnuss (*Corylus avellana*), daß die Samen von *Pinus sabiniana* und *P. pinea* überdimensionierte Schalen haben, die vielleicht als Relikt des Schutzes vor Fraßfeinden angesehen werden können.

Als besondere Anpassung muß man auch werten, daß sich die Schalenfarbe bei unentwickelten Samen (Hohlkörner) ändert. Dies erleichtert dem Häher die Unterscheidung zwischen eßbaren, d.h. meist auch keimfähigen Samen und solchen, die verdorben sind. Dadurch erhöht sich die Effizienz bei der Ernte und der Verbreitung der Samen (vgl. Abb. 14).

Aufbau und Stellung der Zapfen erleichtern den erntenden Tieren das Erreichen der Samen. Bei der Arve sitzen die Zapfen meist zu mehreren am Zweig und sind nach oben oder doch zur Seite gerichtet und dadurch leicht erkennbar und leicht zu bearbeiten (Abb. 15). Die Zapfenschuppen sind dünn und beim reifen Zapfen leicht abzubrechen; sie bleiben aber geschlossen, um die Samen bis zur Ernte durch die Tiere zurückzuhalten. Außerdem liegen die Samen in Vertiefungen der Schuppen und werden durch die umgebildeten rudimentären Flügel zusätzlich vor dem Herausfallen gesichert. Letzteres ist besonders bei *P. edulis* ausgebildet, da deren Zapfenschuppen abspreizen und die Samen viel mehr gegen das Ausfall-

ten geschützt werden müssen (VANDER WALL & BALDA 1977). Die Reife der Samen kann sich so über einen längeren Zeitraum hinziehen, auch begünstigt die große Nährstoffreserve ein Nachreifen der Samen.

Betrachtet man vergleichsweise anemochore Arten wie etwa *Pinus sylvestris* oder *P. uncinata*, so fällt auf, daß deren Zapfen meist einzeln außen an den Zweigen hängen, oft nach hinten (bzw. oben) gerichtete stachelige Schuppenfortsätze und sehr stark verholzte Schuppen besitzen, die nur schwer entfernt werden können. Auch bei unentwickelten Samen werden Flügel ausgebildet, wodurch samensuchende Tiere erst nach genauer Inspektion der Zapfen feststellen können, ob sie eßbare Samen enthalten. Dadurch wird die Effizienz der Nahrungssuche stark vermindert.

Eine ganze Reihe von Kiefernarten besitzen Zapfen- und Samenmerkmale, die keinen von beiden Verbreitungstypen entsprechen, sie erscheinen intermediär. Bei einigen dürfte es sich um Übergangsstadien von der Anemochorie zur Zoolochorie handeln (vgl. Tab. 26), jedoch könnte dies bei manchen Arten (besonders mit Verbreitungsschwerpunkt in Klimaten mit Trockenzeiten und flachgründigen Standorten) als Anpassungen an Waldbrände gedeutet werden. Deren hartschuppiige Zapfen öffnen sich erst bei größerer Hitze (100° - 400°C) und Überstehen wie die dickschaligen Samen das Feuer meist unbeschadet. Die Samen finden auf der Brandfläche ein relativ günstiges Keimbett (KLÜTZLI 1973). Es fällt auf, daß die Kiefernarten mit derart intermediärem Samentypus (relativ schwere Samen mit dafür unzureichenden Flügeln) nahezu

alle sehr kleine Areale besitzen (z. B. *Pinus pinea**¹, *P. peuce*, *P. torreyana*, *P. sabiniana* und viele mexikanische Arten; MIROV 1967, KRUSSMANN 1972). Wenn auch im einzelnen sehr verschiedenartige Gründe dafür angeführt werden können, so ist man doch versucht, die eingeschränkte Verbreitungspotenz der Samen als einen wesentlichen Faktor dafür anzusehen. Es müßte dies aber im einzelnen noch überprüft werden.

Die Differenzierungen der Zapfen zogen natürlich auch entsprechende Anpassungen bei den Tieren nach sich, die sich von diesen Samen ernähren. Bei anemochoren Arten waren es vor allem die Kreuzschnä-

* Die heutige Verbreitung von *P. pinea* ist anthropogen, sie entstammt vermutlich kleinfächigen Sonderstandorten in Sandgebieten an der Mittelmeerküste (MIROV 1967).

bel (*Loxia*), die diese nahrungsökologische Nische erobern haben; bei den zoothoren Arten war die Ausbildung einer Vorratswirtschaft durch die Tannenhäher (*Nucifraga*) die entscheidende Anpassung. Die starken örtlichen und zeitlichen Fruktifikationschwankungen der Coniferen prägen beiden Gattungen charakteristische Züge auf: Sie besitzen eine große Mobilität, richten ihren Jahresrhythmus auf die Fruktifikationsverhältnisse aus (z. B. die Brut im Spätwinter) und neigen zu Invasionen.

Die ortsgebundenen Säugetiere hatten sowohl bei anemochoren als auch bei zoothoren Samen der Konkurrenz der Vögel wenig entgegenzusetzen, weshalb es keine Säuger gibt, die ihre Existenz in so hohem Maße auf Koniferensamen aufbauen wie Kreuzschnabel und Tannenhäher.

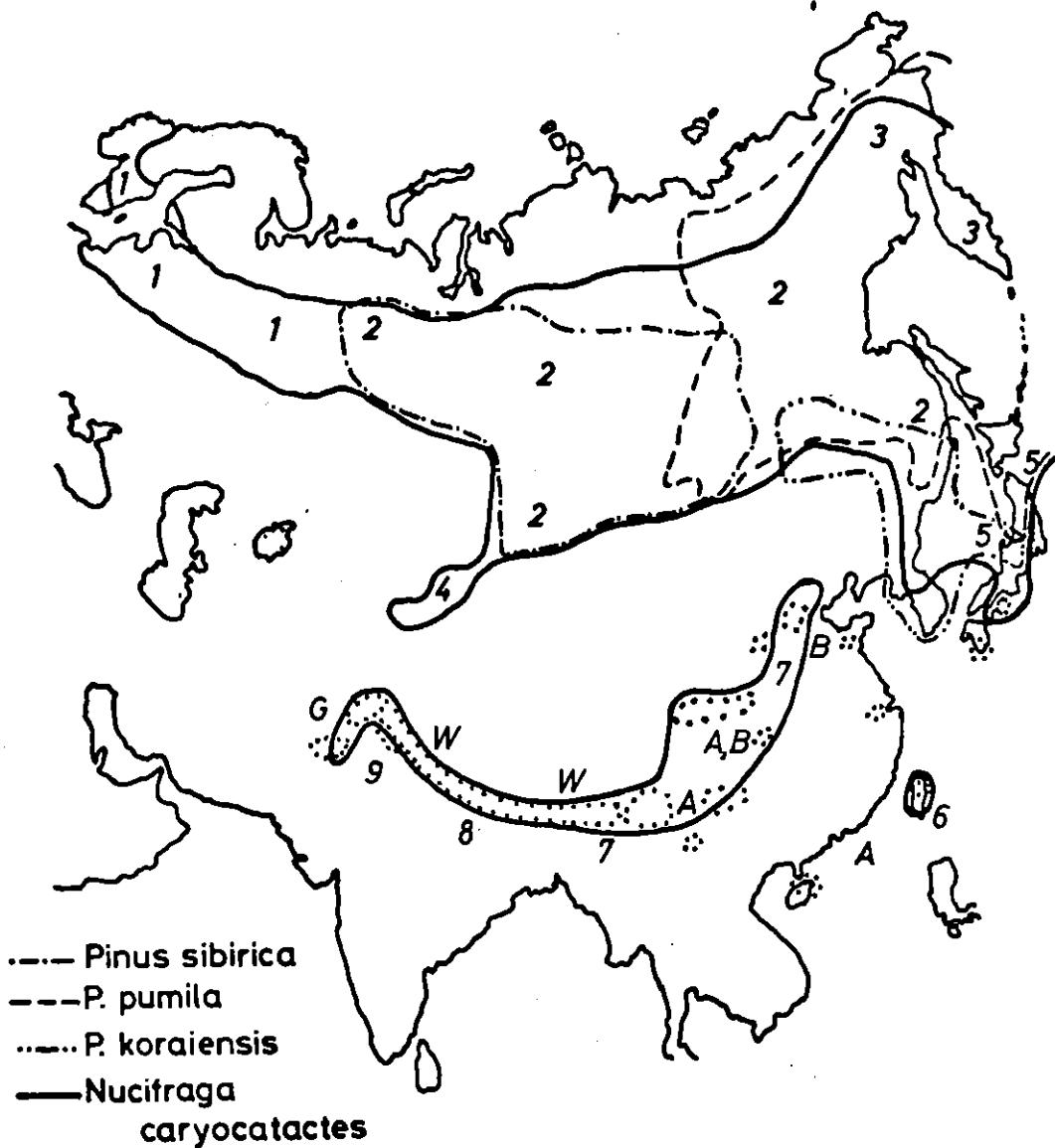


Abb. 52: Areale des Tannenhäfers in Asien (mit den Rassen: 1 *N.c.caryocatactes*, 2 *N.c. macrorhynchos*, 3 *N.c.kamtchatkensis*, 4 *N.c.rotschildi*, 5 *N.c.japonicus*, 6 *N.c.owstoni*, 7 *N.c. macrolella*, 8 *N.c.hemispiralis*, 9 *N.c.multipunctata*) (nach DEMENTIEV u.a. 1970, ALI & RIPLEY 1972 und VOOUS 1962) sowie einiger großsamiger Kiefernarten (innerhalb Punktlinien: A *Pinus armandi*, B *Pinus bungeana*, G *Pinus gerardiana*, W *Pinus wallichiana*) (nach MIROV 1967, KRUSSMANN 1972).

