

Der Ornithologische Beobachter 75: 1-9 (1978)

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

Zur Struktur der Avifauna eines Alpenteales entlang des Höhengradienten

II. Ökologische Gilden

von BEAT WARTMANN und ROBERT K. FURRER

Der Begriff der ökologischen Gilde (engl. guild) ist nach Root (1967: 335) definiert als «Gruppe von Arten, welche dieselbe Klasse von Umweltressourcen in ähnlicher Weise ausbeuten». Eine Gilde faßt somit Arten zusammen, ohne die taxonomische Stellung der betreffenden Arten zu berücksichtigen. Diese ökologische Klassifizierung ist nach Root dem Gattungsbegriff in der Taxonomie vergleichbar. Wie bei der taxonomischen Abgrenzung verschiedener Genera müssen die Grenzlinien in gewissen Fällen auch bei der Gildeneinteilung willkürlich gezogen werden. Werden mehrere Dimensionen der ökologischen Nische (z. B. Ort und Art der Nahrungssuche, Art der Nahrung, Neststandort) in eine Untersuchung einbezogen, so kann eine Art mehreren Gilden angehören. Vor allem für Untersuchungen an Vogelmgemeinschaften hat sich gezeigt, daß mit dem Gildenkonzept neue Erkenntnisse sinnvoll dargestellt werden können. Meist werden dabei Nahrungssuch-Typen in Gilden zusammengefaßt (z. B. Orians 1969, Edington & Edington 1972, Lack 1976: 56f.).

Für die Höhenverbreitung von Vogelarten hat sich Wartmann (unveröffentlicht) erfolglos bemüht, die Verteilung der Arten aufgrund ihrer Zugehörigkeit zu einer trophischen Stufe, d. h. als Glieder der Nahrungskette, zu erklären. Darum soll in dieser Arbeit versucht werden, mit Hilfe des ökologisch differenzierteren Gildenkonzepts zu aussagekräftigen Schlußfolgerungen über die avifaunistischen Höhenverbreitungsmuster zu gelangen. Dabei beschränken wir uns auf die Nahrungssuch-Gilden, die Arten werden also vor allem aufgrund der Art und Weise, wie und wo sie ihre Nahrung finden, klassiert. Die Stellung in der Nahrungskette wird dabei weitgehend berücksichtigt durch die Aufgliederung nach Herbivoren und Carnivoren.

Wie im ersten Teil der Arbeit (Wartmann & Furrer 1977) liegt das Schwergewicht auch hier bei der synökologischen Betrachtungsweise. Dabei interessiert vor allem die Frage nach Zusammenhängen (bzw. Abhängigkeiten) zwischen dem Höhengradienten und der Verteilung der jeweils vorhandenen Avifauna auf die verschiedenen Gilden.

Wir danken für finanzielle Unterstützung durch die Karl-Hescheler-Stiftung und die Schweizerische Vogelwarte, Sempach.

TABELLE 1. Gildenaufteilung und -definitionen. – *The guilds and their definitions, including the total number of species per guild.*

Gilde Nr. und Gilden-Name	Definition	Artenzahl
1 Carnivore Bodenvögel	Absuchen des Bodens nach Invertebraten und anderen Kleintieren	27
2 Herbivore Bodenvögel	Absuchen des Bodens nach Sämereien und anderer pflanzlicher Nahrung	16
3 Stammkletterer	Absuchen von Baumstämmen und Ästen nach tierischer Nahrung	7
4 Carnivore Baumvögel	Absuchen von Blättern und Zweigen nach Insekten und anderen Invertebraten	17
5 Herbivore Baumvögel	Absuchen von Blättern und Zweigen nach Früchten, Nüssen, Samen und Knospen	7
6 Ansitzjäger auf Vertebraten	Fallenlassen vom Ansitz auf Vertebraten am Boden, inklusive «Rüttler»	4
7 Ansitzjäger auf Insekten	Jagd von Ansitz auf fliegende und laufende Insekten	8
8 Flugjäger	Jagd im Fluge, inklusive Suchflieger nach Aas	11
9 Wasservögel	Nahrungssuche in Gewässern, tauchend oder schwimmend	5

