

Wahl der Nahrungsgebiete von Bergfinken *Fringilla montifringilla* in Massenschlafplätzen

Lukas Jenni

Der Bergfink ist bekannt für die grossen Schwärme von Millionen von Individuen, die sich in Buchenvollmastgebieten in grossen Schlafplätzen versammeln. Diese Arbeit untersucht anhand von über 2000 Beobachtungen im Umkreis von drei Schlafplätzen der Winter 1977/78 und 1982/83, (a) ob das Angebot an Bucheckern in einem Buchenmastgebiet für die Überwinterung von Millionen von Bergfinken während 4 Monaten ausreicht, und (b) wie Bergfinken ihre täglichen Nahrungsgebiete im Umkreis ihres Schlafplatzes wählen. Bergfinken suchten bis zu 40 km weit vom Schlafplatz entfernt nach Nahrung. In diesem 5000–6000 km² grossen Gebiet stand ein überreiches Nahrungsangebot an Bucheckern zur Verfügung, das die Bergfinken nur zu einem Bruchteil nutzten. Die drei Schlafplätze lagen nicht mitten im besten Buchenvollmastgebiet, das sich in der Regel in höheren Lagen befand und zur Nahrungssuche am häufigsten aufgesucht wurde, sondern eher am Rand oder in der Mitte von mehreren entfernt liegenden Mastgebieten. Je nach Schneedecke und Wetter flogen die Bergfinken nur in einen bestimmten Sektor zur Nahrungssuche. Ohne Schneedecke in den besten Gebieten wurden bei schönem Wetter diese aufgesucht, bei regnerischem Wetter aber geschützte Täler oder gebirgsferne Gebiete. Mit einer Schneedecke in den besten Gebieten wurden tiefer gelegene Gebiete aufgesucht, bei schlechtem Wetter die tiefst gelegenen und geschützten Gebiete. Wenn eine Schneedecke auch in tiefen Lagen die Nahrung zudeckte, suchten die Bergfinken in Ortschaften nach Nahrung. Die besten Nahrungsgebiete wurden also von allen Bergfinken eines Schlafplatzes genutzt, wodurch weniger gute bei einer Schneedecke in höheren Lagen zur Verfügung standen. Offenbar sind Bergfinken bestrebt, auf dem Flug zu und von den Nahrungsgebieten die Risiken bei schlechtem Wetter (Kollisionen im Nebel, Verhinderung des Rückflugs an den Schlafplatz) zu minimieren, indem sie geschützte Nahrungsgebiete aufsuchen. Als wahrscheinlichste Funktion von grossen Bergfinken-Schlafplätzen wird diskutiert, dass bei einer sich verschlechternden Nahrungsverfügbarkeit (zunehmende Schneedecke) bekannte Ausweichgebiete aufgesucht und die Risiken auf dem Flug bei schlechtem Wetter minimiert werden können.

Mit seinem kräftigen Schnabel ist der Bergfink ausserhalb der Brutzeit auf grosse Samen spezialisiert (Ziswiler 1965). Im Brutgebiet, der paläarktischen Taiga, sind grosse Samen im Winter kaum vorhanden oder sie liegen unter dem Schnee, weshalb der Bergfink im Herbst sein Brutgebiet vollständig verlässt. Er findet das beste Angebot an grossen Samen in Gebieten, in welchen die Buche (*Fagus sylvatica*, *F. (sylvatica) moesiaca*, *F. orientalis*) fruktifiziert. Sie ist eine häufige Baumart, deren Samen in der Paläarktis zu den grössten gehören und deren Verbreitung von den Pyrenäen bis zu den Karpaten reicht, mit kleineren Gebieten im nördlichen Kleinasien und im Kaukasus.

Die Buche produziert je nach Jahr sehr unterschiedliche Mengen an Früchten: In manchen Jahren praktisch keine, aber alle 2–8 Jahre kommt es zu einer sogenannten Vollmast, die von der Witterung in den zwei vorangehenden Jahren und während der Blütezeit im Frühjahr abhängt (Drobyshev et al. 2014). Buchenmasten kommen in Europa synchronisiert über Gebiete von mehreren hundert Kilometern vor (Nussbaumer et al. 2016, Ascoli et al. 2017, Vacchiano et al. 2017), so dass in solchen Jahren ein sehr grosses Nahrungsangebot für Bergfinken bereit steht. Viele Bergfinken bleiben im ersten Buchenmastgebiet, das sie auf dem Herbstzug antreffen und das nicht von Schnee bedeckt ist, und bilden dort Masseneinflüge von mehreren Millionen Individuen (Jenni 1987, 2022), die in gemeinsamen Schlaf-

plätzen übernachten (z.B. Guéniat 1948, Mühlethaler 1952, Jenni und Neuschulz 1985). Da Bucheckern im Herbst alle am Boden liegen, besteht die Gefahr, dass das gesamte Nahrungsangebot durch eine Schneedecke unzugänglich wird. Bergfinken können zwar eine lockere Schneedecke von bis zu 15 cm durchwühlen (Lanz-Wälchli 1953, Berg-Schlosser 1978), aber das Finden und Erreichen der Bucheckern ist stark erschwert oder dann bei harter Schneedecke verunmöglicht.

Es stellt sich somit erstens die Frage, ob das Angebot an Bucheckern in einem Buchenmastgebiet für die Überwinterung von Millionen von Bergfinken während vier Monaten ausreicht. Bergfinken wurden bis in neuere Zeit als Waldschädlinge bezeichnet, da vermutet wurde, dass sie so viele Bucheckern wegfressen, dass die Verjüngung der Buche behindert wird (Pasztor 1912, Granvik 1916, Guéniat 1948, Engler et al. 1979).

Zweitens stellt sich die Frage, wie Bergfinken ihre Nahrungsgebiete im Umkreis ihres Schlafplatzes wählen. Interessanterweise suchen die Millionen von Bergfinken eines Schlafplatzes an einem Tag nur einen bestimmten Teil des potenziellen Nahrungsgebiets auf, und der Schlafplatz liegt oft nicht im Zentrum der besten Buchenmastgebiete, sondern an deren Peripherie (Guéniat 1948, Zinnenlauf 1967, Jenni und Neuschulz 1985). Damit verbunden ist die Frage nach der Funktion dieser grossen Schlafplätze für die Nahrungssuche und insbesondere in Bezug auf das Risiko, dass Schneefall die Bucheckern zudeckt und unerreichbar werden lässt. Dieses Risiko ist beträchtlich, da Bergfinken in etwa der Hälfte der untersuchten 84 Winter ein Buchenmastgebiet wegen Schneefalls verlassen mussten (Jenni 1987).

1. Material und Methode

Im Winter 1977/78 und 1982/83 fanden in der Schweiz Masseneinflüge von Bergfinken statt, deren zeitliche und räumliche Abläufe in Beziehung zur Buchenmast und Schneedecke in Jenni und Neuschulz (1985) beschrieben sind. Im Winter 1977/78 waren zwei grosse Schlafplätze besetzt, der eine im Röserental (47.29 N/7.41 E) bei Liestal BL vom 12. November bis Ende März (1–6 Mio. Vögel), der andere im Kernwald (46.55 N/8.17 E) bei Kerns OW vom 21. November bis Anfang Februar (1–1,5 Mio. Vögel). Im Winter 1982/83 belegten mehrere hunderttausend Bergfinken einen Schlafplatz bei Neuenkirch LU (47.06 N/8.11 E) vom 9. Dezember bis Mitte Februar.

Im November, zu Beginn einer Massenkonzentration, kann es innerhalb des Nahrungsraumes eines grossen Schlafplatzes für kurze Zeit kleinere Schlafplätze geben, die aber nach wenigen Wochen aufgegeben werden, wohl zugunsten des Hauptschlafplatzes

(Guéniat 1948, Jenni und Neuschulz 1985). Ab dann gibt es Nebenschlafplätze nur ausnahmsweise, wenn dichter Nebel oder Sturmwinde die Bergfinken am Aufsuchen des Hauptschlafplatzes hindern (Mühlethaler 1952, Zinnenlauf 1967) oder wenn starke Schneefälle das Nahrungsangebot an Bucheckern zudecken, so dass schlussendlich der Hauptschlafplatz aufgegeben wird (Jenni und Neuschulz 1985). Somit können die Orte und Flugrichtungen von Bergfinkenschwärmen am späteren Nachmittag dazu verwendet werden, die Ausdehnung des Nahrungsgebiets eines Hauptschlafplatzes abzuschätzen.

Über 2000 Beobachtungen von Bergfinken auf dem Flug von und zu diesen Schlafplätzen und in den Nahrungsgebieten wurden von der Schweizerischen Vogelwarte und mir gesammelt. Zusammen mit dem Basellandschaftlichen Natur- und Vogelschutzverband BNV wurde 1977/78 im Raum des Schlafplatzes Röserental eine intensive Beobachtungstätigkeit zur Feststellung der täglichen Nahrungsgebiete organisiert. Eigene Beobachtungen erfolgten an den Schlafplätzen Röserental und Neuenkirch.

Für den Schlafplatz Röserental konnte mit über 1500 Beobachtungen anhand der Flugrichtungen grosser Schwärme an 92 Tagen der etwa 130-tägigen Anwesenheit das Hauptnahrungsgebiet festgestellt werden, wobei an 47 % der Tage eine zweite Wegflugrichtung zu einem Nebennahrungsgebiet führte (siehe Kapitel 2.2 und 2.3.1). Sieben verschiedene Nahrungsgebiete konnten unterschieden werden, die zumeist über die verschiedenen Täler angefliegen wurden. Während der insgesamt etwa 70-tägigen Anwesenheit im Schlafplatz Kernwald konnte an 38 Tagen die ungefähre Lage von fünf Nahrungsgebieten bestimmt werden. Während der etwa 60-tägigen Anwesenheit im Schlafplatz Neuenkirch konnten an 30 Tagen drei verschiedene Nahrungsgebiete ausgemacht werden.

Um zu prüfen, ob die aufgesuchten Nahrungsgebiete von der Schneedecke und dem Wetter abhängig sind, wurden die verfügbaren Wetterdaten der folgenden Wetterstationen verwendet: für den Schlafplatz Röserental von Binningen BL (Schneehöhe, Luftdruck, Temperatur 7 Uhr, Mittel, Minimum und Maximum, Windrichtung und -stärke, Bewölkung, Niederschlag in der Nacht und am Tag, Sonnenscheindauer), Wintersingen BL, Roggenburg BL (Schneehöhe, Temperatur Mittel, Minimum und Maximum, Bewölkung, Niederschlag, Sonnenscheindauer), Waldenburg BL, Lampenberg BL, Langenbruck BL, Basel West (Schneehöhe, Bewölkung, Niederschlag), Bennwil BL, Reigoldswil BL, Wintersingen BL, Eptingen BL, Waldenburg BL, Pfeffingen BL, Kilchberg BL, Böckten BL, Arlesheim BL (Bewölkung, Niederschlag, teilweise separat für den Morgen), Gempen BL (Temperatur 7 Uhr, Mittel der Nacht und des Tages, Niederschlag, Bewölkung), St. Crischona bei Rie-

hen BS, Klus bei Aesch BL (Schneedecke, Niederschlag) und Delsberg JU (Schneedecke); für den Schlafplatz Kernwald Wetterdaten der Stationen Luzern, Rigi LU/SZ und Engelberg OW und für den Schlafplatz Neuenkirch der Stationen Luzern, Pilatus OW und Olten SO (je Höhe der Schneedecke, Temperatur um 7 Uhr, Bewölkung um 7 Uhr, Niederschlag während des Tages, Luftdruck, Windrichtung und Windstärke), ferner die Schneehöhe in Beromünster LU und Engelberg OW. Windrichtung und Windstärke wurden in Windkomponenten aus Richtung N, NE, E und SE umgerechnet. Die Wetterdaten stammten von der damaligen Schweizerischen Meteorologischen Anstalt Zürich sowie Aufzeichnungen des Observatoriums Binningen BL und des Institut Suisse de Météorologie Payerne.

Mit einer Diskriminanzanalyse wurde evaluiert, welche Wettervariablen die täglichen Nahrungsgebiete am besten trennen (schrittweiser Einschluss der Variablen, die am meisten Varianz zwischen den Nahrungsgebieten erklärten, wie aufgrund des Wilks' Lambda Wertes gemessen, und die im F-Test die Restvarianz mit $p < 0,05$ verkleinerten). Da eine gewisse Wettervariable vielleicht nur eine Untergruppe von Nahrungsgebieten trennt, aber in der Diskriminanzanalyse insgesamt keinen Beitrag mit $p < 0,05$ zur Trennung leistet, wurden auch Unterschiede in den Wettervariablen zwischen allen Paaren der Nahrungsgebiete verglichen. Von diesen werden jene Wettervariablen aufgeführt, die mit der Diskriminanzanalyse nicht gut trennbare Nahrungsgebiete etwas besser erklären.

