Verh. orn. Ges. Bayern 23, 1980: 347–364

Über Ökologie und Häufigkeitsstruktur von Drossel- und Meisenpopulationen eines subalpinen Koniferenwaldes

Von **Gerhard Berg-Schlosser** *

1. Einleitung

Diese Studie entstand im Rahmen einer siebenjährigen Untersuchung für eine Avifauna der südlichen Reschenregion/Südtirol. Sie wurde in den Jahren 1974–1980 durchgeführt. Alljährliche Aufenthalte von jeweils 1 Woche Ende Mai und/oder Anfang Juni fielen bei der Höhenlage dieses Gebietes (1500–2200 m NN) in die Hauptbrutzeit. Nur bei Eulen, Tannenhäher und Kreuzschnabel ist um diese Zeit die Fortpflanzungsphase schon beendet oder im Auslaufen begriffen.

Die Darstellung der Gesamtavifauna dieser Region bleibt einer gesonderten Abhandlung an anderer Stelle vorbehalten. Im Rahmen dieser allgemein avifaunistischen Arbeit haben wir uns ein Schwerpunktthema gestellt, das Gegenstand dieser Untersuchung sein soll. Es gilt dem Versuch, das Verbreitungsmuster und die relative Häufigkeit der einzelnen Arten zueinander innerhalb der Gattungen *Turdus* und *Parus* darzustellen. Dies sowohl in Abhängigkeit vom Höhengradienten als insbesondere auch von ökologischen Faktoren. So wurden habitat-, nahrungs- und nistökologische Verschiedenheiten zur Interpretation der Häufigkeitsstruktur beider Gattungen herangezogen, soweit dies in einer derartigen Feldstudie möglich ist.

Wie zu zeigen sein wird – und dies ist keine neue Erfahrung – reicht der Parameter Höhengradient nicht aus, um das Verbreitungsmuster einer Art oder Artengruppe ökologisch zu charakterisieren. Die abgestufte Höhenanpassung einer Art hängt weitgehend ab von örtlichen biotischen wie abiotischen Faktoren. Hierzu gehören: Art der Vegetationsdecke, Klima, horizontale wie vertikale Habitatstrukturen und Landschaftsrelief. Hinzu kommen die geographische Breite sowie Expositionsunterschiede und das Bodensubstrat.

Diese Untersuchung fand in einem subalpinen, reinen Koniferenwald von ca. 10000 ha Ausdehnung (Pitzerwald) statt.

Es versteht sich dabei von selbst, daß eine Untersuchung auf einer Fläche dieser Größenordnung mit den klassischen Methoden der Siedlungsdichteuntersuchung im Rahmen der verfügbaren Zeit nicht praktikabel war. Wir können daher keine absoluten Zahlen zur Kennzeichnung von Abundanz- und Dominanzwerten einzelner Arten nennen. Wir begnügen uns mit Verhältniszahlen, um wenigstens größenordnungsmäßig die relative Häufigkeit innerhalb der Gattungen *Turdus* und *Parus* zu beschreiben.

---

* Herrn Dieter Blume, Gladenbach, zum 60. Geburtstag gewidmet.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.ornithologie-bayern.de

Im neueren alpenornithologischen Schrifttum ist eine Reihe von Arbeiten erschienen, die mit ganz unterschiedlichem theoretischen Ansatz synökologischen Fragestellungen nachgehen. WARTMANN & FURRER (1977/78) haben die Artengemeinschaften entlang des Höhengradienten und ihre relative Zusammensetzung untersucht. Im 2. Teil ihrer Arbeit (1978) geschah dies mit dem Modell ökologischer Vogelgilden, das ROOT (1967) konzipiert hat. Hierbei werden unabhängig von der taxonomischen Stellung einer Vogelart all jene Arten zusammengefaßt, welche in einem Habitat zusammenleben und nahrungsökologisch den gleichen Ressourcengradienten einnehmen – BEZZEL (1971) und BEZZEL & LECHNER (1979) haben vergleichende Untersuchungen in einem größeren Gebiet der bayrischen Alpen und ihrem Vorland vorgelegt. Sie ermittelten nach dem Rasterprinzip sowohl Höhenvorkommen als auch Verbreitung der Arten. – LEBRETON, TOURNIER & LEBRETON (1976) haben wiederum mit einer ganz anderen Methode zur Kennzeichnung des Brutvogelbestandes im Nationalpark Vanoise/Hochsavoyen gearbeitet. Sie errechneten mit einem punktförmigen Häufigkeitsindex die absolute Siedlungsdichte. Von 127 Beobachtungspunkten innerhalb von 9 verschiedenen Waldformationen mit 43 Brutvogelarten wurden diese im Hinblick auf ihr Verbreitungsmuster und Häufigkeit innerhalb der verschiedenen Höhenstufen in 6 Gruppen eingeordnet. Auch dies folgt einer synökologischen Zielsetzung. WARTMANN (1977) hat von einem autökologischen Ansatz aus die Vertikalverbreitung der Brutvögel in Prättigau (Schweiz) in ihren ökologischen Abhängigkeiten untersucht.

Die vorstehenden Arbeiten, die von unterschiedlichen Ansätzen ausgehen, geben im Detail auch unterschiedliche Informationen. Sie weisen verschiedene Wege, auf denen die avifaunistische Forschung in den Alpen voranschreiten sollte. Hier stehen wir erst im Anfang. Es soll dabei nicht verschwiegen werden, daß der Arbeitsaufwand solcher Untersuchungen ungleich höher ist als die Erstellung herkömmlicher Artenlisten. Diese haben nach wie vor ihre Berechtigung, da selbst solches Basismaterial trotz imponierender Datensammlung, wie etwa dem Gesamtwerk von CORTI (z. B. 1955b, 1959, 1961, 1965 und einer Vielzahl von Einzelveröffentlichungen) noch fehlt. Durch das Standardwerk von GLUTZ V. BLOTZHEIM (1962) und Mitarbeitern und dem neuen Brutatlas der Schweiz von SCHIFFERLI et al. (1980) hat die Schweiz in der ornithologischen Alpenforschung einen großen Vorsprung vor allen übrigen Alpenländern.

Unser Konzept hat insofern vielleicht einen gewissen Vorzug, als es notfalls von Einzelpersonen mit zeitlich beschränkten Möglichkeiten nachvollzogen werden kann.

Ich konnte mich der Mitarbeit folgender Freunde versichern, die teilweise alljährlich wie K. BOMMER, die anderen mehrfach an diesen Untersuchungen teilgenommen haben. Es sind dies H. G. BOMMER, G. BRUNKEN, U. FILBRANDT, E. HEIDER, H. JOOS, Dr. O. JOST und R. KNIERRIEM. Herrn W. LÜBKE danke ich für Literaturhinweise (Wacholderdrossel).

Ohne die freudige Mitarbeit aller Beteiligten wäre diese Arbeit noch bruchstückhafter geblieben als ich sie ohnedies ansehe. Dafür habe ich herzlich zu danken.

2. Das Untersuchungsgebiet

Der subalpine Koniferenwaldgürtel, in dem dieser Teil der Untersuchung durchgeführt wurde, liegt zwischen ca. 1500 bis max. 2200 m NN und gehört zur südlichen Reschenregion in Südtirol/Italien. Dieser Waldkomplex erstreckt sich zwischen St. Valentin und Reschen bis zur Baumgrenze nahe Schöneben/Rojen. Es handelt sich dabei

um einen kompakten, klimaxnahen Nadelwaldgürtel, der im Hochtal Rojen seine westliche Begrenzung findet. Hier beginnt die alpine Mattenregion (Reschenalpe).

Dieser Wald besteht zu ungefähr 70% aus 120–170jährigen Fichten *Picea abies* und 10% Lärche *Larix decidua.*

Die oberste Waldstufe, flächenmäßig etwa 20%, besteht aus einem Arvengürtel *Pinus cembra.* Das durchschnittliche Alter dieser Bestände liegt zwischen 180 und 200 Jahren mit eingestreuten Einzelexemplaren, die 3–4hundertjährig sind. Sie stehen zum großen Teil lückig, so daß niederer Bodenbewuchs wie Gras, Heidekraut, niedrige Gebüsche und beerentragende Sträucher eingesprengt sind. Die Facies dieses Waldes unterhalb der Arvenstufe ist dagegen sehr einheitlich. Es fehlt weitgehend eine Mosaikstruktur unterschiedlicher Altersstufen des Baumbestandes. Größere Flächen bestehen aus klimaxnahem Hallenwald mit weitgehendem Kronenschluß. In diesen Bereichen fehlt sowohl ein Bodenbewuchs als auch eine Gebüsch- oder Strauchschicht. Nur an einigen Stellen finden sich eingestreute Wiesen bis zu wenigen ha Größe, mehrfach aber in kleineren Flächen. In den oberen Bereichen gibt es mehr Blößen und aufgelockerte Bestände. Grenzlinieneffekte werden zusätzlich durch Forststraßen und Schneisen hervorgerufen.