4.4 Arealgeographische Situation von zoochoren Kiefernarten und Tannenhäher

Bei einem Vergleich der Areale fällt auf, daß in Nordasien zwischen der Verbreitung der Tannenhäherrassen und derjenigen der großsamigen Kiefernarten *Pinus sibirica*, *P. pumila* und *P. koraiensis* eine große Übereinstimmung besteht. Gelegentliche Abweichungen (vgl. Abb. 52) röhren von der z. T. noch unvollständigen Kenntnis der Areale her oder auch durch Einbeziehen von Funden von Einzelpflanzen mit weit außerhalb des normalen Vorkommens in die Arealgrenzen (z. B. *Pinus koraiensis* in Korea, MIROV 1967). Andererseits liegen auch viele Berichte vor, daß auch innerhalb der Gesamtareale Lücken bzw. Vorkommen von zoochoren Kiefern und Tannenhäher zusammenfallen (vgl. z. B. STEGMANN 1931, BERGMAN 1935, JOHANNSEN 1944, DEMENTIEV u.a. 1970).

In Abb. 52 sind weiterhin die Areale von mehreren Kiefernarten der Zentral- und ostasiatischen Gebirge eingetragen, die ebenfalls eßbare und große Samen (*Pinus gerardiana*, *Pinus armandi* sowie auch *Pinus bungeana* und *P. wallichiana* = *P. griffithii* = *P. excelsa*) besitzen (MIROV 1967, RIDLEY o.J., Agriculture Handbook). Deren Ausbreitung durch den Tannenhäher ist jedoch (noch) nicht bewiesen. Auch hier erkennt man eine Koinzidenz der Areale.

An sich ist der Tannenhäher wie alle Corviden ein Allesfresser; das offenbart sich am deutlichsten während der Invasionen (vgl. BOECKER 1970, TIETZE 1971, HOLLYER 1970 u.v.a.). So gehören die Samen von *Picea* und einigen anemochoren *Pinus*-Arten zu seiner üblichen Nahrung. Es gibt allerdings nur eine einzi-

ge Tannenhäherrasse, nämlich *N. c. rothschildii* im Tien-Shan, die allein mit Fichtensamen (*Picea schrenkiana*) auskommt und als einzige solche kleinen Samen hortet (KIRIKOV 1936). Im Vergleich zur Ernährungsweise der übrigen Tannenhäherrassen sind die europäischen Populationen (*N. c. caryocatactes*), soweit sie lediglich Haselnüsse verzehren, ebenfalls eine Ausnahme. Für die Bewohner der Himalayakette (*N. c. multipunctata*, *N. c. hemisepala*, *N. c. macella*) spielen Haseln (*Corylus spec.*) und Walnüsse (*Juglans spec.*) neben den Samen von *Pinus wallichiana*, *P. gerardiana* und *Picea morinda* eine große Rolle (ALI & RIPLEY 1972).

Das Areal des Tannenhäfers übertrifft deshalb das der zoochoren Kiefern. Durch seine große ökologische Valenz kommt er schon dort vor, wo großsamige Kiefern dem Bestand nur geringfügig beigemischt sind (JOHANNSEN 1944, GROTE 1947, im Engadin vgl. 3.1.3 und 4.1.3). Das ist von ausschlaggebender Bedeutung für die Wirksamkeit der Samenverbreitung, insbesondere wenn Klimaschwankungen Arealverschiebungen ermöglichen bzw. erzwingen.

In Nordamerika besorgen außer dem Clark's Nutcracker *Nucifraga columbiana* noch 3 weitere Häherarten (*Gymnorhinus cyanocephala*, *Cyanocitta stelleri* und *Aphelocoma coerulescens*) die Samenverbreitung von mehreren Kiefernarten (*P. albicaulis*, *P. flexilis*, *P. edulis*, *P. cembroides* s.l.; VANDER WALL & BALDA 1977, BALDA & BATEMAN 1971). Auch hier ist das von den Hähern gehaltene Areal größer als das der zoochoren Kiefern (ROBBINS et al. 1966, MIROV 1967, GOODWIN 1976).

5. Schlußbetrachtung über die Bedeutung der Koevolution von Tannenhäher und Arve

Tannenhäher und Arve bilden eine enge Lebensgemeinschaft. Die starke gegenseitige Anpassung und Förderung weist diese Gemeinschaft als Mutualismus aus; eine obligatorische Verbindung zwischen den beiden Organismen besteht nicht.

Das ökologische Optimum des Tannenhähers liegt im Arvenwald; er erreicht hier seine maximale Dichte und Dominanz. Er übertrifft alle anderen, ökologisch teilweise ähnlichen Arten (z.B. Spechte, Häher, Eichhörnchen) in Häufigkeit und funktionaler Anpassung. Deshalb stellt er das wichtigste Verbreitungsgesetz für die Samen der Arve dar. Der Typ der Samenverbreitung muß auf Grund der fortgeschrittenen Koevolution und der sehr wirksamen Mechanismen bei der Ausbringung als synzoochor bezeichnet werden*.

Die natürliche Arvensamenausbreitung durch den Tannenhäher dient ohne Zweifel den forstlichen Interessen und hat somit langfristig beträchtliche volkswirtschaftliche Bedeutung. Hinzu kommt, daß der Tannenhäher nicht durch das Befressen von Knospen und Trieben (wie z. B. das Eichhörnchen) oder durch mechanische Beschädigungen (Ringeln, Höhlenbau wie die Spechte) in forstlichem Sinne schädlich wird.

Die Naturverjüngung der Arve ist ausreichend, um den Bestand der Arvenwälder - auch am Arealrand - zu erhalten sowie eine Ausbreitung der Arve an geeigneten Standorten zu gewährleisten. Die Sukzession zum Arvenwald setzt in den überalterten und degradierten Wäldern und in der Kampfzone oberhalb der aktuellen Waldgrenze überall dort ein, wo die Störfak-

* MOLLER-SCHNEIDER 1977 stuft die Samenverbreitung durch den Tannenhäher als Dysochorie ein (d.h. zufällige Verbreitung beim Befressen oder Transportieren). Das regelmäßige Ausbringen eines Großteils der Samenernte in geeignetes Keimsubstrat widerspricht m.E. dem Wesen der Dysochorie; dies ähnelt vielmehr dem Vorgang von Endo- oder Epizoochorie.

toren, die zur Degradation führten, beseitigt worden sind. Das langsame Fortschreiten der Sukzession nahe der absoluten Grenze des Waldvorkommens überhaupt stellt Forstwirtschaft und Landesplanung vor die Tatsache, daß in den seit Jahrhunderten unter Raubbau und Fehlbewirtschaftung leidenden Wäldern keine rasche Regeneration innerhalb weniger Jahrzehnte erwartet werden kann. Vor allem an entwaldeten Hängen, die stark lawinengefährdet sind, ist eine schnelle Abhilfe nur durch Verbauung zu erreichen; zusätzliche Aufforstungen beschleunigen das Initialstadium der natürlichen Sukzession zum Wald. Derart kostspielige und arbeitsintensive Maßnahmen können jedoch nur an den wichtigsten Gefährdungsstellen durchgeführt werden. Der Bedarf an Arvensamen zu Aufzuchtzwecken in Forstgärten ist darum relativ gering und kann durch lokale Maßnahmen (z. B. Baumnetze) gesichert werden. Die eingeschränkte Beschaffung von Arvensamen ist kein Argument gegen den Schutz des Tannenhähers.

Es besteht kein Grund zur Annahme, daß durch Eingriffe in den Populationshaushalt des Tannenhäfers eine Verbesserung der Verjüngungssituation der Arve zu erreichen wäre. Die Siedlungsdichte des Tannenhäfers entspricht vielmehr dem biozönotischen Gleichgewicht und der Ernährungskapazität seines Lebensraumes. Eine Dezimierung hätte lediglich einen Zustrom von Bewohnern der Randgebiete zur Folge, der die Bestandeslücken auffüllen würde.

Die Schutzbestrebungen um den Tannenhäher gründen sich neben ästhetischen Gesichtspunkten also vor allem auf dessen wirtschaftlich und ökologisch wichtige Funktionen in der Biozönose des Lärchen-Arvenwaldes. Schutz des Tannenhäfers und der Arve bedeuten, das naturgegebene Potential der Landschaft zu heben und es auf lange Sicht hin für die Bevölkerung zu erhalten.

6. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, die grundlegenden Beziehungen zwischen dem Verhalten des Tannenhämers und der Samenausbreitung der Arve sowie die Auswirkungen auf forstliche Probleme des subalpinen Gebirgswaldes darzustellen.

In einem für die Arve ökologisch optimalen Gebiet, dem Stazer Wald im Oberengadin, wurden in den Jahren 1974 bis 1976 umfangreiche Bestandsaufnahmen durchgeführt. Einige langfristig angelegte Teiluntersuchungen am Tannenhämer sind derzeit noch im Gange. Umliegende Talschaften wurden zu Vergleichszwecken in die Untersuchung mit einbezogen.

Der Status der Tannenhäherpopulation im Stazer Wald:

Der Tannenhämer erreicht im gut ausgebildeten Arven-Lärchenwald seine höchste Populationsdichte mit etwa 2 Paaren/10 ha, im Waldgrenzbereich sowie in degradierten Beständen liegt sie niedriger. Die Reviere sind etwa 6 ha groß, überschneiden sich stark und werden von den Revierbesitzern zeitlebens gehalten. Reviere und Populationsdichte blieben über die gesamte Untersuchungsdauer nahezu unverändert. Nach den bisherigen Ergebnissen liegt die Reproduktionsrate in durchschnittlichen Jahren bei 2 flüggen Jungvögeln/Paar, die Überlebensrate von adulten Exemplaren bei nahezu 80%. Der weitaus größte Teil der Tannenhäher überwintert im Brutrevier.

