

Anz. orn. Ges. Bayern 23, 1984: 89–98

Kleinräumige Arealveränderungen bei der Heckenbraunelle *Prunella modularis*

Von Josef Reichholf

1. Lücken im Areal

Bei weit verbreiteten und häufigen Kleinvogelarten werden die Gebiete ihres Vorkommens, die Areale, oft flächenhaft ausgefüllt dargestellt (z. B. Voous 1962). Bei Karten in großem Maßstab ist dies notwendig und unvermeidbar. Doch auch in kleinerem Maßstab neigt man meist dazu, diese Arten als „überall verbreitet und häufig“ oder ähnlich zu charakterisieren. Erst die Methode der Rasterkartierung, die zu gründlicherer Bearbeitung der Fläche zwingt, deckt mitunter merkwürdige Verbreitungslücken auf. Bei der für Singvögel am besten geeigneten Größe der Rasterfläche von 1×1 km treten dann Feinstrukturen im Areal zutage, die überraschende Ergebnisse liefern. Zahlreiche Musterbeispiele hierfür sind der Rasterkartierung des Werdenfelser Landes zu entnehmen (BEZZEL & RANFTL 1974). Diese elegante Methode der Erstellung von Verbreitungsmustern findet zunehmend auch Eingang in die regionalen und überregionalen (länderbezogenen) Avifaunen; vorbildlich im ‚Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz‘ (SCHWEIZERISCHE VOGELWARTE SEMPACH 1980). Mit Rasterkartierung wurden auch die Brutvögel des unteren Inntales im südöstlichen Bayern erfaßt (REICHHOLF 1978). Dabei zeigte sich, daß die Heckenbraunelle *Prunella modularis* Anfang der 70er Jahre entgegen den allgemeinen Angaben in diesem Gebiet recht selten und auf die westlichen Randgebiete beschränkt war. Die Vorkommen befanden sich an den Hangwäldern unmittelbar am Rand des Inntales bzw. der unteren Salzach. Das eigentliche Inntal war dagegen frei von Heckenbraunellen. Dies konnte nicht an der Art des Lebensraumes liegen, denn das Inntal enthält ausgedehnte Auwälder, kleine Wälder und zahlreiche Dörfer und Siedlungen mit Gärten, die sonst allgemein von den Heckenbraunellen als Lebensraum angenommen werden.

Das Kartierungsergebnis überraschte daher und forderte zu einer näheren Beschäftigung mit der Heckenbraunelle heraus. Drei Fragen stellten sich:

- Entspricht das in der ersten Kartierung gewonnene Ergebnis der Wirklichkeit?
- Bleibt die Verbreitungslücke stabil oder verändert sie sich?
- Was ist die Ursache für diese merkwürdige Lücke?

2. Material

Die Daten zu Vorkommen und Häufigkeit der Heckenbraunelle wurden auf fast 2000 Exkursionen und kürzeren Kontrollen in den Jahren 1968 bis 1983 gesammelt. Die jährliche Kontrollfrequenz betrug etwa 150 Exkursionen an die Stauseen am unteren Inn, in die Innauen und in den Bereich der Dörfer, Kleinstädte und Waldstücke im niederbayerischen Inntal. Bei den Feststellungen handelt es sich fast nur um singende ♂. Sie wurden mit möglichst genauer Ortsangabe, Tageszeit und gegebenenfalls mit Singplatz notiert. Ergänzende Daten stellte J. HELLMANNBERGER zur Verfügung; alle übrigen stammen vom Verfasser.

3. Methode

Die Auswertung der geographischen Verteilung der singenden Heckenbraunellen im Untersuchungsgebiet erfolgte auf der Basis von 1×1 km Rastereinheiten (vgl. REICHHOLF 1978). Es wurden aber nur Vorkommen im Inntal berücksichtigt und die Hangwälder ausgeschlossen.

