

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern  
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

## Die Avifauna des Naturwaldreservates Combe-Grède (Berner Jura)

Urs Schaffner

In der Schweiz gibt es heute, bis auf wenige abgelegene Gebiete in den Alpen, keine vom Menschen unbeeinflusste Natur mehr. Auch die Wälder sind mit Ausnahme letzter Urwaldreste vom Menschen stark verändert worden, sei dies durch Holzgewinnung, Beweidung, intensive Wildhege oder aus touristischen Gründen. Einzig in den Urwaldreservaten von Scatlé/Graubünden, Bödmeren/Schwyz und Derborence/Wallis sind kleine Waldflächen in ihrem ursprünglichen Aufbau erhalten geblieben.

In der Botschaft zu einem neuen eidgenössischen Waldgesetz wird der Schutz des Waldes als naturnahe Lebensgemeinschaft ausdrücklich erwähnt. Der Grundsatz der naturnahen Bewirtschaftung und Pflege des Waldes bleibt zwar aufrechterhalten, auf eine generelle Bewirtschaftungspflicht wird aber verzichtet. Waldbestände von grossem ökologischem, genetischem und ästhetischem Wert können sich selbst überlassen oder durch gezielte, extensive Bewirtschaftung erhalten werden. Es ist deshalb wichtig, dass wir uns über Voraussetzungen und Zeitbedarf für die Umwandlung eines Wirtschaftswaldes in einen urwaldähnlichen Zustand und über die zu erwartenden Veränderungen von Flora und Fauna Gedanken machen.

Die vorliegende Arbeit ist Beginn eines Langzeit-Projektes, in dem Veränderungen der Avifauna des Naturwaldreservates Combe-Grède in Verbindung mit der sich wahrscheinlich wieder einstellenden natürlichen Sukzession des Waldes verfolgt werden sollen. Dazu gehörte auch die Aufgabe, in Ergänzung zu einer bereits vorliegenden Vegetationskartierung (Kägi 1985) die

derzeitige Struktur des Waldes zu erfassen. In einem ausführlicheren, beim Naturschutzinspektorat des Kantons Bern hinterlegten Typoskript ist die Methodik der Revier- und Strukturkartierung so detailliert festgehalten, dass über Jahrzehnte direkt vergleichbare Erhebungen gewährleistet sein müssten.

Diese Untersuchung leistet einen Beitrag zur avifaunistischen Beschreibung des Tannen-Buchenwaldes und schafft Voraussetzungen für ökologische Untersuchungen an ausgewählten Vogelarten.

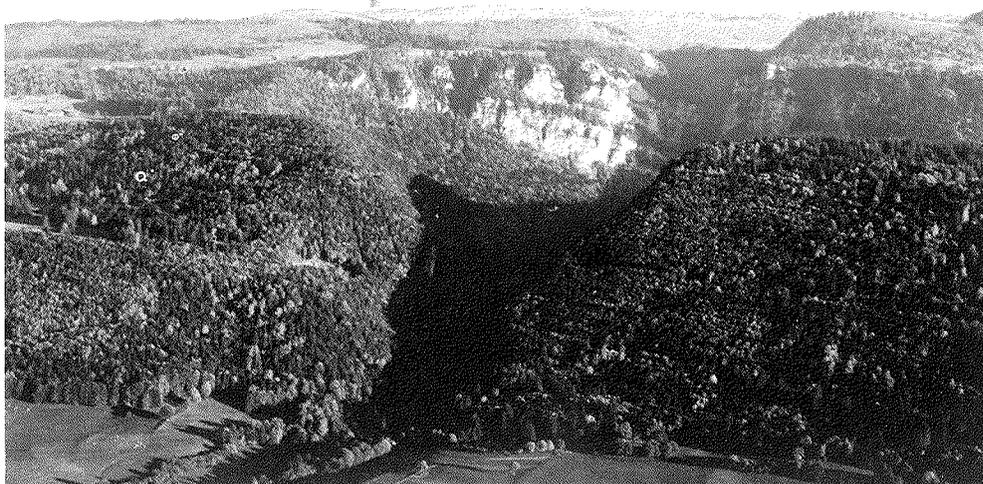
**Dank.** Ganz besonders möchte ich Prof. U.N. Glutz von Blotzheim danken, der mir als Leiter in allen Stadien der Arbeit mit wertvollem Rat zur Seite stand. Lisbeth und René Aegerter gewährten mir während meiner Feldarbeit herzliche Gastfreundschaft. Mit Dr. A. Bossert, Naturschutzinspektorat des Kantons Bern, A. Hennet, Wildhüter, und Dr. J.F. Matter, Institut Waldbau ETH Zürich, führte ich auf zahlreichen Begehungen interessante Gespräche. F. Camenisch, U. Gfeller, D. Jenny, D. Julmi, M. Notari, A. Schläpfer und mein Vater halfen im Felde, dipl. Forsting. ETH B. Pfyffer von Altishofen, Prof. H. Riedwyl, W. Christen und M. Studer gaben wertvolle Tipps für Aufnahme und Auswertung der Strukturdaten. Prof. O. Hegg, Dr. C. Marti, C. Vogel, PD J. Zettel und mein Vater lasen das Manuskript sorgfältig durch und brachten anregende Verbesserungsvorschläge.