Die Siedlungsdichte in Fichten- und Bergkiefernwäldern liegt viel niedriger (unter 1 Paar/10 ha), im Lärchenwald kommt er nur vor, wenn immergrüne Nadelhölzer eingestreut sind.

Das Anlegen und Nutzen der Verstecke durch den Tannenhämer:

Der Tannenhämer fängt bereits im Juli an, Arvenzapfen zu bearbeiten. Die Sammelperiode beginnt aber erst mit zunehmender Reife der Arvennüsse, meist Anfang September. Die Keimfähigkeit der Samen beträgt dann ca. 50%, die Eßbarkeit um 90%. In den letzten 53 Jahren erbrachte die Arve im Oberengadin 19 mal eine Vollmast, 55 mal eine Streumast und 26 Fehljahre, sie ist damit die fruktifikationsfreudigste Baumart. Die unterschiedlichen Fruktifikationsverhältnisse in den einzelnen Waldteilen kann der Tannenhämer beim Vorräteanlegen zum Teil dadurch ausgleichen, daß er Arvennüsse mit Hilfe des Kehlsackes transportiert, der eine spezielle morphologische Eigenart der Gattung *Nucifraga* darstellt. Er ist eine wesentliche Voraussetzung für eine er-

folgreiche Vorratswirtschaft. Die maximale fürs Engadin belegte Transportdistanz von Arven- und Haselnüssen durch Tannenhämer beträgt 15 km bei gleichzeitig etwa 700 m Höhenunterschied. Das Ausmaß des Transportgeschehens ist jährlich verschieden und hängt vom Fruchtansatz der Arve ab.

Der Tannenhämer legt seine Vorräte sowohl in Baumkronen (meist einzelne Nüßchen in Flechtenpolster) als auch am Boden an. Hier bevorzugt er vegetationsarme Stellen unter Bäumen mit dichter Krone, die im Winter schneegeschützt sind. Zwischen den Kronen und in freiem Gelände, besonders auch in der Kampfzone, verhält er sich beim Verstecken stark relieforientiert und birgt seine Vorräte an erhöhten Stellen (Zwergstrauchbulten, Geländerippen, Baumstümpfe). Die Vorratslager am Boden enthalten durchschnittlich 3-4 Nüsse, gelegentlich aber bis zu 24; sie werden hauptsächlich innerhalb des Revieres angelegt. Abgesehen davon können die Hämer außerhalb des Revieres Zwischenverstecke während der Erntezeit und Verstecke oberhalb der Waldgrenze besitzen. In einem Fall wurde ein gemeinschaftlicher Versteckplatz vermutet, was an das Verhalten des nordamerikanischen *Nucifraga columbiana* erinnert.

Der Tannenhämer ernährt sich nach der meist im Oktober beendeten Nußernte den ganzen Winter hindurch und bis in den Juni hinein zum weitaus größten Teil von den versteckten Arvenbüssen; die Jungen werden ebenfalls damit großgezogen. Nach vorausgegangener schlechter Arvenzapfenernte liegt die Reproduktionsrate niedriger, jedoch erst unter noch schlechteren Bedingungen ist ein größerer Teil der Population gezwungen, in tieferen Lagen zu überwintern. Der Tannenhämer findet seine versteckten Vorräte auch bei geschlossener Schneedecke mit durchschnittlich 82%-iger Sicherheit wieder. Es ist noch ungeklärt, wie der Tannenhämer diese hohe Erfolgsrate erreicht. Es kann sich jedoch keinesfalls um ein einfaches Suchschema handeln. Die Verluste an Vorräten durch Mäuse sind gering.

Bilanzierung der Verstecktätigkeit des Tannenhämers:

Für die Arvennußernte 1974 und 1975 wurde auf einer 28 ha großen Fläche am Stazer Nordhang eine Bilanz über den Verbleib der Arvennußernte aufgestellt. Dabei wurden von jedem einzelnen Tannenhämer etwa 100 000 (mittlere Ernte, 1974) bzw. 47 000 (schlechte Ernte, 1975) Arvennüsse gehortet. Bei Nahrungsknappheit (wie nach der Ernte 1975) vermögen sie aber anscheinend nur bis zu 80% der Vorräte selbst

zu nutzen. Selbst unter Annahme, daß nur 1/8 der Vorräte im Boden versteckt sein sollten, ergeben sich 0,8% (1974) bzw. 0,2% (1975) an potentiellen Verjüngungsstellen bezogen auf die Samenernte und damit ein günstiges Verjüngungspotential.

Die Situation der Naturverjüngung der Arve:

Der Arvenjungwuchs im Stazer Wald ist genügend, auf weite Strecken sogar sehr reichlich. Geringere Jungwuchsdichten und eine relieforientierte Verteilung des Jungwuchses sind im noch beweideten oberen Nordhang vorhanden. In der Kampfzone ist die Verjüngungssituation zumindest in der Nähe der aktuellen Waldgrenze günstig, oberhalb 2300 m jedoch nimmt die Jungwuchsdichte rasch ab. Der Jungwuchs ist vornehmlich auf vorspringenden Geländestrukturen zu finden, was auf das Verhalten des Tannenhäfers zurückgeht und mit den Standortansprüchen der Jungarven im Einklang steht. Herrscht die Fichte im Bestand vor, so wird Zahl und Vitalität des Arvenjungwuchses stark beeinträchtigt (Lichtmangel, wahrscheinlich auch Allelopathie), unter Waldkiefern gedeiht er jedoch sehr gut. In degradierten Lärchen- und Bergkiefernbeständen hängt das Aufkommen von Arvenjungwuchs und die Sukzession zum Arvenwald davon ab, inwieweit die Störfaktoren, die zur Degradation führten (Waldweide, Brandrodung, Kahlhieb), beseitigt sind. In stark beweideten Wäldern herrschen sehr oft verjüngungsfeindliche Reitgrasflächen vor, in denen der Tannenhäfer kaum Verstecke anlegt und durch die Wurzelkonkurrenz die Vitalität der Jungarven beeinträchtigt wird. Abseits der Standorte fruchtender Altarven geht praktisch aller Jungwuchs auf die Verstecktätigkeit des Tannenhäfers zurück, innerhalb des Arvenwaldes schätzungsweise 80%.

Die Anpassungen der Arve an die Ornithochorie:

Die Arve besitzt zahlreiche morphologisch-funktionale Anpassungen an die Verbreitung durch Vögel (Ornithochorie). Dazu gehören z. B. die großen kalorienreichen Samen, die relativ dünnwandigen Nußschalen, die bleiche Farbe der Hohlkörper, die dünnen Zapfenschuppen, die geschlossen bleiben, um die Samen am Herausfallen zu hindern, und die Stellung der Zapfen am Baum. Tannenhäfer und Arve fördern sich gegenseitig und bilden eine enge Lebensgemeinschaft mit mutualistischer Ausprägung. Ähnliche Gemeinschaften bestehen in Asien zwischen den dortigen Rassen des Tannenhäfers und einigen weiteren Kiefernarten. In der alten Welt ist es hauptsächlich der Tannenhäfer, der im Nadelwaldbereich für eine wirksame Verbreitung der zoochoren Nadelhölzer sorgt. Die Effektivität dieser Verbreitungswise zeigt sich z. B. in der Ausbreitungsgeschichte der Nadelhölzer während der eiszeitlichen Arealverschiebungen. In Nordamerika gibt es mehrere Häherarten, die sich am Verzehr und an der Ausbreitung von Samen zoochorer Nadelhölzer beteiligen.

Die Bedeutung der Arvensamenverbreitung durch den Tannenhäfer für die Forstwirtschaft:

Die Verjüngungssituation in den untersuchten Arvenwäldern ist in forstlicher Hinsicht als günstig zu bezeichnen. Die Sukzession in überalterten Wäldern, in Lärchenweidewäldern sowie in der Kampfzone an der oberen Waldgrenze verläuft naturgemäß nur langsam. Stark lawinengefährdete, entwaldete Hänge können deshalb nur durch Verbauung in kurzer Zeit gesichert werden. Mit diesen kostspieligen Maßnahmen zahlen wir immer noch einen Tribut an den mittelalterlichen Raubbau an Wald und Landschaft.

7. Summary

Ecological Studies on Nutcrackers (*Nucifraga caryocatactes*) in Central Alps and their Importance in Reforestation of the Swiss Stone Pine Woods (*Pinus cembra*).

The present study investigates relationships between behaviour of the nutcracker and seed dispersal of Swiss stone pine with respect to forestry problems in the subalpine region. The studies were carried out in the Upper Engadine Valley, Switzerland (in the years 1974 to 1976), which has optimal conditions for Cembra pine-Larch-woods (*Laricio-Pinetum cembrae*, ELLENBERG & KLÜTZLI 1972). Some of these aspects are still under active investigation. Adjacent valleys to Engadine were taken into consideration for reasons of direct comparison. For further information about this region see HOLTMEIER 1969 and 1974.

