



Anzeiger

der
Ornithologischen Gesellschaft
in Bayern

Zeitschrift baden-württembergischer und bayerischer Ornithologen

Band 21, Nr. 1/2

Ausgegeben im April

1982

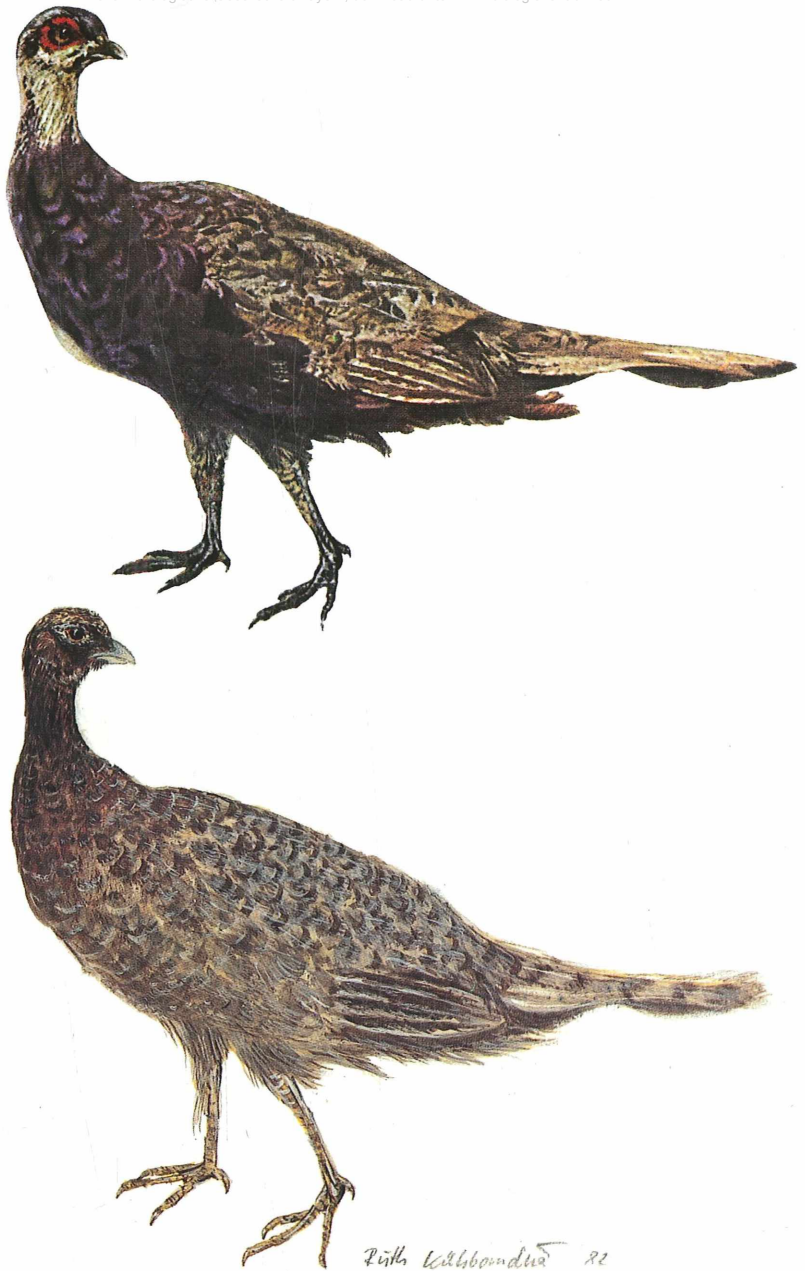
Anz. orn. Ges. Bayern 21, 1982: 3–19

Verdrängte der Fasan *Phasianus colchicus* das Birkhuhn *Tetrao tetrix*?

Von **Josef Reichholf**

1. Das Problem: Rückläufige Birkhuhn-Bestände

Der alarmierende Rückgang der bayerischen Bestände des Birkhuhns *Tetrao tetrix* veranlaßte das Bayerische Landesamt für Umweltschutz, einen Forschungsauftrag über „Das Birkhuhn in Bayern“ zu vergeben. Die von der Abteilung für Wildforschung und Jagdkunde der Universität München durchgeführte Studie liegt inzwischen publiziert vor (SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER 1981). Danach erscheint lediglich das Birkhuhnvorkommen im Hochgebirge längerfristig gesichert. Alle außeralpinen Vorkommen sind gefährdet (Rhön, Bayerischer Wald) oder dem Aussterben nahe (Oberfranken, Oberpfälzer Wald und Moore des Alpenvorlandes). Ähnliche Situationen finden wir auch in den anderen Gebieten Mitteleuropas mit Birkhuhnvorkommen (GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973). Die Rückgangsursachen sind keineswegs klar: „In manchen Fällen ist der Komplex von Ursachen, der zum Rückgang einer Tierart führt, nur schwer durchschaubar. Beim Birkhuhn ist dies so.“ Mit dieser lapidaren Feststellung leiten SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) ihre Studie ein und nehmen damit ihr Ergebnis gleichsam vorweg!



Hybriden *Phasianus colchicus* ♂ × *Tetrao tetrix* ♀ (aus POCCHI – oberes Exemplar – und Orig. aus der Zoologischen Staatssammlung München; R. KÜHBANDNER ©).

Landnutzungsänderungen (Intensivierungen), Aufforstungen und Störungen, aber auch Feinddruck („In solchen Fällen – gemeint sind menschliche Störungen – ist nicht auszuschließen, daß Beutegreifer – gemeint ist speziell der Habicht – einen höheren Wirkungsgrad auf eine Birkhuhnpopulation entwickeln und die Abnahme einer Population beschleunigen können“ – SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER 1981; Einschübe im Zitat vom Verf.!) werden genannt. Dagegen messen SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) den Krankheiten und Parasiten kein Gewicht zu. Auch Einwirkungen von Klima und Witterung werden von den genannten Autoren für die bayerischen Birkhuhnvorkommen als weitgehend unbedeutend erachtet und mit dem Hinweis auf die morphologischen und ethologischen Anpassungen dieser Vogelart an kaltes Klima zurückgestellt, auch wenn sie in den borealen Teilen des Birkhuhnareals erhebliche Schwankungen – doch offenbar keine gerichtete Abnahme – auszulösen vermögen. Der Rückzug des Birkhuhnes aus den witterungsmäßig günstigeren Tieflandsgebieten in die ungünstigeren Hochlagen oder naßkalten Hochmoore dürfte jedenfalls für die mitteleuropäischen Verhältnisse recht eindeutig gegen klimatische Änderungen seit der Jahrhundertwende als zentrale Ursache für die rückläufige Bestandsentwicklung sprechen.