4. Ergebnisse

4.1 Entwicklung des Verbreitungsmusters

Die Heckenbraunelle breitete sich seit Anfang der 70er Jahre am unteren Inn zunehmend im niederbayerischen Talbereich aus und besiedelte besonders die Auwaldzone. Abb. 1 zeigt diese Entwicklung. Es handelt sich um den Talbereich zwischen dem Flußkilometer 17 und der Mündung der Salzach südwestlich von Passau. Die alluviale Flußniederung mit dem Auwaldbereich wurde in der ersten Karte für die Jahre 1968 bis 1972 dick umrandet eingezeichnet. Daraus ergibt sich, daß die Ausbreitung hauptsächlich im Auwaldbereich stattfand. Die Richtung verlief zweifelsohne von Südwest nach Nordost, also im wesentlichen dem Flußlauf folgend.

Das Besiedelungstempo läßt sich ebenfalls abschätzen: 50 Kilometer in rund 10 Jahren macht durchschnittlich 5 km/Jahr. Mit dieser Geschwindigkeit rückte die Population flußabwärts vor. 1983 hatte sie die nordöstlichen Grenzen des Untersuchungsgebietes erreicht. Die Besiedelung reicht jetzt schon in stärkerem Maße auf das Vorland hinaus. Von 37 Re-

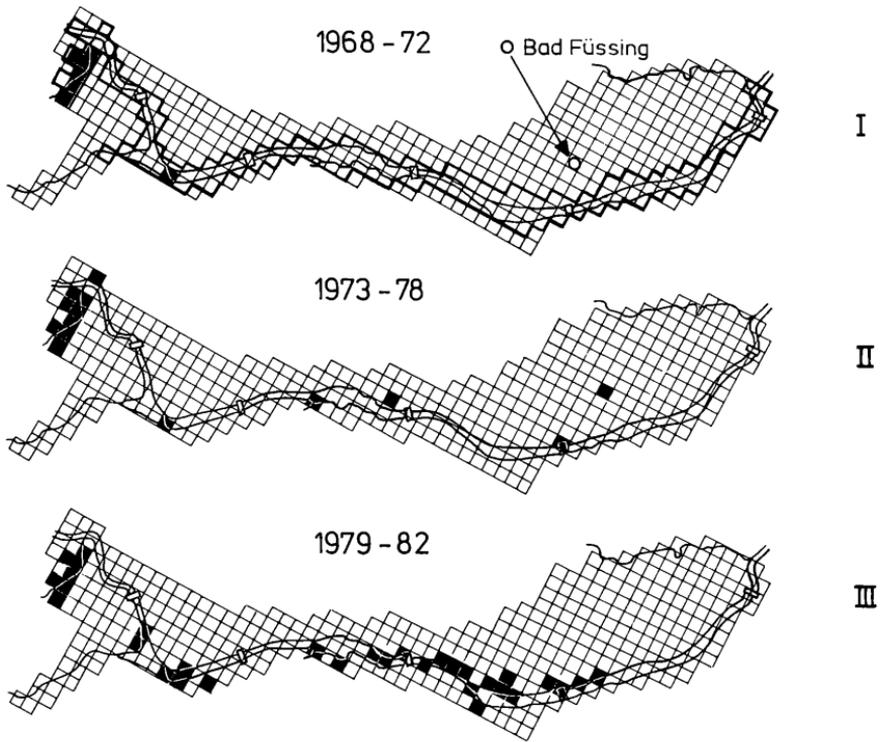


Abb. 1

Entwicklung des Verbreitungsmusters der Heckenbraunelle im südostbayerischen Inntal. I = Periode vor der Besiedelung; II = Beginn der Besiedelung; III = Phase der exponentiellen Populationsentwicklung, Größe der Rastereinheiten 1×1 km. – *Development of the invasion of the Dunnock in the southeastern Bavarian valley of the Inn river. I = prephase; II = start of the invasion; III = phase of exponential increase. Units of the grid 1×1 km.*

vieren singender ♂ befanden sich 1983 schon 9 in Gärten von Siedlungen, an Feldgehölzen oder Waldrändern außerhalb der Auwaldzone (Inseln, Dämme, Auen). Bis 1980 gab es nur ein einziges solches Revier in den Kuranlagen von Bad Füssing außerhalb der Auwaldzone. 1983 lag das Verhältnis also bei etwa 3:1; die Tendenz zur Ausbreitung vom Auwald weg ins Vorland ist klar erkennbar.

