

Siedlungsökologie von Drosseln *Turdus* sp. entlang eines alpinen Höhengradienten

Jörg Oberwalder, Christian Lair, Manfred Föger und Martin Pollheimer

Distribution of thrushes *Turdus* sp. along an alpine altitude gradient. – We estimated the density of thrushes *Turdus* sp. by means of point counts (77 counting points), territory mapping (4 study plots approximately 10 ha each) and extensive nest searching along an alpine altitude gradient of about 1000 m between 690 and 1770 m a.s.l. The study was conducted during the breeding season 1996 in spruce-dominated forests near Innsbruck (Austria). We tried to eliminate all factors that could confound altitude effects, such as habitat differences, geographical location, substrate, or data from different years. Blackbird *T. merula* (point counts: 14.1 territories per 10 ha; territory mapping: 8.7), Song Thrush *T. philomelos* (10.2; 13.2), Mistle Thrush *T. viscivorus* (3.0; 1.0), and Ring Ouzel *T. torquatus* (9.6; 7.3) occurred in one of the highest breeding densities known from the eastern Alps, which besides habitat structure, was probably due to the small size of the investigated area. Densities of Blackbird and Song Thrush decreased with altitude whilst densities of Mistle Thrush and Ring Ouzel increased. A relatively higher number of singing Blackbirds in relation to the number of nests found above 1450 m a.s.l. indicated an increase in the numbers of unpaired males; no such effect was observed for the Song Thrush. Finally three models for the distribution of organisms along ecological gradients are discussed each of which can explain parts of the findings: (1) ecotones (environmental discontinuities) could be responsible for the distribution of the Ring Ouzel and female Blackbirds, but (2) competition is also suitable to explain the limitation of these species. Density of Song and Mistle Thrush as well as density of the whole genus *Turdus* is probably regulated by (3) physical and biological factors (e.g. temperature, productivity) that vary in parallel with the altitude gradient.

Key words: altitude gradient, spruce forest, *Turdus* sp., density, habitat selection, competition.

Jörg Oberwalder*, Christian Lair und Manfred Föger, Institut für Zoologie und Limnologie, Technikerstraße 25, A–6020 Innsbruck; Martin Pollheimer, Forschungsstelle für Ornithologie der Max-Planck-Gesellschaft, Vogelwarte Radolfzell, Am Obstberg, D–78315 Radolfzell-Möggingen (*Korrespondenzadresse: Finkenberg 14, A–6063 Rum, e-mail aon.962623288@aon.at)

Untersuchungen entlang von ökologischen Gradienten, besonders Veränderungen über die Meereshöhe, sind seit langem Thema in der ornithologischen Forschung (z.B. Terborgh 1971, Able & Noon 1976, Wartmann 1977, Wartmann & Furrer 1977, 1978, Luder 1981, Winding et al. 1993). Oft werden bei diesen Arbeiten allerdings Daten aus völlig unterschiedlichen Lebensräumen miteinander verglichen (z.B. Wald versus alpiner Rasen), wodurch die Ergebnisse habitatspezifisch, jedoch nur sekundär meereshöhenspezifisch sind. Daher sollte unsere Studie möglichst viele Faktoren ausschließen, welche die Meereshöheneffekte überlagern können (verschiedene Lebensräume, unterschiedliche geographische Lage, Vergleich von Daten aus verschiedenen Untersuchungsjahren). Ferner wollten wir die Siedlungsdichten von «echten» Drosseln *Tur-*

dus sp., die bei allgemeinen Kartierungen oft unzureichend erfasst werden (vgl. Tomiałoć & Lontkowski 1989, Gnielka 1992), genauer analysieren. Hierzu führten wir Revierkartierungen, intensive Nestersuche und tageszeitlich an die Gesangsphase von Drosseln angepasste Punktkartierungen durch. Wir beschränkten uns auf diese typischen Vögel der montanen und subalpinen Fichten-Wirtschaftswälder, einerseits um innerhalb einer nahe verwandten Gruppe verschiedene Verbreitungsmodelle zu testen (vgl. Terborgh 1971). Andererseits hätte die Kartierung aller Vogelarten durch methodenbedingte Ungenauigkeiten nur eine eingeschränkte interne Vergleichbarkeit der Daten ermöglicht (vgl. Tomiałoć 1980, Tomiałoć & Lontkowski 1989). Ein weiterer Grund für diese Arbeit ist die nur lückenhafte Kenntnis der alpinen Avifauna der Ostalpen (speziell Tirols;

Dvorak et al. 1993), vor allem was Habitatpräferenzen sowie Daten über vertikale Dichteunterschiede betrifft (Landmann et al. 1990).

1. Untersuchungsgebiet und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Die Studie wurde nördlich von Innsbruck (Österreich) an der Nordkette (Karwendel) ausschließlich auf südexponierten Hängen durchgeführt, um Veränderungen durch das lokal unterschiedliche Klima oder den verschiedenen geologischen Untergrund der beiden Talseiten auszuschließen. Die geographische Lage der Untersuchungsflächen erstreckt sich zwischen 11°20' und 11°28' E sowie zwischen 47°16' und 47°19' N und reicht von 690 bis 1770 m ü.M. Das gemäßigt-mitteuropäisch beeinflusste Klima ist durch eine leichte Schattenbildung der umliegenden Gebirge relativ trocken (mittlerer Jahresniederschlag 840 mm) und durch Föhneinfluss stark temperaturbegünstigt (mittlere Julitemperatur 20,0 °C; <http://www.erdkunde-online.de/statistik/7007.htm>). Während der Untersuchungsperiode (26. 3.–28. 6. 1996) fanden weder katastrophenartige Wetterstürze noch starke Stürme statt.

Im Rahmen unserer Untersuchung bearbeiten wir vier Höhenstufen (700, 1000, 1300, 1600 m ü.M.); detaillierte Charakterisierung in Tab. 1 und Abb. 1). Wir suchten im gesamten Untersuchungsgebiet nach Drosselnestern. Vier Revierkartierungsareale (Flächengröße: etwa 10 ha) wählten wir nach ihrer Begeh-

barkeit, geeigneter Flächenausdehnung sowie der Ähnlichkeit der Strukturen (geschlossener Fichtenwald mit kleineren Lichtungen). Die 81 Kartierungspunkte wurden gleichverteilt in regelmäßigen Abständen entlang verschiedener Waldwege festgelegt.

Der montane und subalpine Fichtenwald – unser Untersuchungshabitat – wird durch intensive, jedoch meist kleinflächige Forstwirtschaft geprägt, wodurch ein Mosaik aus Hochwald und Fichtenschonungen unterschiedlichen Alters und variabler Dichte entsteht. Größere Flächen, in denen nicht die Fichte *Picea abies* dominiert, sind rar und wurden von uns nicht bearbeitet.

Im Umkreis von 70 m um jeden Punkt unserer Punktzählungen erhoben wir die Vegetationsstruktur. Dazu unterschieden wir auf 24 Messflächen (20 mm² = Querschnittsfläche eines Zollstocks) in 8 Höhenklassen zwischen «Vegetation vorhanden» bzw. «Vegetation nicht vorhanden» (vgl. Martin 1988; Abb. 1): 0–10 cm (niedrige Kräuter und Moose), 10–30 cm (höhere Kräuter), 30–70 cm (sehr hohe Kräuter und niedrige Sträucher), 70–120 cm (Jungfichten, Legföhren *Pinus mugo* und andere Sträucher), 1,2–2 m (Jungfichten bzw. Legföhren), 2–4 m (größere Jungfichten und untere Äste großer Bäume), 4–10 m (untere Kronenschicht) und über 10 m (große Bäume). Wesentliche Unterschiede in der Vegetationsdeckung lassen sich lediglich zwischen der 1600-m-Höhenstufe und den drei anderen Höhenstufen erkennen ($p < 0,0005$; Kruskal-Wallis 1-Way Anova). Hier ist die Deckung zwischen 0 und 30 cm signifikant größer sowie über 4 m signifikant geringer. Bereits in der 1300-m-Höhenstufe sind diese Entwicklungen angedeutet, jedoch nur zwischen 700 und 1300 m ü.M. in der obersten Kronenschicht statistisch signifikant ($p < 0,05$; Mann-Whitney U-Test). Die Änderung der Vegetationsparameter spiegelt die Auflockerung des geschlossenen Waldes mit steigender Meereshöhe wider.