Für die Schweiz gibt es keine flächenscharfe Karte der Buchenwälder. Deshalb wurde die Karte der potenziellen Buchenwälder verwendet (Wüest et al. 2020, 2021) und davon die Wälder mit einem Nadelholzanteil über 50 % gemäss der Karte des Waldmischungsgrad LFI 2018 (Waser et al. 2017, Waser und Ginzler 2021) abgezogen. Dies ergibt einen Eindruck der Buchenwaldfläche, der nicht ganz genau ist, da sich zwischen 1977/78 bzw. 1982/83 und heute die Baumartenzusammensetzung geändert haben kann, da auch andere Laubbäume als die Buche einfließen und Wälder mit weniger als 50 % Buche den Bergfinken ebenfalls als Nahrungsort dienen können.

Die Intensität der Buchenmast (keine, mittel = Spreng- und Halbmast, gross = Vollmast) wurde für beide Winter mit einer Umfrage bei den Kantonsforstämtern, in manchen Kantonen bei den Kreisforstämtern, und eigenen Beobachtungen erhoben. Die Buchenmastverhältnisse im Raum des Schlafplatzes Neuenkirch wurde durch eine Umfrage bei allen Forstrevieren des Kantons Luzern kleinflächiger erfasst.

2. Ergebnisse

2.1. Ausdehnung des Nahrungsraumes und Lage des Schlafplatzes

Je nach Richtung variierte die Ausdehnung des Nahrungsraumes (Abb. 1–3). Die maximale Distanz (Luftlinie) zum Schlafplatz Röserental mit mehreren Millionen Bergfinken betrug 40,5 km, zum Kernwald mit etwa 1 Mio. Bergfinken 36,5 km und zu Neuenkirch mit mehreren hunderttausend Bergfinken 28 km, was ein potenzielles Nahrungsgebiet von 5150, 4200 bzw. 2500 km² ergibt. Somit scheint es, dass Bergfinken von grösseren Schlafplätzen ein grösseres Nahrungsgebiet befliegen.

Alle drei untersuchten Schlafplätze befanden sich nicht mitten in einem Buchenvollmastgebiet, sondern eher am Rand. Der Schlafplatz Röserental lag am Nordrand der ausgedehnten Buchenmastwälder des Jura (Abb. 1, Sektoren A–C), die aber an 72 % der 92 untersuchten Tage zur Nahrungssuche aufgesucht wurden. Der Schlafplatz Kernwald lag in einem Halbmastgebiet, während an 49 % der 38 untersuchten Tage der Sektor C mit einer Vollmast aufgesucht wurde (Abb. 2). Südlich des Schlafplatzes Kernwald kamen nur kleinere Buchenbestände mit einer geringeren Bucheckernproduktion vor, die nur an 19 % der Tage aufgesucht wurden. Der Schlafplatz Neuenkirch lag gar in einem Gebiet, in dem Buchenwälder weitgehend fehlten und die nächstgelegenen Buchenwälder kaum Bucheckern produzierten. Er befand sich in der Mitte von drei Buchenvollmastgebieten in mindestens 7 km Entfernung (Abb. 3).

2.2. Verhalten beim Aufsuchen der Nahrungsgebiete

In der Morgendämmerung flogen einzelne Bergfinken oder Gruppen bis zu 100 Individuen auf und kreisten über dem Schlafplatz, um schliesslich in eine bestimmte Richtung wegzufiegen. Bald darauf folgten weitere Schwärme in dieselbe Richtung, bis sich nach wenigen Minuten ein kontinuierlicher und gleichmässig starker Strom aus dem Schlafplatz ergoss, der je nach Grösse des Schlafplatzes 15–45 Minuten andauerte. Ein solch geordneter Abflug kommt dadurch zustande, dass zuerst die Vögel wegflogen, die im Zentrum des Schlafplatzes übernachtet hatten. Die Vögel der Peripherie rückten zuerst zum Zentrum hin und schlossen sich erst von dort dem ausfliegenden Strom an. Besonders schön war dies im Schlafplatz Neuenkirch zu beobachten, der zwei Waldstücke umfasste. Die allermeisten Bergfinken des oberen Waldstücks flogen zuerst ins untere Waldstück, bevor sie sich von dort aus dem Strom anschlossen. Nebel und Niederschläge verzögerten den Abflug, indem einzelne Schwärme unterschied-

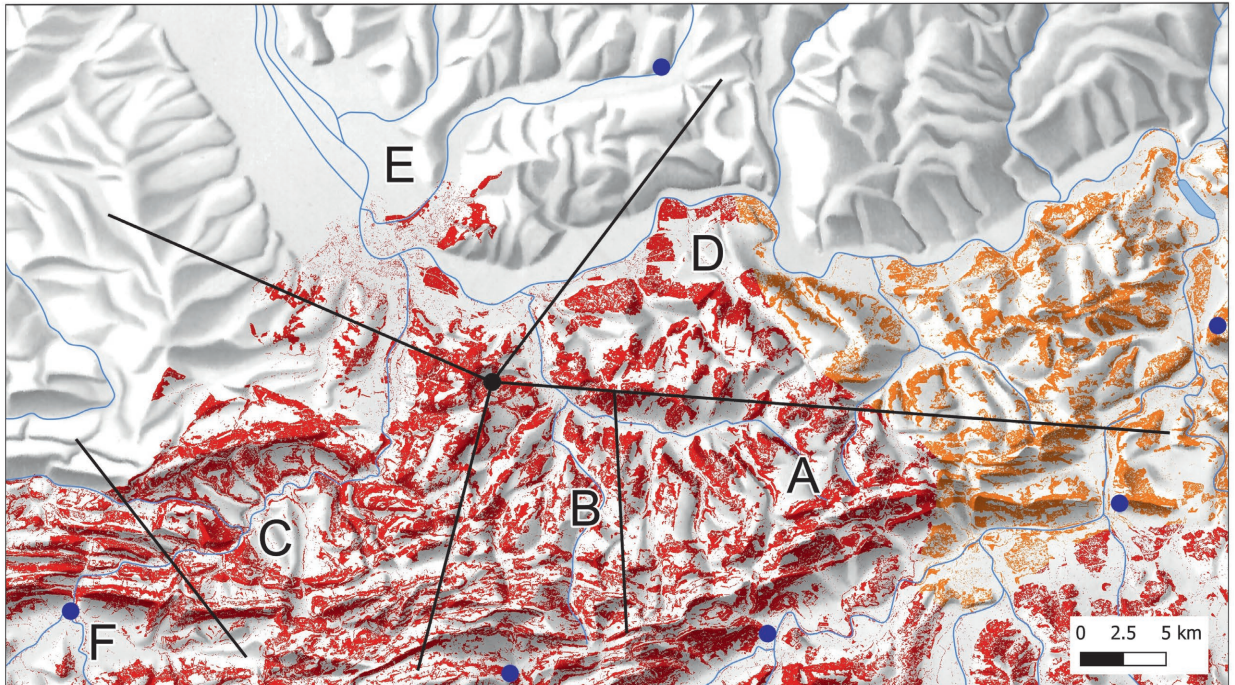


Abb. 1. Verbreitung der Buchenwälder (zur Genauigkeit siehe Kapitel 1) im Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Röserental mit Angabe der Fruktifikation: rot = Vollmast, orange = Spreng- oder Halbmast, grün = keine Mast. Im benachbarten Baden-Württemberg war eine Sprengmast verzeichnet worden. Schwarze Linien trennen die beobachteten Nahrungsgebiete A–F ab. Blaue Punkte: Maximal vom Schlafplatz entfernte Beobachtungsorte von zum Schlafplatz fliegenden Schwärmen in den verschiedenen Richtungen ergeben einen Eindruck von der Ausdehnung des Nahrungsraums. Reliefkarte © swisstopo. *Distribution of beech forests (accuracy see chapter 1) in the foraging area of the roost Röserental. Intensity of beech fructification: red = full, orange = partial and green = no beech mast. Black lines separate the observed foraging sectors A–F. Blue dots: Maximum distance of locations of flocks of Bramblings flying back to the roost from different directions indicate the foraging area.*

licher Grösse den Schlafplatz über einen längeren Zeitraum verliessen. Ähnliche Beobachtungen zum Abflug aus dem Schlafplatz machten auch Guéniat (1948) und Mühlethaler (1952).

Die allermeisten Bergfinken flogen nur in einer oder zwei Richtungen vom Schlafplatz weg und über mehrere Kilometer sehr kompakt und gut gerichtet, bis sich der Strom aufteilte und verschiedene Nahrungsgebiete innerhalb einer Region aufgesucht wurden (Abb. 4). Kleinere Schwärme konnten auch in andere Richtungen wegfliegen oder in der Nähe des Schlafplatzes Nahrung suchen.

Der Einflug am Schlafplatz am Abend war wesentlich weniger kompakt als der Ausflug am Morgen und dauerte oft bis zu einer Stunde. Schwärme unterschiedlicher Grösse konnten aus mehreren Richtungen anfliegen. Dennoch war auch bei der Rückkehr eine Hauptherkunftsrichtung festzustellen, die mit der morgentlichen Abflugrichtung desselben Tages übereinstimmte.

Beim Ausflug und Einflug in den Schlafplatz Röserental folgten die Vögel in erster Linie den Tälern, wobei sie je nach Wind und Wetter höher oder tiefer,

in der Mitte des Tales oder den Hängen entlang flogen. Niedrige Hügelketten wurden überflogen. Nebelwände (z.B. auf dem Jurakamm oder bei Luzern) wurden nicht durchflogen (Abb. 4c). Beim Schlafplatz Neuenkirch, der in flacherem Gebiet lag, bildete nur das Ufer des Sempachersees eine Leitlinie. Der See wurde selten überflogen. Der im Winter oft vorhandene Boden- oder Hochnebel im Bereich des Sempachersees verzögerte zwar den Abflug, beeinflusste die Bergfinken in ihrer Zielgerichtetheit aber nicht.

An vier Tagen waren 5–10 Beobachter im Umkreis von mehreren Kilometern um den Schlafplatz Röserental in Richtung aller Nahrungsgebiete postiert und bestätigten, dass abgesehen von Schwärmen von einigen hundert oder tausend Vögeln die grosse Mehrheit nur einen Sektor des potenziellen Nahrungsgebiets aufsuchten, der auch von der Wegflugrichtung abzulesen war (Abb. 4). Die zahlreichen Beobachtungen in den Nahrungsräumen an den übrigen Tagen bestätigten dies, wobei an manchen Tagen eine Nebenwegflugrichtung einen zweiten Nahrungssektor anzeigte.

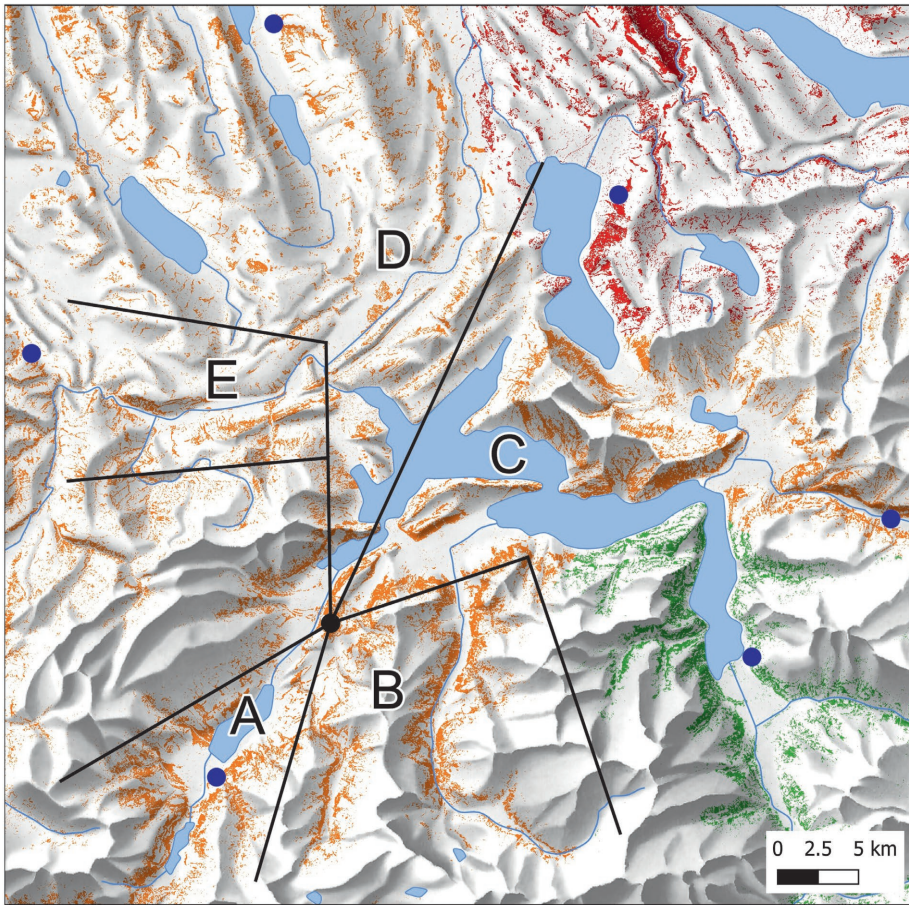


Abb. 2. Verbreitung der Buchenwälder im Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Kernwald mit Angabe der Fruktifikation, den Nahrungsgebieten A–E und maximal vom Schlafplatz entfernte Beobachtungsorten (siehe Abb. 1). Reliefkarte © swisstopo.
Distribution of beech forests and its fructification in the foraging area of the roost Kernwald, the foraging sectors A–E and maximum distances of flocks from the roost (see Fig. 1).