Klima: typisch kontinental-alpin. Niederschläge jährlich um 675 mm (Wetterstation bei Melag/Langtaufers 1950 m NN). Mittlere Jahrestemperatur 5,2 Grad Celsius. Rund 65% der Niederschläge fallen in die Vegetationszeit von Ende Mai bis Mitte Oktober. Der Waldgürtel liegt in der mittleren und kalten Zone des Picetums und reicht noch ins Alpinetum hinein. Die Almzone befindet sich ausschließlich im Alpinetum (diese Angaben machte Dr. B. KUSTATSCHER, Brixen).

3. Methodik

Die im speziellen Teil aufgeführten Beobachtungsdaten wurden mit der Methode der Linientaxierung gewonnen. Im Bereich des Pitzer Waldes-Rojen konnten wir von der Talsohle an von St. Valentin bis oberhalb der Baumgrenze nahe Schöneben und ins Rojental eine fast diagonal durch dieses Waldgebiet führende Straße benutzen. Eine weitere Möglichkeit gleicher Art besteht von der Ortschaft Reschen aus.

Wir gingen dabei so vor, daß mit jeweils 1 oder auch 2 Wagen Etappen von 200 m Höhenunterschied (Höhenmesser) gefahren wurden. Diese Strecke wurde dann gleichzeitig aufwärts wie abwärts von 1 (2) Beobachtern begangen. Innerhalb der Hörzone wurde für jede Art jeder Sicht- oder akustische Kontakt einer Vogelart notiert. Soweit vorhanden wurden unweit des Weges liegende Lichtungen z. B. auch Waldwiesen einbezogen. Der durchschnittliche Zeitaufwand pro Höhenetappe betrug im Mittel 30–45 Minuten und zwar jeweils gesondert für die aufwärts wie abwärts gehende Beobachtergruppe. Die Wegstreckenlängen der verschiedenen Höhenetappen lagen durchschnittlich bei etwa 1 km. Nach Abgehen jeder Teilstrecke wurden sofort Datenvergleiche vorgenommen. In jedem Jahr wurden Begehungen in völlig gleicher Weise durchgeführt.

Nur bei warmen, sonnigen und windstillen Wetter sind mit dieser Methode zufriedenstellende Ergebnisse zu erzielen. Die frühesten Morgenstunden sind – anders als in Tieflagen – nicht unbedingt die günstigsten, besonders wenn es sich um Schatthanglagen handelt. Erst mit ansteigender Temperatur und Sonneneinstrahlung kommt die Ruf- oder Gesangstätigkeit – wenn auch artenmäßig in unterschiedlichem Ausmaß – zur ± vollen Entfaltung.

Umgekehrt ist bei schlechten Witterungsbedingungen diese Erfassungsmethode untauglich. Bei vorgeplanten und festgelegten Unternehmungen dieser Art kommt auch dem Grad der jahreszeitlichen Entwicklung der Vegetation (gut ablesbar am Begrünungszustand der Lärchen) und

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

dem Vorhandensein oder Fehlen einer Schneebedeckung eine entscheidende Bedeutung zu. Plötzliche Wetterstürze wirken sich ebenfalls sehr ungünstig aus.

Die Gesangsaktivität, die von der Reviergründung bis zum Beginn der Bebrütungsphase am größten ist, erfährt einen starken Rückgang beim Schlüpfen der Jungen. Die zeitlich versetzten Brutphasen einer Art entlang dem Höhengradienten haben ebenfalls Einfluß auf deren Gesangsaktivitäten, die auch im Tagesablauf unterschiedlich für die einzelne Art sein kann.

Dies sind die wichtigsten „Störfaktoren", die die Arbeitsweise mit dieser Methode tageweise problematisch machen können. Die Untersuchungen mußten aus diesen Gründen über 7 Jahre ausgedehnt werden, da nicht in jedem Jahr die Bedingungen für unser Vorhaben günstig waren. Die Schwankungen der akustischen Aktivität der Vögel sind also beträchtlich und können die Genauigkeit der Methode relativieren. Die Linientaxierung stützt sich sehr wesentlich auf die akustische Erfassung. Den reinen Sichtbeobachtungen kommt – artenmäßig verschieden – eine deutlich geringere Bedeutung zu. Letztere dürfte etwa $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Registrierungen ausmachen.

Wenn man auf absolute Zahlenangaben verzichtet und nur die relativen Häufigkeiten innerhalb von Gattungen oder Familien zum Ausdruck bringen will, sich also mit Verhältniszahlen begnügt, erscheinen die möglichen Fehler nicht so gravierend. Im Laufe der Jahre kommt dann eine ganze Reihe guter Beobachtungstage zusammen, die bei auch zunehmender Kenntnis des Gebietes genauere Interpretationen erlauben.

Insgesamt handelt es sich hier um ein pragmatisches Konzept, das unseren zeitlichen Möglichkeiten entsprach.

4. Spezieller Teil

4.1 Gattung *Turdus*.

Misteldrossel *Turdus viscivorus*

Zweithäufigste Drosselart. Höhenverbreitung deckt sich weitgehend mit Ringdrossel. Am gleichmäßigsten, wenn auch höhenmäßig in unterschiedlicher Dichte, im Waldgürtel vertreten. Bevorzugt Lärchenwaldparzellen, bzw. reine Lärchenwälder, wie dies auch Schifferli (1950) im Wallis festgestellt hat. Brütet offenbar sogar gelegentlich in Latschenfeldern, wie ein Fund einer frischen Eischale durch Heider und Jost vermuten läßt.

Wacholderdrossel *Turdus pilaris*.

Was ihre Verbreitung im Gebiet betrifft, fällt sie in mehrfacher Hinsicht im Vergleich zu den übrigen Drosselarten aus dem Rahmen. Durch soziale Lebensweise und koloniales Brüten einerseits, gepaart mit einem Dismigrationsverhalten (mangelnde Geburtsortstreue) werden starke Fluktuationen bzw. Gründungen neuer Kolonien stark begünstigt. Dies sind gattungsabweichende Charakteristika etho-ökologischer Natur (Berndt & Winkel 1974).

Wir fanden im Laufe der Jahre mehrere kleine und mittelgroße Kolonien im Gebiet (bis 12 Brutpaare), so bei Graun und an mehreren Stellen im Langtaufertal bei Pedroß und Melag (1975, 1976, 1978, 1979). Diese lagen alle an der unteren Waldgrenze zwischen 1500 und 1900 m NN (Melag).

Im Pitzerwald alljährlich kleine Kolonie von 4–5 Paaren am unteren Waldrand bei St. Valentin bei Nestbau beobachtet. Im Rojental, an der Baumgrenze des Pitzerwaldes, bisher 3malige Brutfeststellungen (1975, 1977, 1978). Hier durchschnittlich 8–10

Paare in 2100 m NN. Nestbäume waren Fichte und Lärche. In Jahren stark verzögerter Vegetationsphase mit noch grauen Lärchen und schneebedeckten Matten in diesem Bereich kein Anhalt für ihre Anwesenheit. 1979 4–5 Brutpaare im Lärchenwald 2100 m NN in der Nähe des Weilers Rojen. Auch an der Grauner Alm (Baumgrenze 1950 m NN) fanden wir sowohl 1975 als auch 1977 Ende Mai bzw. Anfang Juni jeweils eine kleine Kolonie von ca. 5–8 Brutpaaren (geschätzt). In Fichten sind die Nester oft schwer auszumachen!

HAURI hat mündlich berichtet, daß auch im Berner Oberland erkennbar sei, daß bei den Wacholderdrosseln die Tendenz besteht, auch die Baumgrenze zu besiedeln. In unserem Gebiet ist das Brüten an der Baumgrenze sehr witterungsabhängig (Schneesituation!).

Die Wacholderdrossel hat sich in den letzten Jahrzehnten auch zunehmend den Hochgebirgswald erobert (untere Subalpinstufe) als Fortsetzung ihres dynamischen Ausbreitungsprozesses im mitteleuropäischen Raum.