Merkwürdigerweise fehlen in der „Diskussion der begrenzenden Faktoren“ bei SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) aber Konkurrenten. Nur Feinde bzw. Parasiten und Krankheiten werden von den biotischen Faktoren neben Landnutzungsänderungen (also Lebensraum und Nahrung) und den abiotischen (Klima und Witterung) mehr oder weniger ausführlich berücksichtigt. Da keine Art für sich isoliert unter Freilandbedingungen existiert, müssen jedoch für eine autökologische und/oder populationsökologische Analyse grundsätzlich auch potentielle Konkurrenten in Betracht gezogen werden (Ob man sie dann als unbedeutend für die Steuerung der Populationsdynamik zurückweist, ist eine andere Sache und kann erst nach einer entsprechenden Analyse entschieden werden!).

Daß beim Rückgang der Birkhuhnbestände möglicherweise auch konkurrierende Arten mitspielen, soll diese Untersuchung aufzeigen.

2. Areal und Arealdynamik des Birkhuhns

Als paläarktischer Faunentyp (ohne unmittelbare generische Entsprechung in Nordamerika, der Nearktis) bewohnt das Birkhuhn boreale, gemäßigte und subalpine Regionen über die gesamte nördliche Paläarktis hinweg – von Großbritannien bis Ostsibirien – zwischen den Juli-Isothermen von etwa 11°C im Norden und 22–24°C im Süden (Voous 1962). In diesem vergleichsweise riesigen Areal bildet es eine Reihe von Unterarten

(nach STEGMANN 1932 sieben, die aber offenbar klnal auftreten; GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973) aus, die jedoch nicht, wie SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER irrtümlich angeben, bis nach Südasien, also in die orientalische Faunenregion, die Heimat und das Ausbreitungszentrum der Fasane, reichen. Als „Glazialrelikt“ kommt das Kaukasus-Birkhuhn *Tetrao mlokosiewiczi* mit sehr begrenztem, vom übrigen Birkhuhnvorkommen isolierten Areal im Kaukasus im Bereich der oberen Baumgrenze vor (Abb. 1).

Diese Art steht *Tetrao tetrix* systematisch sehr nahe; ihr Areal verhält sich allopatrisch, so daß beide als Angehörige eines Superspezies-Komplexes betrachtet werden können. STEGMANN (1932) nimmt an, daß sich die Trennung vom Kaukasus-Birkhuhn im oberen Tertiär vollzogen hat. Er

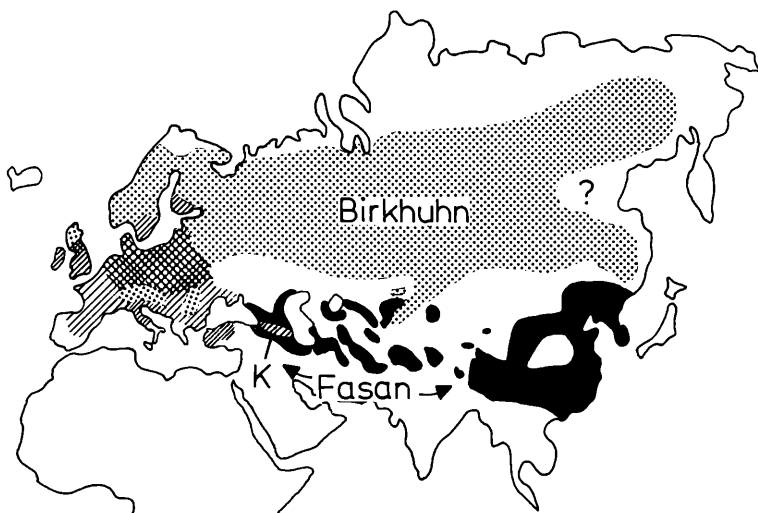


Abb. 1

Areale von Fasan *Phasianus colchicus* und Birkhuhn *Tetrao tetrix* sowie des Kaukasus-Birkhuhns *Tetrao mlokosiewiczi* (K). Die Einbürgerungsgebiete des Fasans in Europa und der westlichen Türkei sind schraffiert, die Überschneidungsgebiete mit dem Birkhuhnareal kariert (Mitteleuropa) angegeben. Die natürlichen Vorkommen waren geographisch vollständig getrennt und im Überschneidungsbereich in Mitteleuropa und England erfolgte inzwischen eine praktisch vollständige geographische Trennung der Einzelareale. *Areas of Black Grouse (Birkhuhn) and Pheasant (Fasan) occurrence with the isolated Caucasian Black Grouse (Tetrao mlokosiewiczi = K) and the overlap region (chequered) in Britain and Central Europe, where the Pheasant has been introduced (hatched). The overlapping areals separated again recently by the retreat of the Black Grouse.* Kombiniert nach DELACOUR (1977) und VOOS (1962).

schloß daraus, daß das Birkhuhn überhaupt erst zu dieser Zeit die westliche Paläarktis besiedelte.

Das europäische Birkhuhn-Vorkommen wäre demnach ein relativ junger, vorgeschobener Teil des Hauptareals der Art. Diese Arealodynamik wurde wohl mit Sicherheit noch verstärkt, als der Mensch zur Zeit der großen Rodungen die bis dahin reichlich geschlossenen Laubwaldbestände im zentraleuropäischen Flachland und in mittleren Höhenlagen öffnete. Dabei entstand ein maximaler „Waldrandeffekt“ Genau dieser Zone ordnet Voous (1962) aber das Birkhuhn ökologisch zu!

Die Ausbreitung in Mitteleuropa war selbst im 19. Jahrhundert offenbar noch gar nicht beendet. So erfolgte „die Einwanderung ins Münsterland sehr plötzlich um 1870; 20 Jahre später war die Art in fast allen Heiden und Mooren verbreitet und um 1900 erreichte sie die höchste Bestandsdichte und größte Ausbreitung“ (GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973). Ähnliche Beispiele einer durchaus noch positiven Arealodynamik in der 2. Hälfte des letzten Jahrhunderts und um die Jahrhundertwende gibt es in Anzahl. Der massive Rückgang der Bestände, verbunden mit einer starken Schrumpfung des Areals im Bereich der außeralpinen Vorkommen bis zu den Bereichen der großen norddeutschen Moorgebiete hin, setzte dann um die Jahrhundertwende oder zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein. Er erreichte die größte Beschleunigung in den Nachkriegsjahren, etwa zwischen 1950 und 1970. Heute treffen nicht nur für Bayern die zitierten Feststellungen von SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) über den hohen Gefährdungsgrad der außeralpinen Vorkommen in vollem Umfang zu.

Kaum hatte sich das Areal zwischen den alpinen und skandinavischen Vorkommen geschlossen, brach es wieder auf und es kam zu einer vergleichbaren Disjunktion, wie sie sich zwischen dem borealen *T. tetrix*- und dem kaukasischen *T. mlokosiewiczi*-Areal zeigt.

