

*Schwierigkeiten in der Druckerei sowie Überlastung des Redaktors haben zu einer für alle Beteiligten unangenehmen Verzögerung im Erscheinen unserer Zeitschrift geführt. Um diesen unbefriedigenden Zustand nicht andauern zu lassen, haben sich Redaktion und Vorstand entschlossen, die Hefte 4, 5 und 6 zusammenzulegen. Dabei müssen unsere Mitglieder keinen Abstrich am üblich gewordenen Umfang des Gesamtjahrganges in Kauf nehmen, können sie doch anfangs Januar die «Rote Liste der gefährdeten und seltenen Vogelarten der Schweiz» als Beiheft zum Orn. Beob. in Empfang nehmen. Wir hoffen auf das wohlwollende Verständnis unserer Mitglieder und Abonnenten.* *Redaktion und Vorstand*

*Der Ornithologische Beobachter 74: 137–160 (1977)*

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich und der Schweizerischen Vogelwarte, Sempach

## Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten

### I. Veränderungen zur Brutzeit

von BEAT WARTMANN und ROBERT K. FURRER

#### *Einleitung*

Während wir im Alpengebiet über die horizontale Verbreitung der Brutvögel recht gut informiert sind, ist über deren vertikale Verteilung noch wenig bekannt. Ein Versuch, die Höhenverbreitung der Brutvögel innerhalb eines Gebietes vergleichend darzustellen und zu interpretieren, wurde in Anlehnung an Bezzel (1971) für das Prättigau – einem Alpentale im nördlichen Graubünden – unternommen (Wartmann 1977). Dabei stand der autökologische Ansatz im Vordergrund. Im Gegensatz dazu betrachten wir in der vorliegenden Arbeit nicht die einzelnen Arten, sondern die Artengemeinschaften, deren Vielfalt und deren relative Zusammensetzung (McNaughton & Wolf 1973).

Der Höhengradient ist dem Nord-Süd-Gradienten vergleichbar, für welchen bei verschiedenen Tiergruppen eine Abnahme der Artenzahl (z. B. für Vögel, MacArthur 1972) und der Artendiversität (z. B. für Finnland, Järvinen & Väisänen 1973) festgestellt wurde. Für die Abnahme der Artenzahl und -mannigfaltigkeit vom Äquator polwärts bestehen verschiedene Erklärungshypothesen (Pianka 1966). Davon sind folgende hier möglicherweise von Bedeutung: (1) Je stabiler die klimatischen Bedingungen sind, desto stärker können die einzelnen Arten spezialisiert sein. Die Einengung der ökologischen Nischen ermöglicht, daß mehr Arten zusammenleben können. (2) Je heterogener und komplexer die Umwelt ist, desto diverser wird die von ihr getragene Artengemeinschaft. Diese Hypothese steht im Einklang mit den Beobachtungen von MacArthur & MacArthur (1961), die gezeigt haben, daß die Blattdicke (foliage height diversity)

als ein Maß für Umweltkomplexität eine Voraussage der Vogeldiversität erlaubt. Pearson (1975) konnte jedoch für das Amazonasgebiet die Hypothese in ihrer generellen Form nicht bestätigen, da historische Faktoren mitberücksichtigt werden müssen.

Übertragt man diese Hypothesen auf den Höhengradienten, so ergeben sich folgende Arbeitshypothesen für das Verhalten der Vogelgesellschaften im Höhengradienten: (1) Der Artenreichtum und die Artenmannigfaltigkeit nehmen mit zunehmender Höhe ab. Als Folge der sich mit zunehmender Höhe verstärkenden klimatischen Fluktuationen, verbunden mit länger liegender Schneedecke und damit kürzerer Vegetationszeit, sollte diese Abnahme von der Laubwaldstufe über die Koniferenstufe zur Alpinstufe immer ausgeprägter werden. (2) An den Vegetationsgrenzen erfolgt die Abnahme sprunghaft, wobei die Waldgrenze einen stärkeren Einfluß auf die Avifauna ausüben sollte als die Laubwaldgrenze.

Schon Corti (1955 a, b) schrieb von einer «scharfen Zäsur an der mittleren unteren Grenze der subalpinen Stufe, indem eine ganze Menge von «Tieflandvögeln» hier die vertikale Brutgrenze erreicht». Auch an der Wald- bzw. Baumgrenze stellte Corti (1955 a, 1965) eine sprunghafte Abnahme der Artenzahl fest. Dabei ging Corti nicht, wie es in der vorliegenden Arbeit geschehen soll, von der Avifauna eines bestimmten Alpenteiles aus, sondern betrachtete die Avifauna der Alpen in ihrer Gesamtheit. Als Arbeitsgrundlage verwendete Corti zudem die ökologisch fragwürdigen, da starken zufälligen Schwankungen unterworfenen, Extremwerte der Brutverbreitung innerhalb der Alpen. Für die vorliegende Arbeit sollen jedoch die vertikalen Verteilungsmuster der Arten in einem ausgewählten Alpental die Grundlage bilden. Selbstverständlich ist die Parallelität der latitudinalen und vertikalen Artenabnahme nicht auf den Höhengradienten der Alpen beschränkt. Vielmehr handelt es sich hier um ein globales Phänomen, haben doch Dyrce (1973) im Riesengebirge, Dießelhorst (1968) im Himalaya, Eisentraut (1963) im Kamerungebirge Westafrikas, Taka-Tsakasa & Kano (1939) in Formosa und Diamond (1972) sowie Kikkawa & Williams (1971) in Neuguinea eine generelle Abnahme des Artenreichtums mit zunehmender Höhe über Meer festgestellt. Die Ursachen der oberen Verbreitungsgrenze der verschiedenen Arten und Artengruppen bleiben hingegen noch weitgehend ungeklärt.

Der Höhengradient in den Alpen ist zur Analyse von Artenverteilungsmustern aus zwei Gründen geeignet: Erstens hat dieser Gradient in der Schweiz eine genügend große Ausdehnung. Höhendifferenzen von 2000 m, was bezogen auf die Temperatur einer Nord-Süd-Verschiebung von etwa 1600 km entspricht, sind in den Zentralalpen häufig. Zweitens kann die Position des Beobachters im Gradienten ohne größere technische Hilfsmittel bestimmt werden (Wartmann, in Vorbereitung).

Die Änderungen in der Zusammensetzung der Artengemeinschaft, die in dieser Arbeit untersucht werden sollen, ergeben sich als Summation der Verteilungen der einzelnen Arten. Damit wird das Muster der Änderungen abhängig vom relativen Artenanteil, der in jeder Höhenstufe von biotischen oder klimatischen Faktoren beeinflusst wird (Terborgh 1971).

Das Arteninventar jeder Höhenstufe liefert die Rohdaten für diese Arbeit. Die Aufnahme der verschiedenen Artengemeinschaften soll unter qualitativen und quantitativen Gesichtspunkten erfolgen, das heißt, sie soll möglichst vollständig sein und auch die Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Arten be-

rücksichtigen. Dadurch, daß die Arteninventare der Höhenstufen am gleichen Hang zur selben Jahreszeit verglichen werden, lassen sich Besonderheiten des Gradienten erkennen. Daneben werden auch entsprechende Höhenstufen der beiden Talhänge (Süd- und Nordhang) miteinander verglichen, um allfällige Einflüsse der Exposition zu erkennen. Schließlich werden die sich in der Höhenlage entsprechenden Arteninventare der verschiedenen Monate einander gegenübergestellt, um die vertikalen Verschiebungen innerhalb der Brutzeit von April bis Juli zu verfolgen.

Aus dem Arteninventar ergibt sich die Artenzahl jeder Höhenstufe. Die Artenzahl soll als Funktion der Höhe über Meer und der Hanglage für die verschiedenen Monate dargestellt werden. Dabei interessiert in erster Linie, ob nur an den Grenzen der Vegetationsstufen (montan – subalpin – alpin) auffällige Sprünge entstehen, und welche Artengruppen daran beteiligt sind.

Aus dem quantitativen Arteninventar läßt sich die Abundanz (relative Häufigkeit) jeder Art berechnen, was das Erkennen von häufigen und seltenen Gliedern der Artengemeinschaft erlaubt. Die relativen Häufigkeiten ermöglichen ferner die Berechnung des Diversitätsindex  $H'$  nach Shannon-Wiener (Shannon & Weaver 1949). In dieser Arbeit wird der Verlauf von  $H'$  und  $J'$  (Gleichmäßigkeit der Verteilung, engl. evenness) entlang des Höhengradienten verfolgt, wobei wiederum allfällige sprunghafte Änderungen an bestimmten Stellen des Gradienten von besonderem Interesse sind. Mittels Faunenvergleichen der verschiedenen Höhenstufen soll schließlich die Änderung der Avifauna im Gradienten für jeden Monat getrennt aufgezeigt werden. Die Dynamik der Verteilungsmuster – verursacht durch vertikale Verschiebungen von Arten zur Brutzeit – äußert sich in der unterschiedlichen Form der Faunenähnlichkeitskurven.

Diese Publikation ist Teil einer Diplomarbeit des ersten Autors, die am Zoologischen Museum der Universität Zürich (Direktor: Prof. Dr. H. Burla) unter fachlicher Betreuung des zweiten Autors ausgeführt wurde. Das Datenmaterial wurde allein vom Erstautor gesammelt. Dieser verdankt finanzielle Unterstützung der Karl-Hescheler-Stiftung und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach. R. Lévêque verdanken wir Hinweise auf einschlägige Literatur.

## Material und Methode

### 1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfaßt das Vorderrheintal vom Zusammenfluß des Vorderrheins mit dem Hinterrhein talaufwärts bis nach Disentis; es schließt also einen großen Teil des Bündner Oberlandes, der Surselva, ein. Das stichprobenartig untersuchte Gebiet umfaßt ungefähr 330 km<sup>2</sup>, wovon 200 km<sup>2</sup> auf den Südhang (Sonnenhang) und 130 km<sup>2</sup> auf den Nordhang (Schattenhang) entfallen. Das Vorderrheintal bildet infolge seiner west-ost-orientierten Hauptrichtung einen Teil des alpinen Längsschnittes, der von Martigny bis nach Chur reicht. Bei der Untersuchung wurde nur das Haupttal berücksichtigt, die in Nord-Süd-Richtung verlaufenden Nebentäler (z. B. Safiental, Lugnez, Valsertal) wurden aus methodischen Gründen nicht bearbeitet. Im Norden wird das Vorderrheintal durch eine Kette von Berggipfeln, die mehr als 3000 m Höhe erreichen, begrenzt. Gegen Süden wird das Haupttal – ohne die tiefen Nebentäler – im allgemeinen durch Gipfel von weniger als 3000 m Höhe abgeschlossen.