## 2. Untersuchungsgebiet, Methodik

### 2.1. Untersuchungsgebiet

#### 2.1.1. Beschreibung

Das Untersuchungsgebiet umfasst das 96 ha grosse Naturwaldreservat Combe-Grède



**Abb. 1.** Chasseral-Nordseite mit dem Talkessel des Naturwaldreservates Combe-Grède; Aufnahmestandort Mt. Soleil, Blickrichtung SE (Mitte Oktober 1989). – *Northside of Chasseral with the basin-shaped valley of the «Combe-Grède», SE-view.*

(Koordinaten im Zentrum 47°08'N/7°02'E) und liegt auf 910–1350m ü.M. Das Naturwaldreservat (Abb. 1; im folgenden kurz NWR genannt) ist Teil des gleichnamigen Naturschutzgebietes, das sich an der Nordseite des Chasseral (Berner Jura) über eine Fläche von etwa 12km<sup>2</sup> erstreckt und vom Vallon de St-Imier bis zum Grat des Chasseral reicht.

Etwa 78ha des NWR werden von einem zentral gelegenen, geschlossenen Waldbestand bedeckt. Dieser ist auf fast allen Seiten von Felsen umgeben, welche die Combe-Grède wie einen grossen Kessel erscheinen lassen. Im Untersuchungsgebiet können somit sämtliche Expositionen gefunden werden, von extrem schattig und nordexponiert bis sonnig und südexponiert. Während die im N und NW liegenden Felsen nur schwach über die Baumwipfel hinausragen, sind die Felswände im S und E (die zur mittleren Antiklinale der Chasseralerkette gehören) bis gegen 150m hoch.

Durch das obere schluchtartige Quertal sowie aus dem Weideland beidseits der Halbklus fliessen Bäche zum tiefsten Punkt des imposanten Zirkus, wo sie sich vereinigen und durch den wiederum schluchtartig verengten unteren Ausgang nach N gegen Villeret abfliessen. Die einzelnen Bachläufe weisen nach ergiebigen Niederschlägen und während der Schneeschmelze einen starken oberirdischen Wasserabfluss auf. Bei trockenem Wetter kann das wenige Wasser vollständig in den Boden versickern. Entlang der Bachbette und am Fusse der hohen Felsen ist der Boden mit Geröll und grösseren Gesteinsbrocken bedeckt.

Die einzigen Grenzlinien zu offenem Weideland liegen im SW und NE, wo Teile der in der Umgebung des NWR verbreiteten Juraweiden auf Strecken von je etwa 50m an das Untersuchungsgebiet stossen. Dank der klaren Abgrenzung weist das NWR eine in sich geschlossene und nach aussen deutlich abgegrenzte Waldfläche

auf. Diese Abgeschiedenheit war denn auch einer der Gründe, die zur Errichtung eines Naturwaldreservates geführt haben.

Durch die nordexponierte Halbklaus führt die Wanderroute Villeret-Chasseral, die speziell an Wochenenden und Feiertagen von zahlreichen Wanderern begangen wird.