Die Entwicklung verlief nicht mit gleichmäßig vorrückender Front, sondern eher punktuell. Das zeigt der Zeitraum 1973 bis 1978. Man gewinnt hier mehr den Eindruck, daß die eigentliche Ausbreitung sprunghaft verlief. Sie deutete sich erst 1979 an. In diesem Jahr übertraf die Zahl

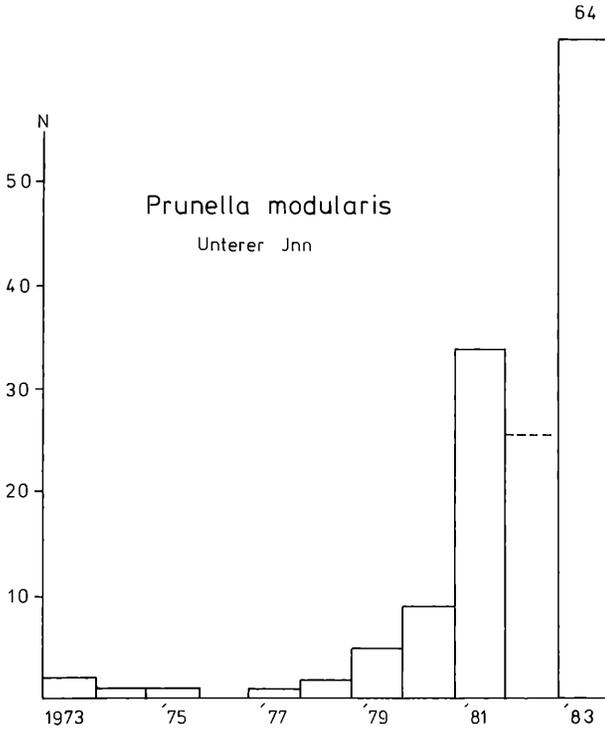


Abb. 2

Entwicklung der Zahl der Heckenbraunellen-Feststellungen von 1973 bis 1983. –
*Development of the number of recordings of Dunnocks from 1973 to 1983 in the
 study area.*

der festgestellten ♂ erstmals eindeutig den Durchschnitt der Werte von der vorausgegangenen Dekade.

Dies ist Abb. 2 zu entnehmen. Die Entwicklung verlief demnach nicht gleichmäßig über die Jahre, sondern kam um die Wende von den 70er zu den 80er Jahren in Schwung. Der Anstieg der Zahl der Feststellungen entspricht einer exponentiellen Zunahme. Das Jahr 1982 fällt wohl nur deswegen aus dem Rahmen der Entwicklung, weil in diesem Jahr gerade zur Hauptsangeszeit fünf Wochen lang nicht beobachtet werden konnte. Kalkuliert man diesen Datenverlust ein, dann vermindert sich die Lücke in diesem Jahr. Bei Beschränkung auf besetzte Reviere verschwindet sie ganz. Aus diesem exponentiellen Anstieg geht eindeutig hervor, daß keine Intensivierung der Beobachtungstätigkeit bzw. der Aufmerksamkeit im Hinblick auf die Heckenbraunelle die Ergebnisse beeinflussen kann.

Andererseits entspricht ein kurzzeitig exponentieller Anstieg den ökologischen Gesetzmäßigkeiten beim Wachstum von Populationen (vgl. die Lehrbücher der Populationsökologie). Die Ansiedlung der Heckenbraunelle in den Innauen folgt daher dem Grundmuster von Populationen, die einen neuen Lebensraum besiedeln (vgl. Anhang).

4.2 Verteilung der Gesangsaktivität

Die Registrierung der Heckenbraunellen-Gesänge ermöglicht auch die Aufgliederung nach Jahres- und Tageszeit. Dem in Abb. 3 dargestellten jahreszeitlichen Verteilungsmuster liegen 73 Feststellungen zugrunde. Es gliedert sich in zwei Phasen besonders hoher Gesangsaktivität Ende März/Anfang April und gegen Ende Mai. Die Befunde von 1983 würden den Materialumfang ziemlich genau verdoppeln, aber das Muster wegen des extrem milden Verlaufes der Frühjahrs- und Frühsommerwitterung und der Rekordtemperaturen im Sommer etwas verwischen. Sie wurden daher nicht berücksichtigt.

