

Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Band 23

Heft 1 (September 1977)

Verh. orn. Ges. Bayern 23 (1977): 1—18

Aus dem Institut für Vogelkunde Garmisch-Partenkirchen der Bayer. Landesanstalt für
Bodenkultur und Pflanzenbau München

Verbreitungsmuster von Zwillingarten am Nordrand der Bayerischen Alpen

Von **Einhard Bezzel**

In Mitteleuropa kommen mehrere Vogelarten mit besonders großer morphologischer Ähnlichkeit sympatrisch und teilweise auch syntop vor. Abgesehen von detaillierten Untersuchungen des Verhaltens und der Habitatsprüche als Beiträge zur Beschreibung der Einnischung sehr ähnlicher Arten (z. B. BECKER 1977; LEISLER 1975; LUDESCHER 1973; NEWTON 1972; THIELCKE 1964, 1973; Zusammenfassung LACK 1971) ist eigentlich von den Feldornithologen noch erstaunlich wenig das umfangreiche Material quantitativer Bestandsaufnahmen zur Beschreibung und Analyse des Verbreitungsmusters von Zwillingarten herangezogen worden (z. B. SCHNEBEL 1972). So können wir uns bei der Beurteilung der unterschiedlichen Verteilung solcher Artenpaare als Folge verschiedener Habitatsprüche, Ressourcennutzung bzw. Konkurrenzsituationen der Partner von Zwillingarten nur auf mehr oder minder qualitative Angaben stützen.

Die vorliegende Auswertung versucht das Verbreitungsmuster einiger Zwillingarten als Ergebnis verschiedener Methoden der Bestandsaufnahme darzustellen und kurz zu diskutieren. Geprüft wird die Koexistenz (vgl. CODY 1974) jeweils zweier sehr ähnlicher Arten in mehr oder minder großen Landschaftsausschnitten auf der Grundlage gleicher Flächen- bzw. Zeiteinheiten (s. S. 3 und 8). Das gewählte Untersuchungsgebiet am Alpennordrand mit Höhendifferenzen bis 2000 m auf relativ kleiner Fläche eignet sich für die vergleichende Darstellung der Koexistenz sehr gut, da alle Arten hier höhenbedingte Arealgrenzen erreichen. Damit ist zu erwarten, daß in nebeneinander liegenden optimalen und suboptimalen Arealteilen die Nischentrennung unterschiedlich scharf ist und/oder die Partner von Artenpaaren verschiedene Arealgrenzen aufweisen. Diese Unterschiede müßten sich auch in relativ groben Verteilungsmustern niederschlagen. Dies ergibt sich z. B. auch aus dem Atlas der Brutvögel Großbritanniens für die Verbreitung von Artenpaaren am NW-Rand des westpaläarktischen Areals (SHARROCK 1976).

1. Material und Methode

1.1 Abschätzung der Koexistenz

Koexistenz ist definiert als die mehr oder minder permanente Anwesenheit zweier Arten im selben Habitat. Ihr Grad kann nach Cody (1974) gemessen werden als „Habitatüberlappung“

$$\alpha_{12} = p_{12} / ((p_{11} + p_{12})(p_{22} + p_{12}))^{1/2}$$

wobei p_{11} und p_{22} die Zahl der Einheiten darstellt, die jeweils nur eine der beiden zu vergleichenden Arten enthält, und p_{12} den Einheiten mit beiden Arten entspricht. α_{12} kann Werte von 0 bis 1 annehmen. Zu beachten ist, daß die in die Beziehung eingehenden Einheiten gleich groß sein müssen und die Gleichung ferner voraussetzt, daß beide Arten das untersuchte Habitat bis zur Grenzkapazität nutzen. Dies wird man jedoch nur in längerfristigen Untersuchungen der Bestandsdynamik bei unveränderter Habitatstruktur eindeutig nachweisen können. Für die hier angestellten Überlegungen kann der Umstand jedoch z. T. vernachlässigt werden, da eine Bestimmung der Nischenbreite (vgl. Cody 1974) nicht vorgenommen werden soll. Bei der Diskussion von Einzelbeispielen wird darauf zurückzukommen sein.

Der Wert α_{12} gestattet zunächst nur Aussagen über die Deckungsgleichheit von Verteilungsmustern, nicht jedoch über die tatsächlichen Interaktionen zweier koexistierender Arten. Wie nah dieser Wert den tatsächlichen Interaktionen zweier Arten kommt, hängt entscheidend von der Größe der gewählten Einheiten für Raum und Zeit ab. Daher werden hier verschiedene Methoden der Bestandsaufnahme mit sehr unterschiedlicher „Trennschärfe“ verglichen. Unmittelbar miteinander vergleichbar sind natürlich nur Überlappungswerte auf der Grundlage gleicher Maßeinheiten.

1.2 Das Untersuchungsgebiet

Alle Feldbeobachtungen wurden 1966—1976 im Werdenfelser Land auf einer Fläche von etwa 1440 km² durchgeführt, die einen Ausschnitt des Nordrandes der Bayerischen Alpen von 600 bis 2900 NN darstellt. Sie umfaßt also Teile des voralpinen Hügellandes bis zur alpinen Stufe. Der Anstieg des Hochgebirges ist vor allem im Kalkalpenbereich hinter der vorgelagerten Flyschzone sehr steil, so daß hohe relative Höhenunterschiede auf kleiner Fläche auftreten. Die Klimaxgesellschaft der montanen Stufe (600—1400 m NN) ist ein Laubmischwald; in der subalpinen Stufe (1400 m bis zur Baumgrenze) dominiert die Fichte. Die obere Waldgrenze ist je nach Lage und Exposition bei 1700 bis 1800 m, ausnahmsweise auch bei 1900 m, anzusetzen. Menschliche Einflüsse haben jedoch Zusammensetzung, Struktur und Ausdehnung der Vegetation und die Lage der Höhengrenzen mehr oder minder stark verändert. Die mittleren Januartemperaturen liegen im Vorland bei etwa -2,4°, in den Talböden bei -2,5°, im Gipfelbereich der höchsten Erhebungen bei unter -10°. Die entsprechenden Julimittel betragen etwa 15,7, 15—16° bzw. 2—5° (Näheres s. BEZZEL & RANFTL 1974).

1.3 Bestandsaufnahmen

Allen Feldbeobachtungen liegen jeweils gleich große willkürlich herausgegriffene Landschaftsausschnitte zugrunde. Da Herausgliederung bestimmter Habitate nicht angestrebt wurde, decken sich die Ausschnitte nur mehr oder minder zufällig mit den Grenzen der wichtigsten Pflanzengesellschaften bzw. Ökosysteme.

Rasterkartierung: 1968—1973 (Vorarbeiten ab 1966) wurden die Sommervögel auf der Grundlage eines 1-km²-Rasters kartiert. Registriert wurde lediglich die Anwesenheit einer Art auf der Rasterfläche unter Berücksichtigung der üblichen Hinweise und sicherer Anzeichen für Brutvorkommen. Die Einteilung der Höhenstufen erfolgte in 200-m-Abschnitten. Damit ist die Sommerverbreitung aller Arten auf der Gesamtfläche erfaßt; die Grundgesamtheit umfaßt also 1440 Einheiten. Für die Darstellung der Koexistenz sind folgende Kriterien zu berücksichtigen: Exakt gleich große Flächeneinheiten; sehr grober Raster; keine Gleichzeitigkeit der Aufnahmen. Das Ergebnis kann also nur das Verbreitungsmuster der Arten innerhalb eines mehrjährigen Zeitraumes in einer sehr vielgestaltigen Landschaft sein.

Punkttaxierung: 1974—1976 wurden in den Sommermonaten in allen 100-m-Höhenstufen von willkürlich in mind. 200-m-Abstand gewählten Punkten aus Vögel in einem Radius von höchstens 100 m innerhalb von 3 Min. erfaßt ($n = 1055$). Für die Beurteilung der Koexistenz wurde hier lediglich die Anwesenheit einer Art pro Registrierpunkt herangezogen. Gemessen wird damit die gleichzeitige Koexistenz im Sommer auf zwar nicht genau gleichen, doch relativ kleinen Flächen.

Probeflächenuntersuchung: Auf einer Probefläche von 218,75 ha der Talböden in 655 bzw. 895 m NN bei Oberau und Krün (Näheres s. BEZZEL 1974) wurden in den Sommern 1973—1976 quantitative Bestandsaufnahmen der Brutvögel nach den Kriterien der Kartierungsmethode durchgeführt. Die Probeflächen bestehen aus 2 Quadraten von je 100 ha sowie 3 Quadraten von 6,25 ha, die entsprechend der Rastereinteilung des Kartierungsprogrammes (s. oben) aus der Landschaft geschnitten wurden, also auch keine reinen Habitate gegeneinander abgrenzen. Für die Ermittlung der Koexistenz wird α_{12} auf Quadraten von 6,25 ha in jeweils derselben Brutperiode in Abhängigkeit von der Abundanz berechnet, sowie die Änderung dieser Größe von Jahr zu Jahr. Die ökologischen Verhältnisse auf der Probefläche haben sich in dem vierjährigen Zeitraum für die hier behandelten Arten nicht erkennbar verändert.