### 2.1.2. Geschichte und Zweck des Naturwaldreservates

Der von Natur aus bewaldete Talkessel wurde im 19. Jahrhundert zur Holzgewinnung praktisch vollständig gerodet und danach als Weideland genutzt. Noch heute sind die Fundamente des damals bewirtschafteten Bauernhauses zu sehen. Erst als das Gebiet gegen Ende des 19. Jahrhunderts an die von Roll'schen Eisenwerke Gerlafingen überging, forstete man den Talkessel wieder auf. Nach der Erschliessung des Gebietes wurde der Wald erneut kräftig genutzt, bis 1963 ein heftiges Unwetter die Zufahrtsstrasse durch die untere Schlucht zerstörte. Die Nutzung musste danach eingeschränkt und 1967 schliesslich vollständig aufgegeben werden.

Auf Grund eines von Leibundgut et al. (1978) erstellten Gutachtens kaufte dann 1982 der Staat Bern – das heisst das kantonale Naturschutzinspektorat – mit finanzieller Unterstützung von Bund und privaten Naturschutzorganisationen (Schweizerischer Bund für Naturschutz, Pro Natura Helvetica und Brunette-Stiftung für Naturschutz) ein 96 ha grosses Gebiet und erklärte es zum Naturwaldreservat. Gemäss Schutzbeschluss wurde damit eine Bewirtschaftung des Waldes auch für die Zukunft ausgeschlossen.

Das NWR wurde nicht nur wegen seiner Eigenschaft als «hervorragendes Natur- und Landschaftsschutzobjekt», sondern auch wegen seiner Eignung als ein «ebenso hervorragendes Forschungsobjekt» erworben (Forster 1986). Bis heute sind bereits diverse wissenschaftliche Arbeiten durchgeführt worden. So wurden in Diplomarbeiten Geologie (Guélat 1983) und Vegetation (Kägi 1985) des NWR sowie die Nah-

rungsökologie der Gemse (Lachat 1986) beschrieben. Das Institut für Waldbau ETH Zürich hat zudem das gesamte Gebiet vermessen und alle Eckpunkte eines Netzes von 100×100m an Bäumen markiert.

### 2.1.3. Meteorologie

Die Daten stammen von der Wetterstation Chasseral (1600m ü.M.), die erst seit 1981 in Betrieb ist (Tab. 1). Deshalb wurden die Frühlinge 1987 und 1988 nur mit dem 6-Jahres-Mittel der Jahre 1981–1986 verglichen und nicht mit einem sonst üblichen 10-Jahres-Mittel. Zusätzlich mass ich 1988 an einer nordexponierten (1060m ü.M.) sowie an einer südexponierten Stelle (1000m ü.M.) des Untersuchungsgebietes Maximal- und Minimaltemperaturen.

Der wohl wichtigste Unterschied zwischen den beiden Jahren bestand im vollständigen Fehlen von Spätfrösten 1988. Während auf dem Chasseral noch bis in die zweite Hälfte Mai Frost auftrat, fiel die Temperatur im Untersuchungsgebiet letztmals am 14.4. unter die Nullgradgrenze. Bereits Ende April 1988 war der Wald schneefrei. Fieder- und Finger-Zahnwurz sowie Sauerklee und Wald-Veilchen standen Mitte Mai in voller Blüte (Tab. 4). 1987 trat sowohl an der Wetterstation Chasseral als auch im Untersuchungsgebiet bis Ende Mai Frost auf. Am Mittag des 22.5.1987 wurden im NWR 10cm Neuschnee gemessen.