Material und Methode

Grundlage für die vorliegende Untersuchung bildete das im ersten Teil der Arbeit vorgestellte Datenmaterial. Das Untersuchungsgebiet im Vorderrheintal und die Arbeitsmethode sind bereits dort beschrieben worden. Bei der Aufstellung der Gildentypen folgten wir Orians (1969), wobei wir die Gilden etwas weniger eng faßten, um sie den Gegebenheiten der gemäßigten Zone anzupassen. Gildentypen, die im Untersuchungsgebiet nicht vertreten sind (z. B. reine Fruchtfresser, eine typisch tropische Gilde), wurden weggelassen. Jede Art haben wir nur einer Gilde zugeordnet, indem nur die häufigsten Nahrungsanteile zur Brutzeit und die häufigste Art des Nahrungserwerbs berücksichtigt wurden. Als Sammelgruppe haben wir alle an den aquatischen Lebensraum gebundenen Arten («Wasservögel») in der neunten Gilde zusammengefaßt; eine feinere Gliederung dieser Arten drängt sich hier nicht auf. Die neun Gilden sind in Tabelle 1 definiert. Die in dieser Arbeit untersuchten Arten sind in Tabelle 2 in systematischer Ordnung aufgeführt, wobei für jede Art angegeben ist, welcher Nahrungssuch-Gilde sie zur Brutzeit angehört. Die Angaben über Nahrung und Nahrungserwerb entnahmen wir Glutz (1962).

Resultate und Interpretation

Die Artenliste (Tab. 2) umfaßt total 102 Arten, damit entsprechen die in Tabelle 1 angeführten Artenzahlen weitgehend dem prozentualen Anteil der Gilden an der Gesamtartenzahl. Gesamthaft dominieren die Bodenvögel (Gilden 1 und 2) mit 43 Arten, während die eigentlichen Baumvögel (Gilden 3 bis 5) mit 31 Arten weniger zahlreich sind. Dieses summarische Ergebnis sollte jedoch nicht überbewertet werden; so ergibt sich bereits bei einer getrennten Betrachtung der einzelnen Vegetationsstufen ein anderes Verhältnis (Tab. 3). Sowohl in der Montan- wie in der Subalpinstufe ist die Artenzahl der eigentlichen Baumvögel etwa gleich groß wie die Zahl der Bodenvögel. Dazu kommt,

TABELLE 2. Liste der 102 berücksichtigten Arten, mit Angabe der Gildenzugehörigkeit (1-9). (Der Haussperling *Passer domesticus* wurde nicht in die Untersuchung einbezogen). – List of the 102 species considered, including their respective guilds (1-9). (*Passer domesticus* has been excluded from the study.)

