

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Salzburg, dem Institut für Zoologie der Universität für Bodenkultur, Wien, und dem Forschungsinstitut Gastein-Tauernregion, Badgastein

Habitatnutzung alpinen Kleinvögel im Spätsommer/Herbst (Hohe Tauern, Österreichische Zentralalpen): Autökologie und Gemeinschaftsmuster

Habitat utilization of small alpine birds in late summer/autumn
(Hohe Tauern Massiv, Austrian Central Alps): autecology and community patterns

Von Norbert Winding

Key words: Alpine bird communities: *Anthus spinoletta*, *Montifringilla nivalis*, *Oenanthe oenanthe*, *Phoenicurus ochruros*, *Prunella collaris*; habitat preferences; habitat separation; locomotion and habitat structure; niche separation.

Zusammenfassung

WINDING, N. (1990): Habitatnutzung alpinen Kleinvögel im Spätsommer/Herbst (Hohe Tauern, Österreichische Zentralalpen): Autökologie und Gemeinschaftsmuster. Ökol. Vögel 12: 13-37.

Die Studie bringt erstmals quantitative Daten zur Makro- und Mikrohabitatnutzung der wichtigsten Kleinvogelarten der mitteleuropäischen Alpinstufe (*Anthus spinoletta*, *Prunella collaris*, *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe* und *Montifringilla nivalis*) aus der Nachbrutzeit, ermittelt in zwei rund 100 ha großen benachbarten Probeflächen zwischen rund 2300–2700 Meter Höhe auf der Südabdachung der Hohen Tauern im Glocknergebiet (Österreichische Zentralalpen). In einer Serie von standardisierten ganztägigen Kontrollgängen wurden am Antreffpunkt eines jeden Vogelindividiums oder -trupps 8 Habitatvariable aufgenommen: Makrohabitat, Oberflächenstruktur, Hangneigung, Vegetations-Deckungsgrad, Schutt-Deckungsgrad, Bodenfeuchtigkeit/Schnee, Höhenlage, Exposition).

Die einzelnen Arten zeigten distinkte Habitatverteilungen und -präferenzen, die im groben Vergleich dem qualitativen Bild der Bruthabitatwahl entsprechen, in manchen Aspekten aber auch Verschiebungen in der Habitatnutzung von der Brutzeit auf die Nachbrutzeit erkennen lassen. Am Beispiel der pedalen Lokomotion waren mögliche adaptive Zusammenhänge zwischen Eigenschaften der einzelnen

Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Winding, Haus der Natur, Museum für darstellende und angewandte Naturkunde
Museumsplatz 5, A-5020 Salzburg

Arten und den von ihnen genutzten Habitatstrukturen erkenntlich: laufende Lokomotionstypen nutzen vorwiegend schwächer strukturierte Oberflächen und geringe bis mäßig steile Hangneigungen, während hüpfende Lokomotionstypen vorwiegend in stärker strukturierten Oberflächen vorkamen und auch sehr steile Bereiche frequentierten. Wahrscheinlich sind räumlich-physikalische Oberflächeneigenschaften (Oberflächenstruktur+Hangneigung) für Alpinvögel zum Teil von vergleichbarer Bedeutung wie die (horizontale und) vertikale Vegetationsstruktur für Vögel anderer Lebensräume.

Innerhalb der Gemeinschaft war die interspezifische Habitattrennung deutlich, was sich gut mit den Literaturangaben über nordamerikanische Alpinvogel-Zönosen deckt, jedoch von Daten einer alpinen Gemeinschaft des tropischen Südamerika abweicht. Berücksichtigt man sowohl die Habitat- als auch (in groben Kategorien) die Nahrungsnutzung, so kann für die alpine Kleinvogelgemeinschaft eine weitgehend deutliche Nischenseparation angenommen werden. Probleme bei der Interpretation dieser deskriptiven Muster werden diskutiert, wobei vor allem auf mögliche Einflüsse der hochvariablen alpinen Umweltbedingungen hingewiesen wird, sowie auf die Notwendigkeit der stärkeren Einbeziehung von aut- und populationsökologischen Daten in Gemeinschaftsstudien.

Summary

WINDING, N. (1990): Habitat utilization of small alpine birds in late summer/autumn (Hohe Tauern Massiv, Austrian Central Alps): autecology and community patterns. *Ecol. Birds* 12: 13-37.

For the first time this study presents data on macro- and microhabitat utilization by the most numerous small bird species of the central European alpine Zone *Anthus spinoletta*, *Prunella collaris*, *Phoenicurus ochruros*, *Oenanthe oenanthe* and *Montifringilla nivalis*. All observations were made during the postbreeding season and implied a series of standardised whole day counts in each of 2 neighbouring 100 ha sample plots. The plots covered an altitude range of 2300-2700 meters and were situated on the southern slopes of the Hohe Tauern massive, in the Großglockner area (Austrian Central Alps). At each point of contact with birds (individuals or groups) the following 8 environmental variables were measured: macrohabitat, surface structure, gradient, vegetation cover, rock debris cover, ground moisture/snow, cover altitude, and aspect.

The individual species showed distinct habitat distributions and preferences, which were roughly similar to those exhibited during the breeding season. However there was also some habitat shift between breeding- and postbreeding season. Using the example of pedal locomotion possible adaptive correlations are suggested between features of the species and habitat structures used by them: walking: bird species commonly used relatively smoother structured surfaces and flat to moderately steep gradients, whereas hopping locomotion types were most often found in rougher substrates and on very steep gradients. For alpine birds these spatial-physical surface features can be as important as the (horizontal and) vertical vegetation structure is for birds in other environments.

Interspecific habitat separation within the community was clear, coinciding with literature data about North American alpine bird communities but differing from findings of a study of a tropical alpine community in South America. Considering both habitat and food utilization clear interspecific niche separation is apparent. These descriptive patterns are discussed in terms of the possible influences of the highly variable alpine environment. The necessity of undertaking studies of aut- and population ecology in community investigations is emphasised.

Einleitung

Gemeinschaftsökologische Studien sind ein zentrales Thema der ökologischen Feldforschung. Sie versuchen unter anderem, vorhandene Muster der Zönosen aufzudecken und Faktoren und Prozesse herauszuarbeiten, die diese Strukturen im wesentlichen beeinflussen und steuern (z.B. PRICE et al. 1984, STRONG et al. 1984). Dabei bietet die enorme Komplexität solcher Mehrarten-Systeme erhebliche Probleme. Aus diesen Gründen wurden für modellhafte Studien gezielt artenarme Gemeinschaften in einfach strukturierten Habitaten studiert. In der Ornithologie

wurden in diesem Sinne vor allem einfache Vogelgemeinschaften von Grasländern und Steppen intensiv bearbeitet und es entstanden daraus bedeutende Beiträge zur allgemeinen Diskussion gemeinschaftsökologischer Probleme (z.B. CODY 1985, 1974 und 1968; WIENS 1985, 1973 und 1969; WIENS & ROTENBERRY 1980 und 1981; ROTENBERRY 1980; ROTENBERRY & WIENS 1980 a und b).

Die Verhältnisse in der Alpinstufe der Hochgebirge bieten wegen der geringen Artenzahl der Vögel und wegen des gut überschaubaren »einschichtigen«, jedoch fleckig kontrastreichen Lebensraumes ähnlich gute Voraussetzungen für gemeinschaftsökologische Studien. Die meisten vorhandenen Arbeiten, die solche alpine Zönosen behandeln, beschränken sich jedoch weitgehend auf die Ermittlungen der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Artenbestandes und berühren darüber hinaus gehende Aspekte der Gemeinschaftsökologie meist nur randlich (z.B. WINDING 1985, RENEVEY 1984, LUDER 1981, BRAUN 1980, THIOLLAY 1980, CATZELIS 1979, WARTMANN 1978 und 1977, LIEN et al. 1975 und 1974, ALM et al. 1965). Lediglich aus amerikanischen Gebirgen liegen hierzu z.B. auch qualitative und quantitative Angaben über Gemeinschaftsmuster der Ressourcennutzung vor (CODY 1985, CONRY 1978, HOFFMAN 1974, und FLEMING 1973).

Ziel dieser Arbeit ist es daher, aus der Alpinstufe der Alpen detaillierte Befunde über die Recourcennutzung (vorrangig Habitat) der Kleinvögel vorzulegen und in einem ersten Überblick in aut- und synökologischer Hinsicht zu analysieren. Die von mir erbrachten Daten stammen von Untersuchungen aus der Nachbrutzeit (WINDING 1985) und werden daher für die einzelnen Arten auch mit vorhandenen Angaben aus der Brutperiode verglichen. Darüber hinaus werden am Beispiel der pedalen Lokomotion auch mögliche adaptive Zusammenhänge zwischen Merkmalen der alpinen Kleinvögel und strukturellen Eigenschaften des Habitats analysiert.

1. Untersuchungsgebiet, untersuchte Artengemeinschaft

Die Untersuchungen wurden in zwei benachbarten, jeweils rund 100 ha großen Probeflächen der Alpinstufe im Großglocknergebiet in den Hohen Tauern (Österreichische Zentralalpen) im Bereich zwischen rund 2300-2700 Meter Höhe durchgeführt (47°04–05' N. 12° 49-50' E). Die eine davon liegt im Bereich der Großglockner-Hochalpenstraße, die andere etwas abseits davon. Das Areal befindet sich auf der Süabdachung der Hohen Tauern, sodaß nördliche Expositionen weitgehend fehlen. Beide Flächen liegen deutlich oberhalb der Waldgrenze und Krummholzzone sowie oberhalb des Rhododendron-Vaccinium-Gürtels, sodaß sie nur sehr niedrige Vegetation aufweisen: Das Untersuchungsgebiet beginnt im ausgedehnten Grasheidegürtel und reicht hinauf bis in die subnivale Polsterpflanzenstufe. Zur quantitativen Verteilung der in den Flächen vorhandenen Makrohabitat-Strukturen siehe Abb. 1a oben. Eine detaillierte Beschreibung der Flächen und eine Kartenskizze, sowie Fotos aus dem Gebiet und Daten zur Klimatologie finden sich bei WINDING (1985).

Die vorliegenden Analysen beziehen sich auf die fünf in den beiden Probeflächen sowohl zur Brutzeit als auch nach der Brutperiode regelmäßig vorkommenden Kleinvogelarten — »alpine Hauptarten« — (WINDING 1985): Wasserpieper (*Anthus spinoletta*), Alpenbraunelle (*Prunella collaris*), Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*), Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*) und Schneefink *Montifringilla nivalis*. Daneben wurden nach der Brutzeit in den Probeflächen noch 17 weitere Kleinvogelarten angetroffen, die jedoch größtenteils nur als gelegentliche Besucher (vorwiegend aus tieferen Lagen) oder als Durchzügler einzustufen sind. Genannte 5 Hauptarten machten nach der Brutzeit jeweils über 92 % aller Individuen aus (WINDING 1985).

Tabelle 1. Die aufgenommenen Habitat-Eigenschaften
Table 1. The measured habitat-qualities.