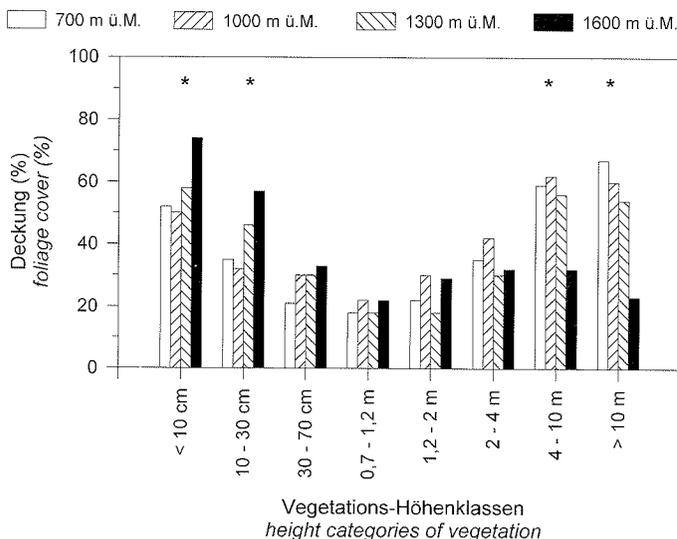
Tab. 1. Kennwerte der 4 Höhenklassen der Punktkartierungen. n = Anzahl der Kartierungspunkte. Mittlere Meereshöhe und Standardabweichung sowie minimale und maximale Meereshöhe der Zählpunkte in m ü.M. – Mean (\pm SD), minimum and maximum altitude of point count samples in four altitude classes. n = number of counting points.

Klasse/class	n	Meereshöhe	min.	max.
700 m ü.M.	20	770 \pm 35,5	705	830
1000 m ü.M.	20	1030 \pm 31,7	975	1085
1300 m ü.M.	20	1309 \pm 49,0	1220	1370
1600 m ü.M.	17	1614 \pm 78,1	1510	1770

1.2. Kurzcharakterisierung der einzelnen Höhenstufen

Höhenstufe 700 m ü.M.: Diese Höhenstufe zeichnet sich durch ihre Nähe zum besiedelten

Abb. 1. Vegetationsstruktur der 4 untersuchten Höhenklassen. Vegetationsdeckung in % erhoben durch jeweils 480 (bzw. 408, 1600 m ü.M.) Einzelmessungen. * = $p < 0,05$. – *Vegetation structure of the 4 altitude classes. Foliage cover in % recorded at 480 (700, 1000, 1300 m a.s.l.) and 408 (1600 m a.s.l.) sampling points, respectively. * = $p < 0,05$.*



Gebiet aus, was eine starke Nutzung der Wege durch Spaziergänger (oft mit freilaufenden Hunden) mit sich bringt. Der Wald wurde nicht beweidet; offene Weideflächen waren jedoch in unmittelbarer Nähe häufig.

Höhenstufe 1000 m ü.M.: Diese Höhenstufe wird von Hochwald geprägt. Dieser wird jedoch immer wieder durch Lawinengräben, die letzten ganzjährig bewohnten Siedlungen und Einzelhöfe mit Wiesen und Äckern oder die ersten Almen unterbrochen. Verbreitet findet Beweidung des Waldes statt; weiters liegen beliebte Spazier- und Wanderwege in dieser Höhenstufe.

Höhenstufe 1300 m ü.M.: Der Wald um 1300 m ü.M. wird häufig durch Schrofen, Schotterkare, Legföhrenfelder und Lawinengräben unterbrochen. Die Beweidung beschränkt sich auf zwei kleine Bereiche (jeweils Alm und Waldweide). Einzig Wanderer und Mountainbiker nützen diese Höhenstufe touristisch.

Höhenstufe 1600 m ü.M.: Nur noch an einzelnen Stellen erreicht der Wald in dieser Höhenstufe größere Ausdehnung. Dazwischen liegen großflächige Legföhren- und Schotterfelder sowie Felsabbrüche. Auch größere Almweiden sind hier zu finden, wobei auch die meisten der noch vorhandenen Wälder bewei-

det werden. Touristische Nutzung beschränkt sich auf die markierten Wege.

1.3. Siedlungsdichteerhebungen

Für die vorliegende Arbeit werteten wir Ergebnisse von Punkt- und Revierkartierungen sowie intensiver Nestersuche aus. Die Anwendung der Methoden ist nur insoweit dargestellt, als sie zum Verständnis notwendig erscheint. Eine intensivere Methodendiskussion würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen und ist einer gesonderten Publikation, auch unter Einbeziehung weiterer angewandeter Erhebungsmethoden, vorbehalten (Oberwalder et al. in Vorb.).

1.3.1. Punktkartierung

Wir kartierten in vier Höhenstufen insgesamt 77 Punkte (Tab. 1). Vier weitere, nicht eindeutig zuzuordnende Punkte liegen auf 860, 920, 940 und 1440 m ü.M. Alle Kartierungspunkte liegen in von Fichten dominierten Wäldern und weisen einen Mindestabstand von 250 m auf (vgl. Bibby et al. 1995). Sie wurden in regelmäßigen Abständen auf 22 Begehungsrouten (2–5 Punkte pro Route) gelegt. An jedem Punkt führten wir zwei jeweils 5-minütige

Zählungen innerhalb folgender Zeitabschnitte durch: 15. April bis 29. Mai und 29. Mai bis 28. Juni 1996; damit fällt zumindest der zweite Zähltermin in einen Zeitraum, den Hegelbach & Spaar (2000) als zweiten Gesangsschub für die Singdrossel angeben. Die Zählungen erfolgten ausschließlich frühmorgens, begannen standardisiert mit der ersten singenden Amsel (etwa 45–60 min vor Sonnenaufgang) und dauerten etwa 30–40 min. Der kurze, zeitlich leicht verschobene Gesangshöhepunkt der Amsel und Singdrossel erlaubte lediglich die Zählung an 4 (max. 5) Punkten pro Begehung, um eine gute interne Vergleichbarkeit der Daten zu gewährleisten (vgl. Tomiałojć 1980; zur jahreszeitlichen Gesangsaktivität der Singdrossel und zum Vergleich von Morgen- und Abendzählungen s. Hegelbach & Spaar 2000). Später singt nur noch ein Bruchteil der revierhaltenden σ^7 – besonders unverpaarte (Slagsvold 1973b, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, Tomiałojć & Lontkowski 1989). Auch die Ringdrossel zeigt einen kurzen morgendlichen Gesangshöhepunkt, beginnt jedoch noch deutlich vor der Singdrossel zu singen. Außerdem singt ab Mitte Juni nur noch ein Bruchteil der Ringdrossel- σ^7 (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Daher wurden alle Kartierungen, die außerhalb des Gesangshöhepunktes (tageszeitlich bzw. zusätzlich jahreszeitlich bei der Ringdrossel) lagen, verworfen. Andere Probleme ergeben sich bei der Kartierung von Misteldrosseln, da ihre Reviere weitaus größer als jene der anderen *Turdus*-Arten sind. Seltene Arten sind besser durch längere Beobachtungszeiten pro Punkt zu erfassen (Bibby et al. 1995). Ferner ist die morgendliche Gesangsphase extrem kurz (12–15 min); dafür singt sie häufiger als andere Drosseln untertags (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988), weshalb wir auch tageszeitlich spätere Registrierungen (2 analoge Punktzählungen während des Gesangshöhepunktes des Buchfinken) in die Auswertung miteinbezogen.

In Anlehnung an Bibby et al. (1995) erfolgte die Erfassung der Vögel in zwei Bereichen: 0–50 m und 50 m bis zum Ende des Hörbereichs. Für die Auswertung zogen wir nur singende σ^7 heran, da in Wäldern der Großteil der Beobachtungen auf diese zurückzuführen ist

(in unserer Untersuchung 88 % der Ring- und Misteldrossel-, 94 % der Amsel- und 99 % der Singdrosselbeobachtungen; vgl. auch Bibby et al. 1995). Die Darstellung der Abundanzen erfolgt einerseits durch die Anzahl der singenden σ^7 pro Kartierungspunkt, andererseits durch Berechnung der revierhaltenden σ^7 pro 10 ha. Dazu dividierten wir die Anzahl der σ^7 , die im Bereich 0–50 m sangen, durch die Fläche eines Kreises von 50 m Radius. Das Ergebnis (singende σ^7 pro m²) musste mit 100 000 multipliziert werden, um den Flächenbezug auf 10 ha herzustellen. Zur Ermittlung der Dichtewerte wurde der Maximalwert der beiden Kartierungen herangezogen. Bei gleich hohen Zählergebnissen verwendeten wir zur Zuordnung der Vögel in die jeweiligen Hörbereiche jene Begehung, die zeitlich dem Gesangsbeginn der betreffenden Art näher lag, um eine systematische Dichteerhöhung durch Höhergewichtung der näheren Registrierungen zu vermeiden.