Zwergtaucher <i>Podiceps ruficollis</i>	9	Gartenrötel <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	7
Stockente <i>Anas platyrhynchos</i>	9	Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	1
Gänsesäger <i>Mergus merganser</i>	9	Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	1
Steinadler <i>Aquila chrysaetos</i>	8	Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	1
Mäusebussard <i>Buteo buteo</i>	6	Amsel <i>Turdus merula</i>	1
Sperber <i>Accipiter nisus</i>	8	Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	1
Habicht <i>Accipiter gentilis</i>	8	Misteldrossel <i>Turdus viscivorus</i>	1
Wespenbussard <i>Pernis apivorus</i>	7	Sumpfrohrsänger <i>Acrocephalus palustris</i>	4
Turmfalk <i>Falco tinnunculus</i>	6	Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	4
Alpenschneehuhn <i>Lagopus mutus</i>	2	Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	4
Birkhuhn <i>Tetrao tetrix</i>	2	Klappergrasmücke <i>Sylvia curruca</i>	4
Auerhuhn <i>Tetrao urogallus</i>	2	Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	4
Haselhuhn <i>Bonasa bonasia</i>	2	Berglaubsänger <i>Phylloscopus bonelli</i>	4
Wachtel <i>Coturnix coturnix</i>	1	Waldlaubsänger <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	4
Teichhuhn <i>Gallinula chloropus</i>	9	Wintergoldhähnchen <i>Regulus regulus</i>	4
Flußregenpfeifer <i>Charadrius dubius</i>	1	Sommergoldhähnchen	
Flußuferläufer <i>Actitis hypoleucos</i>	1	<i>Regulus ignicapillus</i>	4
Ringeltaube <i>Columba palumbus</i>	2	Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	7
Tureltaube <i>Streptopelia turtur</i>	2	Nonnenmeise <i>Parus palustris</i>	4
Türkentaube <i>Streptopelia decaocto</i>	2	Weidenmeise <i>Parus montanus</i>	4
Kuckuck <i>Cuculus canorus</i>	1	Haubenmeise <i>Parus cristatus</i>	4
Waldkauz <i>Strix aluco</i>	8	Tannenmeise <i>Parus ater</i>	4
Waldohreule <i>Asio otus</i>	6	Blaumeise <i>Parus caeruleus</i>	4
Rauhfußkauz <i>Aegolius funereus</i>	6	Kohlmeise <i>Parus major</i>	4
Nachtschwalbe <i>Caprimulgus europaeus</i>	8	Schwanzmeise <i>Aegithalos caudatus</i>	4
Mauersegler <i>Apus apus</i>	8	Kleiber <i>Sitta europaea</i>	3
Alpensegler <i>Apus melba</i>	8	Waldbaumläufer <i>Certhia familiaris</i>	3
Wiedehopf <i>Upupa epops</i>	1	Gartenbaumläufer <i>Certhia brachydactyla</i>	3
Wendehals <i>Jynx torquilla</i>	1	Grauwammer <i>Emberiza calandra</i>	2
Grünspecht <i>Picus viridis</i>	1	Goldammer <i>Emberiza citrinella</i>	2
Buntspecht <i>Dendrocopos major</i>	3	Zippammer <i>Emberiza cia</i>	2
Kleinspecht <i>Dendrocopos minor</i>	3	Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	4
Dreizehenspecht <i>Picoides tridactylus</i>	3	Grünfink <i>Carduelis chloris</i>	2
Schwarzspecht <i>Dryocopus martius</i>	3	Erlenzeisig <i>Carduelis spinus</i>	5
Feldlerche <i>Alauda arvensis</i>	2	Distelfink <i>Carduelis carduelis</i>	2
Felsenschwalbe <i>Ptyonoprogne rupestris</i>	8	Hänfling <i>Acanthis cannabina</i>	2
Rauchschwalbe <i>Hirundo rustica</i>	8	Birkenzeisig <i>Acanthis flammea</i>	5
Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i>	8	Zitronfink <i>Serinus citrinella</i>	2
Baumpieper <i>Anthus trivialis</i>	1	Girlitz <i>Serinus serinus</i>	2
Wasserpieper <i>Anthus spinoletta</i>	1	Kreuzschnabel <i>Loxia curvirostra</i>	5
Bergstelze <i>Motacilla cinerea</i>	1	Kernbeißer	
Bachstelze <i>Motacilla alba</i>	1	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	5
Neuntöter <i>Lanius collurio</i>	7	Feldsperling <i>Passer montanus</i>	1
Wasseramsel <i>Cinclus cinclus</i>	9	Schneefink <i>Montifringilla nivalis</i>	1
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	1	Star <i>Sturnus vulgaris</i>	1
Alpenbraunelle <i>Prunella collaris</i>	1	Eichelhäher <i>Garrulus glandarius</i>	5
Heckenbraunelle <i>Prunella modularis</i>	1	Elster <i>Pica pica</i>	1
Braunkehlchen <i>Saxicola rubetra</i>	7	Tannenhäher <i>Nucifraga caryocatactes</i>	5
Steinschmätzer <i>Oenanthe oenanthe</i>	7	Alpendohle <i>Pyrrhocorax graculus</i>	1
Steinrötel <i>Monticola saxatilis</i>	7	Rabenkrähe <i>Corvus corone</i>	1
Hausrötel <i>Phoenicurus ochruros</i>	7	Kolkrabe <i>Corvus corax</i>	8

daß die Bodenvögel sowohl Arten des offenen Geländes (z. B. Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, Star *Sturnus vulgaris*) als auch des Waldes (z. B. Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*) umfassen. Für

weitergehende numerische Vergleiche müßten also die in jedem Habitattyp vorkommenden Arten der Bodenvögel getrennt betrachtet werden. Hier interessiert uns jedoch vor allem die Auswirkung des Höhengradienten auf das Gildenverteilungsmuster.