Variable, Klassen, Beschreibung		variables, description of classes	
	Makrohabitat		macrohabitat
F	Fels (gewachsener, homogener, größerer Fels)	rock/cliff	
f	felsig (felsige Bänder und Klippen, meist leicht von Vegetation durchwachsen)	rocky (rocky strips and cliffs, mostly interspersed with some vegetation)	
S	Schutt (Schutt, Geröll, Blockfelder; vegetationslos bis schwach durchwachsen)	scree (without or with sparse vegetation)	
S _b	Schutt bewachsen (deutlich von Vegetation durchsetzt)	scree, obviously interspersed with vegetation	
E	erdig (erdig-kahler Boden, z.B. Rutschungen)	earthy bare ground	
PG _s	Polsterpflanzen/Gras mit Schutt (schutt-durchsetzter Polsterpflanzenbewuchs, teilweise mit Rasenflecken)	cushion plant vegetation, with scree, partly with grass patches	
PG	Polsterpflanzen/Gras (wie vorige Klasse, aber ohne Schutt)	cushion plants/grass (as previous class, but without rock debris)	
St _s	Schneetälchen/Schneeböden mit Schutt	snowbed vegetation with rock debris	
St	Schneetälchen/Schneeböden (weitgehend ohne Schutt)	snowbed vegetation	
G	Grasheiden (wie auch bei den folgenden Klassen: verschiedene Grasheiden, vorwiegend <i>Curvuletum</i> , zum Teil auch Spaliersträucher)	alpine grasslands (as in the following classes: different types of grassland, mainly <i>Curvuletum</i> , partly with low spreading plant cover)	
G _s	Grasheiden mit Schutt	alpine grasslands with scree	
G _{st}	Grasheiden mit zahlreichen Schneetälchen	alpine grasslands with many snowbeds	
Fs	Feuchstelle (Sumpffläche, Bachufer, kleiner Karsee etc.)	wet place (marsh, stream bank, small alpine lake etc.)	
SR	Schneefleck und dessen unmittelbarer Randbereich	snowpatch and its edge zones	
A	anthropogen (Straße, Parkplätze, Bauten etc.)	anthropogenous (road, carpark, buildings etc.)	
	Oberflächenstruktur		surface structure
Sch 1-3	schwach strukturierte Oberflächen	weakly structured surfaces	
Sch 1	weitgehend plane Oberfläche	largely level surface	
Sch 2	mit wenigen geringen (zirka <30 cm) Höhendifferenzen	with few small (ca. <30 cm) differences in height	
Sch 3	mit wenigen großen (zirka >30 cm) oder wenigen geringen und großen Höhen-differenzen	with few big (ca. >30 cm) or few smaller and larger differences in height	

Variable, Klassen, Beschreibung		variables, description of classes
St 1-3	stark strukturierte Oberflächen	heavily structured surfaces
St 1	mit zahlreichen geringen Höhendifferenzen (z.B. Schutt aus kleineren Steinen, zerfurcht-höckrige Vegetationsdecke etc.)	with many small differences in height (e.g. rock debris consisting of small stones, or rugged bumpy vegetation patches etc.)
St 2	mit zahlreichen (geringen und) großen Höhendifferenzen (z.B. grober Schutt und Geröll aus größeren Steinen etc.)	with many (small and) big differences in height (e.g. rough rock debris etc.)
St 3	bizarres Gemisch aus verschiedenen Strukturen (z.B. Felssturzgebiet etc.)	bizarre mixture of different rough structures (e.g. areas with broken off rock etc.)
	Hangneigung	gradient
	gemessen mit einem einfachen, selbstgefertigten Neigungsmesser; 4 Klassen: siehe Abb. 1	4 classes, see fig. 1
	Bodenfeuchtigkeit/Schnee	ground moisture/snow
	Feuchtigkeit geprüft mit dem Finger	moisture controlled with a finger
0	trocken	dry
1	gerade gewisse Feuchtigkeit spürbar	moisture just felt
2	deutlich spürbar feucht	clearly discoverable moist
3	naß angesogen	wet
4	von Wasser bedeckt oder überrieselt	covered by standing or flowing water
SR	Schneefleck und sein unmittelbarer Randbereich	snow patch and its edge area
	Vegetations-Deckungsgrad	vegetation cover
0	vegetationslos	without vegetation
1	spärliche Vegetation (nur einzelne wenige Vegetationshorste und/oder -flecken)	sparse vegetation (just a few tufts and/or small patches of vegetation)
2	fleckig verteilte Vegetation	dispersed vegetation patches
3	lückige Vegetationsdecke (merklich von vegetationsfreien Fleckchen durchzogen)	vegetation obviously broken by small base patches
4	weitgehend geschlossene bis dichte Vegetationsdecke	mainly closed to dense vegetation cover
	Schutt-Deckungsgrad	scree cover
	(in Fels und felsigen Bereichen nicht aufgenommen)	(not estimated in rock or rocky areas)
0	schutt- oder steinfrei	without scree or stones

Variable, Klassen, Beschreibung		variables, description of classes
1	nur von wenigen Steinen und/oder Schuttfleckchen durchsetzt	just with a few stones and/or small scree patches
2	mäßig bis deutlich von Steinen und/oder Schuttflecken durchsetzt (diese Kategorie bestand ursprünglich aus zwei Klassen, mußte aber wegen zu undeutlicher Abgrenzung zusammengefaßt werden)	moderately to clearly interspersed stones and/or scree patches (this category consisted originally of two classes, but had to be summarized into one because of unprecise delimitation)
3	weitgehend geschlossene Schuttdecke	almost complete scree cover
Höhenlage		altitude
gemessen mit einem Höhenmesser der Marke Thommen 2000; 4 Klassen, siehe Abb. 2		4 classes, see fig. 2
Exposition		aspect
ermittelt mit dem Kompaß; 8 Klassen: siehe Abb. 2.		8 classes, see fig. 2.

2. Methoden

a) Sammeln der Daten (Methoden, Zeitraum)

Die Daten zur Habitatnutzung wurden kombiniert mit Bestandserfassungen nach der Brutzeit in beiden Flächen durchgeführt (WINDING 1985). Dabei wurden die Gebiete in Linien und Schleifen in langsamem Gehtempo mit oftmaligem kurzem Verharren systematisch so durchschritten (abgerastert), daß möglichst jeder Punkt der Fläche eingesehen werden konnte. Dabei wurden am Standort eines jeden Kleinvogel-Individuums oder-trupps (jeweils nur die Erstbeobachtung berücksichtigt) 8 Habitatvariable aufgenommen (siehe Tab. 1). Ein derartiger Kontrollgang in einer Fläche dauert 12 Stunden (jeweils von 6.00 bis 18.00 Uhr mitteleuropäischer Zeit). Dazu wurden die Flächen in mehrere Abschnitte unterteilt und die Gehrouten jeweils so festgelegt, daß nach 5 Kontrolltagen jeder Abschnitt der jeweiligen Fläche zu jeder Tageszeit begangen war. Auf diese Weise wurde jede Probefläche 10 Tage lang kontrolliert, zwischen 15. August und 5. Oktober 1980. Um diese Jahreszeit sind noch alle Brutvogelarten im Gebiet anwesend und, weiträumig betrachtet, wohl zumindest einigermaßen stationär (vgl. FRELIN 1983). Erst gegen Ende dieser Phase beginnen deutlichere Migrationsvorgänge (GLUTZ & BAUER 1988; LANDMANN 1987 und BIBER 1984).

Um den Wetter-Faktor möglichst konstant zu halten, wurden die Kontrollen nur an Tagen mit sehr guter Witterung (Sonnenschein, geringe bis mittlere Windstärken) durchgeführt. Die Untersuchung ist daher als reine Beschreibung des Schönwetteraspekts zu verstehen.

Zur quantitativen Beschreibung des Makrohabitat-Angebots wurde in beiden Flächen ein Raster von 100×100-Meter-Quadraten verwendet (213 Quadrate) und jedem Rasterfeld nach den vorherrschenden Verhältnissen ein Makrohabitatstyp zugeordnet (=grobe Sammelklassen, siehe Abb. 1). Da anthropogene Strukturen (Gebäude, Straßen etc.) nicht großflächig vorlagen, wurden diese hierbei nicht berücksichtigt. Die Prozentwerte für Schnee wurden aus einer Kartierung vom 19. September 1980 einberechnet.

b) Datenanalyse

Die Werte der einzelnen Habitatvariablen jedes untersuchten Standortes wurden mit der Anzahl der dort jeweils angetroffenen Individuen gewichtet. Die Daten beider Probeflächen wurden für die Analyse gepoolt (um auch für die selteneren Arten einen ausreichenden Datenumfang zu bekommen). Die Daten repräsentieren daher die Verhältnisse eines ausgedehnteren Bereichs der Tauern-Südflanke (rund 200 ha).

Somit stand folgender Datenumfang zur Verfügung (für jede Art jeweils: Anzahl der Standorte/Gesamtindividuenzahl der Vögel): Wasserpieper 392/1078, Alpenbraunelle: 166/308, Hausrotschwanz: 35/43, Steinschmätzer: 78/90, Schneefink: 30/208. Da bei einigen aufgescheuchten Individuen deren Aufenthaltsort nicht mehr so genau ermittelt werden konnte, daß alle Habitatmerkmale exakt aufgenommen werden konnten, ist der Stichprobenumfang bei manchen Variablen zum Teil leicht unterschiedlich (Leerzellen).

Zur Quantifizierung der Selektivität der einzelnen Arten bei der Nutzung des »Makrohabitats« wurde ein Selektivitätsindex nach HASLETT (1989) berechnet: $SI = \frac{\sum (p_{ij} - p_{ij}^2)}{n}$. Dabei ist p_{ij} der prozentuelle Anteil einer Klasse i des Makrohabitats, P_{ij} die prozentuelle Nutzung der Klasse i durch eine Vogelart und n die Anzahl der Klassen. Bei $SI = 1$ nutzt ein Vogel die Makrohabitatklassen genau entsprechend dem Angebot. Je höher der Wert ist, desto selektiver ist seiner Habitatwahl, desto ausgeprägter seine Präferenz. Als Maß der Ähnlichkeit der Verteilungen zweier Arten auf die Klassen eine Habitatvariablen ermittelte ich den Index der proportionalen Nischenüberlappung nach SCHOENER (1961) und COLWELL & FUTUYMA (1971): $Nü = 1 - 0,5 \sum |p_{ij} - p_{hj}|$. Zur übersichtlichen Darstellung der interspezifischen Ähnlichkeiten bzw. Unähnlichkeiten bezüglich der Habitatverteilung erstellte ich mit diesen Indizes sogenannte Nischenüberlappungs-Dendrogramme nach CODY (1974).

Häufigkeitsverteilungen wurden je nach Datenstruktur mit dem 4-Felder- χ^2 -Test und Mehrfelder- χ^2 -Test verglichen und Unterschiede in den Nischenüberlappungsindizes der Lokomotionstypen (Kap. 4.1.2) mit dem MANN-WHITNEY-U-Test auf ihre Signifikanz geprüft (SACHS 1978). Die Aufbereitung und Verrechnung der Daten erfolgte mit den Programmpaketen SPSS (NIE et al. 1975) und MINITAB (RYAN et al. 1976).

3. Ergebnisse

Habitatverteilung der einzelnen Arten

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen für alle aufgenommenen Habitatvariablen die Verteilungsmuster der fünf Kleinvogelarten. Außer bei der Exposition ($p > 0,05$) liegen bei allen Variablen signifikante Abhängigkeiten zwischen dem Vorkommen der Vogelarten und den Habitatmerkmalen vor (alle $P < 0,001$); bei der Exposition wurden für die durchgeführten Tests nur die Klassen Ost bis West berücksichtigt: Die Expositionen N, NE und NW fehlen in den beiden Flächen weitgehend (vgl. WINDING 1985) und sind daher auch bei den einzelnen Arten nicht oder kaum besetzt (Abb. 2d).