The main results are summarized here:

Population characteristics: In well developed parts of Cembra pine woods the Nutcracker reaches his highest population density with about 2 territories per 10 hectare; density decreases near the timber line (open tree stand) and in degradation stages. Territories are of about 6 ha size, do overlap and are occupied by the Nutcrackers for life. Size of single territories and population density remained almost constant during the 4 years (1974-1977). Up to now, results indicate an average reproduction rate of 2 fledglings per pair, survival rate of adult birds reaches 80%. Most of the Nutcrackers stay in their breeding territories for the whole winter. Population density of Nutcrackers in Spruce woods (*Picea excelsa*) and Mountain pine stands (*Pinus uncinata*) is comparatively low (see Tab. 2); Larch woods (*Larix decidua*) are only accepted if evergreen conifer trees exist there too.

Seed storage: In July, Nutcrackers begin to eat nuts from the years' new Cembra pine cones. But, the period of gathering and transporting seeds starts only at the beginning of September, when the nuts are more ripe (on average, then 90% are edible, and 50% are germinable). In the Upper Engadine, Cembra pine is the most fertile tree species. Nutcrackers are capable of gathering and transporting a large amount of Cembra pine nuts for storage in their own territory. For food transport, the genus Nutcracker developed a specific morphological feature, the sublingual pouch, in which up to 134 Cembra pine nuts have been counted (BOCHI 1955). This pouch is essential for successful use in stockpiling. The maximum transport distance with Cembra pine nuts, for the Nutcracker, in Engadine was found

to be 15 km, including the 700 m difference in altitude. The extent of transporting activity is different each year due to fructification of the Cembra pine, further more, this transportation equalizes the variable productivity of the Cembra pine in the various valleys, and from year to year.

The Nutcrackers hide their nuts either in the canopy of all kinds of trees, where they put single nuts in dense layers of lichens, but noch in holes of trunks or branches, or, they hide it in the ground. On the ground they prefer caching sites under sheltering trees which receive relatively little snow in winter. Between the trees and in the more open areas Nutcrackers store their caches most frequently on convex or raised features in the surroundings, such as stumps, *Vaccinium*-knobs, ridges or steep slopes. The caches on ground contain on average 3 to 4 nuts, but some are found with up to as many as 24 nuts. Caches are situated normally within the territory of the bird, except the temporary caches during harvest time, and caches above the timber line. There was one observed case of a communal caching area similar to those described of *Nucifraga columbiana* in the Rocky Mountains (VANDER WALL & BALDA 1977).

Use of stored seeds: Nutcrackers feed chiefly on their hidden nuts after the harvest of Cembra seeds (mostly in October) is finished. Furthermore, these caches provide sustenance not only till the next year in June, but also for the raising of their broods. So, after a scanty crop, reproduction rate decreases remarkably. The Nutcrackers are in possession of an enormous capability of finding their caches even under a closed cover of several decimeters of snow. The proportion of successful digging for caches was 82% on the average (Tab. 13). The method of orientation used to find the caching sites is still unknown. Losses of cached nuts by mice are low, probably not higher than 10%.

For an area of Cembra pine wood at Staz (28 ha) a calculation was made for use and whereabouts of cached Cembra seed crop in 1974 and 1975 (Tab. 18). Each Nutcracker stored about 100 000 nuts (medium crop, 1974) resp. 47 000 nuts (scanty crop, 1975): In spite of shortage of food in 1975/76, in this year the Nutcrackers could only make use of approximately 80% of their stores supply. This leaves a minimum of 0,8% of the cache sites in 1974, and 0,2% in 1975, respectively, as Cembra pine regeneration sites; a suitable percentage in reference to the whole seed crop, and to renewing of Cembra pinewoods.

Renewing of Cembra pine: The actual registered numbers of young Cembra pine trees in the Cembra pine-Larch-woods is sufficient, in some parts even exuberant, for self sustenance. Only in those areas which still undergo grazing, is the young tree generation poor and not sufficient for self sustenance. Above the actual timber line (at about 2200 m a.s.l.), young Cembra pines are more abundant than other tree species. The position of the caching sites of the Nutcracker on convex ground features corresponds to the ecological requirements of the Nutcracker on convex ground features corresponds to the ecological requirements of the young Cembra pine. Young pine trees can be found on the north slope regularly up to 2300 m a.s.l., and in certain cases up to 2650 m a.s.l. on steep rocks. The stages of succession proceed only very slowly towards the wooded stages not only at the tree line, but also at lower elevations; this is especially the case between the actual timber line and the postulated climatic timber line which lies about 100 to 200 m higher on the slopes. This depression is mainly caused by grazing, directly or indirectly.

Young Cembra pine trees are meager or completely missing, if Spruce trees (*Picea excelsa*) are dominant in the stand, but they grow very well and very numerous under the light shelter of Engadine pines (*Pinus sylvestris engadinensis*) and Larches (*Larix decidua*). In degraded woods with Larches and Mountain pines (*Pinus uncinata*), succession to Cembra pine woods depends on the elimination of interfering influences such as grazing, burning, cutting. Woods still used as pasture ground often show large areas covered with *Calanagrostis villosa* which is a severe competitor for germinating tree seeds, and also prevents the Nutcrackers from caching seed because of its dense growth.

Aside from stands with old Cembra pine trees, practically all young Cembra pines come from the

Nutcracker's caching sites; within Cembra pine woods this proportion is supposedly 80% or higher.

Adaptations of Cembra pine for seed dispersal: There are many morphological adaptations in Cembra pine for seed dispersal by birds (ornithochorie): The seeds are big and of a high caloric value; the seed coat is relatively thin; aborted seeds are marked by pale colour; cone scales are rather thin and easy to break, when seeds are ripe; seed scales remain closed to retard seeds from dropping; and, the cones are easy to reach in the tree top. Coadaptations in Nutcracker and Cembra pine are well developed; both species form a mutualistic relationship. Communities of similar kinds are found in Asia and Northern America. In Asia only the Nutcracker carries out pine seed dispersal, in Northern America several other species of related jays do so too. Efficiency of seed dispersal by Nutcrackers was proved effective during the glacial period, when the areas of pines were displaced and relocated.

Importance to forestry: Before Cembra pine-Larch-woods were forested out, they acted as natural avalanche barriers. Because succession of plant communities proceeds from released pasture ground, or Larch woods, up to a closed stand of Cembra pines or Cembra pine-Larch woods very well, but only very slowly, corresponding to the hard climatic conditions of this region, expensive fences and walls (avalanche stops) are necessary today to prevent or to diminish danger of avalanche. So we still pay today for economical misplanning and destructive lumbering practices of the Middle Ages. This is a clear example, and a warning, not to exhaust natural resources and to take ecological conditions into consideration in planning and management. The Nutcracker, as an essential help in reforestation, supplies a considerable economic value and its protection should be guaranteed.

8. Figures and Tables

- Fig. 1: Mean monthly precipitation and temperature at Pontresina; next to Staz wood, Upper Engadine.
- Fig. 2: Very old Cembra pine tree near timber line; several "candelabrum" stems make it as wide as high.
- Fig. 3: Remains of a Cembra pine-Larch-wood without any young trees, destroyed by permanent pasturing. Val Trupchun, Upper Engadine, 2100 m a.s.l.
- Fig. 4: Nutcracker in typical resting position.
- Fig. 5: Territories of Nutcrackers at God da la Stretta, Staz. Hatched areas= nesting sites; dotted line" communal caching area.
- Fig. 6: Nutcracker breeding firmly after 50 cm of snow fall.
- Fig. 7-9: Nutcrackers fighting for peanuts: 7) warning gesture by pecking aside, with typically bristled feathers on the back; 8) direct threatening; 9) violent fighting.
- Fig. 10: Distribution of Nutcracker, Cembra pine, Siberian pine and Hazel-bush in Europe; arrows indicate extension of breeding area of the Nutcracker in Middle Europe since 1800 A.D.
- Fig. 11: Decrease of cone numbers in tree canopies in autumn 1974. For numbers of plots see Tab. 6.
- Fig. 12: Decrease of cone numbers in per cent for 1974. The dotted lines show decrease of cone numbers calculated theoretically for total consumption but without any food storing acitivity of the Nutcracker.
- Fig. 13: Decrease of cone numbers in per cent for 1975.
- Fig. 14: Cones and seeds of Cembra pine. Cones: upper left nearly complete, upper right emptied half by Nutcracker; lower left ripe cone gnawed by Squirrel; lower right gnawed by mice. Upper seeds ripe and edible, lower ones aborted (pale colour).
- Fig. 15-17: Nutcracker pecking at a Cembra pine cone, cracking a seed, taking off a cone.
- Fig. 18: Nutcracker putting half a peanut in his sublingual pouch.
- Fig. 19: Peanut stucking in the entrance to the sublingual pouch; note rist for cracking in the lower mandible.
- Fig. 20: Extent, directions and distances of seed transport by the Nutcracker in the Upper Engadine 1974; hatched parts= main gathering areas.
- Fig. 21: Seed transport by the Nutcracker in 1975; dotted area: gathering place for hazel-nuts in the Bergell Valley.
- Fig. 22-24: Nutcrackers with filled sublingual pouch.
- Fig. 25: View up the Bergell Valley; in the foreground an old Cembra pine tree, on the left in a clearing the highest situated Hazel-bushes (1400 m a.s.l.); in the background the steep ledge of Malojapaaß, connecting Bergell and Upper Engadine Valley.
- Fig. 26: Seed transport by the Nutcracker during autumn on short distances (open marks) and long distances (filled marks).
- Fig. 27: Acitivity of seed transport on long distances by the Nutcracker during a day; single bars= flights to the gathering area, hatched bars= return flights with filled pouch (after 18 h; return without seeds).