Die breiteren Alpentäler waren und sind der Ausgangspunkt. Vorstöße bis an die Baumgrenze haben vorerst wohl noch Pioniercharakter, sie finden dementsprechend unregelmäßig und lokal statt. Es gilt, diesen Prozess im gesamten Alpenbereich im Auge zu behalten. In den bayrischen Nordalpen ist sie bisher noch nicht an der Baumgrenze nachgewiesen worden (BEZZEL & LECHNER 1978).

Ihre dynamische Mobilität fördert die Eroberung neuer Räume auch in vertikaler Richtung. Dagegen haben Dismigrationsverhalten mit häufigem Standortwechsel der Kolonien wahrscheinlich mit örtlichen Nahrungsfluktuationen zu tun. Evident erscheint der biologische Vorteil, in Kolonien zu brüten, für die gemeinsame Feindabwehr. Dies gilt besonders auch deshalb, weil die Art – außer in Hochlagen – jahreszeitlich früh brütet, wenn ihre häufigsten Nistbäume (außer Fichte) noch unbelaubt und damit die Nester stärker feindanfällig sind (FURRER 1975). Andererseits, und darauf hat mich LÜBKE (brieflich) aufmerksam gemacht, kann ein auf Wacholderdrosseln spezialisierter Räuber, wenn dieser erst mal ein Nest der Kolonie gefunden hat, sehr rasch eine ganze Kolonie ausplündern. Dies scheint aber doch seltener vorzukommen.

Es bleibt eine offene Frage, ob Wacholderdrosselpaare, die Zweit- oder Ersatzbruten machen, in einem höheren Prozentsatz als potentielle Brutvögel an der Baumgrenze in Frage kommen. Auch PULLIAINEN (1978) weist in diesem Zusammenhang in Finnland (Lappland) auf eine solche Möglichkeit hin.

Zweitbruten sind bei der Wacholderdrossel offenbar häufiger als bisher angenommen. Darauf haben HAAS (1978) FURRER (1978) und FREITAG (1979) in letzter Zeit hingewiesen. Eine quantitative Abklärung (evtl. auch regional unterschiedlich?) fehlt hier aber noch weitgehend.

Erst neuerdings sind auch in der Schweiz s. FURRER in SCHIFFERLI (1980) und ZBÄREN mdl. für das Simmental (Berner Oberland) aber auch in den Ostalpen (Großglocknergebiet), (WINDING mdl.) sind in den letzten Jahren Brut bzw. Brutzeitfeststellungen an der Waldgrenze bekannt geworden. Dieser Höhenausbreitungsprozeß scheint erst in den letzten 10 Jahren in Gang gekommen zu sein.

Auch WARTMANN (1977) und WARTMANN und FURRER (1977, 1978) haben keine Bruten an der Baumgrenze finden können. Sollte sich die Wacholderdrossel im Laufe der Zeit hier fest etablieren (was noch Jahrzehnte dauern kann), wäre es interessant zu verfolgen, inwieweit hier eine interspezifische Konkurrenzsituation etwa mit Ring- und Misteldrossel entsteht. Ferner, ob dann auch Amsel und Singdrossel, die nahe der Baum-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

grenze schon ihre Grenzhabitate haben und damit suboptimalen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, örtlich verdrängt werden?

Das Vorstoßen der Wacholderdrossel an die Baumgrenze scheint als Vorgang noch neuen Datums zu sein. Dieser Entwicklungsprozeß dürfte noch in seiner Anfangsphase stehen. Ob die Wacholderdrossel bei der Eroberung der für sie neuen Lebenszone „Baumgrenze" spezielle Anpassung entwickeln muß, ist unklar aber nicht sehr wahrscheinlich. Das theoretische Modell von Horn (1968), das koloniales Brüten als Anpassung an ein zur Brutzeit fluktuierendes Nahrungsangebot erklärt (Furrer 1977), ist für viele Arten (vgl. auch die umfassende Diskussion dieser Problematik bei Krebs 1978) wahrscheinlich und einleuchtend. Ähnliches besagt auch die sogenannte „Informationstheorie" von Fisher (1954) und Ward & Zahavi (1973) l. c. bei Krebs (1978). Was mir aber bei der Wacholderdrossel etwas gegen diese Annahme zu sprechen scheint, ist die Tatsache, daß bei der sowohl im paläarktischen wie im nearktischen Bereich sehr artenreichen Familie der Drosseln die Evolution koloniales Brüten nicht stärker begünstigt hat. Es müssen zumindest noch andere Gründe eine Rolle spielen (Furrer 1975). So könnte man sich vorstellen, daß ihre soziale Lebensweise bzw. ihre Sozialstruktur Koloniebrüten und den kolonisatorischen Erfolg der Art begünstigt hat.

Singdrossel *Turdus philomelos*

Sie ist ungleichmäßig über das Gebiet verteilt, wobei sie vorwiegend in der unteren und mittleren Subalpinstufe bis ca. 1800 m NN vorkommt. Sie fehlt im hochstämmigen Alterswald ohne Unterwuchs und Bodenvegetation. Ihre Siedlungsdichte ist ganz offenbar weit geringer als die von Ring- und Misteldrossel in diesen Höhenstufen, doch ist sie hier etwas häufiger als die Amsel. Diese Einschätzung beruht allerdings mehr auf Sichtbeobachtungen als auf akustischen Nachweisen, da ihre Gesangsaktivität in dieser Jahreszeit schon deutlich reduziert ist, und sich hierdurch Fehleinschätzungen ergeben können; ein Umstand, der auch bei Wartmann & Furrer (1977) Erwähnung findet. Sie erreicht nicht annähernd die Abundanz wie in naturnahen Mischwaldungen der Montanstufe, wo sie mit der Amsel die häufigste Drosselart ist.

Ringdrossel *Turdus torquatus*

Sie ist die häufigste Drosselart im Gebiet und wohl am einseitigsten und am besten innerhalb ihrer Gattung an die Koniferenwälder subalpiner Lagen angepaßt. Ihre Siedlungsdichte nimmt im Gebiet mit der Höhenlage zu und erreicht nahe der Baumgrenze ihr Maximum. Am unteren Rand des Waldgürtels (1500 m NN) gelangen nur wenige Feststellungen. Ab ca. 1700 m NN ergab sich dann eine kontinuierliche Zunahme. In der oberen Subalpinstufe erreicht sie eine ähnlich gleichmäßige Verteilung wie die Misteldrossel. In tieferen Lagen werden geschlossene Fichtenaltholzbestände ohne Unterwuchs weitgehend gemieden. Nistökologisch ist sie hier auf aufgelockerte Bestände, Randlagen an Schneisen und Waldwiesen angewiesen. Sie ist auch die einzige Art, die die Baumgrenze bis hin zu weit vorgeschobenen Einzelbäumen und Sträuchern relativ häufig überschreitet (mehrere Nestfunde), und sie besiedelt auch die Latschenfelder und die Krummholzzone. Verf. fand ein Nest im Alpenrosengürtel unter einem Felsblock oberhalb der Ochsenbergalm in 2200 m NN Höhe.

Amsel *Turdus merula*

Selbst in der Nähe menschlicher Siedlungen im Gebiet nur in geringer Siedlungsdichte vorkommend, erreicht sie im subalpinen Waldgürtel vereinzelt die Baumgrenze. Verbreitungsschwerpunkt bildet aber die untere Subalpinstufe nahe dem Waldrand bei ca. 1500 mNN. In der geschlossenen Waldstufe zeigten sich nur sporadische Vorkommen. Das Höhenverbreitungsmuster ist also umgekehrt wie bei der Ringdrossel. Eine bemerkenswerte Feststellung gelang am 25. 6. 75 von einem Paar in der Latschenregion der Grauner Alm (HEIDER, JOST).

Die insgesamt geringe Siedlungsdichte in subalpinen Nadelwäldern spricht für eine schlechtere Anpassung an diese wohl suboptimalen Habitate (LACK 1966). Im subalpinen Koniferenwald wird sie weitgehend durch die Ringdrossel ersetzt. Möglicherweise sind es auch Konkurrenzgründe zu der hier dominierenden Ringdrossel, die bei der Amsel die geringe Siedlungsdichte mitbedingen. Für diese Annahme könnte sprechen, daß sie im Himalaja, wo die Ringdrossel fehlt, deren ökologische „Planstelle" (ökologische Nische) einnimmt (VOOUS 1962).