Zur besseren Übersicht sind die autökologischen Ergebnisse in Tab. 2 in Worten kurz zusammengefaßt. Dabei bleiben die Variablen Exposition und Höhenlage unberücksichtigt. Wie oben erwähnt, waren bei ersterer kaum deutliche interspezifische Unterschiede zu sehen (mögliche markante Verteilungsschwerpunkte in bestimmten Richtungen sind wohl nur aus Flächen zu ermitteln, in denen alle, auch nördliche Expositionen in ausreichenden Anteilen vorhanden sind). Bei der Höhenlage zeigt ein Vergleich mit den mir gut bekannten Habitatverhältnissen in den Probeflächen, daß die Höhenverteilung der einzelnen Arten lediglich die Vertikal-

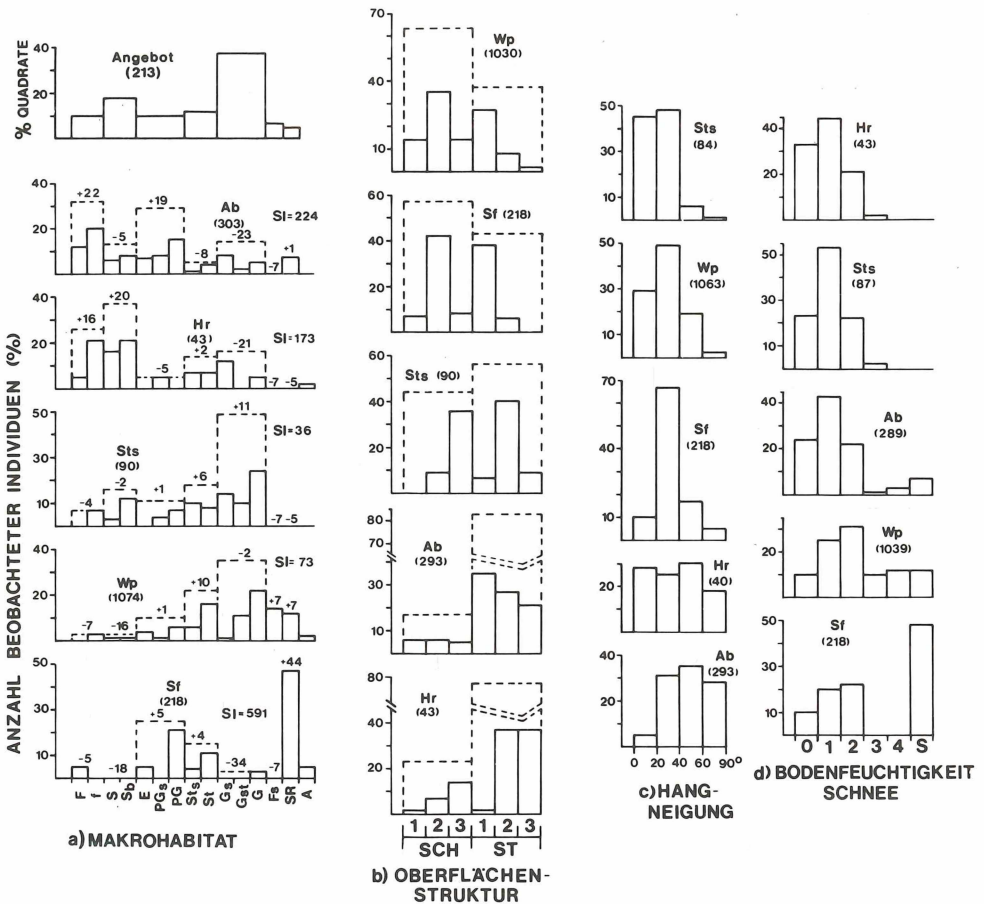


Abb. 1. Prozentuelle Nutzung einiger Habitateigenschaften durch die untersuchten Arten (a-d) und Makrohabitat-Angebot im Untersuchungsgebiet (a oben). In Klammern: Anzahl beobachteter Individuen; Anzahl der Rasterquadrate (Makrohabitat-Angebot, a oben). Klassendefinitionen siehe Tab. 1. Strichliert; Klassenzusammenfassungen. Zahlen über den Säulen (a): (sammel-) klassenweise Prozent-Differenzen zwischen Nutzung und Angebot. SI=Selektivitäts-Index. Ab=Alpenbraunelle, Hr=Hausrotschwanz, Sts=Steinschmätzer, Wp=Wasserpieper, Sf=Schneefink.

Fig. 1. Percentage use of a number of habitat features by the species investigated (a-d) and macrohabitat availability (top of a). For definitions of classes see tab. 1. In parentheses: number of observed individuals; number of squares (macrohabitat availability, top of a). Broken lines: summed classes. Numbers above columns: percentage differences between use and availability for each (summed) class. SI=index of selectivity. Ab=Alpine Accentor *Prunella collaris*, Hr=Black Redstart *Phoenicurus ochruros*, Sts=Wheatear *Oenanthe oenanthe*, Wp=Water Pipit *Anthus spinoletta*, Sf=Snow Finch *Montifringilla nivalis*.

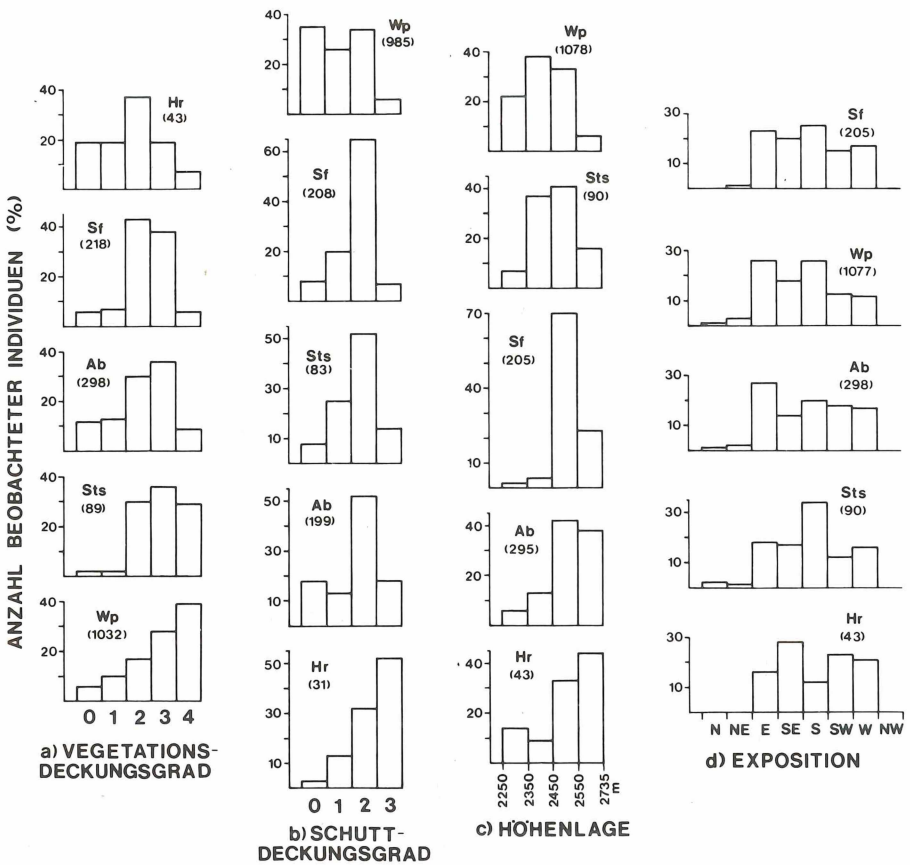


Abb. 2. siehe Legende zu Abb. 1
Fig. 2. see legend to fig. 1.

verbreitung der vorrangig genutzten Habitategenschaften in den Flächen wider- spiegelt. (Der Höhenlage und Exposition kam lediglich bei der Beschreibung der tageszeitlichen Dynamik der Verhältnisse größere Bedeutung zu. Dieser Aspekt wird jedoch bei WINDING in prep. untersucht).

Präferenzen

Ein Vergleich zwischen Makrohabitat-Angebot und -Nutzung (alle Unterschiede signifikant; Steinschmätzer: $p < 0,01$; alle übrigen Arten: $p < 0,001$) zeigt deutliche Präferenzen der einzelnen Arten (Sammelklassen, Abb. 1a). Die Alpenbraunelle bevorzugte deutlich die Klassen felsig/Fels und kargere Pioniervegetation (Klassen E+PG_s+PG) und mied vor allem die Grasheidebereiche. Letzteres gilt auch für den

Tabelle 2. Zusammenfassender Überblick der Befunde zur Habitatnutzung der einzelnen Arten: Präferenzen (Makrohabitat) und Verteilungsschwerpunkte (übrige Variable).
Table 2. Summary of the habitat utilization results from each species: preferences (macrohabitat) and most commonly used habitat features (other variables).

	Wasserpieper	Alpenbraunelle	Hausrotschwanz	Steinschmätzer	Schneefink
Makrohabitat	Schneetälchen, Feuchstellen, Schneeflecken, jedoch insgesamt relativ geringe Präferenzen (Verteilungsschwerpunkt: Grasheiden)	felsig/Fels, Pioniergeellschaften	Schutt/Geröll-Bereiche Fels/felsig	verschiedene Grasheidestrukturen, jedoch vergleichsweise geringe Präferenzen	Schneeflecke und deren Randbereiche, weiters Pioniergeellschaften und Schneetälchen/Schneeböden
Oberflächenstruktur und Hangneigung	schwach strukturierte Oberflächen, sowie stark strukturierte mit geringen Höhendifferenzen; mäßig steil bis flach	stark strukturierte Oberflächen, vergleichsweise am häufigsten in steilen bis senkrechten Bereichen	stark strukturierte Oberflächen; alle Neigungsklassen, vergleichsweise häufig in steilen bis senkrechten Bereichen	vorwiegend stark strukturierte, aber auch häufig in schwach strukturierten Bereichen, jeweils mit großen Höhendifferenzen; flach bis mäßig steil	schwach strukturierte, sowie stark strukturierte Oberflächen mit geringen Höhendifferenzen; mäßig steil
Vegetations- und Schuttdeckungsgrad	vergleichsweise stärkste Tendenz zu hoher Vegetations- und geringer Schuttdichte	lückige bis fleckige Vegetationsdecke; mäßig bis deutlich schuttdurchsetzt	vergleichsweise stärkste Tendenz zu geringerer Vegetations- und hoher Schuttdichte	fleckige bis geschlossene Vegetationsdecke; mäßig bis deutlich schuttdurchsetzt	fleckige bis lückige Vegetationsdecke; mäßig bis deutlich schuttdurchsetzt
Bodenfeuchtigkeit/Schnee	mittlere Feuchtigkeit, vergleichsweise stärkste Präsenz an Feuchstellen	trocken bis deutlich feucht	trocken bis deutlich feucht	trocken bis deutlich feucht	Schneeflecke und deren Randbereiche

Hausrotschwanz und Schneefinken, wobei der erstere klar Fels- und Schuttstrukturen und der letztere ganz besonders Schneeflecke und deren Randbereiche bevorzugte. Diese drei Arten nutzten auch die Makrohabitatstypen am selektivsten (hohe Selektivitätsindizes: Abb. 1a). Weniger markante Präferenzen zeigten hingegen Steinschmätzer und Wasserpieper (niedrigere Selektivitätsindizes in Abb. 1a). Ersterer läßt jedoch noch eine Bevorzugung der Grasheidestrukturen und letzterer der Schneetälchen/Schneeböden, Feuchtstellen und Scheebereiche erkennen (Abb. 1a).