- Fig. 28: Average number of cembra pine seeds per cache.
- Fig. 29-30: Activity of seed transport above timber line by the nutcracker, seasonal and daily. The arrow indicates begin of a bad weather period in 1974.
- Fig. 31: Fly ways for seed transport above timber line by the Nutcracker.
- Fig. 32: Zonation in altitude of gathering (open bars) and caching (hatched bars) Cembra pine seeds by the Nutcracker; black bars show distribution of young Cembra pine trees above the timber line (WG).
- Fig. 33: Proportion of Nutcracker's digging holes concerning caching sites without snow protecting at the north slope (circles) and at different expositions on hills situated in the middle of the valley (triangles).
- Fig. 34: Digging place in the litter under a canopy of Cembra pine.
- Fig. 35: Digging hole of a Nutcracker through a snow cover of ca. 30 cm; in front of it pieces of shells from 5 Cembra pine seeds.
- Fig. 36: Rate of success in digging for hidden seeds by the Nutcracker.
- Fig. 37: Locations of caches within two territories, emptied by the Nutcrackers.
- Fig. 38: Profile of Staz Wood summing up some characteristic features: density of Cembra pine seed-eating birds and animals (territories/10 ha, resp. mice/10 traps), composition of tree species in the woods, production of Cembra pine cones (Arven-zapfen/ha), abundance of young Cembra pine trees (comp. Fig. 39).
- Fig. 39: Distribution and abundance of young Cembra pine trees/0,3-1,5 m high) at Staz. Pointed line= edges of the wood, dotted line= timber line, cross line= area with dominance of Spruce trees; F,L,Bk= young trees of Spruce, Larch or Mountain Pine are locally more abundant than those of Cembra pine.
- Fig. 40: Cembra pine wood at Staz.
- Fig. 41: Young Cembra pine trees growing on Vaccinium-knobs in wetland. In the background *Pinus cembra*, *Picea abies* and *Larix decidua* and abundant renewing by the Cembra pine.
- Fig. 42: Many young Cembra pine trees growing well under the light canopies of *Pinus sylvestris engadinensis*.
- Fig. 43: Cembra pine stand with dominant *Calamagrostis villosa*; young trees can be found mostly on Vaccinium-hillocks (on the left hand side).
- Fig. 44: Cembra pine, 5 years old.
- Fig. 45: Distribution of young Cembra pines (+) in an area with chiefly *Calamagrostis villosa*-vegetation; they are mostly situated on hillocks (- - -), in *Vaccinium* patterns (.-.) or along the edges of tree canopies (—).
- Fig. 46: Distribution of young Cembra pine trees (+) in a plot mixes conifer wood.
- Fig. 47: A troop of young Cembra pine trees under a single Pine tree (*Pinus sylvestris engadinensis*), sprouting out of Nutcracker's caches.
- Fig. 48: "Kampfzone" above timber line (2230 m a.s.l.) at Staz; snow cover on plain terrain is about 120 cm high. However, young Cembra pines with a height of 40-50 cm largely stand free, because they are situated on konvex features.

Fig. 49: Damage to Cembra pine trees by an avalanche.
 Fig. 50: Distribution of young Cembra pine trees near its limit of existence at Upper Val Malenco. Comp. Tab. 23.

Fig. 51: Young Cembra pines and territories of Nutcrackers (T) in Larch woods near Sils and Maloja. Comp. Tab. 25.

Fig. 52: Area of *Nucifraga caryocatactes* and some pine species producing large seeds in Eurasia.

Tab. 1: Measurements of bill and width of white tip of the tail of *Nucifraga caryocatactes* from different origine. L= length (from nose), H/L= ratio height to length, H/B= ratio width to length of bill.

Tab. 2: Population density of the Nutcracker (in territories/10 ha) in different sites in the Engadine: Cembra pine-Larch-Woods (Lärchen-Arven-Wald), Spruce woods (Fichtenwald), Mountain pine woods (Bergkiefernwald), Larch woods (Lärchenwälder).

Tab. 3: Wintering proportion in the Nutcracker population at Staz (Cembra pine-Larch-wood) and at Bosch da Canova (Spruce) in 3 winters; winter 1975/76 following a scanty crop of Cembra pine cones. The numbers give the proportion of occupied territories (besetzte Reviere) and the registration of specimen per km route (Antreffe-häufigkeit).

Tab. 4: Reproductive rate of Nutcrackers at Staz in 1975 (after medium crop of Cembra pine cones) and in 1976 (after scanty crop of Cembra pine cones); successful breeding pairs in percent and fledgelings per pair are stated.

Tab. 5: Seed production of tree species in Upper Engadine. Vollmast = full crop, Streumast = local crop, Fehljahr = missing crop.

Tab. 6: Seed production of Cembra pine at Wood Staz in different plots. The figures give number of cones per tree and per ha and number of seeds per cone and per ha.

Tab. 7: Edibility and germinative ability of Cembra pine seeds dating from the first half of the gathering period of the Nutcrackers, tested after a storage of 1 1/2 years. The data give the proportion of edible (eßbar), shrivelled (bedingt eßbar) and unedible (nicht eßbar) seeds and the proportion of germinable (keimfähig), probably germinable (bedingt keimfähig) and dead (nicht keimfähig) seeds in complete cones (A) and in cones partly emptied by Nutcrackers (B).

Tab. 8: Population densitiv (territories/10 ha) at Staz of some pine nut eating species: Nutcracker, Great Spotted Woodpecker, Nuthatch, Willow Tit, Squirrel.

Tab. 9: Decrease of cone numbers in trees without transporting activity of Nutcrackers; expressed in absolute numbers per 10 days and ha and in per cent of the total crop.

Tab. 10: Consumption of Cembra pine seeds at Staz in 1974 by animal species which are in competition to the Nutcracker; numbers of emptied cones per ha and per cent of total crop.

Tab. 11: Number of Cembra pine seeds in caches of the Nutcracker, counted by different methods. Upper line: census of caches emptied by the birds; middle: visible registration of caching birds above the timber line; lower: caches dug out by man.

Tab. 12: Caching activity of Nutcrackers above the timber line at Staz Wood. Number of transporting flights (Transportflüge), number of caches (Verstecke), number of hidden seeds (gehortete Arven-nüsse), and number of hidden seeds per ha.

Tab. 13: Rate of successful digging for caches by the Nutcracker and the Squirrel. Average values and influence from thickness of snow cover.

Tab. 14: Selective choice of feeding places of the Nutcracker in tree canopies of Spruce (Fichte), Cembra pine (Arve) and Larch (Lärche) at Staz Wood. Upper line: participation of trees species in the stand; lower line: feeding stations of Nutcrackers, calculated out of 33 registrations with sure intake of food.

Tab. 15: Trapping rate of mice at Staz Wood within the wood (a) and above timber line (B). The data give numbers of mice per 10 traps and mice per ar. Trapped species: *Clethrionomys glareolus* (Rötelmaus), *Pitymys subterraneus* (Kurzohrmaus), *Apodemus flavicollis* (Gelbhalsmaus), *Microtus arvalis* (Feldmaus).

Tab. 16: Trapping sites of mice at Staz Wood within the wood (A) and above the timber line (B). Trapping success is contrary to the choice of caching sites by the Nutcracker.

Tab. 18: Balance account of Cembra pine seeds for a plot of 28 ha at Staz Wood giving room for 5 Nutcracker territories. Number of seeds in thousands for the period 74/75 and 75/76, resp. Line 1: seed crop; 2: aborted seeds; 3: use by competing animals; 4: losses by incomplete work at cones by Nutcrackers; 5: harvest by Nutcrackers; 6: seeds transported off by foreign Nutcracker specimen; 7: harvest by resident Nutcrackers; 8: seed transport above timber line; 9: seeds remaining within the wood; 10: seeds transported in from other areas by resident Nutcrackers; 11: total of stored seeds of resident Nutcrackers; 12: consumption of resident Nutcrackers per period; 13: remaining seeds for germination.

Tab. 19: Density of young Cembra pine trees (Verjüngungsstellen) in plots with mixed vegetation of *Vaccinium* (Zw) and *Calamagrostis* (Rgr) (first line). Participation of strong young trees (Gesunde), weak ones, damaged ones, and of dead ones (Abgestorbene); participation in age classes.

Tab. 20: Numbers of young Cembra pine trees classified in years of germination, refering to plots within the wood (im Wald) and above the timber line (obh. WG). Corresponding seed production of Cembra pine: V= full crop, S= local crop, O= missing crop.

Tab. 21: Size of seedling-groups sprouting on the same spot out of a Nutcracker's cache, within the wood (A) and above the timber line (B).

Tab. 22: Density of young Cembra pine trees (Arve) and young Larch trees (Lärche) bound to vegetation type, relief, and altitude above the timber line at Staz.

Tab. 23: Distribution and density of young Cembra pine trees (sites with individuals of 30-150cm height per ar) in different locations in Val Malenco/Prov. Sondrio, Northern Italy. Minimum proportion of young Cembra trees sprouting out of Nutcracker's caches are indicated in relative numbers (Tah.-Saat). Tab. 23 corresponds with Fig. 50.

Tab. 24: Density of young Cembra pine trees (per ar) in the transition zone from Cembra pine wood to Spruce wood, decreasing with increasing portion of Spruce trees (F) and degree of foliage covering (Deckungsgrad), whereas numbers of older Cembra pines (A) are not essential. Minimum part of Cembra pines sprouting out of Nutcracker's caches are indicated in relative numbers (Tannenhäversaat).

Tab. 25: Distribution and density of young Cembra pine trees near Sils and Maloja in Upper Engadine. Tab. 25 corresponds with Fig. 51. See Tab. 23 for further explanation.

Tab. 26: Coat thickness (SD), seed volume (V), the ratio SD/V, and wing length in some pine species originating from North America (NA) or Europe (E). A= seed dispersal by wind, Z= seed dispersal by birds and animals. Hazel-nut ist mentioned for compare.