2.3. Abhängigkeit der täglichen Nahrungsgebiete von der Schneedecke und vom Wetter

2.3.1. Schlafplatz Röserental

In der Diskriminanzanalyse wurden die 7 Hauptnahrungsgebiete der Bergfinken durch die Höhe der Schneedecke auf verschiedenen Höhenstufen (Binnigen 340 m, Roggenburg 595 m und Langenbruck 700 m) unterschieden (Abb. 5; 65 % der Nahrungsgebiete richtig klassifiziert). Weitere Wettervariablen, die aufgrund des F-Werts > 3,84 in die Diskriminanzfunktion kamen, erhöhten die richtige Klassifikation nur um 1 % und werden hier weggelassen. Dafür werden Wettervariablen aufgeführt, die Paare von Nahrungsgebieten trennen.

Am häufigsten (an 41 der 92 Tage, an denen das Nahrungsgebiet bestimmt werden konnte) folgten die Bergfinken über Liestal und Sissach dem Ergolzthal und erreichten Nahrungsgebiete aller südlichen Seitentäler

vom Diegtertal bis zum oberen Ergolzthal mit den Jura-höhen, dem Jurakamm und dem Jurasüdhang (Abb. 1, Sektor A). Dieses Gebiet bot die grössten Buchenwälder mit einer Vollmast, allerdings meist in Lagen über 500 m. Der Sektor A wurde an Tagen aufgesucht, an denen in höheren Lagen kaum Schnee lag (nur an 4 Tagen 1–3 cm Schnee auf 595 m; Abb. 5) und das Wetter meist schön oder bewölkt war (28 der 41 Tage; Abb. 6). An 18 Tagen wurde ein Nebennahrungsgebiet festgestellt: an 10 Tagen das Fricktal (Sektor D), das bei einer Schneedecke von 8–22 cm auf 700 m aufgesucht wurde; an 4 Tagen das Birstal (Sektor C), das bei Regen und relativ warmen Temperaturen besucht wurde; an 4 Tagen das Waldenburgertal (Sektor B), das sich im Wetter nicht weiter auszeichnete.

An 5 Tagen erfolgte der Abflug der Bergfinken ins Waldenburger- und Reigoldswilental, wobei die Nahrungsgebiete bis ins Passwanggebiet reichten (Abb. 1, Sektor B). Auch dort waren grosse Buchenwälder mit einer Vollmast in ähnlicher Höhenlage vorhanden, die wie das Ergolzthal ebenfalls bei geringer Schneedecke, aber immer bei Regen oder Schneefall aufgesucht wur-

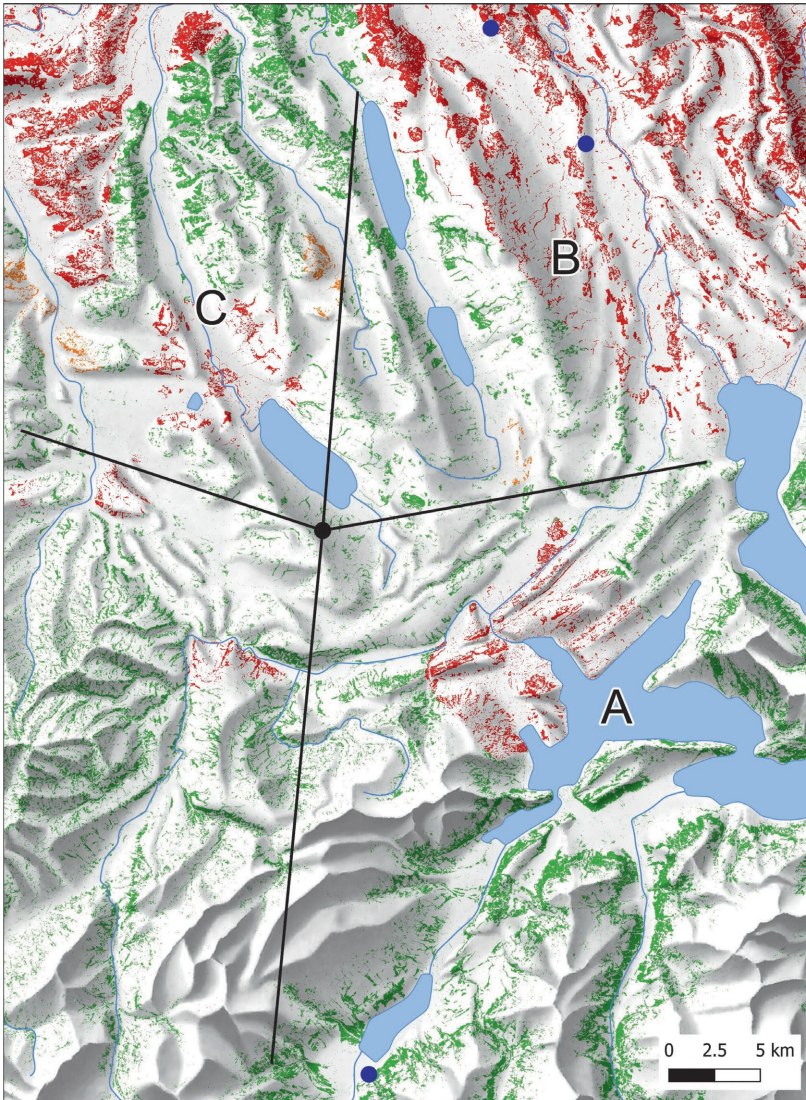


Abb. 3. Verbreitung der Buchenwälder im Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Neuenkirch mit Angabe der Fruchtifikation, den Nahrungsgebieten A–C und maximal vom Schlafplatz entfernte Beobachtungsorten (siehe Abb. 1). Reliefkarte © swisstopo.
Distribution of beech forests and its fructification in the foraging area of the roost Neuenkirch, the foraging sectors A–C and maximum distances of flocks from roost (see Fig. 1).

den (Abb. 5, 6). An 2 Tagen wurde als Nebennahrungsgebiet auch das Ergolzthal aufgesucht.

Über das Gempenplateau erreichten die Bergfinken an 17 Tagen das untere Birstal bis zum Birsig, das Laufental und die umliegenden Höhen bis zum Lützelal (Abb. 1, Sektor C). Diese Region bot Buchenwälder in etwas tieferen Lagen als die Sektoren A und B. Sie wurde bei einer durchschnittlich etwas höherer Schneedecke auf 595 m (Abb. 5) und oft (12 Tage) bei Niederschlägen aufgesucht (Abb. 6). An 12 Tagen besuchten die Bergfinken auch die Sektoren A und B als Nebennahrungsgebiete.

Der Abflug folgte an 8 Tagen über Füllinsdorf nach ENE ins Fricktal, wo das tiefer gelegene Hügelland südlich des Rheins aufgesucht wurde und die Bergfinken wohl bis Brugg vorstießen (Abb. 1, Sektor D). Die Bu-

chenwälder in dieser Region boten nur eine Halb- oder Sprengmast. Sie wurden aufgesucht, wenn auf mittlerer Höhe (595 m) mindestens 2 cm und auf 700 m mindestens 12 cm Schnee lag, die Temperatur am Morgen kalt war und oft (5 der 8 Tage) Regen oder Schnee fiel (Abb. 5–7). An 7 der 8 Tage wurden Nebennahrungsgebiete aufgesucht, viermal das Ergolzthal, zweimal das Birstal und einmal die Rheinebene.

An 11 Tagen erfolgte der Abflug über Pratteln und den Rhein bis ins Wiesental, wo die Nahrung im Stadtgebiet, in der Rheinebene, auf dem Dinkelberg und im Wiesental gesucht wurde (Abb. 1, Sektor E). Im Vergleich zum Jura waren in dieser Region nur wenige Mastbuchenwälder vorhanden. Dieser nördliche, am tiefsten gelegene Sektor wurde aufgesucht, wenn im Jura eine hohe Schneedecke lag (Schnee bis auf 500–

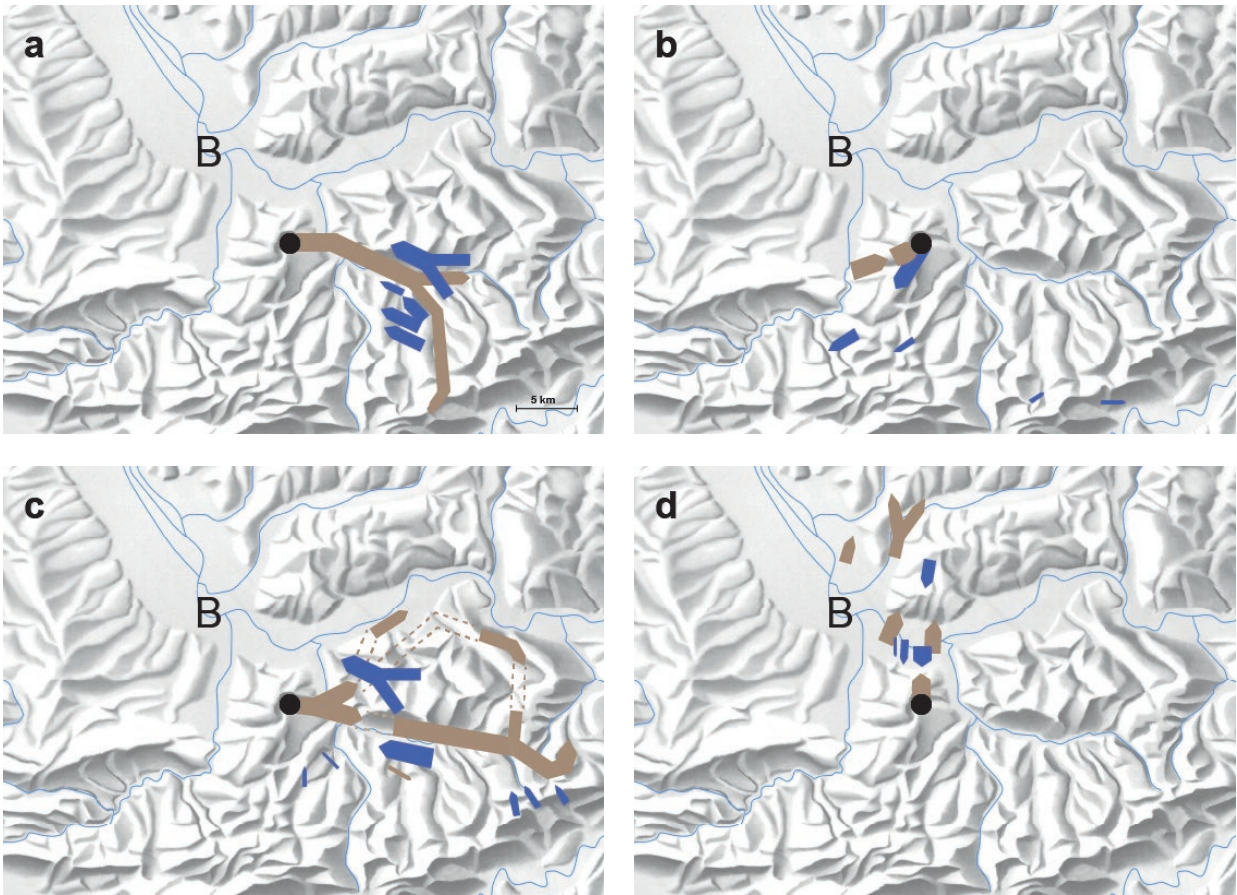


Abb. 4. Beispiele von morgendlichen Wegflügen vom Schlafplatz Röserental (schwarzer Punkt) und abendlichen Rückflügen zum Schlafplatz auf einer Karte der Nordwestschweiz mit Flüssen und der Stadt Basel (B). Beobachtungen von Schwärmen unter 1000 Vögeln sind weggelassen. Die Breite der Pfeile entspricht etwa der Schwarmgrösse. Braun: Beobachtungen am Morgen; blau: Beobachtungen am Nachmittag und Abend. An allen 4 Tagen befanden sich in einer koordinierten Beobachtungsaktion am Morgen 5–10 Beobachterinnen und Beobachter an verschiedenen Stellen rund um den Schlafplatz. (a) Nahrungsgebiet Ergolzthal (Sektor A in Abb. 1) am 2. März 1978. Der Hauptschwarm konnte mit dem Auto vom Schlafplatz bis über den Hauenstein verfolgt werden. (b) Nahrungsgebiet Birstal (Sektor C) am 8. Januar 1978. (c) Nahrungsgebiet Ergolzthal mit Nebenflugrichtung Fricktal (Sektoren A und D) am 18. Dezember 1977. Der Hauptschwarm konnte mit dem Auto vom Schlafplatz bis auf die Schafmatt verfolgt werden, wo die Bergfinken vor einer Nebelwand abdrehten, um in den Wäldern des oberen Baselbiets Nahrung zu suchen. (d) Nahrungsgebiet Wiesental (Sektor E) am 1. Februar 1978. Reliefkarte © swisstopo. *Examples of early morning flights from the roost (black dot) to the feeding areas (brown arrows) and of evening flights back to the roost (blue arrows) on four different days on a map of north-western Switzerland with rivers and the city of Basel (B). Flocks with less than 1000 birds are omitted. The width of the arrows reflects flock size. On all four days, 5–10 observers were positioned around the roost. (a) Flight to feeding sector A, followed in the morning by car. (b) Flight to feeding sector C. (c) Flight to feeding sector A with additional flocks frequenting feeding sector D. In the morning, the main flock followed by car did not fly into a wall of fog at the ridge of the Jura mountains and turned off. (d) Flight to feeding sector E.*

600 m hinunter), aber die Tieflagen um Basel praktisch schneefrei waren (Binnungen in Abb. 5), und es in höheren Lagen meist schneite (7 der 11 Tage). Bei etwas geringerer Schneedecke wurden auch die Nebennahrungsgebiete Fricktal (dreimal) und Birstal (einmal) aufgesucht.