Nischenüberlappung

Aus den Abb. 1 und 2 sind für die einzelnen Arten meist deutliche interspezifische Unterschiede erkennbar. Diese Unterschiede sind bei allen Variablen außer bei der Exposition bis auf wenige Ausnahmen signifikant (Tab. 3). Tabelle 3 bringt für die einzelnen Habitatmerkmale als quantitatives Maß der interspezifischen Ähnlichkeit der Nutzungsmuster auch die paarweise errechneten Indizes der Nischenüberlappung. Allein nach der Makrohabitat-Verteilung (Abb. 1a) überlappen die untersuchten Arten nur geringfügig; der Maximalwert der Nischenüberlappung beträgt 0,60; die meisten Werte sind deutlich kleiner. Auch bei manchen anderen Habitatmerkmalen sind aus der genannten Tabelle zum Teil geringe Überlappungen zu sehen, besonders bei der Oberflächenstruktur (vgl. Abb. 1 und 2). Innerhalb der untersuchten Gemeinschaft ist also eine weitgehend deutliche Habitattrennung zwischen den Arten sichtbar (vgl. Abb. 4). Makrohabitat und Oberflächenstruktur trennen die Arten der Gemeinschaft im Durchschnitt am deutlichsten (Tab. 3).

Als Übersicht über die Gemeinschaftsstruktur nach der Habitatnutzung sind in Abb. 3 Dendrogramme der Nischenüberlappung dargestellt. Daraus lassen sich folgende Gruppierungen der Arten erkennen und mit Hilfe der Verteilungsmuster in Abb. 1 und 2 folgendermaßen charakterisieren:

Makrohabitat (Abb. 3a und 1a): Der Schneefink nimmt, vor allem wegen seines deutlichen Verteilungsschwerpunktes in der Klasse Schnee/Schneerand, eine isolierte Stellung ein gegenüber den übrigen 4 Arten, die sich in zwei Gruppen teilen: die »Vegetationszone-Vögel« Wasserpieper und Steinschmätzer und die Arten mit Schwerpunkt vorkommen in kargen und fels- und schuttdurchsetzten Bereichen: Hausrotschwanz und Alpenbraunelle.

Oberflächenstruktur (Abb. 3b und 1b): zwei Hauptgruppen: Arten mit überwiegen den Anteilen in stark strukturierten Oberflächen: Steinschmätzer, Hausrotschwanz und Alpenbraunelle, und Arten mit deutlichem Schwerpunkt vorkommen in schwach strukturierten Oberflächen sowie stark strukturierten mit geringen Höhendifferenzen: Schneefink und Wasserpieper.

Bodenfeuchtigkeit/Schnee: (Abb. 3c und 1d): zwei Hauptgruppen: Einerseits Hausrotschwanz, Steinschmätzer und Alpenbraunelle, die sich weitgehend auf trockene bis deutlich feuchte Bereiche beschränken und andererseits Wasserpieper und Schneefink, die auch bei Schneeflecken und/oder ausgesprochen nassen Stellen deutliche bis hohe Anteile aufweisen.

Hangneigung (Abb. 3d und 1c): zwei Hauptgruppen: Arten, die vorwiegend flache bis mäßig steil geneigte Flächen aufsuchen: Steinschmätzer, Wasserpieper und Schneefink, und Arten mit Schwerpunkt oder hohen Anteilen in steilen bis senkrechten Bereichen: Hausrotschwanz und Alpenbraunelle.

Schutt-Deckungsgrad (Abb. 3e und 2b): Eine stärker überlappende Gruppe mit Schwerpunkt vorkommen in mäßig bis deutlich schuttdurchsetzten Flächen (Alpenbraunelle, Steinschmätzer und Schneefink), davon deutlich abgesetzt der Wasserpieper mit stärkerer Tendenz zu schüttärmeren Bereichen, und all diesen Arten gegenübergestellt der Hausrotschwanz, als die Art mit der stärksten Tendenz zu dichterem Schuttdecke.

Höhenlage (Abb. 3f und 2c): zwei Hauptgruppen: Wasserpieper und Steinschmätzer mit hohen Anteilen in mittleren bis tieferen Lagen und Hausrotschwanz, Alpenbraunelle und Schneefink, mit überwiegenden Anteilen in mittleren bis großen Höhen.

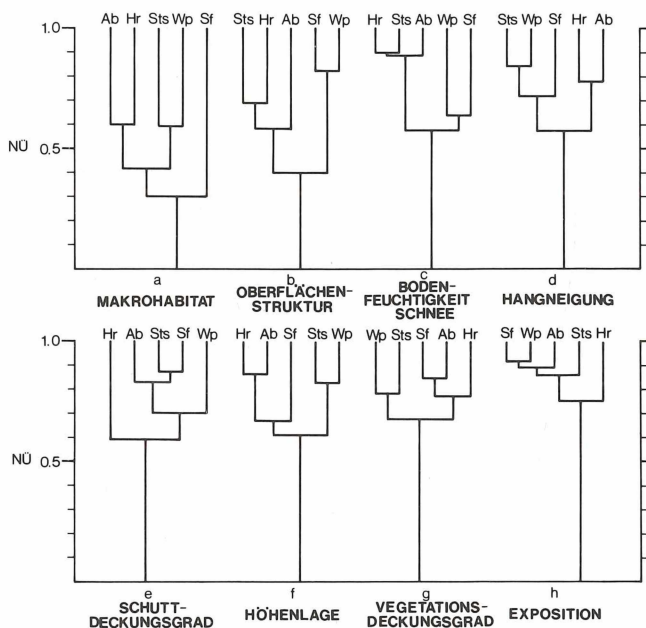


Abb. 3. Dendrogramme der Nischenüberlappung (NÜ) für die einzelnen Habitatvariablen. Abkürzungen der Artennamen siehe Abb. 1.

Fig. 3. Dendograms of niche overlap (NÜ) determined for the habitat variables. Keys for abbreviations of species names see fig. 1.

Vegetations-Deckungsgrad (Abb. 3g und 2a): zwei Hauptgruppen: Wasserpieper und Steinschmätzer, mit stärkster Nutzung der geschlossenen bis lückigen Vegetationsdecke, und Schneefink, Alpenbraunelle und Hausrotschwanz, mit überwiegenden Anteilen in Bereichen eher geringer Vegetationsdichte.

Exposition (Abb. 3h und 2d): Die interspezifischen Überlappungen sind allgemein sehr hoch (Tab. 1). Einigermassen gliedert sich noch der Hausrotschwanz von den übrigen Arten ab.

4. Diskussion und weitere Analyse

4.1 Autökologie

4.1.1 Habitatnutzung im Spätsommer/Herbst und Vergleich mit der Brutzeit

Sieht man von einer Untersuchung an einer Alpenbraunellenpopulation aus Japan ab (FURUMAYA 1983), so ist die vorliegende Arbeit die erste detaillierte Habitatstudie an Kleinvögeln aus der Alpinstufe aus der postreproduktiven Phase. Für einen Vergleich mit meinen Ergebnissen stehen daher vorwiegend nur Habitatangaben aus der Brutzeit zur Verfügung, von denen jedoch nur sehr wenige quantitative Daten umfassen (WARTMANN 1985). FURUMAYA 1983, CATZEFLIS 1979, CORNWALLIS 1975). Vorwiegend handelt es sich dabei um quantitative Makrohabitatbeschreibungen (z.B. WINDING 1985; GLUTZ & BAUER 1985 und 1988; KNEIS & SPRETKE 1985; BIBER 1982; CATZEFLIS 1978; PANOW 1974; PRAZ 1976; GEROUDET 1961; WITHERBY et al. 1943).

Ein Vergleich mit den genannten Arbeiten zeigt zumindest eine grobe Übereinstimmung der Habitatschemata der einzelnen Arten aus Brut- und Nachbrutzeit in verschiedensten Regionen. Dies läßt darauf schließen, daß die untersuchten Arten wenigstens in groben Zügen allgemein eine spezifische Habitatwahl in der angezeigten Richtung vornehmen (Abb. 1 und 2, Tab. 2).

Darüber hinaus sind aber bereits aus genanntem Vergleich auch mehr oder weniger deutliche Unterschiede zu sehen, die als Habitatverschiebungen zwischen Frühjahr/Frühsummer und Spätsommer/Herbst gedeutet werden können. Diese Beobachtungen benötigen zwar noch nähere Überprüfung (vor allem wegen des weitgehenden Fehlens relevanter quantitativer Vergleichsdaten), sollen hier aber dennoch diskutiert werden, nicht zuletzt auch als Anregung für weitere Arbeiten. Genannte Unterschiede sind meines Erachtens a) auf veränderte Bedürfnisse der Vögel selbst zurückzuführen (verständlicherweise vor allem dort, wo die Nutzung bestimmter Lebensraumstrukturen im Frühjahr ausschließlich oder bevorzugt mit der Brutbiologie und/oder der brutzeitlichen Territorialität zusammenhängt) und b) auf veränderte Umweltbedingungen:

ad a): Schneefinken legen ihre Nester bevorzugt in Felsen und menschlichen Bauten an (WINDING 1985, LANG in GLUTZ 1962). Im Spätsommer und Herbst spielen diese Bereiche jedoch tagsüber eine untergeordnete Rolle (Abb. 1a). Die große Bedeutung von Felsen als Schlafplätze für die Nacht wurde in vorliegender Studie nicht berücksichtigt.

Auch beim Hausrotschwanz waren im Untersuchungsgebiet Gebäude während der Brutzeit wesentliche Habitatelemente (Nistplätze, Singwarten, Jagdwarten; vgl. WINDING 1985). Sie verloren auch bei dieser Art in der postreproduktiven Phase an Bedeutung (Abb. 1a, Klasse anthropogen). Auf dieses Phänomen weisen GLUTZ & BAUER (1988) und LANDMANN (1987) auch für Populationen aus dem menschlichen Siedlungsbereich tieferer Lagen hin.