Dauerbeobachtung: Auf einer Fläche von rund 2,5 ha um das Institutsgebäude am Ortsrand von Partenkirchen in 810 m NN wurden vom 1. Mai 1966 bis 1. Mai 1976 fast täglich die anwesenden Vogelarten registriert (Näheres BEZZEL in Vorbereitung). Die Ergebnisse der Tagesregistrierungen sind, da nicht an allen Tagen 10 Jahre lang gleiche Beobachtungsintensität erreicht werden konnte, in Pentaden zusammengefaßt. Damit umfassen die Zeitmuster der Präsenz von Vogelarten auf dieser Fläche 10 Einheiten von jeweils 73 Jahrespentaden. α_{12} ist damit ein Maß für die zeitliche Koexistenz auf ein und derselben Fläche, ausgedrückt in Pentaden. Während der 10jährigen Beobachtungszeit wurde in die Vegetationsverhältnisse der Beobachtungsflächen nicht eingegriffen, so daß eine beachtliche Zunahme der Strauchschicht und ein Hochwachsen der Baumpflanzungen (Koniferen und Laubbäume) eintrat. Dies hat sich auf die Präsenzzeiten und/oder die Abundanz vieler Singvogelarten deutlich ausgewirkt (BEZZEL in Vorbereitung). Neben der Koexistenz über die Jahreszeiten kann auch die Änderung der Überlappungsgröße in Abhängigkeit von zunehmendem Strukturreichtum über die Jahre gemessen werden.

Vergleichend untersucht wurden nach den vorstehenden Methoden, soweit angebracht, folgende Artenpaare: Grauspecht/Grünspecht (*Picus canus* und *P. viridis*), Wasserpieper/Wiesenpieper (*Anthus spinoletta* und *A. pratensis*), Wintergoldhähnchen/Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*), Sumpfmeise/Weidenmeise (*Parus palustris* und *P. montanus*), Gartenbaumläufer/Waldbaumläufer (*Certhia brachydactyla* und *C. familiaris*), Fitis/Zilpzalp (*Phylloscopus trochilus* und *P. collybita*), Berglaubsänger/Waldlaubsänger (*Phylloscopus bonelli* und *P. sibilatrix*).

Für Mitarbeit bei den Feldarbeiten habe ich den Herren W. BERNDT, F. LECHNER und H. RANFTL sehr zu danken. Die Zeichnungen führte F. LECHNER aus. J. REICHHOLF und H. UTSCHICK danke ich herzlich für viele kritische Diskussionsbeiträge.

2. Ergebnisse

2.1 Rasterkartierung

Die Verbreitungskarten von 7 Artenpaaren zeigen sehr unterschiedliches Ausmaß der Koexistenz auf der Basis des relativ groben Rasters (Abb. 1). Praktisch identische oder zumindest außerordentlich ähnliche Habitatansprüche gestatten offensichtlich bei Wasser- und Wiesenpieper keine Koexistenz während der Brutzeit. Zudem besiedeln beide Arten sehr nahrungsarme und daher auch vogelartenarme Biotope. Ihre Brutareale sind durch 400 bis 500 m Höhendifferenz voneinander isoliert. Wasserpieper kommen zuweilen mit Wiesenpieper außerhalb der Brutzeit in Kontakt. Bei Schneerückfällen zu Beginn der Brutzeit in höheren Lagen sind aber Wasserpieper vorzugsweise neben Flußkiesbänken auf Kurz-

rasenflächen anzutreffen, die vom Wiesenpieper nicht besiedelt werden. Gleichwohl wären Bruten des Wasserpiepers auf geeigneten Flächen unterhalb der Grenze des geschlossenen Waldes denkbar. Bis jetzt fehlt jedoch jeder Hinweis. Hinweise auf das regelmäßige Brüten von Wiesenpiepern oberhalb der Baumgrenzen ließen sich ebenfalls nicht bestätigen. Beide Pieperarten erreichen auf der Untersuchungsfläche die Grenze ihres geschlossen besiedelten Areals (STRESEMANN & PORTENKO 1960; VOOUS 1962). Man kann also hier von Artentrennung im „geographischen Maßstab“ (CODY 1974) sprechen.

Einen ähnlichen Eindruck gewinnt man vom Verbreitungsbild von Garten- und Waldbaumläufer (Abb. 1). Ersterer erreicht seine Verbreitungsgrenze bereits vor dem Alpenfuß und besiedelt geeignete Habitats in den Alpentälern ab 700 m nicht mehr. Rauhrindige Bäume wären jedoch auch hier vorhanden; die offenbar in Parklandschaften überlegene Zwillingensart (vgl. SCHNEBEL 1972) kommt zur Brutzeit nicht vor*). So bleiben parkartige Gärten, Alleen, Laubgehölz usw. zumindest zur Brutzeit baumläuferfrei. Im Winterhalbjahr konnten einzelne Gartenbaumläufer als Fänglinge am Institutsgebäude in 810 m rund 18 km vom