Das Klima des Bündner Oberlandes ist ein typisches kontinentales Alpenklima mit charakteristischen Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen (Rougier 1976). Im Winter sind die Talsohlen wegen der Muldenlage (Inversionseffekt) am kältesten, im Sommer dagegen am heißesten (Kesselwirkung). Der unterste Talabschnitt, die Ruin'aulta bis wenig über Ilanz hinauf, liegt noch im Bereich einer inneralpinen Trockenzone (Braun-Blanquet 1961), was durch die geringen Niederschläge von weniger als 100 cm im Jahr deutlich wird. Die Schneeverhältnisse des Untersuchungsgebietes können folgendermaßen charakterisiert werden: Im langjährigen Mittel liegt im Winterhalbjahr (November bis April) in Siat, 1300 m, an 131 Tagen, in Disentis, 1170 m, an 127 Tagen Schnee, wobei die maximale mittlere Schneehöhe im Januar/Februar etwa 50 cm erreicht. Im Sommerhalbjahr ist in Disentis an drei Tagen, in Siat an fünf Tagen mit einer Schneedecke zu rechnen. Bei der Schneeschmelze im Frühjahr apert der südexponierte Talhang deutlich früher aus als der nordexponierte. Die Unterschiede dürften etwa den im Prättigau festgestellten (Wartmann 1977) entsprechen: Der Sonnenhang ist dort etwa drei Wochen früher schneefrei, und zum gleichen Zeitpunkt liegt die Schneegrenze am Sonnenhang etwa 200 m höher als am Schattenhang.

## 2. Der Höhengradient

Neben den physikalischen Veränderungen mit zunehmender Höhe (z. B. Zunahme der Windstärke, der Strahlungsintensität, der Niederschlagsmenge und -häufigkeit, andererseits Abnahme der Lufttemperatur und des Luftdrucks) bildet der charakteristische Wechsel der Vegetationsdecke die Grundlage für die Verteilung der Tierarten entlang des Höhengradienten (s. a. Dießelhorst 1968). Innerhalb des im Vorderrheintal bestehenden Höhengradienten von 600 bis 2500 m fallen zwei Vegetationsgrenzen auf: einerseits die Laubwaldgrenze zwischen der montanen Laubwaldstufe und der subalpinen Koniferenstufe, andererseits die Waldgrenze, die zur alpinen Vegetationsstufe überleitet. Die Höhenlage dieser Vegetationsgrenzen ist im Untersuchungsgebiet Schwankungen unterworfen, die nicht nur auf die Einflüsse der Hangneigung, Exposition und des Mikroklimas, sondern auch auf menschliche Einwirkungen (großflächige Rodungen, Beweidung) zurückgeführt werden müssen. Die Verhältnisse werden weiter dadurch kompliziert, daß der Laubwald als Folge des kontinentalen Klimas an xerothermen Stellen durch Kiefernwälder ersetzt wird. Die obere Grenze der Montanstufe kann im Mittel bei 1400 m, diejenige der Subalpinstufe im Mittel bei 2000 m angenommen werden.

Der kontinuierliche Vegetationswandel läßt sich am besten durch die Anteile der Beobachtungszeit in den drei Biotopkomponenten Laubwald, Nadelwald und offenes Gelände darstellen (Tab. 1). Der Anteil des *Laubwaldes* an der Vegetation geht von etwa 50% in der Talsohle kontinuierlich zurück. Oberhalb 1400 m hat der Laubwald kaum noch Bedeutung, es fällt aber auf, daß er in Form der Alpenerle *Alnus viridis* am Nordhang höher als 1600 m steigt. Der Laubwald setzt sich vor allem aus folgenden Holzpflanzen zusammen: Grauerle *Alnus incana*, Alpenerle *A. viridis*, Steineiche *Quercus petraea*, Wildkirsche *Prunus avium*, Esche *Fraxinus excelsior*, Rotbuche *Fagus sylvatica*, Bergahorn *Acer pseudoplatanus*, Vogelbeerbaum *Sorbus aucuparia*, Weiden *Salix ssp.*, Zitterpappel *Populus tremula* und Hängebirke *Betula pendula*. Verschiedene

TABELLE 1. Mittlere Beobachtungszeit in den drei Biotopkomponenten (in % der pro Höhenstufe aufgewendeten Beobachtungszeit). — *Average time of observation in each of the three main habitat components deciduous forest, coniferous forest and open areas. (In % of the total observation time spent in each vertical belt.)*

Höhenstufe	Gradient			Vegetationsstufe
	Laubwald	Nadelwald	offenes Gelände	
Südhang				
600–800 m	54	10	36	submontan
800–1000 m	42	31	27	
1000–1200 m	37	28	35	montan
1200–1400 m	19	46	35	
1400–1600 m	3	78	19	
1600–1800 m	0	80	20	subalpin
1800–2000 m	0	53	47	
2000–2200 m	0	0	100	
2200–2400 m	0	0	100	alpin
2400–2600 m	0	0	100	
2600–2800 m	0	0	100	subnival
Nordhang				
800–1000 m	45	40	15	
1000–1200 m	48	20	32	montan
1200–1400 m	21	48	31	
1400–1600 m	1	75	24	
1600–1800 m	1	75	24	subalpin
1800–2000 m	0	70	30	
2000–2200 m	0	0	100	
2200–2400 m	0	0	100	alpin
2400–2600 m	0	0	100	

Sträucher bilden den Waldrand; diese können wie einige der genannten Bäume auch einzeln auftreten.

Der *Nadelwald* spielt in der Talsohle eine unbedeutende Rolle. In der Montanstufe schwankt sein Anteil zwischen 20 und fast 50 %, in der Subalpinstufe liegt er bei etwa 75 %. Der Nadelwaldanteil nimmt in der oberen Subalpinstufe (1800–2000 m) am Südhang bereits deutlich ab, während er am Nordhang immer noch 70 % beträgt. Der Nadelwald setzt sich aus folgenden Arten zusammen: Fichte *Picea abies*, Weißtanne *Abies alba*, Lärche *Larix decidua*, Kiefer *Pinus silvestris* und Bergföhre *Pinus mugo*.

Der Anteil des offenen, das heißt, nicht mit höherer Vegetation bewachsenen Geländes, schwankt in der montanen Stufe zwischen 15 und 36 %, geht in der subalpinen Nadelwaldstufe auf ungefähr 20 % zurück, um in der baumlosen Alpinstufe auf 100 % anzusteigen. Parkartiges Gelände (einzelne Baumgruppen in Wiesland, aufgelöster Fichten- oder Lärchenwald) wurde zur Hälfte dem Wald, zur Hälfte dem offenen Gelände zugerechnet.

### 3. Methodik des Datensammelns

Die Daten wurden mittels Linientaxierung (Yapp 1956) gesammelt, wobei alle im Hörstreifen sicher erkannten Individuen in die Untersuchung einbezogen wurden. Besonders in topographisch schwierigem Gelände folgten die Linien oft bestehenden Saumpfadern, Wegen und Sträßchen. Um die Häufigkeitsunter-

schiede innerhalb des Gradienten zu erfassen, wurden die beiden Talhänge in Höhenstufen zu je 200 m unterteilt. Die Taxierungen wurden so auf die verschiedenen Höhenstufen verteilt, daß sich die Beobachtungszeiten innerhalb der einzelnen Stufen ungefähr entsprachen. Am Südhang beträgt die mittlere Beobachtungszeit 250 bis 300 Minuten, am Nordhang 150 bis 200 Minuten pro Höhenstufe.

Besonderes Gewicht legten wir auf die ausgewogene Verteilung der Beobachtungszeit in jeder Höhenstufe, so daß sie dem Anteil der drei Hauptkomponenten des Biotops – Laubwald, Nadelwald und offenes Gelände – entsprach. Für die Taxierungen wurde ein langsames Marschtempo (ca. 2 km/h) eingehalten, mit häufigen Unterbrüchen zum Notieren der Beobachtungen. Bei längerem Stehenbleiben am Ort wurde die Beobachtungszeit gestoppt. Bei Bestandaufnahmen mit dem Ziel der absoluten Bestandserfassung wird die Untersuchung meist wenige Stunden nach Sonnenaufgang abgebrochen (Järvinen & Väisänen 1976). Diese Regel ist hier nicht strikt eingehalten worden. So wurden im Juni und Juli am frühen Morgen zunächst die tieferen Lagen bearbeitet, bis sich eine Abnahme der Gesangsaktivität feststellen ließ. Als Indikatorart diente dabei der Buchfink als häufigste Art. Die übrige Zeit des Tages wurde an schönen Tagen zur Bearbeitung der höheren Lagen verwendet, wo die Hitze selbst im Juli nie sehr drückend wird, und die Gesangsaktivität (z. B. des Wasserpiepers) viel geringeren tageszeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Bei ungünstiger Witterung (Wind, Niederschläge, Nebel) wurden die Erhebungen eingestellt.

Wegen der späten, starken Schneefälle im April 1975 ließ sich in diesem Monat nur der Südhang bearbeiten und auch dieser nur bis auf etwa 1700 m. Weiter oben war an ein Fortkommen in der über zwei Meter hohen, lockeren Neuschneedecke trotz Schneeschuhen nicht zu denken. Im Mai wurde der Südhang von 600 bis 2000 m, der Nordhang von 800 bis 1800 m bearbeitet, im Juni ersterer bis 2300 m, letzterer bis 2100 m, im Juli schließlich der Südhang bis 2750 m (Fil de Cassons) und der Nordhang bis 2550 m (Piz Titschal).

Die Beobachtung jedes sicher erkannten Vogelindividuums oder -trupps wurde auf einem Formular festgehalten. Eingetragen wurden für jede Art<sup>1</sup> jeweils die mit dem Höhenmesser auf 10 m genau gemessene Höhe über Meer, die Tageszeit, die Anzahl Individuen, der Biotop und die Entfernung sowie die Art und Weise der Entdeckung (singend, rufend usw.).

#### 4. Methodik der Datenauswertung

Die Rohdaten umfassen mehr als 8600 Einzelbeobachtungen. Diese werden in zwei Datengruppen, eine vom Nordhang und eine vom Südhang, aufgeteilt. Die Individuenzahlen jeder Art werden – für beide Talhänge getrennt – pro Monat für jede Höhenstufe einzeln summiert. Aus diesen Individuensummen wird die relative Abundanz jeder Art für jede Höhenstufe berechnet. Die Rechenoperationen wurden am Rechenzentrum der Universität Zürich durchgeführt.