Bei der Diskussion der Artenzahl und -diversität (Wartmann & Furrer 1977) war nur wichtig, wieviele Arten in der Stichprobe vorhanden waren, dagegen spielte es keine Rolle, welche Arten dies waren. Bei der Untersuchung der Gildenanteile erhält die Artzugehörigkeit jedoch mehr Bedeutung, da es nicht mehr gleichgültig ist, welche seltenen Arten vorhanden sind und welche nicht. Die sehr seltenen Arten (mit je nur ein oder zwei Beobachtungen) spielen damit eine zu wichtige Rolle. Die Zufälligkeit der Beobachtung seltener Arten führt dazu, daß die prozentualen Gildenanteile an der Artenzahl starken stochastischen Schwankungen unterworfen sind. Es erschien deshalb sinnvoll, das Datenmaterial stärker als im ersten Teil der Arbeit zusammenzufassen. So sind in Tabelle 3 die Gildenanteile über alle Beobachtungsmonate und zudem über alle Höhenstufen einer Vegetationsstufe gemittelt. Infolge der generellen Abnahme der Artenzahl mit zunehmender Höhe (Wartmann 1977, Wartmann & Furrer 1977) sind auch die absoluten Artenzahlen bei allen Gilden rückläufig (Tab. 3).

Der prozentuale Anteil der carnivoren Bodenvögel bleibt in den beiden Waldstufen beider Talseiten zunächst konstant und steigt in der Alpinstufe an. Daß die carnivoren Bodenvögel trotz der abnehmenden Artenzahl einen größeren prozentualen Anteil in der Alpinstufe ausmachen, beruht auf dem habitatbedingten Ausfallen der Baumvögel (Gilden 3 bis 5) in dieser Stufe. Im Gegensatz zu den carnivoren zeigen die herbivoren Bodenvögel keine sichere prozentuale Zunahme in der Alpinstufe. Der scheinbar höhere Wert für die Alpinstufe des Nordhangs hat jedenfalls auch eine entsprechend größere Streuung. Die für Bodenvögel günstig scheinende Erhöhung des Anteils offener Fläche in der Alpinstufe kann also offenbar nur von den Carnivoren ausgenutzt werden; möglicherweise reicht das Nahrungsangebot für Herbivore infolge der kurzen Vegetationsperiode nicht aus. Vom Ausfall der auf das Vorkommen von Bäumen angewiesenen drei Gilden «profitieren» nicht nur die carnivoren Bodenvögel, sondern auch die Ansitzjäger auf Insekten und die Flugjäger (Gilden 7 und 8). Ihr prozentualer Anteil an der Artengemeinschaft erhöht sich dadurch, daß ihre absoluten Artenzahlen konstant bleiben oder doch weniger stark als die der anderen Gilden abnehmen. Die scheinbare prozentuale Zunahme der Ansitzjäger auf Vertebraten (Gilde 6) in der Alpinstufe beruht auf einer einzigen Art, dem Turmfalken, der aus dem Rüttelflug «ansitzt».

Verglichen mit anderen Gilden geht die absolute Artenzahl der carnivoren Baumvögel (Gilde 4) und der Ansitzjäger auf Insekten (Gilde 7) von der Montanstufe zur Subalpinstufe stärker zurück. Sie fällt auf die Hälfte oder weniger ab, weshalb auch die prozentualen Anteile zurückgehen. Vermutlich ist dies darauf zurückzuführen, daß die komplexeren Blattflächen des Laubwaldes verglichen mit dem Nadelwald ein vielfältigeres und reicheres Nahrungsangebot an Insekten und anderen Invertebraten ermöglichen, und daß somit in der Laubwaldstufe mehr Arten dieser Gilden koexistieren können. Demgegenüber geht die absolute Artenzahl der herbivoren Baumvögel beim Übertritt von der Laubwald- zur Nadelwaldstufe nicht oder doch weniger zurück. Daraus könnte man ableiten, daß in der Subalpinstufe im Vergleich zur Montanstufe das relative Angebot an

TABELLE 3. Anteil der Arten (pro Vegetationsstufe), die den einzelnen Gilden zugeordnet werden können. Mittelwert $M(x)$ in % aller in der betreffenden Vegetationsstufe beobachteten Arten; in Klammern der Absolutwert der mittleren Artenzahl. Standardabweichung s als Maß für die Streuung. — *The proportion of species that belong to a particular guild, shown for each of the three main vegetational zones. Mean $M(x)$ in % of all species observed in the respective vegetational zone; in parentheses: the absolute value of the mean number of species. s = standard deviation.*