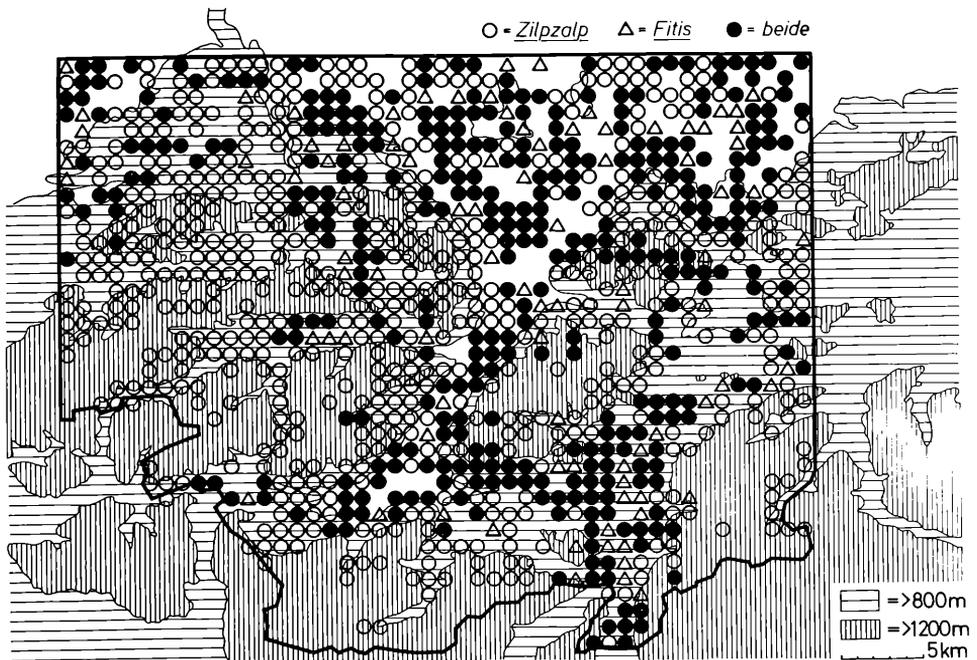
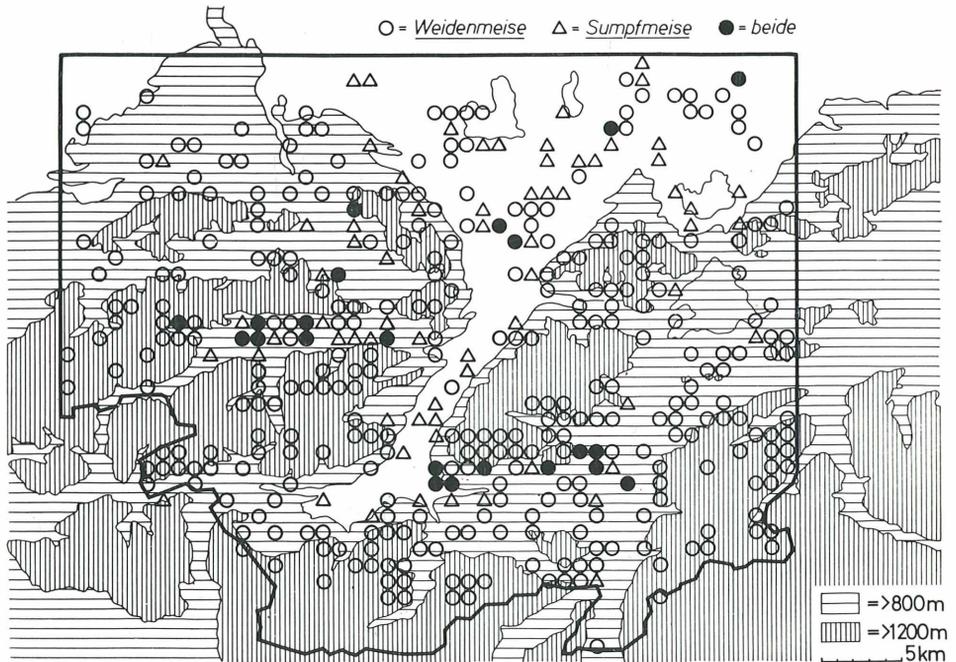
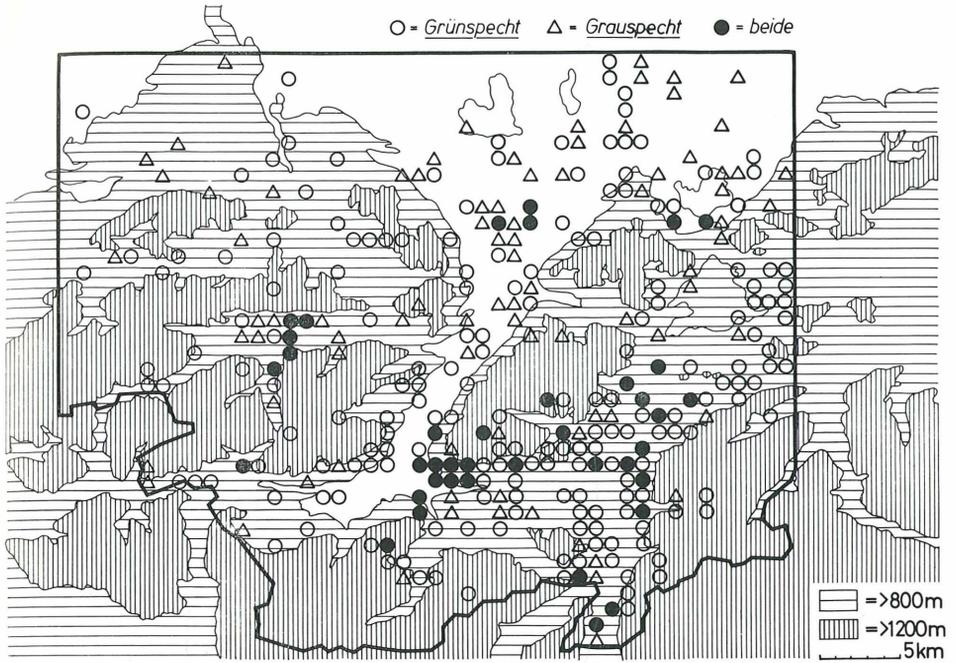
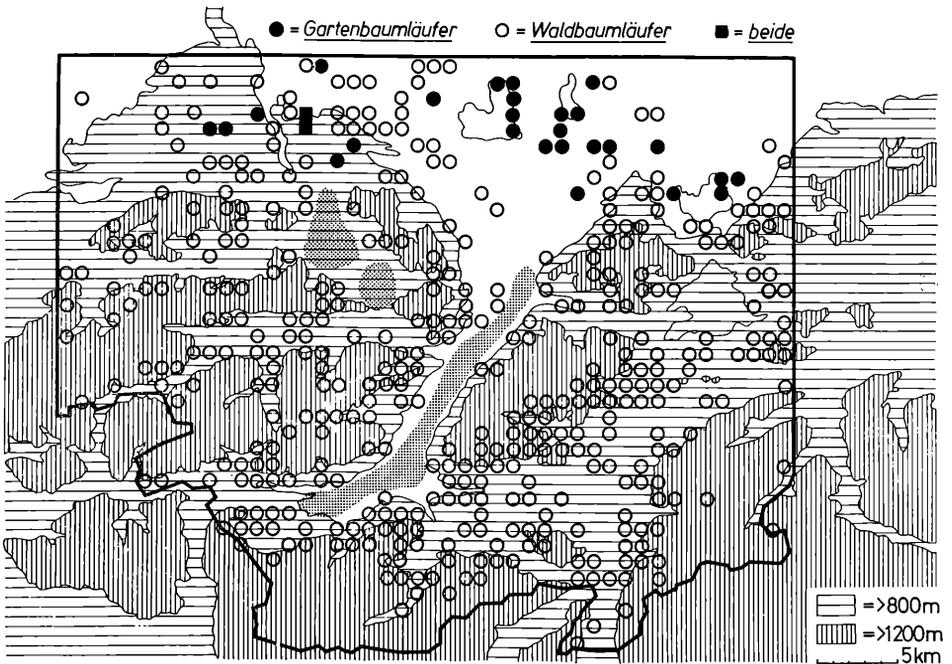
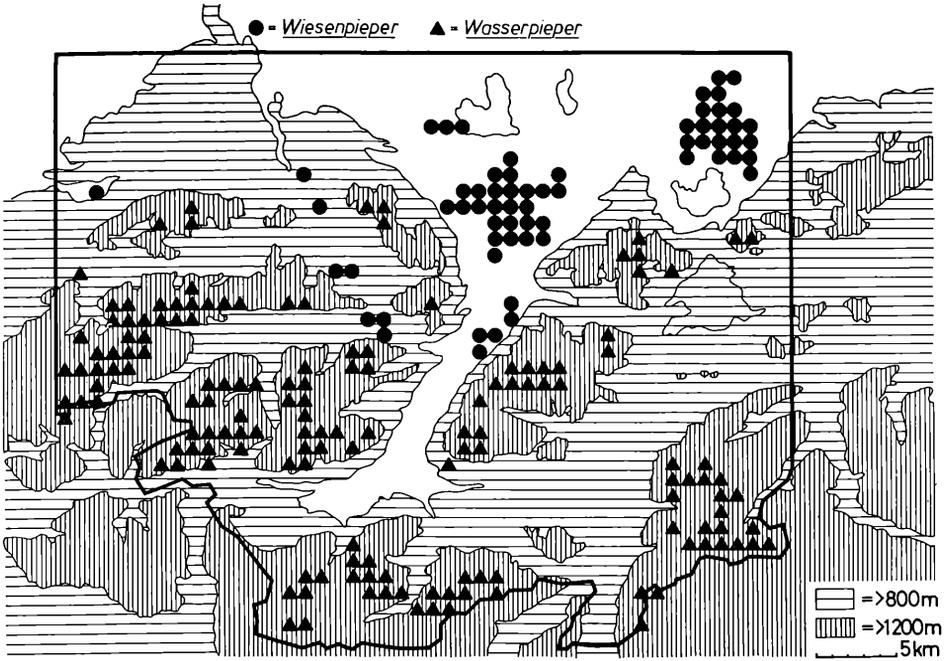


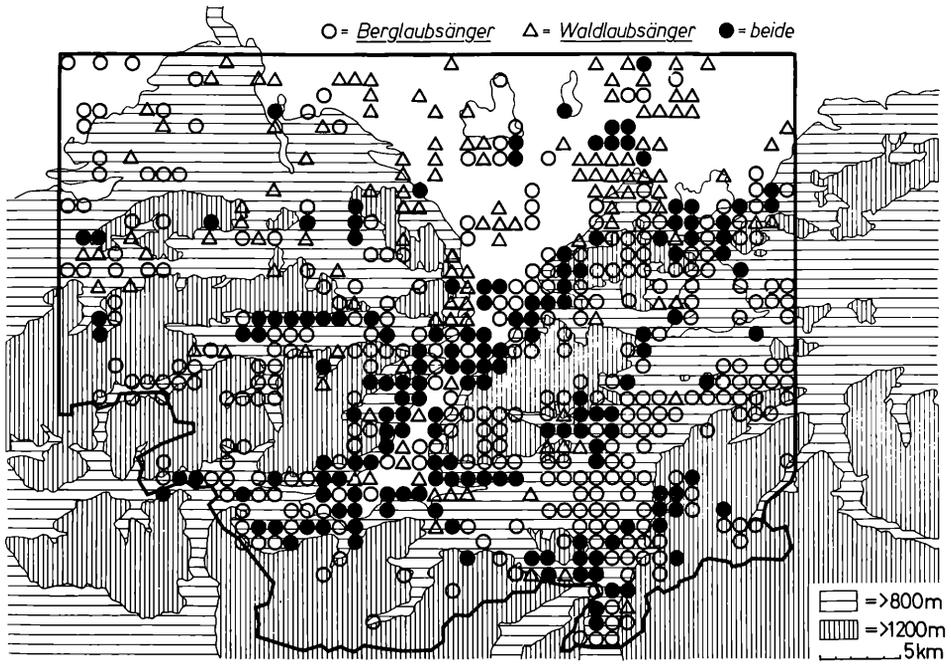
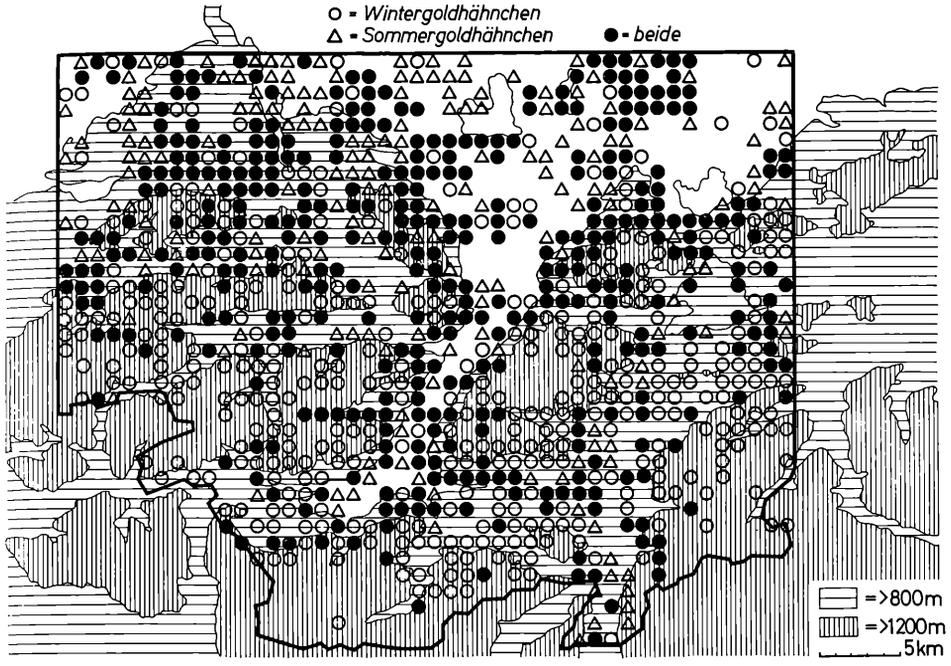
Abb. 1

Rasterkarten der Sommer-(= Brut-)verbreitung 1968—1973 von 7 Artenpaaren im Werdenfeller Land. Jede Signatur entspricht 1 km². Weiß = 6—800 m; waagrecht schraffiert = 8—1200 m; senkrecht schraffiert = > 1200 m. Einfach umrandete Flächen im N und NW = Seen; eng gerasterte Flächen bei den Baumläufers = Gebiet mit Habitats für Gartenbaumläufer.