Wenn allerdings auch im Sektor E 4–8,5 cm Schnee lag (St. Chrischona bei Riehen BS, 522 m), suchten die Bergfinken im Delsbergerbecken nach Nahrung (Abb. 1, Sektor F), das dann eine Schneedecke von höchstens

2 cm (Delsberg 439 m) aufwies. Dieses Nahrungsgebiet wurde an 3 Tagen nachgewiesen, wurde aber wohl mindestens vom 4. bis 8. Februar aufgesucht.

An 7 Tagen, vom 16. bis 22. Februar, waren Bergfinken in der ganzen Region praktisch nur in Ortschaften an Futterstellen anzutreffen (G in Abb. 5). Das betraf die Periode, in der auch in den untersten Lagen (Binnungen 340 m) mindestens 4 cm Schnee lag (Abb. 5) und dieser durch einen vereisenden Regen mit einer 1 cm dicken Eisschicht überfrozen war. Der Schlafplatz wurde

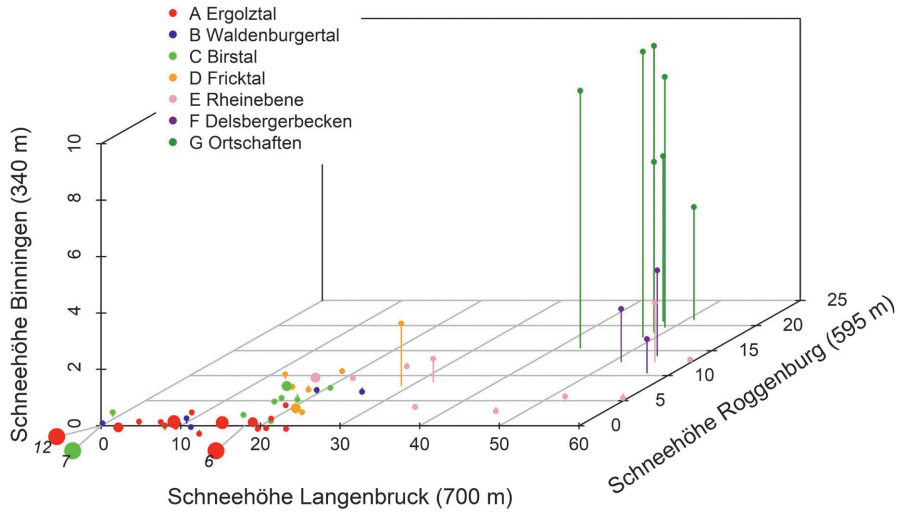


Abb. 5. Tägliche Nahrungsgebiete des Schlafplatzes Röserental (siehe Abb. 1) in Abhängigkeit von der Höhe der Schneedecke (in cm) in Binningen (340 m ü.M.), Langenbruck (700 m) und Roggenburg (595 m). Die Punktgrößen bezeichnen 1, 2 oder 3 Tage mit demselben Hauptnahrungsgebiet, bei der grössten Punktgrösse ist die Zahl der Tage mit Flügen ins selbe Nahrungsgebiet angeschrieben.

Daily feeding sectors of the Bramblings of the roost Röserental (see Fig. 1) in relation to snow cover at Binningen (340 m asl), Langenbruck (700 m) and Roggenburg (595 m). The size of dots represents 1, 2 or 3 days with the same feeding sector, while the number of days with the same feeding sector is indicated at the largest dot size.

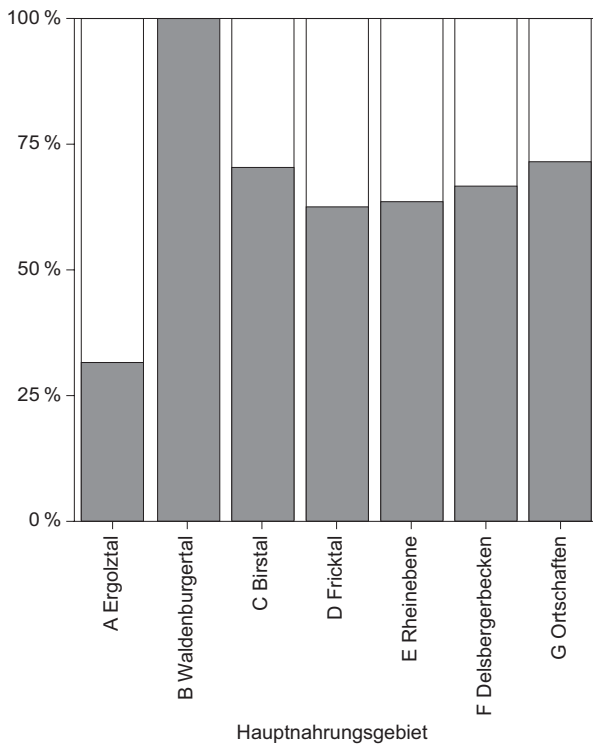


Abb. 6. Anteil der Tage, an denen am Morgen in Waldenburg (534 m ü.M.) Regen oder Schneefall zu verzeichnen war (grau), pro Hauptnahrungsgebiet (Anzahl Tage pro Nahrungsgebiet siehe Text).

Percentage of days with rain- or snowfall (grey) at Waldenburg (534 m asl) per main feeding sector (see Fig. 1; number of days per feeding sector see text).

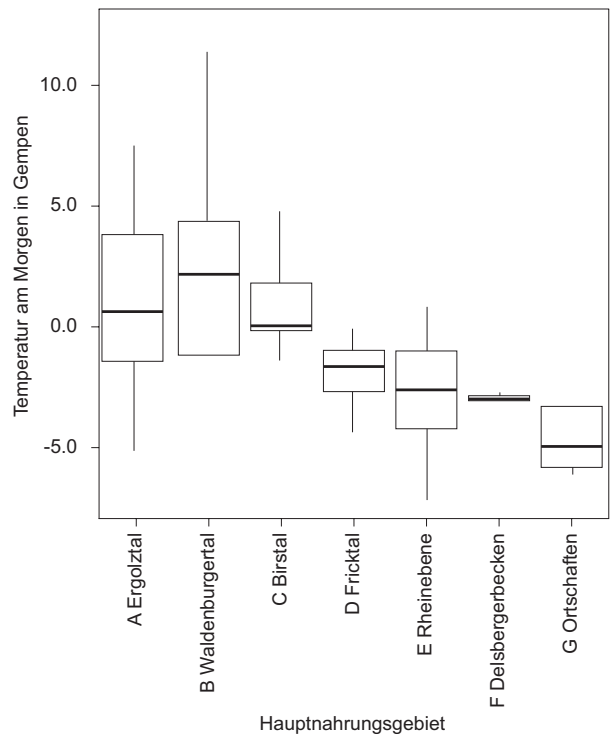


Abb. 7. Median mit 25–75%-Quartilen (Kästchen) und 5–95%-Intervall (Linien) der morgendlichen Temperatur (°C) in Gempen (676 m ü.M.) pro Hauptnahrungsgebiet. Box plots of morning temperature (°C) at Gempen (676 m asl) per main feeding sector (see Fig. 1).

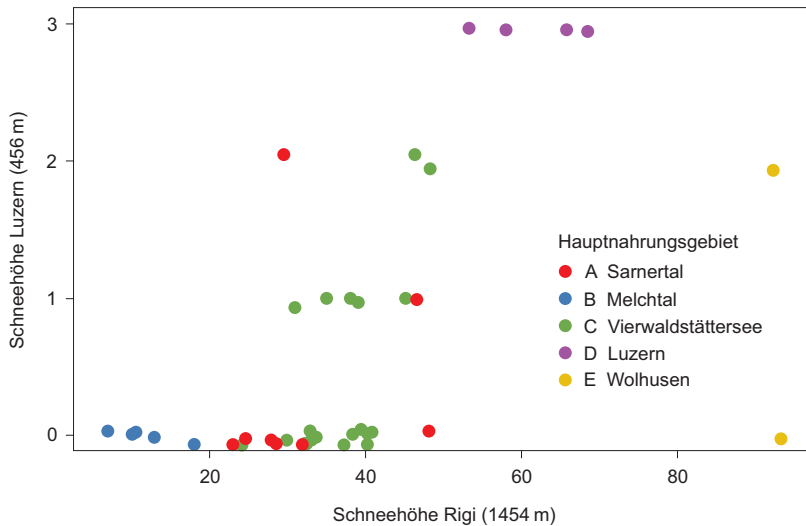


Abb. 8. Tägliche Nahrungsgebiete von Bergfinken des Schlafplatzes Kernwald in Abhängigkeit von der Höhe der Schneedecke an den Orten Rigi (1454 m ü.M.) und Luzern (456 m). Jedes Symbol bezeichnet das Nahrungsgebiet eines Tages (siehe Sektoren A–E in Abb. 2). Die Schneehöhen sind in cm angegeben und entlang der y-Achse leicht versetzt, um sich überschneidende Symbole besser zu zeigen.

Daily feeding sectors (see Fig. 2) of the Bramblings of the roost Kernwald in relation to snow cover at Rigi (1454 m asl) and Luzern (456 m). Each symbol represents the feeding sector of one day (see Fig. 2). Snow cover is given in cm and jittered along the y-axis to avoid overlap between symbols.

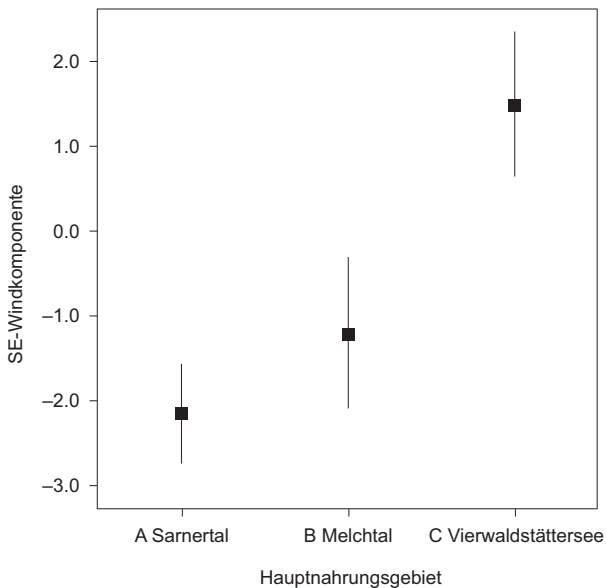


Abb. 9. Mittlere SE-Windkomponente (in Knoten, \pm SE) um 7 Uhr auf der Rigi an den Tagen, an denen die Vögel des Schlafplatzes Kernwald die Sektoren A, B und C aufsuchten, die sich anhand der Schneedecke wenig stark unterschieden (siehe Abb. 8). Positive Werte repräsentieren Winde aus Südost, negative Werte aus Nordwest.

Mean SE-wind component (\pm SE) at Rigi at 7 h on days when Bramblings of the roost Kernwald visited the feeding sectors A, B and C, which were not well separated by snow cover (see Fig. 8). Positive values are SE-winds, negative values NW-winds.

während dieser Zeit fast aufgegeben und die Bergfinken haben wohl in kleineren Gruppen übernachtet oder sind weggezogen (Jenni und Neuschulz 1985).

Die Bergfinken konnten ein bestimmtes Nahrungsgebiet schon nach einem Tag wieder wechseln oder bis mindestens 11 Tagen hintereinander dasselbe Nahrungsgebiet aufsuchen. Genauere Angaben können nicht gemacht werden, da immer wieder Tage ohne Angabe des Nahrungsgebiets die Serien unterbrechen.

Insgesamt konnten 14 Wechsel des Nahrungsgebiets von einem Tag auf den anderen beobachtet werden. In 8 Fällen wurde das neue Nahrungsgebiet am vorhergehenden Tag schon von einer beträchtlichen Anzahl Bergfinken als Nebennahrungsgebiet aufgesucht. Diese Wechsel zeichneten sich durch eine geringe Zunahme der Schneedecke von 1–5 cm in den relevanten Nahrungsgebieten (4 Fälle) oder schlechtes Wetter mit Regen (1 Fall) aus, wenn zu tiefer gelegenen Nahrungsgebieten gewechselt wurde, und durch eine Abnahme der Schneedecke um 4 cm (1 Fall) oder schönerem Wetter (kein Regen mehr, 2 Fälle), wenn zu höher gelegenen Nahrungsgebieten gewechselt wurde.