Die Bestandsabnahme stellt daher primär eine Arealveränderung dar – in Bayern z. B. ein Arealschwund um mehr als 50 % in rund 30 Jahren! Die alpinen Vorkommen weisen dagegen ein stabiles Teilareal und höchstens lokale, durch übermäßigen Wintersport verursachte Abnahmen auf. Der allgemein abnehmende Trend der außeralpinen Vorkommen scheint sie nicht zu betreffen.

Damit stellt sich die Frage nach den spezifischen Ursachen der außeralpinen Arealschrumpfung. Die hierzu von SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) in Betracht gezogenen Faktoren und Faktorenkomplexe lieferten allerdings keine schlüssige Erklärung, wie die Autoren selbst einleitend zu ihrem Gutachten feststellten. Die Hauptfaktoren werden in den Lebensraumveränderungen („Habitatverlusten“) und in Störungen gesehen:

„Neben Habitatverlusten durch Änderungen in der Landnutzung wird das Birkhuhn am empfindlichsten durch direkte Störungen getroffen. In den meisten Fällen wirken beide Faktorenkomplexe zusammen“ – resümieren die Autoren.

Daß diese Feststellung zutrifft, kann sicher nicht generell in Abrede gestellt werden, auch wenn sie sich nicht mit einwandfreien, quantitativen Daten belegen läßt. Die grundsätzlichen Schwierigkeiten der über das bloße „Beschreiben“ hinausgehenden, quantifizierenden Erfassung des Habitats (vgl. z. B. MAGERL 1981) – die für das Birkhuhn noch aussteht – und damit auch die Erfassung der „Veränderungen“ sowie die entsprechenden Probleme bei der sauberen Quantifizierung des Faktors „Störung“ stehen dem entgegen. Einer der zentralen Faktoren der ökologischen Nische einer Art, die **Nahrung** und ihre artspezifische Zusammensetzung bzw. Verfügbarkeit erweist sich bei näherer Betrachtung der vorliegenden Ergebnisse (z. B. GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973, LINDNER 1977) als kaum brauchbar für eine präzise Einordnung des Birkhuhns, da das Spektrum bei dieser Art zu breit und zu variabel ausfällt. Es ist wenig wahrscheinlich, daß man die jüngsten Arealveränderungen hierauf unmittelbar beziehen kann. Daher ist es durchaus gerechtfertigt, weitere, bislang unberücksichtigte Faktoren in Betracht zu ziehen.

3. Einbürgerung des Fasans

Schon zu Anfang des 14. Jahrhunderts gab es in Bayern Fasane. Das beweist eine vom 26. Februar 1330 stammende, mit Siegel versehene Urkunde des Kaisers Ludwig des Bayern, in der er für ein Gebiet in der Umgebung von Ingolstadt das Jagdrecht auf Hasen, Rebhühner und Fasanen verleiht und die Jagdberechtigten auch zur Hege verpflichtet (POCCI 1906).

Ausführlich berichtete NIETHAMMER (1963) über die Einbürgerung des Fasans, auf die deswegen hier nicht näher eingegangen werden soll, soweit sie den außerbayerischen Raum Mitteleuropas betrifft.

Für Bayern läßt sich festhalten, daß Fasanen die längste Zeit, nämlich bis ins ausgehende vorige Jahrhundert, weitestgehend in Großgehegen, den sogenannten „Fasanerien“ gehalten wurden. Das hängt eng mit der früheren Struktur des Jagdrechts zusammen. Graf von POCCHI (1906) hat hierzu in beispielhafter Genauigkeit die Entwicklung seit der ersten urkundlichen Erwähnung des Fasans zusammengestellt.

Böhmen war lange Zeit der hauptsächliche Lieferant von Jagdfasanen oder deren Eier. Die Vögel kamen zu Zehntausenden! POCCHI (1906) schreibt, daß „heute die Einfuhr aus dem Auslande verhältnismäßig ge-

ring“ sei. Das war zur Jahrhundertwende. Die von ihm angeführten Zahlen: 8–12 000 Stück jährlicher Import aus Böhmen, Ungarn und Oberösterreich – das hielt er für gering!

Um die Jahrhundertwende kam noch der größte Teil dieser Importe – wie vor 1850 fast ausschließlich – in die Fasanerien. So machte selbst im Jahre 1904 der Fasanerien-Anteil in Oberbayern (angegebener Fasanenbestand: 32 160 Stück) noch 67 % der Strecke, in der Oberpfalz gar 96 % aus. Die Strecken in Franken lagen insgesamt noch so niedrig, daß sie jene einer einzigen südbayerischen Fasanerie nicht einmal zusammen erreichten! Freilebende Bestände brachen immer wieder zusammen und ließen sich danach nur mit massiven Aussetzungsaktionen erneuern. Fasaneneier aus Böhmen wurden dazu nicht selten 100 Stunden weit zu Fuß getragen, um ihr Zerbrechen zu verhindern (alle Angaben nach POCCHI 1906).

Der Fasan hatte also in Bayern längst noch nicht flächenhaft festen Fuß gefaßt, als kurz nach der Jahrhundertwende, z. B. im Jahre 1905, die bayerische Gesamtstrecke schon auf 45 095 Fasane geklettert war*. Jetzt erst setzte die rapide Bestandszunahme ein, die sich im fast kontinuierlichen Anstieg der Jagdstrecken äußerte. Der Durchschnitt für die Jagdjahre 1936–1939 betrug nach den Statistiken des Deutschen Jagdschutz-Verbandes in Deutschland bereits über 340 000 Stück. Einem kriegsbedingten Streckenabfall folgte dann eine zweite Phase noch stürmischerer Bestandsentwicklung, die mit rund 1,4 Millionen zu Beginn der 70er Jahre in der Bundesrepublik (198 088 Ex. in Bayern im Jagdjahr 1974/75) ihren Höhepunkt erreichte. Für Bayern bedeutet dies etwa eine Vervierfachung der Strecke in 70 Jahren. Das Land kann nun außerhalb des Gebirges und großer, geschlossener Nadelwaldgebiete als flächenhaft vom Fasan besiedelt gelten (BEZZEL, LECHNER & RANFTL 1980). Seine Rasterfrequenz liegt mit 80–85 % sehr hoch. Die Grenze der Höhenverbreitung bewegt sich bei etwa 600 m NN. Im Grenzbereich zwischen 500 und 600 m Meereshöhe brechen Lokalpopulationen immer wieder zusammen und werden durch erneute Aussetzungen „aufgefrischt“. In weitaus überwiegendem Maße dominiert die Mischrasse *colchicus* x *torquatus* des Edel- oder Jagdfasans *Phasianus colchicus*. Andere Arten von Fasanen spielen mengenmäßig keine Rolle, auch wenn sie da und dort im Freiland vorkommen, wie z. B. *Phasianus versicolor* oder der Goldfasan *Chrysolophus pictus*.

*) Das ist fast die gleiche Strecke wie 1979/80 (49 333 Fasane in Bayern). In den 60er und 70er Jahren wurden die Rekordstrecken mit dem 3- bis 4fachen dieses Wertes erzielt!