Nach BÖHM (1986), GLUTZ & BAUER (1985) und BIBER (1982) sind für den Wasserpieper zur Brutzeit höhere herausragende Strukturelemente (Warten) bedeutende Habitatrequisiten, die in funktionellem Zusammenhang mit der Markierung und Kontrolle beziehungsweise Verteidigung der Territorien und Paarungspartner stehen. Nach Beendigung der Brutzeit sind sie jedoch für diese Art kaum mehr wesentlich (Abb. 1b).

ad b): Während der Brutzeit sind noch weite Areale der Alpinstufe schneebedeckt oder apert erst später aus. Sie werden in dieser Periode von einigen Arten nicht besiedelt. Erst nach der Brutzeit werden für sie diese Gebiete »zugänglich«. Dieser Effekt war vor allem beim Hausrotschwanz zu sehen, der in der extremeren der beiden Probeflächen als Brutvogel fehlte, während er nach der Brutzeit in beiden untersuchten Flächen ungefähr gleich häufig war (WINDING 1985). Neben der allgemein breiteren nachbrutzeitlichen Verteilung der alpinen Population auf die Gebirgsregion findet bei dieser Art, wohl vor allem im Zusammenhang mit dem Jugenddispersal, auch ein Zuzug von Tieren aus Brutpopulationen tieferer Lagen statt (wohl besonders bei guter Witterung). Dies fällt vielfach schon während bzw. gegen Ende der Brutaktivitäten der Hochlagenpopulationen auf, wenn in der Alpinregion schon relativ zahlreiche selbständige Jungvögel auftauchen, bevor die hier erbrüteten Tiere in dieses Stadium gelangen (eigene unveröffentlichte Beobachtungen; vgl. auch LANDMANN 1987, GLUTZ & BAUER 1988, BIBER 1973). Auch Wasserpieper und Steinschmätzer nutzten im Spätsommer und Herbst Gebietsteile (vor allem in höhergelegenen Abschnitten), die während der Brutzeit unbesiedelt waren.

Schnee bedeutet jedoch für die alpinen Kleinvögel nicht nur Bedeckung potentieller Lebensräume. Er wird von ihnen auch aktiv genutzt. Zur Brutzeit suchen vor allem Schneefinken, Wasserpieper und Alpenbraunellen in ihren Arealen häufig (Alt-)Schneeflächen nach Insekten ab, die dort stellenweise in großen Massen vorhanden sind und im immobilisierten Zustand eine leichte und gut sichtbare Beute darstellen (aktiv angeflogene und passiv verdriftete Insekten; z.B. ASHMOLE et al. 1983; EDWARDS 1972, MANI 1968 und 1962). Ein guter Teil der Nahrungssuche erfolgt im Frühjahr/Frühsummer auch in den Randzonen der schmelzenden Schneeflecke (GLUTZ & BAUER 1985, FURUMAYA 1983, BIBER 1982, CATZEFLIS 1978, GLUTZ 1962 und eigene Beobachtungen; vgl. auch CONRY 1978). Gerade in diesen feuchten Bereichen dürfte das Angebot und die Aktivität von Insekten (Larven, schlüpfende Individuen, Imagines) höher sein als in bereits länger schneefreien, trockeneren Abschnitten (MANI 1968), und es stehen auch noch Samen aus dem Vorjahr zur Verfügung.

Die Bedeutung von Schnee und Schneefleck-Randbereichen nimmt bei Wasserpieper und Alpenbraunelle offenbar mit dem abnehmenden Angebot dieser Bereiche nach der Brutzeit ab. Zumindest bei ersterem ist noch eine gewisse überproportionale Nutzung von Schneegebieten sichtbar (Abb. 1a und d). Beim Wasserpieper war das Vorkommen bei Schneeflecken überdies auch stark tageszeitlich abhängig, mit stärkerer Präferenz um die Mittagszeit (WINDING in prep.). Beim Schneefinken hielt eine starke Bevorzugung der Schneegebiete nach der Brutzeit klar an (Abb. 1a und d).

Nach Angaben mancher Autoren (z.B. GLUTZ & BAUER 1985, CATZEFLIS 1978) wäre für den Wasserpieper unter Umständen eine stärkere Frequentierung von ausgesprochenen Feuchtstellen zu erwarten gewesen, als dies aus Abb. 1a zu sehen ist. Immerhin nutzte er diese Stellen jedoch merklich überproportional (Abb. 1a) und rund 22 % der Wasserpieper frequentierten Bereiche der Feuchtigkeitsklassen 3+4 (vergleichsweise stärkste Präsenz an diesen Stellen; Abb. 1d). Darüber hinaus zeigte der Wasserpieper im Untersuchungsgebiet eine tageszeitabhängige Präferenz von Feuchtstellen mit einer sehr deutlichen Bevorzugung solcher Bereiche um die Tagesmitte. Da jedoch um diese Stunden weniger Wasserpieper anwesend waren als zu anderen Tageszeiten, tritt dies bei der vorliegenden Gesamtbetrachtung weniger in den Vordergrund (WINDING in prep.).

Mögliche Habitatverschiebungen gegenüber der Brutzeit dürften auch die Nutzung der Grasheidebereiche auf der Tauernsüdseite betreffen. Alpine Kurzrasen werden von den Vögeln während der Brutzeit zwar wohl in artspezifisch unterschiedlichem Ausmaß, nicht aber selten aufgesucht (Nur für den Hausrotschwanz spielen sie möglicherweise auch um diese Zeit eher eine untergeordnete Rolle) (z.B. GLUTZ & BAUER 1985 und 1988; PRAZ 1976; GLUTZ 1962). Von Alpenbraunelle und Schneefink wurden Grasheidebereiche in der Nachbrutzeit deutlich gemieden (deutlich unterproportionale Nutzung) und auch der Wasserpieper, der allgemein als eine Charakterart der alpinen Grasheiden bezeichnet wird, zeigte hierfür im Spätsommer/Herbst keine ausdrückliche Präferenz (Abb. 1a). All diese Arten sind typische Bodenabsucher (siehe Kap. 4.1.2), und es ist möglich, daß für sie in alpinen Kurzrasen der Tauernsüdseite im Spätsommer/Herbst vergleichsweise weniger Nahrung vorhanden und/oder verfügbar ist als während der Brutzeit (zumindest um die wärmere Tageszeit von Schönwettertagen, WINDING in prep.). Es liegen zwar keine direkt relevanten Daten zum Vergleich vor, mögliche Hinweise sind jedoch z.B. aus MEYER (1981), JUNG (1981), WOLFSEGG & POSCH (1980), KÖRNER et al. (1980) und MANI (1968) abzulesen: alpine Südlagen-Rasen können um diese Zeit bei Schönwetter tagsüber oberflächlich sehr trocken fallen und sich deutlich aufheizen. Sie weisen am Boden möglicherweise eine geringere Abundanz und/oder Aktivitätsdichte der potentiellen Nahrungs-Athropoden auf als im (feuchteren) Frühjahr. Die Bodenabsucher können hier möglicherweise auch die bei diesen Bedingungen wahrscheinlich flugaktiveren Insekten (STOCKNER 1982) weniger gut fangen. Lediglich der Steinschmätzer zeigte um diese Zeit offenbar eine gewisse Präferenz für Grasheiden (Abb. 1a). Er fängt jedoch als »Sitz- und Warte-Jäger« (vgl. Kap. 4.2) gerade bei Schönwetterbedingungen wahrscheinlich vorwiegend aktivere Arthropoden und dabei einen guten Teil der Beute aus der Luft (vgl. KNEIS & LAUCH 1980, VIERTHALER & WINDING in prep.).

Darüber hinaus ist für die besagten Bodenvögel auch eine direkte Meidung trocken-heißer Mikroklimabedingungen im Bodenbereich von Südlagen-Grasheiden (starke Aufheizung; z.B. CERNUSCA 1977, FRANZ 1979) denkbar. So fehlte gerade der wohl am ehesten kälteadaptierte Schneefink in den Südseiteflächen zwischen 10-14 Uhr fast völlig. Auch Wasserpieper frequentierten diese Areale um die Mittagszeit

deutlich geringer als zu anderen Tageszeiten und hielten sich dann hier, wie oben schon erwähnt, bevorzugt an »kühleren« Feuchtstellen und bei Schneeflecken auf (WINDING in prep.).

4.1.2 Räumlich-physikalische Oberflächenstruktur und pedale Lokomotion

Autökologische Ansprüche eines Vogel können besser verstanden werden, wenn adaptive Zusammenhänge zwischen morphologischen/ethologischen und physiologischen Eigenschaften der Art und Merkmalen des Habitats bekannt sind (z.B. LEISLER & WINKLER 1985, WALSBERG 1985, WINKLER & LEISLER 1985). Morphologische oder physiologische Daten liegen aus meiner Untersuchung nicht vor. Entsprechende Zusammenhänge sollen hier zunächst anhand der arttypischen pedalen Lokomotion analysiert werden, einer Verhaltensweise, die jedoch eng mit spezifischen morphologischen Strukturen einhergeht (z.B. LEISLER 1977 und 1975, STORER 1971, KUNKEL 1962, PALMGREN 1936, STRESEMANN 1934).

Die untersuchten Arten können nach ihrer vorwiegenden Lokomotionsweise zu Fuß den beiden Typen »Hüpfen« und »Laufen« zugeordnet werden. Die Zugehörigkeit zu den beiden Klassen ist aus Tab. 4 ersichtlich und wurde ermittelt nach eigenen Beobachtungen und qualitativen Analysen von Spuren im Schnee sowie aus GLUTZ & BAUER (1985 und 1988), KUNKEL (1962), WITHERBY et al. (1943) und HEINROTH & HEINROTH (1926). Dazu wurde nur die »streckenüberwindende« Fortbewegung berücksichtigt. Nicht gewertet wurde z.B., daß die Alpenbraunelle mitunter auch in kleinen Schritten trippelt, wenn sie in ihrem unmittelbaren Nahbereich (sich kaum fortbewegend) den Boden intensiv nach Nahrung durchsucht.

Laufen wird bei Vögeln allgemein als Anpassung an das Leben auf festem, mehr oder weniger homogenem Substrat und Hüpfen an das Leben auf hindernisreichem Grund interpretiert. Weiters ist Hüpfen, neben Klettern, charakteristisch für Vögel,

Tab. 4. Vorwiegende pedale Lokomotionsweise, Methode des Nahrungserwerbs und grobe Zusammensetzung der Nahrung der untersuchten Arten. Weitere Angaben im Text. Abkürzungen der Artnamen: siehe Abb. 1.

Tab. 4. Predominant type of pedal locomotion, foraging method and rough food composition of the species investigated. Further description in text. Keys to the abbreviations of species names see fig. 1.

	pedale Lokomotion	Methode des Nahrungserwerbs	Nahrungszusammensetzung
Wp	Laufen	aktives Absuchen des Bodens	vorwiegend Arthropoden und andere Kleintiere
Sf	Laufen	aktives Absuchen des Bodens	Arthropoden etc. + Samen
Ab	Hüpfen	aktives Absuchen des Bodens	Arthropoden etc. + Samen
Hr	Hüpfen	Sitz- und Warte-Jagd	vorwiegend Arthropoden und andere Kleintiere
Sts	Hüpfen	Sitz- und Warte-Jagd	vorwiegend Arthropoden und andere Kleintiere

die sich in reich vertikal gegliederten Habitatstrukturen wie Wald, Gebüsch und andere höhere Vegetation bewegen (z.B. LEISLER 1977 und 1975; STORER 1971; KUNKEL 1962; PALMGREN 1937; STRESEMANN 1934). Sind nun bei den alpinen Vögeln analoge Zusammenhänge sichtbar?