Aus den relativen Häufigkeiten jeder Art wird der Shannon-Wiener-Diversitätsindex nach folgender Formel berechnet:

$$H' = - \sum p(i) \ln p(i), \quad p(i) = \text{relative Häufigkeit der Art } i.$$

<sup>1</sup> Eine Liste der für diese Arbeit berücksichtigten Arten erscheint in Wartmann & Furrer 1978 (Tab. 2).

Dieser Index ist ein besseres Maß der Artenmannigfaltigkeit der Artengemeinschaft als die simple Artenzahl  $s$ , da er durch die relativen Häufigkeiten der  $s$  Arten gewichtet wird (Pielou 1975). Der Diversitätsindex  $H'$  besitzt gegenüber anderen Indices (Simpson 1949, Brillouin 1962) den Vorteil der Additivität, die zum Beispiel dann wichtig wird, wenn ein Taxon in mehrere Untertaxa gegliedert werden soll, für welche wiederum einzeln ein Diversitätsindex berechnet werden soll (Pielou l. c.). Der Index  $H'$  vermengt die zwei Faktoren Artenzahl und Gleichmäßigkeit der Verteilung, so daß ein weiteres Maß, die «evenness»  $J'$ , berechnet werden muß. Diese Gleichmäßigkeit der Verteilung erhält man aus dem Verhältnis des beobachteten zum maximal möglichen Diversitätswert bei gegebener Artenzahl  $s$ :

$$J' = H' / H'(\max).$$

Die größtmögliche Diversität wird erreicht, wenn alle Arten gleich häufig sind. Dies bedeutet, daß

$$H'(\max) = - \sum (1/s) \cdot \ln (1/s) = \ln s \quad \text{und damit} \quad J' = H' / \ln s$$

Als Voraussetzung für einen korrekten Wert von  $J'$  gilt, daß von jeder Stichprobe die Gesamtzahl der tatsächlich vorhandenen Arten erfaßt wurde (Pielou l. c.). Diese Voraussetzung kann bei einer limitierten Beobachtungszeit in vielen Fällen nicht erfüllt werden. Aus diesem Grund werden die Werte von  $J'$  generell zu groß sein. Beim Vergleich solcher Werte ist also eine gewisse Zurückhaltung geboten.

## Resultate und Interpretation

### 1. Artenzahl

Tabelle 2 zeigt, daß die Artenzahl mit zunehmender Höhe ü. M. entsprechend der Voraussage an beiden Talhängen in allen Monaten abnimmt. Etwas aus dem Rahmen fällt lediglich die untere Montanstufe (800–1000 m) des Südhanges im Juli, die mit 61 eine deutlich höhere Artenzahl aufweist als die Talsohle mit 52 Arten. Ein direkter Vergleich der Artenzahl zwischen beiden Talhängen ist nicht statthaft, da die Beobachtungszeit am Südhang im Mittel etwa ein Drittel höher ist als am Nordhang. Für den folgenden statistischen Vergleich korrigieren wir diese Zeitdifferenz, indem die Artenzahl jeder Höhenstufe des Nordhangs um  $\frac{1}{3}$  erhöht wird. Diese Korrektur ist eher zu groß, da die Artenzahl mit zunehmender Beobachtungszeit eine Sättigung zeigt. Die nun noch vorhandenen Differenzen werden nach dem Vorzeichentest von Dixon und Mood (nach Sachs 1974) auf ihre Signifikanz untersucht. Nach dieser eher zu großen Korrektur ist die Differenz weder im Mai noch im Juni gesichert; für den Juli hingegen ist die Artenzahl des Südhanges gegenüber dem Nordhang signifikant höher ( $P < 0.05$ ).

Abbildung 1 zeigt die mittlere Artenzahl pro Höhenstufe.

*Südhang:* Innerhalb der Laubwaldstufe erfolgt nur eine schwache Abnahme der Artenzahl, so daß sich aufeinanderfolgende Stufen nicht signifikant unterscheiden. Hingegen unterscheidet sich die Submontanstufe von der mittleren und oberen Montanstufe ( $P < 0.1$ ). Beim Übergang von der Montanstufe zur Subalpinstufe erfolgt ein signifikanter Sprung auf deutlich weniger als 40 Arten. Die Abnahme innerhalb der Subalpinstufe ist schneller als in der Montanstufe,

TABELLE 2. Anzahl festgestellter Vogelarten pro 200 m-Höhenstufe. Striche bedeuten, daß diese Höhenstufen nicht bearbeitet wurden. M (n) = arithmetisches Mittel; s = Standardabweichung; P = Signifikanz der Unterschiede von M (n) zwischen benachbarten Höhenstufen. (1)<sup>1</sup> Beobachtungszeit zu kurz, daher Wert zu klein; für die Mittelwerte und weitere Analyse nicht berücksichtigt. – *Number of observed bird species per 200 meter vertical belt. Dashes mean that the belt was not under study in that particular month. P = Significance of the difference between the means of adjacent vertical belts. (1)<sup>1</sup> Period of observation too short to be considered here.*

Höhenstufe	April	Mai	Juni	Juli	M (n)	s	P
Südhang							
600–800 m	55	57	51	52	53.8	2.8	> 0.1
800–1000 m	45	56	48	61	52.5	7.3	> 0.1
1000–1200 m	41	51	44	44	45.0	4.2	> 0.1
1200–1400 m	40	47	48	48	45.8	3.9	< 0.05
1400–1600 m	35	32	34	37	34.5	2.1	> 0.1
1600–1800 m	(8) <sup>1</sup>	26	32	29	29.0	3.0	> 0.1
1800–2000 m	–	(11) <sup>1</sup>	25	28	26.5	2.1	> 0.1
2000–2200 m	–	–	14	14	14.0	0.0	< 0.1
2200–2400 m	–	–	14	13	13.5	0.7	> 0.1
2400–2600 m	–	–	–	9	–	–	
2600–2800 m	–	–	–	7	–	–	
Nordhang							
800–1000 m	–	50	40	39	43.0	6.1	
1000–1200 m	–	47	(25) <sup>1</sup>	33	40.0	9.9	
1200–1400 m	–	43	41	36	40.0	3.6	
1400–1600 m	–	32	35	27	31.3	4.0	
1600–1800 m	–	17	24	18	19.3	3.8	
1800–2000 m	–	–	17	20	18.5	2.1	
2000–2200 m	–	–	10	9	9.5	0.7	
2200–2400 m	–	–	–	13	–	–	
2400–2600 m	–	–	–	6	–	–	

doch sind die Unterschiede zwischen benachbarten Höhenstufen ebenfalls nicht signifikant. Beim Übertritt von der Subalpinstufe zur Alpinstufe fällt die Artenzahl sehr stark ab; die schwache Signifikanz ist hier allein durch die geringe Zahl der gemittelten Werte bedingt. Innerhalb der Alpinstufe fällt die Artenzahl wieder mehr kontinuierlich ab. Die beiden obersten Werte lassen sich als Einzelwerte nicht statistisch erfassen.

Innerhalb der beiden Waldstufen nimmt die Artenzahl nicht linear ab, sondern sie zeigt die Tendenz, im oberen Bereich einer Vegetationsstufe konstant zu bleiben oder nur leicht abzunehmen. Die Artenzahl nimmt somit im unteren Bereich der Vegetationsstufe – nach dem Übergang in diese – stärker ab als im oberen Bereich – vor dem Übergang in die nächsthöhere. Dieser Effekt ist besonders deutlich in der oberen Montanstufe (1200–1400 m), ist aber auch in der oberen Subalpinstufe (1800–2000 m) wahrzunehmen. Diese Besonderheiten in der Abnahme der Artenzahl führen wir darauf zurück, daß im oberen Bereich der betreffenden Vegetationsstufe bereits Arten aus der nächsthöheren Vegetationsstufe auftreten. So wird z. B. in der oberen Montanstufe die Abnahme der montanen Arten durch das zusätzliche Auftreten neuer subalpiner Arten kompensiert. In der oberen Alpinstufe ist der geschilderte Effekt natürlich nicht zu sehen, da dort keine nächsthöhere, von Vögeln bewohnte Vegetationsstufe existiert.

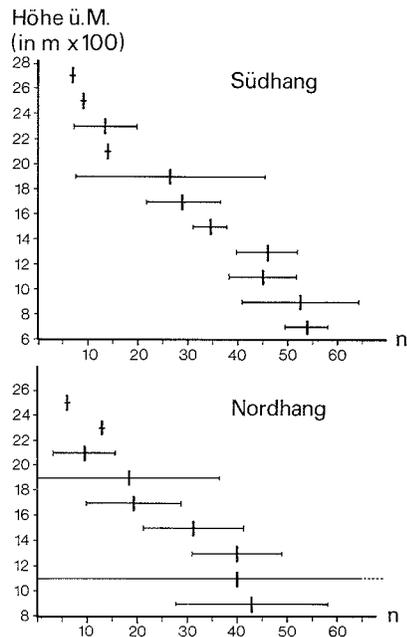


ABB. 1. Artenzahl  $n$  pro Höhenstufe. Arithmetisches Mittel der verschiedenen Monate als senkrechter Strich. Konfidenzintervall  $M(n) \pm t \cdot s(M[n])$  für  $\alpha = 5\%$  als waagrechtlicher Strich. – Number of species ( $n$ ) per vertical belt. The arithmetic mean (averaging all months of observation) is shown by a vertical line; horizontal lines indicate the 5% confidence intervals.

*Nordhang*: Auch hier erfolgt die Abnahme in der oben beschriebenen Weise, also ebenfalls nicht linear. Infolge des geringeren Stichprobenumfangs (maximal drei Vergleichsmonate) sind die Vertrauensgrenzen am Nordhang größer und überschneiden sich zwischen allen benachbarten Höhenstufen. Die auch am Nordhang an den Vegetationsgrenzen zu beobachtende sprunghafte Abnahme der Artenzahl ist statistisch deshalb nicht gesichert. Hingegen unterscheidet sich die obere Montanstufe von der mittleren Subalpinstufe signifikant ( $P < 0.05$ ) und letztere von der unteren Alpinstufe knapp ( $P < 0.1$ ). Der Anstieg der Artenzahl von der unteren zur mittleren Alpinstufe beruht auf einem Einzelwert.

