

Raumnutzung und Vergesellschaftung von Alpenschneehühnern *Lagopus mutus* im grönländischen Sommer

Manfred Lieser & Marek Zakrzewski

Lieser M & Zakrzewski M 2005: Spacing and social behaviour of the ptarmigan *Lagopus mutus* during the Greenland summer. *Vogelwarte* 43: 111-121.

From 1996-1999, 15 ptarmigan (7 ♂, 8 ♀) were radio-tracked between early June and mid-August on Traill Island (northeastern Greenland), providing many data about spacing and social behaviour during the breeding and chick-rearing period. We obtained new information concerning the spatial separations of paired individuals and the relocations of ♀ relative to the nest site, during their daily movements. The birds had different home ranges depending on their reproductive status. Breeding ♀ stayed close to the nest, and later, with their chicks, remained within areas of 30-60 ha. Some ♀ that had lost their clutch to predators left the breeding ground and moved as far away as 3.5 km. In most cases the home ranges of ♂ were considerably larger (68-745 ha); the maximum distance between two relocations of one individual reached 7 km. Cocks having an incubating female occasionally travelled more than 1 km away and were sometimes seen with another female. After hatching, some cocks kept close to the broods and assisted in predator avoidance. The mating system appears to be facultative polygyny, allowing ptarmigan to adapt to annually varying ecological conditions in the high Arctic. From mid-July onwards, the ♂ are no longer territorial, and ptarmigan form small groups of ♂ or bigger groups comprising both sexes and young. These groups may search for new food resources at distances of over 5 km.

ML: Max-Planck-Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, Schlossallee 2, D-78315 Radolfzell, Germany, e-Mail: lieser@orn.mpg.de; MZ: Forem International GBR, Klauprechtstr. 5, D-76137 Karlsruhe, Germany, e-Mail: zakrzewski@forem.de

1. Einleitung

Das Alpenschneehuhn bewohnt die Tundra rings um den Nordpol und dringt in manchen Gebirgen weit nach Süden vor, z. B. in Skandinavien und im östlichen Sibirien. In Japan, Schottland, in den Alpen und in den Pyrenäen gibt es inselartige Vorkommen weitab von der Tundrazone. Im Vergleich zu anderen Rauhfußhühnern wie dem jagdlich besonders begehrten Moorschneehuhn *Lagopus lagopus* oder den in vielen Gebieten bestandsbedrohten Waldarten wie Auerhuhn *Tetrao urogallus* und Haselhuhn *Bonasa bonasia* war der Kenntnisstand über das Alpenschneehuhn lange Zeit recht gering (vgl. Glutz von Blotzheim et al. 1973; Höhn 1980; Potapov & Flint 1989). In der Zwischenzeit können mit Hilfe der Telemetrie konkrete Fragestellungen untersucht werden, wodurch sich das Wissen über Rauhfußhühner maßgeblich erweitern läßt. Viele grundlegende ältere Arbeiten über das Alpenschneehuhn stammen zudem aus den europäischen Verbreitungsinselfen der Art, so aus den Alpen (Bossert 1980, 1995; Marti & Bossert 1985) oder aus Schottland (Watson 1965; Moss & Watson 1984).

In den Jahren 1996-1999 nahmen die Verfasser an Sommerexkursionen im Rahmen des Lemming-Projektes von Sittler (1995, 2003) nach Nordost-Grönland teil. Unser Ziel war die Untersuchung der Raumnutzung und Vergesellschaftung von Alpenschneehühnern unter den ökologischen Bedingungen der Hocharktis,

vor allem im Vergleich zu Angaben aus den Alpen. Von besonderem Interesse war hierbei das Paarungssystem, gilt doch die Art in Mitteleuropa als monogam, in höheren Breiten als fakultativ polygyn (Glutz von Blotzheim et al. 1973; Höhn 1980). Die Studie ist auch als Ergänzung früherer Arbeiten zur Biologie der Art in Grönland zu sehen (Gelting 1937; Salomonsen 1950; Lieser et al. 1997).

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Nationalpark Nordost-Grönland im Südwesten der Insel Traill (72°30'N, 24°00'W) und gehört zur sogenannten Hocharktis. Das Gelände liegt größtenteils tiefer als 100 m ü.NN. Die Grundgesteine aus dem Präkambrium sind mit Basalten und Sedimenten aus dem Quartär überdeckt. Die Geomorphologie ist sehr vielfältig: felsige Bereiche, sandig-kiesige Terrassen, tief eingeschnittene Bachtäler, moorige Senken, Plateaulagen und breite Flußtäler mit Geröllfeldern folgen in raschem Wechsel. Die Lufttemperatur schwankt im Sommer zwischen -5 und 15°C (Juli-Mittel 5°C). Die Jahresniederschläge betragen 300 mm. Der Schnee erreicht seine maximale Höhe im April und verschwindet im Juli vollständig. Typische Pflanzenarten der Tundra sind *Cassiope tetragona*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala* und *D. integrifolia*, *Saxifraga* sp., *Eriophorum scheuchzeri*, *Betula nana* und *Salix arctica*. Während der Aufenthalte im Untersuchungsgebiet herrschte permanente Helligkeit (Polartag).

3. Material und Methoden

In den vier Jahren wurden insgesamt 15 adulte Alpenschneehühner (7 ♂, 8 ♀) gefangen, beringt und mit Radiosendern verschiedener Hersteller (10 g, 150 MHz) versehen. Die Befestigung erfolgte mit einer dicken Schnur, die hinreichend locker um den Hals der Vögel gelegt und im Gefieder verborgen wurde. Der Sender befand sich jeweils im Kropfbereich, die flexible Funkantenne ragte nach hinten über den Körper des Vogels. Diese Befestigungsmethode hat sich bei kleineren Rauhußhühnern vielfach bewährt (z. B. beim Haselhuhn, Lieser 1994). Am Ende einer jeden Feldsaison wurden alle Alpenschneehühner wiedergefangen und vom Sender befreit. Behinderungen der Vögel oder erhöhte Verluste durch Prädation ließen sich nicht feststellen. Da die Zahl der Sender aus Kostengründen begrenzt war, wurden weitere Jung- und Altvögel lediglich beringt (Zool. Museum Kopenhagen), zum Teil farbig. Der Fang erfolgte entweder mit einer Angel oder mit großmaschigen Japannetzen, in die die Vögel am Boden getrieben wurden (Lieser et al. 1997). Ein Hahn und eine Henne aus 1997 konnten im Folgejahr wiedergefangen werden. Der früheste Fangtermin war der 7.6. (1998), der späteste der 30.7. (1998). Die letzte Ortung eines Vogels erfolgte am 22.8. (1998).

Die Schneehühner mit Sender wurden möglichst oft telemetrisch gesucht und durch Sichtkontakt bestätigt. Das Einhalten gleicher Zeitabstände zwischen den Ortungen war nicht möglich, bedingt durch lange Fußmärsche, zeitweilige Unauffindbarkeit einzelner Vögel, technische Ausfälle etc. Die geographischen Koordinaten der Aufenthaltsorte ermittelten

wir mit einem GPS-Gerät. Der Ortungsfehler kann aus Mangel an eingemessenen Bezugspunkten nicht angegeben werden, er dürfte jedoch im Durchschnitt unter 100 m Abweichung liegen. Nach dem Auffinden der Vögel waren aus 10-20 m Entfernung ohne weitere Beunruhigung Direktbeobachtungen möglich. Hierbei wurde insbesondere auf die Vergesellschaftung der markierten Individuen geachtet.