Im Frühling 1988 lagen in der Combe-Grède die Temperaturmaxima durchschnittlich 3,0°C (im Mai/Juni nur 2,3°C) und die -minima 2,8°C höher als bei der Wetterstation Chasseral. Das ist weniger, als allein auf Grund der Höhendifferenz zu erwarten wäre. Das NWR ist somit verhältnismässig kalt, was auf einen vom Chasseral durch die Halbklaus abfliessenden Kaltluftstrom zurückzuführen ist (Kägi 1985). Innerhalb des Untersuchungsgebietes besteht mindestens im Frühjahr eine Temperaturdifferenz zwischen nord- und südexponierter Lage, die vor allem in höheren Maximalwerten an südexponierten Stellen zum

**Tab. 1.** Witterung von März bis Juli 1987 und 1988, verglichen mit dem 6-Jahres-Mittel 1981–1986 (Daten der Wetterstation Chasseral 1600 m ü.M.; Schweizerische Meteorologische Anstalt briefl.). – *Daily means of air temperature, number of days with minimum temperature <0°C as well as daily means of precipitation and relative humidity of the air; all these data have been measured at some 500 m above the study area.*

		März	April	Mai	Juni	Juli
Lufttemperatur (°C) (Monatsmittel)	1981–86	-2,0	0,5	4,6	8,4	12,0
	1987	-5,0	2,8	2,5	7,0	10,9
	1988	-3,4	2,5	7,0	8,6	10,7
Lufttemperatur (°C) (7.00 h)	1981–86	-2,8	-0,6	3,7	7,4	10,8
	1987	-5,5	1,7	1,8	6,0	10,0
	1988	-4,4	1,6	6,2	8,1	9,4
Minimaltemperatur (°C)	1981–86	-10,2	-9,2	-4,2	-1,0	3,2
	1987	-12,9	-8,7	-5,1	-0,4	2,5
	1988	-12,4	-6,1	-1,1	0,1	2,2
Frosttage	1981–86	27,0	21,2	10,3	2,2	0
	1987	30	15	16	2	0
	1988	30	10	3	0	0
Niederschlag (mm) (Monatssumme)	1981–86	124,0	78,7	139,9	111,5	82,4
	1987	69,5	56,1	116,4	189,4	208,8
	1988	256,3	41,8	84,1	86,8	98,1
Luftfeuchtigkeit (relativ, %)	1981–86	85	82	82	83	79
	1987	82	76	85	91	89
	1988	89	83	85	84	83

Ausdruck kommt (Differenz während der Schneeschmelze etwa 5°C).

Eine Eigenheit des NWR besteht darin, dass die morgendliche Sonneneinstrahlung durch die im S und E gelegenen hohen Felsen wesentlich verzögert wird. Speziell im März/April liegen grosse Teile des Untersuchungsgebietes fast den ganzen Vormittag über im Schatten. Dieser Umstand beeinflusst nicht nur das Klima in der Combe-Grède, sondern auch die Singaktivität der Vögel. Ausser Drosseln, Tannenmeise und Waldbaumläufer singen Ende März/Anfang April alle Arten erst bei direkter Sonneneinstrahlung intensiv, d.h. gegen Mittag. Zwischen dem Frühgesang der Drosseln und dieser zweiten intensiven Singphase kann die Gesangsaktivität in der Combe-Grède für mehrere Stunden zum Erliegen kommen.

#### 2.1.4. Vegetation

Da innerhalb des NWR sämtliche Expositionen mit ihren unterschiedlichen Stand-

ort-Klimata anzutreffen sind, hat sich auch eine vielfältige Vegetation entwickelt. So sind neben grossflächig ausgebildeten Tannen-Buchenwäldern so verschiedene Waldtypen wie Hirschzungen-Ahornwald (Phyllitido-Aceretum), Block-Fichtenwald (Asplenio-Piceetum), Blaugras-Buchenwald (Seslerio-Fagetum) und Alpenkellerhals-Föhrenwald (Coronillo-Pinetum) anzutreffen.

Der heutige Wald besteht grösstenteils aus strukturarmem, hallenartigem Tannen-Buchenwald mit einer schwach ausgebildeten Unterschicht (Abb. 2). Der gleichaltrige, etwa 100jährige Bestand weist einen hohen Schlussgrad auf, so dass nur wenig Licht auf den Boden fällt und nur stellenweise eine gut ausgebildete Krautschicht gedeiht. Die Tannen-Buchenwald-Bestände sind häufig folgendermassen aufgebaut: etwa 30–35 m hohe Nadelbäume mit hohem Kronenansatz, etwas weniger hohe Laubbäume mit deutlich tieferem Kronenansatz, mehrere Nadel- und Laubbäume, die nur bis in das Mitteldrittel des Vegetationsrau-

mes hineinragen, sowie einzeln eingestreute junge Bäume und Sträucher im untersten Drittel. Die Kronenschicht wird vorwiegend aus Buche (etwa 40%), Fichte (30%), Tanne (20%) und Bergahorn (10%) gebildet. Als Einzelbäume beigemischt sind Bergulme, Esche, Waldföhre und gepflanzte Lärchen und Weymouthkiefern (Details s. Kägi 1985).