9. Literaturverzeichnis

- AGRICULTURE HANDBOOK Nr. 450, 1974: Seeds of woody plants in the United States. Forest Service, U.S. Dept. Agric., Washington.
- ALI, S. & S.D. RIPLEY, 1972: Handbook of the Birds of India and Pakistan. Oxford University Press, London.
- AUER, C., 1947: Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Lärche im Arven-Lärchenwald des Oberengadins. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 25, 3-140.
- , 1969: Über das biologische Gleichgewicht allgemein und an Beispielen. Festschrift Hans Leibundgut, Beih. Schweiz. Forstver. 46.
- , 1975: Ziel und Stand der Forschungen über den Grauen Lärchenwickler 1949-1974. Bündner Wald 28, 7-32.
- AULITZKY, H., 1963a: Grundlage und Anwendung des vorläufigen Wind-Schneökogramms. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabronn 60, 763-834.
- , 1963b: Bioklima und Hochlagenauforstung in der subalpinen Stufe der Inneralpen. Schweiz. Z. Forstw. 114, 1-25.
- BALDA, R.P., 1978: Recovery of Cached Seeds by *Nucifraga caryocatactes*. (in press).
- & C. BATEMAN, 1971: Flocking and Annual Cycle of the Pinon Jay *Gymnorhinus cyanocephalus*. The Living Bird 11, 5-42.
- BALTENSWEILER, W., 1975: Zur Bedeutung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana*) für die Lebensgemeinschaft des Arven-Lärchenwaldes. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48, 5-12.
- BARTELS, M. & H., 1929: Zur Brutbiologie des Dick-schnäbigen Tannenhäfers *Nucifraga caryocatactes caryocatactes*. Ornith. 77, 489-501.
- BERG, L.S., 1958: Die geographischen Zonen der Sowjetunion, Bd. I.
- BERGER-LANDEFELDT, U., 1936: Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. Bibliotheca Botanica 115.
- BERGMAN, S., 1935: Zur Kenntnis nordostasiatischer Vögel. Stockholm.
- BERTHOLD, P., 1976: Animalische und vegetabile Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. J. Ornith. 117, 145-209.
- BIBIKOV, D.I., 1948: On the Ecologie of the Nut-cracker. Trudy Pechoro-Ilychkogo Gosud. Zapovednik 4, 89-112.
- BIRCHER-BENNER, 1973: Diätbuch 14. 14.
- BISAZ, O., 1968: Die forstlichen Verhältnisse der Gemeinde Pontresina. Bündner Wald 21, 188-200.
- BOCK, W.J., R.P. BALDA & S.B. VANDER WALL, 1973: Morphology of the sublingual pouch and tongue musculature in Clark's Nutcracker. Auk 90, 491-519.
- BOECKER, M., 1970: Die Invasion des Tannenhäfers *Nucifraga caryocatactes* im Jahre 1968 in Nordrhein-Westfalen. Bonner Zool. Beitr. 21, 183-236.
- BOESCH, M., 1969: Girlandenböden zwischen Prättigau und Puschlav. Diss. Zürich.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1948-50: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens, Vegetatio 1, 2.
- , H. PALLMANN & R. BACH, 1954: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. Ergeb. wiss. Unters. schweiz. Nationalparks 4, N.F.
- BUBLITZ, W., 1953: Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu. Naturwiss. 40, 275-276.
- BUCHI, O., 1955: La voracité du Cassenoix. Vos Oiseaux 23, 145-146.
- BURCKHARDT, D., 195B: Vom Vorratanlegen des Tannenhäfers. Bündnerwald 11, 102-114.
- BORKLI, W., 1975: Wahrscheinlicher Nestraub durch Tannenhäfer. Ornith. Beob. 72, 28.
- CAMPELL, E., 1944: Der Wald des Oberengadins im Wandel der Zeiten, Festschrift Schweiz. Naturforsch. Ges., 1-10.
- , 1950: Der Tannen- oder Nußhäfer und die Arvenverbreitung. Bündner Wald 4, 3-7.
- , 1955: Der Lärchen-Arvenwald. Beih. zum Bündner Wald 5, Chur.
- & W. TREPP, 196B: Vegetationskarte des schweizerischen Nationalparks. Ergeb. wiss. Unters. schweiz. Nationalpark 11.
- CORTI, U.A., 1947: Führer durch die Vogelwelt Graubündens. Chur.
- , 1965: Konstitution und Umwelt der Alpenvögel. Chur.
- CROCQ, C., 1974: Notes complémentaires sur la nidification du Casse-noix *Nucifraga caryocatactes* dans les Alpes françaises. Alauda 42, 39-50.
- , 1977: Biologie de l'alimentation du Casse-noix *Nucifraga caryocatactes caryocatactes* dans les Alpes: étude des caches. L'Oiseau et R.F.O. 47, 319-334.
- DEMENTIEV, G.P. & N.A. GLADKOV, 1970: Birds of the Soviet Union. Israel Progr. Sci. Translations 5, Jerusalem.
- DONABAUR, E., 1963: Über die Schneeschüttekrankheit (*Phascidium infectans* KARST.) der Zirbe (*Pinus cembra* L.) und einige Begleitpilze. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 60, 577-600.
- DUKEIT, G.D., 1960: The Winter Life of Birds in the Taiga of Northeastern Altai. Trudy. Problemnykh I Tematiceskikh Soveshchanii. Zool. Inst. Akad. Nauk 9, 175-190.
- EGOROV, O.V., 1961: The Ecologie and Economics of the Yakut Squirrel. Akademia Nauk USSR, Sibirskoe Otdelenie, Yakutskii Filial. (Nut-cracker as Squirrel Competitor, 124-129).
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1969: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München.
- ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart.
- & F. KLÜTZLI, 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen, 4B, (4).
- ERARD, C., 1970: L'irruption de Casse-noix mouchetés (*Nucifraga caryocatactes*) en France durant les années 1968-69. Alauda 38, 1-26.
- FELLENBERG, W.O., 1971: Erste Brutnachweise des Tannenhäfers (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) im Sauerland. Natur u. Heimat 31, B3-87.