Als Parameter zur Beschreibung der Raumnutzung wurde aus den Lokalisierungen für jedes Individuum die beanspruchte Fläche („Streifgebiet“) sowie die größte Entfernung zwischen zwei Beobachtungsorten berechnet (Tab. 1, M = ♂, W = ♀). Die Streifgebietsgrößen wurden als Konvex-Polygone mit dem Computerprogramm „Avex“ (U. Müller) unter Berücksichtigung der geographischen Breite berechnet. In den entsprechenden Abb. 1-6 wurden die Umrißlinien der Polygone aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen. Die Fälle mit wenigen Ortungen (etwa $n < 20$) sind in ihrer Aussagekraft eingeschränkt. Für W5 mit nur 5 Ortungen war eine Flächenberechnung nicht sinnvoll.

4. Ergebnisse

4.1. Chronologie der Beobachtungen

Im ersten Jahr 1996 (Abb. 1, genaue Darstellung bei Lieser et al. 1997) zeigte der Hahn M1, dessen Fortpflanzungsstatus unbekannt war, ein ausgeprägtes Umherstreifen auf 477 ha mit mehr als 5 km zwischen den am weitesten voneinander entfernten Ortungen. Bis zum

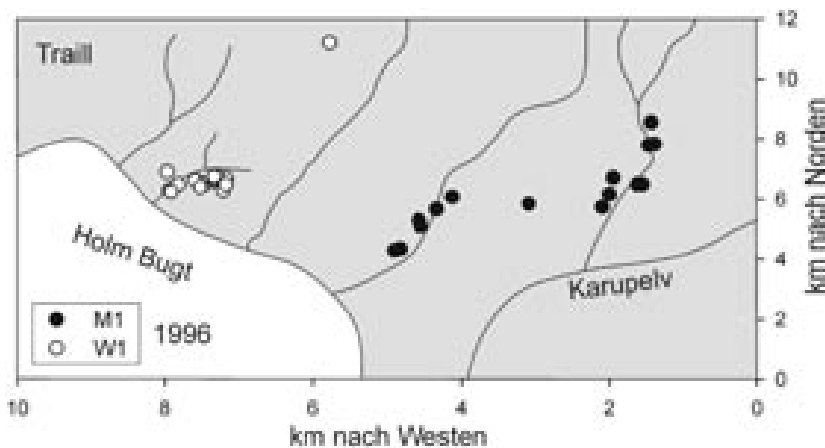


Abb. 1: Aufenthaltsorte von zwei Alpenschneehühnern im Jahr 1996 (vg. Tab. 1). – Relocations of two ptarmigan in 1996. M = ♂, W = ♀.

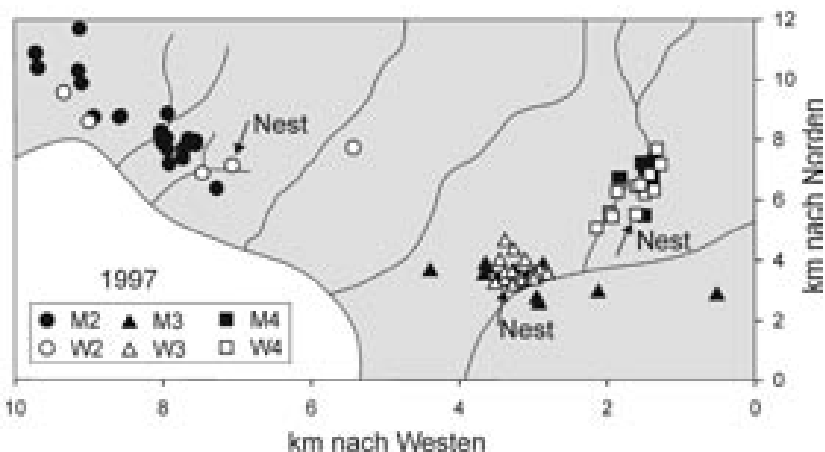


Abb. 2: Aufenthaltsorte von sechs Alpenschneehühnern, die im Jahr 1997 als „Paare“ markiert wurden (vgl. Tab. 1). – Relocations of six ptarmigan which had been marked as „pairs“ in 1997.

Tab. 1: Daten zur Raumnutzung von 15 Alpenschneehühnern in Nordost-Grönland. M=Hahn, W=Henne. Zwei Individuen (W2, M3) wurden in zwei aufeinanderfolgenden Jahren beobachtet. Die Zahl in Klammern bei W1 beinhaltet eine Ortung nach Abwanderung aus dem Brutgebiet. – Data about spacing behaviour of 15 ptarmigan in northeastern Greenland. Two individuals (W2, M3) were monitored in two consecutive years. The value in brackets in case of W1 contains one relocation after the bird had left the breeding area.

Individuum	Bemerkung	Jahr	Beobachtungszeitraum	Anzahl Ortungen	Streifgebiet (ha)	max. Entfernung zw. 2 Fundorten (m)
M1	Status unklar	96	2.7.-11.8.	17	477	5180
W1	mit Küken	96	22.7.-11.8.	18	35	970 (5270)
M2	beim Fang zusammen,	97	26.6.-12.8.	23	408	5620
W2	später Gelegeverlust	97	26.6.-12.8.	9	392	4320
M3	beim Fang zusammen, Brut	97	27.6.-10.8.	25	383	3950
W3	erfolgreich	97	27.6.-4.8.	32	57	1480
M4	beim Fang zusammen,	97	23.6.-11.8.	18	100	2380
W4	später Gelegeverlust	97	23.6.-11.8.	18	82	2740
M5	Status unklar	98	10.7.-12.8.	25	245	2910
M3	beim Fang zus. mit W5	98	7.6.-29.7.	34	745	6930
M6	Status unklar	98	29.6.-12.8.	31	68	1500
M7	mit Familie	98	19.6.-12.8.	36	576	4230
W2	mit Küken	98	30.7.-22.8.	12	62	2330
W5	tot vor Schlupf d. Küken	98	7.6.-29.6.	5		640
W6	später Gelegeverlust	99	17.7.-28.7.	14	28	1150
W7	ohne Küken	99	21.7.-1.8.	12	247	3070
W8	ohne Küken	99	18.7.-1.8.	15	137	3680

Abb.3: Aufenthaltsorte von sechs Alpenschneehühnern im Jahr 1998 (vgl. Tab. 1). – Relocations of six ptarmigan in 1998.