4. Geographische und ökologische Einnischung des Fasans

Das Ursprungsgebiet und Ausbreitungszentrum der Fasane liegt wahrscheinlich in den Bergen des östlichen Himalaya und Westchinas (DELA-COUR 1977). Es befindet sich damit im Grenzbereich der südöstlichen Paläarktis und der Orientalis, die insbesondere im indochinesisch-malaysischen Raum viele Fasanenarten enthält. *Phasianus colchicus* nimmt eine nördliche Randposition ein und besiedelt in einer Reihe von Unterarten und Formen den ganzen südpaläarktischen Randbereich von China bis zum Schwarzen Meer (Abb. 1). Im Vergleich zu den systematisch den Phasianinen nahestehenden Birkhühnern (2 Arten) ergibt sich damit eine vollständige geographische Trennung der natürlichen Artareale mit vergleichsweise sehr kleinen Kontaktzonen im Falle des Kaukasus-Birkhuhns mit den beiden Fasanrassen *P. colchicus colchicus* und *P. c. septentrionalis* (DELA-COUR 1977) sowie möglicherweise eine weitere Kontaktzone in der Mandschurei zwischen *Tetrao tetrax ussuriensis* und *Phasianus colchicus pallasi* (DELA-COUR 1977). Ob diese letztere Kontaktzone tatsächlich vorhanden oder nur das Ergebnis ungenauer kartographischer Darstellung der Areale ist, kann mangels einschlägiger Untersuchungen derzeit nicht entschieden werden. Zu einer **Überlagerung** von Teilen der beiden natürlichen Artareale scheint es jedoch nirgends gekommen zu sein.

Das änderte sich erst, als in historischer Zeit das Areal des Fasans aus dem kleinasiatischen Grenzraum (und unter späterer Verwendung aller möglichen Rassen) durch aktive Einbürgerungen ausgeweitet und mittlerweile über den größten Teil Europas hin ausgedehnt wurde. Abb. 1 zeigt, daß sich nun eine großflächige Überschneidung im mitteleuropäischen Bereich ergibt, die in diesem Ausmaß sonst nirgends auftritt.

Als typischer Vertreter der Anpassungsrichtung der Fasane wählt der Jagdfasan vergleichbare Waldrand-Habitate wie in seinen Ursprungsgebieten, wobei die für die verschiedenen Rassen gemeinsamen Strukturmerkmale des Lebensraumes in der Kombination von offenem Gelände und Bäumen zu finden sind. Brüten in guter Deckung unter Büschen, übernachten „aufgebaumt“, gute Lauffähigkeit in offener Landschaft und „explosive“ Starts beim Abfliegen mögen als wesentliche Anpassungsmerkmale der Art an den Saumbereich von Wald und offener Landschaft gewertet werden. Aber es gibt deren viel mehr (vgl. GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973 oder DELA-COUR 1977 u. a.). Unabhängig von Meereshöhe und klimatischen Grenzbedingungen betrachtet, besetzt der Fasan demnach eine zumindest im Grundsatz ähnliche Position wie das Birkhuhn: „Das Birkhuhn ersetzt ökologisch das Auerhuhn an Waldrändern und in weniger dicht bewaldeten Gebieten, das Moorschneehuhn und Al-

penschneehuhn in dichter bewaldeten Gebieten“ (Vooüs 1962). NIETHAMMER (1942) nennt ähnliche Lebensraumtypen und fügt im Flachlande Heiden, Moore, lichte Wälder mit vielen Blößen und jungen Anpflanzungen sowie Auwälder hinzu. Vergleichbare Angaben finden sich in den anderen ornithologischen Werken des ausgehenden 19. und beginnenden 20. Jahrhunderts.

Große Ähnlichkeiten bis zur weitgehenden Übereinstimmung lassen sich auch in der Art der Nahrung finden, wenn man die Zeit des Hochwinters ausklammert. Die Schnabelmorphologie bringt ebenfalls nur geringfügige Unterschiede, soweit es den rein funktionellen Aspekt von Nahrungsgröße und -aufnahme betrifft. Vom Spaltwinkel zur Spitze gemessen sind die Schnabellängen mit etwa 3 Zentimetern bei beiden Arten recht ähnlich. Beim Birkhuhn ist der Schnabel etwas dicker, was möglicherweise mit der Art der Winternahrung zusammenhängt (ZETTEL 1974). Trotz äußerlich großer Gefieder-Unterschiede bei den Hähnen bewegen sich die Körpergewichte bei beiden Geschlechtern im gleichen Größenbereich: bei ♀ knapp 1000 g, bei ♂ gut 1200 g im groben Mittel. Das gilt für beide Arten, auch wenn man die detaillierteren Angaben bei GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL (1973) heranzieht. Ein ähnlicher Grundumsatz bzw. Nahrungsbedarf wäre daher zu erwarten, wobei das dichtere Federkleid der Birkhühner einen Vorteil in dieser Richtung darstellen mag. Bei Fasanen ist der tägliche Nahrungsbedarf mit 2–10 g im Hochwinter jedoch erstaunlich niedrig und gut genährte Vögel können Hungerperioden von 38 bis 42 Stunden ohne weiteres vertragen. Sie senken dabei wahrscheinlich nachts ihre Körpertemperatur deutlich ab (LETHONEN 1975).

Diese Situation legt die Annahme nahe, daß sich der Fasan bei seiner Integration in die Lebensgemeinschaften Mitteleuropas nicht einfach an das Größenintervall anschließt, das in der Feldhuhnserie von der Wachtel *Coturnix coturnix* über das Rebhuhn *Perdix perdix* mit ungefährrer Gewichtsverdopplung läuft (REICHHOLF 1982), sondern möglicherweise zu Überschneidungen mit dem Birkhuhn kommt, das ähnliche Lebensräume besiedelt hatte, ähnliches Nahrungsspektrum und entsprechende Schnabelmorphologie sowie gleiche Körpergewichtsbereiche aufweist.

5. Denkmodell Konkurrenz

5.1 Bedingungen der Koexistenz

Nach dem in der Ökologie wohl allgemein anerkannten „Prinzip von Gause“ können keine zwei verschiedenen Arten die gleiche ökologische Nische synchron und syntop, also zugleich besetzen. Einschlägige Analysen hierzu sind jedem Ökologie-Lehrbuch zu entnehmen. Der interessan-

tere Teil dieses „Prinzips“ liegt aber in der Frage, wie unterschiedlich zwei Arten sein müssen, um dennoch koexistieren zu können. Diese Frage der „Ähnlichkeitsgrenze“ wird in anderem Zusammenhang ausführlicher erörtert (REICHHOLF 1982). Nicht die exakten mathematischen Koexistenzbedingungen in den Konkurrenzgleichungen von LOTKA (1925) und VOLTERRA (1926) sollen in diesem konkreten Fall der Frage einer möglichen Konkurrenz zwischen Fasan und Birkhuhn betrachtet werden, sondern die empirischen Befunde, wonach Koexistenz bei warmblütigen Wirbeltieren immer dann erst zu erwarten ist, wenn sich die Körpergewichte mindestens um den Faktor 2,2 unterscheiden, sofern sie gleiche Ressourcen nutzen. Wird dieser Grenzwert unterschritten, so tritt immer stärkere Habitattrennung ein und bei gleichen Körpergewichten kann man davon ausgehen, daß die beiden Arten praktisch vollständige ökologische Isolation zeigen. Dies kann durch Habitattrennung oder/und durch Nahrungsspezialisierung geschehen (LACK 1971).