## 2. Diversität und Gleichmäßigkeit der Verteilung (evenness)

Die für jede Höhenstufe und Beobachtungsperiode berechneten Diversitätswerte ( $H'$ ) sind in Tabelle 3 je für den Nord- und Südhang zusammengestellt. Da  $H'$  von der Artenzahl abhängt, ist entsprechend der Artenzahl eine Abnahme des Indexes mit zunehmender Höhe ü.M. zu erwarten. Diese Voraussage wird an beiden Talhängen für die Monate Mai, Juni und Juli weitgehend erfüllt. Abweichungen vom generellen Trend sind wohl auf die teilweise kürzere Beobachtungsdauer zurückzuführen. Für den April ist keine Abnahme des Diversitätsindexes mit zunehmender Höhe festzustellen. Der Index scheint vielmehr stochastisch um den Wert von etwa 3 zu schwanken. Dies dürfte darauf

TABELLE 3. Diversitätsindex nach Shannon-Wiener ( $H'$ ) pro Höhenstufe mit arithmetischem Mittel  $M$  ( $H'$ ) und Standardabweichung  $s$ . (<sup>1</sup> siehe Tabelle 2. — *The Shannon-Wiener diversity index  $H'$  (and its standard deviation) for each vertical belt.* (<sup>1</sup> as in table 2.

Höhenstufe	April	Mai	Juni	Juli	$M$ ( $H'$ )	$s$
Südhang						
600–800 m	3.13	3.52	3.24	3.41	3.33	0.18
800–1000 m	2.97	3.65	3.33	3.66	3.40	0.32
1000–1200 m	3.02	3.49	3.33	3.39	3.31	0.20
1200–1400 m	2.90	3.44	3.16	3.44	3.23	0.26
1400–1600 m	3.01	3.03	3.16	2.88	3.02	0.11
1600–1800 m	(1.76) <sup>1</sup>	2.80	2.92	2.95	2.89	0.08
1800–2000 m	–	(2.18) <sup>1</sup>	2.76	2.88	2.82	0.09
2000–2200 m	–	–	1.99	1.66	1.82	0.23
2200–2400 m	–	–	1.98	1.71	1.84	0.20
2400–2600 m	–	–	–	0.53	0.53	–
2600–2800 m	–	–	–	0.76	0.76	–
Nordhang						
800–1000 m	–	3.24	3.15	3.39	3.26	0.12
1000–1200 m	–	3.48	(2.97) <sup>1</sup>	3.27	3.24	0.26
1200–1400 m	–	3.43	3.27	2.77	3.16	0.35
1400–1600 m	–	2.94	3.03	2.75	2.91	0.14
1600–1800 m	–	2.53	2.81	2.57	2.63	0.15
1800–2000 m	–	–	2.40	2.56	2.48	0.11
2000–2200 m	–	–	1.79	1.56	1.67	0.16
2200–2400 m	–	–	–	2.12	2.12	–
2400–2600 m	–	–	–	1.68	1.68	–

beruhen, daß infolge starker Schneefälle im April 1975 viele der Arten noch nicht in ihren Brutrevieren anzutreffen waren. Stattdessen konzentrierten sie sich in Schwärmen auf den Wiesen der Montanstufe. Diese Schwarmbildung bewirkte außerdem eine ungleichmäßigere Häufigkeitsverteilung. Deshalb liegen die Diversitätswerte der ganzen Montanstufe im April unter denen der späteren Monate. Abbildung 2 zeigt, daß sich die Diversitätswerte benachbarter Höhenstufen in keinem Fall signifikant unterscheiden. Vielmehr finden wir innerhalb der bewaldeten Zone eine kontinuierliche Abnahme ohne auffällige Sprünge. Einzig von der nur am Südhang erfaßten Submontanstufe zur unteren Montanstufe erfolgt ein leichter, nicht gesicherter Diversitätsanstieg. Gegenüber den drei untersten Stufen des Südhangs ist erst der Wert der mittleren Subalpinstufe statistisch verschieden ( $P < 0.1$ ).

Am Südhang ist der erste deutliche Sprung beim Übergang in die baumlose Alpinstufe zu sehen, wo  $H'$  unter 2 fällt. Infolge des geringeren Datenumfanges (FG 2 oder 1) und den dadurch bedingten weiten Vertrauensgrenzen kann dieser Sprung zwischen den benachbarten Stufen statistisch nicht gesichert werden ( $P > 0.1$ ). Erst die Unterschiede zwischen der mittleren Subalpin- und der mittleren Alpinstufe, bzw. zwischen der unteren Subalpin- und der unteren Alpinstufe sind gesichert ( $P < 0.1$ ). In der oberen Alpinstufe erfolgt ein weiterer Sprung, wobei  $H'$  unter 1 fällt. Da es sich aber um Einzelwerte handelt, können sie nicht statistisch untersucht werden.

Am Nordhang verläuft die Abnahme von  $M(H')$  in der Montanstufe zunächst entsprechend dem Südhang. In der Subalpinstufe beginnt  $M(H')$  aber

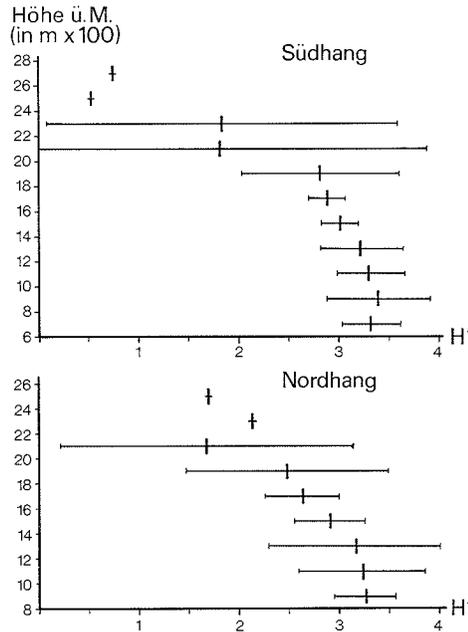


ABB. 2. Diversität  $H'$  pro Höhenstufe. Arithmetisches Mittel der verschiedenen Monate, Konfidenzintervalle (wie in Abb. 1). — *Diversity  $H'$  per vertical belt; with arithmetic mean and confidence interval as in fig. 1.*

stärker zu fallen als am anderen Talhang. Der auffallende Sprung beim Übergang in die Alpinstufe ist auch am Nordhang zu sehen, kann aber statistisch ebenfalls nicht gesichert werden. Der nochmalige Anstieg in der mittleren Alpinstufe beruht auf einem Einzelwert. Wenn auch die Unterschiede zwischen benachbarten Höhenstufen infolge der beschränkten Stichprobenzahl meist nicht signifikant sind, so scheint es doch sinnvoll, die Diversitätswerte für jede Höhenstufe anzugeben. Die generelle Tendenz der Abnahme mit zunehmender Höhe kommt deutlich zum Ausdruck. Werden mehrere Höhenstufen zusammengefaßt, so sehen wir, daß sich alle Vegetationsstufen als Ganzes betrachtet signifikant voneinander unterscheiden: Am Südhang ist der Unterschied zwischen Montan- und Subalpinstufe auf dem 1%-Niveau gesichert, zwischen letzterer und der Alpinstufe ist  $P < 0.002$ . Am Nordhang sind die entsprechenden Irrtumswahrscheinlichkeiten 1 bzw. 2%.

Bei der Berechnung des Diversitätsindex  $H'$  spielt nicht nur die Artenzahl eine Rolle, sondern ebenso die Verteilung der Individuen auf diese Arten (Peet 1973). Der Index  $J'$  («evenness») ist ein Maß für den Grad der Gleichmäßigkeit dieser Verteilung (Tab. 4).

Wie bereits bei der Diskussion des Diversitätsindex  $H'$  vermutet, war die Häufigkeitsverteilung im April 1975 in den montanen Stufen tatsächlich ungleichmäßiger, liegen die Werte von  $J'$  doch deutlich unter den Vergleichswerten der späteren Monate. Beim Vergleich der beiden Talhänge scheint die Subalpinstufe des Nordhangs geringeren Schwankungen unterworfen zu sein.

TABELLE 4. Evenness ( $J'$ ) pro Höhenstufe mit arithmetischem Mittel  $M(J')$ , Standardabweichung  $s$  und Standardfehler  $s(M[J'])$ . (<sup>1</sup>) siehe Tabelle 2. — *Evenness  $J'$  per vertical belt, with arithmetic mean  $M(J')$ , standard deviation  $s$ , and standard error  $s(M[J'])$ .* (<sup>1</sup>) as in table 2.

Höhenstufe	April	Mai	Juni	Juli	$M(J')$	$s$	$s(M[J'])$
Südhang							
600–800 m	0.78	0.87	0.82	0.86	0.84	0.04	0.02
800–1000 m	0.78	0.91	0.86	0.89	0.86	0.06	0.03
1000–1200 m	0.81	0.89	0.88	0.90	0.87	0.04	0.02
1200–1400 m	0.79	0.89	0.82	0.89	0.85	0.05	0.03
1400–1600 m	0.85	0.87	0.90	0.80	0.85	0.04	0.02
1600–1800 m	(0.85) <sup>1</sup>	0.86	0.84	0.88	0.86	0.02	0.01
1800–2000 m	—	(0.91) <sup>1</sup>	0.86	0.87	0.88	0.03	0.02
2000–2200 m	—	—	0.75	0.63	0.69	0.09	0.06
2200–2400 m	—	—	0.75	0.67	0.71	0.06	0.04
2400–2600 m	—	—	—	0.24	0.24	—	—
2600–2800 m	—	—	—	0.39	0.39	—	—
Nordhang							
800–1000 m	—	0.83	0.85	0.93	0.87	0.05	0.03
1000–1200 m	—	0.90	(0.92) <sup>1</sup>	0.94	0.92	0.02	0.01
1200–1400 m	—	0.91	0.88	0.77	0.86	0.07	0.04
1400–1600 m	—	0.85	0.85	0.83	0.84	0.01	0.01
1600–1800 m	—	0.89	0.88	0.89	0.89	0.01	0.00
1800–2000 m	—	—	0.85	0.86	0.85	0.01	0.00
2000–2200 m	—	—	0.81	0.71	0.76	0.07	0.05
2200–2400 m	—	—	—	0.83	0.83	—	—
2400–2600 m	—	—	—	0.94	0.94	—	—

Jedenfalls sind die Werte von  $s(M[J'])$  für den Nordhang etwas niedriger als für den Südhang. Für den Südhang fällt zudem auf, daß der Wert von  $J'$  an gewissen Stellen des Höhengradienten sprunghaft zurückgeht, jedoch in der nächsten Höhenstufe wieder ungefähr auf den vorherigen Wert steigt. Dies ist im April und Juni in der oberen Montanstufe, im Juli in der unteren Subalpinstufe und in der unteren Alpinstufe festzustellen. Daß es sich dabei nicht um zufällige oder methodisch bedingte Erscheinungen handelt, zeigen die ähnlichen Verhältnisse am Nordhang. Auf dieser Talseite ist das lokale Absinken der Werte von  $J'$  in der unteren Subalpinstufe gar in allen drei Monaten deutlich erkennbar, im Juli liegen zudem die Werte für die obere Montanstufe sowie für die untere Alpinstufe unter denen der benachbarten Höhenstufen.