Zumindest in den oberen Alpinbereichen trägt die vergleichsweise niedrige Vegetation wenig zur räumlich-physikalischen Habitatstruktur bei. Diese habe ich hier daher durch die Merkmale Oberflächenstruktur und Hangneigung erfaßt. Hinsichtlich ersterer wurden in Abb. 3 und Kap. 3 nach den Ähnlichkeiten in der Verteilung zwei distinkte Gruppen unterschieden, die exakt die Artenaufteilung auf die beiden Lokomotionstypen widerspiegeln (Tab. 4): Die beiden Läufer Wasserpieper und Schneefink hielten sich überwiegend in schwach strukturierten Oberflächen sowie stark strukturierten mit geringen Höhendifferenzen auf, die Hüpfer Alpenbraunelle, Hausrotschwanz und Steinschmätzer hingegen vorwiegend in stärker strukturiertem Substrat und letzterer zum Teil auch in schwach strukturiertem mit großen Höhendifferenzen (Abb. 1b und 3b). Die Vertreter derselben Lokomotionstypen überlappen untereinander (Hüpfer×Hüpfer, Läufer×Läufer) hinsichtlich der Nutzung der verschiedenen Oberflächenstrukturen auch signifikant stärker ($p < 0,05$; Index der Nischenüberlappung; vgl. Tab. 3) als Vertreter jeweils unterschiedlicher Bewegungsweisen (Hüpfer×Läufer).

Hinsichtlich der Hangneigung fällt auf, daß sich die laufenden Arten weitgehend auf flache bis mäßig steile Bereiche beschränken, während nur zwei Vertreter der Hüpfer auch in sehr steilen bis senkrechten Bereichen in nennenswerten Anteilen aufscheinen (Abb. 1c und 3d). Entsprechend der Oberflächenstruktur und Hangneigung weisen schließlich nur hüpfende Arten größere Anteile in den höchsten Schuttdichteklassen und in Fels und felsigen Strukturen auf (Abb. 1a und 2b).

Berücksichtigt man bei der Lokomotion noch weitere Details des Verhaltens, so nimmt die Alpenbraunelle unter den hüpfenden Arten noch eine gesonderte Stellung ein: Als einzige legt sie auch in extrem steilem, reich strukturiertem Gelände den Großteil ihres Weges hüpfend am Boden zurück, während die anderen Arten hier häufiger Flugstrecken einlegen (eigene Beobachtungen). Dementsprechend zeichnet sie sich auch durch eine enorme Sprungkraft und eine besondere Klammerfähigkeit des Fußes aus (AICHORN & HEININGER in GLUTZ & BAUER 1985). Letzteres konnte ich auch bei der Beringung von Alpenbraunellen regelmäßig feststellen: gefangene Individuen klammerten sich dabei im Gegensatz zu den anderen Arten stets auffallend kräftig an alle erreichbaren Gegenstände und an die Hand des Beringers. Die Alpenbraunelle kann daher unter den untersuchten Arten als bester Kletterer und als der in seiner pedalen Lokomotion am besten an steile, reich strukturierte Substratbedingungen adaptierte Vogel bezeichnet werden. Sie wies auch die höchsten Anteile in den sehr steilen Hangneigungen auf (Abb. 1c).

Somit zeichnen sich bei den Alpinvögeln Zusammenhänge zwischen der artspezifischen pedalen Lokomotion und der Nutzung von Habitatstrukturen ab, die den oben zitierten Befunden vergleichbar sind und wohl als adaptive Muster bezeichnet werden können. Derartige Adaptionen an unterschiedliche Bodenbedingungen

erscheinen gerade im Hochgebirge plausibel, da hier die Bewegung in den verschiedenen räumlich-physikalischen Strukturen wohl kontrastreiche energetische Zwänge auf Vögel ausübt. Entsprechende Untersuchungen morphologischer Anpassungen stehen noch aus.

Die gezeigten Befunde weisen somit auf eine große Bedeutung von räumlich-physikalischen Oberflächeneigenschaften für Alpinvögel hin (Hangneigung und Oberflächenstruktur; Meso- plus Mikrorelief). Entsprechende Strukturen wurden jedoch bei Habitatstudien alpiner Vögel bislang nicht berücksichtigt. Genannte spezifische adaptive Zusammenhänge dürften auch die vergleichsweise niedrigen Nischenüberlappungen hinsichtlich der Oberflächenstruktur erklären (hinter »Makrohabitat« zweitniedrigster Durchschnittswert: Tab. 1). Die räumlich-physikalische Oberflächenstruktur hat für Alpinvögel zum Teil wohl auch analoge Bedeutung wie die (horizontale und) vertikale Vegetationsstruktur für Vögel anderer Lebensräume.

4.2 Gemeinschaftsmuster der Ressourcennutzung

Nachdem in den vorigen Kapiteln die Befunde der Habitatnutzung nach autökologischen Aspekten analysiert wurden, sollen sie nun zur Charakterisierung der alpinen Gemeinschaft herangezogen werden. Habitat und Nahrung bilden meist die wesentlichsten Komponenten der Ressourcennutzung, welche neben Häufigkeitsmustern der Arten im allgemeinen die Struktur von Gemeinschaften charakterisiert (z.B. SCHOENER 1986a, CODY & DIAMOND 1975, CODY 1974). Wie eingangs schon erwähnt, liegen zwar einige Daten über erstere vor, wenig jedoch über Gemeinschaftsmuster der Ressourcennutzung. Die dazu bisher nur aus amerikanischen Gebirgen vorliegenden Angaben sollen hier daher gemeinsam mit meinen Befunden und groben Literaturdaten zur Nahrungsnutzung als eine erste Übersicht zusammengefaßt werden.

Aus meinen Ergebnissen ist ersichtlich, daß in der untersuchten Kleinvogelgemeinschaft eine weitgehend deutliche interspezifische Habitatseparation vorliegt: In Abb. 4 wird dies schematisch zusammengefaßt (vgl. Abb. 1 und 2, Tab. 2). Die Separation kommt im wesentlichen schon allein nach der variablen Makrohabitat zum Ausdruck. Zum Teil sind in Abb. 4 auch weitere Details mitberücksichtigt: Wasserpieper und Steinschmätzer zeigen nach dem Makrohabitat mittlere Überlappung, trennen sich jedoch gut nach der Oberflächenstruktur (Abb. 1a und b, Tab. 3). Diese zwei Habitatmerkmale separieren auch die untersuchten Arten am deutlichsten (Tab. 3).

Die Nahrungsnutzung wird im wesentlichen nach dem Typ der Nahrung selbst und nach dem Nahrungssucheverhalten beschrieben. Letzteres bestimmt neben dem Ort der Nahrungssuche, auf welche Nahrungsstücke die Vögel stoßen (CODY 1974, 1968). Nach dem Nahrungssucheverhalten trennt sich die hier untersuchte Gemeinschaft sehr deutlich in zwei distinkte Gruppen: in »aktive Bodenabsucher« und etwas passivere »Sitz- und Warte-Jäger« (Tab. 4; VIERTHALER & WINDING in Vorbereitung; GLUTZ & BAUER 1985 und 1988, MORENO 1984, PÄTZOLD 1984, KNEIS & LAUCH 1983, LEISLER et al. 1983, TYE 1982, CORNWALLIS 1975). Erstere bewegen sich während der Suche mehr oder weniger kontinuierlich fort und sammeln dabei angetroffene Nahrungsstücke meist im unmittelbaren Nahbereich des Körpers. Ihr Suchfeld,

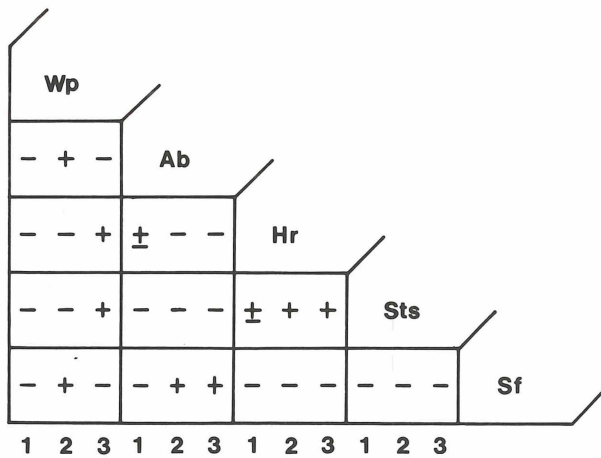


Abb. 4. Schematischer Überblick über die interspezifischen Beziehungen nach Aspekten der Habitat- und Nahrungsnutzung (Spätsommer/Herbst, Schönwetter-Situation). 1=Habitat (im wesentlichen Makrohabitat und Oberflächenstruktur, siehe Text), 2=Methode des Nahrungserwerbs, 3=(grobe) Zusammensetzung der Nahrung (2+3:vgl. Tab. 4). —=geringe Habitatüberlappung, Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Kategorien der Methode des Nahrungserwerbs bzw. der Nahrungs-Zusammensetzung, ±=mittlere Habitatüberlappung, +=Zugehörigkeit zur selben Kategorie der Methode des Nahrungserwerbs bzw. der Nahrungszusammensetzung (vgl. Tab. 4). Abkürzungen der Artnamen siehe Abb. 1.

Fig. 4. Summary of the interspecific relationships inferred from aspects of habitat- and food utilization (late summer/autumn, good weather conditions). 1=habitat (mainly macrohabitat and surface structure, see text), 2=foraging method, 3=food type (2+3:compare tab. 4). —=low habitat overlap, belonging to different categories of foraging method and food contents, ±=medium habitat overlap, +=belonging to the same category of foraging method and food contents (compare tab. 4). Keys for abbreviations of species names see fig. 1.

die unmittelbar von einem Individuum kontrollierte Fläche ist klein. Die beiden Sitz- und Warte-Jäger bewegen sich zwar ebenfalls während ihrer Nahrungssuche fort, ihre eigentliche Suchphase besteht jedoch aus den stationären Unterbrechungen des Weges, wenn sie von einer Stelle am Boden oder von exponierten Warten aus kurze Zeit passiv lauernd ein großes Suchfeld kontrollieren. Sie stürzen sich dann regelmäßig auch über größere Entfernungen auf ihre Beutetiere und fangen diese sowohl am Boden als auch aus der Luft (VIERTHALER & WINDING in Vorbereitung).

Zum Nahrungsspektrum der untersuchten Alpinvögel liegen einige qualitative und quantitative Listen vor (z.B. GLUTZ & BAUER 1985 und 1988, WARTMANN 1985, PÄTZOLD 1984, MENZEL 1983 und 1964, TYE 1982, PANOW 1974, GLUTZ 1962, WITHERBY et al. 1943). Sie stammen jedoch jeweils nur von einer oder wenigen Arten und aus unterschiedlichen Lokalitäten und Jahren, sodaß sie nur sehr grob gemeinschaftsweit vergleichbar sind. Die untersuchten Arten können zumindest in zwei Gruppen unterteilt werden, in Arten, die sich im Spätsommer/Herbst vorwiegend von Arthropoden ernähren und solche, die sowohl tierische Nahrung als auch (wohl zum Teil in unterschiedlichen Anteilen) Samen aufnehmen (Tab. 4).

Nach beiden betrachteten nahrungsökologischen Aspekten ist somit in der untersuchten Artengemeinschaft zumindest eine gewisse Separation in der Nahrungsnutzung zu erwarten (Abb. 4). Ihr tatsächliches Ausmaß ist jedoch noch unbekannt. Ein Artenpaar (Alpenbraunelle/Hausrotschwanz), das mittlere Habitatüberlappung zeigt, trennt sich in komplementärer Weise klarer nach den angegebenen Nahrungsaspekten.