4.2 Gattung *Parus:*

Haubenmeise Parus cristatus

Vielleicht nicht ganz so stark an Nadelwald gebunden wie die Tannenmeise erreicht sie im Gebiet auch nicht annähernd deren Siedlungsdichte und ist zudem unregelmäßiger verbreitet. Im klimaxnahen, ungestuften, dichten Hochwald ohne Unterwuchs fehlt sie oder ist örtlich nur ganz spärlich vertreten. In jüngeren, altersmäßig gestuften Fichtenbeständen und an lückigen Waldstellen in Lagen ab 1750–2100 m NN erreicht sie ihre höchste Siedlungsdichte, die aber überall unter der der Alpenmeise bleibt.

Wir glauben nicht, daß unterschiedliche Populationsdichten mit unterschiedlichen Höhepräferenzen zu tun haben, sondern allein habitatbedingt sind, und vor allem nistökologische Gründe haben. Auch in der lückigen Arvenzone ist die Haubenmeise noch vertreten, wie ein Brutnachweis durch Verf. bei Schöneben (1978) zeigt.

LEBRETON et al. (1976) fanden in Hochsavoyen, Frankreich, die Art nicht mehr in der Arvenzone. Dies kann als Beispiel für regionale Unterschiede in den Alpen bezüglich Höhenausbreitung und Ökologie gelten.

Weiden-(Alpenmeise) *Parus montanus*

Sie ist die zweithäufigste Meisenart im Gebiet (mit deutlichem Abstand hinter *P. ater*). Auch diese Art ist nach unseren Feststellungen in den oberen Lagen relativ häufiger, wenn auch in allen Höhenstufen gleichmäßiger verbreitet, als ihre potentielle Konkurrentin, die Haubenmeise. Auch hier vermute ich nistökologische Zusammenhänge.

Die Art hat in unserem Gebiet ab 1500 m NN abweichend von den Befunden von BEZZEL (1971) ein fast umgekehrtes Verbreitungsmuster und Abundanzwerte. Sie nimmt also mit ansteigender Höhe bis hin zur Arvenzone (oberhalb 1950 m NN) zu. Eine Erklärung wird im Abschnitt über die ökologischen Anmerkungen versucht. In den unteren Lagen im Gebiet ist die Alpenmeise etwa doppelt so häufig als die Haubenmeise. Die Gründe hierfür sind nicht bekannt.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

Alle Ruffeststellungen ergaben die für die Alpenmeise so charakteristischen Lautäußerungen wie die typischen „dü-dü"-Rufe nebst weiteren Verschiedenheiten im Lautinventar im Vergleich zum Gesang der Tieflandform *P. m. salicarius*. Über die geografischen Gesangsvariationen der Art und der damit verbundenen Problematik hat THÖNEN (1962) eine umfassende Studie publiziert.

Die Alpenmeise stellt einen Ökotyp dar, der von der Tieflandrasse nicht nur in gesanglicher Hinsicht abweicht. Die Trennung von letzterer befindet sich offenbar auf dem Niveau einer Subspeziesbildung. Anregung: Feldbeobachter sollten aus allen Teilen der Alpen auf etwa vorhandene räumliche und ökologische Vikarianz beider „Gesangsformen" achten.

Kohlmeise *Parus major*

Nur wenige Feststellungen in der Tallage; ein Brutpaar am unteren Waldrand in Richtung Ochsenbergalm bei 1550 m NN. Sie ist offenbar nicht in der Lage, weiter in den subalpinen Nadelwald einzudringen, obwohl sie in tieferen Lagen durchaus in reinen Nadelwäldern brütet. Aber auch dort erreicht sie nur eine geringe Siedlungsdichte (KLUIJVER 1951 und PERRINS 1979). So scheint doch, wie auch bei Blau- und Sumpfmeise, die mangelnde Höhenanpassung eine wesentliche Rolle zu spielen. Diese Befunde stimmen mit denen von BEZZEL & LECHNER (1978) LÜPS, HAURI et al. (1978) und WARTMANN (1977) überein.

Tannenmeise *Parus ater*

Häufigste Meisenart im Gebiet, mit gleichmäßigster Verteilung. Ihre Siedlungsdichte dürfte durchaus in der Größenordnung liegen wie in den Koniferen-Mischwäldern der Montanstufe. Höhenzonierte Dichteschwankungen sind zwischen 1500 und 1900 m NN nicht zu erkennen. Oberhalb davon bis zur Baumgrenze ergibt sich aber eine deutliche Bestandsabnahme.

5. Anmerkungen zur Ökologie der Gattung Turdus im subalpinen Koniferenwald

5.1 Allgemeines

Versucht man aufgrund rein feldornithologischer Beobachtungen die Ökologie der Gattung *Turdus* im Untersuchungsgebiet zu interpretieren, so kommt man zu folgenden Feststellungen:

Die Verbreitungsschwerpunkte liegen höhenmäßig unterschiedlich bei ± starker Überlappung. Am ausgesprochensten ist dies der Fall bei Amsel und Ringdrossel. Der Überlappungsgrad und damit die mögliche interspezifische Konkurrenz ist zwischen Misteldrossel und Ringdrossel am deutlichsten ausgeprägt. Sie erreichen beide in der oberen Subalpinstufe (oberhalb 1800 m NN) bis zur Baumgrenze ihre höchsten Siedlungsdichten.

Nistökologisch sind beide Arten insofern unterschieden, als die Misteldrossel eindeutig höhere Nistplätze im Bereich der oder nahe den Baumkronen bevorzugt, ohne daß Unterwuchs oder eine Strauchschicht vorhanden sein müssen. Hieraus ergibt sich auch eine gleichmäßigere Verteilung im Gebiet als bei den anderen Arten. Die Neststandorte von Ring-, Singdrossel und Amsel befinden sich ganz überwiegend in einer

tieferen Lage, d. h. in Arealen, wo Unterwuchs vorhanden ist (z. B. Jungfichten, auch in Buschform). Dieser stellt sich im Gebiet an aufgelockerten Stellen wie Wegrändern, Schneisen und Blößen sowie nahe der Baumgrenze ein. Die Nistplätze befinden sich oft bodennah und selten über 3 Meter hoch.

Die Singdrosselnester, häufig stammnah in Jungfichten, liegen in durchschnittlich zwischen 2 und 4 Metern Höhe, meist also etwas höher als bei Amseln und Ringdrosseln. Fehlender oder sehr schütterer Unterwuchs wirken sich nistökologisch limitierend auf Amsel, Sing- und Ringdrossel aus. Hieraus ergibt sich ein unregelmäßigeres Verteilungsmuster.

Amsel und Singdrossel sind die territorialsten Arten, was Konkurrenz besonders dort zwischen ihnen wirksam werden läßt, wo beide Arten in höherer Siedlungsdichte vorkommen, z. B. in Parkanlagen und naturnahen Montanwäldern. Wegen der geringen Siedlungsdichte beider Arten im Gebiet wirkt sich dieser Faktor hier nicht aus.

Die Wacholderdrossel nimmt als Koloniebrüter eine Sonderstellung ein. Sie kann also, wie schon FURRER (1978) zeigte, aufgrund ihrer geringen Territorialität und dem Koloniebrüten diesbezüblich nicht direkt mit den anderen Gattungsverwandten verglichen werden. Dies gilt auch für die relative Häufigkeit. Konkurrenz zwischen Arten und Gattungsverwandten ist allerdings nicht bei allen Arten auf das Territorium beschränkt (MILLER 1967).

5.2 Unterschiedliches Futtersuchverhalten

Bei der Gattung *Turdus* sehen wir, daß Nahrungsräume unterschiedlich genutzt werden. Sie liegen vielfach außerhalb des von einem Paar verteidigten Territoriums. Dies gilt ganz besonders für Mistel- und Ringdrossel, die oft weite Nahrungsflüge bis in die Mattenregion oberhalb der Baumgrenze unternehmen, aber auch umgekehrt in die Wiesen der Tallagen, wenn die Nistplatzentfernung hierzu günstiger ist. Dieses Verhalten wird offenbar noch vermehrt praktiziert, wenn Jungvögel in den Nestern sind. Beide Arten sind auf nahe gelegene Nahrungsreviere nicht angewiesen. Die Neststandorte von Amsel und Singdrossel sind dagegen mehr von Nahrungsplätzen in der Umgebung abhängig.

Nach dem Ausfliegen von Ring- und Misteldrosseln kann man feststellen, daß diese ihre Jungen bis weit hinauf in die Alpinstufe bis in Höhen von 2400 und 2700 m NN führen; eine Beobachtung, die auch GWINNER (mdl.) bei der Misteldrossel in Nordtirol gemacht hat. Dieses Phänomen ist bei Amsel und Singdrossel nicht festzustellen.