In allen Fällen liegen die niedrigeren Werte von  $J'$  dies- oder jenseits einer Vegetationsgrenze, das heißt, an der Laubwald- oder an der Nadelwaldgrenze. Das lokale Absinken von  $J'$  dürfte durch die höhere Heterogenität der Übergangszone bedingt sein. Mit der gewählten Untersuchungsmethode läßt sich der Mosaikcharakter der Übergangszone nicht direkt erfassen. Vielmehr äußert sich dieses Mosaik von Habitattypen darin, daß die einzelnen Arten weniger regelmäßig anzutreffen sind. So sind gewisse Mosaikflecken der Vegetation zu klein, um allen Arten ein Überleben zu ermöglichen. Ein Generalist, der nicht an einen bestimmten Waldtyp gebunden ist, wie z. B. der Buchfink, wird relativ häufiger sein als Arten, die nur im Laubwald vorkommen, wie z. B. Blaumeise oder Kernbeißer. Aus diesem Grund ist die Häufigkeitsverteilung in der Übergangszone ungleichmäßiger als in uniformeren Habitaten und der Wert von

$J'$  entsprechend niedriger. An der Waldgrenze ist der erwähnte Effekt nicht so ausgeprägt, da es kaum Arten gibt, die in einem Mosaik von Wald und offener Vegetation in beiden Biotopanteilen gleich verbreitet sind. In der Übergangszone sind infolge der Faunenüberschneidung verhältnismäßig mehr Arten vorhanden, wie wir bereits bei der Diskussion der Artenzahl feststellten. Die größere Artenzahl bewirkt, daß die Diversitätswerte  $H'$  trotz den geringeren Werten von  $J'$  in der Übergangszone nicht entsprechend absinken. Die im Laufe der Brutzeit zu beobachtende vertikale Verschiebung der Übergangszone wäre nach Pielou (1975) so zu erklären, daß sich bei der jahreszeitlichen Besiedlung der verschiedenen Höhenstufen nicht sofort ein Gleichgewichtszustand einstellt.

### 3. Faunenähnlichkeitskurven

Bei der Diskussion der Artenzahl haben wir die Ablösung der montanen Vogelarten durch subalpine und später durch alpine Arten erwähnt. Dieser Faunenwechsel soll im folgenden quantitativ dargestellt und diskutiert werden. Dabei interessieren in erster Linie zwei Fragen: (1) Gibt es innerhalb des Höhengradienten Zonen, in denen ein überdurchschnittlicher Faunenwechsel stattfindet? (2) Lassen sich im Verlauf der Brutzeit (April bis Juli) deutliche Unterschiede in der Faunenähnlichkeit, bedingt durch Vertikalbewegungen bestimmter Arten oder ganzer Artengruppen, beobachten?

Zur Feststellung der Faunenähnlichkeit sind verschiedene Methoden entwickelt worden; die gebräuchlichste Berechnung (z. B. Pikula 1967, Medway 1972) soll hier kurz erläutert werden: Der zuerst von Sørensen (1948) vorgeschlagene und von Pielou (1975) als «coefficient of community» bezeichnete Ähnlichkeitskoeffizient berechnet sich nach der Formel

$$CC = 100 \cdot 2b / (c + d)$$

Dabei bedeutet  $b$  die Zahl der Arten, die beiden Höhenstufen gemeinsam sind,  $c$  die Zahl aller in der einen und  $d$  die Zahl aller in der anderen Höhenstufe gefundenen Arten. Der Wert des Koeffizienten  $CC$  variiert zwischen 100, falls völlige Gleichheit herrscht, und 0, falls keine gemeinsamen Arten existieren.  $CC$  kann als Prozentsatz der Zahl gemeinsamer Arten bezogen auf die mittlere Artenzahl der beiden Vergleichsstufen verstanden werden.

Der Ähnlichkeitskoeffizient  $CC$  wird nun innerhalb des gleichen Talhangs und Monats für alle möglichen Vergleiche zweier Höhenstufen berechnet. Aus diesen Vergleichen resultiert pro Monat und Hang eine Ähnlichkeitsmatrix, aus der ersichtlich wird, welcher Artenanteil der Avifauna einer bestimmten Höhenstufe in den anderen Stufen noch vorhanden ist. Diese Ähnlichkeitsmatrizen sind im Anhang aufgeführt. Anhand dieser Matrizen werden die faunistischen Ähnlichkeitskurven («faunal congruity curves», Terborgh 1972) konstruiert, indem die für eine bestimmte Höhenstufe berechneten Ähnlichkeitswerte  $CC$  (zu je einer anderen Stufe) gegen die Höhe ü. M. aufgetragen und diese Punkte miteinander verbunden werden (Abbildungen 3 und 4).

*Südhang:* Beim Vergleich der Kurvengipfel zeigt sich in allen Monaten derselbe Trend: Mit zunehmender Höhe werden die Faunenähnlichkeitskurven im Spitzenbereich von Stufe zu Stufe steiler. Dies bedeutet, daß sich benachbarte Höhenstufen in größerer Höhenlage hinsichtlich der Artenzusammensetzung stärker unterscheiden als die tiefer gelegenen Stufen. Im April ist die Faunenänderungsrate innerhalb der montanen Stufe relativ gering, was in der Plateaubildung auf dem 70%-Niveau der Kurven B, D und E in diesem Bereich und

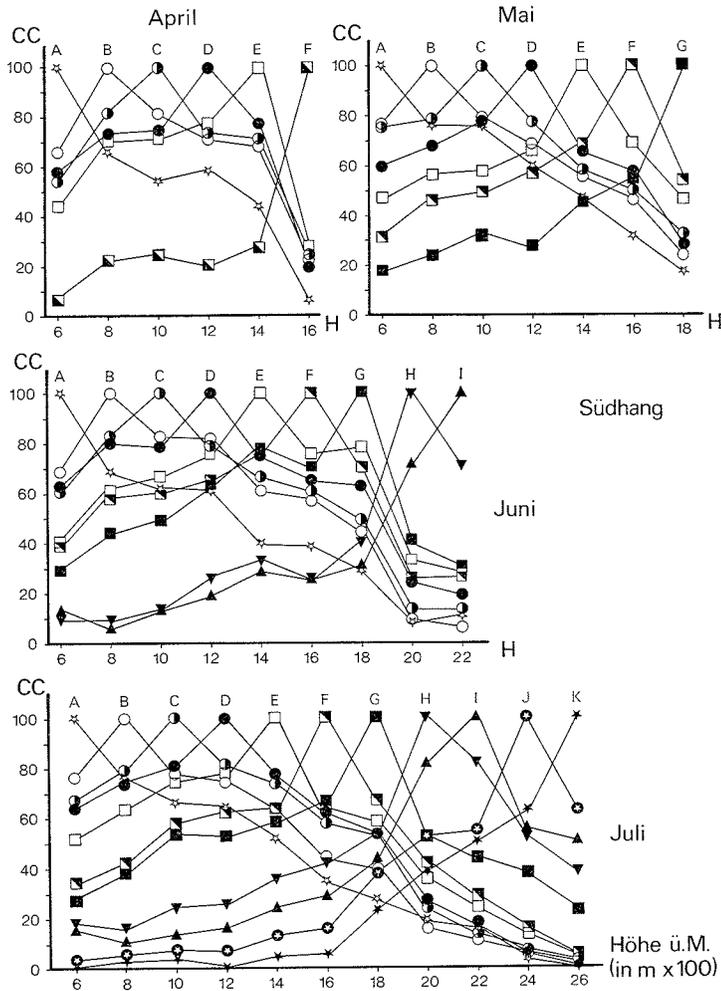


ABB. 3. Faunenähnlichkeitskurven einzelner Monate am Südhang, gebildet aus den Ähnlichkeitskoeffizienten aller Höhenstufen. Beschriftung der Kurven (A bis K) im Anhang erläutert. – *Faunal congruity curves for the south facing slope; computed for each month from the similarity coefficients of all vertical belts. Labelling of the curves (A to K) is explained in the appendix.*

in der breiten Glockenform der Kurve C zum Ausdruck kommt. Zwischen der Submontanstufe und der unteren Montanstufe (Kurven A und B) ist ein etwas erhöhter Wechsel festzustellen. Ein stärkerer Faunenwechsel, erkennbar an der Steilheit der Kurven, erfolgt erst innerhalb der Subalpinstufe beim Übertritt in die mittlere Subalpinstufe. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß diese Stufe im April nicht genügend bearbeitet werden konnte. Der relativ geringe Faunenwechsel im April ist wohl darauf zurückzuführen, daß sich die Vogelpopulationen noch nicht in ihren Brutrevieren aufhalten und zudem eine Anzahl von Sommervögeln noch gar nicht im Gebiet anwesend ist.

Für den Mai ist die Rate des Faunenwechsels verglichen mit dem April größer, was aus der geringeren Tendenz zur Plateaubildung hervorgeht. Der stärkste Faunenwechsel ist wie im April in der obersten kontrollierten Stufe zu beobachten, was sich auf die relative Artenarmut, bedingt durch den in dieser Höhenlage noch liegenden Schnee, zurückführen läßt.

Für den Juni verlaufen die Kurven bei der starken Abnahme an der Grenze zwischen Subalpin- und Alpinstufe auffallend parallel. Nachher flachen die Kurven stark ab, da im Juni anscheinend in der Alpinstufe kein großer Faunenwechsel stattfindet. Der z. B. bei Kurve G auftretende lokale Gipfel bedeutet, daß die Ähnlichkeit in den betreffenden Fällen für eine weniger nahe liegende Höhenstufe größer ist.