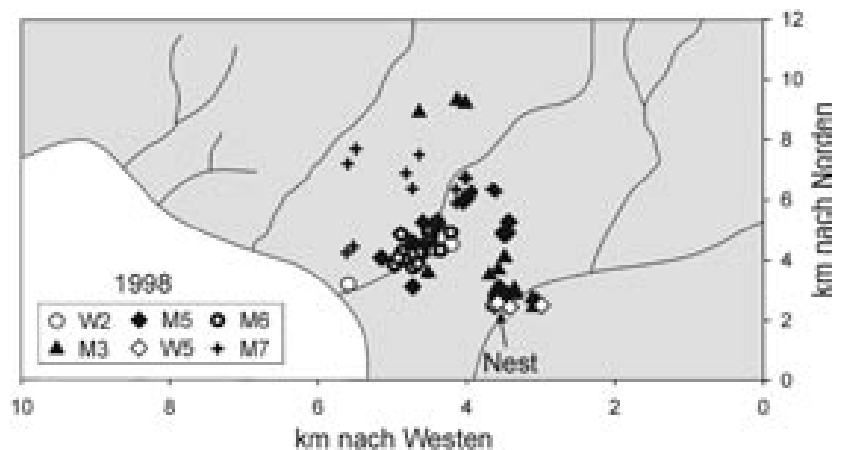
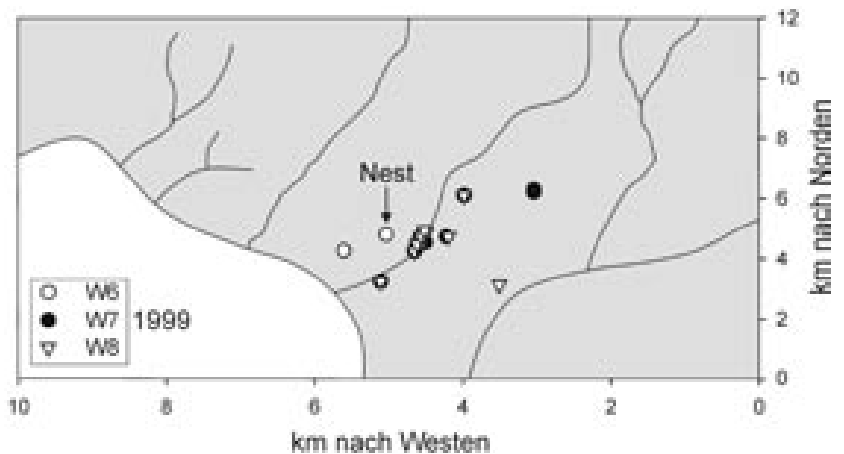


Abb.4: Aufenthaltsorte von drei Alpenschneehühnern im Jahr 1999 (vgl. Tab. 1). – Relocations of three ptarmigan in 1999.



28.7. wurde er immer allein angetroffen, am 29.7. etwa 30 m von einer Henne mit 12 kleinen Küken entfernt, dann bis zum 11.8. zumeist mit einem unmarkierten Hahn zusammen. Die Henne M1 führte zum Zeitpunkt der Markierung 7 kleine Küken, mit denen sie sich bis zum 7.8. auf etwa 35 ha Fläche aufhielt, öfters mit einem unbekanntem Hahn und 1-2 Hennen mit anderen Küken zusammen. Am 11.8. war sie wieder mit zwei Hennen und Küken in mehr als 5 km Entfernung landeinwärts anzutreffen (Tab. 1, Wert in Klammern).

1997 wurden zu einem relativ frühen Zeitpunkt drei „Paare“ Alpenschneehühner markiert. Während die Hennen bereits das vollständige „Tarnkleid“ für die Brutsaison trugen, waren die Hähne noch überwiegend weiß. Sie saßen auf einer Warte und schienen die nahrungssuchenden ♀ zu beaufsichtigen. Nach der Freilassung flogen Hahn und Henne jeweils gemeinsam ab. Diese Umstände ließen darauf schließen, daß es sich um Fortpflanzungspartner handelte (vgl. Salomonsen 1950; Höhn 1980; Unander & Steen 1985). Diese „Paare“ zeigten ein deutlich unterschiedliches Raum-Zeit-Verhalten (Abb. 2). Während M2 unmittelbar nach dem Fang W2 verließ und sich mehr als 5 km nach Westen verlagerte, hielten M3 und besonders M4 einen engeren Kontakt zu den betreffenden ♀. Bedingt durch einige Ausflüge südlich des Flusses Karupelv erreichte das Streifgebiet

von M3 allerdings auch eine Ausdehnung von 4 km. Nach dem Verlust ihres Geleges am 10.7. (durch Prädation) begann W2 umherzustreifen, verschwand am 11.7. und wurde erst am 7.8. in mehr als 2 km Entfernung westlich vom Neststandort wiedergefunden. Ihr Aktionsgebiet hatte eine Länge von 4,3 km. W4, die ebenfalls ihr Gelege am 10.7. verlor, blieb dagegen mit ihrem Partner auf kleiner Fläche in einem Flußtal (auf 80-100 ha mit 2,3-2,7 km) zusammen. Die Henne W3, die erfolgreich brütete und eine Zeitlang Küken führte, hatte ein ähnlich kleines Streifgebiet wie W1 bis zu deren Verlagerung nach Nordosten.

Im Jahr 1998 (Abb. 3) waren die Beobachter deutlich früher im Gebiet als in den anderen Jahren. Bereits am 7.6. wurde wiederum ein Schneehuhnpaar markiert, der aus dem Vorjahr bekannte M3 und eine unbekannte Henne (W5). Diese begann am 18.6. mit der Brut; das Gelege (12 Eier) verwaiste rasch. Die Überreste von W5 wurden am 29.6. etwa 1 km entfernt aufgefunden. Vermutlich war die Henne während einer Brutunterbrechung erbeutet worden. M3 blieb allein in einem Gebiet, das dem aus dem Vorjahr weitgehend entsprach, wanderte dann aber etappenweise fast 7 km nach Norden ab (erbeutet aufgefunden am 31.7.). Die neu markierten Hähne M5, M6 und M7 wurden auf unterschiedlich großen Flächen (68-576 ha) angetroffen, bis zum 24.7.

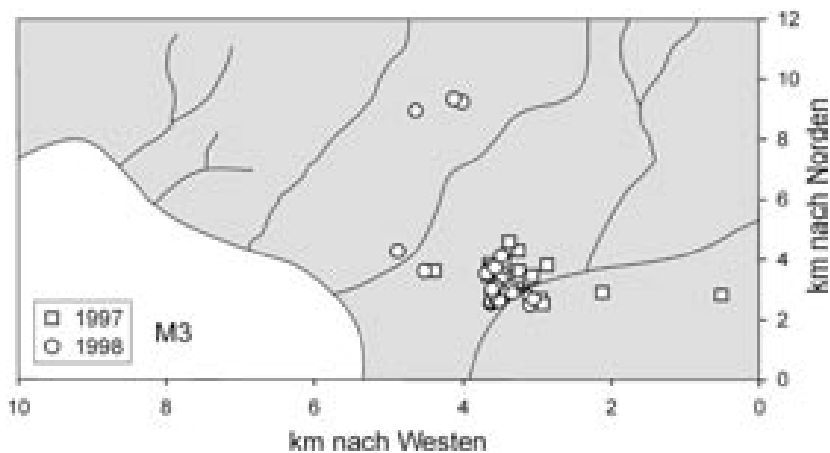


Abb. 5: Aufenthaltsorte eines männlichen Alpenschneehuhns in zwei Jahren (M3 aus Abb. 2 und 3). - Relocations of a male ptarmigan in two years.