Sind diese Bedingungen für die Koexistenz beim potentiellen Konkurrenzpaar Birkhuhn – Fasan erfüllt? Offensichtlich nicht; zumindest waren sie es nicht in jener Phase der Arealodynamik, die die letzten 150 Jahre umfaßt. Denn wie die Maße zeigen, liegt keine hinreichende Größendifferenzierung vor und die Nahrungsspektren bzw. Biotopbeschreibungen deuten keineswegs auf eine saubere nahrungsökologische Trennung durch Spezialisierung hin – ganz im Gegenteil; die Überschneidungen sind sehr groß und in heute optimalen Fasangebieten (z. B. den Flußauen im Stromsystem der oberen Donau in Bayern und Österreich) lebten vor der massiven Ausbreitung des Fasans noch große Birkhuhnbestände. Erst die neueste Situation der letzten beiden Jahrzehnte spiegelt die Habitattrennung wider, wie sie etwa auch bei der Einbürgerung des Grauhörnchens *Sciurus carolinensis* in England bezüglich des Eichhörnchens *Sciurus vulgaris* im Verlauf weniger Jahrzehnte entstand (CORBET 1974, CORBET & SOUTHERN 1977). Erst die Habitattrennung, das Auseinanderbrechen des Birkhuhnareals in Mitteleuropa und seine Sonderung in das boreale in Fennoskandien und das alpine in den Alpen und Karpathen mit Resten in Moorengebieten im naßkalt-atlantischen Bereich Nordwestdeutschlands bzw. Schottlands (SHARROCK 1976) erfüllt nun die Bedingungen der „Koexistenz“, die nur noch ein geographisches Nebeneinander, also Allopatrie, höchstens Parapatrie, aber praktisch keine Sympatrie mehr bedeutet (zur Nomenklatur vgl. die Lehrbücher der Biogeographie).

5.2 Prozesse der Konkurrenz

Zwei Grundformen der Konkurrenz lassen sich nach MILLER (1967) unterscheiden: Die **Interferenz** als aktive Auseinandersetzung mit dem Kon-

kurrenten und die **Exploitation** als passiver Wettbewerb um Ressourcen. Letztere tritt insbesondere dann auf, wenn ein kleinerer, agilerer Konkurrent eine Ressource (zumeist die Nahrung) schneller und/oder effektiver nutzen kann als der größere und stärkere Mitbewerber. Ein derartiges Exploitationsverhältnis liegt beispielsweise zwischen Bläßhuhn *Fulica atra* und Höckerschwan *Cygnus olor* vor (REICHHOLF 1973, 1976), wenn die flinkeren Bläßhühner den Schwänen zuerst im Flachwasser die Wasserpflanzen abweiden und dann jenseits der Reichweite der Schwanenhälsen durch Tauchen immer noch Nahrung erschließen können, die den Schwänen fehlt und ihnen hohe Jungenverluste im Spätherbst aufzwingt. Wegen der geringen Größenunterschiede zwischen Fasan und Birkhuhn kann jedoch die Exploitation als Mechanismus der Konkurrenz ausgeschlossen werden. Beobachtungen in dieser Richtung liegen nicht vor. Exploitation käme am ehesten im Sommerhalbjahr in Frage, wenn beide Arten in etwa die gleiche Nahrung zu sich nehmen oder ihre Jungen in insektenreiche Habitatbereiche führen. Im Winter würde die Exploitations-Konkurrenz durch die künstliche Fütterung, wie sie als Hegeverpflichtung von den Revierbesitzern in aller Regel vorgenommen wird, sicher sehr stark relativiert – wenn nicht völlig aufgehoben (falls sie vorhanden wäre). Das Birkwild kann sich in dieser Phase in stärkerem Maße auf Knospen und Koniferennadeln umstellen, da seine besonderen Blinddärme die Verwertung einer derartigen Nahrung ermöglichen. Diese und andere, sonst schwer verdauliche Pflanzenkost sichert dem Birkhuhn quantitativ ausreichende Ernährungsbedingungen selbst in den Hochlagen der Gebirge (ZETTEL 1974, PAULI 1974). Wenn nun schon die Winterverhältnisse der Nahrungsversorgung die Bestandsentwicklung des Birkhuhns im Gebirge offenbar nicht wesentlich beeinflussen (PAULI 1974), so ist dies im außeralpinen Bereich Mitteleuropas noch weniger anzunehmen. Die Exploitations-Hypothese kann daher nach derzeitigem Kenntnisstand zurückgewiesen werden.

Damit bleibt nur noch die **Interferenz** als möglicher Prozeß im Konkurrenzgeschehen übrig. Falls sie auftritt wäre zu erwarten, daß sich die Effekte mengenabhängig erweisen, d. h. daß das Ergebnis der Interferenz der beiden Arten davon beeinflußt wird, wie die Bestandsituation aussieht. Solange das Birkhuhn zahlreich ist und in hoher Bestandsdichte lebt, sollten wenige Fasane in solchen Populationen auch kaum Auswirkungen zeitigen können und umgekehrt. Gibt es hierzu Befunde?

5.3 Nachweise von Interferenzen

In der Jagdpresse wurde mehrfach über aggressive Auseinandersetzungen zwischen Fasanen und Birkhühnern berichtet (z. B. SCHÄFER 1965

„Fasan contra Birkhuhn“). Einzelbeobachtungen dürfen jedoch nicht überbewertet werden. Nun fällt aber auf, daß sich um die Jahrhundertwende Feststellungen von Hybriden zwischen Fasan ♂ und Birkhuhn ♀ häufen (10 Berichte zwischen 1887 und 1926, aber nur noch zwei danach – vgl. GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973 und KLOIBER & ROKITANSKY 1954). Ein derartiger Hybride befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung in München. Er stammt aus dem unteren Isartal bei Landshut, also aus einem typischen Niederungsvorkommen des Birkwildes, das inzwischen erloschen ist. Am 7. Mai 1930 wurden im Erdinger Moos Fasaneneier in einem Birkhuhnnest, von einer Birkhenne bebrütet, gefunden (WÜST & BEER in WÜST 1981). Auf eine mögliche Bedrohung des Birkhuhn-Vorkommens am Federsee durch den Fasan wies HAAS (1965) hin.