* 1977 ergaben sich nach 11jähriger Beobachtung zum ersten Mal Hinweise auf ein Brutzeitvorkommen des Gartenbaumläufers in Partenkirchen.







nächsten Brutplatz entfernt nachgewiesen werden. Im Vorland zeigen beide Arten eine weitgehende Habitat-Trennung (vgl. auch SCHNEBEL 1972). Die Angaben bei GLUTZ (1962) lassen unter klimatisch günstigeren Voraussetzungen eine ähnliche, wenn auch weniger scharfe Höhentrennung der Areale in den Schweizer Alpen vermuten. Die Hinweise bei AUSOBSKY & MAZZUCCO (1964) für die Salzburger Alpen deuten die gleichen Verhältnisse wie im Werdenfelser Land an. Für die östlich angrenzenden Teile des bayerischen Alpenrandes bestätigen bereits die Angaben MÜLLERS (1922) die hier dargelegten Befunde. Lohnend wäre eine genaue Kartierung der Vorkommen beider Baumläufer in den Talregionen Tirols, wo nach NIEDERWOLFSGRUBER (1968) der Gartenbaumläufer für tiefere Tallagen „typisch“ ist.

Die beiden Graumeisen besiedeln noch nebeneinander die Talböden (die Sumpfmeise allerdings bevorzugt die Nähe menschlicher Siedlungen), doch erreicht die Sumpfmeise bereits in der montanen Stufe ihre Verbreitungsgrenze. Dies deckt sich z. B. mit den Angaben aus der Schweiz (GLUTZ 1962) und den Salzburger Alpen (AUSOBSKY & MAZZUCCO 1964).

Bei den weiteren 4 Artenpaaren erreichen jeweils beide Partner die subalpine Stufe und mehr oder weniger auch die obere Waldgrenze. Unterschiede in den Rasterfrequenzen sind fast auf jeder Stufe festzustellen (Abb. 2). Die klarste Trennung von Höhenpräferenzen zeigen die Goldhähnchen in deutlicher Übereinstimmung mit Angaben aus der Schweiz (GLUTZ 1962), dem Berchtesgadener Land (MURR 1976) und den Salzburger Alpen (AUSOBSKY & MAZZUCCO 1964). Keine ausgesprochene Trennung der Höhenpräferenzen lassen dagegen Zilpzalp/Fitis erkennen.

Die tatsächliche Überlappung α_{12} innerhalb der Artenpaare entspricht den allgemeinen Befunden aus Abb. 1 und 2 (Tab. 1). Von den 3 Singvogelpaaren mit ähnlicher maximaler Vertikalausdehnung des Areals zeigen die Goldhähnchen mit der am deutlichsten unterschiedenen Höhenpräferenz den geringsten, Zilpzalp/Fitis den höchsten Wert. (Grünspecht/Grauspecht sind auf der Grundlage desselben Rasters nicht unmittelbar mit Kleinvögeln vergleichbar.) Die sehr groben Höhenabstufungen weisen für Berglaubsänger/Waldlaubsänger deutlich geringere Werte auf, als das Mittel der Grundgesamtheit (Tab. 1). Dies deutet, wie auch aus Abb. 1 bereits erkennbar, darauf hin, daß beide Arten zusammen bevorzugt in Quadraten mit starker Hangneigung an den Übergängen der hier heraus-

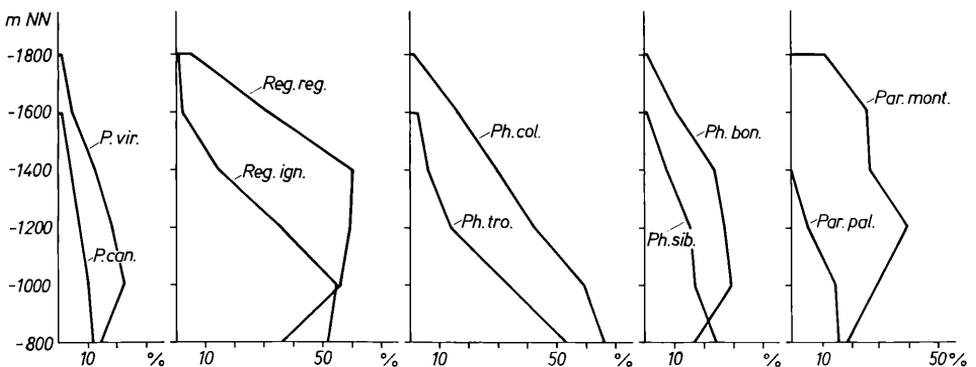


Abb. 2:

Vertikalprofile der Rasterfrequenz (= % der pro Höhenstufe besiedelten Planquadrate) von 5 Artenpaaren im Werdenfelser Land (Grundlage: Kartierung Abb. 1).

gestellten Stufen zusammen vorkommen. Eine Abnahme von α_{12} mit zunehmender Höhe als Folge des steileren Abundanzgradienten jeweils einer Art deutet sich bei allen Artenpaaren an.

2.2 Punkttaxierungen

Bei den Graumeisen und am Artenpaar Grau-/Grünspecht sind die Werte für $\alpha_{12} = 0$, ebenso natürlich für die Baumläufer. Für die drei weiteren Artenpaare liegen die Überlappungswerte bei dieser Methode deutlich unter jenen der Rasterkartierung, doch weist auch hier das Artenpaar Zilpzalp/Fitis den höchsten Wert auf (Tab. 2).

Die Verikalprofile der Artenpaare, die die subalpine Stufe erreichen, bestätigen jene auf der Grundlage der Rasterkartierung im allgemeinen gut (Abb. 3). Die Unterschiede in den Abundanzgradienten der Goldhähnchen oder bei Wald-/Berglaubsänger werden noch deutlicher erkennbar. Abweichungen zwischen Abb. 2 und 3 erklären sich durch den unterschiedlichen Materialumfang (Grundgesamtheit — Stichprobe), die Wahl kleinerer Höhenstufen und unterschiedliche Größe der Flächeneinheit. Entscheidend ist hier jedoch nur die Vergleichbarkeit der jeweiligen Kurven einer Darstellung miteinander.

Der Wert für α_{12} wird von der Ausgeglichenheit der Abundanzen beider Partner wesentlich beeinflusst (Abb. 3). Dies ist besonders deutlich bei den Goldhähnchen und in den unteren Stufen bei Fitis/Zilpzalp erkennbar. Während bei den Goldhähnchen jedoch der Wert gegen die Obergrenze der Verbreitung unabhängig von den Abundanzverhältnissen beider Arten abnimmt, die Trennung der Arten also stärker ausgeprägt ist, nimmt bei den Laubsängern der Wert in der subalpinen Stufe wieder zu. Das bedeutet, daß dort der nur noch seltene Fitis sich in seinem Vorkommen mit der häufigeren Zwillingart weitgehend deckt. Die Interpretation des Falles kann auf Grund der Beschreibung natürlich nicht erfolgen; sie hat von grundsätzlich ganz verschiedenen Möglichkeiten auszugehen. Es wäre denkbar, daß ein reicheres Spektrum des Nahrungsangebotes oder größerer Strukturreichtum in den tiefer gelegenen für beide Arten optimalen Stufen eine Nischtrennung ermöglicht, die ein hohes Maß an Koexistenz gestattet. Bei knapperem Nahrungsangebot und/oder geringerem Strukturreichtum in der subalpinen Stufe erweisen sich beide Arten als gleich gut angepaßt und können bei wesentlich geringerer Abundanz ebenfalls nebeneinander existieren. Es wäre aber auch denkbar und nach dem Verlauf des Abundanzgradienten beim Fitis nicht unwahrscheinlich, daß die in den höheren Stufen in geringer Abundanz le-

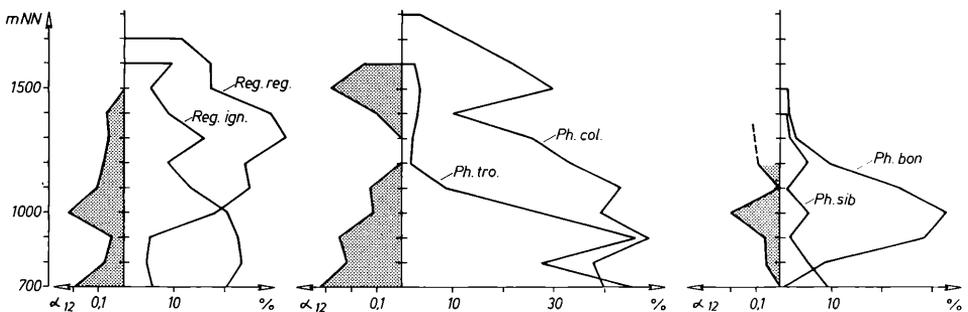


Abb. 3:

Vertikalprofile und Überlappungswerte α_{12} aus Punkttaxierungen (Anwesenheit der Art pro 3 Min.). Abszisse rechts: % positiver Registrierungen; Abszisse links: Werte für α_{12} .

benden Fitisse keine stabile Population mehr stellen, sondern bereits mehr oder minder deutlich Merkmale einer „Verschleißzone“ aufweisen, die sich nur durch Nachschub aus optimalen Teilen des Areals als Randpopulation halten kann (vgl. REICHHOLF-RIEHM & UTSCHICK 1974). Die möglicherweise hohen Überlappungswerte bei Berg- und Waldlaubsänger in höheren Stufen sind jedoch wegen der geringen Abundanzen beider Arten im festgestellten Stichprobenbereich nicht zu berechnen.