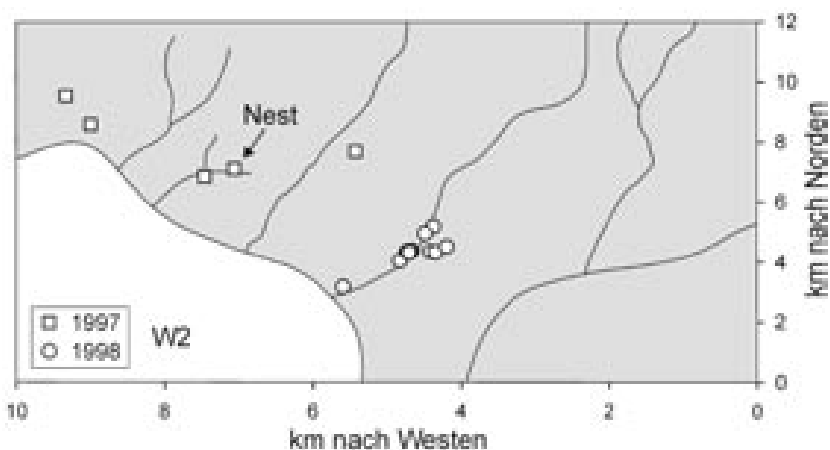


Abb. 6: Aufenthaltsorte eines weiblichen Alpenschneehuhns in zwei Jahren (W2 aus Abb. 2 und 3). - Relocations of a female ptarmigan in two years.

Tab. 2: Verhalten und Vergesellschaftung von Alpenschneehühnern, die 1997 als „Paare“ gefangen und anschließend telemetriert wurden (Individuen M2 bis W4 aus Tab. 1, vgl. auch Abb. 2). Entf. m - Entfernung zwischen den beiden Partnern in Meter, a – allein, N – auf Nest, M – mit unmarkiertem Hahn, W – mit unmarkierter Henne, W* - mit einer farbberingten Henne ohne Sender, K – mit eigenen Küken, F – mit fremder Familie, ? – kein Sichtkontakt, Leerfeld – keine Daten. – Behaviour of ptarmigan which had been captured as „pairs“ in 1997 (individuals M2...W4 from tab. 1, see fig. 2).

Tag	M2	W2	Entf. m	M3	W3	Entf. m	M4	W4	Entf. m
23.6.							Fang zusammen		0
25.6.							a	N	390
26.6.	Fang zusammen		0						
27.6.				Fang zusammen		0	a	N	510
28.6.				zusammen		0	a	N	830
29.6.	a	N	1500						
30.6.				zusammen		0	a	N	390
1.7.				zusammen		0	a	N	510
2.7.	a	N	2220	zusammen		0	a	N	1120
3.7.				W*	a	1110			
5.7.				W*	a	170			
6.7.	a	N	810	W*			W	N	640
8.7.	a	N, M	1130						
9.7.				?	N				
10.7.	a	Nestverlust		?	N		zus., Nestverlust		0
11.7.	a	M	2290						
12.7.				W*	N	730	zusammen		0
13.7.	a			?	N				
14.7.				?	N				
15.7.	a				N		zusammen		0
16.7.	a								
17.7.				a	N	690	zusammen		0
18.7.	a								
20.7.	M			a	N	340			
21.7.	M			a	N	290			
22.7.				a	N	280	zusammen		0
24.7.	a			a	N	240			
25.7.	2 M, 1 W				N				
26.7.				a	N	200	a	a	410
27.7.	W								
28.7.					N				
29.7.	W			2 M	K	1080	a	a	120
30.7.	a				K				
31.7.				a	K	290	a	a	1820
1.8.				a	K	400			
2.8.	2 M, 2 W, F								
3.8.	a			a	K	370			
4.8.				W3, W*, K	M3, K, W*, F	20	zusammen		0
5.8.	a								
6.8.				a	tot				
7.8.	a								
8.8.	a								
10.8.				a					
11.8.							a	a	1050
12.8.	a	F, M	1360						

Tab. 3: Lage der Aufenthaltsorte von fünf Hennen in Bezug zum Neststandort (in m). Schwarz – erstmals auf dem Nest; hellgrau – Gelegeverlust; dunkelgrau – Zeit mit Küken; Leerfeld – keine Daten. – Relocations of five female ptarmigan relative to the nest site (distance in m). Black – start of incubation, shaded – nest loss, dark gray – brood rearing, white – data gap.

Tag	W2	W3	W4	W5	W6
	1997	1997	1997	1998	1999
7.6.				220	
8.6.				230	
10.6.				220	
18.6.					
23.6.			370		
25.6.					
26.6.	480				
27.6.		1150, 1430			
28.6.		790			
29.6.				920 (tot)	
30.6.		280			
1.7.		180			
2.7.		390			
3.7.		450			
4.7.		670			
5.7.		430			
8.7.	330, 50				
9.7.					
10.7.			800		
11.7.	850				
12.7.			270		
15.7.			1320		
17.7.			650		780
19.7.					
22.7.			280		
26.7.			170		
27.7.					
28.7.					690, 330
29.7.		310	700		
30.7.		450			
31.7.		270	870		
1.8.		460, 890			
2.8.					
3.8.		320, 285			
4.8.		340, 280	1000		
5.8.					
6.8.		400 (tot)			
7.8.	2110				
8.8.					
10.8.					
11.8.			1480		
12.8.	3450				

zumeist allein, nur M5 war am 19.7. mit einer Henne und Küken zusammen. Vom 25.7. bis 2.8. waren sie meistens jeweils mit einem anderen Hahn, M6 auch zweimal mit einer Henne zu beobachten. M7 war vom 3.8. bis 12.8. immer mit einer unmarkierten Henne und Küken zusammen und verlagerte sich mit diesen nach Westen. Die Henne W2 aus dem Vorjahr führte bei ihrem Wiederfang am 30.7. 4 Küken und war in Begleitung des Hahnes M6. Auch diese führende Henne hatte einen recht kleinen Aktionsraum (62 ha).

1999 konnten erst ab Mitte Juli drei Hennen gefangen werden, von denen W6 noch zur Brut schritt, ihr Gelege allerdings am 28.7. verlor. W7 und W8 waren ohne Brut und streiften stärker umher. Bei fast gleicher Zahl an Ortungen waren ihre Aktionsräume etwa fünf- bis achtmal so groß wie der von W6.

4.2. Raumnutzung von bekannten Individuen in zwei Jahren

Abb. 5 und 6 zeigen die Aufenthaltsorte der zwei Individuen, die 1997 und 1998 telemetriert wurden (Tab. 1). M3 wurde am 7.6.98 wiedergefangen, 1,8 km vom Erstfangort (27.6.97) und 3,1 km vom letzten Nachweisort aus 1997 entfernt. Die gute Deckung der Ortungen aus beiden Jahren zeigt eine hohe Standorttreue dieses Hahnes, doch war das Streifgebiet 1998 mit 745 ha (6,9 km) insgesamt deutlich größer, bedingt durch die Abwanderung nach Norden. W2 hielt sich am 30.7.98 beim Wiederfang 4 km vom Erstfangplatz (26.6.97) und 7,2 km vom letzten Nachweisort aus 1997 entfernt auf. Da sie kleine Küken führte, muß sich der Neststandort ebenfalls dort in der Nähe befunden haben. Der Abstand der Nester aus 1997 und 1998 betrug daher etwa 4 km. Die Aufenthaltsgebiete aus beiden Jahren überlappten sich nicht.