In 6 Fällen wurde am Vortag kein Nebennahrungsgebiet nachgewiesen oder ein anderes als das neue Hauptnahrungsgebiet; das heisst, dass das Nahrungsgebiet von (fast) allen Bergfinken von einem Tag auf den anderen gewechselt wurde. Wurde vom Jura (Sektoren A und B) zu tiefer gelegenen Nahrungsgebieten gewechselt (5 Fälle), war das in 4 Fällen mit einer beträchtlichen Zunahme der Schneedecke im Jura von 3–15 cm verbunden, in einem Fall mit einer Wetterverschlechterung (Regen, Nebel, starker Wind). Wenn vom tief gelegenen Rheintal (Sektor E) ins Birstal (C) gewechselt wurde, so nahm die Schneedecke um 1–2 cm ab (1 Fall).

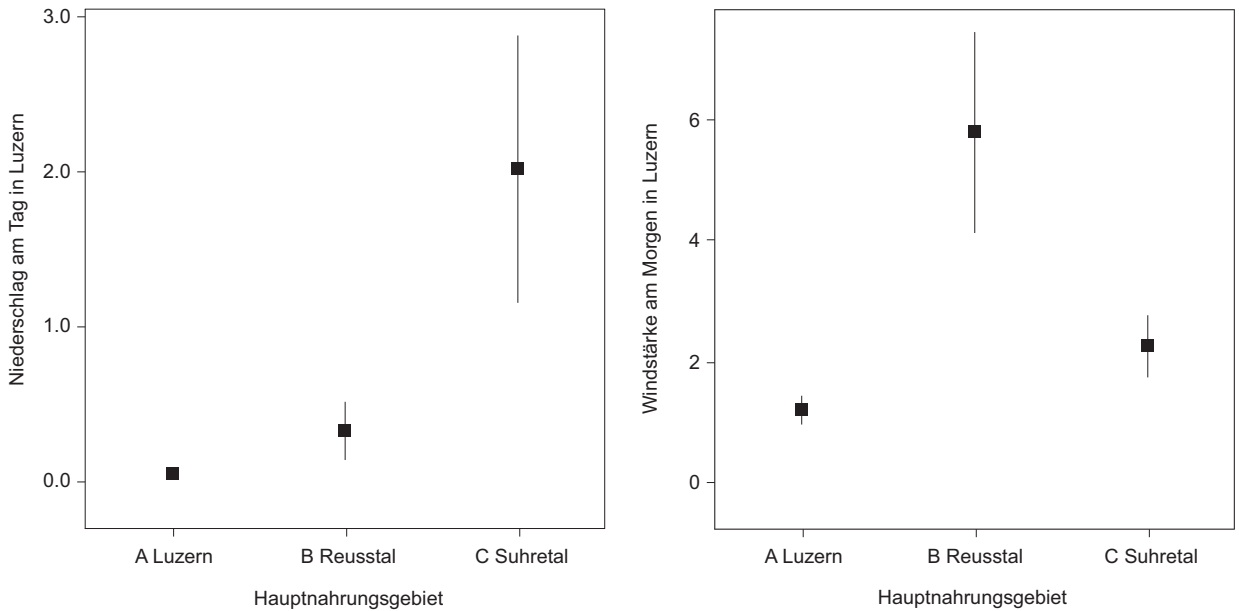


Abb. 10. (a) Mittlere Niederschlagsmenge am Tag (mm) und (b) mittlere Windstärke (in Knoten, \pm SE) um 7 Uhr in Luzern an Tagen, an denen Bergfinken des Schlafplatzes Neuenkirch die Nahrungsgebiete A, B und C aufsuchten. (a) Mean precipitation during the day (mm) and (b) mean windspeed (\pm SE) in Lucerne at 7 h on days when feeding sectors A, B and C were visited (see Fig. 3).

2.3.2. Schlafplatz Kernwald

In der Diskriminanzanalyse wurden die 5 Nahrungsgebiete durch die Schneedecke von Luzern (456 m) und der Rigi (1454 m; oder alternativ von Engelberg auf 1037 m), d.h. von einem tief und einem höher gelegenen Ort, unterschieden (Abb. 8).

Am häufigsten (an 19 Tagen) flogen die Bergfinken Richtung Vierwaldstättersee und suchten vom Bürgenstock bis zum Zugersee, im Gebiet der Rigi, um Schwyz, im Muotathal und bis nach Uri nach Nahrung (Abb. 2, Sektor C), wobei an vier dieser Tage von grösseren Schwärmen auch die Umgebung von Luzern aufgesucht wurde. Dieses Gebiet bot grössere Buchenwälder mit einer Vollmast und wurde an Tagen aufgesucht, an denen in höheren Lagen nur eine geringe Schneedecke lag (Abb. 8) und es meist keine Niederschläge gab (14 der 19 Tage).

An 8 Tagen wurde das Sarnertal im Berner Oberland befliegen (Abb. 2, Sektor A), wobei wohl Nahrungsgebiete bis zum Brünig aufgesucht wurden. Die genauen Nahrungsgebiete waren nicht bekannt, befanden sich aber wahrscheinlich in höheren Lagen und umfassten wohl auch Fichtenwälder mit einer grossen Produktion an Fichtensamen. Das Sarnertal wurde bei ähnlichen Schneeverhältnissen aufgesucht wie der Sektor C, doch vor allem bei schlechtem Wetter (Niederschlag an 7 Tagen) und nordöstlichen Winden (Abb. 9).

An 5 Tagen wurde über Stans das Engelbergertal oder über Kerns das Melchtal erreicht (Abb. 2, Sektor B). Diese hoch gelegenen Täler wurden nur befliegen, wenn sie schneefrei waren (Abb. 8), aber das Wetter schlecht war (Niederschläge an 4 der 5 Tage) und nordöstliche Winde herrschten (Abb. 9).

An 4 Tagen folgten die Bergfinken dem linken Ufer des Alpnersees in Nahrungsgebiete vom Fuss des Pilatus bis ins Luzerner Mittelland (Abb. 2, Sektor D). Dieser Raum bot einige Buchenwälder in tiefen Lagen mit einer Halbmast. Er wurde nur aufgesucht, wenn bis in die Niederungen Schnee lag (Abb. 8).

An 2 Tagen wurden tief gelegene Nahrungsgebiete im Raum Malters und Wolhusen aufgesucht (Abb. 2, Sektor E), dies bei sehr hoher Schneedecke und kurz bevor der Schlafplatz wegen der zunehmenden Schneedecke aufgegeben wurde.

2.3.3. Schlafplatz Neuenkirch

Die drei Sektoren umfassten Buchenmastgebiete in sehr ähnlicher Höhenlage, wobei jene der Sektoren A und C in ähnlicher Distanz zum Schlafplatz lagen, jenes des Sektors B etwas weiter weg (Abb. 3). Eine Schneedecke war zur Zeit der Schlafplatzbelegung kaum vorhanden, nur am letzten Tag (7. Februar) gab es 18 cm in Beromünster, aber nur 3 cm in Luzern. Somit war es nicht erstaunlich, dass die Schneedecke beim Aufsuchen der Nahrungsgebiete keine Rolle spielte. In der Diskriminanzanalyse wurden die 3 Nahrungsgebiete durch die Niederschläge und die Windstärke in Luzern unterschieden (Abb. 10).

Bei schönem Wetter und wenig Wind flogen die Bergfinken in die Buchenwälder um Luzern (an 13 Tagen), die eine Vollmast aufwiesen (Abb. 3, Sektor A).

Das aargauische Reusstal (Abb. 3, Sektor B) wurde an 10 Tagen bei starken Winden, meist aus Sektor WSW bis N (8 von 10 Tagen) und oft niederschlagsfreien, eher schönen Tagen (7 von 10 Tagen) angefliegen. An 7 Tagen wurde das Wigger-Suhretal aufgesucht (Abb. 3, Sektor C), an denen es mässig windig war, aber meist regnete (6 der 7 Tage).

3. Diskussion

3.1. Nahrungsraum und Nahrungsangebot

Bergfinken flogen zur Nahrungsaufnahme regelmässig in Gebiete, die 20–30 km vom Schlafplatz entfernt lagen, aber auch über 40 km Luftlinie entfernte Gebiete wurden angefliegen. An anderen grossen Schlafplätzen wurden ebenfalls maximale Distanzen von 40–45 km beobachtet (Mühlethaler 1952, Zinnenlauf 1967, Nardin und Brauchle 1979, Khil et al. 2011), was ein potenziell erreichbares Nahrungsgebiet von etwa 5000–6000 km² ergibt.

Während Masseneinflügen in Buchenmastgebieten ernähren sich Bergfinken fast ausschliesslich von Bucheckern (Jenni und Neuschulz 1985). Von Buchenmastgebieten ausgehend können den Bergfinken in wenigen Fällen auch Fichtensamen als Hauptnahrung dienen, z.B. wenn sie höher gelegene Gebiete aufsuchten (z.B. das Sarnertal von Bergfinken des Schlafplatzes Kernwald; Lanz-Wälchli 1953) oder für ein paar Tage oder Wochen im Schwarzwald anwesend waren (Hölzinger und Prinzing 1995, Anger und Förschler 2021).

Das Nahrungsangebot kann somit gut über die Buchenwaldfläche und die Fruktifikation der Buche geschätzt werden. Im potenziellen Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Röserental betrug die Buchenwaldfläche mehr als 25 000 ha, im Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Kernwald mehr als 13 000 ha (Angaben der Forstämter).

Die Produktion an Bucheckern während einer Vollmast beträgt 300–600 Stück pro m², stellenweise bis 2000 pro m² (Oberli 1944, Müller 1959, Turček 1961, Burschel 1964, 1966, Hölzinger und Prinzing 1995, Övergaard et al. 2007, Svensson 2021, eigene Beobachtungen), in einem Waldgebiet in Südschweden waren es etwa 1300 Stück pro m² (Nilsson und Wästljung 1987; taube Eckern abgezogen). Das Trockengewicht einer Buchecker ohne Schale (Fruchtwand, Perikarp) beträgt 0,114–0,119 g (Grodzinski und Sawicka-Kapusta 1970, Nilsson 1979).

Konservativ geschätzt gab es somit im Nahrungsgebiet des Schlafplatzes Röserental bei 300–1000 Stück Bucheckern pro m² $7,5\text{--}25 \times 10^{10}$ Stück oder 8,55–29,75 Mio. kg Bucheckern (Trockengewicht, ohne Schale), bei angenommenen 500 Stück Bucheckern pro m² $12,5 \times 10^{10}$ Stück oder 14,5 Mio. kg. In den meisten Buchenwäldern des Nahrungsgebiets Kernwald war nur eine Halbmast (mittlere Fruktifikation der Buche) vorhanden (125 Bucheckern pro m²; Burschel 1966), in etwa einem Fünftel der Buchenwälder eine Vollmast (mit angenommenen 500 Stück pro m²), und damit ein Angebot von etwa $2,6 \times 10^{10}$ Stück oder 3,0 Mio. kg Bucheckern (Trockengewicht ohne Schale).

Der tägliche Nahrungsbedarf eines Bergfinken im Winter wird auf 120 kJ pro 24 h geschätzt (Hémery und Le Toquin 1976), was dem dreifachen Basalmetabolismus entspricht, den Kjellén und Lindström (1993) angenommen haben. Der Energiegehalt von Bucheckern beträgt 29,2 kJ/g (Grodzinski und Sawicka-Kapusta 1970), wovon rund 24 kJ/g (82–83 %) von Bergfinken metabolisiert werden können (berechnet nach der Formel in Sibal et al. 1963; Zusammensetzung der Bucheckern aus dem Kropf von toten Bergfinken: 35,4 % Stärke, 22,6 % Rohprotein und 35,7 % Fett gemäss Analyse des Kantonalen Laboratoriums Basel; siehe auch Kjellén und Lindström 1993). Damit beläuft sich der tägliche Bedarf eines Bergfinken auf (120 kJ pro Tag / 24 kJ pro g =) 5,0 g Trockengewicht an geschälten Bucheckern pro Tag, was 42–44 Bucheckern entspricht.