Im Juli wird der festgestellte Trend steilerer Kurvenspitzen in höheren Lagen im Bereich der Alpinstufe durchbrochen (Kurven H und I). Daß in der alpinen Fauna innerhalb dieser beiden Höhenstufen kein großer Wechsel stattfindet, bestätigt auch das Plateau der Kurve J im Bereich 2000 bis 2400 m. Die subalpine Avifauna zeigt gegenüber der montanen eine größere Affinität als gegenüber der alpinen Avifauna. An der Laubwaldgrenze ist kein auffälliger Faunenwechsel erkennbar, vielmehr erfolgt der Wechsel kontinuierlich, was sich im mehr oder weniger konstanten Gefälle der Kurven A bis D bis zur Waldgrenze ausdrückt. Besteht also ein breiter Überlappungsbereich zwischen den montanen und subalpinen Avifaunen, so weist dagegen die alpine Avifauna eine gewisse Eigenständigkeit auf. Dies entspricht dem erwähnten Zusammenhang zwischen Vegetationsstruktur und Vielfalt der Avifauna (MacArthur & MacArthur 1961): Die weitgehend zweidimensionale alpine Vegetation unterscheidet sich in der Struktur viel stärker von der deutlich dreidimensionalen subalpinen und montanen Vegetation als letztere unter sich.

*Nordhang:* Die am Südhang beobachtete zunehmende Steilheit der Kurvenspitzen wird am Nordhang erst im Juli ausgeprägt. Im Mai ist die Rate des Faunenwechsels innerhalb der Montanstufe ähnlich gering wie am Südhang. Insgesamt entsprechen sich die Kurven des Nord- und Südhangs, wobei der Nordhang weniger hoch hinauf bearbeitet wurde.

Für den Juni sind die lokalen Minima in der Stufe 1000 bis 1200 m zu stark ausgeprägt, da wegen der kürzeren Beobachtungszeit in dieser Stufe nicht alle Arten erfaßt wurden. Verglichen mit dem Südhang treten in der Subalpinstufe keine lokalen Minima und Maxima auf, was bedeutet, daß der Faunenwechsel am Nordhang im Bereich der Nadelwaldstufe gleichmäßiger erfolgt. Wie am Südhang findet an der Laubwaldgrenze kein markanter Faunenwechsel statt, hingegen ist der Wechsel an der Waldgrenze deutlich.

Im Juli ist der Faunenwechsel an der Laubwaldgrenze deutlicher als am Südhang. Im Vergleich zum Südhang zeigt sich in der Subalpinstufe eine stärkere Konstanz der Artenzusammensetzung, was sich in der Tendenz zur Plateaubildung der Kurven D, E und G ausdrückt. Beim Übertritt in die Alpinstufe erfolgt der markanteste Wechsel in der Avifauna; die Kurven B bis F fallen alle unter die 20%-Schwelle. Verglichen mit dem Südhang entsprechen sich die Avifaunen der unteren und mittleren Alpinstufe des Nordhangs weniger gut. Insgesamt sind sich am Nordhang die Kurven der einzelnen Vegetationsstufen etwas ähnlicher als am Südhang, das heißt, wenigstens unterhalb der Waldgrenze lassen sie sich als drei Dreiergruppen erkennen. Somit entsprechen

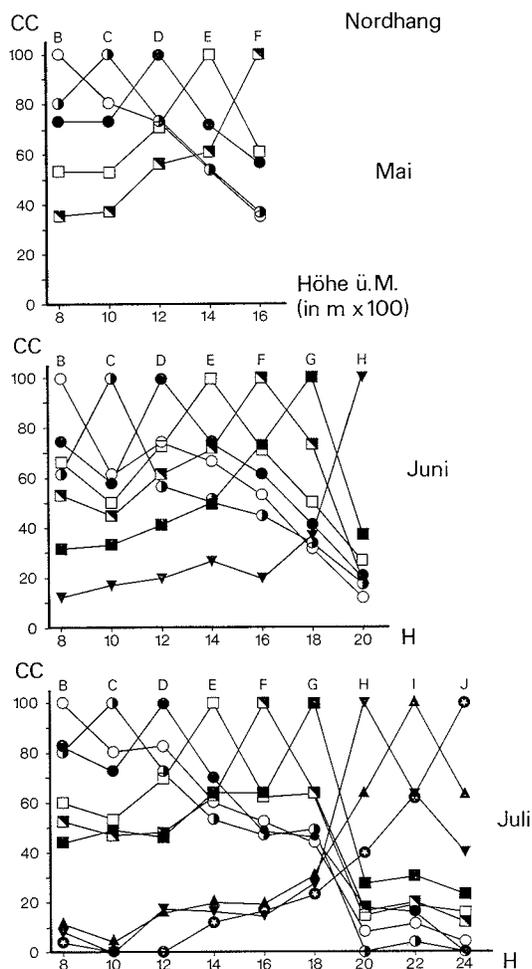


ABB. 4. Faunenähnlichkeitskurven am Nordhang. — Faunal congruity curves for the north facing slope. Details as in fig. 3.

sich die verschiedenen Höhenstufen einer Vegetationsstufe am Nordhang etwas besser als am Südhang.

#### Schlußbemerkungen

Infolge der verspäteten Schneefälle im April 1975 waren viele Vogelarten bei der Besiedlung ihrer höher gelegenen Brutreviere behindert. Im Prättigau, für das Daten aus den Jahren 1974 und 1975 vorliegen, zeigten sich besonders bei Drosseln, Wintergoldhähnchen, Buchfink, Haubenmeise und Birkenzeisig Unterschiede in der Besiedlung (Wartmann 1977). Die Höhenlagen oberhalb 1600 m mußten im April 1975 im Vergleich zu 1974 geradezu als «vogelleer» bezeichnet werden. Die Unterschiede sind besonders auffällig, weil der April 1974 das

TABELLE 5. Artenzahl pro Höhenstufe im Prättigau, 1974. Striche bedeuten unbearbeitete Höhenstufen (nach Wartmann, unveröffentlicht). – *The number of bird species per vertical belt in the Prättigau valley. These data were collected in 1974. (Dashes mean that the belt was not studied in that month.)*

Höhenstufe	Südhang			Nordhang			Vegetationsstufe
	April	Mai	Juni	April	Mai	Juni	
800–1000 m	19	35	–	14	–	–	
1000–1200 m	37	51	35	27	27	24	montan
1200–1400 m	39	58	39	31	33	32	
1400–1600 m	33	46	32	22	21	22	
1600–1800 m	32	30	31	19	11	27	subalpin
1800–2000 m	23	31	30	11	–	21	
2000–2200 m	8	10	16	–	–	8	
2200–2400 m	6	4	14	–	–	2	alpin
2400–2600 m	–	–	6	–	–	–	

Gegenteil des verschneiten Aprils 1975 war. So gab es 1974 in einer über drei Wochen dauernden Schönwetterperiode überhaupt keine Niederschläge.

Prättigau und Vorderrheintal lassen sich infolge ihrer geographischen Nähe und ihrer ähnlichen Vegetationsstruktur recht gut miteinander vergleichen, liegen doch die Vegetationsgrenzen etwa in gleicher Höhenlage. Der Einfluß der Witterung auf die Geschwindigkeit der Besiedlung höherer Lagen kann deshalb einigermaßen dokumentiert werden, indem die 1974 im Prättigau in jeder Höhenstufe festgestellten Artenzahlen mit denjenigen aus dem Vorderrheintal von 1975 verglichen werden. Beim Vergleich der Tabellen 2 und 5 ist aber zu bedenken, daß die höheren Stufen infolge der Schneemassen zum Teil nicht bearbeitet werden konnten. Zunächst fällt die größere Artenvielfalt im Vorderrheintal verglichen mit dem Prättigau auf. Dies beruht einerseits darauf, daß im Prättigau die Talsohle höher liegt und somit dort die Submontanstufe fehlt. Andererseits ist das Vorderrheintal im Querschnitt breiter als das enge, V-förmige Prättigau. Gewisse Arten wie Wespenbussard *Pernis apivorus*, Flußuferläufer *Actitis hypoleucos*, Flußregenpfeifer *Charadrius dubius*, Wiedehopf *Upupa epops*, Kleinspecht *Dendrocopos minor*, Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris*, Zippammer *Emberiza cia* und GrauParammer *Emberiza calandra* konnten deshalb im hinteren Prättigau nicht festgestellt werden, da dort die ihnen zusagenden Biotope nicht in genügender Ausdehnung vorhanden sind.

Vergleicht man nun, unter Berücksichtigung dieser Einschränkungen, die Artenzahl beider Gebiete im April, so zeigt sich der Einfluß der späten Schneefälle ab etwa 1600 m. Zwar dürfte die Artenzahl der mittleren Subalpinstufe des Vorderrheintals wegen der kürzeren Beobachtungszeit zu niedrig sein, doch selbst bei einer Verdoppelung dieses Wertes erreicht er erst die Hälfte der im Prättigau festgestellten Arten. Auch im Mai 1975 erreichte die Artenzahl der Subalpinstufe im Vorderrheintal noch nicht die Werte des Aprils 1974 im Prättigau. Erst für den Juni gleichen sich die Artenzahlen der oberen Höhenstufen aus beiden Gebieten. Einige nicht quantitative Beobachtungen in der Alpinstufe des Prättigaus im Frühjahr 1975 bestätigten den Eindruck, daß die Besiedlung der höheren Lagen 1975 etwa einen Monat später als 1974 erfolgte.

Der Nordhang ist im Prättigau infolge der kompakteren Bewaldung deutlich artenärmer als der Südhang. Seine Artenzahl kann deshalb nicht direkt mit

derjenigen des wesentlich offeneren Nordhangs des Vorderrheintals verglichen werden.

Die klimabedingten Einflüsse müssen bei Vergleichen der in dieser Studie festgestellten Verteilungsmuster mit anderen Gebieten und Jahren berücksichtigt werden.