An den tiefsten Stellen des Talkessels und am daran anschliessenden NW-Hang sowie am NE-Rand des NWR zeugen Fichten-Pflanzbestände von einer um die Jahrhundertwende erfolgten Aufforstung. Diese Fichtenforste weisen einen noch extremer einschichtigen Aufbau als die Tannen-Buchenwald-Bestände auf. Jungwuchs stirbt in solchen Monokulturen schnell ab oder kommt gar nicht erst auf. Gegen die Felsen hin verändert sich der Charakter des

Waldes, indem er immer mehr in reinen Laubwald übergeht und der Kronenansatz der Bäume bis auf den Boden reicht. Auf den mobilen Böden im Steinschlagbereich der markanten Felsen hat sich lichter Ahorn-Buchenwald oder reiner Ahornwald entwickelt. Die Buche und besonders der Bergahorn besitzen an solchen Stellen gegenüber Nadelbäumen den Vorteil, dass sie Stockausschläge bilden können und Jungwuchs somit durch Steinschlag weniger nachhaltig geschädigt wird.

Eine ausgeprägte Unterschicht aus Sträuchern und jungen Bäumen findet man vor allem auf dem flachen Boden des Talkessels, doch ist diese künstlichen Ursprungs (viele gepflanzte Ahorne und Ulmen). Sonst sind Sträucher und Jungwuchs nur entlang den Bachläufen, unter den südexponierten Felsen (Blaugras-Buchenwald)



**Abb. 2.** Typischer Tannen-Buchenwald-Bestand mit einschichtiger Struktur und durchmesserschwachen Bäumen (Aufnahme von Mitte April 1987). – *Typical, one-layered Abieti-Fagetum-stock with small trunks.*



**Abb.3.** Windwurffläche unterhalb der Corne de l'Est (18. Februar 1988). Im Winter werden die aus der geschlossenen Schneedecke herausragenden Baumleichen regelmässig von Tannenmeise, Haubenmeise, Sumpfmeise, Kleiber, Wintergoldhähnchen und Schwarzspecht nach Nahrung abgesucht. – *Gale-thrown patch of the nature forest reserve at the base of the rocks.*

oder an den wenigen Stellen zahlreich, wo durch Ausfall mehrerer Überstände eine Lichtung entstanden ist. Die für Tannen-Buchenwälder typisch spärliche Strauchschicht (Moor 1952) scheint in der Combe-Grède zusätzlich unter der Kälte und der hohen Luftfeuchtigkeit zu leiden (Kägi 1985).

Charakteristisch für das NWR sind die vielen stehenden oder gestürzten abgestorbenen Bäume. Mit Ausnahme einzelner durch Steinschlag entrindeter Ahorne sind dies fast ausschliesslich Fichten oder Tannen. Die liegenden Stämme mit den ausge-rissenen Wurzeltellern bilden zusammen mit den grossen Steinen stellenweise ein abwechslungsreiches Bodenrelief (Abb.3).

## 2.2. Methodik der Brutvogel-Bestandserfassung

Das Untersuchungsgebiet wurde nach einem Pilotjahr 1987 mit ungenügender Drosselkartierung von Ende März bis Mitte Juli 1988 intensiv bearbeitet. Etwa 70ha des NWR erfasste ich mit der Revierkartierung, während die Vögel der restlichen, schwer begehbaren 26ha – vor allem Felspartien – nur qualitativ untersucht wurden. Die Revierkartierungsfläche (kurz RF) enthielt 68ha des zusammenhängenden Waldes im Talkessel (etwa 80% Tannen-Buchenwald, 12% natürlicher oder gepflanzter Fichtenwald und 8% Buchen- bzw. Ahornwald) sowie die 2ha grosse obere Schlucht. Ich erhob 14 Morgen-, 1 Tages- und 3 Abendaufnahmen, wobei für die einmalige vollständige Erfassung der 70ha

morgens 4, abends 6 Begehungen nötig waren.