Gilde Nr.	Vegetations- stufe	Südhang		Nordhang	
		$M(x)$	s	$M(x)$	s
1	montan	30.9 (15.1)	3.74	29.0 (11.4)	3.77
	subalpin	33.4 (9.7)	4.62	30.1 (7.2)	5.91
	alpin	50.2 (5.8)	10.30	49.0 (4.2)	12.33
2	montan	11.6 (5.7)	2.70	10.0 (4.0)	2.83
	subalpin	10.4 (3.1)	2.99	11.8 (2.6)	5.01
	alpin	11.8 (1.5)	5.81	17.5 (1.8)	13.82
3	montan	6.3 (3.1)	1.66	6.0 (2.4)	2.83
	subalpin	6.7 (2.0)	2.16	6.6 (1.6)	3.07
	alpin	0.0	—	0.0	—
4	montan	24.2 (11.9)	3.51	26.8 (10.3)	3.61
	subalpin	20.7 (6.2)	3.83	22.0 (5.4)	3.78
	alpin	0.0	—	0.0	—
5	montan	8.2 (4.0)	2.57	10.2 (4.1)	3.73
	subalpin	12.2 (3.6)	3.94	13.5 (3.2)	3.46
	alpin	0.0	—	0.0	—
6	montan	1.9 (0.9)	1.15	2.4 (0.9)	1.06
	subalpin	3.1 (0.9)	3.57	3.5 (0.8)	4.00
	alpin	4.2 (0.5)	4.37	4.8 (0.5)	5.62
7	montan	7.5 (3.7)	2.28	10.3 (4.0)	2.96
	subalpin	5.3 (1.7)	3.86	5.2 (1.4)	3.73
	alpin	12.8 (1.7)	7.25	10.8 (1.0)	7.59
8	montan	7.4 (3.8)	2.39	5.4 (2.1)	2.96
	subalpin	7.5 (2.3)	3.37	7.1 (1.6)	5.69
	alpin	20.8 (2.3)	8.75	16.2 (1.5)	4.57
9	montan	1.9 (1.1)	2.58	0.0	—
	subalpin	0.3 (0.1)	0.95	0.0	—
	alpin	0.0	—	0.0	—

pflanzlicher Nahrung an Bedeutung gewinnt. Diese Vermutung wird jedoch nicht gestützt, wenn statt der Artenzahl die Individuenzahl betrachtet wird (s. unten). Die prozentuale Verteilung der Gilden in den drei Vegetationsstufen ist für beide Talhänge ähnlich.

Im untersuchten Alpental sind nur die Gewässer der Montanstufe regelmäßig von Wasservögeln besiedelt, die zahlreichen oligotrophen Hochgebirgsseen und -tümpel werden kaum benutzt. Am Nordhang fehlen die Wasservögel ganz. Als einzige Art wurde die Wasseramsel in der Subalpinstufe beobachtet.

Da die vorhandenen Ressourcen nicht nur auf die verschiedenen Arten verteilt werden, sondern sich die Individuen derselben Art auch intraspezifisch konkurrenzieren, soll im folgenden der Gildenanteil an der *Individuensumme* betrachtet werden. Bei der Individuenzahl spielen die seltenen Arten eine untergeordnete Rolle, weshalb die Werte für jede Höhenstufe einzeln dargestellt

werden. In Abbildung 1 sind die Gildenanteile an der über die gesamte Beobachtungszeit für jede Höhenstufe summierten Individuenzahl dargestellt. Der Anteil der Bodenvögel (Gilden 1 und 2) fällt von 55 % in der Submontanstufe auf 30 bis 37 % in der unteren Montanstufe. Dies geschieht «zugunsten» der Baumvögel (Gilden 3 bis 5), deren Anteil von 27 auf 47 % ansteigt. Am Südhang steigt der Anteil der Bodenvögel innerhalb der Montanstufe bereits in der mittleren, am Nordhang dagegen erst in der oberen Stufe wieder auf Werte zwischen 42 und 50 %. Der Anteil der Baumvögel geht dabei am Südhang auf etwa 43 % zurück, am Nordhang dagegen steigt er in der mittleren Mon-