Wie bereits Enemar (1959) in einer methodologischen Studie über die Probenflächentaxierung festgehalten hat, weist auch die in der vorliegenden Arbeit angewandte Methode der Linientaxierung gewisse systematische Fehler auf, welche die Genauigkeit des Zählergebnisses beeinträchtigen. Auch wenn die vorliegende Arbeit weitgehend auf relative Bestandeszahlen ausgerichtet ist, so sind die Fehlerquellen doch ähnlich gelagert wie bei absoluter Erfassung, lediglich mit dem Unterschied, daß die möglichen Fehler für die Aussagen von unterschiedlicher Bedeutung sind. Berthold (1976) hat die möglichen Fehlerquellen von Bestandserfassungen ausführlich abgehandelt. Die wichtigsten auch für diese Studie in Betracht zu ziehenden Fehler liegen in der variablen Gesangsaktivität der Vögel, denn ein großer Teil (vermutlich mehr als  $\frac{3}{4}$ ) der Registrierungen erfolgte allein auf akustischer Basis (Gesang und Rufe). Neben der interspezifisch variierenden Gesangsaktivität, die zur Folge hat, daß die Häufigkeit eifrig singender Arten eher überschätzt wird, spielt die intraspezifische Variabilität eher eine untergeordnete Rolle, solange die selten singenden Individuen nur einen kleinen Prozentsatz der Population ausmachen. Bedeutsamer sind hingegen die jahreszeitlich bedingten Unterschiede der Gesangsaktivität. Diese hat, wie Wartmann (1977) schon im Prättigau festgestellt hat, zur Folge, daß etliche Arten gegen Ende der Brutzeit teilweise übersehen werden. So singen zum Beispiel Zilpzalp oder Singdrossel im Juni und Juli kaum mehr. Ihr Anteil an der Artengemeinschaft wird damit unterschätzt. Zu einem gewissen Teil wird die geringere Gesangsintensität dieser Arten im Juni und speziell im Juli durch die nach erfolgreicher Brut auftretenden Familienverbände kompensiert, da für diese Studie ja nicht Paare, sondern Individuen gezählt worden sind.

Die tageszeitlichen Unterschiede in der Gesangsaktivität sind, wie Robbins & van Velzen (1970) gezeigt haben, für die Erfassung aller Individuen gravierender als für die bloße Erfassung aller Arten. Diese Fehlerquelle fällt demnach für jene Fragestellungen dieser Studie, wo nur die Artenzahl betrachtet wird, weniger ins Gewicht. In der Anwesenheit unverpaarter, revierverteidigender ♂ liegt eine weitere Fehlerquelle. Besonders für die hier untersuchten Randpopulationen vieler Tieflandarten, die im Untersuchungsgebiet in suboptimalen Biotopen leben, dürfte der Anteil lediger ♂ an der Population größer sein als in optimalen Biotopen (von Haartman 1952). Da diese ledigen ♂ aber ein potentiell Territorium eines anderen ♂ besetzen und zudem selbst auch von den zur Verfügung stehenden Nahrungsquellen abhängen, betrachten wir diese «überzähligen» ♂ für die Fragestellungen dieser Studie weder im ökologischen noch im energetischen Sinn als gravierende Fehlerquelle. Erst dann verursachen diese Vögel für die Zielsetzung der Studie einen Erfassungsfehler, wenn sie infolge ihrer Neigung, besonders intensiv und länger als die verpaarten ♂ zu singen, überdurchschnittlich oft registriert werden (Berthold l. c.).

Die für unsere Zielsetzung ausschlaggebenden relativen Anteile der Arten hängen primär davon ab, wie stark sich die Entdeckungsquoten der verschiedenen Arten unterscheiden. Emlen (1971) hat für einen beidseitigen Bearbeitungstreifen von 126 m einen sogenannten Entdeckungskoeffizienten (coefficient of

detectability) von 0,36 bis 0,93 berechnet. Einige sicher vorhandene Arten wurden also mit dreimal höherer Wahrscheinlichkeit festgestellt als andere. Wie groß die Unterschiede bei unserer Studie sind, ist unbekannt.

Bei Arten mit niedriger Entdeckungsquote und zudem nur punktförmigem Vorkommen ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß sie nicht in jeder Stichprobe festgestellt werden. Meist bleibt es dann dem Zufall überlassen, ob die betreffende Art gerade beobachtet werden konnte oder nicht (Beispiel Rauhfußhühner). Die Zahl der tatsächlich vorhandenen Arten dürfte also in den meisten Höhenstufen größer sein als die festgestellte Zahl. Wie früher erwähnt, hat die Unterschätzung der tatsächlich vorhandenen Artenzahl zur Folge, daß die berechneten Werte der «evenness» zu groß erscheinen, das heißt, zu nahe bei 1 liegen; demgegenüber sind die berechneten Diversitätswerte eher zu klein. Als Beispiel für die Abschätzung der erwarteten Fehlergröße sollen die Junidaten der Höhenstufe 1000—1200 m des Südhangs dienen: Wären von den 44 festgestellten Arten die sechs seltensten (mit je nur einem Individuum) übersehen worden, so wäre  $H'$  um 4% kleiner und  $J'$  um 0,8% größer. Sind also einzelne seltene Arten unentdeckt geblieben, so resultiert daraus nur ein geringer Fehler.

In dieser Studie konnte gezeigt werden, daß die Waldgrenze einen viel einschneidenderen Einfluß auf die Zusammensetzung der Avifauna ausübt als die Laubwaldgrenze. Erwartungsgemäß (MacArthur & MacArthur 1961) reagieren die Vögel auch in diesem zentraleuropäischen Untersuchungsgebiet mehr auf die Struktur der Vegetation als auf die artliche Zusammensetzung des Waldes.

Die Faunenähnlichkeitskurven sind eine geeignete Methode, um saisonale Faunenveränderungen darzustellen. Der dynamische Aspekt der Höhenverbreitung darf bei der Diskussion der oberen Verbreitungslimiten nie übersehen werden. So ist das Ermitteln von Höchstvorkommen ohne Angabe der Vegetationsverhältnisse und der Jahreszeit weitgehend wertlos (s. a. Bezzel 1971).

Die autökologische Gradientenanalyse wurde in der vorliegenden Studie bewußt weggelassen, um die synökologischen Aspekte der Artenverteilung entlang des Höhengradienten hervorzuheben. Für weitere Studien wird die autökologische Betrachtungsweise aber ein geeignetes Arbeitsmittel darstellen, um Hinweise über die Ursachen der Verbreitungslimiten verschiedener Arten zu erhalten.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Von April bis Juli 1975 wurde im Vorderrheintal (Kanton Graubünden) die Höhenverteilung der Vögel sowie Änderungen im Verteilungsmuster während der Brutzeit untersucht. In monatlichen Stichproben wurde ein etwa 330 km<sup>2</sup> großes Untersuchungsgebiet in diesem west-ost orientierten Alpental erfaßt. Dabei sind am Süd-(Sonnen)-Hang Höhenlagen von 600 bis 2750 m, am Nord-(Schatten)-Hang solche von 800 bis 2550 m bearbeitet worden.

2. Die physikalischen und biologischen Eigenschaften des Höhengradienten, insbesondere der kontinuierliche Vegetationswechsel, werden kurz erläutert.

3. Beide Talhänge wurden in Stufen zu 200 m Höhe unterteilt. Mittels Linientaxierung wurde die Anzahl Individuen jeder Art pro Höhenstufe und Monat ermittelt.

4. Die Artenzahl nimmt mit zunehmender Höhe an beiden Talhängen in allen Monaten ab. Für den Juli ist am Südhang verglichen mit dem Nordhang eine signifikant höhere Artenzahl nachgewiesen worden. Am Südhang erfolgt beim Übergang von der oberen Montanstufe zur unteren Subalpinstufe (d. h. an der Laubwaldgrenze) ein signifikanter Rückgang der Artenzahl, der zweite gesicherte Sprung erfolgt an der Waldgrenze.

5. Entsprechend der Artenzahl zeigt auch der Diversitätsindex  $H'$  mit zunehmender Höhe in den Monaten Mai bis Juli eine Abnahme. Im April scheint der Index stochastisch zu schwanken.

6. Im Übergangsbereich zweier Vegetationsstufen ist die Verteilung der Häufigkeiten unausgeglichener,  $J'$  also niedriger. Die Gründe für diese Erscheinung werden diskutiert.

7. Zur Untersuchung der Änderung der Avifauna im Höhengradienten wird ein Ähnlichkeitskoeffizient berechnet. Dieser mißt die Faunenähnlichkeit aller innerhalb eines Hanges pro Monat möglichen Kombinationen von Höhenstufen. Die daraus erhaltenen Ähnlichkeitsmatrizen dienen als Grundlage für Faunenähnlichkeitskurven. Die Faunenähnlichkeitskurven zeigen, daß zwischen der montanen und subalpinen Avifauna ein breiter Überlappungsbereich besteht, die alpine Avifauna dagegen eine gewisse Eigenständigkeit aufweist. Außerdem weisen sie auf die Dynamik der Höhenverbreitungsmuster hin. Bedingt durch die verzögerte Schneeschmelze erfolgt die Besiedlung der höheren Lagen des Nordhangs etwa drei bis vier Wochen später als am Südhang.

8. Ein Vergleich der 1974 im Prättigau und 1975 im Vorderrheintal beobachteten Artenzahlen zeigt, daß die Besiedlung der höheren Lagen im verschneiten Frühjahr 1975 gegenüber dem schönen April 1974 um drei bis vier Wochen verzögert war. Die Artenzahl ist im Vorderrheintal generell höher, da das Habitatangebot dort vielseitiger ist.

## SUMMARY

*The structure of the avifauna of an Alpine valley along its elevational gradient:  
1. Changes during the breeding season.*

1. In 1975 the bird distribution along an elevational gradient and its changes during the breeding season were studied in an east-west-oriented valley in the Swiss Alps. Monthly visits from April through July served to sample an area of about 330 km<sup>2</sup> in the Vorderrheintal (Canton of Grisons). This area encompassed sunny, south facing slopes ranging from 600 to 2750 m (1970 to 9020 feet), as well as shady, north facing slopes ranging from 800 to 2550 m (2620 to 8360 feet).

2. The physical and biological properties of the elevational gradient are briefly mentioned, with special emphasis on the continuous change of the vegetation.

3. Both slopes have been subdivided into vertical belts of 200 meters (c. 660 feet). Using line transects, the number of individual birds present was determined for each belt and month.

4. With increasing altitude, the number of species present declined on both slopes in all months. In July the number of species on the sunny slope was significantly higher than on the shady slope. For the sunny slope there were significant reductions in species numbers at both ecotones, i. e. at the upper limit of deciduous forest as well as at timberline (table 2).

5. In May, June, and July, the diversity index  $H'$  declined with increasing altitude, corresponding to the number of species. In April, however, the index fluctuated stochastically.

6. For each month evenness ( $J'$ ) was smaller at the ecotones than within the vegetation zones (table 4). This phenomenon is thought to be due to the mosaic-like distribution of habitat patches in the transition zone which results in a more patchy distribution of specialist bird species in this zone.  $H'$  does not show the same pattern (table 3), however, because the effect of the reduced evenness is offset by the relatively larger number of species present (fig. 1).