Die Bemerkung von GLUTZ VON BLOTZHEIM (1962) über die Singdrossel „Ist im Gegensatz zur Misteldrossel *Turdus viscivorus* und Ringdrossel *Turdus torquatus* nicht an Waldränder oder Lichtungen gebunden", kann ich für unser Gebiet nicht bestätigen. Ich fand im Gegenteil, daß Ring- und Misteldrossel von nahen Nahrungsplätzen (z. B. Waldwiesen) eher unabhängiger sind als Singdrosseln und Amseln. Auch GEROUDET in GLUTZ VON BLOTZHEIM (1962) stellte fest, daß die Misteldrossel bevorzugt weite Nahrungsflüge unternimmt.

Amsel und Singdrossel sind offenbar weniger bereit, sich allzu weit aus der Deckung des Waldes hervorzuwagen. Ob unsere Wahrnehmungen Unterschiede im Futtersuchverhalten beschreiben, die arttypisch sind, oder speziell im Zusammenhang mit der Landschaftsfacies, der Struktur und Lage der Nahrungshabitate auftreten, bedarf noch weiterer Erforschung.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

Die Feinstruktur der Nahrungshabitate, wie etwa Graslänge und Feuchtigkeitsgrad können starken Einfluß auf die Verfügbarkeit des edaphischen Nahrungsangebotes nehmen.

Die Wacholderdrossel scheint in unserem Gebiet sowohl an Brutplätzen der untern Subalpinstufe (Tallage) als auch an der Baumgrenze, was die Länge ihrer Nahrungsflüge anbetrifft, eine Mittelstellung einzunehmen. Wie unterschiedlich auch jahreszeitlich dies bei dieser Art sein kann, dafür gibt Tschunichin (1967) Beispiele aus Rußland. Unseren gebietsbezogenen Feststellungen kommt also keine regelhafte Bedeutung zu.

Bei zeitweiligem Nahrungsüberfluß konnte ich mehrmals beobachten, daß alle Drosselarten gemeinsam auf einer Wiesenfläche oberhalb der Baumgrenze der Nahrungssuche nachgingen. In dieser speziellen Situation fallen dann intra- wie interspezifisches Agressionsverhalten fort, bzw. sind stark vermindert, selbst wenn die Individuenzahl hoch ist und die Abstände zwischen den futtersuchenden Tieren gering sind.

Wir nehmen an, daß das „Drosselgefüge" (Hauri mdl.) d.h. das Verbreitungsmuster in Abhängigkeit zu ökologischen Parametern in einem subalpinen Koniferenwaldgür-

Tab. 1: Relative Häufigkeit der Drosseln. – *Relative abundance of the thrush species.*

A. Untere Subalpinstufe (unterer Waldrand) von 1450–1600 m NN
Lower subalpine level (forest margin) from 1450 to 1600 m above sea level.

Ringdrossel	Misteldrossel	Amsel	Singdrossel
T. torquatus	*T. viscivorus*	*T. merula*	*T. philomelos*
1	1,5	1 (–1,5)	1 (–1,5?)

Alle Arten auf geringem Abundanzniveau. Bei 1600 m NN relative Abnahme der Amsel. – *All species on low abundance levels; at 1600 m above sea level decrease of Blackbirds compared with the other thrushes.*

B. Mittlere Subalpinstufe von 1600–1800 m NN
Central subalpine level from 1600 to 1800 m a. s. l.

T. torquatus	*T. viscivorus*	*T. merula*	*T. philomelos*
2	1,5	0,5	1

C. Obere Subalpinstufe von 1800–2200 m NN
Upper subalpine level from 1800 to 2200 m a. s. l.

T. torquatus	*T. viscivorus*	bei hohem Abundanzniveau beider Arten
2,5	1	*(at high levels of abundance of both species)*

T. torquatus	*T. merula*	*T. philomelos*
6 (7)	1	0,5
T. viscivorus	*T. merula*	*T. philomelos*
3 (4)	1	0,5

Anmerkung: Die Übergänge erfolgen natürlich fließend; die Werte geben eher die Wahrscheinlichkeiten an, mit denen die einzelnen Arten in Bezug zueinander registriert werden können.

tel des von uns beschriebenen Typs durchaus überregional Gültigkeit im Alpenbereich hat. Selbstverständlich sind Abweichungen von diesem in Tab. 1 dargestellten „Muster" zu erwarten, etwa bedingt durch abweichende ökologische Verhältnisse. Das beschriebene Grundmuster der Verteilung der Gattung *Turdus* dürfte aber für weite Teile des subalpinen Nadelwaldgürtels zumindest in der Tendenz zutreffend sein.

6. Anmerkungen zur Ökologie der Gattung Parus im subalpinen Koniferenwald

6.1 Allgemeines

Es überrascht nicht, daß die in unserem Gebiet vertretenen drei Meisenarten gut an den Nadelwald angepaßte Formen sind. Die Kohlmeise kommt im Waldgürtel selbst offenbar nicht vor und ist im Gebiet auf Tallagen beschränkt.

Das Nichtvorhandensein der anderen „Laubwaldmeisen" (Blau- und Sumpfmeise) erklärt sich aus dem Fehlen von Laubbäumen einerseits, und durch die Höhenlage. Andererseits ist auch eine unterschiedlich gute Kälteanpassung mit in Erwägung zu ziehen.

Auch GLUTZ v. BLOTZHEIM (1962), BEZZEL (1971), AUSOBSKY und MAZZUCCO (1964) und WARTMANN (1977) geben übereinstimmend an, daß sowohl *P. caeruleus* wie auch *P. palustris* ihre Höhenverbreitungsgrenzen etwa zwischen 1200–1400 m NN finden. Inwieweit diese Daten für den gesamten Alpenbereich, besonders für die Südalpen Gültigkeit haben, bedarf noch der Überprüfung, denn dort herrschen andere Klima- und Vegetationsverhältnisse.

Wie schon in den Artkapiteln erwähnt, dürften die Alpen- und Haubenmeise in unserem Gebiet – bei Fehlen der Sumpfmeise – als die potentiell am ehesten konkurrierenden Gattungsverwandten anzusehen sein. Dies gilt sowohl in nistökologischer Beziehung als auch im Hinblick auf die Tatsache, daß eine breite Habitatüberlagerung im subalpinen Nadelwald zwischen ihnen besteht. Auch die nahrungsökologische Position ist – soweit feldornithologisch in Erscheinung tretend – zumindest sehr ähnlich. Die Alpenmeise nutzt nahrungsmäßig mehr zentrale Abschnitte eines Nadelbaumes wie borkige, rissige und mit Moosflechten bedeckte Stammabschnitte und zentrale Astpartien (PERRINS 1979) und sucht auch mehr am Boden Nahrung als die Haubenmeise. Dies bedeutet schon eine gewisse nahrungsökologische Nischentrennung. Die Haubenmeise sucht ihre Nahrung vermehrt auch an peripheren Ästen. Für die unterschiedliche Nutzung von Futternischen in Koniferenwäldern im horizontalen wie im vertikalen Bereich bei Hauben-, Weiden- und Tannenmeise vgl. LACK (1971).

In Höhenlagen über 1800 m NN, wo beide Arten (gebietsspezifisch?) ihre Bestandsmaxima erreichen, mag die Koexistenz schon allein hierdurch gesichert sein. Hinzu kommt, daß die Brutreviere offenbar groß sind, Konkurrenz also nicht auf engem Raum stattfindet und damit gemildert wird. Auch der Höhenwechsel bevorzugter Nahrungssuche im Laufe der Jahreszeiten ist zu berücksichtigen (PERRINS 1979). Die akustische Abgrenzung verliert in großen Revieren an Bedeutung, so daß intra- wie interspezifische Konfliktaktionen relativ selten vorkommen und Revierverteidigung vielfach entfällt (vgl. dazu auch CODY 1974).

In anderen Lebensräumen z. B. in Auwäldern, Bruch- und Mischwald ist die Weidenmeise (Tieflandform) von der Fichte unabhängig. Die Haubenmeise ist aber auf Kiefer, Fichte und Tanne angewiesen. In solchen Biotopen dürften Nahrungs- und

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

Nistplatzkonkurrenz für beide Arten weitgehend entfallen, da sie hier stärker ökologisch getrennt sind. Zur relativen Häufigkeit der Arten vergleiche Tab. 2.