Hybride zwischen beiden Arten traten also insbesondere in jener Phase der Entwicklung der Bestände auf, als die Fasane massiv und großflächig ausgesetzt wurden und Birkhühner noch häufig waren. Mit dem Rückgang der Birkhühner verschwanden auch solche Bastarde, aber die beiden neueren Feststellungen (KLOIBER & ROKITANSKY 1954 und SCHÄFER 1965) kommen bezeichnenderweise aus „Grenzvorkommen“ in den nordwestdeutschen Mooren bzw. den höheren Lagen des oberösterreichischen Mühlviertels.

Das Verlegen von Fasanenhennen in Birkhuhngelege bietet einen Ansatzpunkt zur Frage, wie es zu dieser Hybridisierung kommen konnte. Sicher brüten die Birkhennen Fasaneneier erfolgreich aus. Das ermöglicht eine Bezugnahme zur falschen Art, auch wenn es sich um extreme Nestflüchter handelt. Einen anderen Mechanismus kann man im unterschiedlichen Balz- bzw. Fortpflanzungsverhalten beider Arten finden. Bei der Arena-Schaubalz der Birkhähne wählen die Hennen; beim Fasan scharf der Hahn dagegen aktiv einen Harem um sich, wenn ihm sein Rangordnungsstatus dies ermöglicht. Haremlose (Jung)Hähne versuchen jede freie Henne anzubalzen – auch die sehr ähnlichen Birkhennen! Diese spezielle Form von Balz und Sozialgefüge würde demnach Hybridisierungen zwischen Fasanhähnen und Birkhennen fördern – aber nicht umgekehrt. Das stimmt mit den Balgbefunden zu den Hybriden überein. Ob dieser Einfluß von Bedeutung wird oder bedeutungslos bleibt, hängt – wie bereits angedeutet – von der relativen Häufigkeit beider Arten zueinander ab. Nur bei massivem Überwiegen der Fasane und ungünstigem Geschlechterverhältnis (d. h. im Falle des Fasans annähernd ausgeglichenem!) kann ein Effekt zustandekommen, wenn gleichzeitig der Birkhuhnbesatz rückläufig ist oder gar – wie dies natürlicherweise immer wieder vorkommt – in ein Bestandstief geraten ist. Dann steigt die Bedeutung der einzelnen Henne in der Nachwuchsproduktion der Lokalpopulation. Umgekehrt gerieten bei den Massenaussetzungen von Fasanen sicher die Sozialstrukturen völlig

durcheinander, was den Anteil solitärer Hähne erhöht haben dürfte. Darüberhinaus wurde lokales Erlöschen durch Aussetzungen kompensiert, so daß der Fasan im Gegensatz zu den Birkhuhn-Lokalpopulationen eine drastische (künstliche) Erhöhung der Einwanderungsrate zur Kompensation von Sterbequoten und Abwanderung bekam. Dies war beim Birkwild nicht der Fall. Isolierte oder zumindest teilweise abgegliederte Vorkommen bedürfen aber des mehr oder minder regelmäßigen Nachschubs, wenn aus anderen Gründen die örtlichen Bestandszahlen zu sehr absinken. Die Grenzgröße selbständig überlebensfähiger Lokalpopulationen mit eingeschränkter Immigrationsrate von anderen Beständen dürfte aber nach den vorliegenden Erfahrungen im Bereich von 200 bis 300 Individuen liegen – eine Bestandsgröße, die wohl selten vom Birkwild in den mehr insulär verteilten Lebensräumen im Alpenvorland pro Gebiet erreicht werden konnte. Der Bestand muß daher als Komplex betrachtet werden, in den mit plötzlichen, zahlenmäßig viel stärkeren Schüben, als es der Fortpflanzungsrate entsprechen würde, die Fasane hineingebracht worden sind.

Ob in einem solchen Zusammenhang auch die unterschiedlichen Zeitpunkte des Erlöschens von Birkhuhn-Lokalbeständen zu betrachten sind? Im Gebiet der „Pockinger Heide“ am unteren Inn war das Birkhuhnvorkommen schon in der Mitte des vorigen Jahrhunderts erloschen, während im landschaftlich, klimatisch und höhenlagemäßig entsprechenden Isarmündungsgebiet das Birkhuhn erst ein Jahrhundert später verschwand. Ein halbes Jahrhundert Unterschied liegt zwischen dem Ende des Bestandes in der „Pockinger Heide“ und der Salzachmündung. Nach Pocer (1906) bestand damals eine große, 6 Remisen umfassende Fasanerie des Grafen Arco-Zinneberg bei Pocking. Teile dieser Anlage kennt der Verf. noch aus eigener Anschauung. Im Tal des unteren Inn erfolgte daher die Einbürgerung des Fasans schon viel früher als am Unterlauf der Salzach oder im Isarmündungsgebiet!

Der entscheidende Teil des Prozesses der konkurrenzbedingten Entflechtung beider Areale dürfte daher längst gelaufen gewesen sein, als in den letzten beiden Jahrzehnten verstärktes Interesse auf die Erhaltung der Birkhuhnbestände gelegt wurde.

Heutige Untersuchungen zur ökologischen Einnischung des Birkhuhns bzw. des Fasans gehen damit zwangsläufig von der bereits erfolgten geographischen Trennung der Areale aus – und finden dementsprechende Unterschiede! Diese müssen aber nun keineswegs die Situation vor dem Auseinanderweichen der Arealteile widerspiegeln. Sie können auch nicht die Frage klären, ob das Birkhuhn nach wie vor in den Augengebieten an Donau, Isar und Inn oder auf den weitgehend kultivierten Flächen des Erdinger Mooses leben könnte, **wenn es dort großflächig keine Fasane gäbe!**

Eine Untersuchung zur Habitatstruktur und speziellen ökologischen Einnischung muß daher beim Birkhuhn automatisch in die gleiche Situation geraten, wie sie sich stellte, wollte man jetzt – nach erfolgter Trennung der Areale – Grauhörnchen und Eichhörnchen in England bezüglich ihrer „Vorzugshabitatwahl“ analysieren.