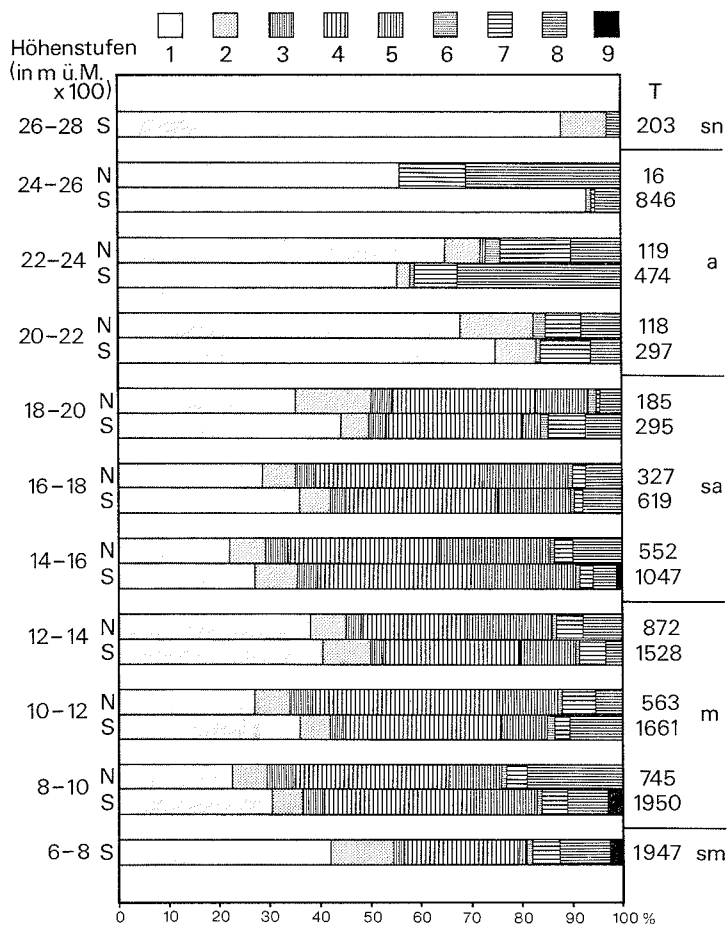


ABB. 1. Prozentualer Individuenanteil der neun Gilden (1-9) an der Gesamt-Individuenzahl (T) jeder Höhenstufe summiert über alle Beobachtungsmomente. sm = Submontanstufe, m = Montanstufe, sa = Subalpinstufe, a = Alpinstufe, sn = Subnivalstufe. S = Südhang, N = Nordhang. - The relative distribution of the nine guilds (1-9), shown for each altitudinal belt in % of the total number of observed individuals T. (T = summed over all months of observation). Vegetational zones: sm = submontane, m = montane, sa = subalpine, a = alpine meadow, sn = alpine tundra. S = south facing, sunny slope; N = north facing, shady slope.

tanstufe auf Kosten der übrigen Gilden, vor allem der Flugjäger (Gilde 8) und fällt erst in der oberen Montanstufe auf die Werte des Südhangs.

Beim Übergang von der Montan- zur Subalpinstufe fällt der Anteil der Bodenvögel an beiden Hängen um den gleichen Betrag (15 %). Gleichzeitig steigt der Anteil der Baumvögel um eben diesen Betrag auf rund 56 %. Innerhalb der Subalpinstufe beginnt der Anteil der Baumvögel wieder zu fallen, und zwar am Südhang schneller als am Nordhang, so daß der Anteil am Südhang in der oberen Subalpinstufe um 10 % niedriger ist als am Nordhang. Entsprechend der Abnahme der Baumvögel erfolgt die Zunahme des Anteils der Bodenvögel am Südhang schneller als am Nordhang, doch liegen die Anteile der Bodenvögel in der oberen Subalpinstufe an beiden Talhängen wieder auf gleicher Höhe bei 50 %. Der größere Anteil der Baumvögel in dieser Stufe am Nordhang beruht auf einem verglichen mit dem Südhang niedrigeren Anteil der Ansitz- und Flugjäger.

Beim Übertritt in die baumlose Alpinstufe fallen wie erwartet sämtliche Baumvögel aus, und die Bodenvögel erreichen sprunghaft Anteile von über 70 %. Große Kolkrabenschwärme (Gilde 8) drückten den Anteil der Bodenvögel in der mittleren Alpinstufe des Südhangs. Das gleiche Phänomen ist am Nordhang in der oberen Alpinstufe zu beobachten.