7. A similarity coefficient («coefficient of community», Pielou 1975) has been computed to measure changes in the faunal composition along the elevational gradient. This coefficient measures the faunal similarity within each slope and month by comparing all possible combinations of the vertical belts. The resulting matrices of similarity serve to compute «faunal congruity curves» (Terborgh 1972). These curves show that there is considerable overlap between the montane and subalpine avifaunas, whereas the alpine avifauna is more autonomous. These curves also indicate the dynamic nature of the vertical distribution patterns. When compared to the sunny slope, the colonization of the higher altitudes at the shady slope was delayed about 3 to 4 weeks due to the slower melting of the snow.

8. A comparison with a study from a nearby valley (Prättigau) of similar exposure (Wartmann 1977) showed that colonization of the higher altitudes occurred about 3 to 4 weeks later in 1975 than in 1974. This was due to unseasonal intense snowfalls in spring 1975. Among the two valleys we find higher species numbers for the Vorder-rheintal; this can be accounted for by the availability of more habitat types when compared to the Prättigau.

#### LITERATUR

- BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.* 117: 1-69.
- BEZZEL, E. (1971): Grobe Analyse der Verbreitung einiger Brutvögel in den Bayerischen Alpen und ihrem Vorland. *Anz. orn. Ges. Bayern* 10: 7-37.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. Stuttgart.
- BRILLOUIN, L. (1962): Science and information theory. 2nd ed. New York.
- CORTI, U. A. (1955 a): Die Vogelwelt der Alpen. *Acta XI Congr. Int. Orn.* 1954, S. 59-71. - (1955 b): Über die oberen Grenzen des Brutvorkommens von Tieflandvögeln im Alpengebiet. *Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen u. -Tiere* 20: 22-28. - (1965): Konstitution und Umwelt der Alpenvögel. Chur.
- DIAMOND, J. M. (1972): Avifauna of the Eastern Highlands of New Guinea. *Nuttall Ornith. Club, Cambridge, Mass.*
- DIESSELHORST, G. (1968): Beiträge zur Ökologie der Vögel Zentral- und Ost-Nepals. In: *Khumbu Himal, Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya*. Band 2, hg. von W. Hellmich. Innsbruck.
- DYRCZ, A. (1973): Ptaki Polkiej Cześci Karkonoszy (The birds of the Polish part of the Karkonosze Mountains). *Ochrona przyrody* 38: 215-284 (Polnisch mit engl. Zusammenfassung).
- EISENTRAUT, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges, unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen. Hamburg und Berlin.
- EMLEN, J. T. (1971): Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* 88: 323-342.
- ENEMAR, A. (1959): On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season, a methodological study. *Vår Fågelvärld, Suppl.* 2: 1-104.
- HAARTMAN, L. VON (1952): Über ungepaarte Männchen in Grenzpopulationen der Kleinvögel. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 69: Nr. 1.
- JÄRVINEN, O. & R. A. VÄISÄNEN (1973): Species diversity of Finnish birds, I: Zoogeographical zonation based on land birds. *Ornis fennica* 50: 93-125. - (1976): Finnish line transect censuses. *Ornis fennica* 53: 115-118.
- KIKKAWA, J. & W. T. WILLIAMS (1971): Altitudinal distribution of land birds in New Guinea. *Search* 2: 64-65.
- MACARTHUR, R. H. (1972): Geographical ecology. New York.
- & J. W. MACARTHUR (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MCNAUGHTON, S. J. & L. L. WOLF (1973): General ecology. New York.
- MEDWAY, Lord (1972): The Gunong Benom expedition 1967: 6. The distribution and altitudinal zonation of birds and mammals on Gunong Benom. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 23: 103-154.
- PEARSON, D. L. (1975): The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *Condor* 77: 453-466.
- PEET, R. K. (1974): The measurement of species diversity. *Ann. rev. of Ecol. and Syst.* 5: 285-307.
- PIANKA, E. R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Natur.* 100: 33-46.
- PIELOU, E. C. (1975): Ecological diversity. New York.
- PIKULA, J. (1967): Die Artenzusammensetzung der Vogelpopulationen in den Entwicklungsphasen sekundärer und natürlicher Fichtenwald-Gesellschaften. *Zool. Listy* 16: 279-292.
- ROBBINS, C. S. & W. T. VAN VELZEN (1970): Progress report on the North American breeding bird survey. Bird census work environmental monitoring. *Bull. Ecol. Res. Comm.* 9: 22-30.

- ROUGIER, H. (1976): Geographische Beobachtungen über die Surselva. Terra Grischuna 35: 3–6.
- SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik. 4. Auflage. Berlin.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER (1949): The mathematical theory of communication. Urbana, Ill.
- SIMPSON, E. H. (1949): Measurement of diversity. Nature 163: 688.
- SÖRENSEN, T. (1948): A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. Kong. Dansk. vidensk. Selsk. biol. Skr. 5, 4.
- TAKA-TSUKASA, N. & T. KANO (1938): An investigation on the altitudinal distribution of birds in the Tsugitaka Mountain Range in Formosa. Tori, Bull. of the Orn. Soc. of Japan 10: 545–587 (Japanisch).
- 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.
- WARTMANN, B. (1977): Die Vögel des Prättigaus und ihre Höhenverbreitung. Jber. Natf. Ges. Graubünden 97: 21–95.
- & R. K. FURRER (1978): Zur Struktur der Avifauna eines Alpenteales entlang des Höhengradienten: II. Ökologische Gilden. Orn. Beob. 75, im Druck.
- YAPP, W. B. (1956): The theory of line transects. Bird study 3: 93–104.

#### ANHANG: Ähnlichkeitsmatrizen

Oberhalb der Matrixdiagonalen sind die Werte des Ähnlichkeitskoeffizienten CC aufgeführt, unterhalb der Diagonalen die Zahl der identischen Arten beider zu vergleichenden Stufen. – *Similarity matrices: Values of the similarity coefficient CC are shown above the diagonal; the number of species which the two compared belts have in common is given below the diagonal.*

Die Höhenstufen sind folgendermaßen bezeichnet:

A	Submontanstufe	600–800 m
B	Untere Montanstufe	800–1000 m
C	Mittlere Montanstufe	1000–1200 m
D	Obere Montanstufe	1200–1400 m
E	Untere Subalpinstufe	1400–1600 m
F	Mittlere Subalpinstufe	1600–1800 m
G	Obere Subalpinstufe	1800–2000 m
H	Untere Alpinstufe	2000–2200 m
I	Mittlere Alpinstufe	2200–2400 m
J	Obere Alpinstufe	2400–2600 m
K	Subnivalstufe	2600–2800 m

#### 1. Matrix: April Südhang

Höhenstufen	A	B	C	D	E	F
A	–	66.0	54.2	58.9	44.4	6.3
B	33	–	81.4	72.9	70.0	22.6
C	26	35	–	74.1	71.1	24.5
D	28	31	30	–	77.3	20.8
E	20	28	27	29	–	27.9
F	2	6	6	5	6	–

2. *Matrix*: Mai Südhang

Höhenstufen	A	B	C	D	E	F	G
A	–	76.1	75.9	59.6	47.2	31.3	17.6
B	43	–	78.5	68.0	56.8	46.3	23.8
C	41	42	–	77.6	57.8	49.4	32.2
D	31	35	38	–	65.8	57.5	27.6
E	21	25	24	26	–	68.9	46.5
F	13	19	19	21	20	–	54.1
G	6	8	10	8	10	10	–

3. *Matrix*: Mai Nordhang

Höhenstufen	B	C	D	E	F
B	–	80.4	73.1	53.7	35.8
C	39	–	73.3	53.2	37.5
D	34	33	–	72.0	56.7
E	22	21	27	–	61.2
F	12	12	17	15	–

4. *Matrix*: Juni Südhang

Höhenstufen	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A	–	68.7	61.1	62.6	40.0	38.6	28.9	9.2	12.3
B	34	–	82.6	81.2	60.9	57.5	43.8	9.7	6.5
C	29	38	–	78.3	66.7	60.5	49.3	13.8	13.8
D	31	39	36	–	75.6	65.0	63.0	25.8	19.4
E	17	25	26	31	–	75.8	78.0	33.3	29.2
F	16	23	23	26	25	–	70.2	26.1	26.1
G	11	16	17	23	23	20	–	41.0	30.8
H	3	3	4	8	8	6	8	–	71.4
I	4	2	4	6	7	6	6	10	–

5. *Matrix*: Juni Nordhang

Höhenstufen	B	C	D	E	F	G	H
B	–	61.5	74.1	66.7	53.1	31.6	12.0
C	20	–	57.6	50.0	44.9	33.3	17.1
D	30	19	–	73.7	61.5	41.4	19.6
E	25	15	28	–	71.2	50.0	26.7
F	17	11	20	21	–	73.2	19.5
G	9	7	12	13	15	–	37.0
H	3	3	5	6	4	5	–

## 6. Matrix: Juli Südhang

Höhen- stufen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
A	—	76.1	66.7	64.0	51.7	34.6	27.5	18.2	15.4	3.3	0.0
B	43	—	78.1	75.2	63.2	42.2	38.2	16.0	10.8	5.7	2.9
C	32	41	—	80.4	74.1	57.5	52.8	24.1	14.0	7.5	3.9
D	32	41	37	—	77.6	62.3	52.6	25.8	16.4	7.0	0.0
E	23	31	30	33	—	63.6	58.5	35.3	24.0	13.0	4.5
F	14	19	21	24	21	—	66.7	41.9	28.6	15.8	5.6
G	11	17	19	20	19	19	—	52.4	43.9	37.8	22.8
H	6	6	7	8	9	9	11	—	81.5	52.2	38.1
I	5	4	4	5	6	6	9	11	—	54.5	50.0
J	1	2	2	2	3	3	7	6	6	—	62.5
K	0	1	1	0	1	1	4	4	5	5	—

## 7. Matrix: Juli Nordhang

Höhen- stufen	B	C	D	E	F	G	H	I	J
B	—	80.1	82.7	60.1	52.6	44.1	8.3	11.5	4.4
C	29	—	72.5	53.3	47.1	49.1	0.0	4.3	0.0
D	31	25	—	69.8	48.1	46.4	17.8	16.3	0.0
E	20	16	22	—	62.2	63.8	16.7	20.0	12.1
F	15	12	13	14	—	63.2	14.8	19.4	16.7
G	13	13	13	15	12	—	27.6	30.3	23.1
H	2	0	4	3	2	4	—	63.6	40.0
I	3	1	4	4	3	5	7	—	63.2
J	1	0	0	2	2	3	3	6	—

B. Wartmann, dipl. nat., Zoologisches Museum der Universität Zürich,  
Künstlergasse 16, 8006 Zürich.  
Dr. R. K. Furrer, Schweiz. Vogelwarte, 6204 Sempach.