Normalerweise führte ich die Begehung mit einem Zeitaufwand von etwa 2,5h/10ha durch. Ich trug dabei sämtliche optischen und akustischen Registrierungen von Individuen sowie Funde von Nestern, leeren Eierschalen oder Federn möglichst exakt auf Karten im Massstab 1:2200 ein. Die erhobenen Daten wurden schon früh in der Brutsaison in die Artkarten übertragen, aus denen die kritischen Punkte bezüglich der Revierverteilung schnell ersichtlich wurden. Mittels Ansitzen, Verfolgen der Revierinhaber oder Nestersuche versuchte ich, solche Unsicherheiten gezielt zu klären.

Je nach Jahres- und Tageszeit wurden bei der Kartierung einzelne Vogelarten intensiver bearbeitet. So führte ich beispielsweise von Ende März bis Mitte Mai in der ersten 1/2h nach Gesangsbeginn eine Drosselkartierung durch, während der ich rasch durch den Wald schritt. Dieses Vorgehen sollte dazu dienen, bei einer Begehung möglichst viele gleichzeitig singende ♂ der zu dieser Zeit überdurchschnittlich aktiven Arten zu erfassen. Bei Registrierungen gleichzeitig singender ♂ (kurz RgsM) darf mit grosser Wahrscheinlichkeit auf zwei verschiedene Reviere geschlossen werden, besonders wenn am Ende der Brutzeit von diesen Stellen noch weitere revieranzeigende Registrierungen vorliegen.

RgsM sind bei der Ausscheidung von Papierrevieren aus verschiedenen Gründen von grosser Bedeutung: (1) Häufig liegen am Ende einer Brutperiode die Daten einer Art mehr oder weniger gleichmässig über das ganze Untersuchungsgebiet verteilt. (2) Mehrfachregistrierungen eines einzelnen Individuums können bei langsamer oder nicht geradliniger Begehung durchaus vorkommen. (3) Oft erweist sich eine «Klumpung» von Daten nicht als Revierzentrum, sondern als Reviergrenze. (4) Das Problem der extremen Reviergrössen (z.B. Snow 1965, Berthold 1976) kann mit Hilfe der RgsM angegangen werden. Sehr kleine Reviere sind schnell als solche erkennbar; bei

grossen Revieren empfiehlt sich zusätzlich das Verfolgen der Revierinhaber. (5) Dass eine Erhöhung der Anzahl Kontrollen über einen gewissen Grenzwert die Verwirrung auf den Artkarten verstärken würde (Snow 1965 über die Amsel), trifft nach den in dieser Arbeit gemachten Erfahrungen bei einer konsequenten RgsM nicht zu. (6) Arten mit überlappenden Reviergrenzen (z.B. Tannenmeise) bieten einige Schwierigkeiten bei der Revierausscheidung ohne RgsM.

An Stellen ohne RgsM wurden die Papierreviere nach den Empfehlungen von Erz et al. (1968) abgetrennt. Solche Stellen lagen entlang den 3 Bachläufen, wo zur Zeit der Schneeschmelze oder nach Gewittern das rauschende Wasser den Gesang von Sommergoldhähnchen, Wintergoldhähnchen, Gimpel oder Haubenmeise übertönte.