Parallelitäten zu meinen Habitatbefunden zeichnen sich für erwähnten alpinen Brutvogel-Zönosen Nordamerikas ab: Eine klare interspezifische Habitattrennung nehmen CODY (1985) und HOFFMAN (1974) an, stützen sich jedoch nur auf qualitative Beobachtungen. Ihre Angaben werden aber durch quantitative Daten von CONRY (1978) und FLEMING (1973) bestätigt (vorwiegend grobe Makrohabitat-Kategorien). Diese Autoren legen auch quantitative Befunde zur Nahrungsnutzung vor. Nach FLEMING (1973) überlappen die Alpinvögel relativ deutlich in ihrer Verwendung von Nahrungsaufnahmetechniken, die jedoch den oben von mir erwähnten Verhaltensweisen nicht direkt vergleichbar sind (Nahrungsaufnahmetechniken wie Abklauben, Sondieren, Erhaschen etc.). CONRY (1978) fand in der von ihr untersuchten Gemeinschaft eine deutliche interspezifische Überlappung im Nahrungsspektrum (Nahrungsgröße und -typ). Die Arten nutzen die Nahrung offenbar weitgehend generalistisch und opportunistisch.

Faßt man die Daten aus Nordamerika und den Alpen zusammen, so zeigt sich für verschiedene alpine Kleinvogelgemeinschaften gemäßigter Breiten einheitlich eine deutliche interspezifische Habitatseparation und zumindest für die genannten Gemeinschaften Nordamerikas eine stärkere Nahrungsüberlappung mit eher opportunistischer Nahrungsnutzung. Betrachtet man beide Ressourcenkomplexe zusammen, so resultiert insgesamt eine wohl weitgehend deutliche interspezifische Nischentrennung (vgl. Abb. 4). Etwas abweichende Ergebnisse beschreibt FLEMING (1973) für eine Alpingemeinschaft des tropischen Südamerika. Die dort zahlreicheren Vogelarten trennen sich deutlicher nach der Nahrungsaufnahmetechnik und überlappen stärker nach der Makrohabitatnutzung.

4.3 Ausblick: Welche Faktoren strukturieren die alpine Kleinvogelgemeinschaft?

Nach den klassischen Aussagen der Gemeinschaftsökologie wären vorhin gefundene Muster als Koexistenzmechanismen zur Vermeidung von interspezifischer Konkurrenz zu interpretieren. Konkurrenz würde hier durch aktuelle oder historische Veränderung der fundamentalen Nischen (PIANKA 1980, CONELL 1980) und/oder über »assembly rules« (DIAMOND 1975) die Gemeinschaften strukturieren (z.B. SCHOENER 1986a, CONELL 1980, CODY & DIAMOND 1975, CODY 1974, MACARTHUR 1958).

Wenn jedoch aktuelle Konkurrenz vorliegt, müßten per definitionem auch limitierende Ressourcen existieren, was hier noch unüberprüft ist. Es ist meines Erachtens sogar wohl fraglich, ob (wie in vorliegender Studie) gerade bei guter Witterung in der Nachbrutzeit bei der geringen alpinen Vogeldichte (WINDING 1985) z.B. Nahrungsressourcen begrenzt sind. Allerdings kann auch eine Limitierung bei

anderen Witterungsbedingungen und/oder zu anderen Jahreszeiten für die Struktur der Gemeinschaft entscheidend sein. CONRY (1978) nimmt an, daß vor allem im zeitigen Frühjahr Nahrungskonkurrenz eine Rolle spielt, wenn bei noch hoher Schneebedeckung die Territorien bezogen werden.

In den letzten Jahren hat die deterministische Konkurrenztheorie und somit die Annahme der weitgehenden Exklusivität der organisierenden Rolle der Konkurrenz vielfältige Kritik erfahren. Konkurrenz wird zusehends nur als einer von mehreren Faktoren angesehen, die Gemeinschaften strukturieren können, wie z.B. andere biotische Interaktionen, abiotische Bedingungen oder verschiedene Faktoren zusammen. Die unterschiedliche Nutzung von Ressourcen könnte z.B. auch allein daraus resultieren, daß eben die beteiligten Arten unterschiedliche biologische Einheiten sind (im vorliegenden Fall keine kongenerischen Arten), mit voneinander unabhängigen Differenzen in ihrer Biologie und Ökologie. Aus allein deskriptiven Daten über Muster der Ressourcennutzung, wie sie hier vorliegen, ist ein Rückschluß auf deren Ursachen schwierig (z.B. SCHOENER 1986a, Beiträge in STRONG et al. 1984 und PRICE et al. 1984).

Einen wesentlichen Einfluß auf die Struktur der Zönose können auch variable Umweltbedingungen ausüben, vor allem, wenn bedeutende stochastische Schwankungen auftreten (WIENS 1977 und 1984). Dieser Punkt scheint mir gerade für die extremen alpinen Verhältnisse bedeutend zu sein, da hier Umweltbedingungen kurzfristig, saisonal und interannuell sowohl periodisch als auch irregulär enorm schwanken (allgemeine klimatische Bedingungen, zeitliche Lage und Dauer der Schneeschmelze, Dauer und Verlauf der kurzen Vegetationsperiode, massive Kälteeinbrüche mit Schneefällen auch außerhalb des eigentlichen Winters etc.). Diese Fluktuationen üben auf Reproduktion, Verteilung und Verhalten alpiner Vogelpopulationen wahrscheinlich beträchtlichen Einfluß aus (CONRY 1978; WINDING & WERNER, laufende Arbeiten). Detaillierte längerfristige Studien fehlen aber noch. Wie weitergehende Analysen der vorgelegten Daten aus dem Glocknergebiet zeigen (WINDING in prep.) herrschen hier auch im Laufe des Tages enorm dynamische Verhältnisse in der Kleinvogelgemeinschaft und diese laufen weitgehend parallel mit den deutlichen tageszeitlichen (Mikro-) Klimaschwankungen in der Alpinstufe: Wie in Kap. 4.1.1 kurz erwähnt, schwankten die Häufigkeiten der einzelnen Arten im Untersuchungsgebiet im Laufe des Tages beträchtlich, und zwar von Art zu Art meist in unterschiedlicher Weise. Am Beispiel des Wasserpiepers zeigten sich auch sehr deutliche tageszeitliche Verschiebungen in der Habitatnutzung. Allem Anschein nach reagieren hier die einzelnen Arten auf die tageszeitlichen Umweltschwankungen spezifisch und eher voneinander unabhängig (WINDING in prep.). Für ein ausreichendes Verständnis der Gemeinschaftsökologie werden hier daher neben längerfristigen Studien vor allem noch bessere Kenntnisse der Aut- und Populationsökologie der einzelnen Arten nötig. Die stärkere Einbeziehung solcher Daten in Gemeinschaftsstudien wird inzwischen im Sinne von Ansätzen der »mechanistischen Ökologie« von verschiedenen Ökologen allgemein als wesentlich erachtet (SCHOENER 1986b, COLWELL 1984). Wie eingangs schon erwähnt, bietet gerade die einfache Alpinvogelgemeinschaft günstige Grundvoraussetzungen für längerfristige modellhafte Gemeinschaftsstudien, die aut- und synökologische Ansätze vereinen.

Danksagung

Besonders danken möchte ich Herrn Univ. Prof. Dr. H. M. STEINER (Universität für Bodenkultur, Wien), der meine Arbeiten im Glocknergebiet im Rahmen einer Dissertation an der Universität Salzburg angeregt und betreut hat, sowie Herrn Prof. Dr. H. ADAM (Universität Salzburg) für seine vielfältige wohlwollende Unterstützung. Für wertvolle Diskussionen danke ich Herrn MAG. A. AICHORN, Herrn Doz. Dr. H. WINKLER und Herrn Prof. Dr. W. FOISSNER. Herrn Dr. J. HASLETT (der dankenswerterweise auch die englischen Texte korrigierte) danke ich darüber hinaus auch für die kritische Durchsicht einer ersten Manuskriptfassung. Für die freundliche Unterstützung möchte ich auch der Großglockner Hochalpenstraßen-AG (besonders Herrn Ing. K. SCHWAIGER) und Herrn W. WRUSS (Kärntner Vogelschutzwarte) danken. Meine Arbeit wurde mit finanziellen Mitteln des österreichischen MaB-6-Programms (Hohe Tauern) gefördert.

Literatur

- ALM B., A. ENEMAR, H. MYRBERG & S. SVENSSON (1965): The density of birds in two study areas of the alpine region in southern Lapland in 1964. *Acta Univ. Lund* II 4: 1-14. — ASHMOLE, N. P., J. M. NELSON, M. R. SHAW & A. GARSIDE (1983): Insects and spiders on snowfields in the Cairngorms, Scotland. *J. Natural History* 17: 599-613. — BERTHOLD, P. (1983): Über Jugendentwicklung, Zugunruhe und Zugverhalten des Hausrotschwanzes *Phoenicurus ochruros*. *J. Orn.* 126: 117-131. — BIBER, J.-P. (1982): Brutökologische Untersuchungen an einer Population des Wasserpiepers (*Anthus spinoletta* L.). 109 Seiten. Diss. Univ. Basel. — BIBER, O. (1973): Zur Phänologie des Herbstzuges beim Hausrötel *Phoenicurus ochruros* nach Fangergebnissen auf dem Chasseral (Berner Jura). *Orn. Beob.* 70: 147-156. — Ders. (1984): Untersuchungen zum Tagzugverhalten des Hausrotschwanzes während der Herbstzugzeit nach Feldbeobachtungen auf dem Chasseral (Jura). 56 Seiten. Lizentiatsarbeit Univ. Bern. — BÖHM, CH. (1986): Revierverhalten und Revierkriterien beim Wasserpieper (*Anthus spinoletta*). *Ökol. Vögel* 8: 145-156. — BRAUN, C. E. (1980): Alpine bird communities of western North America: Implications for Management and Research. in: DEGRAAF, R. M. & N. G. TILMAN (ed.): Workshop Proc. Management of Western Forests and Grasslands for Nongame Birds. US. Dep. Agric. For. Serv. Gen. Rep. INT-86: 280-291. — CATZEFLIS, F. (1978): Sur la biologie de reproduction du Pipit spioncelle alpin. *Nos Oiseaux* 34: 287-302. — Ders. (1979): Aspects quantitatifs de l'avifaune alpine. *Arve-Leman-Savoie-Nature* 21: 13-20. — CERNUSCA, A. (1977): Bestandsstruktur, Mikroklima, Bestandsklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976. Veröff. Österr. Mab-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern 1: 25-45. — CODY, M. L. (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. *Amer. Naturalist* 102: 107-147. — Ders. (1974): Competition and the Structure of Bird Communities. *Monographs in Population Biology* 7. 318 Seiten. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. — Ders. (1985): Habitat selection in grassland and open-country birds. in: M. L. CODY (ed.): *Habitat Selection in Birds*. pp. 191-226. Academic Press. Orlando and London. — CODY, M. L. & J. M. DIAMOND (ed.) (1975): *Ecology and Evolution of Communities*. 543 Seiten. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass., and London. — COLWELL, R. K. (1984): What's new? Community ecology discovers biology. in: PRICE, P. W., C. N. SLOBODCHIKOFF & W. S. GAUD (eds.): *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. J. Wiley. New York etc. — COLWELL, R. K. & D. J. FUTUYMA (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576. — CONELL, J. H. (1980): Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138. — CONRY, J. A. (1978): Resource Utilization, Breeding Biology and Nestling Development in an Alpine Tundra Passerine Community. 195 Seiten. Ph. D. Thesis, California State Univ. — CORNWALLIS, L. (1975): The Comparative Ecology of Eleven Species of Wheatear (Genus *Oenanthe*) in S. W. Iran. 326 Seiten. Doctoral Ph. Thesis. Univ. Oxford. — DIAMOND, J. M. (1975): Assembly of species communities. in: CODY, M. L. & J. M. DIAMOND (eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. pp. 342-444. Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass., and London. — EDWARDS, J. S. (1972): Arthropod fallout on Alaskan snow. *Arctic Alpine Research* 4: 167-176. — FLEMING, R. S. (1973): Bird Communities above Treeline, a Comparison of Temperate and Equatorial Mountain Faunas. 129 Seiten. Doctoral Ph. Thesis. Univ. Washington. — FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. 495 Seiten. Eugen Ulmer. Stuttgart. — FRELIN, CH. (1983): Etude d'une population alpine de