6. Diskussion

Nach den dargelegten Befunden scheint die Möglichkeit einer Mitwirkung des Fasans bei der Verdrängung des Birkhuhns aus dem mitteleuropäischen Überschneidungsgebiet beider Arten (Abb. 1) nicht mehr von der Hand zu weisen. Dieser Aspekt wurde bislang bei der wissenschaftlichen Untersuchung des Birkhuhn-Rückganges weitgehend, im Falle der Studie von SCHRÖDER, DIETZEN & GLÄNZER (1981) völlig außer Acht gelassen. Das liegt sicher in erster Linie daran, daß man bei den Untersuchungen von der derzeitigen Situation ausgegangen ist und die Arealveränderung als längeren Prozeß nicht erkannte. Dennoch könnten die beiden gegenläufigen Entwicklungen der Bestände von Birkhuhn und Fasan reine Koinzidenzen ohne wirklichen Bezug zueinander darstellen, wenn nicht die Befunde zur Hybridisierung und die Aggressivität der Fasanenhähne im Vergleich zu den Birkhähnen zur Fortpflanzungszeit ein gewichtiges Argument mit direkter Evidenz abgäben. Die weitgehenden Übereinstimmungen in Körpergröße, Nahrungs- und Habitatwahl bringen indirekte, aber dennoch schwerwiegende Stützen. Trotzdem kann es sich bei den hier angestellten Überlegungen – wie bei allen historischen Prozessen, die nicht im Großversuch nachkontrollierbar sind – nur um Schlußfolgerungen handeln! Ihre Logik scheint jedoch gut genug begründet. Ein genaueres Studium des Werkes von Graf von POCCHI (1906) über die Einbürgerung des Fasans in Bayern wird manches Argument klarer machen, als dies im hier gebotenen Rahmen möglich ist. Die Anstrengungen, die man damals zur Einbürgerung des Fasans unternommen hatte (die Raubwild- und Raubzeugbekämpfung natürlich eingeschlossen, die in diesem Zusammenhang gar nicht erwähnt werden konnte!), erscheinen aus heutiger Sicht geradezu unglaublich.

Aber es gibt noch eine weitere Möglichkeit, die Konkurrenzhypothese als dynamischen Prozeß der Arealtrennung zwischen Birkhuhn und Fasan (mit Grenzen, die heute der Fasan hinsichtlich seiner abiotischen Umwelttoleranz setzt!) unabhängig von der Situation in Mitteleuropa zu überprüfen: die Einbürgerung in Nordamerika. Dort fehlt das Birkhuhn und es war kein dem Birkhuhn größten- oder anpassungsmäßig entsprechender Hühnervogel vorhanden. Ohne auf die allgemeine Konkurrenten-Umwelt

des Fasans in Nordamerika näher einzugehen, läßt sich festhalten, daß die unmittelbare Konkurrentenstruktur anders gelagert war. Zwischen der Baumwachtel *Colinus virginianus* und dem Präriehuhn *Tympanuchus cupido* klafft eine deutliche Größenlücke, in die erfolgreich das Rebhuhn *Perdix perdix* hineinstieß und sich in Nordamerika etablieren konnte. Eine noch größere Lücke liegt zwischen Präriehuhn und dem zur Einbürgerungszeit des Fasans im Bestand bereits stark reduzierten Wildtrutthuhn *Meleagris gallopavo*. Hier fand der Fasan völlig problemlos eine Nische. Und aus Nordamerika ist tatsächlich nichts über Verdrängungen anderer Hühnervogelarten durch den Fasan bekannt geworden! Weshalb es diese Lücken in der Fauna gab, kann hier nicht diskutiert werden. Jedenfalls erfolgte die Integration des Fasans in die nearktische Vogelwelt erheblich schneller als in Mitteleuropa und ohne nachteilige Wirkungen auf ökologisch ähnliche Arten.

Schließlich eröffnet noch eine dritte Überlegung eine Überprüfungsmöglichkeit der Konkurrenzhypothese: Das ist die Frage nach dem Erfolg der Einbürgerungsversuche mit anderen Fasanenarten gleicher oder sehr ähnlicher Körpergröße. Nach NIETHAMMER (1963) wurde die Einbürgerung von Goldfasanen *Chrysolophus pictus*, Amherstfasanen (Diamantfasanen) *Chrysolophus amherstiae* und Silberfasanen *Gennaeus nycthemerus* praktisch erfolglos versucht. Der Jagdfasan *Phasianus colchicus* hält die entsprechende Nischenposition besetzt. Eher in den Bereich mäßig erfolgreicher, eventuell sogar erfolversprechender Einbürgerungsversuche ist der Königsfasan *Syrnaticus reevesii* einzustufen, der „wesentlich größer und kräftiger als unser Jagdfasan“ ist (NIETHAMMER 1963). Gewichtsangaben sind allerdings selbst dem großen Handbuch von DELACOUR (1977) nicht zu entnehmen. Langschwanzfasane (Gattung *Syrnaticus*) leben erheblich mehr in dichten Wäldern als der Jagdfasan, so daß eine teilweise Niscentrennung von vornherein gegeben ist. Dennoch hybridisieren sie mit Jagdfasanen und produzieren sogar im Falle der Kreuzung Königsfasan ♂ × Jagdfasan ♀ fruchtbaren Nachwuchs (DELACOUR 1977). Das zeigt, wie sehr die taxonomischen Gattungseinteilungen von äußeren Gefiedermerkmalen bestimmt worden sind, ohne die tatsächliche genetische Distanz zu berücksichtigen. Man könnte geradezu als Regel formulieren, daß eine Hybridisierung innerhalb von Gattungen oder zwischen einander nahestehenden Gattungen um so leichter möglich sein wird oder zu erwarten sei, je stärker der Geschlechtsdimorphismus im Gefieder zur Fortpflanzungszeit ausgeprägt ist. Eine solche Situation finden wir z. B. auch bei den Anatiden mit ihrer Schaubalz vor, von denen Freiland-Hybride hinlänglich bekannt sind.

Systematisch Distanz – so könnte man umgekehrt vorsichtig verallgemeinern – bedeutet nicht automatisch auch ökologische Distanz. Die Trennung von Rauhußhühnern als Tetraonidae und Fasanen als Phasianidae, also die Zuweisung von Familienstatus, geht sicher zu weit, auch wenn praktische Gesichtspunkte dafür sprechen mögen. Aber selbst die Einstufung in zwei einander nahestehende Unterfamilien verursacht eine immer noch zu große systematische Distanz, die ökologisch nicht in entsprechender Weise aufgebaut ist, denn die Areale der meisten Vertreter überlappen sich nicht oder kaum. Wo es zu ausgeprägter Habitattrennung kommt, erscheinen unter Freilandbedingungen fertile Bastarde sogar zwischen äußerlich so unterschiedlichen Arten, wie Birk- und Auerhuhn (GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL 1973). Diese systematischen Befunde müßten eigentlich die Argumentation für eine konkurrenzbedingte Verdrängung des Birkhuhns durch den Fasan aus dem mitteleuropäischen Überlappungsgebiet der Areale zusätzlich stützen. Wie stark diese zwischenartliche Interferenz während der entscheidenden Phase der Bestandsveränderungen um die und kurz nach der Jahrhundertwende gewesen ist und mitbeteiligt war am Rückzug des Birkhuhns, läßt sich jetzt natürlich nicht mehr bestimmen. Es scheint jedoch durchaus gerechtfertigt, daß dem Fasan hierbei eine sehr wichtige Rolle zugeteilt wird, vielleicht sogar die Rolle des Schlüsselfaktors.