1.3.2. Revierkartierung

Die Revierkartierungen führten wir nach Tomiałojć (1980) und Bibby et al. (1995) durch, legten jedoch zusätzlich besonderes Augenmerk auf die kritischen Anführungen von Tomiałojć & Lontkowski (1989; Kartierung während der Hauptgesangsphase, Absicherung benachbarter Reviere durch Doppelregistrierungen, Nestersuche). Pro Teilfläche benötigten wir jedoch nur 6 Kartierungsgänge, zumal die eingeschränkte Artenzahl und die kleinen Probeflächen die Bearbeitung eines Großteils des Kartierungsgebiets während der Hauptgesangsphase der Drosseln erlaubten. Wir arbeiteten mit vergrößerten Katasterplänen mit Höhenlinien und Vegetationsstrukturen (1:2000). Die Kartierungsflächen sollten sich trotz der unterschiedlichen Meereshöhe in ihrem Grundtypus entsprechen (geschlossene Wälder mit kleineren Lichtungen und Holzschlägen). Da wir in der obersten Höhenstufe keine zusammenhängenden Waldgebiete fanden, die größer als 10 ha waren, legten wir die Flächengröße in allen Höhenstufen auf etwa 10 ha fest, um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten.

1.3.3. Nestersuche

Zur Sicherung der Kartierungsergebnisse führten wir in allen Revierkartierungsarealen intensive Nestsuchaktionen durch, um dort möglichst alle Erstbrutnester zu finden. Andererseits suchten wir über den ganzen Höhengradienten nach Drosselnestern, bildeten 4 Höhenklassen (bis 850, 850–1150, 1150–1450 und über 1450 m ü.M.) und notierten den Suchaufwand je Höhenstufe jeweils auf 30 min genau. Die gefundenen Nester können somit als relative Dichte – gefundene Nester pro Zeiteinheit – betrachtet werden, sofern von der Annahme ausgegangen wird, dass Nester auf jeder Höhenstufe gleich schwer aufzufinden sind. Durch Vergleich der Nest- und Revierdichten sollte eine Abschätzung des Anteils der unverpaarten ♂ in Abhängigkeit von der Meereshöhe vorgenommen werden. Wesentlich dabei ist die Tatsache, dass zwischen den Bearbeitern innerhalb keiner Höhenstufe statistisch signifikante Unterschiede hinsichtlich der Effizienz, Nester zu finden, auftraten (Lair & Oberwalder 1997).

1.4. Anteil der Nichtbrüter

Wir fanden genügend Singdrossel- und Amselnester, um eine Abschätzung des Nichtbrü-

teranteils vornehmen zu können. Hierzu verglichen wir die Siedlungsdichten der Revierkartierungen mit der Anzahl jener Nester, die wir in den selben Arealen fanden. Weiters errechneten wir aus den Daten der Punktkartierungen und den pro Zeiteinheit gefundenen Nestern für jede Höhenstufe einen Brutanteils-Index. Dieser Index orientiert sich an einem Prozentwert, darf mit einem solchen jedoch nicht gleichgesetzt werden:

$$\text{Index} = \frac{NF(t) / Pk}{\text{Max}(nf)} * 100$$

wobei:

NF(t) = Anzahl der gefundenen Nester pro 10 h Suchaufwand

Pk = Ergebnis aus der Punktkartierung

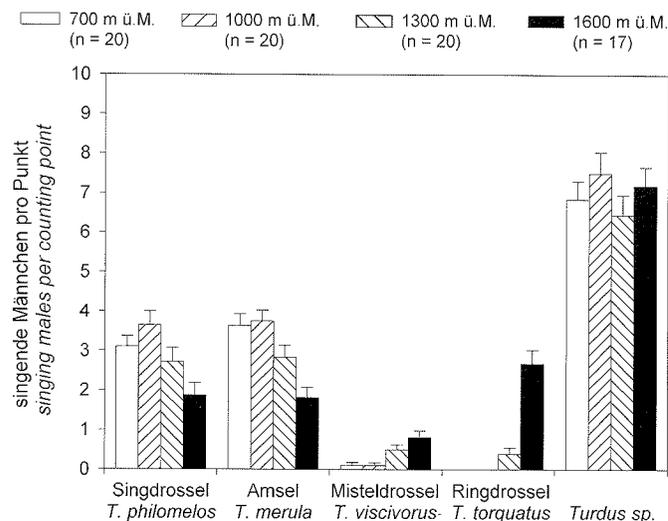
Max(nf) = maximales (NF(t)/Pk) der vier Höhenstufen.

Dieser Index kann zwischen 0 (keine gefundenen Nester) und 100 (Höhenstufe mit am meisten Nestern im Verhältnis zur Siedlungsdichte) liegen.

2. Ergebnisse

Alle sechs mitteleuropäischen Drosselarten wurden im Gebiet beobachtet, wobei die Rot-

Abb. 2. Punktkartierungen: singende ♂ pro Punkt, Mittelwert und Standardfehler des Mittelwerts. – Point counts: number of singing males per point, mean and standard error.



Tab. 2. Korrelation zwischen der Meereshöhe und den Abundanzen von Drosseln ermittelt nach Punktkartierungen. sM = maximale Anzahl der singenden ♂ pro Punkt. mD = berechnete Dichte in Revieren pro 10 ha. n.s. = nicht signifikant ($p > 0,05$); * = $p < 0,01$; ** = $p < 0,001$. – Correlation between altitude and abundance of thrushes derived from point counts. sM = maximum number of singing males per point. mD = density per 10 hectare estimated from singing males within a 50 m radius of the census points. n.s. = not significant ($p > 0,05$); * = $p < 0,01$; ** = $p < 0,001$.

	Singdrossel <i>T. philomelos</i>			Amsel <i>T. merula</i>			Misteldrossel <i>T. viscivorus</i>			Ringdrossel <i>T. torquatus</i>			Drosseln <i>Turdus sp.</i>		
	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p
sM	81	-0,344	*	80	-0,573	**	81	0,411	**	78	0,750	**	77	-0,073	n.s.
mD	81	-0,296	*	80	-0,501	**	81	0,203	n.s.	78	0,484	**	77	-0,206	n.s.

drossel *Turdus iliacus* und die Wacholderdrossel *T. pilaris* nur als Gäste während der Zugzeit auftraten. Amsel *T. merula*, Singdrossel *T. philomelos* und Misteldrossel *T. viscivorus* wurden als Brutvögel über den gesamten Höhengradienten nachgewiesen, Ringdrosseln *T. torquatus* brüteten erst über etwa 1200 m ü.M.

2.1. Punktkartierungen

Die Siedlungsdichten von Amseln und Singdrosseln nehmen mit steigender Meereshöhe ab, während jene von Ring- und Misteldrossel zunehmen. Andererseits ändert sich die Ge-

samtsiedlungsdichte der Gattung *Turdus* entlang des Höhengradienten nicht signifikant (s. Tab. 2 und Abb. 2 und 3).

2.2. Revierkartierung

Die Ergebnisse der Revierkartierung zeigen bei der Singdrossel eine Abnahme der Siedlungsdichte mit steigender Meereshöhe, bei der Amsel hingegen bis 1300 m ü.M. eine leichte Zunahme; auf 1600 m ü.M. liegt die Dichte der Amsel aber deutlich unter jener der Singdrossel. Die Ringdrossel ist lediglich in der höchsten Kontrollfläche zu finden und dort die häu-

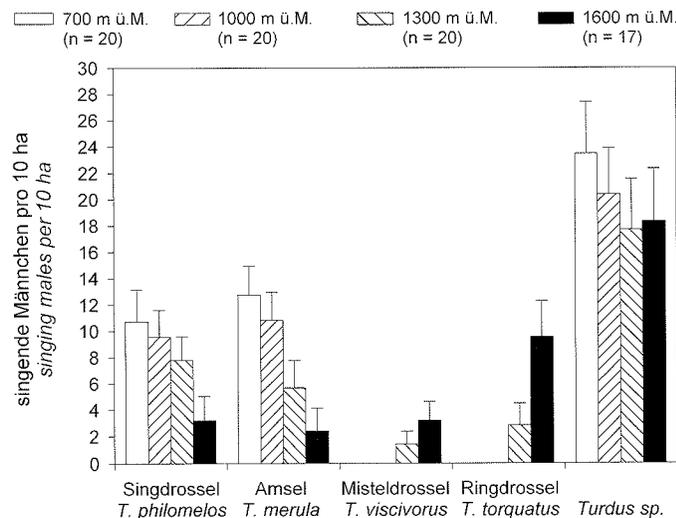
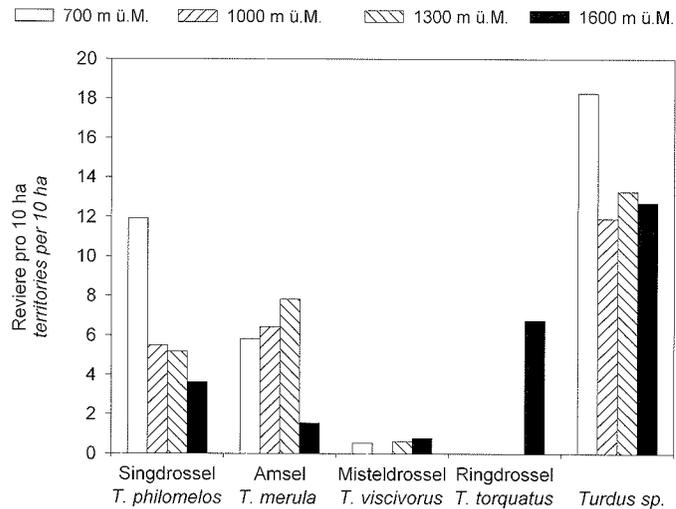


Abb. 3. Punktkartierungen: Siedlungsdichte in singenden ♂ pro 10 ha innerhalb eines 50-m-Radius, Mittelwert und Standardfehler des Mittelwerts. – Point counts: density per 10 hectare estimated from the number of singing males within a 50 m radius of the census points, mean and standard error.