- FELLENBERG, W.O., 1972: Die Entwicklung der sauerländischen Tannenhäherpopulation. Natur u. Heimat 32, 120-123.
- FIRBAS, F., 1949: Waldgeschichte Mitteleuropas. Bd. I u. II, Jena.
- FORMOZOV, A.N., 1960: La production de graines dans les forets de conifères de la taiga de l'USSR et l'envalissement de l'Europe occidentale par certaines espèces d'oiseaux. Proc. XII Int. Ornith. Congr. Helsinki, 216-229.
- FORSCHUNGSSTELLE FÜR LAWINENVORBEUGUNG INNSBRUCK, 1961: Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe. Teil I. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 59.
- FREITAG, H., 1962: Einführung in die Biogeographie von Mitteleuropa. Stuttgart.
- FRIEDEL, H., 1967: Verlauf der alpinen Waldgrenze im Rahmen anliegender Gebirgsgebiete. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 75, 81-172.
- FRÜH, J., 1930: Geographie der Schweiz.
- FURRER, E., 1955: Probleme um den Rückgang der Arve (*Pinus cembra*) in den Schweizer Alpen. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 31, 669-705.
- GATTER, W., 1969: Der Verlauf der Tannenhäher-Invasion 1968 in Baden-Württemberg. Jahresh. Ges. Naturfreunde Württ. 124, 276-278.
- GEIGER, E., 1901: Das Bergell. Forstbotanische Monographie. Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubünden 45, Chur.
- GLUTZ v. BLOTZHEIM, U., 1956: Zur Vorratsanlegung des Tannenhäfers. Ornith. Beob. 53, 36-40.
- , 1964: Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- , 1964: Höchstalter schweizerischer Ringvögel. Ornith. Beob. 61, 106-127.
- , 1966: Erster Fernfund eines Tannenhäfers in den Alpen. Ornith. Beob. 63, 53.
- GOODWIN, D., 1976: Crows of the World. New York.
- GORODKOV, B.N., 1916: Observations on the Life of the Cedar Pine (*Pinus sibirica*) in Western Siberia. Trudy Botanicheskogo Muzeya Imperatorskoi Akad. Nauk 16, 153-272.
- GRASSE, P.P., 1973: Allgemeine Biologie Bd. 5: Evolution. Stuttgart.
- GRODZINSKI, W. & W. SAWICKA-KAPUSTA, 1970: Energy value of tree-seeds eaten by small mammals. Oikos 21, 52-58.
- GROTE, H., 1947: Über die Lebensweise des Schlankschnäbigen Tannenhäfers in Sibirien. Ornith. Beob. 44, 84-90.
- GUTHERSON, H., 1958-69: Geographie der Schweiz Bd. 1-5, Bern.
- HAENSEL, J., 1970: Zum Vorkommen des Dickschnabel-Tannenhäfers (*Nucifraga caryocatactes*) im Harz. Beitr. Vogelkde 16, 169-191.
- HAMMER, U., 1970: Zum Beutetransport bei Rabenvögeln. Ornith. Mitt. 22, 165-166.
- HEIM, A., 1919-1922: Geologie der Schweiz. Leipzig.
- HEIERLI & SOMM, 1967: Exkursion Oberengadin. Erläuterungen zum Blatt 8 der Geologischen Generalkarte der Schweiz 1:200 000.
- HESS, A., 1916: Der Tannenhäher als Arvenschädling. Ornith. Beob. 13, 145-148.
- HOLLYER, J.N., 1970: The Invasion of the Nutcrackers in autumn 1968. Brit. Birds 63, 353-373.
- HOLTMEIER, F.K., 1966a: Die ökologische Funktion des Tannenhäfers im Zirben-Lärchenwald und an der Waldgrenze des Oberengadins. Ornith. 107, 337-345.
- , 1966b: Die "Malojaschlange" und die Verbreitung der Fichte. Beobachtungen zur Klimaökologie des Oberengadins. Wetter u. Leben 18, 105-108.
- , 1967a: Die Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. Diss. Bonn.
- , 1967b: Die Verbreitung der Holzarten im Oberengadin unter dem Einfluß des Menschen und des Lokalklimas. Erdkunde 21, 249-158.
- , 1969: Die Landschaft von Pontresina im Luftbild. Erdkunde 23, 244-249.
- , 1971: Der Einfluß der orographischen Situation auf die Windverhältnisse im Spiegel der Vegetation, dargestellt an Beispielen aus dem Val Marmoz (Bergell), aus dem Oberengadin und vom Pradel Vent (Puschlav). Erdkunde 25, 178-195.
- , 1974: Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht. Erdwiss. Forsch. 8.
- & I. LÜLLAU, 1975: Die Landschaft von Maloja (Oberengadin) im Luftbild. Erdkunde 29, 277-285.
- HOLZER, K., 1959: Winterliche Schäden an Zirben nahe der alpinen Baumgrenze. Cbl. ges. Forstwesen 76, 232-244.
- HUCKRIEDE, B., 1969: Zur Tannenhäher-Invasion 1954 in Deutschland. Vogelwarte 25, 23-25.
- JACQUAT, B., 1975: Schweizerische Ringfundmeldungen für 1973 und 1974. Ornith. Beob. 72, 235 ff.
- JOHANSEN, H., 1944: Die Vogelfauna Westsibiriens II. Ornith. 92.
- JUNG, E., 1966: Zur Frage der Naturverjüngung von *Pinus cembra* ssp. *sibirica* in der unteren Bergzone des Altai im Gebiet des Zelenker Sees. Archiv Forstw. 15, 617-627.
- , 1968: Eine biologisch bedingte Besonderheit des Sibirischen Tannenhäfers. Falke 15, 238-239.
- KELLER, P., 1930: Postglaziale Waldperioden in den Zentralalpen Graubündens. Beih. Bot. Cbl. 46, 395-489.
- KEVE, A., 1974: Der Eichelhäher. Neue Brehm-Bücherei 410, Wittenberg-Lutherstadt.
- KIPP, F.A., 1978: Zeremonielle Frühjahrsversammlungen bei Eichelhäher, Elster, Tannenhäher und Rabenkäthe. Vogelwelt 99, 185-189.
- KIRIKOV, S.W., 1976: Über die ökologischen Zusammenhänge zwischen Nußknacker *Nucifraga caryocactes* und Tanne (*Picea*). Bull. Acad. Sci. URSS Biol. 6, 1235-1250.
- KLEIBER, H., 1974: Pollenanalytische Untersuchungen zum Eisrückzug und zur Vegetationsgeschichte im Oberengadin. Bot. Jahrb. Syst. 94, 1-53.
- KLEINSCHMIDT, O., 1909/1910: *Corvus nucifraga*. Berajah Zoographia infinita.
- KLÖTZLI, F., 1975: Ökologische Besonderheiten *Pinus*-reicher Waldgesellschaften. Schweiz. Forstwesen 126, 672-710.
- KLUIJVER, H.N., 1963: The determination of reproductive rates in Paridae. Proc. XII Int. Ornith. Congress 1962; 706-716.
- KONEV, G.I., 1951: Cedar-Pines in the Scotch Pine Forests of Siberia. Botanicheskii Zhurn. 36, 398-399.
- KRAL, F., 1972: Zur Vegetationsgeschichte der Höhenstufen im Dachsteingebiet. Ber. Dt. Bot. Ges. 85, 137-151.
- KRAMER, A., 1967: Wie findet das Eichhörnchen seine Vorräte? Kosmos, 83-86.

- KRUSHINSKAIA, N.L., 1966: Some complex Forms of Feeding Behaviour of the Nutcracker after Removal of the Archeocortex. *Zhurn. Evolyutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*, 2, 563-568.
- KROSSMANN, G., 1972: Handbuch der Nadelgehölze. Hamburg u. Berlin.
- KUOCH, R., 1965: Der Samenanfall 1962/63 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal, Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswesen 41, Heft 3.
- , 1970: Die Vegetation auf Stillberg (Dischma-tal, Graubünden). Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen 46, 329-342.
- & R. AMIET, 1970: Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen 46, 159-328.
- KUSNEZOW, N.I., 1959: On the Ecology of the Nut-cracker *Nucifraga caryocatactes* in the Mid-Urals. *Bull. SN Moskau Biol.* 64, 132-133.
- LACK, D., 1968: Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London.
- LARCHER, W., 1963: Zur spätwinterlichen Erschwe-rung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. *Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck* 53, 125-137.
- LEFRANC, N. & J.-J. PFEFFER, 1975: Le Casse-noix mouchete *Nucifraga caryocatactes* dans les Vosges. *Alauda* 43, 103-110.
- LIGON, J.D., 1978: Communal Breeding in Birds - a Test of Kinship Theory. Vortrag XVII Int. Ornith. Congress Berlin.
- & D.J. MARTINI, 1974: Pinon seed assessment by the Pinon Jay, *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Anim. Behav.* 22, 421-429.
- LÜHRL, H., 1970: Der Tannenhäher beim Sammeln und Knacken der Nüßchen der Zirbelkiefer (*Pinus cembra*). *Anz. Ornith. Ges. Bayern* 9, 185-196.
- MATTES, H., 1977: Erfahrungen mit der Kartierungs-methode zur Brutvogelbestandsaufnahme in Nadel-wäldern. *Die Vogelwelt* 98, 1-15.
- MATZ, W., 1967: Notizen über eine Tannenhäher-Brut im Kreis Rudolstadt. *Falke* 14, 130-133.
- MAYER, H., 1974: Wälder des Ostalpenraumes. Stuttgart.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT, 1965: Vergleichen-de Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.
- MEZHENNYJ, A.A., 1964: Biology of the nutcracker *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* in South Yakutia. *Zool. Zh.* 43, 1679-1687.
- MIROV, N.T., 1967: The Genus *Pinus*. New York.
- MOSER, L., 1960: Verbreitung und Bedeutung der Zirbe im italienischen Alpengebiet. *Jahrb. Ver. Schutz Alpenpfl. u. -tiere* 25, 16-21.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P., 1977: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich*, 61.
- NEUWINGER, I., 1967: Zum Nährstoffhaushalt in Ve-ge-tationseinheiten der subalpinen Entwaldungs-zone. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Maria-brunn 75, 269-303.
- , 1970: Böden der subalpinen und alpinen Stufe in den Tiroler Alpen. Mitt. Ostalp.-din. Ges. f. Vegetationskde. 11, 135-150.
- , 1972: Standortuntersuchungen am Sonnberg im Sellrainert Obertal, Tirol. Mitt. forstl. Bun-desversuchsanst. Wien 96, 177-207.
- NIETHAMMER, G., 1936-1942: Handbuch der Deutschen Vogelkunde, Bd. I-III. Leipzig.
- , 1951: Arealveränderungen und Bestandesschwan-kungen mitteleuropäischer Vögel. Bonner Zool. Beitr. 2, 17-54.
- OSWALD, H., 1963: Verteilung und Zuwachs der Zirbe (*Pinus cembra*) der subalpinen Stufe an einem zentralalpinen Standort. Mitt. forstl. Versuchs-anst. Mariabrunn 60, 439-499.
- PALLAS, P.S., 1811: Zoographia Rosso-Asiatica 1, 397-398.
- PALLMANN, H. & P. HAFTTER, 1933: Pflanzensoziologi-sche und bodenkundliche Untersuchungen im Ober-engadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergrauschgesellschaften der Ordnung *Rhodore-to-Vaccinietalia*. *Ber. schweiz. Bot. Ges.* 42, 357-466.
- PALLMANN, H., A. HASLER & A. SCHMUZIGER, 1938: Bei-trag zur Kenntnis der alpinen Eisen- und Humus-podsole. *Bodenkde. u. Pfl.ern.* 9/10, 54-55.
- PISEK, A. und E. WINKLER, 1958: Assimilationsver-mögen und Respiration der Fichte (*Pinus excelsa*) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra*) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51, 518.
- PIVNIK, S.A., 1960: Renewal of Cedar-Pine Atlantik (*Pinus pumila*) in Plant Communities of the Cislenan Uplands (Yakutia). *Problemy Kedra. Trudy Po Lesnde Khozyaistvo Sibiri*, 6, 129, Publ. Sibirsk. Otdel. Akad. Nauk USSR.
- PORTMANN, A., 1969: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere, Basel u. Stuttgart.
- , 1973: Biologie und Geist. Frankfurt a.M.
- PRZYGODDA, W., 1969: Zur systematischen Stellung der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) des Bal-kans und der sowjetischen Karpaten. Bonner Zool. Beitr. 20, 69-74.
- RANDLA, T.E., 1964: A greedy Nutcracker. *Priroda* 52, 6, 95.
- REIJMERS, N.F., 1956: The Effect of Mammals and Birds on the Renewal of Cedar-Pine Forests of Cisbaikal. *Zool. Zhurn.* 35, 595-599.
- , 1958: The Reforestation of Burns and Forest Tracts Devasted by Silkworms in the Mountain Cedar-Pine Taiga of Cisbaikal and the role of Vertebrate Animals in this Process. *Byull. Moip. Otdel. Biol.* 63 (4), 49-56.
- , 1959: Birds of the Cedar-Pine Forests of South-Central Siberia and their Role in the Life of the Cedar-Pine. *Trudy Biologicheskogo Instituta, Sibirskogo Otdelenie Akad. Nauk, USSR* 5, 121-166.
- , 1959: The Nesting of the Slender-Billed Nut-cracker in Central Siberia. *Zool. Zhurn.* 38, 907-915.
- , 1963: Distribution and Number of Forest Birds in Winter in the South of Central Siberia. Si-birsk. Geograf. Sbornik 2, 110-134 (russ.).
- RIDLEY, H.N., o.J.: The Dispersal of Plants throughout the World. Ashford.
- RIKLI, M., 1909: Die Arve in der Schweiz. Neue Denk-schr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 44.
- ROBBINS, C.S., B. BRUUN & H.S. ZIM, 1966: Birds of North America. Racine Wisconsin.
- ROHMEDER, E., 1972: Das Saatgut in der Forstwirt-schaft. Berlin u. Hamburg.