Tab. 2: Relative Häufigkeit der Meisen. – *Relative abundance of tits.*

	Parus ater	*P. montanus*	*P. cristatus*
Untere Subalpinstufe 1500–1700 m NN	3 (4)	1	0,5
Mittlere Subalpinstufe 1700–1900 m NN	3–4	1,5	0,5–0,75
Obere Subalpinstufe 1900–2200 m NN	1,5 (2?)	1,5	0,75

6.2 Nistökologische Konkurrenz

Die Haubenmeise als Nistkonkurrent der Alpen(Weiden)meise kommt nur z. B. in Nadelwäldern unserer Mittelgebirge, wie in denen der subalpinen Lagen vor. Im Vogelsberg/Hessen konnte ich zweimal beobachten, wie fast fertiggestellte Nisthöhlen der Weidenmeise durch die Haubenmeise occupiert wurden. Auch im subalpinen Nadelwald wie in unserem Gebiet, wo der Haupthöhlenkonkurrent von *P. montanus,* – die Sumpfmeise *P. palustris* fehlt, spielt dies eine Rolle. Die Nestbautechniken sind bei der Alpen(Weiden)meise viel ähnlicher der der Sumpfmeise, soweit diese überhaupt von der Selbstherstellung geeigneter Nisthöhlen bei Gleichartigkeit des Substrates „Morschholz" Gebrauch macht. Ludescher (1973). Die Haubenmeise scheint weit mehr auf faule Astlöcher, angefangene Spechthöhlen, rissige und morsche Baumstümpfe als Primärsubstrat zur Höhlenanlage spezialisiert zu sein. Sie ist anscheinend weniger – wenn überhaupt – in der Lage, einen morschen Stammteil ohne präformierte Höhle zu einer Nisthöhle auszubauen.

Abschließend kann man betreffs unterschiedlicher ökologischer Einordnung zwischen Alpen- und Haubenmeise folgendes feststellen: Nach Thönen (1962) ist erstere nistökologisch stenök, aber im Hinblick auf ihre gesamtökologische Valenz weit überlegen und euryök. – Die Haubenmeise als fast reiner Nadelwaldbewohner ist habitatökologisch und damit auch nahrungsökologisch spezialisierter und in dieser Beziehung stenök.

Die Tannenmeise ist in allen Höhenlagen des Waldgürtels die dominante Art. Sie ist ökologisch viel deutlicher von den beiden anderen getrennt als Hauben- und Alpenmeise untereinander. Dies gilt sowohl nistökologisch als auch für die vertikale Nischentrennung (nahrungsökologisch im Habitat). Sie lebt vorwiegend in den hohen Baumkronen, wenn sie auch nicht selten am Boden Nahrung sucht und oft auch hier brütet (z. B. unter Baumwurzeln, zwischen Felsspalten und Erdlöchern, besonders dann, wenn Kunsthöhlen fehlen).

Ich glaube nicht, daß unterschiedliche Höhenpräferenzen dieser 3 Arten ihr Verbreitungsbild in subalpinen Lagen wesentlich bestimmen, sondern vielmehr ihre speziellen Habitatansprüche wirksam sind. Nur bei der Tannenmeise ist ein Trend zur Verminderung ihrer Populationsdichte oberhalb ca 1900 m NN im Gebiet zu erkennen. Der Schwerpunkt des Vorkommens von Alpen- und Haubenmeise liegt – vielleicht überraschenderweise – in der mittleren und oberen Subalpinstufe. Den Grund hierfür

sehe ich in einer stärkeren Bewirtschaftung der tieferen Waldlagen und damit vermehrter Eliminierung von kranken Bäumen als potentiellen Nistmöglichkeiten.

Im Arvengürtel selbst ist die Abundanz der 3 Arten deutlich vermindert, ohne daß noch eindeutige Häufigkeitsunterschiede erkennbar wären. Relativ am meisten betrifft dies die Tannenmeise. Da das harte, widerstandsfähige Zirbenholz kaum Neigung zu Stammfäulnis hat (AICHHORN mdl.), ergeben sich für die Alpen- und Haubenmeise in der Arvenregion nistökologische Konsequenzen. Es fällt praktisch kein Morschholz zum Höhlenzimmern an. – Nur verrottete Baumstümpfe bieten hier eventuelle Nistmöglichkeiten.

Die Abnahme von *P. ater* in der Arvenzone tritt relativ deutlicher in Erscheinung als bei *P. montanus* und *P. cristatus*. Dies ist ein Eindruck, den ich bisher zahlenmäßig nicht belegen kann. Die Nahrungssuchtechniken der Tannenmeise, oft hängend an Fichten- und Tannenzweigen, sind bei LÖHRL (1974) dargestellt. Folgende spekulative Frage ist daher vielleicht berechtigt: Sind es die wesentlich längeren Nadeln bei *Pinus cembra*, im Vergleich zu *Picea*- und *Abies*- Arten, die ihr hier die Futtersuche erschweren?

Auch die Tatsache, daß sie Kiefernwälder zumindest zur Brutzeit sehr viel seltener besiedelt als Fichtenbestände (LÖHRL 1974), könnte etwas mit den längeren Kiefernnadeln zu tun haben, vielleicht aber auch nur mit einem weniger „attraktiven" Nahrungsangebot.

Zusammenfassend stellt sich die Frage, ob neben nahrungsökologischen Gründen auch der Höhlenmangel in der Arvenzone für ihre hier stark reduzierte Siedlungsdichte verantwortlich ist. Auch extremere Klimabedingungen in dieser Höhenlage stellen vielleicht zusätzlich einen begrenzenden Faktor dar. Die Weidenmeise hat abweichende Nahrungssuchtechniken (PERRINS 1979). Die Haubenmeise sucht viel häufiger Jungfichtenbestände auf. Die Tannenmeise sucht bevorzugt Nahrung in der Wipfelregion von Altfichten (vertikale Nischentrennung). Der Verdacht scheint berechtigt, daß die Tannenmeise in der Arvenzone – hier oberhalb 2100 m NN – schon in der Verschleißzone im Sinne von LÖHRL (l. c.) lebt.

Zum Schluß dieser kurzen ökologischen Betrachtungen muß aber ausdrücklich festgestellt werden, daß diese nur Bezug auf den Lebensraum subalpiner Koniferenwald haben. Wie vielfältig abweichend in anders gestalteten Standorten die speziellen ökologischen Verhältnisse der hier angeführten Meisenarten sein können, dafür gibt PERRINS (1979) eine Fülle von Beispielen.

Anmerkung:

Unter Alpenmeise wird die in den Alpen siedelnde Rasse verstanden. Als Weidenmeise die Tieflandform bei Vermeidung weiterer Unterteilung wie etwa in *Parus montanus salicarius* und *P. m. rhenanus*.

7. Diskussion

Wenn man Beziehungen und Vergleiche zu Vogelpopulationen etwa in Mischwäldern unserer Mittelgebirge zu solchen in einem subalpinen Koniferenwald herstellen will, muß man die unterschiedlichen ökologischen Gegebenheiten berücksichtigen. Stichwortartig beschrieben handelt es sich dabei um pflanzensoziologische Verschie-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

denheiten, ferner um höhenbedingte Klimaunterschiede und stark abweichende Landschaftsmorphologie. Die Habitatstrukturen sind daher sehr unterschiedlich. Es ist wohl auch unbestritten, daß zumindest naturnahe Mischwaldformationen, im Gegensatz zu einem reinen „aufgeräumten" Wirtschaftswald, ein breiteres Nischen- und qualitativ reicheres Nahrungsangebot liefern als ein subalpiner Koniferenwald. Die Vogelartengemeinschaften solcher Lebensräume sind daher artenreicher, aber auch die Siedlungsdichte vieler Arten liegt höher.