Abb. 4. Revierkartierung: Mittelwert zwischen der höchst- und niedrigstmöglichen Revierzahl pro 10 ha. – *Density per 10 hectare estimated from territory mapping (average between maximum and minimum number of possible territories).*



figste Drossel. Die Misteldrossel besiedelte drei der Kontrollflächen mit der größten Dichte in der obersten Höhenstufe. In Summe bleibt die Drosseldichte oberhalb der untersten Höhenklasse gleich (Abb. 4).

2.3. Nestersuche

Insgesamt fanden wir bei einem Aufwand von 345,5 Suchstunden 220 Drosselnester (Amsel: 142, Singdrossel: 69, Ringdrossel: 9). Davon wurden in jenen Flächen, auf denen wir auch die Reviere kartierten, 57 Nester (Amsel: 36, Singdrossel: 21) entdeckt (4,8 Nester pro 10 h

Tab. 3. Ergebnisse der Nestersuche innerhalb der revierkartierten Areale (alle Angaben pro 10 ha). min. Weibchendichte = maximale Anzahl der gleichzeitig besetzten Nester; Weibchendichte = wahrscheinliche Siedlungsdichte errechnet aus min. Weibchendichte plus jenen Nestern, die sich nicht als Ersatznester erklären lassen; Ausfliegerfolg in % jener Nester, aus denen mindestens ein Jungvogel ausflog; * = ein Nest mit zwei Bruten wurde doppelt gezählt. – *Results of nest searching within the areas surveyed for territory mapping (all densities per 10 ha). min. density of females = maximum number of nests occupied at the same time; density of females = probable density estimated from maximum number of nests occupied at the same time plus all nests that could not be explained by re-nesting attempts after brood losses; % of nests with at least one fledgling; * = one nest with two breeding attempts was counted twice.*

Höhenklasse <i>altitudinal class</i>	Amsel <i>T. merula</i>				Singdrossel <i>T. philomelos</i>			
	700	1000	1300	1600	700	1000	1300	1600
Gefundene Nester <i>nests found</i>	16,9	10,1	11,2	0	9,5	4,6	5,0	3,1
min. Weibchendichte <i>min. density of females</i>	5,3	5,5	3,7	0	3,2	2,7	3,7	2,1
Weibchendichte <i>density of females</i>	6,4	5,5	6,2	0	5,4	4,4	5,0	3,1
Ausfliegerfolg % <i>nests with fledglings %</i>	6–13	27–36	40*	–	11	40–60	50	33

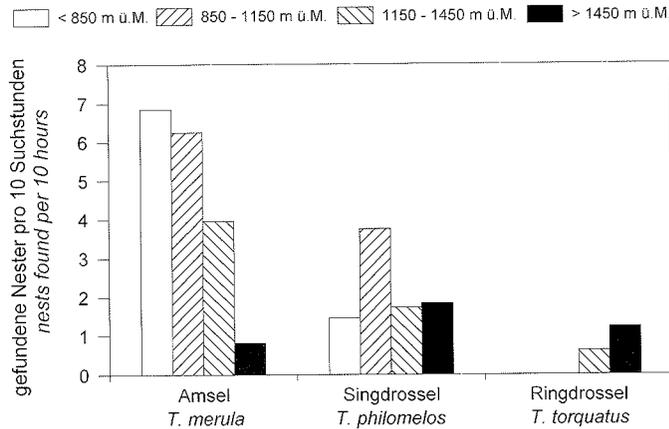


Abb. 5. Gefundene Drosselnester pro 10 Suchstunden außerhalb der revierkartierten Areale. – Nests found within 10 hours outside of areas surveyed for territory mapping.

Suchaufwand; Tab. 3). Außerhalb der Kartierungsflächen fanden wir 163 Drosselnester (7,2 Nester pro 10 h Suchaufwand; Abb. 5). Die Dichteabnahme bei der Amsel ist statistisch signifikant (Kruskal-Wallis ANOVA: $p < 0,01$), ebenso die Dichtezunahme bei der Ringdrossel (Kruskal-Wallis ANOVA: $p < 0,02$). Bei der Singdrossel ist hingegen keine statistisch signifikante Dichteänderung nachzuweisen (Kruskal-Wallis ANOVA: $p > 0,1$). Über alle Höhenstufen zusammen fanden wir von der Amsel 106 (= 4,7 Nester/10 h) und von der

Singdrossel 48 Nester (= 2,1 Nester/10 h). Dieser Unterschied ist statistisch signifikant (Mann-Whitney U-Test: $p < 0,01$).

2.4. Anteil der Nichtbrüter

Der geschätzte Anteil der revierhaltenden Amsel-♂, die am Brutgeschehen beteiligt waren, lag zwischen 700 und 1300 m ü.M. einheitlich hoch (>40 %, Index >60) und sank auf 1600 m ü.M. auf 0 % bzw. Index <30 ab (Tab. 4). Bei der Singdrossel lag der geschätzte Anteil der

Tab. 4. Anteil der Reviere, für die ein Brutgeschehen nachgewiesen wurde. A = maximale Anzahl gleichzeitig besetzter Nester pro Revierdichte (Revierkartierung) in %. B = maximale Anzahl gleichzeitig besetzter Nester plus Nester, die sich nicht als Ersatznester erklären lassen, pro Revierdichte (Revierkartierung) in %. Index = Verhältnis zwischen gefundenen Nestern pro Zeit und der Siedlungsdichte, ermittelt durch Punktkartierungen (s. Kap. 1.4). – Percentage of territories with evidence of breeding. A = maximum number of nests occupied at the same time per density of territories (territory mapping) in %. B = probable density estimated from maximum number of nests occupied at the same time plus all nests that could not be explained by re-nesting attempts after brood losses per density of territories (territory mapping) in %. Index = nests found per time compared with the density, estimated from point counts; index ranges between 0 (no nests found) and 100 (altitude classes with most nests found per density, estimated from point counts).

Höhenstufe altitude class	Amsel <i>T. merula</i>			Singdrossel <i>T. philomelos</i>		
	A	B	Index	A	B	Index
700	83 – 100	100 – 121	63 – 100	24 – 30	41 – 51	28 – 48
1000	100 – 114	100 – 114	74 – 88	55 – 66	74 – 87	72 – 100
1300	42 – 60	71 – 100	76 – 100	56 – 100	76 – 133	45 – 61
1600	0	0	24 – 28	51 – 68	75 – 101	99 – 100

Nichtbrüter auf 700 m ü.M. deutlich über allen anderen Höhenstufen (>49 % gegen <49 %; Tab. 4).

3. Diskussion

Wir ermittelten sowohl durch die Revierkartierungen als auch die Punktkartierungen (Werte in Klammer) extrem hohe Dichtewerte mit folgenden Maxima: Amsel: 8,7 (14,1) Reviere/10 ha; Singdrossel: 13,2 (10,2); Misteldrossel: 1,0 (3,0); Ringdrossel: 7,3 (9,6) Reviere/10 ha. Diese von uns ermittelten Siedlungsdichten stellen im Vergleich mit großflächigen Untersuchungen überdurchschnittliche Werte dar. So beschreiben Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) in montanen und subalpinen Wäldern großflächig folgende maximale Dichten: Amsel: 3,6; Singdrossel: 10,2; Misteldrossel: 0,9; Ringdrossel: 8,2 Reviere/10 ha. Verglichen mit anderen kleinflächigen Studien (Luder 1981, Christen 1983, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988) liegen unsere Ergebnisse im mittleren Rahmen, stellen jedoch, mit Ausnahme der Misteldrossel, die höchsten bekannten Siedlungsdichten von Drosseln in den österreichischen Alpen dar. So erreichen die bisher beschriebenen Dichtemaxima für die Amsel nur 52 %, für die Singdrossel nur 63 % und für die Ringdrossel nur 61 % unserer Ergebnisse. Lediglich für die Misteldrossel werden Dichten bis zum Dreifachen unseres Maximalwertes beschrieben (vgl. Stadler & Winding 1990, Winding 1990, Moritz 1993, Stadler 1993, Winding et al. 1993, Slotta-Bachmayr & Winding 1994).