- RÜBEL, E., 1912: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Englers Bot. Jahrb. 47.
- RUDAT, V. & W. RUDAT, 1971: Zur Brutbiologie des Tannenhäfers. Falke 18, 387-389.
- , 1978: Zum Verhalten von Tannenhäferfamilien (*Nucifraga caryocatactes L.*) in der Zeit vom Ausfliegen der Jungen bis zu deren Selbständigenwerden. Zool. Jahrb. Syst. (im Druck).
- SCHERNER, E.R., 1977: Möglichkeiten und Grenzen ornithologischer Beiträge zu Landeskunde und Umweltforschung am Beispiel der Avifauna des Solling. Diss. Göttingen.
- SCHIECHTL, H.M., 1967: Die Physiognomie der potentiellen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpinen Stufe. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 75, 5-55.
- SCHMIDT-VOGT, H., 1974: Das natürliche Verbreitungsgebiet der Fichte (*Picea abies*) in Eurasien. Allg. Forst- u. Jagd-Z. 145, 185-197.
- , 1977: Die Fichte. Bd. I. Hamburg u. Berlin.
- SCHÖNBECK, H., 1956: Der Tannenhäfer (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) in der Steiermark. Mitt. Landesmuseum Joanneum Graz 5.
- SCHÖNENBERGER, W., 1975: Standortseinflüsse auf Versuchsaufforstungen an der alpinen Waldgrenze. (Stillberg, Davos). Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen 52, 359-428.
- SCHREIBER, K.-F. et al., 1977: Wärmegliederung der Schweiz 1:200 000 mit Erläuterungen. Grundlagen der Raumplanung, hg. vom Delegierten für Raumplanung, Bern.
- SCHUSTER, L., 1950: Über den Sammeltrieb des Eichelhäfers, *Garrulus glandarius*. Vogelwelt 71, 9-17.
- SCHOZ, E., 1957: Ein Vergleich der Vogelwelt von Elbursgebirge und Alpen. Ornith. Beob. 54, 9-33.
- SCHWARZ, W., 1970: Der Einfluß der Photoperiode auf das Austreiben, die Frosthärtung und die Hitzeresistenz. Flora 159, 258-285.
- SCHWEINGRUBER, F.H., 1972: Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsbereich der Aare. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 48 (2).
- SMIRNOV, A.V., 1957: On the Appearance of the Siberian Cedar-Pine in some Types of Light-Pine Forests of Cisbaikal. Trudy Vostochno-Sibirskogo Filiala, Akad. Nauk, USSR, Ser. Biol. 5, 54-60.
- STAMPA, R., 1964: Das Bergell. Schweizer Heimatbücher 80.
- STAUB, R., 1946: Geologische Karte der Berninagruppe und ihrer Umgebung im Oberengadin, Bergell, Val Malenco, Puschlav und Livigno, hg. Geol. Komm. Schweiz. Naturforsch. Ges.
- STEGMANN, B., 1931: Die Vögel des Dauro-mandschurischen Übergangsgebietes. J. Ornith. 79, 146-147.
- , 1938: Grundzüge der ornithographischen Gliederung des paläarktischen Gebietes. Inst. Zool. Ac. Sci. U.R.S.S. Novae ed. 19 - Faune de l'URSS, Oiseaux 1 (2).
- STEINFATT, O., 1944: Beobachtungen über den Tannenhäfer, besonders über seine Jungenpflege. Ornith. Monatsber. 52, 8-16.
- STRESEMANN, E., 1920: Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. Club Nederl. Vogelk. 10, 71-101.
- STUDER, Th. & V. FATIO, 1901: *Nucifraga caryocatactes*. Katalog Schweiz. Vögel, 301-314.
- SUSHKIN, P.P., 1938: Birds of Soviet Altai. Moscow-Leningrad.
- SUTTER, E. & F. AMANN, 1953: Wie weit fliegen vorratssammelnde Tannenhäfer. Ornith. Beob. 50, 89-90.
- SVENSSON, L., 1975: Identification Guide to European Passerines. Naturhist. Riksmus. Stockholm.
- SWANBERG, P.O., 1951: Food Storage, Territory and Song in the Thick-billed Nutcracker. Intern. Ornith. Congr. Uppsala 10, 545-554.
- , 1956a: Territory in the Thick-billed Nutcracker *Nucifraga caryocatactes*. Ibis 98, 412-419.
- , 1956b: Incubation on the Thick-billed Nutcracker, *Nucifraga caryocatactes caryocatactes*. Bertil Hanström, Zool. Papers in Honour of his 65th Birthday, 279-297.
- THÜNEN, W., 1964: Tannenhäfer plündern Beutevorräte des Sperlingskauzes. Ornith. Beob. 62, 196-197.
- TIETZE, F., 1971: Zum Nahrungsspektrum des Sibirischen Tannenhäfers während der Invasion 1968/69 in der DDR. Falke 18, 89-93.
- TOMBACK, D.F., 1975: Seed Storage and Recovery Strategies of the Clark's Nutcracker in the Eastern Sierra Nevada. Dep. Biol. Sci., Univ. California.
- TRANQUILLINI, W., 1955: Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra*-Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. Planta 46, 154.
- , 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Hirben (*Pinus cembra*) an der alpinen Waldgrenze. Planta 49, 612-661.
- , 1965: Über den Zusammenhang zwischen Entwicklungszustand und Dürerrerstand junger Zirben (*Pinus cembra*) im Pflanzgarten. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 66, 241-271.
- , 1967: Über die physiologischen Ursachen der Wald- und Baumgrenze. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 75, 457-487.
- & H. TURNER, 1961: Untersuchungen über die Pflanzentemperaturen in der subalpinen Stufe mit besonderer Berücksichtigung der Nadeltemperaturen der Zirbe. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 59, 127-151.
- TROLL, C., 1961: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturwiss. 9.
- TURCEK, F.J., 1960: Der Nährwert einiger Waldsamen, die als Futter der Vögel und Säugetiere dienen. Waldhygiene 3, 140-142.
- , 1961: Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Slovak. Akad. Sci., Bratislava.
- , 1966: Über das Wiederauffinden von im Boden versteckten Samen durch Tannen- und Eichelhäher. Waldhygiene 6, 215-217.
- , 1967: Ökologische Beziehungen der Säugetiere und Gehölze. Vyd. Slov. Akad. Vied. 1, Bratislava.
- & KELKELSO, 1968: Ecological aspects of food transport and storage in the Corvidae. Comm. Behavioral Biol. Part. A, 1, 277-297.
- TURNER, H., 1968: Die globale Hangbestrahlung als Standortsfaktor bei Aufforstungen in der subalpinen Stufe. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 42, 110-168.
- , 1971: Mikroklimatologie und ihre Anwendung in der Ökologie der subalpinen Stufe. An. Meteorol. NF. 5, 275-281.

- TURNER, H., P. ROCHAT & A. STREULE, 1975: Thermische Charakteristik von Hauptstandortstypen im Bereich der oberen Waldgrenze (Stillberg, Dischmatal bei Davos). Mitt. Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen 51, 95-119.
- ULMER, W., 1937: Über den Jahresgang der Frosthärtete einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Jb. wiss. Bot. 94, 553-592.
- UTTINGER, H., 1949: Die Niederschlagsmessungen in der Schweiz 1901-1940 einschl. Niederschlagskarte der Schweiz 1:500 000. Schweiz. meteorol. Zentralanst., Zürich.
- VANDER WALL, S.B. und R.P. BALDA, 1977: Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Pinon Pine for Efficient Seed Harvest and Dispersal. Ecol. Monographs 47, 27-37.
- VOOUS, K.H., 1960: Über die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. Ornith. Beob. 57, 27-37.
- , 1962: Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg und Berlin.
- WALTER, H. & H. LIETH, 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
- WALTER, H. & H. STRAKA, 1970: Arealkunde. 2. Aufl., Stuttgart.
- WITTENBERG, J., 1971: Der Tannenhäher 1968/69 - Invasions- und Brutvogel im Hamburger Berichtsgebiet. Hamburger Avifaun. Beitr. 9, 1-43.
- WOOLFENDEN, G., 1978: The Selfish Behaviour of Avian Altruists. Vortrag XVII Int. Ornith. Congr. Berlin.
- ZOLLER, H., 1967: Postglaziale Klimaschwankungen und ihr Einfluß auf die Waldentwicklung Mitteleuropas einschließlich der Alpen. Ber. Dt. Bot. Ges. 80, 690-696.
- ZYKOV, I.V., 1953: The Nutcracker in Siberian Forests. Priroda 42, (7), 112-114.