- Pipits spioncelles (*Anthus spinoletta*) en saison post-reproductive. Mue, gregarisme et preparation a la migration. *Alauda* 51: 11-26. — FURUMAYA, M. (1983): Ecological separation between Alpine and Japanese Accentors *Prunella collaris* and *P. rubida*. *J. Yamashina Inst. Ornith.* 15: 51-62. — GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. 648 Seiten. Verlag Aarauer Tagblatt. Aarau. — GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 10/II: Passeriformes (1. Teil). AULA-Verlag. Wiesbaden. — DIES. (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 11/I: Passeriformes (2. Teil): Turridae. AULA-Verlag. Wiesbaden. — HASLETT, J. R. (1989): Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia* 78: 433-442. — HEINROTH, O. & M. HEINROTH (1926): Die Vögel Mitteleuropas. Band 1: Sperlingsvögel, Rackenvögel, Kuckucksvögel, Spechte. Berlin-Lichtenfelde. — HOFFMAN, R. S. (1974): Terrestrial vertebrates. in: Ives J. D. und R. G. BARRY (ed.): *Arctic and Alpine Environments*. pp. 476-568. Methuen. London. — KNEIS, P. & M. LAUCH (1983): Untersuchungen zum Nahrungserwerb des Steinschmätzers *Oenanthe oenanthe* (Turridae). *Zool. Jb. Physiol.* 87: 381-390. — KNEIS, P. & T. SPRETKE (1985): Zwischenartliche Aspekte der Besiedlung zweier mongolischer Berghänge durch Drosselvögel der Gattung *Oenanthe*, *Monticola* und *Phoenicurus*. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 61 (Suppl.): Ann. Orn. 9: 71-92. — KUNKEL, P. (1962): Zur Verbreitung des Hüpfens und Laufens unter den Sperlingsvögeln (Passeres). *Z. Tierpsychol.* 19: 417-439. — LANDMANN, A. (1987): Ökologie synanthroper Vogelgemeinschaften: Struktur, Raumnutzung und Jahresdynamik der Avizönosen-Biologie und Ökologie ausgewählter Arten. Diss. Univ. Innsbruck. — LANG, E. M. (1962): Der Schneefink *Montifringilla nivalis*. in: GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.: Die Brutvögel der Schweiz: pp 575-576. Verlag Aarauer Tagblatt. Aarau. — LEISLER, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). *J. Orn.* 116: 117-153. — DERS. (1977): Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*). *Egretta* 20: 1-25. — LEISLER, B. & H. WINKLER (1985): Ecomorphology. *Current Ornithology* 2: 155-186. — LEISLER, B., G. HEINE & H. S. SIEBENROCK ((1983): Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pleschanka*) in Kenia. *J. Orn.* 124: 393-413. — LIEN, L., E. ÖSTBYE, O. HOGSTAD, K. M. HAANDE, P. S. HAANDE, A. HAGEN, H.-J. SKAR, A. SKARTVEIT & D. SVALASTOG (1974): Bird surveys in high mountain habitats of Finse and Stigstuv, Hardangervidda, South Norway, 1967-72. *Norw. J. Zool.* 22: 1-14. — LIEN, L., E. ÖSTBYE, H. J. SKAR & D. SVALASTOG (1975): Density variations of bird populations in high mountain habitats, Hardangervidda. *Ecol. Studies* 17: 105-110. — LUDER, R. (1981): Qualitative und quantitative Untersuchungen der Avifauna als Grundlage für die ökologische Landschaftsplanung im Berggebiet. *Orn. Beob.* 78: 137-192. — MACARTHUR, R. H. (1958): Population ecology of some warblers of northern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619. — MANI, M. S. (1962): Introduction to High Mountain Entomology. 301 Seiten. Methuen. London. — DERS. (1968): Ecology and Biogeography of High Altitude Insects. 527 Seiten. Junk. The Hague. — MENZEL, H. (1964): Der Steinschmätzer. 78 Seiten. Neue Brehm-Bücherei 326. — DERS. (1983): Der Hausrotschwanz. 88 Seiten. Neue Brehm-Bücherei Nr. 475. — MEYER, E. (1981): Abundanz und Biomasse von Invertebraten in zentralalpinen Böden (Hohe Tauern, Österreich). *Veröff. Österr. Mab-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern* 4: 153-178. — MORENO, J. (1984): Search strategies of whetears (*Oenanthe oenanthe*) and stone chats (*Saxicola torquata*): Adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. *J. Anim. Ecol.* 53: 147-159. — NIE, N. H., C. H. HULL, J. G. JENKINS, K. STEINBRENNER und D. H. BENT (1975): SPSS - Statistical Package for the Social Sciences. 476 Seiten. McGraw Hill. New York. — PALMGREN, P. (1936): Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fußes bei einigen Kleinvogelarten. *Orn. Fenn.* 13: 53-58. — DERS. (1937): Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel. *Acta Soc. Fauna Flora Fennica* 60: 136-161. — PANOW, E. N. (1974): Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarktis. 128 Seiten. Neue Brehm-Bücherei 482. — PÄTZOLD, R. (1984): Der Wasserpieper. 108 Seiten. Neue Brehm-Bücherei 565. — PIANKA, E. R. (1980): Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. in: MAY, R. M. (ed.): *Theoretische Ökologie*. pp. 105-128. Verlag Chemie. Weinheim, Deerfield Beach und Basel. — PRICE, P. W., C. N. SLOBODCHIKOFF und W. S. GAUD (eds.) (1984): *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. 515 Seiten. Wiley. New York, Chichester etc. — RENEVEY, B. (1984): Evaluation ornitho-ecologique du paysage de la region d'Aletsch. *Fachbeitr. Schweiz. MAB-Information* Nr. 20: 53 Seiten. — ROTENBERRY, J. T. (1980): Dietary relationships among shrub-steppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment. *Ecol. Monogr.* 50: 93-110. — ROTENBERRY, J. T. & J. A. WIENS (1980a): Habitat structure, patchiness, and avian communities in North

American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250. — Dies. (1980b): Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia* 47: 1-9. — RÜGGEBERG, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremitäten einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. *Z. wiss. Zool.* 124: 1-11. — RYAN, T. A., B. L. JOINER & B. F. RYAN (1976): MINITAB—Student Handbook. 314 Seiten. Duxbury Press. North Scituate. — SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendung. 552 Seiten. Springer. Berlin, Heidelberg, New York. — SCHÖNER, T. W.: The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704-726. — Ders. (1986): Resource partitioning. in: KIKKAWA, J. & D. J. ANDERSON (eds.): *Community Ecology: Pattern and Process*. pp. 91-126. Blackwell Scientific Publications. Melbourne. — Ders. (1986b): Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? *Amer. Zool.* 26: 81-106. — STOCKNER, J. (1982): Flugaktivität und Flugrhythmik von Insekten oberhalb der Waldgrenze. Veröff. Univ. Innsbruck 134: 104 Seiten. — STORER, R. W. (1971): Adaptive radiation of birds. in: FARNER, D. S. & J. R. KING (eds.): *Avian Biology*. Bd. 1: 150-188. — STRESEMANN, E. (1934): Aves. in: KÜENTHAL, W. & T. KRUMBACH (eds.): Bd. 7: Zweite Hälfte. 899 Seiten. DeGruyter. Berlin und Leipzig. — STRONG, D. R., D. SIMBERLOFF, L. G. ABELE & A. B. THISTLE (1984): *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. 614 Seiten. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. — THIOLLAY, J.-M. (1980): L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *Revue d'Écologie* 34: 199-269. — TYE, A. (1982): Social organization and feeding in the wheatear and fieldfare. 336 Seiten. Ph. D. Thesis. Univ. Cambridge. — WALSBERG, G. E. (1985): Physiological consequences of microhabitat selection. in: CODY, M. L. (ed.): *Habitat Selection in Birds*. pp. 389-413. Academic Press. Orlando. — WARTMANN, B. (1985): Vergleichende Untersuchungen zur Populations-, Brut- und Nahrungsökologie von Wasserpieper und Steinschmätzer im Dischmatal GR. 119 Seiten. Diss. Univ. Zürich. — WARTMANN, B. & R. FURRER 1977: Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. I. Veränderungen zur Brutzeit. *Orn. Beob.* 74: 137-160. — Dies. (1978): Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. II. Ökologische Gilden. *Orn. Beob.* 75: 1-9. — WIENS, J. A. (1969): An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. *Ornith. Monogr.* 8: 1-93. — Ders. (1977): On competition and variable environments. *Amer. Scientist* 65: 590-597. — Ders. (1984): On understanding a nonequilibrium world: Myth and reality in community patterns and processes. In: STRONG, D. S., D. SIMBERLOFF, L. G. ABELE & A. B. THISTLE (eds.): *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. pp. 439-457. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey. — Ders. (1985): Habitat selection in variable environments: Shrub-Steppe Birds. In: CODY, M. L. (ed.): *Habitat Selection in Birds*. pp. 227-251. Academic Press. Orlando. — WIENS, J. A. & J. T. ROTENBERRY (1980): Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. *Ecol. Monogr.* 50: 287-308. — Dies. (1981): Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.* 51: 21-41. — WINDING, N. (1985): Gemeinschaftsstruktur, Territorialität und anthropogene Beeinflussungen der Kleinvögel im Glocknergebiet (Hohe Tauern, Österreichische Zentralalpen). Veröff. Österr. MAB-Progr. 9: 133-173. — WINKLER, H. & B. LEISLER (1985): Morphological aspects of habitat selection in birds. In: CODY, M. L. (ed.): *Habitat Selection in Birds*. pp. 415-434. Academic Press. Orlando. — WITHERBY, H. F., F. C. R. JOURDAIN, N. F. TICEHURST & B. W. TUCKER (1943): *The Handbook of British Birds*. Bd. 1, 348 Seiten. Band 2. 368 Seiten. Witherby. London. — WOLFSEGGER, M. & A. POSCH (1980): Der Wasserhaushalt von Böden am Südhang des Hochtöres (Hohe Tauern). Veröff. Österr. MAB-Hochgebirgspr. Hohe Tauern Bd. 3: 223-242.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Winding Norbert

Artikel/Article: [Habitatnutzung alpiner Kleinvögel im Spätsommer/Herbst \(Hohe Tauern, Österreichische Zentralalpen\): Autökologie und Gemeinschaftsmuster 13-37](#)