4.3. Raum-Zeit-Verhalten von „Brutpaaren“

Tab. 2 zeigt das Verhalten der 1997 als „Paarpartner“ markierten Individuen und die Entfernung zwischen ihren Aufenthaltsorten (vgl. Abb. 2).

W2 wurde nach dem Fang nicht wieder zusammen mit M2 gesehen. Dieser war bereits am 2.7. mehr als 2 km von der Henne entfernt. W2 war am 8.7. während einer Brutunterbrechung in etwa 300 m Abstand vom Nest mit einem unmarkierten Hahn zusammen, flog anschließend direkt zurück und brütete weiter. Nach Verlust des Geleges war diese Henne bis zum 7.8. unauffindbar, am 12.8. war sie mit einem fremden Hahn und einer fremden Henne mit Küken zusammen, mehr als 1,3 km von M2 entfernt. Dieser war vom 20.7. bis 2.8. meist in Gesellschaft, danach wieder allein.

Das zweite Paar, M3 und W3, blieb die ersten Tage nach dem Fang zusammen. Am 3.7. war der Hahn in 1,1 km Entfernung von W3 bei einer anderen Henne (W*), die farbig beringt wurde und mit der der Hahn einige

Tage Kontakt hielt. W3 hatte zwischenzeitlich mit der Brut begonnen. An vier Tagen kam das Sendersignal von M3 von der Südseite des Karupelv, ohne daß wegen Hochwassers Sichtkontakt möglich war („?“ in Tab. 2). Als am 12.7. die Flußüberquerung gelang, wurde M3 mit W* zusammen angetroffen, 730 m vom Nest von W3 entfernt. Danach war der Hahn meist in 200-400 m Abstand vom Nest und, nach dem Schlupf der Küken, zur Henne zu finden. Am 4.8. saß der Hahn 20 m neben W3 und W*, die beide etwa gleichalte Junge führten. W* muß also auch nördlich des Karupelv gebrütet haben, vermutlich unweit von W3.

W4 begann unmittelbar nach dem Fang mit der Brut. M4 hielt sich in 0,4-1,1 km Entfernung auf, am 6.7. bei einer unmarkierten Henne. Nach Verlust des Geleges von W4 waren die Partner meistens zusammen, zwischenzeitlich aber auch bis zu 1,8 km auseinander.

4.4. Aufenthalt von Hennen in Bezug zum Neststandort

Die Lage der Aufenthaltsorte reproduzierender ♀ in Bezug zum Neststandort, und zwar vor dem Brüten und nach Gelegeverlust oder Schlupf der Küken, wird in Tab. 3 beschrieben. Kurz vor Brutbeginn hielten sich die Hennen etwa 200-800 m vom Nest entfernt auf. Während zweier Brutpausen wurde W2 am 8.7. in 330 m und 50 m Abstand vom Nest geortet. W3 war die einzige Henne, die eine längere Zeit vor dem Brüten und später mit Jungen unter Beobachtung stand. Nach dem Schlupf der Küken wurde sie meistens im Umkreis von weniger als 500 m vom Neststandort angetroffen. Die Hennen, die ihre Gelege verloren, waren unmittelbar danach in bis zu 850 m Entfernung anzutreffen. W2 wanderte sogar ab, während W4 an ihrem Brutgebiet festhielt.

5. Diskussion

5.1. Methodische Gesichtspunkte

Angaben zur Raumnutzung von Alpenschneehühnern sind in der Literatur spärlich und teilweise methodisch unklar, z. B. die Abgrenzung von Revieren unmarkierter Individuen (Bossert 1980) oder die Berechnung von „Territoriumsgrößen“ aus Telemetriedaten (Unander & Steen 1985). Auch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind fragmentarisch, da sie sich auf kurze Beobachtungszeiträume im Sommer und bei einigen Individuen auf wenige Lokalisierungen beziehen. Aus dem letztgenannten Grund wurden außer der Größe der Streifgebiete, die sehr stark von der Anzahl der Ortungen abhängt, auch Entfernungen berechnet, die einen Eindruck von den Ortsveränderungen der Schneehühner vermitteln (z. B. Abstand der entferntest gelegenen Ortungen, Abstand von Paarpartnern zueinander, Abstand der Hennen von ihren Nestern). Viele ältere Literaturangaben zum Raum-Zeit-Verhalten von

Alpenschneehühnern beruhen auf der Sichtung unmarkierter Individuen (z. B. Salomonsen 1950; Watson 1965; Kretschmar et al. 1978; Marti & Bossert 1985; Bossert 1980, 1995; Bergmann & Engländer 1996) und lassen nur eingeschränkte Aussagen zu. Alpenschneehühner sind auch im Sommer perfekt getarnt und entziehen sich geschickt einer systematischen Beobachtung. Ohne Sendersignale ist es unmöglich, bestimmte Individuen mit einer gewissen Regelmäßigkeit zu finden und zu identifizieren. Gefiedermerkmale, die sich während der Mauser ohnehin ständig ändern, oder Beringung allein reichen nicht aus. Aus diesen Gründen müssen auch Angaben zur Vergesellschaftung fehlerhaft sein, denn sie betreffen nur die Vögel, die die Untersucher gesehen haben. Aber Schneehühner, die man nicht sieht, können trotzdem anwesend sein. Mehrmals entdeckten wir unmarkierte Vögel wenige Meter neben den Sendertieren erst nach längerer Beobachtung oder zufällig beim Verlassen des Beobachtungsortes. In Jahren anscheinend geringer Schneehuhndichte (z. B. 1996) führte uns die Telemetrie weniger Vögel plötzlich zu größeren Ansammlungen, die bei Routinegängen verborgen blieben.

Da die Lemming-Forschungsarbeiten jährlich gegen Ende der Schneeschmelze beginnen, kamen die Untersucher zu spät ins Gelände, um die Etablierung von Revieren der ♂ und die Balz zu verfolgen. Ferner konnten keine Kopulationen (und damit auch keine außerhalb des Paarbundes) beobachtet werden, so daß die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Hähnen und Küken letztlich unbekannt sind. Die Balz beginnt in der Hocharktis Grönlands in der zweiten Aprilhälfte, wenn die Vögel ihr winterliches Umherstreifen in größeren Gruppen aufgeben (Salomonsen 1950).

5.2. Größe der Streifgebiete

Boertmann (1994) liefert aus verschiedenen Gebieten Grönlands Angaben zur Siedlungsdichte des Alpenschneehuhns. Die Werte liegen zwischen 0,16 und 1,78 „Paaren“/km², was umgekehrt Flächen von 56 bis 625 ha pro „Paar“ ergibt, und passen gut zu unseren Raumnutzungsdaten. In der Literatur finden sich keine Angaben über echte Streifgebietsgrößen von Alpenschneehuhn-Individuen im Sommer, sondern lediglich über die „Revier“, die die Hähne im Frühjahr abgrenzen. Diese Daten sind einander sehr ähnlich: Schweizer Alpen 10-35 ha (Bossert 1980), Schottland 2-30 ha (Watson 1965), Spitzbergen 3-50 ha (Unander & Steen 1985), Alaska 1,4-10,4 ha (Bart & Earnst 1999). Bemerkenswert war auf Traill die Tatsache, daß sich verpaarte Hähne bis mehr als 1 km von der Henne entfernten (z. B. M3 am 3.7. und 29.7.97, M4 am 2.7.97, Tab. 2) und wieder zurückkehrten. Hinzu kommen echte Abwanderungen von Hähnen während der Brutzeit (M2, Tab. 2), später mit einer Familie (M7 nach Westen im Jahr 1998, Abb. 3) oder im Spätsommer allein (M3 nach Norden im

Jahr 1998, Abb. 6). Da aus einigen der oben genannten Vergleichsregionen ebenfalls Ortsveränderungen nach der Brutzeit beschrieben sind, muß man auch dort von Sommerstreifgebieten ausgehen, die wesentlich größer sind als die Reviere der Hähne im Frühjahr.