Wie sieht es mit der Nahrungsproduktion in diesen beiden verschiedenartigen aber durchaus vergleichbaren Ökosystemen aus? Artenvielfalt und Individuendichte einer Vogelpopulation hängen auch hiervon in erheblichem Ausmaß ab. Durch starke Verwitterungsvorgänge, die zu einem erhöhten Mineralangebot führen, ist die Nährstoffverfügbarkeit in einem Hochgebirgswald und in der Mattenregion (Orealzone) eher höher als in Wäldern tieferer Lage, besonders wenn es sich dabei um Wirtschaftswälder handelt. Dies mag als überraschende Feststellung empfunden werden. Es ist aber so, daß z. B. auf Alpenmatten die Nahrung ähnlich wie in der nordischen Tundra zeitweise überreichlich, oft „explosionsartig" auftritt. Entsprechend der verkürzten Vegetationsphasen in diesen Lebensräumen entwickeln sich die Nahrungsressourcen hier jahreszeitlich später und enden früher. Die Produktionsphase ist dadurch zeitlich verkürzt, dafür aber sehr intensiv. Der Lebenszyklus, besonders in der Fortpflanzungsphase, erfordert von den hier lebenden Vögeln bei den oft sehr abrupt auftretenden Veränderungen der Umweltverhältnisse eine außerordentliche physiologische Anpassungsfähigkeit, z. B. auch an das Nahrungsangebot. Dies kann sowohl über modifikatorische Änderungen durch „proximate factors" geschehen, als auch über phylogenetische Anpassungen an ultimate factors, z. B. der Gelegegröße (Lack 1954, 1968 und Perrins 1979). Wie sich dies im einzelnen auf das Nahrungssuchverhalten der Drosselarten in solcher Situation auswirkt, wurde im Kapitel „Ökologische Anmerkungen Drosseln", erörtert. Es zeigt sich, daß in solchen Phasen dann alle Arten das vorhandene Überangebot von Regenwürmern nutzen. Hiervon profitieren dann besonders Ring-, Mistel- und Wacholderdrossel; Singdrosseln und Amseln dagegen weniger, da diese mehr Waldwiesen und nestnahe Futterplätze aufsuchen.

Auch im subalpinen Koniferenwald kann es, wenn auch nicht mit dieser Regelhaftigkeit wie in der Mattenregion, zu zeitweise (stark?) erhöhtem, wenn auch hier zeitlich kurzem Nahrungsüberangebot (Massenvermehrung von Insekten, Raupen, Spinnen etc.) kommen, das die hier lebenden insektivoren Arten, wie Meisen, Kleiber, Baumläufer, Sylviiden, Spechte etc. nutzen können.

Das Nahrungsspektrum ist in einem solchen Lebensraum artenmäßig sicher (weit?) geringer als in Mischwaldformationen, nicht aber die Quantität als solche. Nur an ein solches Nahrungsangebot angepaßte Arten werden hieraus Nutzen ziehen können wie z. B. die hier vertretenen 3 Meisenarten.

Grundsätzlich scheint mir daher sowohl die intra- wie auch interspezifische Konkurrenz in der subalpinen Koniferenwaldstufe eher geringer zu sein als in gut strukturierten naturnahen Wäldern der Montanstufe oder der Tieflagen.

Das hier vorhandene Spektrum von Vogelarten ist aus oben genannten ökologischen Gründen stark reduziert, ebenso bei vielen Arten auch die Siedlungsdichte. Zu den wenigen Ausnahmen gehören in unserem Gebiet in erster Linie die Ringdrossel und der Tannenhäher (Arvenzone). In manchen Jahren dürfte hier noch der Fichtenkreuz-

schnabel hinzukommen. Die Abundanz von Tannen- und Alpen(Weiden)meise dürfte sich nicht wesentlich von der etwa in Mischwäldern der Montanstufe unterscheiden. Fast alle anderen Brutvogelarten zeigen niedrigere Siedlungsdichten.

Hieraus ergibt sich für die hier untersuchten Arten, die Notwendigkeit großer Reviere.

Unmittelbarer Kontakt zum Artgenossen fehlt daher häufig. Die bei Arten mit hoher Siedlungsdichte aufgewandte Zeit zur Revierverteidigung entfällt und kann voll der Jungenaufzucht zugute kommen. Innerartliche und zwischenartliche Konkurrenz dürften daher nur gering sein. BEZZEL (1974) hat andererseits darauf hingewiesen, daß mit zunehmender Höhe und damit extrem werdenden Lebensbedingungen die gegenseitige Konkurrenz ökologisch ähnlicher Arten stärker ins Gewicht fällt. Doch dies ist nur ein scheinbarer Widerspruch, denn wenn die äußeren Umstände keine so dichte Packung der Arten auf den Ressourcengradienten zulassen, wird zwar die Konkurrenz vermindert, wenn die Artengilden aufgefüllt sind, aber das Dazwischenschieben weiterer Arten ist wegen der Unberechenbarkeit der Ressourcen unmöglich. Das bedeutet, daß partielle Konkurrenz weitgehend ausgeschaltet wird, weil mit höherer Nischenbreite der mögliche Überlappungsgrad der Nischen entsprechend ansteigt. Die Konkurrentenart müßte daher voll in den Wettbewerb einsteigen, um erfolgreich die Einnischung zu schaffen. Es ist daher durchaus einzusehen, daß die Konkurrenz systematisch nahestehender und einander ökologisch ähnlicher Arten verstärkt würde, wenn sich eine weitere Art dazwischen schieben wollte. Die im Höhengradienten aufeinander eingespielte Vogelarten-Gilde kann daher durchaus von starker interspezifischer Konkurrenz entlastet sein, weil die einzelnen Arten mit breiten Nischen ansetzen, während sie gleichzeitig einen hohen Widerstand gegen das Eindringen weiterer Arten entwickeln.

In diesem Zusammenhang führt BEZZEL (l. c.) als Beispiel an: „noch 6 Meisenarten unter 1200 m NN, darüber noch 3 Arten (Alpen-, Hauben- und Tannenmeise)". Dies ist auch in unserem Gebiet der Fall. Sind es aber wirklich nur Konkurrenzgründe, daß Kohl-, Blau- und Sumpfmeise in der subalpinen Koniferenstufe fehlen, die doch da, wo alle Arten zusammen vorkommen (z. B. in montanen Mischwäldern), ihren Gattungsverwandten *P. ater, P. montanus* und *P. cristatus* überlegen sind? Oder ist es doch nicht so, daß die mehr auf Laubwald spezialisierten Formen im reinen Koniferenwald nur eine schlechte Lebensgrundlage finden. Umgekehrt sind die an Nadelwald adaptierten Arten, jedenfalls in unseren Breiten, eher Nahrungsspezialisten. Sie finden hier ihre optimalen Lebensbedingungen. Ich glaube daher, daß die Feststellung von BEZZEL (1974) nicht auf alle Brutvogelarten eines subalpinen Hochgebirgswaldes in gleicher Weise verallgemeinert gilt. Es kommt hinzu, daß im Hinblick auf Konkurrenzmechanismen (intra- wie interspezifisch) die Populationsdichten in Betracht zu ziehen sind. Bei niedrigem Artenspektrum und teilweise auch geringerer Siedlungsdichte einzelner Arten wird sich dies grundsätzlich mindernd auf Konkurrenz auswirken. Auch schlechtere Kälteanpassung von Blau-, Sumpf- und Kohlmeise könnte ein Faktor sein, der das Vorkommen dieser Arten in den subalpinen Höhenlagen der Alpen ausschließt. Für Amsel und Singdrossel stellt der subalpine Koniferenwald schon einen deutlich suboptimalen Lebensraum dar.

Die unterschiedliche Abundanz der 5 Drosselarten ist also kaum mit nahrungsökologischen Gründen allein zu erklären. Amseln und Singdrossel sind weniger an reine Koniferenwälder, vor allem in dieser Höhenlage, angepaßt. Hinzu kommt die einheitli-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download

che Struktur des Waldes in unserem Gebiet. Ihre habitatökologischen Ansprüche weichen von denen der Mistel- und Ringdrosseln ab. Ihre wesentlich höhere Siedlungsdichte in gut strukturierten, naturnahen Mischwäldern der Montanstufe und in Parklandschaften mit viel offenen Flächen (Wiesen) lassen vermuten, daß solche Biotope dem Ökoschema beider Arten mehr entsprechen. Auch aus nahrungsökologischer Sicht dürften diese Biotope Optimalhabitate für beide Arten darstellen.

Über die Reviergrößen der einzelnen Drosselarten in einem unübersichtlichen Hochgebirgswald dieses Typs lassen sich mit unserer Untersuchungsmethodik keine sicheren Angaben machen. Das gilt auch für das Territorialverhalten einzelner Arten.

Simms (1978) hat hierzu aus Großbritannien und Irland einige kurze, wenn auch ziemlich allgemein gehaltene Daten veröffentlicht. Diese erscheinen mir aber für unser Gebiet kaum übertragbar wegen der dort völlig abweichenden ökologischen Gegebenheiten.