Im allgemeinen spiegeln die Werte von α_{12} also recht gut die sich aus dem Vergleich der vertikalen Abundanzgradienten ergebenden Verhältnisse wider. Man kann bereits auf Grund der Unterschiede bzw. Gleichförmigkeit des Gradientenverlaufes innerhalb eines Artenpaares auf höhere oder geringere Koexistenz an einem Punkt schließen.

2.3 Probeflächenuntersuchungen

Auf der gewählten Probefläche brüten nur von drei der Artenpaare beide Partner regelmäßig. Wasserpieper und Gartenbaumläufer konnten entsprechend der Lage überhaupt nicht, Grün- und Grauspecht bzw. Sumpf- und Weidenmeise nur alternierend bzw. an weit auseinanderliegenden Teilflächen nachgewiesen werden.

Das Verbreitungsmuster der Artenpaare Fitis/Zilpzalp und Sommer-/Wintergoldhähnchen, die beide in den 4 Jahren auf etwa derselben Anzahl von Teilflächen mit je 6,25 ha nachgewiesen wurden, jedoch mit sehr unterschiedlicher Dichte, läßt folgende Trends erkennen (Abb. 4):

1. Die Zahl der regelmäßig besiedelten Quadrate ist bei den Goldhähnchen (niedrige Abundanz; Abundanzverhältnis der beiden Arten im Mittel etwa 1 zu 0,39) wesentlich geringer als bei den Laubsängern (Abundanz etwa 2,5mal höher; Abundanzverhältnis der beiden Arten 1 0,92).
2. Die Zahl der von nur einer Art der Artenpaare besiedelten Quadrate ist bei den Goldhähnchen höher (vgl. auch Tab. 2). Die häufigere Art besiedelt alle die für das Artenpaar in Betracht kommenden Planquadrate, wenn auch nicht jedes Jahr. α_{12} wird vor allem von der Abundanz der selteneren Art beeinflusst.
3. Über mehrere Jahre hinweg kann sich in Abhängigkeit von Abundanzschwankungen auf Probeflächen α_{12} nicht unwesentlich ändern. Im Beispiel Abb. 4 beträgt die Variationsbreite für die Goldhähnchen 0,38—0,58, für die Laubsänger jedoch nur 0,71—0,81. Relativ hohe Abundanz und vor allem ausgeglichene Abundanzverhältnisse (Variationsbreite des Abundanzquotienten 0,85—1,11) bei Fitis/Zilpzalp machen den Überlappungswert gegenüber Schwankungen unempfindlich. Für das Wintergoldhähnchen beweisen die Ergebnisse der Punkttaxierung (Abb. 3) sowie der Probeflächenmethode, daß die untersuchte Fläche im suboptimalen Bereich der Vertikalverbreitung der Art im behandelten Landschaftsraum liegt. Für das Sommergoldhähnchen ist die gewählte Probefläche nur zum Teil als ökologischer Randbereich anzusehen; die zusammenhängend bewaldeten Stücke sind wohl dem Optimum zuzuordnen. Beim Laubsängerpaar sind dagegen für beide Arten Abundanzen nahe der Grenzkapazität anzunehmen. Diese unterschiedliche Situation drückt sich in der verschiedenen Konstanz des Dispersionsmusters (Abb. 4) und damit auch des Überlappungsgrades der Artenpaare aus. Für beide Fälle ließ sich immerhin nachweisen, daß ein kleines Areal im Verlauf kurzer Zeit im raschen Wechsel auch einmal von der einen, das andere Mal von der anderen Art allein besiedelt werden kann.

Im übrigen bestätigen die Probeflächenuntersuchungen recht gut die Befunde der ungleich größeren Methode der Rasterkartierung (Tab. 2). Die Abun-

danzverhältnisse aus den Probeflächenuntersuchungen für die Goldhähnchen und Fitis/Zilpzalp (Abb. 4) entsprechen jenen aus Abb. 2 und der unteren Höhenstufen aus Abb. 3 sehr gut.

2.4 Dauerbeobachtung auf kleiner Fläche

Nach Tab. 3 können von den hier behandelten 7 Artenpaaren im Bereich der Talböden grundsätzlich 4 dicht nebeneinander brüten. Der Waldlaubsänger hat 1976 zumindest einen Brutversuch auf der Probefläche unternommen, da das Hochwachsen einer Schonung für ihn offenbar nun die erforderlichen Habitatstrukturen bietet. Es steht zu erwarten, daß im kommenden Jahr der Berglaub-sänger und Waldlaubsänger auf einigen hundert m² unmittelbar nebeneinander brüten. Wenn auch keine nennenswerten Abundanzschwankungen der Brutpaare auf derart kleinen Beobachtungsflächen zu erwarten sind (Tab. 3), so kann die Bedeutung einer Art innerhalb einer Vogelgesellschaft an ihrer Präsenzzeit am Beobachtungspunkt gemessen werden. In den auf Abb. 5 dargestellten Artenpaaren zeigen die Partner unterschiedliche Schwankungen dieser Größe im Lauf von 10 Jahren. Auffallend ist die starke Parallelität bei den Goldhähnchen. Die Zunahme ihrer Anwesenheit ist zweifellos eine Folge des Zuwachses der Koniferenmasse auf der Kontrollfläche. Große Schwankungen ergeben sich für die beiden Graumeisen. Sie verlaufen z. T. gegensinnig, scheinen jedoch gegen Ende des Beobachtungszeitraumes offenbar ebenfalls im Zusammenhang mit zunehmendem

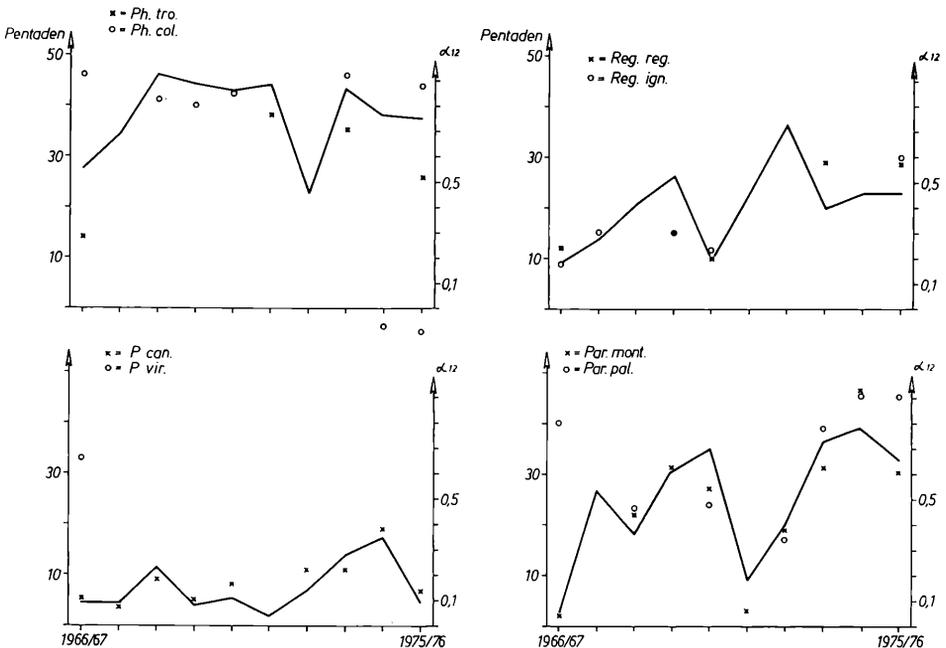


Abb. 4:

Besiedlung 1973—1976 von Planquadraten (6,25 ha; n = 35) auf 2 Probeflächen der Talböden durch Fitis/Zilpzalp (unten) und Sommer-/Wintergoldhähnchen (oben). Leere Signaturen: Fitis bzw. Sommergoldhähnchen; gekreuzte Signaturen: Zilpzalp bzw. Wintergoldhähnchen; volle Signaturen = jeweils beide Arten eines Artenpaares.

benden Fitisse keine stabile Population mehr stellen, sondern bereits mehr oder minder deutlich Merkmale einer „Verschleißzone“ aufweisen, die sich nur durch Nachschub aus optimalen Teilen des Areals als Randpopulation halten kann (vgl. REICHHOLF-RIEHM & UTSCHICK 1974). Die möglicherweise hohen Überlappungswerte bei Berg- und Waldlaubsänger in höheren Stufen sind jedoch wegen der geringen Abundanzen beider Arten im festgestellten Stichprobenbereich nicht zu berechnen.

Im allgemeinen spiegeln die Werte von α_{12} also recht gut die sich aus dem Vergleich der vertikalen Abundanzgradienten ergebenden Verhältnisse wider. Man kann bereits auf Grund der Unterschiede bzw. Gleichförmigkeit des Gradientenverlaufes innerhalb eines Artenpaares auf höhere oder geringere Koexistenz an einem Punkt schließen.

2.3 Probeflächenuntersuchungen

Auf der gewählten Probefläche brüten nur von drei der Artenpaare beide Partner regelmäßig. Wasserpieper und Gartenbaumläufer konnten entsprechend der Lage überhaupt nicht, Grün- und Grauspecht bzw. Sumpf- und Weidenmeise nur alternierend bzw. an weit auseinanderliegenden Teilflächen nachgewiesen werden.