Für die zum Teil außergewöhnlich hohen Dichten gibt es unseres Erachtens drei Ursachen. Zum einen werden bei herkömmlichen Kartierungen aller Vogelarten die Dichten von Drosseln gewöhnlich unterschätzt (Slagsvold 1973a, b, Tomiałojć & Lontkowski 1989, Gnielka 1992); wir hingegen legten unser Augenmerk speziell auf die Erhebung von Drosseln. Zum zweiten mag durch die Kartierung relativ kleiner Flächen bedingt durch Randeffekte die tatsächliche Dichte der Drosseln in unserer Untersuchung überschätzt worden sein (Schermer 1981). Zur Dichteberechnung

verwendeten wir je nach Höhenstufe Flächengrößen zwischen 8 und 11 ha für die Revierkartierung und 0,79 ha (Kreis mit einem Radius von 50 m) für die Punktkartierung; dabei ergaben sich für die Punktkartierungen je Höhenstufe Gesamtflächen zwischen 13,5 und 15,8 ha ($0,79 \times$ Anzahl der Zählpunkte pro Höhenstufe). Zuletzt stellten die von uns untersuchten Flächen für die meisten Drosselarten einen optimalen Lebensraum dar; sie waren auch nach diesem Gesichtspunkt ausgewählt worden. Andere österreichische Untersuchungen stammen jedoch durchwegs aus naturnahen alten Wäldern, die zumeist arm an unterwuchsreichen Jungwaldflächen sind und daher für Amsel und Singdrossel, die eine Vorliebe für unterwuchsreiche Jungwälder zeigen, nur suboptimal sind (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Mistel- und Ringdrossel bevorzugen dagegen durch offene Strukturen aufgelockerte Wälder (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988), was in unserem Untersuchungsgebiet erst ab etwa 1200 m ü.M. dem Haupttyp des Waldes entsprach.

Die Wacholderdrossel fehlte im Untersuchungsgebiet, obwohl ihr Vorkommen auch aus hohen Gebirgslagen bekannt ist (Luder 1981, Dvorak et al. 1993, Slotta-Bachmayr & Winding 1994). Sie bevorzugt jedoch feuchtkühles Lokalklima oder Nordexposition und meidet warme und trockene Hänge (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Unser Untersuchungsgebiet ist durch Südexposition und Föhnwind stark wärmebegünstigt, andererseits rinnen Niederschläge durch den kalkigen Untergrund schnell ab. Dies dürfte zu geringen Dichten verfügbarer Regenwurmnahrung (Lumbricidae) führen. Die Wacholderdrossel hängt während der Nestlingsaufzucht jedoch weit stärker von Regenwürmern ab (80–99 % der Nestlingsnahrung; Otto 1979) als andere Drosseln (Amsel und Singdrossel ca. $1/3$; Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Auch werden von der Wacholderdrossel nur in Ausnahmefällen so weite Nahrungsflüge wie bei Ring- oder Misteldrossel unternommen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988).

3.1. Vergleich der Ergebnisse der verschiedenen Dichteerhebungsmethoden

Die Ergebnisse der verschiedenen angewendeten Erfassungsmethoden zeigen alle ein ähnliches Muster (Tab. 3, Abb. 3 und 4). Während die Siedlungsdichte von Amsel und Singdrossel mit steigender Meereshöhe abnimmt, weisen Misteldrossel und Ringdrossel in höheren Lagen größere Revierdichten auf.

Abweichungen von diesem Trend zeigen die Revierkartierungen der Amsel, die einen leichten Dichteanstieg bis zu 1300 m ü.M. andeuten. Werden Dichteberechnungen aus jenen drei kartierten Punkten vorgenommen, die in bzw. sehr nahe den Flächen lagen, auf denen die Reviere kartiert wurden, ergibt sich dasselbe Bild. Wie schon erwähnt, wählten wir auf allen Höhenstufen für die Revierkartierungen gezielt Gebiete aus, die uns für Amseln geeignet erschienen. Erst in der 1600-m-Höhenstufe war dies nicht mehr möglich. Somit könnten die gleichbleibenden Vegetationsstrukturen und die Düngung durch Weidevieh (auf 1000 und besonders auf 1300 m ü.M.) für den lokalen Dichteanstieg verantwortlich sein (s. auch Kap. 3.2.2). Auf der anderen Seite zeigen die Ergebnisse aus Punktkartierungen und der Nestersuche außerhalb der Revierkartierungsflächen (Abb. 3 und 5) übereinstimmend eine Abnahme der Amseldichten mit steigender Meereshöhe. Diese Untersuchungsmethoden sind nicht durch die selektive Auswahl der Probestellen beeinflusst und sollten daher viel eher Dichteänderungen widerspiegeln, die sich aus einem allgemeinen Wandel der Vegetationsstrukturen mit der Meereshöhe ergeben, als die Revierkartierung.

Bei der Singdrossel weisen die Dichtewerte aus den revierkartierten Arealen auf einen deutlichen Rückgang zwischen 700 und 1000 m ü.M. hin (Abb. 4), während die Punktkartierungen auf ein Gleichbleiben der Dichte bis 1000 m ü.M. schließen lassen (Abb. 2 und 3). Singdrosseln zeigen eine Vorliebe für schattige und feuchte Fichtenbestände mit reichlichem Fichtenjungwuchs (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Der Talcharakter und der (zwar nur ephemere) Bach im Revierkartierungsgebiet könnten für die enormen Dichten verant-

wortlich sein. Diese Strukturmerkmale fehlten in den anderen Kartierungsflächen. Die Punktzählungen wurden jedoch nur an fünf Punkten mit eindeutigem Talcharakter durchgeführt (700 m ü.M.: 3, 1000 m ü.M.: 1, 1600 m ü.M.: 1), was somit kaum einen gravierenden Einfluss auf die berechnete Siedlungsdichte pro Höhenstufe haben dürfte. Von lokal sehr hohen Dichten, die durch geeignete Strukturen hervorgerufen werden, berichten auch Spaar & Hegelbach (1991).

Die Dichteberechnung auf Basis der Nestersuche weicht bei der Singdrossel stark von allen anderen Erfassungsmethoden ab; so fanden wir zwischen 850 und 1150 m ü.M. deutlich mehr Nester als in den siedlungsnahen Bereichen unter 850 m ü.M. (Abb. 5). Dieses Phänomen scheint uns jedoch gut mit stärkerer Nestprädation in Siedlungsnähe erklärbar; dort trifft sie Tiere, die näher zum Boden brüten, stärker als Tiere, die ihrer Nester höher in der Vegetation errichten (vgl. Wilcove 1985). Hohe Prädationsraten dürften in den siedlungsnahen Flächen unseres Untersuchungsgebietes für den geringen Ausfliegererfolg verantwortlich sein (Tab. 3). Um diesem Prädationsdruck auszuweichen, könnten Singdrosseln ihre Nester in Siedlungsnähe höher in die Bäume verlagern, was dazu führen würde, dass sie auch für Nestsucher schwieriger zu finden sind, zumal das ♀ mögliche Neststandorte lange beobachtet und auch noch nach Baubeginn sehr sensibel auf Störungen reagiert (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Tatsächlich lagen jene Nester, die weniger als 450 m von Siedlungen entfernt waren, höher über Grund als jene, die mehr als 450 m davon entfernt waren (5,98 m; n = 17 vs. 4,50 m; n = 34; Mann-Whitney U-Test: $p < 0,05$). Die beiden untersten revierkartierten Gebiete lagen im Mittel weniger als 450 m von der nächstgelegenen Siedlung entfernt. Dadurch lässt sich erklären, warum erst im Revierkartierungsgebiet auf 1300 m ü.M. die maximale Nestdichte gefunden wurde. Im Bereich zwischen 850 und 1150 m ü.M. entdeckten wir jedoch am meisten Singdrosselnester pro Suchzeit. Diese Nester stammen allerdings zu 80 % aus einem Bereich, der über 620 m zur nächsten Siedlung und etwa 5 km vom Revierkartierungsgebiet auf 1000 m ü.M. entfernt liegt.