Für beide Talhänge fällt auf, daß sich die relativen Anteile der Baum- und Bodenvögel gegenseitig weitgehend ergänzen. Dabei ist der Einfluß der Biotopstruktur unverkennbar. So entspricht das Muster des offenen Biotopanteils (vgl. Wartmann & Furrer 1977, Tab. 1) weitgehend dem Muster des Anteils der Bodenvögel. Zum Beispiel verläuft die Abnahme in der unteren Montanstufe an beiden Talhängen parallel, und die Zunahme erfolgt in der Subalpinstufe am Südhang schneller als am Nordhang. Das Auftreten der oben erwähnten Schwärme in den oberen Alpinstufen überlagert dort die Zusammenhänge zwischen Biotopstruktur und Individuenanteil der Bodenvögel. Der Anteil der Stammkletterer bleibt bis zur Waldgrenze weitgehend konstant. Auch der Individuenanteil der carnivoren Baumvögel erscheint wenigstens am Südhang in beiden Waldstufen relativ konstant. Dies steht im Gegensatz zum Artanteil, der in der Subalpinstufe rückläufig war. In der Subalpinstufe machen also weniger Arten einen größeren Individuenanteil aus. So entsprechen in der mittleren Subalpinstufe sieben Arten dieser Gilde 30 % der Gesamt-Individuenzahl, während in der oberen Montanstufe 13 Arten nur 27 % zur Gesamt-Individuenzahl beitragen. Für die herbivoren Baumvögel entsprechen sich Artanteil und Individuenanteil besser; beide erreichen ihr Maximum in der Subalpinstufe.

Schlußbemerkungen

Zum Verständnis der biologischen Bedeutung des Höhengradienten für die Zusammensetzung der Avifauna ist es, wie hier gezeigt, wichtig, sowohl die Artenzahl als auch die Individuenzahl zu berücksichtigen. Infolge der mit zunehmender Höhe generell abnehmenden Artenzahl (Wartmann & Furrer 1977, Abb. 1) können die einzelnen Gilden am besten anhand ihrer prozentualen Verteilung betrachtet werden. Carnivore Baumvögel (Gilde 4) zeigen im Höhengradienten unterhalb der Baumgrenze eine Abnahme des (prozentualen) Anteils an der Gesamt-Artenzahl (Tab. 3), während keine solche (prozentuale) Abnahme bei der Individuenzahl festzustellen ist (Abb. 1). Das im Höhengradienten infolge der kürzeren Vegetationsperiode abnehmende Nahrungsangebot bewirkt also eine

im Vergleich zur Gesamtartenzahl relativ stärkere Reduktion der Zahl der Spezialisten, d. h. derjenigen Arten, deren Nahrungsquellen zwar nicht versiegen, wohl aber so unproduktiv werden, daß sie eine darauf spezialisierte Existenz nicht mehr ermöglichen. Diese Erklärung stimmt mit den früher (Wartmann & Furrer 1977) diskutierten Hypothesen Piankas (1966) überein. Das Freiwerden von Nahrungsquellen erlaubt den nicht spezialisierten Arten eine relative Zunahme der Bestandesdichte und damit der Individuenzahl. Der Ausfall der Spezialisten wird also durch die verbleibenden Arten dieser Gilde kompensiert.

Im Vergleich zur Gilde 4 erlaubt die Ernährungs- und Lebensweise der herbivoren Baumvögel (Gilde 5) und der Bodenvögel (Gilden 1 und 2) eine geringere Spezialisierung. Einerseits sind durch die fehlende Mobilität der pflanzlichen Nahrung deren Versteck- und Fluchtmöglichkeiten stark reduziert, wodurch auch ein weniger spezialisierter Vogel die Nahrungsquelle ausbeuten kann. Andererseits überwiegen in der Nahrungsnische der Bodenvögel nur zwei Dimensionen im Gegensatz zum stärker dreidimensionalen Raum, den die Baumvögel ausbeuten; diese Reduktion der räumlichen Komponente erlaubt zwangsläufig weniger Spezialisierungsmöglichkeiten. Bei den herbivoren Baumvögeln sowie bei den Bodenvögeln verlaufen die jeweiligen Änderungen der Arten- und Individuenzahlen im Höhengradienten denn auch auffallend parallel. Auch für diese Gilden dürfte das Nahrungsangebot im Höhengradienten abnehmen. Da aber allfällige Spezialisten selbst bei genügendem Nahrungsangebot weniger bevorteilt sind als bei der Gilde 4, dürften die Gilden 1, 2 und 5 auch in tieferen Höhenstufen weniger Spezialisten umfassen. Diese Erklärungshypothese sollte noch durch weitere ökologische Untersuchungen überprüft werden, wobei zusätzlich zwischen Nahrungs- und Biotopspezialisten zu unterscheiden wäre. Das vorliegende Datenmaterial ist zu gering, um für die anderen Gilden (3, 6 bis 9) ähnliche Interpretationsversuche zu erlauben.