Das Verbreitungsmuster der Artenpaare Fitis/Zilpzalp und Sommer-/Wintergoldhähnchen, die beide in den 4 Jahren auf etwa derselben Anzahl von Teilflächen mit je 6,25 ha nachgewiesen wurden, jedoch mit sehr unterschiedlicher Dichte, läßt folgende Trends erkennen (Abb. 4):

1. Die Zahl der regelmäßig besiedelten Quadrate ist bei den Goldhähnchen (niedrige Abundanz; Abundanzverhältnis der beiden Arten im Mittel etwa 1 zu 0,39) wesentlich geringer als bei den Laubsängern (Abundanz etwa 2,5mal höher; Abundanzverhältnis der beiden Arten 1 : 0,92).
2. Die Zahl der von nur einer Art der Artenpaare besiedelten Quadrate ist bei den Goldhähnchen höher (vgl. auch Tab. 2). Die häufigere Art besiedelt alle die für das Artenpaar in Betracht kommenden Planquadrate, wenn auch nicht jedes Jahr. α_{12} wird vor allem von der Abundanz der selteneren Art beeinflusst.
3. Über mehrere Jahre hinweg kann sich in Abhängigkeit von Abundanzschwankungen auf Probeflächen α_{12} nicht unwesentlich ändern. Im Beispiel Abb. 4 beträgt die Variationsbreite für die Goldhähnchen 0,38—0,58, für die Laubsänger jedoch nur 0,71—0,81. Relativ hohe Abundanz und vor allem ausgeglichene Abundanzverhältnisse (Variationsbreite des Abundanzquotienten 0,85—1,11) bei Fitis/Zilpzalp machen den Überlappungswert gegenüber Schwankungen unempfindlich. Für das Wintergoldhähnchen beweisen die Ergebnisse der Punkttaxierung (Abb. 3) sowie der Probeflächenmethode, daß die untersuchte Fläche im suboptimalen Bereich der Vertikalverbreitung der Art im behandelten Landschaftsraum liegt. Für das Sommergoldhähnchen ist die gewählte Probefläche nur zum Teil als ökologischer Randbereich anzusehen; die zusammenhängend bewaldeten Stücke sind wohl dem Optimum zuzuordnen. Beim Laubsängerpaar sind dagegen für beide Arten Abundanzen nahe der Grenzkapazität anzunehmen. Diese unterschiedliche Situation drückt sich in der verschiedenen Konstanz des Dispersionsmusters (Abb. 4) und damit auch des Überlappungsgrades der Artenpaare aus. Für beide Fälle ließ sich immerhin nachweisen, daß ein kleines Areal im Verlauf kurzer Zeit im raschen Wechsel auch einmal von der einen, das andere Mal von der anderen Art allein besiedelt werden kann.

Im übrigen bestätigen die Probeflächenuntersuchungen recht gut die Befunde der ungleich größeren Methode der Rasterkartierung (Tab. 2). Die Abun-

danzverhältnisse aus den Probeflächenuntersuchungen für die Goldhähnchen und Fitis/Zilpzalp (Abb. 4) entsprechen jenen aus Abb. 2 und der unteren Höhenstufen aus Abb. 3 sehr gut.

2.4 Dauerbeobachtung auf kleiner Fläche

Nach Tab. 3 können von den hier behandelten 7 Artenpaaren im Bereich der Talböden grundsätzlich 4 dicht nebeneinander brüten. Der Waldlaubsänger hat 1976 zumindest einen Brutversuch auf der Probefläche unternommen, da das Hochwachsen einer Schonung für ihn offenbar nun die erforderlichen Habitatstrukturen bietet. Es steht zu erwarten, daß im kommenden Jahr der Berglaub-sänger und Waldlaubsänger auf einigen hundert m² unmittelbar nebeneinander brüten. Wenn auch keine nennenswerten Abundanzschwankungen der Brutpaare auf derart kleinen Beobachtungsflächen zu erwarten sind (Tab. 3), so kann die Bedeutung einer Art innerhalb einer Vogelgesellschaft an ihrer Präsenzzeit am Beobachtungspunkt gemessen werden. In den auf Abb. 5 dargestellten Artenpaaren zeigen die Partner unterschiedliche Schwankungen dieser Größe im Lauf von 10 Jahren. Auffallend ist die starke Parallelität bei den Goldhähnchen. Die Zunahme ihrer Anwesenheit ist zweifellos eine Folge des Zuwachses der Koniferenmasse auf der Kontrollfläche. Große Schwankungen ergeben sich für die beiden Graumeisen. Sie verlaufen z. T. gegensinnig, scheinen jedoch gegen Ende des Beobachtungszeitraumes offenbar ebenfalls im Zusammenhang mit zunehmendem

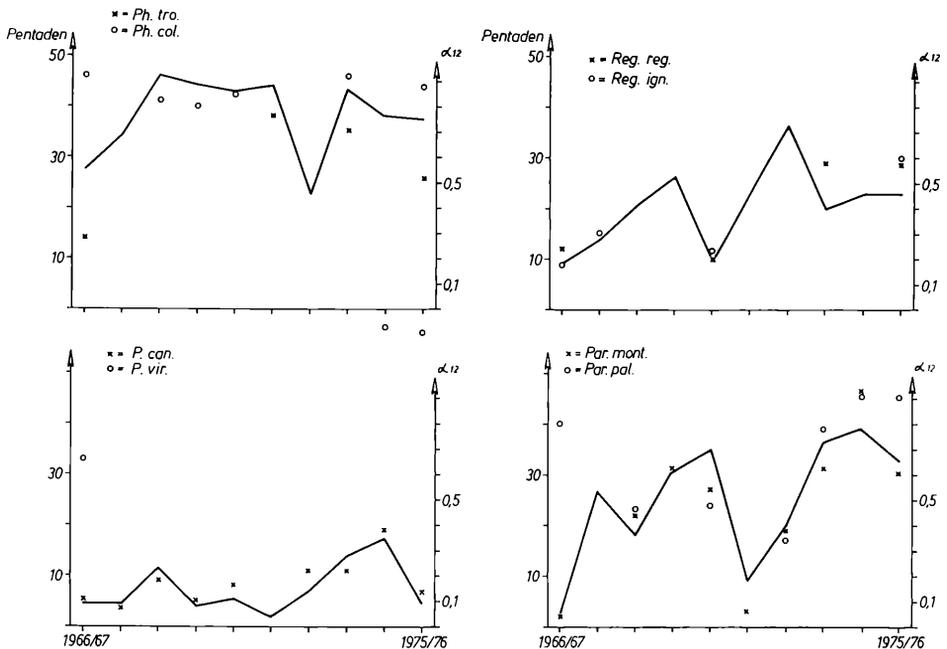


Abb. 4:

Besiedlung 1973—1976 von Planquadraten (6,25 ha; n = 35) auf 2 Probeflächen der Talböden durch Fitis/Zilpzalp (unten) und Sommer-/Wintergoldhähnchen (oben). Leere Signaturen: Fitis bzw. Sommergoldhähnchen; gekreuzte Signaturen: Zilpzalp bzw. Wintergoldhähnchen; volle Signaturen = jeweils beide Arten eines Artenpaares.

Strukturreichtum und Dichte der Strauch- und Baumschicht in eine gleichsinnige Zunahme der Präsenzzeit zu münden.

α_{12} der Präzenzzeitmuster zeigt, daß die Nutzung des Gebietes jeweils beiden Arten eines Paares nebeneinander möglich ist (Abb. 5). Die auf Abb. 5 sich bei den Goldhähnchen stärker und bei den Graumeisen nur schwach abzeichnende Zunahme könnte ebenfalls damit zu erklären sein, daß die Sukzession der Vegetationsschichten bessere Bedingungen für beide Arten schafft. Für beide Goldhähnchen liegt die Untersuchungsfläche am Unterrand des geschlossenen besiedelten Areals des Montanwaldes. Die beiden Graumeisen treffen hier ebenfalls im Randbereich ihres geschlossenen Areals aufeinander, doch die Sumpfmeise vom Siedlungs- und Talbodenbereich her, die Weidenmeise aus dem Montanwald. Die beiden Laubsänger leben im optimalen Bereich mit hoher mittlerer Abundanz

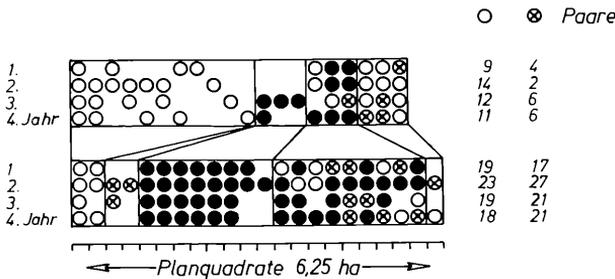


Abb. 5:

Präsenzen (Pentaden/Jahr) auf einer Fläche von 2,5 ha in 810 m NN (Kreise bzw. Kreuze) sowie Überlappung α_{12} (Kurven).

(vgl. Abb. 2). Die außergewöhnlich niedrigen Überlappungswerte in einzelnen Jahren sind durch das unregelmäßigere Auftreten des Fitis verursacht, der hier offenbar das Gebiet nicht bis zur Grenzkapazität nutzt. Der Mittelwert α_{12} entspricht bei den Spechten genau dem Wert aus der Rasterkartierung und zeigt eine geringe Überlappung an (Tab. 2). Für die Graumeisen weist er in Übereinstimmung z. B. in den Ergebnissen von LUDESCHER (1973) darauf hin, daß beide Arten unmittelbar nebeneinander das ganze Jahr über vorkommen können. Der geringe Graumeisenwert aus der Rasterkartierung ist also eine Folge des sehr steilen vertikalen Abundanzgradienten der Sumpfmeise. Der hohe Überlagerungswert bei Fitis/Zilpzalp und der mittlere Wert für Goldhähnchen wird auch hier wieder bestätigt, obwohl für das Wintergoldhähnchen eine längere potentielle Präsenzzeit zur Verfügung steht. Offenbar wandern viele Individuen der Population im Winter ab.