Für die tageszeitliche Verteilung der Gesangsaktivität ergab sich dagegen kein deutliches Muster. Intensiv singende Heckenbraunellen-♂ konnten zu allen Tageszeiten festgestellt werden. Die Tabelle 1 zeigt dies.

Tab. 1: Tageszeitliche Verteilung der Heckenbraunellen-Gesänge (n = 60). Angaben in Mitteleuropäischer Sommerzeit (MESZ).

MESZ	5	–	8	–	11	–	14	–	17	–	21.00 Uhr
sing. ♂		9		13		15		14		9	

Die Heckenbraunelle kann daher als tagsingende Art bezeichnet werden.

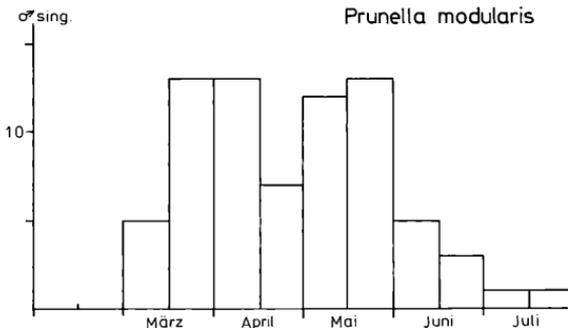


Abb. 3

Verteilung der Gesangaktivität der Heckenbraunelle im Jahreslauf (n = 73). –
Distribution of Dunnock song activity across the season (March to July).

5. Diskussion

Die Befunde erlauben eine klare Stellungnahme zu den beiden ersten der eingangs genannten Fragen. Das Kartierungsergebnis (REICHHOLF 1978) entsprach ganz offensichtlich den wirklichen Verhältnissen. Abb. 2 zeigt, daß damals die Entwicklung noch nicht in Gang gekommen war und die Heckenbraunelle tatsächlich auf die Randbereiche des Inntales beschränkt blieb. Aber die Verbreitungslücke änderte sich; das Areal der Heckenbraunelle kam Ende der 70er Jahre in Bewegung. Zuerst sporadisch, dann sehr schnell besiedelte die Art die Innauen, die Dämme und geeignete Stellen auf den Inseln, um schließlich sogar in stärkerem Maße ins Vorland vorzudringen, wo sie gegenwärtig (1983) in Gärten und an Waldrändern zu finden ist; in Biotopen also, die sie auch anderswo regelmäßig besiedelt.

Die Befunde geben aber keinen Aufschluß über die Ursachen dieser Ausbreitung. Der Literatur ist hierzu wenig zu entnehmen. Verbreitungslücken dürfte es auch in anderen Gebieten geben. So geht aus dem Schweizer Brutvogelatlas hervor, daß die Heckenbraunelle im Kanton Genf und entlang des Genferseeufers fehlt (PRAZ in SCHWEIZERISCHE VOGELWARTE SEM-PACH 1980). Vielleicht bedeutet dies eine vergleichbare Situation, denn auch dort dürfte es sich um eine von Bergen oder Hügeln umschlossene Tallage handeln.

Überregional betrachtet scheinen die Bestandsschwankungen bei der Heckenbraunelle nicht besonders ausgeprägt zu sein, wengleich FLEGG (1975) für den britischen Bestand Veränderungen im Bereich von drei Millionen annimmt. Bei acht Millionen Durchschnittsbestand würde dies eine Schwankungsstärke von gut einem Drittel bis 40% bedeuten. Eine solche Änderung, die sich auf den ganzen Bestand bezieht, mag sich lokal durchaus in stärkeren Fluktuationen ausdrücken. Sie könnte die Ursache für kleinräumige Ausbreitungs- und Rückgangswellen sein.

WILLIAMSON (1971) stellte fest, daß singende Heckenbraunellen-♂ ohne Partner einen beträchtlichen Anteil im „Bestand“ ausmachen können. Es wäre daher auch denkbar, daß es sich bei den Neuansiedlungen im Inntal vorwiegend um unverpaarte ♂ gehandelt hat. Da keine Nestsuche durchgeführt wurde, ist diese Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen.