Während 4 Monaten würden somit 1 bzw. 6 Mio. Bergfinken (die geschätzte Anzahl im Schlafplatz Röserental; Jenni und Neuschulz 1985) 0,45 bzw. 2,7 Mio. kg Bucheckern (Trockengewicht, geschält) benötigen, oder $3,8 \times 10^9$ bzw. $22,8 \times 10^9$ Stück. Dies ist nur ein Bruchteil des zur Verfügung stehenden Nahrungsangebots im Röserental (3,1 % bei 1 Mio. Bergfinken, 18,6 % bei 6 Mio. Bergfinken) und im Kernwald (15 %). Kjellén und Lindström (1993) schätzten, dass im Umkreis eines grossen Schlafplatzes in Südschweden etwa ein Viertel der Buchenvollmast von Bergfinken gefressen wurde, doch wurde ein Nahrungsgebiet von nur 25 km Radius angenommen. Auch andere Vogelarten und Säugetiere ernähren sich von Bucheneckern, doch ist die aufgenommene Menge schwierig abzuschätzen, aber sicherlich geringer als jene von Bergfinken (Nilsson 1979). In Buchenvollmastwäldern Südschwedens wurden <10 % der Bucheckern von Tieren gefressen, obwohl Schwärme von mehreren hundert Bergfinken anwesend waren (Nilsson 1979, Nilsson und Wästljung 1987).

Im Februar und März 1978 wurden im Nahrungsraum des Schlafplatzes Röserental, auch an Stellen, an denen sich Bergfinken mehrfach verköstigten, immer noch 1–5 Bucheckern auf 20 × 20 cm gefunden, und im April bis 200 Buchenkeimlinge pro m² (Fritz Amann brieflich). Die Verjüngung der Buche wird also von den Massen von Bergfinken nicht beeinträchtigt.

Den Bergfinken in Buchenmastgebieten steht somit während des gesamten Aufenthalts ein überreiches Nahrungsangebot zur Verfügung, das wohl nicht merklich abnimmt, sofern die Bucheckern nicht von Schnee bedeckt werden.

Wenn ein Bergfink in einem Buchenmastwald anwesend ist, kann er seinen täglichen Nahrungsbedarf von etwa 43 Bucheckern in 37 Minuten (Männchen) oder 67 Minuten (Weibchen) aufnehmen (reine Verzehrzeit harter Bucheckern; Schäpper 1986), d.h. mit Fortbewegung zur nächsten Buchecker in wohl weniger als 1,5 Stunden.

3.2. Lage des Schlafplatzes und Wahl der Nahrungsgebiete in Abhängigkeit von Schneedecke und Wetter

Die Beobachtungen an den drei Schlafplätzen zeigten, dass auch unter optimalen Wetter- und Nahrungsbedingungen der Grossteil der Schlafplatzgemeinschaft nur einen bestimmten Sektor zur Nahrungssuche aufsuchte. Verschiedene Autoren wiesen bei anderen Bergfinkenschlafplätzen schon auf wechselnde Nahrungsgebiete hin (Mühlethaler 1952, Zinnenlauf 1967, Nardin und Brauchle 1979, Khil et al. 2011) und Guéniat (1948) vermutete einen Zusammenhang mit dem Wetter. Von Schlafplatzgemeinschaften anderer Arten ist dies nicht bekannt oder eine räumliche Beschränkung kam allein durch das Nahrungsangebot zustande (z.B. Schneider 1960, Hamilton et al. 1967, Siegfried 1971, Böhmer 1973, Bray et al. 1975, Broom et al. 1976, Gyllin und Källander 1976, Fleming 1981, Gorke und Brandl 1986).

Bergfinken treffen offenbar in Buchenvollmastgebieten auf ein so überreiches Nahrungsangebot, dass sich Millionen in nur einem Sektor ernähren können. Es gibt auch keinen Hinweis, dass Gebiete leergefressen wurden, so dass sich ein Besuch nicht mehr lohnte (das Datum spielte in den Diskriminanzanalysen keine Rolle).

Obwohl das Nahrungsangebot in einem Buchenvollmastgebiet überreichlich ist, sind regional Unterschiede in der Nahrungsverteilung zu finden, vor allem in der Buchenwaldfläche, aber auch in der Maststärke. Im Nahrungsraum des Schlafplatzes Röserental nahm die Buchenwaldfläche, im Nahrungsraum des Schlafplatzes Kernwald die Maststärke von höheren zu tieferen Lagen ab. Durch Schneefälle wurde die Nahrung also zuerst in den besten Gebieten unerreichbar. Deshalb beeinflusste die Höhe der Schneedecke die Wahl der Nahrungsgebiete am stärksten. Die besten und höchst gelegenen Nahrungsgebiete wurden von beiden Schlafplatzgemeinschaften aufgesucht, wenn dort kein oder kaum Schnee lag und das Wetter relativ schön war. Beim Schlafplatz Neuenkirch lagen alle drei Nahrungsgebiete in ähnlicher Höhenlage, weshalb die Schneedecke keinen Einfluss auf die Wahl der Nahrungsgebiete haben konnte.

Neben der Schneedecke, die das Nahrungsangebot direkt beeinflusst, spielten aber auch weitere Wetterfaktoren eine Rolle. Unter schlechten Wetterbedingungen, die hauptsächlich durch Niederschläge und Nebel, aber auch durch stärkere Winde und Bewölkung gekennzeichnet waren, suchten die Bergfinken aller drei Schlafplätze andere Nahrungsgebiete auf als die bei schönem Wetter bevorzugten. Diese lagen meist in geschützten Tälern oft in Windrichtung oder in relativ milden, gebirgsfernen Niederungen.

Zusammen mit dem Einfluss der Schneedecke in reliefreichen Gebieten können für alle drei Schlafplätze übereinstimmend vier verschiedene Wettersituationen unterschieden werden, unter denen vier verschiedene Nahrungsgebiete aufgesucht wurden: (1) Ohne Schneedecke in den besten Gebieten wurden bei schönem Wetter diese aufgesucht (R (Röserental): Ergolzthal; K (Kernwald): Vierwaldstättersee; N (Neuenkirch): Luzern). (2) Ohne Schneedecke in den höheren Gebieten, aber regnerischem Wetter wurden geschützte Täler aufgesucht (R: Waldenburgertal, Birstal; K: Sarner-, Engelberger- und Melchtal) oder gebirgsferne Gebiete (N: Reusstal, Wigger-Suhretal). (3) Mit einer Schneedecke in den besten Gebieten wurden tiefer gelegene Gebiete aufgesucht (R: Fricktal; K: Luzern), (4) mit einer Schneedecke und schlechtem Wetter tief gelegene geschützte Gebiete (R: Rheinebene; K: Luzern und Wolhusen). Als fünften Fall kann die Situation angesehen werden, wenn eine Schneedecke auch die tiefen Lagen bedeckt, der Schlafplatz sich verkleinert und ein Teil der Bergfinken in Ortschaften nach Nahrung sucht.

Die besten Nahrungsgebiete werden also von der Gesamtheit einer Schlafplatzgemeinschaft genutzt. Dadurch bleiben weniger gute, offenbar oft tiefer gelegene Nahrungsgebiete ungenutzt, die erst bei einer Schneedecke in höheren Lagen wichtig werden.

Offenbar sind Bergfinken bestrebt, die Risiken bei schlechtem Wetter zu minimieren, indem sie geschütztere Nahrungsgebiete aufsuchen. Die Risiken von schlechtem Wetter bestehen wahrscheinlich vor allem auf den Flügen in die Nahrungsgebiete und zurück. Starke Winde und Nebel können Bergfinken am Rückflug zum Schlafplatz hindern und sie müssen anderswo übernachten (Mühlethaler 1952, Zinnenlauf 1967). Mühlethaler (1952) berichtet von «hilflos im Nebel» herumfliegenden Vögeln, die zu hunderten mit der Oberfläche des Thunersees in Berührung kamen und ertranken oder Schiffe anflogen und kollidierten. Beim Anflug zum Schlafplatz Röserental kollidierten an zwei Abenden im Nebel hunderte Bergfinken an einer Drahtleitung (Hans Peter Straumann brieflich, siehe auch Chalverat 2015).

Das Verhalten der Bergfinken eines grossen Schlafplatzes, unter verschiedenen Schnee- und Wetterbedingungen unterschiedliche Nahrungsgebiete aufzusuchen, steht im Einklang mit der Tatsache, dass der Schlafplatz der drei untersuchten Masseneinflüge nicht im Zentrum der besten Nahrungsgebiete lag. Andere Studien berichteten ebenfalls, dass der Schlafplatz nicht im Zentrum der am häufigsten aufgesuchten Nahrungsgebiete lag (Guéniat 1948, Zinnenlauf 1967), obwohl dies beim Thuner Schlafplatz der Fall gewesen sein könnte (Mühlethaler 1952). Von allen drei untersuchten Schlafplätzen aus waren Nahrungsgebiete erreichbar, die ein geringeres Nahrungsange-

bot aufwiesen, aber bei einer Schneedecke in höheren Lagen und/oder schlechtem Wetter aufgesucht werden. Dadurch wird ermöglicht, denselben Schlafplatz unter verschiedenen Schnee- und Wetterbedingungen beizubehalten.

Die Reaktion der Bergfinken auf die Wetterbedingungen scheint auch in Bezug auf die Verbreitung der Buche sinnvoll, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in grossen Teilen ihres Areals in der submontanen und montanen sowie in West- und Südeuropa in der subalpinen Stufe hat und ihre grössten Bestände (nicht zuletzt auch wegen der Rodung der Wälder in Ebenen) in Gebirgen aufweist (Ellenberg 1978). Dadurch befinden sich in vielen Regionen die buchenreichen Gebiete in höheren, die Ausweichgebiete bei Schnee und schlechtem Wetter in tiefer gelegenen Gebieten.

3.3. Mögliche Funktionen des Schlafplatzes

Auffallend an den Grossschlafplätzen der Bergfinken ist, dass sie nicht mitten in einem Buchenvollmastgebiet liegen, das zur Nahrungssuche auch tatsächlich am häufigsten aufgesucht wird, sondern eher am Rand oder in der Mitte von mehreren entfernt liegenden Mastgebieten.

Dies hat einige Nachteile zur Folge. Zum einen benötigt die Flugstrecke in die Nahrungsgebiete von durchschnittlich etwa 10–20 km bei einer Flugeschwindigkeit von 12,2–13,5 m/s (Gatter 1979, Bruderer und Boldt 2001) 13–27 Minuten, bei durchaus möglichen 80–100 km hin und zurück 100–140 Minuten (ohne Berücksichtigung des Windes). Da die Bergfinken in gebirgigen Gegenden den Tälern entlang fliegen, ist die effektiv geflogene Strecke länger als die Luftlinie. Dazu kommen Flugbewegungen innerhalb der Nahrungsgebiete und sehr häufiges Auffliegen bei der Nahrungssuche am Boden. Dies ergibt ein beträchtliches tägliches Flugpensum. Offenbar spielt der zeitliche und energetische Aufwand für den Flug in die Nahrungsgebiete bei dem überreichem Nahrungsangebot und der kurzen Zeit der Nahrungsaufnahme keine wichtige Rolle. Zum zweiten drohen auf den Flügen zum Nahrungsgebiet und zurück Gefahren (Prädation, Kollisionen vor allem bei schlechtem Wetter; siehe oben).

Es müssen somit beträchtliche Vorteile vorhanden sein, damit es sich für die Bergfinken lohnt, am System eines fixen Schlafplatzes mit wechselnden, weit entfernten Nahrungsgebieten festzuhalten. Dies steht im Gegensatz zu Arten, die an individuellen Nahrungsgebieten festhalten (Gorke und Brandl 1986) und wechselnde Schlafplätze aufsuchen, wie der Star *Sturnus vulgaris* (Morrison und Caccamise 1985, Caccamise und Morrison 1986).

Hypothesen, die gemeinsame Schlafplätze erklären, fallen in drei Kategorien (Pulliam und Millikan 1982, Eiserer 1984, Bijleveld et al. 2010). Eine erste Hypothese erklärt Schlafplätze mit Energieeinsparungen aufgrund eines besonders guten Mikroklimas in den kalten Winternächten (Walsberg 1985). Wie früher gezeigt (Jenni 1991), liegen Bergfinkenschlafplätze zwar topografisch vor Wind geschützt meist oberhalb der Temperatur-Inversionszone, und die meisten Bergfinken übernachteten windgeschützt in Koniferen. Doch kann dies nicht erklären, dass so viele Bergfinken an einem Ort zusammenkommen und dort um die besten Übernachtungsplätze kämpfen (Jenni 1993), da solch günstige Übernachtungsbedingungen im Nahrungsraum vielfach vorkommen.

Eine zweite Hypothese sieht den Grund für gemeinsame Schlafplätze in der Reduktion der Prädation (Gadgil 1972, Pulliam 1973, Moriarty 1976, Pulliam und Millikan 1982, Bijleveld et al. 2010). Diese Hypothese ist bei Bergfinken schwierig zu evaluieren. Zwar liegen zahlreiche Beobachtungen über die Anzahl Greifvögel am Schlafplatz vor, nicht aber über den Prädationsdruck in den Nahrungsgebieten. Je nach Schlafplatz wurden bis zu 8 Sperber *Accipiter nisus*, 11 Habichte *A. gentilis*, 20 Mäusebussarde *Buteo buteo*, 3 Rotmilane *Milvus milvus*, 2 Turmfalken *Falco tinnunculus*, 4 Wanderfalken *F. peregrinus*, 4 Waldkäuze *Strix aluco* und 1 Waldohreule *Asio otus* festgestellt, die Jagd auf Bergfinken machten (Granvik 1916, Guénat 1948, Mühlethaler 1952, Lanz-Wälchli 1953, Bruderer 1961, Schertenleib 1978, Nardin und Brauchle 1979, Michel Juillard in Chalverat et al. 2002, Zuberogoitia et al. 2012, eigene Beobachtungen). Sogar Mäusebussarde fingen Bergfinken im Schlafplatz (eigene Beobachtungen). Oft attackierten mehrere Greifvögel gleichzeitig (Mühlethaler 1952, 1952, Zuberogoitia et al. 2012). Bis zu 12 Greifvögel in 4 Arten folgten den Bergfinkenzügen beim Wegflug vom Schlafplatz.