3. Diskussion

Die hier behandelten Artenpaare bieten Beispiele für verschiedene Typen der ökologischen Isolation bzw. Koexistenz. Die gewählten Methoden können nach der Übersicht von CODY (1974) Fälle des Ausschlusses im geographischen Maßstab (Wasser-/Wiesenpieper), des Ausschlusses durch Höhe (Garten-/Waldbaumläufer, bedingt auch Sumpf-/Weidenmeise) sowie des lokalen Ausschlusses oder Ausschlusses zwischen verschiedenen Habitaten (Berg-/Waldlaubsänger) beschreiben. Die Ergebnisse für Fitis/Zilpzalp lassen keine eindeutigen Schlüsse

zu. Bei den Goldhähnchen weist die unterschiedliche Lage der Maxima des vertikalen Abundanzgradienten auf eine gewisse Rolle der Höhentrennung hin.

Die Ermittlung vertikaler Abundanzgradienten in einem Gebiet mit immerhin sehr steilem Profil ergibt also nur in wenigen Fällen kompletten Ausschluß bzw. Ersatz einer Art durch eine andere ohne Überlappungszone. Dies entspricht den allgemeinen Befunden, daß in den Vogelgesellschaften der Hochgebirge höherer Breiten im Gegensatz zu vergleichbaren tropischen Gebieten der vollständige gegenseitige Ausschluß durch unterschiedliche Höhenpräferenzen eine nur geringe Rolle spielt (Cody 1974). Unter 112 regelmäßig im Untersuchungsgebiet brütenden Landvogelarten sind neben Wasserpieper/Wiesenpieper sich gegenseitig ausschließende Artenpaare nur noch Zitronenzeisig/Girlitz und in diesem Zusammenhang nicht vergleichbar Heckenbraunelle/Alpenbraunelle, die recht unterschiedlich differenzierte Ökotypen darstellen. Durch die neue Ansiedlung des Birkenzeisigs in der collinen Stufe (BEZZEL 1974) ist ein weiterer vollständiger Ausschluß voneinander sich vertretender Arten vom Carduelinen-Typ durchbrochen worden. Für Hochgebirge der gemäßigten Zone sind gegenseitige Ausschlüsse auf Dauer nur zu erwarten, wenn zwischen den Arten eine unbesiedelte Trennungszone aufrechterhalten bleibt. Dies ist im Untersuchungsgebiet nur bei Wasser-/Wiesenpieper der Fall, wobei es grundsätzlich belanglos bleibt, ob sich gelegentlich einzelne Paare im Areal der anderen Art ansiedeln. So gesehen ist wohl auch das Brüten einzelner Birkenzeisige im Bereich der von Stieglitz, Hänfling und Zeisig besiedelten Gebiete zunächst nur ein Anfang, der zumindest am Nordrand der Bayerischen Alpen eine fast vollständige Höhentrennung zwischen Birkenzeisig einerseits, Stieglitz und Hänfling andererseits noch nicht vollkommen aufgehoben hat.

Ganz allgemein sind die zumindest in den Alpen auftretenden Gradienten ökologischer Parameter offenbar unscharf, um im großen Umfang gegenseitige Vertretung von Komponenten einer Vogelgesellschaft ohne Überlappung der Areale zu bewirken, wie dies in den Tropen der Fall ist (z. B. DIAMOND 1972, TERBORGH 1971). Daher ist für Verbreitungsvergleiche in Gebirgen der gemäßigten Zone die Angabe von Extremwerten der Vertikalverbreitung bereits vom theoretischen Ansatz her unzureichend. Diese Werte markieren in den seltensten Fällen sowohl für die Art als auch für die betreffende Avizönose eine entscheidende Änderung. Erst die Angabe von Höhenpräferenzen oder Abundanzgradienten über mehrere Höhenstufen ermöglicht eine vergleichende Beurteilung der Verbreitungsmuster von Arten oder Artengesellschaften als Voraussetzung weitergehender ökologischer Analysen. Wie die hier vorgestellten Beispiele zeigen, können bereits sehr einfache Methoden mit relativen Werten für entsprechend angepaßte Fragestellungen ausreichen. Dies wird hoffentlich die quantitative Feldarbeit im Hochgebirge anregen. Die von BERTHOLD (1976) erhobenen Forderungen für die Erarbeitung absoluter Bestandszahlen auf Probeflächen lassen sich im notwendigen Umfang in der Praxis der Hochgebirgsavifaunistik ohnehin nicht erfüllen.

Unter den hier untersuchten Artengruppen der Singvögel ist jeweils die Art, deren Arealgrenze in geringerer Meereshöhe liegt oder deren vertikaler Abundanzgradient steiler ist, der ausgeprägtere Zugvogel und/oder in der W-Paläarktis weniger weit nach Norden verbreitet (Voous 1972, ZINK 1974, 1975).

Die vorgelegten Daten ergeben nur eine Beschreibung der Verbreitungsmuster von Zwillingarten in einer gegebenen Landschaft als höhere Integrationsstufe von Ökosystemen. Für eine Analyse ist als nächster Schritt die genaue Ermittlung der Habitatansprüche der zu vergleichenden Arten erforderlich. Für die Bestimmung der realen Nische, die von den betreffenden Arten besetzt wird, müssen jedoch auch konkurrierende Arten unbedingt einbezogen werden. Gerade im

hier untersuchten Gebiet ist damit zu rechnen, daß die herausgegriffenen Artenpaare in den einzelnen Höhenstufen ihrer Verbreitung sehr unterschiedlichen Konkurrenzverhältnissen ausgesetzt sind, denn auch in Habitaten, die sich über größere Höhenunterschiede strukturell wenig verändern, ist mit sehr unterschiedlichen Breiten des Nahrungsspektrums zu rechnen. Schon allein die Tatsache, daß in größeren Höhen manchen Nahrungsorganismen zu ihrem Auftreten nur ungleich kürzere Zeit im Jahr zur Verfügung stehen als in tieferen Lagen, wird Veränderungen im Spezialisten-Generalisten-Gradienten nach sich ziehen, wobei wahrscheinlich dieser Gradient bezüglich Nahrungswahl und Habitatpräferenz unterschiedlich, ja sogar gegensinnig, verlaufen könnte. Ein breites Nahrungsangebot kann eine Art im Optimum ihrer Verbreitung zu starker Habitatspezialisierung bringen, umgekehrt kann in suboptimalen Arealteilen dieselbe Art bei wesentlich engerem Nahrungsspektrum eine weit größere Variationsbreite der besiedelten Habitate zeigen. Diese Beziehungen können gerade die Verbreitung der Partner von Artenpaaren sehr unterschiedlich beeinflussen. Einfachen Erhebungen zur Darstellung von Verbreitungsmustern oder Abundanzgradienten kommt, wie gerade die sehr unterschiedlichen Überlappungswerte in Abhängigkeit von der Dichte der beiden Arten eines Artenpaares zeigen, eine große Bedeutung für die genaue Untersuchung der Koexistenzmechanismen zu. Die stillschweigende Voraussetzung, daß sympatrische Arten in untersuchten Habitaten ihre Grenzkapazität ausnützen und die Vernachlässigung potentieller Konkurrenten kann mitunter zu ausgesprochenen Fehleinschätzungen der Koexistenz von Artenpaaren führen.

Eine für die Analyse der Vertikalverbreitung generell wichtige Frage ist die nach der Stabilität von Randpopulationen nahe der Obergrenze. Hinweise darauf würden bereits Versuche ergeben, Abundanzfluktuationen in solchen Gebieten über längere Zeit zu verfolgen. Die Ermittlung von Reproduktionsraten subalpiner Populationen weitverbreiteter Arten als weiterer wichtiger Beitrag steht leider derzeit noch ganz in den Anfangsstadien.

Zusammenfassung

Auf einer Fläche von 1440 km² am Nordalpenrand (600—2900 m NN) wurden nach verschiedenen Methoden Verbreitungsmuster von Zwillingarten ermittelt.

Eine vollständige Trennung der Brutareale ohne Überlappung zeigten nur Wiesen-/Wasserpieper. Derartige Fälle sind in Hochgebirgen höherer Breiten offenbar als Folge unscharfer Gradienten ökologischer Parameter selten und nur unter Zwischenschaltung einer von beiden Arten unbesiedelten Höhenstufe zu erwarten. Weitgehenden Ausschluß mit geringer Überlappung durch Höhe wiesen Garten-/Waldbaumläufer und Sumpf-/Weidenmeise auf. Die größte Überschneidung ergab sich für Fitis/Zilpzalp. Die beiden Goldhähnchen wiesen unterschiedliche Höhenpräferenzen auf (Abb. 2 und 3).

Die Zahl der tatsächlichen Interaktionen beider Arten eines Artenpaares ist sehr viel geringer als sich aus der Überschneidung der Verbreitung (hier dargestellt durch Rasterkartierung 1 km²) erkennen läßt. Punkttaxierung, Probeflächenmethode und Dauerbeobachtung auf kleiner Fläche ergaben jedoch innerhalb der verglichenen Artenpaare gleiche Reihenfolge der Überlappungswerte (Tab. 3). Eine hohe Überlappung der Präsenzen beider Graumeisen auf einer für beide Arten geeigneten Fläche bestätigt die Möglichkeit der Koexistenz in optimalen Habitaten.