Schließlich kann die Interpretation auch am Biotop ansetzen. Die Innauen unterlagen in den letzten beiden Jahrzehnten einem fortschreitenden Prozeß der Austrocknung, der sich unter anderem in einem katastrophalen Rückgang der Wasserralle *Rallus aquaticus* äußerte (REICHHOLF 1982). Die Auen an der untern Alz, die von der Heckenbraunelle schon in den 60er Jahren voll besiedelt waren, befanden sich damals schon in diesem Zustand. Die Vorkommen an den Inntalhängen sind meist sonnenexponiert,

daher trocken und verbuscht. Die Austrocknung der Auen könnte daher den entscheidenden Umweltfaktor für diese Arealausweitung darstellen; ein Ansatz, der durch die hohe Zahl von Revieren an den relativ trockenen Dämmen (1983 waren es 13 von 37 Revieren auf diesem flächenmäßig sehr kleinen Biotoptyp) an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Auch die „sprunghafte“ Ausbreitung an die geeigneten Stellen weist in diese Richtung. Die Heckenbraunellen besiedelten zuerst die schon länger dem Austrocknungsprozeß unterliegenden, älteren Abschnitte an den Innstufen. Die Feinverteilung der Reviere deckt sich ebenfalls mit dieser Interpretation: Die singenden ♂ wurden an den trockeneren Randzonen, auf Lichtungen oder „Brennen“, nicht aber in den durch hochstehendes Grundwasser feucht gehaltenen Auwaldabschnitten gefunden.

Solche relativ offenen, buschreichen, aber nicht durch dichten Baumbewuchs geschlossenen Typen von Lebensräumen besiedelte die Heckenbraunelle auch nach ihrer Einführung in Neuseeland (MAUERSBERGER 1977).

Ob Konkurrenz mit anderen Arten, beispielsweise mit dem Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, das in den Innauen deutlich rückläufige Bestandsentwicklungen zeigt (REICHHOLF unpubl.), zusätzlich eine Rolle spielt, ist noch völlig ungeklärt.

Die Arealveränderung der Heckenbraunelle zeigte, daß es sich lohnt, auch anscheinend häufigen Arten bei der feldornithologischen Bestandserfassung entsprechende Aufmerksamkeit zu schenken. Ohne die Absicherung durch die Befunde aus den vorausgegangenen Jahren würde sich die Zunahme der Heckenbraunelle in den letzten Jahren kaum sinnvoll interpretieren lassen.

Zusammenfassung

Die Heckenbraunelle besiedelte bis Mitte der 70er Jahre das niederbayerische Inntal nur sporadisch an den westlichen Randgebieten. Danach setzte aber eine rasche Ausbreitung ein, die vor allem die Auwaldzone erfaßte und von dort aus auf die Dörfer und Flurgehölze ausstrahlte. Die Bestandsentwicklung verlief bis 1983 exponentiell mit einer Zunahmerate von $r = 0.538$. Es wird angenommen, daß die fortschreitende Austrocknung der Auen wesentlich dazu beigetragen hat.

Die Gesangsaktivität erreicht Ende März/Anfang April und in der 2. Maihälfte ihre Höhepunkte. Sie erstreckt sich von Anfang März bis Ende Juli. Über die Tagesstunden ist sie ziemlich gleichmäßig verteilt.

Summary

Microgeographic Areal Changes in the Dunnock

Prunella modularis

The Dunnock occurred only sporadically along the western margins of the Lower Bavarian valley of the river Inn up to the middle of the seventies. After that period a rapid expansion took place, which led to the invasion of the riverine woodlands and from there into the villages and woodlots in the open valley. Population development followed quite closely an exponential curve with a rate of increase of $r = 0.538$. The advancing dry-up of the riverine woodland may have triggered the process.

Song activity shows two peaks in late March/early April and in the second half of May. The total song period lasts from the beginning of March to the end of July. Songs are distributed quite evenly across the daytime hours.