Eine annähernde Abschätzung sowohl der Siedlungsdichte als auch der Reviergrößen der einzelnen Arten läßt sich nur von markanten Geländepunkten – wie etwa im Gebiet von Schöneben aus – grob abschätzen. Von der hier in beiden Richtungen talwärts führenden Straße kann man große Waldflächen überblicken. An Tagen guter Gesangsaktivität kann man bei Ansitz die meist wipfelnah singenden Drosseln verhören und sehen. Die Individualabstände singender Ring- und Misteldrosseln lassen dann eine grobe Abschätzung der Reviergröße zu; ebenso eine Häufigkeitsabschätzung zwischen diesen beiden Arten.

Wir sind uns bewußt, daß die Verbreitungsmuster auch der Drosseln und Meisen, die wir in ersten Ansätzen skizziert haben, noch ein relativ grobes ökologisches Raster darstellen. Eine nähere Abklärung könnte nur durch weitere autökologische Studien erreicht werden mit dem Ziel, die Feineinnischung jeder einzelnen Art zu verdeutlichen.

Zusammenfassung

Gegenstand der Untersuchung war ein klimaxnaher subalpiner Koniferenwaldgürtel in der südlichen Reschenregion Südtirol/Italien. Er besteht zu 70% aus Fichte *Picea abies,* zu 10% aus Lärche *Larix decidua* und zu 20% aus Arve *Pinus cembra* in einer Höhenlage von ca. 1500 bis maximal 2200 m NN.

Es war Ziel der Untersuchung, das Verbreitungsmuster und die relativen Häufigkeiten der einzelnen Arten innerhalb der Gattung *Turdus* und *Parus* darzustellen. Die unterschiedliche höhenstufenabhängige Abundanz der einzelnen Gattungsverwandten, wurde größenordnungsmäßig durch Verhältniszahlen zum Ausdruck gebracht (Tabelle I und II). Vom autökologischen Ansatz konnte für diese beiden Gruppen eine synökologische Aussage auf Gattungsebene erreicht werden. Methodisch wurde dabei eine modifizierte Form der Linientaxierung angewandt.

Ökologische Parameter wie der Einfluß des Höhengradienten sowie habitat-, nist- und nahrungsökologische Abhängigkeiten des Verbreitungsmusters der einzelnen Arten werden beschrieben. Ferner wird das unterschiedliche Nahrungssuchverhalten besonders innerhalb der Gattung *Turdus* während der Fortpflanzungsperiode dargestellt.

Das Vordringen der Wacholderdrossel an die Baumgrenze wird als Pioniervorstoß gedeutet. Die dort gefundenen Brutvorkommen scheinen die ersten in dieser Höhenstufe in Südtirol zu sein.

Summary

On the Ecology and Pattern of Abundance in Populations of Thrushes and Tits Inhabiting a Subalpine Coniferous Forest

The area of study vonsisted of a climax-near subalpine coniferous forest of the southern Reschen-Region of South Tyrol, Italy. The dominant tree species were *Picea abies* (70%), *Larix decidua* (10%) and *Pinus cembra* (20%). The forest extends from 1500 to 2200 m above sea level. The study should reveal the pattern of distribution and abundance of the different species from the genus Turdus and Parus in dependence of the height of elevation. The values of relative abundance are given in the tables 1 and 2. They are the results of seven years of line transect counts during the height oft the breeding seasons and show the interspecific relation-ships at the generic level. Most specis are distributed unevenly across the elevational gradient. Their density is low compared to lowland conditions which might reduce inter- and intraspecific competition. At certain occasions, especially when earthworms are available in high quantities, the thrush species feed together without restrictions to their specific niche dimensions. There was also a first bredding record of fieldfares near the tree limit level, which indicates the high ecological plasticity of that thrush species.

Literatur

AUSOBSKY, A. & K. MAZZUCCO (1964): Die Brutvögel des Landes Salzburg und ihre Vertical-Verbreitung. Egretta 7: 1–49.

BERNDT, R. & W. WINKEL (1974): Ökoschema, Rivalität, Dismigration. J. Orn. 115: 398–417.

BEZZEL, E. (1971): Grobe Analyse der Verbreitung einiger Vogelarten in den Bayerischen Alpen und ihrem Vorland. Anz. orn. Ges. Bayern 10: 7–37.

— — (1974): Die Vogelwelt der deutschen Nordalpen. Gef. Welt 98: 72–74 und 94–96.

— — & F. LECHNER (1978): Die Vögel des Werdenfelser Landes, Kilda-Verl.

CODY, M. L. (1974): Competition and the Structure of Bird Communities. Princeton Univ. Press, New-Jersey.

CORTI, U. A. (1955): Die Vogelwelt der Alpen. Acta XI Int. Congr. Orn. Basel 1954: 59–71.

— — (1959): Die Brutvogelwelt der deutschen und oesterreichischen Alpenzone, Chur.

— — (1961): Die Brutvogelwelt der französischen und italienischen Alpenzone, Chur.

— — (1965): Konstitution und Umwelt der Alpenvögel, Chur.

FURRER, R. K. (1977): Warum brüten Wacholderdrosseln in Kolonien? J. Orn. 118: 227.

— — (1977): Laufende Studien zur Ökologie von Wacholderdrossel und Amsel, *Turdus pilaris* u. *T. merula* Orn. Beob. 74: 85.

— — (1978): Zum Problem der Bestandserfassung von Wacholderdrosseln *T. pilaris* während der Brutzeit Orn. Beob. 75: 227–236.

FREITAG, F. (1979): Zweitbruten der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) Orn. Mitt. 31: 226.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz, Aarau.

HAAS, V. (1978): Zweitbruten bei der Wacholderdrossel *Turdus pilaris* als mögliche Ursache für die dichte Besiedelung des Bodenseeraumes J. Orn. 109: 237.

HORN, H. S. (1968): The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*) Ecology 49: 682–694.

KLUIJVER, H. N. (1951): The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. Ardea 39: 1–135.

LACK, D. (1954): The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford.

— — (1968): Population Studies of Birds. Oxford.

— — (1971): Ecological Isolation in Birds. Oxford and Edinburgh.

LEBRETON, Ph., H. TOURNIER et I. D. LEBRETON (1976): Étude de l'Avifaune du Parc National de la Vanoise. Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise VII – 1976: 163–243.

© Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bay.de

LÖHRL, H. (1974): Die Tannenmeise. Neue Brehm-Bücherei Wittenberg, 472.

LUDESCHER, F. B. (1973): Sumpfmeise *Parus palustris* L. und Weidenmeise. *Parus montanus salicarius* Br. als sympatrische Zwillingsarten. J. Orn. 114: 3–56.

LÜPS, P., R. HAURI, H. HERREN et al. (1978): Die Vogelwelt des Kantons Bern. Orn. Beob. Beiheft zu Band 75.

KREBS, C. J. (1978): Colonial Nesting in Birds, with spezial Reference to the Ciconiiformes, 299–314, Reprinted: National Audobon Society.

MILLER, R. S. (1967): Pattern an Process in Competition. 1–74. Adv. ecol. Res. 4: 1–74.

PERRINS, C. (1979): British Tits, Collins, London.

PULLIAINEN, E. (1978): Influence of heavy snowfall in June 1977 on the life of birds in NE Finnish Forest, Lappland. Aquilo Ser. Zool. 18: 1–14.

ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern oft the blue gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317–350.

SCHIFFERLI, A. (1950): Vom Brutvogelbestand eines Hochgebirgswaldes im Wallis Proceed X. Int. Orn. Congr. Uppsala 574–577.

SCHIFFERLI, A. et al. (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Basel.

SIMMS, E. (1978) British Thrushes. Collins, London.

THÖNEN, W. (1962): Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeise (*Parus montanus* CONRAD), Orn. Beob. 59: 101–172.

TSCHUNICHIN, S. P. (1967): Die Siedlungsdichte der Wacholderdrossel und die sie bestimmenden tropischen Faktoren. – Materialien des Int. Orn. Congr. Moskau, russ. Übers. Dr. B. Stephan.

VOOUS, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Parey, Hamburg u. Berlin.

WARTMANN, B. (1977): Die Vögel des Prättigaus u. ihre Höhenverbreitung. Jber. Natf. Ges. Graubünden 97: 21–95.

WARTMANN, B. & R. K. FURRER (1977): Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. Teil I. Orn. Beob. 137–160.

— — (1978): Teil II. Ökologische Gilden. Orn. Beob. 75: 1–9.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Gerhard Berg-Schlosser,
Obere Seeleite 6, 8031 Wörthsee

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 23_4_1981

Autor(en)/Author(s): Berg-Schlosser Gerhard

Artikel/Article: Über Ökologie und Häufigkeitsstruktur von Drossel- und Meisenpopulationen eines subalpinen Koniferenwaldes 347-364