Bei den untersuchten Artenpaaren der Singvögel erreichte jeweils der weniger ausgeprägte Zugvogel oder die weiter nördlich verbreitete Art die höhere Arealgrenze bzw. wies den flacheren vertikalen Abundanzgradienten auf.

Der Umfang der nach verschiedenen Graden der „Trennschärfe“ ermittelten Koexistenz hängt sehr stark von der Abundanz der untersuchten Arten ab. Damit ist für die Beurteilung der Koexistenz sympatrischer Zwillingarten auf der Grundlage der Ni-

schentheorie die Ermittlung von Verbreitungsmustern und/oder Abundanzgradienten in einem größeren Untersuchungsgebiet als Vorarbeit für detaillierte Analysen der Nischenparameter wichtig. Das Spektrum potentieller Konkurrenten ist ebenfalls zu berücksichtigen. Für die vergleichende Betrachtung der Vertikalverbreitung ist z. B. wegen der zu erwartenden Überschneidungen die Angabe von Grenzwerten ohne Ermittlung von Gradienten ungeeignet.

Summary

Distribution patterns of sibling species in the Bavarian Alps

Distribution patterns of sibling species were investigated by different methods of field observation in an area of 1440 km² of the northern Alps in Bavaria (altitudinal range 600 to 2900 m).

Only waterpipit/meadow pipit showed a complete segregation without overlap. Such cases, however, are rare in mountains of higher latitudes apparently according to fluid transitions in gradients of ecological parameters. Complete exclusion can only be expected if empty zones divide the areas inhabited by the sibling species. A high degree of segregation also showed the two treecreepers and marsh/willow tit. The highest degree of coexistence showed willow warbler/chiffchaff. Goldcrest/firecrest showed differences in preferences of altitudinal distribution.

The real number of interactions between two sympatric sibling species is much lower than suggested by the degree of overlap according to grid mapping (in this paper a grid of 1 km² was used). Punctual censuses, breeding bird census in a control area, and long term observations in a small area, however, revealed a similar order of overlap degrees within the species pairs investigated. A high overlap of the presence in marsh/willow tit within an area suitable for both species confirms the possibility of coexistence in these species within an optimal habitat.

In the species pairs of songbirds compared the less extreme migrant or the species distributed further north reached higher altitudes or showed the weaker vertical gradient of abundance respectively. The degree of coexistence shown by methods of different accuracy mainly depends on the abundance of the component species. This points out that distribution patterns and/or gradients of abundance ought to be the basis for calculating coexistence of sympatric species by means of the niche theory. The number of potential competitors has to be considered, too. To compare the altitudinal distribution of birds limits without gradients of abundance are not sufficient because an overlap is more or less likely.

Literatur

- AUSOBSKY, A. & K. MAZZUCCO (1964): Die Brutvögel des Landes Salzburg und ihre Vertikal-Verbreitung. *Egretta* 7: 1—49
- BECKER, P. (1977): Verhalten auf Lautäußerungen der Zwillingart, interspezifische Territorialität und Habitatsansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). *J. Orn.* 118: 233—260
- BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.* 117: 1—69
- BEZZEL, E. (1974): Zur Verbreitung und Biotopwahl des Alpenbirkenzeisigs *Carduelis flammae cabaret* am deutschen Nordalpenrand. *Anz. orn. Ges. Bayern* 13: 157 bis 170
- — (1974): Untersuchungen zur Siedlungsdichte von Sommervögeln in Talböden der Bayerischen Alpen und Versuch ihrer Interpretation. *Anz. orn. Ges. Bayern* 13: 259—279
- — (1976): Vögel als Bewertungskriterien für Schutzgebiete — einige einfache Beispiele aus der Planungspraxis. *Natur und Landschaft* 51: 73—77

- & H. Ranftl (1974): Vogelwelt und Landschaftsplanung. Eine Studie aus dem Werdenfelser Land. Tier und Umwelt 11/12, 86 S.
- CODY, M. L. (1974): Competition and the Structure of Bird Communities. Princeton University Press, Princeton
- DIAMOND, J. M. (1972): The avifauna of the eastern highlands of New Guinea. Publ. Nuttall. Orn. Cl., Cambridge
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aargauer Tagblatt, Aarau
- LACK, D. (1971): Ecological isolation in Birds. Blackwell, Oxford
- LEISLER, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). J. Orn. 116: 117—153
- LUDESCHER, F.-B. (1973): Sumpfmehse (*Parus p. palustris* L.) und Weidenmehse (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingarten. J. Orn. 114: 3—52
- MÜLLER, A. Kl. (1922): Beobachtungen zwischen Bad Aibling und dem Wendelstein. Verh. orn. Ges. Bayern 15: 77—98
- MURR, F. (1976): Die Vögel der Berchtesgadener und Reichenhaller Gebirgsgruppen (IV). Monticola 4, Sonderheft 97—128.
- NEWTON, I. (1972): Finches. Collins, London
- NIEDERWOLFSGRUBER, F. (1968): Ornithologische Beobachtungen aus Nordtirol. Monticola 1: 170—196
- REICHOLF-RIEHM, H. & H. UTSCHICK (1974): Die Beutelmehse *Remiz pendulinus* am Unteren Inn und ihr Vorkommen in Mitteleuropa. Anz. orn. Ges. Bayern 13: 280—292

Tabellen

Tab. 1: Überlappung a_{12} von Zwillingarten im Werdenfelser Land auf der Grundlage der Planquadrate der Abb. 1. Für Werte $\geq 0,3$ wurde aus Abb. 1 eine ungefähre Höhenverteilung von a_{12} für die Quadrate errechnet, die ausschließlich einer Höhenstufe in Abb. 1 zugehören.

Artenpaar	a_{12} gesamt	a_{12}		
		< 800 m	800—1200 m	> 1200 m
Wiesen-/Wasserpieper	0,0			
Garten-/Waldbaumläufer	0,021			
Sumpf-/Weidenmehse	0,103			
Grau-/Grünspecht	0,266			
Sommer-/Wintergoldhähnchen	0,582	0,639	0,636	0,452
Berg-/Waldlaubsänger	0,677	0,402	0,481	0,439
Fitis/Zilpzalp	0,742	0,717	0,600	0,389

Tab. 2: Mittelwerte der Überlappung a_{12} nach verschiedenen Erhebungsmethoden (s. Text).

Artenpaar	Rasterkartierung	Punkt-taxierung	Probe-fläche	Dauer-beobachtung
Wiesen-/Wasserpieper	0,0	0,0	0,0	0,0
Garten-/Waldbaumläufer	0,021	0,0	0,0	0,0
Sumpf-/Weidenmehse	0,103	0,0	0,0	0,523
Grau-/Grünspecht	0,266	0,0	0,0	0,288
Sommer-/Wintergoldhähnchen	0,582	0,192	0,423	0,458
Berg-/Waldlaubsänger	0,677	0,170	0,392	0,141
Fitis/Zilpzalp	0,742	0,390	0,770	0,793

Tab. 3: Brutbestand der Artenpaare auf Probestfläche 2,5 ha in 810 m NN. Zahlen in () = Brutpaare außerhalb der Fläche in enger Nachbarschaft.

Jahr	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Grünspecht	(1)	(1)	1	1	1	(1)		(1)	1	(1)
Grauspecht		(1)	(1)		(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)
Fitis		1+(×)	(×)	(×)	2	1	1+(2)	(1)	1	1
Zilpzalp	1+(×)	(3)	(1)	(1)	2+(×)	(1+×)	(2)	(1+×)	(1+×)	1+(×)
Berg- laubsänger	4	2	2	1+(×)	2+(×)	(1+×)	1+(3)	(1+×)	2+(×)	1+(×)
Winter- goldhähnchen		(1)		(1)	(1)	(1)	1	(1)	(1)	(1)
Sommer- goldhähnchen	(1)	(1—2)	(1)	1+(×)	(2—3)		(3)	(1)	(1)	1+(×)
Weidenmeise		(1)			(1)	(1)		(1)		(1)
Sumpfmeise		1+(1)	(1)	(1)	(1)	1+(1)		(1)	(1)	1

- SCHNEBEL, G. (1972): Die Ökologie der Baumläufer (*Certhia brachydactyla* und *Certhia familiaris*) in Ostniedersachsen. Vogelwelt 93: 201—215
- SHARROCK, J. T. R. (1976): The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland. Brit. Trust Orn., Tring
- STRESEMANN, E. & L. A. PORTENKO (1960): Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel. 1. Lieferung; Akad. Verlag, Berlin
- TERBORGH, J. (1971): Distribution on environmental gradients; Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcamba, Peru. Ecology 52: 23—40
- THIELCKE, G. (1964): Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *Certhia familiaris* L.). Z. zool. Syst. Evol. forschung: 383—413
- — (1973): On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. Ibis 115: 511—516
- Voous, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Parey, Hamburg-Berlin

Anschrift des Verfassers:
Dr. Einhard B e z z e l, Institut für Vogelkunde,
Gsteigstr. 43, 8100 Garmisch-Partenkirchen

(Eingegangen am 3. 2. 1977)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [23_1_1977](#)

Autor(en)/Author(s): Bezzel Einhard

Artikel/Article: [Verbreitungsmuster von Zwillingarten am Nordrand der Bayerischen Alpen 1-18](#)