Die auf Traill reproduzierenden Hennen (W1, W2, W3 und W6) bewegten sich auf Flächen von 30-60 ha, auch vor Brutbeginn zeigten sie eine gewisse Bindung an den Neststandort (Tab. 1 und 3). Steen & Unander (1985) fanden mit Telemetrie auf Spitzbergen heraus, daß Hennen mit Küken die Brutplätze rasch verließen und bis etwa 2 km in niedrigere Lagen abwanderten, wo sie sich in günstigen Nahrungshabitaten auf 50 ha Fläche zusammenschlossen. Ein Sonderfall war unsere Henne W1 im Jahr 1996, die sich Mitte August mit Küken über 5 km landeinwärts verlagerte. In Island ist sogar eine echte Abwanderung von ♀ über 240 km belegt, allerdings ohne Bezug zur Brut (Nielsen 1997). Die von uns in zwei Jahren telemetrierten Individuen verhielten sich unterschiedlich (M3 standortstreu, W2 mit Verlagerung, Abb. 5 und 6). Auf Spitzbergen hatten Hähne von Jahr zu Jahr dieselben Reviere, während Hennen wechseln konnten (Unander & Steen 1985). In Kanada waren alle Vögel sehr standortstreu, wobei in einem Fall sogar dieselben Individuen über zwei Jahre verpaart blieben (Cotter 1999). Telemetriestudien aus den Alpen (Miquet 2001; Scherini et al. 2003) lieferten leider keine Raumnutzungsdaten.

5.3. Bemerkungen zum Habitat

Ohne daß spezielle Untersuchungen zur Habitatwahl durchgeführt wurden, lassen sich hierzu einige Aussagen treffen (vgl. Lieser et al. 1997). Alpenschneehühner besiedeln auf Traill besonders gern breitere Flußtäler, wie sich auch aus Abb. 1-4 erkennen läßt. Die Talsohlen sind mit Flußgeröll bedeckt, das den Vögeln hervorragende Tarnung bietet. Insbesondere Hähne ruhen im Sommer nach Mauser ihres weißen Winterkleides häufig zwischen den runden, grauen Steinen im Flußbett. An den Unterhängen der Talflanken wachsen auf tiefgründigeren Böden anspruchsvolle Pflanzen (Kräuter), die als Nahrung wertvoller sind als Ericaceen, Seggen, Weiden oder Zwergbirken, die die Tundraplateaus zwischen den Flußtälern beherrschen. Die Kombination von leicht verdaulicher Nahrung und Tarnung bietendem Geröll machen auch den Wert der Täler als Aufzucht habitat aus (W1 in 1996, Abb. 1, W2 in 1998, Abb. 6). Vergleichbare Verhältnisse wie in den Flußtälern können am Rand von Blockhalden und Schneefeldern an Hügeln herrschen (z. B. Wohngebiet von M3 und W3). Ähnliche Sommerhabitate aus Grönland beschreibt Gelting (1937) und erklärt ihren Wert mit dem Vorkommen wichtiger Nahrungspflanzen (vor allem von *Polygonum vivipara*). Im Winter nutzen Alpenschneehühner auf Traill auch die ebene Tundra, wie Kotfunde aus abgetauten Schneehöhlen zeigen.

Zu dieser Jahreszeit stellen *Salix* und *Dryas*, die weit verbreitet sind, fast die ausschließliche Nahrung dar (Gelting 1937).

5.4. Paarungssystem

Auch ohne Klärung der Vaterschaften durch genetische Analysen geht aus unseren Beobachtungen hervor, daß die Alpenschneehühner in Nordost-Grönland keine monogamen Bindungen eingehen, sondern daß zumindest ein Teil der ♂ polygyn ist. Die Hähne M3 und M4 aus dem Jahr 1997 wurden mit fremden Hennen angetroffen, kurz bevor oder während die erste Henne brütete (Tab. 2). Die farbberingte Henne W* schloß sich mit ihren Küken der Henne W3 (ebenfalls mit Küken) an, wobei der Hahn M3 in unmittelbarer Nähe war und offensichtlich die Gruppe beaufsichtigte. Salomonsen (1950) hatte den Eindruck, daß Alpenschneehühner in Grönland monogam sind, zitierte aber bereits einen Fall von „offensichtlicher Bigamie“. Doch auch Boertmann (1994) gibt die Siedlungsdichte der Art in Grönland überwiegend noch in „Paaren/km²“ an, so daß diese Daten mit Vorsicht zu verwenden sind. Mittlerweile wurde Polygynie bei einem Teil der Alpenschneehühner in Schottland (Watson 1965), auf Spitzbergen (Unander & Steen 1985), in Kanada (Höhn 1980; Cotter 1999) und in Alaska (Bart & Earnst 1999, 0-3 ♀ pro Hahn) festgestellt. Auf Spitzbergen beobachteten Unander & Steen (1985), daß sich ein Hahn mit vier Hennen und eine Henne mit drei Hähnen paarte. Fremde ♂ können eine Henne begatten, während diese in Brutpausen das Nest verläßt (denkbar auch bei W2 am 8.7.1997, Tab. 2). Ersatzgelege befinden sich mitunter im Revier eines anderen Hahnes. Aus Kanada berichtet Cotter (1999), daß von 48 telemetrierten Hähnen nur einer zwei Hennen hatte, alle anderen waren monogam. Da der Nachweis von Polygynie aber nur durch intensive Überwachung von Individuen gelingt, können dort bei der großen Zahl von Sendervögeln weitere Fälle übersehen worden sein.

Glutz von Blotzheim et al. (1973) und Höhn (1980) schreiben Polygynie hochnordischen Populationen des Alpenschneehühners zu. Ähnliche Aussagen treffen Potapov & Flint (1989) und erklären dies mit einem gelegentlichen Weibchenüberschuß in diesen Regionen. In solchen Fällen könne ein Hahn 2-3 Hennen haben. Ob hierfür allerdings das Geschlechterverhältnis in der Population ausschlaggebend ist, erscheint fraglich. Ferner ist nicht erklärbar, warum ein Weibchenüberschuß nur in der Arktis möglich sein soll. Für Nordost-Grönland schließen wir uns eher der Interpretation von Watson (1965) aus Schottland an, wonach Hähne mit mehr als einer Henne solche Individuen sind, die große Reviere mit besserer Habitatqualität erobert haben. Bart & Earnst (1999) berichten aus Alaska, daß die Ausprägung bestimmter Körpermerkmale den Paarungserfolg der ♂ beeinflusst (Größe der Balzrosen, Flügelänge, Tarsus-

länge). Einerseits wirken diese Merkmale direkt über die Partnerwahl der ♀, andererseits indirekt dadurch, daß vitale Hähne leichter Reviere erobern können, in denen sich Hennen bevorzugt aufhalten. Ein solcher Mechanismus ist auch für Nordost-Grönland wahrscheinlich. Hier spielt die Habitatqualität in der Vorlegeperiode und zur Kükenaufzucht eine Rolle, also in einer Zeit, zu der leicht verdauliche Nahrung besonders wichtig ist. Moss & Watson (1984) diskutieren für schottische Alpenschneehühner, daß die Ernährung der Hennen über die Eiquantität den Bruterfolg beeinflusst. Auf Spitzbergen schließen sich Familien mit kleinen Küken in nahrungsreichen Habitaten zusammen (Steen & Unander 1985).