3.2. Die Änderung der Dichte mit der Meereshöhe

Für die Erklärung der Verteilung von Tieren entlang ökologischer Gradienten bietet Terborgh (1971) drei unterschiedliche Modelle. Das Ökoton-Modell besagt, dass Änderungen in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften an Ökotonen (Habitatsdiskontinuitäten) auftreten, d.h. an Grenzen, an welchen sich Umweltfaktoren (z.B. Vegetation) rapide ändern. Für Vogelgemeinschaften am alpinen Höhengradienten ist dies an der Waldgrenze gut dokumentiert (Wartmann & Furrer 1977, 1978, Winding et al. 1993). Das Kontinuum-Modell hingegen postuliert, dass sich Artengemeinschaften gemeinsam mit den Umweltfaktoren kontinuierlich über den gesamten Gradienten ändern. Dies konnten z.B. Luder (1981) als auch Winding et al. (1993) für die Abnahme der Gesamtabundanz von Brutvögeln mit steigender Meereshöhe feststellen; die Ursache dafür dürfte vor allem auf die allgemeine Abnahme der ökologische Produktivität zurückzuführen sein (Winding et al. 1993). Das Konkurrenz-Modell schließlich geht davon aus, dass sich einzelne Arten gegenseitig verdrängen. Dies dürfte in tropischen Avizönosen von größerer Bedeutung sein (Terborgh 1971, Diamond 1973, Able & Noon 1976).

3.2.1. Das Konkurrenz-Modell

Unsere Daten zeigen, dass das Auftreten der Ringdrossel mit einem auffälligen Rückgang der Amseldichte gekoppelt ist (Abb. 3 und 4). Dies deutet auf einen Verdrängungsmechanismus zwischen den beiden Arten hin, den auch anderen Autoren beschreiben (Bezzel 1971, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, Dvorak et al. 1993). So ermittelte Wartmann (1977) im Prättigau (Kanton Graubünden) zwischen den beiden Arten an südexponierten Hängen eine vertikale Überschneidungszone von höchstens 250 Höhenmetern, an nordexponierten Hängen gar nur von höchstens 140 Höhenmetern.

Um mögliche Konkurrenzphänomene zu bestätigen, analysierten wir zuerst die Ergebnisse unserer Punktkartierungen der 1300- und der 1600-m-Höhenstufe genauer. In der 1600-m-Höhenklasse zeigte sich, dass Punkte mit nied-

rigen Amseldichten viele Ringdrosseln aufwiesen. Dies traf jedoch auch auf Punkte mit hohen Amseldichten zu. Die Korrelation zwischen Amseldichte und singenden Ringdrosseln ist nicht signifikant ($n = 17$; $r = -0,27$; $p > 0,1$). Auf 1300 m ü.M. traten an Punkten mit sehr hoher Amseldichte genauso wenig Ringdrosseln auf wie an Punkten mit sehr niedrigen Amseldichten ($n = 20$; $r = 0,06$; $p > 0,1$).

Die Biologie der beiden Arten legt jedoch nahe, dass deren ♂ für die Untersuchung von Konkurrenz wenig geeignet sind. Nur während der Nestlingsphase verlassen Ringdrosseln – ähnlich wie Amseln – nicht den Wald, um Futter zu suchen. Ansonsten wird die Nahrung – wie bei Misteldrosseln – weit vom Waldrand entfernt gesucht (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Während den Reviergründungen im zeitigen Frühjahr dürfte also Nahrungskonkurrenz kaum wirksam sein; während des Brutgeschehens ist sie jedoch wahrscheinlicher. Die Ergebnisse unserer Nestersuche außerhalb der revierkartierten Areale zeigen einen signifikanten Rückgang der Nestdichte von Amseln oberhalb von 1450 m ü.M. (Abb. 5; Mann-Whitney U-Test: $p < 0,05$). Wir fanden hier gleichzeitig zwar auch nur 5 Ringdrosselnester; dabei sind jedoch Nester von Amseln im Vergleich zu Ringdrosselnestern weitaus leichter zu finden. Durch Vergleich mit der Singdrossel ergibt sich ein Korrekturfaktor, der zwischen 5 und 10 liegen muss, d.h. wir hätten über 1450 m ü.M. neben 4 Amsel- auch 25–50 Ringdrosselnester finden müssen. Dieser Faktor errechnet sich aus gefundenen Amsel- und Singdrosselnestern aller Höhenstufen, gefundenen Singdrossel- und Ringdrosselnestern über 1450 m ü.M. (Kap. 2.3) und durch «klassische» Methoden ermittelten Siedlungsdichten von Amsel und Singdrossel aller Höhenstufen sowie von Sing- und Ringdrossel auf 1600 m ü.M. (Kap. 2.1 und 2.2). Dies liefert einen Hinweis darauf, dass der plötzliche Rückgang der Amselnester mit dem massiven Auftreten der Ringdrossel korreliert. Konkurrenzverdrängung zwischen den beiden Arten ist also durchaus möglich, wirkt aber vermutlich über die brütenden ♀ (Konkurrenz um geeignete Nistplätze und/oder Nahrungsreviere in Nestnähe). Um dies zu erhärten, wären jedoch weiterfüh-

rende experimentelle Studien von Nöten (z.B. Abfangen der Ringdrossel-♀).

Mit dem Rückgang der Amsel über 1000 m ü.M. geht auch eine Zunahme der Misteldrosseldichte einher (Abb. 2 und 3). Eine Konkurrenz zwischen den beiden Arten ist jedoch aus biologischen Gründen auszuschließen, da sich sowohl Nahrung, Nahrungsrevier als auch Neststandort deutlich unterscheiden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Auch beim Vergleich der Ergebnisse aus unseren Punktkartierungen konnte auf keiner Höhenstufe eine signifikant negative Korrelation zwischen den beiden Arten berechnet werden (n je nach Höhenstufe zwischen 17 und 20; $p > 0,1$).

Zwischen Singdrossel- und Ringdrosseldichte zeigen die Punktkartierungen auf 1300 m ü.M. eine signifikante negative Korrelation ($n = 20$; $r = -0,48$; $p < 0,05$), auf 1600 m ü.M. jedoch eine positive Korrelation ($n = 17$; $r = 0,51$; $p < 0,05$). Die Erklärung dieses Phänomens muss vorerst rein spekulativ bleiben, doch legen Daten aus der Literatur nahe, dass beide Arten ähnliche Strukturen bevorzugen. So fanden Luder (1981) und Winding et al. (1993) auf der Untersuchungsfläche mit der höchsten Ringdrosseldichte auch die meisten Singdrosseln der entsprechenden Höhenstufe. Sofern im Untersuchungsgebiet Verdrängung durch Konkurrenz auftritt, ist diese offensichtlich nur am unteren Verbreitungsrand der Ringdrossel – einem vermutlich für diese Art suboptimalen Lebensraum – wirksam. Singdrosseln suchen auch auf waldrandnahen offenen Flächen nach Nahrung (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Sind die offenen Gebiete zwischen den Bäumen nicht groß genug, könnte zwischen den beiden Arten durchaus Nahrungskonkurrenz auftreten, wobei vermutlich die territoriale Singdrossel die nicht territoriale Ringdrossel verdrängt.

Zwischen keinem anderen Artenpaar konnte eine negative Korrelation berechnet werden. Dagegen waren in den unteren drei Höhenstufen Amsel und Singdrossel, in den untersten zwei Höhenstufen Amsel, Sing- und Misteldrossel positiv miteinander korreliert (n jeweils 20; $r > 0,3$; $p < 0,05$). Konkurrenz zwischen diesen Arten führt also keinesfalls zu einer lokalen Verdrängung im Untersuchungsgebiet.

3.2.2. Das Ökoton-Modell

In unserem Untersuchungsgebiet blieb die Struktur des Waldes in den unteren drei Höhenklassen gleich, änderte sich aber zwischen 1300 und 1600 m ü.M. deutlich (Abb. 1). Zwischen diesen Höhenstufen kam es zu einem signifikanten Anstieg der Ringdrossel, die hier an der Waldgrenze allgemein ihr Dichtemaximum erreicht (Bezzel 1971, Slotta-Bachmayr 1989). Für dieses Phänomen werden Habitatansprüche verantwortlich gemacht (Luder 1981, Slotta-Bachmayr 1989).

Wir testeten durch den Vergleich der Punktkartierungen mit den Vegetationsaufnahmen an diesen Punkten, ob tatsächlich Strukturelemente, die sich zwischen den beiden obersten Höhenstufen ändern, für den Dichteanstieg verantwortlich sein könnten. Auf 1600 m ü.M. wiesen Punkte mit Ringdrosseln im 50-m-Höradius mehr Vegetationsdeckung zwischen 0 und 10 cm auf als Punkte ohne Ringdrosseln in diesem Bereich ($p < 0,05$; Mann-Whitney U-Test). Zur Nahrungssuche, die während der Nestlingsphase fast ausschließlich in unmittelbarer Nestnähe stattfindet, bevorzugt diese Art feuchte, kurzrasige Wiesen oder Weiden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Dieses Strukturelement bedingt eine hohe Vegetationsdeckung zwischen 0 und 10 cm und ist in der obersten Höhenstufe signifikant stärker ausgeprägt als auf 1300 m ü.M. (Abb. 1). Somit lässt sich das Verbreitungsmuster der Ringdrossel neben Konkurrenzmechanismen auch durch das Ökoton-Modell erklären.