Viele vorgeschlagene Mechanismen zur Reduktion der Prädation durch Schwarmbildung (Kollisionsgefahr für den Räuber, Verwirrung des Räubers, frühe Erkennung des Räubers durch den Schwarm) verbessern sich nicht, wenn Millionen statt Tausende von Bergfinken einen Schlafplatz aufsuchen, können also allein die Massenschlafplätze nicht erklären. Es könnte sein, dass die Wahrscheinlichkeit eines Individuums, von einem Greifvogel erwischt zu werden, in ganz grossen Schlafplätzen etwas geringer ist als in kleineren, da es scheint, dass die Zahl der versammelten Greifvögel in grossen Schlafplätzen von Millionen gegenüber Schlafplätzen von Zehntausenden nicht proportional zunimmt (eigene Beobachtungen), doch kann dies nicht weiter evaluiert werden, da die Datenbasis unsicher ist und zudem über den Prädationsdruck in den Nahrungsgebieten keine Beobachtungen vorliegen. Das

Risiko, von einem Greifvogel getötet zu werden, nahm in nahrungssuchenden Bergfinkenschwärmen auf dem Herbst- und Frühlingszug von 10 bis 10 000 Individuen nicht ab (Lindström 1989), war aber in Buchenwäldern geringer als auf Rapsfeldern (Lindström 1990). Die Frage, welche Rolle Prädationsrisiko-Vermeidung bei Bergfinken am Schlafplatz und in den Nahrungsgebieten spielt, muss somit offen bleiben.

Eine dritte Gruppe von Hypothesen sieht Vorteile von Schwärmen und gemeinsamen Schlafplätzen in einer verbesserten Nahrungssuche (Moriarty 1976, Pulliam und Millikan 1982, Bijleveld et al. 2010); dies vor allem, wenn der Einzelvogel die einmal gefundene Nahrung nicht allein fressen kann, bevor sie auf andere Weise verschwindet, was bei dem überreichen Nahrungsangebot für Bergfinken zutrifft.

Unter guten Schnee- und Wetterbedingungen ist der Vorteil eines Schlafplatzes wohl gering (vielleicht Verminderung des Prädationsrisikos). Aber unter dem immer drohenden Schneefall, der das Nahrungsangebot in den besten, höheren Lagen über Nacht zudecken kann, können Bergfinken Vorteile aus dem Schlafplatz ziehen. Die Wechsel des Nahrungsgebieten bei Schneefall von einem Tag auf den anderen legen nahe, dass Bergfinken Kenntnis des Nahrungsangebots in einem grossen Umfeld haben und somit bei Ausfall der besten Nahrungsgebiete aufgrund ungünstiger Schnee- und Wetterverhältnisse zielstrebig andere Nahrungsgebiete aufsuchen, die vorher kaum genutzt wurden. Wenn es sich bewahrheitet, dass der Nahrungsraum mit zunehmender Grösse des Schlafplatzes zunimmt (siehe Kapitel 2.1), so umfasst wohl auch die Kenntnis der Nahrungsverhältnisse bei grösseren Schlafplätzen ein grösseres Gebiet und erreicht bei den grössten Schlafplätzen 5000–6000 km² (siehe Kapitel 3.1). Dadurch entfällt bei grossen Schlafplätzen die risikoreiche Suche nach neuen Überwinterungsquartieren, wie das der Fall wäre, wenn Bergfinken in mehreren kleineren Schlafplätzen in höher gelegenen Gebieten mit geringeren Kenntnissen übernachteten würden.

Es ist unwahrscheinlich, dass die Kenntnis der Nahrungsverfügbarkeit im Nahrungsraum von jedem Individuum einzeln erworben wird. Wahrscheinlicher ist, dass Bergfinkenschlafplätze als eine Art Informationsaustauschzentren dienen, in denen sich nicht erfolgreiche Individuen über gute Nahrungsgebiete informieren können, indem sie erfolgreichen Individuen am nächsten Morgen folgen (Ward und Zahavi 1973, Bijleveld et al. 2010). Ob der Informationsaustausch auch für den Informationsgeber einen Vorteil bringt, der ja im Fall der Bergfinken die Information (die Flugrichtung) nicht verbergen kann (siehe die Diskussion in Zahavi 1985, 1996, Richner und Heeb 1995, Danchin und Wagner 1997, Danchin und Richner 2001, Bijleveld et al. 2010), kann hier mangels Daten nicht evaluiert wer-

den. Es ist wohl auch so, dass die Information über gute Nahrungsgebiete nur in kritischen Situationen wichtig wird, die nur sporadisch eintreten (Zahavi 1985).

Bei sich langsam verschlechternden Nahrungsbedingungen suchte ein Teil der Bergfinken des Röserentals schon das Nahrungsgebiet auf, das am Folgetag als Hautnahrungsgebiet gewählt wurde. Erfolgreiche Bergfinken sind wohl leicht zu erkennen, wenn sie zuerst ausfliegen und die Hauptausflugrichtung bestimmen. Tatsächlich übernachteten die fettesten Individuen im Zentrum des Schlafplatzes (Jenni 1993) und der Ausflug erfolgt sehr geordnet vom Zentrum aus. Somit könnten sich die weniger erfolgreichen Bergfinken dem ausfliegenden Strom der erfolgreichen anschliessen. An gewissen Tagen mit starkem Schneefall über Nacht wurde das Nahrungsgebiet aber auch plötzlich gewechselt. In diesen Fällen bleibt unklar, wie die Bergfinken ihr Hauptnahrungsgebiet wählten.

Es scheint somit, dass die Grossschlafplätze von Bergfinken in erster Linie mit der Sicherstellung der Nahrungsaufnahme bei einer sich verschlechternden Nahrungsverfügbarkeit (Schneedecke) und zur Verminderung von Risiken auf dem Flug bei schlechtem Wetter erklärt werden können. In den Nahrungsgebieten selbst kommen noch weitere Vorteile des Schwarmverhaltens dazu, wie z.B. das gemeinsame Durchwühlen der Streuschicht oder einer lockeren Schneedecke nach Bucheckern und verschiedene Arten der Feindvermeidung.

Dennoch müssen Bergfinken in etwa 50 % der Winter Grossschlafplätze wegen Schneefall aufgeben (Jenni 1987). Dann müssen sehr viele Vögel mit der spärlich vorhandenen Nahrung (z.B. an Futterstellen) auskommen oder schneefreie, weiter entfernte Gebiete suchen, die ein weniger reiches Nahrungsangebot aufweisen, wie das in beiden Untersuchungswintern der Fall war (Jenni und Neuschulz 1985). Schlaraffenland und Hunger sind nahe beieinander.

Mit solchen Situationen können offenbar nicht alle Bergfinken gleichermassen umgehen. In Massenschlafplätzen finden sich mehr Adulte, insbesondere adulte Männchen ein als ausserhalb von Massenkonzentrationen (Jenni 2022). Adulte Männchen sind bei der Suche nach spärlicher alternativer Nahrung und dem Aufsuchen neuer Überwinterungsgebiete im Vorteil. Erstens sind sie gegenüber Weibchen und Jungen dominant. Zweitens legen sie grössere Fettreserven an als Weibchen und junge Männchen. Diese Fettreserven sind grösser, je grösser der Schlafplatz ist. Sie sind die grössten unter kleinen Singvögeln im Winter und erlauben ein Überleben von mehreren Tagen ohne Nahrungsaufnahme (Jenni und Jenni-Eiermann 1987). Drittens könnte das Prädationsrisiko für adulte Männchen geringer sein, wenn sie sich in der Mitte der Schwärme aufhalten, was ihnen wiederum erlaubt, grössere Fettreserven anzulegen, die die Manövrierfähigkeit behin-

dern (Jenni und Jenni-Eiermann 1987, Jenni 1993). Viertens können Männchen trockene Bucheckern fast zwei Mal so schnell schälen und aufnehmen wie Weibchen (Schäpper 1986). Die Vorteile eines Massenschlafplatzes sind somit wohl für verschiedene Individuen von Bergfinken unterschiedlich.

Es gibt nicht nur Einflüsse der Umwelt (Buchennast) auf die Bergfinken, sondern auch Einflüsse der Bergfinken auf die Umwelt. Die Verjüngung der Buche wird wohl nicht beeinträchtigt, sondern eventuell sogar gefördert, da beim Durchwühlen der Streuschicht die nicht gefressenen Bucheckern nicht auf der Streuschicht liegen bleiben, sondern auf den Boden gelangen (Chalverat 2003). Hingegen werden die Äste und der Boden eines längere Zeit von Millionen Bergfinken besetzten Schlafplatzes mit der Zeit von einer schmierigen Schicht von Kot bedeckt, die mit pH 5,5 relativ sauer ist und zum Absterben von Moosen, Regenwürmern und der Nadeln des letzten Jahres von Koniferen führt (Breitenbach 1979, Chalverat 2003, 2015, eigene Beobachtungen).

Auf mit Kot überzogenen Ästchen und Holzstücken am Boden entwickelte sich ab Ende März eine ganz spezielle Sukzession von Pilzen (zuerst vor allem Becherlinge der Gattung *Peziza*, ab Ende Juni Tintlinge Agaricales), die genau gleich im Schlafplatz Kernwald und Röserental abliefe (Breitenbach 1979). In einem Bergfinkenschlafplatz bei Vaulruz FR wurde sogar eine neue Art Becherling beschrieben (*Pseudombrophila stercofringilla*; Dougoud 2001), die später auch in einem Schlafplatz in der Ajoie JU gefunden wurde (Chalverat 2003). Nach Anfangsschwierigkeiten entwickelten sich durch die Düngung die Kraut- und Grasschicht und auch die neuen Koniferennadeln üppig (Chalverat 2003).

Dank

Mein Dank geht an die zahlreichen Feldbeobachterinnen und Feldbeobachter, insbesondere an die Mitglieder des Basellandschaftlichen Natur- und Vogelschutzverbands (BNV), die an den Beobachtungsaktionen am Schlafplatz Röserental mit Begeisterung mitmachten, an die Kantons- und Kreisforstämter und Revierförster, die sich an den Umfragen über die Buchenmast beteiligten, Veronika Braunisch und Thomas Ebinger für Auskünfte über die Buchenmast in Baden-Württemberg und an Susanne Jenni-Eiermann, die bei den Feldarbeiten in Neuenkirch beteiligt war und das Manuskript kritisch durchsah. Fritz Amann (†) danke ich für die Überlassung seiner Beobachtungen zur Häufigkeit der Bucheckern und Buchenkeimlinge im Frühling, Lars Waser, Rafael Wüest Karpati und Andri Baltensweiler, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, für die Überlassung der Karten der potenziellen Buchenverbreitung und des Laubholzanteils der Schweiz, Joseph Chalverat für seine Publikationen über Bergfinken im Kanton Jura, Pius Korner und Jérôme Guélat für die Anfertigung der Abbildungen 1–3 und 5, Tabea Kölliker und Eyan Limacher für die Anfertigung der Abbildung 4 sowie Isabelle Kaiser für die Anfertigung der Abbildungen 6–10. Mit Frank Neuschulz (†) entwickelte ich Fragestellungen und führte viele Beobachtungen und Feldarbeiten am Schlafplatz Röserental durch.

Abstract

Jenni L (2022) Selection of foraging areas by Bramblings *Fringilla montifringilla* in mass roosts. *Ornithologischer Beobachter* 119: 194–211.

Bramblings are well-known for their huge flocks that gather in beech mast areas in roosts of several million individuals. This study examines with over 2000 observations in the area of three large roosts in the winters 1977/78 und 1982/83, (a) whether the amount of beech seeds was sufficient to feed millions of Bramblings for four months, and (b) how Bramblings select their daily foraging areas in the area of the roost. Bramblings flew up to 40 km or more to foraging sites. In this area of 5000–6000 km², the supply of beech seeds was superabundant, and only a fraction of it was used by the Bramblings. The three roosts were not situated in the middle of the best beech mast areas, which usually were at higher elevations and were used most frequently, but at the edge or in the centre of several distant beechmast areas. The Bramblings used only one main sector for foraging per day, depending on snow cover and weather. Without snow cover in the best beechmast area, the Bramblings used these in good weather, but used

protected valleys and areas far from mountains in bad weather. With snow cover in the best beechmast area, they used areas at lower elevation, and in bad weather they used the lowest and protected areas. When snow covered the lowest areas, Bramblings searched for food in villages and cities, and eventually left the roost. Hence, the best beechmast areas were used by all Bramblings so that the less rich beechmast areas were left for the days when snow covered the higher elevations. Apparently, Bramblings strive to minimize the risks due to bad weather during flight (collisions, prevention to reach the roost) by flying to protected foraging areas. The most likely function of such large roosts is discussed, namely securing food when snow cover increases and minimizing the risks during flight due to bad weather.