Für die Alpen wird nach wie vor Monogamie als Paarungssystem der Schneehühner angenommen (Bossert 1980; Marti & Bossert 1985; Scherini et al. 2003), ohne daß diese Frage dort allerdings untersucht wurde.

5.5. Vergesellschaftung und Raum-Zeit-Verhalten

In der Literatur findet man Aussagen zum Sozial- und Raum-Zeit-Verhalten von Alpenschneehühnern, die gebietsbezogen meist nur teilweise zu unseren Beobachtungen passen. Aus Grönland schreibt Salomonsen (1950) unter Annahme von Monogamie, daß der Hahn während der Brutzeit die Henne bewacht. Kurz vor Schlupf (Anfang Juli) verläßt er das Brutrevier bergauf, meist allein, manchmal mit 2-4 anderen Hähnen oder nicht führenden Hennen. Wenn die Küken zu zwei Dritteln ausgewachsen sind, kehrt der Hahn zur Familie zurück. In der zweiten Augushälfte ziehen die Gruppen bergauf, was mit der Phänologie der Nahrungspflanzen zusammenhängt: Durch späteren Austrieb steht in höheren Lagen frische Nahrung zur Verfügung. Bei Wintereinbruch (Oktober) kommen die Vögel wieder in tiefere Lagen. Watson (1965) berichtet aus Schottland, daß sich die Wintergruppen im März/April auflösen und die Hähne ihre Reviere einnehmen. Polygynie ist möglich. Manche Hähne bleiben den ganzen Sommer bei der Familie, ab Spätsommer bilden sich Gruppen zur gemeinsamen Nutzung bestimmter Nahrungsquellen. Kretschmar et al. (1978) melden aus Nordost-Sibirien, daß die Hähne Mitte Mai zu balzen beginnen, weitere Aussagen zum Fortpflanzungsverhalten fehlen. Im September bilden sich Gruppen aus mehreren Dutzend Individuen, die in Bergregionen aufsteigen (Herbst/Winter), später aber wieder in die Niederungen zurückkehren.

In den Alpen (Annahme der Monogamie) verlassen nach Marti & Bossert (1985) die Hähne die Hennen beim Schlupf der Küken und ziehen bergauf. Später folgen die Familien nach und bilden mit den ♂ ab Ende Juli große Gruppen. Bergmann & Engländer (1996) bezeichnen diese Gruppen als Mausertrupps (ab 2. Julidekade bis Ende August). Dieser Begriff ist irreführend, denn Alpenschneehühner nutzen nach Erlöschen

der Territorialität und bei hinreichender Mobilität der Jungen lediglich gemeinsam günstige Nahrungshabitate. Gleichzeitig läuft die Mauser ab, ohne daß diese für die Gruppenbildung ursächlich ist (anders als z. B. bei Wasservögeln, die flugunfähig werden). Scherini et al. (2003) präsentieren erstmals Telemetrieergebnisse aus den Alpen. Von Anfang Mai bis Mitte Juni gibt es „territoriale Paare“, im Oktober/November große Gruppen bis 87 Individuen. Ende März/Anfang April werden die Hähne, die „wohl alle monogam“ sind, territorial und bewachen streng die ♀. Sechs von acht Hähnen verließen den Brutplatz etwa eine Woche nach Brutbeginn, zwei blieben bis einige Tage nach dem Schlupf. Ab Juni schlossen sich nicht verpaarte Hähne zu 2-3 zusammen, später ergänzt durch verpaarte Hähne und Hennen, die die Brut verloren hatten. Bis Ende August/Anfang September blieben Mutterfamilien für sich. Die Hähne beteiligten sich nicht an der Führung der Familien.

Für Nordost-Grönland ist aufgrund unserer Beobachtungen und der zitierten Literatur als Synthese folgender Ablauf wahrscheinlich:

- Ab Ende April sind die Hähne territorial. Dominante Individuen erobern größere Reviere mit einer besseren Habitatausstattung (z. B. nahrungsreiche Flußtäler) als schwächere Hähne.
- In diesen größeren und besseren Habitaten leben mehr ♀, so daß sich die betreffenden Hähne mit mehreren Hennen paaren können (vermutlich 2-3). Hähne mit kleinen und schlechteren Revieren haben nur eine oder gar keine Henne.
- Während die erste Henne brütet, versucht ein dominanter Hahn, weitere Fortpflanzungspartnerinnen zu finden (M3 und M4 in 1997), wobei er sich mehr als 1 km vom Nest entfernen kann. In Brutpausen können wiederum die Hennen mit anderen Hähnen zusammentreffen (W2 am 8.7.97) und eventuell kopulieren.
- Nach Schlupf der Küken schließen sich die Hennen eines Revieres mit ihren Küken auf kleiner Fläche zusammen (W3 und W* in 1997). Der territoriale Hahn hält Kontakt zu dieser Gruppe (oder auch nur zu einer Familie wie M7 in 1998) und spielt nach unseren Beobachtungen eine wichtige Rolle bei der Feindvermeidung (Äußerung von Warnrufen, sogar Hassen auf Bodenfeinde wie Polarfüchse *Alopex lagopus*), nicht aber beim eigentlichen Führen oder Hudern der Küken. Entdeckten wir einen ruhenden Alpenschneehahn, so fanden wir oft die von ihm beaufsichtigte Familie in etwa 20 m Abstand in Blickrichtung des Hahnes.
- Ab etwa 20. Juli erlischt die Territorialität, und Hähne können sich zu reinen Männchengruppen (2-4) zusammenschließen oder mit anderen Hähnen und Familien größere Gruppen bilden, um günstige Nahrungsressourcen zu nutzen.
- Im Spätsommer sind dann größere Verlagerungen von Individuen oder Gruppen möglich (bis >5 km).

Dies ist als Suche nach neuen Nahrungsplätzen zu verstehen, die in der größtenteils artenarmen Tundra begrenzt sind. Hochwertige Nahrung ist vor allem im Hinblick auf ein rasches Wachstum der Jungen vor dem Wintereinbruch im September/Okttober weiterhin notwendig.