Auch die Misteldrossel ist als typischer Vogel einer Lebensraumgrenze (Waldrand, aber mehr noch Grenzlinien im Waldesinneren) bekannt (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Im Inntal tritt sie lediglich am Rand größerer Fichtenwälder als Brutvogel auf und nutzt benachbarte Agrarflächen zur Nahrungssuche (Lentner & Landmann 1994, eigene Beob.). In unserer Untersuchung hing jedoch die Siedlungsdichte der Misteldrossel nicht von der Entfernung der Kartierungspunkte zum Waldrand ab. Ebenso wenig ließ einer der von uns erhobenen Vegetationsparameter einen einheitlichen Trend mit der Dichteänderung von Misteldrosseln erkennen.

Amseln ließen über den gesamten Höhengradienten eine starke Bevorzugung von dichter Vegetation zwischen 1,2 und 4 m erkennen (Kartierungspunkte mit > zwei singenden ♂ pro Punkt gegen Punkte mit ≤ zwei singenden ♂: Mann-Whitney U-Test: $p < 0,05$). Lediglich in der 1600-m-Klasse war dieser Zusammenhang schwach ($p = 0,08$). In den unteren drei Höhenstufen wird die Vegetation zwischen 1,2 und 4 m hauptsächlich durch Jungfichten, in der obersten Höhenstufe dagegen durch Legföhren gebildet. Diese sind für die Amsel als Neststandort nur wenig geeignet. Somit lassen sich der starke Rückgang der Nestdichte der Amsel zwischen 1300 und 1600 m ü.M. und der Rückgang der durch die Revierkartierung ermittelten Siedlungsdichte mit dem Rückgang des bevorzugten Nestsstrats erklären. Der durch die Punktkartierungen festgestellte Dichteabfall zwischen 1000 und 1300 m ü.M. bleibt jedoch durch die Vegetationsanalyse unerklärt.

Für die Singdrossel sind die Ergebnisse der Vegetationsstrukturanalyse sehr uneinheitlich, so dass sich die Dichteänderung dieser Art durch das Ökoton-Modell kaum erklären lässt, solange die Fichte als dominierende Baumart erhalten bleibt (vgl. z.B. Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, Spaar & Hegelbach 1991, 1994).

3.2.3. Das Kontinuum-Modell

Terborgh (1971) erklärt mit diesem Modell die Verteilung all jener Arten, für die er keinen Hinweis finden konnte, dass Konkurrenz oder eine Lebensraumbarriere die Verbreitung limitieren. In unserem Untersuchungsgebiet konnten wir für Sing- und Misteldrossel weder Verdrängung durch Konkurrenz noch Limitierung durch eine plötzliche Änderung der Struktur faktoren beobachten. Die Siedlungsdichte der Singdrossel nimmt kontinuierlich mit der Meereshöhe ab. Es kann also jede einzelne biotische oder abiotische Variable, die sich parallel dazu ändert, für die Dichteänderung verantwortlich sein. Eine direkte Wirkung der Temperatur erscheint unwahrscheinlich, da Singdrosseln in Wäldern bis in arktische Regionen verbreitete Brutvögel sind (Glutz von Blotz-

heim & Bauer 1988). Hingegen könnte diese indirekt, zum Beispiel über das Futterangebot wirken. So machen Winding et al. (1993) den Rückgang der ökologischen Produktivität mit steigender Meereshöhe für die Abnahme der Gesamtabundanz von Brutvögeln verantwortlich.

Warum sollte sich nun aber die sinkende Produktivität ausgerechnet auf die Singdrossel negativ auswirken, während die Misteldrossel profitiert und die Siedlungsdichte der Gattung *Turdus* gleich bleibt? Die Gesamtsiedlungsdichte der Gattung *Turdus* ändert sich allerdings nur scheinbar nicht mit der Meereshöhe. Unsere Untersuchungen beschränkten sich auf geschlossene Wälder, doch nehmen die dazwischen liegenden waldfreien Flächen mit steigender Meereshöhe stark zu. In diesem Landschaftstyp befinden sich keine Drosselreviere, doch wird er je nach Eignung mehr oder weniger intensiv zur Futtersuche verwendet (Slotta-Bachmayr & Winding 1994). Hierbei ergibt sich zwischen den *Turdus*-Arten eine sukzessive Nutzungsreihe (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Amseln bleiben bevorzugt im geschlossenen Wald, während Singdrosseln auch in Waldrandnähe nach Nahrung suchen. Ring- und besonders die Misteldrossel fliegen in waldrandferne Gebiete, um sich Nahrung zu beschaffen. Im Untersuchungsgebiet konnten wir Ring- und Misteldrosseln regelmäßig auf den freien Almflächen, teilweise sogar in Schotterfeldern bei der Nahrungssuche beobachten. Wird also die gesamte Fläche, die Drosseln zur Futtersuche zur Verfügung steht, als Bezugsgröße verwendet, zeigt sich durchaus eine Abnahme der Siedlungsdichte mit steigender Meereshöhe. Alle vier Arten weisen ein breites Nahrungsspektrum auf, so dass die sinkende Produktivität für den Rückgang der Siedlungsdichte verantwortlich sein kann. Auch die Abnahme der Singdrossel, die zur Nahrungssuche während der Brutzeit nicht auf waldferne Gebiete ausweicht, ist dadurch erklärbar. Hingegen profitiert die Misteldrossel durch die sukzessive Zunahme von offenen Flächen; sie kann den Rückgang der Nahrungsdichte durch die Vergrößerung des Nahrungsareals mehr als kompensieren. Diese Faktoren wirken mit Sicherheit auch auf Amsel und

Ringdrossel, doch wird die Verbreitung dieser Arten im subalpinen Fichten-Wirtschaftswald zusätzlich durch interspezifische Konkurrenz und plötzliche Habitatänderungen geprägt (s. oben).

3.2.4. Veränderung des Anteils der Nichtbrüter über die Meereshöhe

Vogelpopulationen in suboptimalen Lebensräumen und am Rande ihres Verbreitungsareals weisen geringe Reproduktionsraten auf, die oft auch durch ein ungünstiges Geschlechterverhältnis oder einen sehr hohen Anteil von Jungvögeln hervorgerufen werden (Bezzel & Prinzing 1990). Dies drückt sich meist durch einen großen Anteil von unverpaarten, territorialen ♂ aus. Im Untersuchungsgebiet nimmt bei der Amsel die Nestdichte pro beobachtetes Territorium in der obersten Höhenklasse stark ab, wofür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten existieren. Einerseits könnten Ringdrossel-♀ durch Konkurrenz die Amsel-♀ am Brüten hindern (s. Kap. 3.2.1), andererseits könnte die veränderte Waldstruktur, vor allem das Fehlen von geeigneten Nistbäumen, das Ausbleiben der ♀ verursachen (s. Kap. 3.2.2). Eine dritte Möglichkeit wäre, dass die Höhenstufe über 1450 m ü.M. für die Amsel tatsächlich einen suboptimalen Lebensraum darstellt und daher von den ♀ gemieden wird. Die Brutseason 1996 liefert aber eher Anhaltspunkte dafür, dass der Bruterfolg der Amsel, wohl wegen erhöhter Prädation in Siedlungsnähe, mit steigender Meereshöhe zunahm (Tab. 3). In Jahren mit Schlechtwettereinbrüchen, die mit steigender Meereshöhe häufiger werden, kann der Bruterfolg aber stark sinken. So stellte z.B. Widmer (1996) in einer subalpinen Population der Gartengrasmücke *Sylvia borin* in guten Jahren keine Gelegeverluste durch Witterung fest, in schlechten Jahren hingegen Ausfälle bis zu 43 %. Diese Verluste konnten jedoch zum Teil kompensiert werden und hatten keine Auswirkungen auf die Brutpopulation des Folgejahres. Eine vierte Erklärung für den Rückgang der Nestdichten der Amsel wäre darin zu suchen, dass die Nester versteckter gebaut und folglich auch schwieriger zu finden waren. Dies scheint jedoch unwahrscheinlich, da sich weder die

Höhe der Nester über Grund noch das Habitat, in dem sich der Nistbaum befindet, mit der Meereshöhe ändert (Lair & Oberwalder 1997).

Ein umgekehrtes Bild ergibt sich für die Singdrossel: Während das Verhältnis zwischen gefundenen Nestern und beobachteten Revieren in den oberen drei Höhenstufen konstant hoch blieb, war dieses unterhalb von 850 m ü.M. ausgesprochen niedrig (Tab. 4). Wie schon erwähnt, dürften verstärkte Störungen in Siedlungsnähe dazu führen, dass die Nester hier höher im Baum errichtet werden und somit schwieriger zu finden sind. Zusätzlich könnte der hohe Prädationsdruck in dieser Höhenklasse zu einem Abwandern der ♀ in bessere Areale geführt haben.