Literatur

- BEZZEL, E. & H. RANFTL (1974): Vogelwelt und Landschaftsplanung. Eine Studie aus dem Werdenfeller Land (Bayern). Tier und Umwelt N. F. Heft 11/12. D. Kurth Verl. Barmstedt.
- FLEGG, J. J. M. (1975): Bird Population and Distribution Changes and the Impact of Man. *Bird Study* 22: 191–202.
- KREBS, C. J. (1972): Ecology. Harper & Row, Publ., New York, London u. a.
- MAUERSBERGER, G. (1977): Über die Heckenbraunelle (*Prunella modularis*) in Neuseeland (Aves, Passeriformes, Prunellidae). *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden* 34: 101–126.
- ODUM, E. P. & J. REICHHOLF (1980): Ökologie. BLV, München.
- REICHHOLF, J. (1978): Rasterkartierung der Brutvögel im südostbayerischen Inntal. *Garmischer vogelkdl. Ber.* 4: 1–56.
- — (1982): Der Niedergang der kleinen Rallen (*Rallus* und *Porzana*). *Anz. orn. Ges. Bayern* 21: 165–174.
- SCHWEIZERISCHE VOGELWARTE SEMPACH (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Sempach.
- VOOUS, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. P. Parey, Hamburg und Berlin.
- WILLIAMSON, K. (1971): Censusing Dunnocks on Farmland. *Bird Study* 18: 222–225.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef H. Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Straße 1 b, 8000 München 19

Anhang

Ermittlung des Populationswachstums der Heckenbraunelle am unteren Inn

Die Bestandsentwicklung von natürlich anwachsenden Populationen beschreibt in vielen Fällen die Gleichung für sigmoides Wachstum am besten (KREBS 1972). Die S-förmige Bestandszunahme bis zum Erreichen der Grenze der Umweltkapazität (K) beinhaltet drei Phasen, in denen der Bestand recht unterschiedlich reagiert. Die erste davon, die Verzögerungsphase, kennzeichnet eine sehr langsame Bestandsentwicklung. Mitunter verläuft sie über Jahre ohne erkennbare Zunahme. Schließlich kommt die Entwicklung doch in Schwung (oder der geringe Ausgangsbestand verschwindet wieder). Nun setzt eine relativ kurze Phase fast explosiver Bestandszunahme, die exponentielle Phase ein. Nachdem etwa die Hälfte der tatsächlichen Umweltkapazität für die betreffende Art ausgeschöpft ist, macht sich der bremsende Einfluß der sich verknappenden Umweltressourcen (Nahrung, Territorien z. B.) bemerkbar. Die Bestandsentwicklung verlangsamt sich und schwenkt in die dritte Phase, die Gleichgewichtsphase ein.

Im Zusammenhang mit der Bestandsentwicklung der Heckenbraunelle am unteren Inn interessiert vor allem die zweite Phase, die exponentielle Zunahme. Ob es sich in der Tat um eine solche gehandelt hat, als der Bestand von 1979 bis 1983 kräftig anwuchs, läßt sich anhand des mathematischen Modells überprüfen. Die Grundgleichung hierzu lautet (ODUM & REICHHOLF 1980):

$$N_t = N_0 e^{r \cdot t}$$

N_0 = Ausgangsbestand zu Beginn
des exponentiellen Wachstums
 r = Wachstumsrate
 t = Wachstumszeit (in Jahren)

Die Wachstumsrate r läßt sich nach folgender Gleichung ermitteln:

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}$$

Für die Bestandsentwicklung der Heckenbraunelle stehen folgende Werte (Zahl der besetzten Territorien ohne Mehrfacherfassungen) zur Verfügung:

Jahr	1979	1980	1981	1982	1983
	N_0	N_1	N_2	N_3	N_4
Befund	5	8	18	26	43
Erwartung	5	8,6	14,7	25,14	43

Für $N_0=5$ und $N_t=4$ läßt sich nach obiger Formel die Wachstumsrate $r=0.538$ bestimmen. Mit Hilfe dieses Wertes erhält man Erwartungswerte für die Entwicklung in der Zwischenzeit. Sie stimmen ausgesprochen gut mit den Befunden überein.

Die Gleichung für exponentielles Populationswachstum beschreibt daher in überraschend präziser Art und Weise die Bestandsentwicklung der Heckenbraunelle am unteren Inn. Die Annahme, daß es sich dort tatsächlich um eine Gründerpopulation handelt, die einen neuen, von der Art bislang nicht besetzten Lebensraum besiedelt, gewinnt damit weiter an Wahrscheinlichkeit.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [23_1](#)

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

Artikel/Article: [Kleinräumige Arealveränderungen bei der Heckenbraunelle *Prunella modularis* 89-98](#)