Das Konzept der ökologischen Gilden hat uns hier ermöglicht, Zusammenhänge und Unterschiede auf einer der Betrachtung der einzelnen Arten übergeordneten Ebene zu untersuchen. Diese Betrachtungsweise läßt sich im Prinzip weiter verfeinern. Hier wurde jede Vogelart entsprechend ihrer Hauptnahrungsquelle einer einzigen Gilde zugeordnet (Tab. 2); tatsächlich fressen jedoch z. B. viele herbivore Bodenvögel auch einige Kleintiere oder füttern ihre Jungen damit, und viele Baumvögel suchen auch am Boden nach Nahrung. Falls die mengenmäßige Bedeutung der einzelnen Nahrungsquellen bekannt ist, läßt sich die Gildenzugehörigkeit einer Art auch quantitativ beschreiben, z. B. 30 % Gilde 1, 40 % Gilde 2, 30 % Gilde 4. Bevor solche Angaben gemacht werden können, sind allerdings für die meisten Arten zunächst weitere etho-ökologische Untersuchungen notwendig. Bei einer Analyse aufgrund dieser verfeinerten und dadurch realistischeren Betrachtungsweise würden allerdings die Nahrungsquellen nicht mehr von «Arten» sondern von «*Art-Äquivalenten*» ausgebeutet. Der Verlust an Anschaulichkeit bei der Verwendung dieses abstrakten Begriffs ist ein Problem, das sich beim bisher allgemein verwendeten weniger präzisen, qualitativen Vorgehen kaum stellt.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Avifauna des Vorderrheintals (eines Schweizer Alpental) wurde aufgrund ihrer Nahrung und der Art des Nahrungserwerbs in sogenannte Gilden eingeteilt: Die 102 Vogelarten bilden nach dieser ökologischen Klassifizierung neun Gilden (Tab. 1). Die Ver-

änderungen des Arten- und Individuenanteils dieser Gilden entlang des Höhengradienten werden dargestellt und diskutiert. Der Einfluß der Biotopstruktur ist unverkennbar. So finden wir insbesondere eine weitgehende gegenseitige Ergänzung der relativen Individuenanteile von Baum- und Bodenvögeln.

Der Höhengradient beeinflusst die Arten- und Individuenanteile der verschiedenen Gilden in unterschiedlicher Weise, was zu folgender Interpretation führte: Die Gilde der carnivoren Baumvögel (Gilde 4) dürfte im Vergleich zu den Bodenvögeln (Gilden 1 und 2) und den herbivoren Baumvögeln (Gilde 5) einen höheren Anteil an Spezialisten aufweisen. Diese Spezialisten werden am stärksten betroffen durch die Reduktion des Nahrungsangebots im Höhengradienten.

Möglichkeiten zur weiteren Verfeinerung der Betrachtungsweise werden kurz diskutiert.

SUMMARY

*The structure of the avifauna of an Alpine valley along its elevational gradient:
II. Ecological guilds.*

Based on their major food and on their major mode of foraging, the avifauna of a Swiss Alpine valley has been grouped into guilds. Following this ecological classification, the observed 102 species make up 9 guilds. Differences in the proportion of species and individuals belonging to each guild are discussed for the avifaunas of the different altitudinal zones. The relatively constant sum of the proportions of tree-dwelling and ground-dwelling individuals particularly illustrates the crucial importance of the habitat structure.

The elevational gradient influences the numbers of species and of individuals in different ways, depending on the particular guild. This has led to the following interpretation: Compared to the ground-dwellers (guilds 1 and 2) and the herbivorous tree-dwellers (guild 5), the guild of the carnivorous tree-dwellers (guild 4) should contain a higher proportion of specialist species. These specialists are affected more strongly by the general reduction of food resources with increasing altitude.

Also, possibilities for a more refined methodological approach are briefly discussed.

LITERATUR

- EDINGTON, J. M. & M. A. EDINGTON (1972): Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.
 GLUTZ von BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
 LACK, D. (1976): Island biology illustrated by the land birds of Jamaica. Oxford.
 MACARTHUR, R. H. & J. W. MACARTHUR (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
 ORIAN, G. H. (1969): The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50: 783-801.
 PIANKA, E. R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Natur.* 100: 33-46.
 ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
 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 Alpenteales entlang des Höhengradienten. I. Veränderungen zur Brutzeit. *Orn. Beob.* 74: 137-160.

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