Dank. Wir danken den Mitarbeitern der Tiroler Landesforstdirektion, der Innsbrucker Stadtförste und der Gemeinden Rum und Thaur für zur Verfügung gestelltes Kartenmaterial sowie E. Thaler, R. Kaufmann, C. Marti, R. Spaar und V. Keller für Korrekturen und fruchtbare Diskussionen.

Zusammenfassung

In der Brutseason 1996 wurden an der Nordkette (Tirol, Österreich) in einem Fichten-Wirtschaftswald Siedlungsdichten von Drosseln (*Turdus* sp.) erhoben. Wir führten Punkt- (77 Zählpunkte) und Revierkartierungen (4 Probeflächen zu etwa je 10 ha) sowie intensive Nestersuche durch. Die Untersuchung erstreckte sich über einen Höhengradienten von etwa 1000 Höhenmeter (690–1770 m ü.M.). Amsel *Turdus merula*, Singdrossel *T. philomelos*, Misteldrossel *T. viscivorus* und Ringdrossel *T. torquatus* brühten im Untersuchungsgebiet. Die festgestellten Siedlungsdichten gehören zu den höchsten, die aus den Ostalpen bekannt sind, was wir einerseits auf die relativ kleinen Kartierungsareale, andererseits auf die für Drosseln optimale Struktur der Wälder (zahlreiche Lichtungen und Fichtenschonungen) zurückführen. Die Siedlungsdichte von Amsel und Singdrossel nimmt mit steigender Meereshöhe ab, während Ring- und Misteldrossel in höheren Lagen größere Revierdichten aufweisen. Ökoton-, Konkurrenz- und Kontinuum-Modell für die Verteilung von Organismen entlang eines ökologischen Gradienten, in diesem Fall der Höhenstufe, werden diskutiert. Jedes Modell kann Teilaspekte unserer Ergebnisse erklären. Der Anteil der unverpaarten ♂ dürfte bei der Amsel oberhalb von 1450 m ü.M. stark zunehmen, bei der Singdrossel konnte keine Änderung des Nichtbrüteranteils über den Höhengradienten beobachtet werden.

Literatur

- ABLE, K. P. & B. R. NOON (1976): Avian community structure along elevational gradients in the northern United States. *Oecologia* (Berl.) 26: 275–294.
- BEZZEL, E. (1971): Grobe Analyse der Verbreitung einiger Brutvögel in den Bayrischen Alpen und ihrem Vorland. *Anz. ornithol. Ges. Bayern* 10: 7–37.
- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. 2. erw. Aufl. Stuttgart.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS & D. A. HILL (1995): Methoden der Feldornithologie. Bestandserfassung in der Praxis. (Übersetzung: H.-G. BAUER). Radebeul.
- CHRISTEN, W. (1983): Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlicher Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung. *Ornithol. Beob.* 80: 281–291.
- DIAMOND, J. M. (1973): Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179: 759–769.
- DVORAK, M., A. RANNER & H.-M. BERG (1993): Atlas der Brutvögel Österreichs. Ergebnisse der Brutvogelkartierung 1981–1985 der Österreichischen Gesellschaft für Vogelkunde. Wien.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11, Passeriformes 2. Teil. Wiesbaden.
- GNIELKA, R. (1992): Möglichkeiten und Grenzen der Revierkartierungsmethode. *Vogelwelt* 113: 231–240.
- HEGELBACH, J. & R. SPAAR (2000): Saisonaler Verlauf der Gesangsaktivität der Singdrossel (*Turdus philomelos*), mit Anmerkungen zum nachbrutzeitlichen Gesangsschub. *J. Ornithol.* 141: 425–434.
- LAIR, C. & J. OBERWALDER (1997): Anpassungen von Drosseln (*Turdus* sp.) an einen alpinen Höhengradienten. Diplomarbeit, Universität Innsbruck.
- LANDMANN, A., A. GRÜLL, P. SACKL & A. RANNER (1990): Bedeutung und Einsatz von Bestandserfassungen in der Feldornithologie: Ziele, Chancen, Probleme und Stand der Anwendung in Österreich. *Egretta* 33: 11–51.
- LENTNER, R. & A. LANDMANN (1994): Vogelwelt und Struktur der Kulturlandschaft: räumliche und saisonale Muster. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck, Suppl.* 12: 1–130.
- LUDER, R. (1981): Qualitative und quantitative Untersuchungen der Avifauna als Grundlage für die ökologische Landschaftsplanung im Berggebiet. *Ornithol. Beob.* 78: 137–192.
- MARTIN, T. E. (1988): Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? *Ecology* 69: 74–84.
- MORITZ, U. (1993): Die Brutvogelfauna des Naturwaldreservates Vorderweißbüchlwald (Salzburg, Austria). *Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern* 1: 98–105.
- OTTO, C. (1979): Environmental factors affecting egg weight within and between colonies of Fieldfare *Turdus pilaris*. *Ornis Scand.* 10: 111–116.
- SCHERNER, E. R. (1981): Die Flächengröße als Fehlerquelle bei Brutvogel-Bestandsaufnahmen. *Ökol. Vögel* 3: 145–175.
- SLAGSVOLD, T. (1973a): Critical remarks on bird census work performed by means of the mapping method. *Norw. J. Zool.* 21: 29–31. – (1973b): Variation in song activity of Passerine forest bird communities throughout the breeding season: Special regard to the Song Thrush *Turdus philomelos* Brehm. *Norw. J. Zool.* 21: 139–158.
- SLOTTA-BACHMAYR, L. (1989): Die Ringdrossel (*Turdus torquatus*) und ihre Verbreitung im Land Salzburg. *Salzburger vogelkdl. Ber.* 1: 12–20.
- SLOTTA-BACHMAYR, L. & N. WINDING (1994): Zum quantitativen Auftreten von Ring-, Mistel- und Wacholderdrossel (*Turdus torquatus*, *T. viscivorus*, *T. pilaris*) im Bereich der alpinen Waldgrenze während der Vegetationsperiode. *Egretta* 37: 71–77.
- SPAAR, R. & J. HEGELBACH (1991): Gesangsaktivität und Dichte bei Singdrosseln (*Turdus philomelos*). Vortrag, 124. Jahresversammlung DO-G, Interlaken. – (1994): Neststandort und Brutbiologie der Singdrossel *Turdus philomelos* im Zürichbergwald. *Ornithol. Beob.* 91: 31–41.
- STADLER, S. (1993): Ornitho-ökologische Bestandsaufnahme in einem montanen Mischwaldbestand bei Kaprun. *Salzburger vogelkdl. Ber.* 5: 10–28.
- STADLER, S. & N. WINDING (1990): Die Brutvogelfauna des Naturwaldreservates «Rosswald»: Qualitative und quantitative Bestandsaufnahme im subalpinen Nadelwald. *Salzburger vogelkdl. Ber.* 2: 9–14.
- TERBORGH, J. (1971): Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23–40.
- TOMIAŁOJC, L. (1980): The combined version of the mapping method. S. 92–106 in H. OELKE (Hrsg.): Bird census work and nature conservation. *Proc. 6. Internat. Congr. Bird Census Work*, Göttingen 1979. Dachverband Deutscher Avifaunisten DDA.
- TOMIAŁOJC, L. & J. LONTKOWSKI (1989): A technique for censusing territorial song thrushes *Turdus philomelos*. *Ann. Zool. Fennici* 26: 235–243.
- WARTMANN, B. (1977): Die Vögel des Prättigaus und ihre Höhenverbreitung. *Jber. Natf. Ges. Graubünden* 97: 21–95.
- WARTMANN, B. & R. K. FURRER (1977): Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. I. Veränderungen zur Brutzeit. *Ornithol. Beob.* 74: 137–160. – (1978): Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. II. Ökologische Gilden. *Ornithol. Beob.* 75: 1–9.
- WIDMER, M. (1996): Phänologie, Siedlungsdichte und Populationsökologie der Gartengrasmücke *Sylvia borin* in einem subalpinen Habitat der Zentralalpen. *J. Ornithol.* 137: 479–501.
- WILCOVE, D. S. (1985): Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211–1214.

- WINDING, N. (1990): Die Brutvogelfauna des «Naturwaldreservates Gaisberg»: Qualitative und quantitative Bestandsaufnahme im montanen Mischwald. Salzburger vogelkd. Ber. 2: 15–24.
- WINDING, N., S. WERNER, S. STADLER & L. SLOTTA-BACHMAYR (1993): Die Struktur von Vogelgemeinschaften am alpinen Höhengradienten: Quantitative Brutvogel-Bestandsaufnahmen in den Höhen Tauern (Österreichische Zentralalpen). Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern 1: 106–124.

Manuskript eingegangen 19. April 1999

Bereinigte Fassung angenommen 23. Mai 2002