Diese Darstellung sollte allerdings nicht streng schematisch betrachtet werden, sondern als flexibles System, das sich jahresweise den ökologischen Bedingungen anpaßt. Und diese sind in der Hocharktis sehr variabel, z. B. durch unterschiedlichen Beginn der Schneeschmelze, Phänologie der Nahrungspflanzen, Schlechtwetterperioden oder durch veränderten Prädationsdruck, wie er für Traill dokumentiert ist (Sittler 1995, 2003; Zakrzewski et al. 1999). Die ausgeprägten Populationschwankungen und regionalen Wanderungen des Alpenschneehuhns in Grönland (Salomonsen 1950; Boertmann 1994) belegen die Anpassungsfähigkeit der Art an veränderte Umweltbedingungen. Weitere Telemetriestudien, die früher im Jahr beginnen und mit Habitatuntersuchungen und genetischen Analysen verbunden werden, sind unerlässlich, um ein genaueres Bild vom Fortpflanzungssystem der Art in Nordost-Grönland zu erhalten. Weiterhin sollte durch Vergleichsstudien in den Alpen geklärt werden, ob Schneehühner dort wirklich monogam sind und inwieweit dies ggf. durch andere ökologische Bedingungen als in der Hocharktis erklärbar ist. Hier könnten Unterschiede in der Orographie und damit in der Verteilung günstiger Habitate, aber auch im Lichtregime während der Fortpflanzungszeit eine Rolle spielen.

Wir danken Benoît Sittler für die Ermöglichung der Teilnahme an seinen Expeditionen sowie den grönländischen Behörden für die notwendigen Genehmigungen zur Forschung im Nationalpark. Valérie Durand wirkte im Jahr 1997 maßgeblich beim Fang der Schneehühner und bei der Datengewinnung mit. Monika Krome erstellte die Abbildungen. Bernd Leisler und Hans-Willy Ley gaben wertvolle Hinweise zum Manuskript.

6. Zusammenfassung

In den Jahren 1996-1999 wurden auf der Insel Traill (Nordost-Grönland) insgesamt 15 Alpenschneehühner (7 ♂, 8 ♀) zwischen Anfang Juni und Mitte August telemetrisch überwacht, wodurch umfangreiche Daten zu Raumnutzung und Vergesellschaftung während der Brut- und Aufzuchtzeit gesammelt werden konnten. Neu sind die Angaben über die räumliche Nähe von Paarpartnern zueinander und von Hennen zum Neststandort. Je nach Fortpflanzungsstatus der Vögel ergaben sich unterschiedliche Streifgebietsgrößen. Reproduzierende ♀ zeigten eine relativ starke Bindung an den Neststandort und bewegten sich mit ihren kleinen Küken auf 30-60 ha Fläche. Hennen, die ihr Gelege verloren, konnten bis 3,5 km abwandern. Die Streifgebiete von Hähnen waren zumeist deutlich größer (68-745 ha), der maximale Abstand

zwischen zwei Ortungen eines Hahnes betrug knapp 7 km. Hähne, die eine brütende Partnerin hatten, entfernten sich zeitweise mehr als 1 km vom Nest und wurden gelegentlich mit anderen Hennen angetroffen. Nach Schlupf der Küken hielten einige Hähne Kontakt zu den Familien und halfen bei der Feindvermeidung. Als Paarungssystem ist fakultative Polygynie anzunehmen, die den jährlich wechselnden ökologischen Bedingungen Rechnung trägt. Ab Mitte Juli erlischt die Territorialität der Hähne, und die Alpenschneehühner bilden kleine ♂- oder größere gemischte Gruppen, die sich auf der Suche nach neuen Nahrungsressourcen über mehr als 5 km verlagern können.

7. Literatur

- Bart J & Earnst SL 1999: Relative importance of male and territory quality in pairing success of male rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 45: 355-359.
- Bergmann HH & Engländer W 1996: Lebensraumnutzung des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus*) zur sommerlichen Mauserzeit. Wiss. Mitt. d. Nationalparks Hohe Tauern 2: 113-122.
- Boertmann D 1994: An annotated checklist to the birds of Greenland. Medd. om Grøn. Bioscience 38: 1-64.
- Bossert A 1980: Winterökologie des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus* MONTIN) im Aletschgebiet, Schweizer Alpen. Ornithol. Beob. 77: 121-166.
- Bossert A 1995: Bestandsentwicklung und Habitatnutzung des Alpenschneehuhns *Lagopus mutus* im Aletschgebiet (Schweizer Alpen). Ornithol. Beob. 92: 307-314.
- Cotter RC 1999: The reproductive biology of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the Central Canadian arctic. Arctic 52: 23-32.
- Gelting P 1937: Studies on the food of the East Greenland ptarmigan, especially in its relation to vegetation and snow-cover. Medd. Grönland 116: 101-196.
- Glutz von Blotzheim UN, Bauer KM & Bezzel E (Hrsg) 1973: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Akad. Verlagsges., Frankfurt a. M.
- Höhn EO 1980: Die Schneehühner. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- Kretschmar AV, Andreev AV & Kondratjev AJ 1978: Ökologie und Verbreitung der Vögel im Nordosten der Sowjetunion. Verlag „Nauka“, Moskau (auf Russisch).
- Lieser M 1994: Untersuchung der Lebensraumsprüche des Haselhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Maßnahmen zur Arterhaltung. Ökol. Vögel 16 (Sonderheft): 1-117.
- Lieser M, Zakrzewski M & Sittler B 1997: Zur Ökologie von Alpenschneehühnern *Lagopus mutus* im Sommer auf der Insel Traill, Nordost-Grönland. Ornithol. Beob. 94: 225-232.
- Marti C & Bossert A 1985: Beobachtungen zur Sommeraktivität und Brutbiologie des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus*) im Aletschgebiet (Wallis). Ornithol. Beob. 82: 153-168.
- Miquet A 2001: A study of rock ptarmigan in the Natural Park Vanoise (French Alps). Grouse News 22: 3-6.
- Moss R & Watson A 1984: Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish ptarmigan *Lagopus mutus*. Ibis 126: 212-220.

- Nielsen OK 1997: Untersuchungen am Alpenschneehuhn in Birningsstaðir in Laxárdalur von 1963 bis 1995. Bliki 18: 14-22 (auf Isländisch).
- Potapov RL & Flint VE (Hrsg) 1989: Handbuch der Vögel der Sowjetunion. Bd. 4. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- Salomonsen F 1950: Grønlands Fugle. The birds of Greenland. Verlag E. Munksgaard, Kopenhagen.
- Scherini GC, Tosi G & Wauters LA 2003: Social behaviour, reproductive biology and breeding success of alpine rock ptarmigan *Lagopus mutus helveticus* in northern Italy. Ardea 91: 11-23.
- Sittler B 1995: Response of stoats (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in North East Greenland: preliminary results from a long-term study. Ann. Zool. Fennici 32: 79-92.
- Sittler B 2003: Die Reaktion von Schnee-Eulen auf die zyklischen Populationsschwankungen von Lemmings. Kauzbrief 15: 36-41.
- Steen JB & Unander S 1985: Breeding biology of the Svalbard rock ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. Ornis Scand. 16: 191-197.
- Unander S & Steen JB 1985: Behaviour and social structure in Svalbard rock ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. Ornis Scand. 16: 198-204.
- Watson A 1965: A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. J. Anim. Ecol. 34: 135-172.
- Zakrzewski M, Lieser M & Sittler B 1999: Zur Raumnutzung eines Polarfuchspaars (*Alopex lagopus*) in zwei aufeinanderfolgenden Sommern in Nordost-Grönland. Z. Jagdwiss. 45: 134-138.