Literatur

- Anger F, Förschler MI (2021) Massenhaftes Auftreten von Bergfinken *Fringilla montifringilla* im Nordschwarzwald im Spätwinter 2018/2019. *Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg* 37: 1–5.
- Ascoli D, Vacchiano G, Turco M, Conedera M, Drobyshev I, Maringer J, Motta R, Hacket-Pain A (2017) Inter-annual and decadal changes in teleconnections drive continental-scale synchronization of tree reproduction. *Nature Communications* 8: 2205.
- Berg-Schlosser G (1978) Schneepaddeln, eine Verhaltensweise des Bergfinken bei winterlichem Nahrungserwerb. *Journal für Ornithologie* 119: 111–113.
- Bijleveld AI, Egas M, van Gils JA, Piersma T (2010) Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos* 119: 277–285.
- Böhmer A (1973) Zur Überwinterung der Saatkrähe *Corvus frugilegus* bei Basel. *Der Ornithologische Beobachter* 70: 103–112.
- Bray OE, Larsen KH, Mott DF (1975) Winter movements and activities of radio-equipped starlings. *The Journal of Wildlife Management* 39: 795–801.
- Breitenbach J (1979) Untersuchung einer aspektbildenden Pilsuksukzession auf Vogeldung. *Zeitschrift für Mykologie* 45: 15–34.
- Broom DM, Dick WJA, Johnson CE, Sales DI, Zahavi A (1976) Pied wagtail roosting and feeding behaviour. *Bird Study* 23: 267–279.
- Bruderer B (1961) Die Bergfinkeninvasion 1960/61. *Vögel der Heimat* 32: 21–35.
- Bruderer B, Boldt A (2001) Flight characteristics of birds: I. radar measurements of speeds. *Ibis* 143: 178–204.
- Burschel P (1964) Die natürliche Verjüngung der Buche. *Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen* 34: 1–186.
- Burschel P (1966) Untersuchungen in Buchenmastjahren. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 85: 204–219.
- Caccamise DF, Morrison DW (1986) Avian communal roosting: Implications of diurnal activity centers. *American Naturalist* 128: 191–198.

- Chalverat J (2003) Le pinson du Nord *Fringilla montifringilla*: un visiteur d'exception dans les forêts d'Ajoie durant l'hiver 2001–2002. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 154: 449–455.
- Chalverat J (2015) Le dortoir enchanté de Bassecourt – Après Fontenais en 2002 et Vendlincourt en 2012, les pinsons du Nord *Fringilla montifringilla* sont de retour par millions dans le Jura. Actes de la Société jurassienne d'émulation 118: 71–104.
- Chalverat J, Anker P, Bouvier J-C (2002) Le pinson du nord *Fringilla montifringilla* L. en Ajoie durant l'hiver 2001–2002. Actes de la Société jurassienne d'émulation 105: 9–50.
- Danchin E, Richner H (2001) Viable and unviable hypotheses for the evolution of raven roosts. Animal Behaviour 61: F1–F11.
- Danchin E, Wagner RH (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. Trends in Ecology and Evolution 12: 342–347.
- Dougoud R (2001) *Pseudombrophila stercofringilla* sp. nov. Mycologia Helvetica 11: 145–151.
- Drobyshev I, Niklasson M, Mazerolle MJ, Bergeron Y (2014) Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. Agricultural and Forest Meteorology 192: 9–17.
- Eiserer LA (1984) Communal roosting in birds. Bird Behaviour 5: 61–80.
- Ellenberg H (1978) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Engler JM, Le Louarn H, Le Tacon F (1979) Influence des oiseaux et des rongeurs sur la régénération naturelle du hêtre. Revue Forestière Française 31: 41–49.
- Fleming TH (1981) Winter roosting and feeding behaviour of pied wagtails *Motacilla alba* near Oxford, England. Ibis 123: 463–476.
- Gadgil M (1972) The function of communal roosts: relevance of mixed roosts. Ibis 114: 531–533.
- Gatter W (1979) Unterschiedliche Zuggeschwindigkeit nahe verwandter Vogelarten. Journal für Ornithologie 120: 221–225.
- Gorke M, Brandl R (1986) How to live in colonies: spatial foraging strategies of the black-headed gull. Oecologia 70: 288–290.
- Granvik H (1916) Zur Frage des Zurückbleibens der Bergfinken in Schweden während des Winters 1915–1916. Journal für Ornithologie 64: 371–378.
- Grodzinski W, Sawicka-Kapusta K (1970) Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. Oikos 21: 52–58.
- Guéniat E (1948) Beobachtungen an einem Massenschlafplatz von Bergfinken in der Ajoie im Winter 1946/47. Der Ornithologische Beobachter 45: 81–98.
- Gyllin R, Källander H (1976) Roosting behaviour of the Jackdaw *Corvus monedula* at Örebro, Central Sweden. Ornis Scandinavica 7: 113–125.
- Hamilton III WJ, Gilbert WM, Heppner FH, Planck RJ (1967) Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmical animal movement to and from dispersal centers. Ecology 48: 825–833.
- Hémery G, Le Toquin A (1976) Dépenses énergétiques des populations hivernantes de Pinsons du Nord en relation avec leur milieu. La Terre et la Vie 30: 52–88.
- Hölzinger J, Prinzinger R (1995) Zur Winternahrung beim Bergfinken *Fringilla montifringilla*. Ökologie der Vögel 17: 221–225.
- Jenni L (1987) Mass concentrations of Bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900–1983: Their dependence upon beech mast and the effect of snow cover. Ornis Scandinavica 18: 84–94.
- Jenni L (1991) Microclimate of roost sites selected by wintering Bramblings *Fringilla montifringilla*. Ornis Scandinavica 22: 327–334.
- Jenni L (1993) Structure of a Brambling *Fringilla montifringilla* roost according to sex, age and body mass. Ibis 135: 85–90.
- Jenni L (2022) Which birds participate in mass concentrations of Bramblings *Fringilla montifringilla*? Ring recoveries, biometry, age and sex composition. Journal of Ornithology 163: 1–17.
- Jenni L, Jenni-Eiermann S (1987) Body weight and energy reserves of Bramblings in winter. Ardea 75: 271–284.
- Jenni L, Neuschulz F (1985) Die Masseneinflüge von Bergfinken *Fringilla montifringilla* 1977/78 und 1982/83 in der Schweiz: Abhängigkeit von der Schneedecke und vom Nahrungsangebot. Der Ornithologische Beobachter 82: 85–106.
- Khil L, Samwald O, Tiefenbach A, Tiefenbach M, Pacher H (2011) Der Massenschlafplatz von Bergfinken *Fringilla montifringilla* in Österreich im Winter 2008/2009. Limicola 25: 81–100.
- Kjellén N, Lindström Å (1993) Bergfinkens övervintringsstrategier samt några iakttagelser från en skånsk sovplats i januari-februari 1993. Anser 32: 187–199.
- Lanz-Wälchli H (1953) Der Bergfinken-Einfall im Winter 1950/51 im östlichen Teil des Bernerobersandes. Der Ornithologische Beobachter 50: 12–19.
- Lindström Å (1989) Finch flock size and risk of hawk predation at a migratory stopover site. The Auk 106: 225–232.
- Lindström Å (1990) The role of predation risk in stopover habitat selection in migrating Bramblings, *Fringilla montifringilla*. Behavioral Ecology 1: 102–106.
- Moriarty DF (1976) The adaptive nature of bird flocks: a review. Biologist 58: 67–79.
- Morrison DW, Caccamise DF (1985) Ephemeral roosts and stable patches? A radiotelemetry study of communally roosting starlings. The Auk 102: 793–804.
- Mühlethaler F (1952) Beobachtungen am Bergfinken-Schlafplatz bei Thun 1950/51. Der Ornithologische Beobachter 49: 173–181.
- Müller R (1959) Grundlagen der Forstwirtschaft. Schaper, Hannover
- Nardin C, Brauchle G (1979) Un dortoir de Pinsons du Nord. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard 1979: 89–111.
- Nilsson SG (1979) Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in southern Sweden. Ibis 121: 177–185.
- Nilsson SG, Wästljung U (1987) Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. Ecology 68: 260–265.
- Nussbaumer A, Waldner P, Etzold S, Gessler A, Benham S, Thomsen IM, Jørgensen BB, Timmermann V, Verstraeten A, Sioen G, Rautio P, Ukonmaanaho L, Skudnik M, Apuhtin V, Braun S, Wauer A (2016) Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce

- and Scots pine in Central and Northern Europe. *Forest Ecology and Management* 363: 237–251.
- Oberli H (1944) Das Waldsamensjahr 1942. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 95: 25–30.
- Övergaard R, Gemmel P, Karlsson M (2007) Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* 80: 555–565.
- Pasztor A (1912) Massenzug des Bergfinken. *Aquila* 19: 457–458.
- Pulliam HR (1973) On the advantages of flocking. *Journal of theoretical Biology* 38: 419–422.
- Pulliam HR, Millikan GC (1982) Social organization in the nonreproductive season. Seite 169–197 in: Farner DS, King JR, Parkes KC (editors) *Avian Biology*, vol. 6. Academic Press, New York.
- Richner H, Heeb P (1995) Is the information center hypothesis a flop? *Advances in the Study of Behavior* 24: 1–45.
- Schäpper R (1986) Zum Verhalten überwinternder Bergfinken *Fringilla montifringilla* beim Nahrungserwerb in einem Buchenmastgebiet. *Der Ornithologische Beobachter* 83: 142–145.
- Schertenleib A (1978) L'invasion des Pinsons du Nord dans la région de Neuchâtel, hiver 1977–1978. *Le Rameau de Sapin* 113: 41–43.
- Schneider W (1960) Der Star (*Sturnus vulgaris*). Die Neue Brehm-Bücherei No. 248. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- Sibbald IR, Czarnocki J, Slinger SJ, Ashton GC (1963) The prediction of the metabolizable energy content of poultry feedingstuffs from a knowledge of their chemical composition. *Poultry Science* 43: 486–492.
- Siegfried WR (1971) Communal roosting of the cattle egret. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 39: 419–443.
- Svensson T (2021) A review of mass concentrations of Bramblings *Fringilla montifringilla*: implications for assessment of large numbers of birds. *Ornis Svecica* 31: 44–67.
- Turček FJ (1961) Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Slowakische Akademie der Wissenschaften, Bratislava.
- Vacchiano G, Hackett-Pain A, Turco M, Motta R, Maringer J, Conedera M, Drobyshev I, Ascoli D (2017) Spatial patterns and broad-scale weather cues of beech mast seeding in Europe. *The New Phytologist* 215: 595–608.
- Walsberg GE (1985) Physiological consequences of microhabitat selection. Seite 389–413 in: Cody ML (editor) *Habitat selection in birds*. Academic Press, London.
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as «information-centres» for food-finding. *Ibis* 115: 517–534.
- Waser LT, Ginzler C, Rehus N (2017) Wall-to-wall tree type mapping from countrywide airborne remote sensing surveys. *Remote Sensing* 9: 766.
- Waser LT, Ginzler C (2021) Forest Type NFI. National Forest Inventory (NFI): EnviDat. doi: 10.16904/1000001.7.
- Wüest RO, Bergamini A, Bollmann K, Baltensweiler A (2020) Distribution maps of common woody species for Swiss forests: EnviDat. doi: 10.16904/envidat.148.
- Wüest RO, Bergamini A, Bollmann K, Brändli U-B, Baltensweiler A (2021) Modellierter Verbreitungskarten für die häufigsten Gehölzarten der Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 172: 226–233.
- Zahavi A (1985) Some further comments on the gatherings of birds. *Proceedings XVIII International Ornithological Congress*: 919–920.
- Zahavi A (1996) The evolution of communal roosts as information centers and the pitfall of group selection: a rejoinder to Richner and Heeb. *Behavioral Ecology* 7: 118–119.
- Zinnenlauf B (1967) Der Masseneinfall von Bergfinken im Winter 1965/66 in der Schweiz. *Der Ornithologische Beobachter* 64: 113–118.
- Ziswiler V (1965) Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. *Journal für Ornithologie* 106: 1–48.
- Zuberogitia I, Martínez JE, Zabala J, Belamendia G, Calvo JF (2012) Solitary hunters sharing an abundant trophic resource: simultaneous hunting by raptors at a Brambling winter roost. *Journal of Raptor Research* 46: 318–322.

Manuskript eingegangen am 24. August 2021

Autor

Lukas Jenni ist seit Mitte 2020 als Wissenschaftlicher Leiter der Schweizerischen Vogelwarte pensioniert. Er hat 1984 seine Dissertation über die Bedeutung der Masseneinflüge und Massenschlafplätze in der Winterökologie des Bergfinken geschrieben.

Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH-6204 Sempach, E-Mail lukas.jenni@vogelwarte.ch