Zusammenfassung

Bei der Diskussion der Ursachen für den Bestandszusammenbruch des Birkhuhns im außeralpinen Mitteleuropa wurde bislang die Möglichkeit einer Konkurrenzsituation mit dem Fasan nicht berücksichtigt. Ihre Überprüfung erscheint geboten, weil sich beide Arten weder im Hinblick auf ihre Habitatwahl, Körpergröße und Nahrungswahl im zentraleuropäischen Überschneidungsbereich ihrer Artareale (der mit der Einbürgerung des Fasans künstlich verursacht worden ist!) hinreichend klar unterscheiden, daß eine mehr oder weniger vollständige ökologische Nischentrennung zu erwarten wäre. Sie ist erst in jüngster Zeit nach dem Rückweichen des Birkhuhns aus dem Überschneidungsbereich (Abb. 1) sekundär zustandekommen.

Das Auftreten von Hybriden zwischen beiden Arten im Freiland zeigt, daß eine Interferenz durchaus möglich ist und nicht mit den Äußerlichkeiten unterschiedlicher Balz und Prachtkleider bei den Hähnen einfach als unwahrscheinlich abgetan werden kann. Die entscheidenden Veränderungen in den relativen Häufigkeiten zwischen beiden Arten im Überschneidungsbereich vollzogen sich aber offensichtlich bereits um die Jahrhundertwende, so daß eine Analyse der heutigen Situation keinen direkten Aufschluß mehr über die Prozesse geben kann, die mehr als ein halbes Jahrhundert vorher zur Arealtrennung beider Arten geführt hatten. Eine Reihe von indirekten Argumenten stützt jedoch die Annahme, daß am Rückgang des

Birkhuhnes der Fasan entscheidend mitbeteiligt war und heute möglicherweise die Wiederbesiedelung geräumter Arealteile durch das Birkhuhn verhindert.

Summary

Competitive Exclusion Between Pheasant *Phasianus colchicus* and Black Grouse *Tetrao tetrix*?

In the discussion of the causes of the recent population collapses of Black Grouse in the Central European lowlands the possibility of competitive interactions with the Pheasant received no serious consideration. But it deserves some attention because of the overall similarities both species exhibit with respect to habitat selection, body size and food requirements in their Central European areas of overlap, which has been an artificial situation since the introduction of Pheasants into the wild during the latter half of the 19th and the first decades of the 20th century. Only the recent retreat of the Black Grouse areal into the boreal and alpine parts completed the ecological segregation secondarily.

The occurrence of hybrids between both species in the wild clearly shows the possibility of an interference competition despite the pronounced differences in courtship display and plumage in the cocks, but there is a series of additional arguments in favour of the "competition hypothesis" (e. g. the ease of the successful introduction of Pheasants into North America where no species similar in size and ecological requirements had been present, the failure of attempts to introduce other species of pheasants of similar size in Central Europe, and the relative stability of Black Grouse populations in areas free of Pheasants) which indicate altogether the possible importance of the Pheasant's introduction for the decline of Black Grouse. But the essential parts of the process must have been operating at the turn of the century without being studied and documented reliably enough to allow more than circumstantial evidence for this hypothesis.

Literatur

- BEZZEL, E., F. LECHNER & H. RANFTL (1980): Arbeitsatlas der Brutvögel Bayerns. Themen der Zeit 4. Kilda-Verlag, Greven.
- CORBET, G. B. (1974): In: The Changing Flora and Fauna of Britain. Ed. by HAWKSWORTH. Academic Press, London.
- — & H. N. SOUTHERN (1977): Handbook of British Mammals. Blackwell, Oxford.
- DELACOUR, J. (1977): The Pheasants of the World. The World Pheasant Association, Lamarsh, England.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U., K. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5: Galliformes und Gruiformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/M.
- HAAS, G. (1965): Vorkommen und Ökologie des Birkhuhns in Baden-Württemberg. Jh. Ver. vaterl. Naturkde Württemberg 120: 232–245.

- KLOIBER, Ä. & G. ROKITANSKY (1954): Ein Fasanbastard der freien Wildbahn aus Aigen im Mühlkreis (Oberösterreich). Jb. OÖ Mus. ver. 99: 249–258.
- LACK, D. (1971): Ecological Isolation in Birds. Blackwell, Oxford.
- LETHONEN, L. (1975): Nahrungsaufnahme und winterlicher Energiehaushalt des Fasans *Phasianus colchicus*. Orn. Fenn. 52: 13–18.
- LINDNER, A. (Hrsg.) (1977): Die Waldhühner. Parey, Hamburg.
- LOTKA, A. J. (1925): Elements of Physical Biology. Reprint Dover Publ. New York.
- MAGERL, C. H. (1981): Bestandsaufnahme und Untersuchungen zur Habitatstruktur des Großen Brachvogels *Numenius arquata* im nordöstlichen Erdinger Moos. Anz. orn. Ges. Bayern 20: 1–34.
- MILLER, R. S. (1967): Pattern and Process in Competition. Adv. Ecol. Res. 4: 1–74.
- NIETHAMMER, G. (1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 3. Akademische Verlagsges. Leipzig.
- — (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Parey, Hamburg.
- PAULI, H. R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 247–278.
- POCCI, F. Graf von (1906): Der Fasan in Bayern – eine historische und zoologische Darstellung. Kommissionsverlag E. Hirsch, München.
- REICHHOLF, J. (1973): Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans *Cygnus olor* und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 15–46.
- — (1976): Daten zur Nahrungskonkurrenz zwischen Höckerschwan *Cygnus olor* und Bläßhuhn *Fulica atra* außerhalb der Brutzeit. Anz. orn. Ges. Bayern 15: 93–94.
- — (1982): Faunenstruktur und die Integration neuer Faunenelemente. Spixiana 5 (im Druck).
- SCHÄFER, E. (1965): Fasan contra Birkhuhn. Wild u. Hund 68: 138–139.
- SCHRÖDER, W., W. DIETZEN & U. GLÄNZER (1981): Das Birkhuhn in Bayern. Schr.-Reihe Naturschutz u. Landschaftspflege 13. Oldenbourg, München.
- SHARROCK, J. T. R. (1976): The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland. British Trust for Ornithology, Tring.
- STEGMANN, B. (1932): Die geographischen Formen des Birkhuhns (*Lyrurus tetrix* L.). J. Orn. 80: 342–354.
- VOLTERRA, V. (1926): Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Animal Ecology (R. N. CHAPMAN ed.) McGraw-Hill, New York.
- VOOUS, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Parey, Hamburg.
- WÜST, W. (1981): Avifauna Bavariae. Bd. I. Gebr. Geiselberger, Altötting.
- ZETTEL, J. (1974): Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Orn. Beob. 71: 186–246.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [21_1-2](#)

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: [Verdrängte der Fasan Phasianus colchicus das Birkhuhn Tetrao tetrix? 3-19](#)