In die Auswertung miteinbezogen wurden sämtliche Reviere, von denen am Ende einer Brutperiode mindestens 3 revieranzeigende Registrierungen innerhalb der Grenzen der RF vorlagen. Papierreviere, die zusätzlich revieranzeigende Registrierungen ausserhalb der RF aufwiesen oder unmöglich nur die im Untersuchungsgebiet liegende Fläche umfassen konnten, zählten als halbe Reviere. Bei Sing- und Ringdrossel trennte ich aus den in Kap. 3.3. zu schildernden Gründen keine Reviere. Wenn das Zentrum eines Bündels zusammengehörender Registrierungen innerhalb der RF-Grenzen lag, wurde es als «Revier» gezählt, sonst vollständig weggelassen. Die zu einem Revier gehörenden Registrierungen umgrenzte ich schliesslich mit einer Linie. Diese Linien sind nicht als exakte Reviergrenzen zu verstehen; sie zeigen aber ungefähre Lage und Verteilung der Reviere. Reviergrössen wurden deshalb nur in Ausnahmefällen berechnet, nämlich wenn bei hoher Siedlungsdichte Reviergrenzen nach allen Seiten mit RgsM gesichert waren (z.B. Singdrossel) bzw. einzelne Revierinhaber wiederholt verfolgt wurden (Waldlaubsänger, Haubenmeise).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Avifauna der Revierkartierungsfläche

Die Zusammensetzung der Brutvogelarten war in beiden Jahren praktisch identisch; einzig die Kohlmeise brütete nur 1987, der Baumpieper nur 1988 unmittelbar am Rande der RF (Tab. 2). Somit wurden 1987 und 1988 insgesamt 28 zumindest teilweise im geschlossenen Waldbestand sowie 3 unmittelbar an den Grenzen der RF nistende Vogelarten (Kohlmeise, Baumpieper, Rabenkrähe) registriert.

Die Artenliste enthält mit dem Grünspecht eine Art der Roten Liste (Zbinden 1989) und weist mit dem Schwarzspecht einen Charaktervogel der Tannen-Buchwälder auf. Bemerkenswert sind die Siedlungsdichten einzelner Arten wie Tannenmeise, Singdrossel, Ringdrossel, aber auch Heckenbraunelle und Misteldrossel. Aus Tab. 2 und Abb. 7 wird ersichtlich, dass Arten mit mehr als 5% Anteil der Gesamt-Siedlungsdichte (Tannenmeise, Singdrossel, Buchfink, Sommergoldhähnchen, Ringdrossel und Wintergoldhähnchen) 69% aller Reviere stellen; die restlichen 22 Vogelarten machen somit nicht einmal  $\frac{1}{3}$  der absoluten Revierzahl aus.

Bei der Einteilung nach Neststandort liegen die Kronenbrüter sowohl arten- als auch individuenmässig an 1. Stelle, gefolgt von den Höhlen-, Boden- und Buschbrütern (Tab. 3). Bei den Nahrungsgilden figurieren die carnivoren Baumvögel vor den carnivoren Bodenvögeln. Die herbivoren Bodenvögel (Waldhühner, Tauben, verschiedene Finkenarten) fehlen sogar vollständig. Die Vegetation spielt somit nur eine indirekte Rolle beim Nahrungserwerb, indem sie Lebensraum der Nahrungstiere ist. Auch die insectivoren Ansitzjäger Trauer- und Grauschnäpper fehlen in der Combe-Grède.

Von den im NWR brütenden Zugvogelarten, worunter sich auffallend wenig Langstreckenzieher befinden, hielten sich im Oktober noch Sommergoldhähnchen sowie vereinzelte Sing- und Ringdrosseln auf der

**Tab. 2.** Brutvögel der Waldfläche der Combe-Grède (70 ha) 1988. Unter Anzahl Reviere sind in Kolonne a die nur teilweise auf der Revierkartierungsfläche (RF) gelegenen Reviere voll, in Kolonne b halb berücksichtigt; Vogelarten in Klammern = entweder 1988 (+) oder 1987 (-) unmittelbar an der Grenze der RF brütend. Weitere Erläuterungen s. Text. – *Total number of territories and density (territories/10 ha) of the breeding bird assemblage on the mapping plot (70 ha) in 1988. Looking at the amount of territories, column (a) shows all the territories, even if they are partially located outside the area. In column (b), these particular territories count only half. Species in brackets had been breeding at the border of the study area, either in 1987 (+) or in 1988 (-).*

Arten	Anzahl a)	Reviere b)	R/10 ha
Tannenmeise	89	87,5	13
Singdrossel	64	64	9
Buchfink	48	47	7
Sommergoldhähnchen	46	45	6
Ringdrossel	42	42	6
Wintergoldhähnchen	30	29,5	4
Rotkehlchen	25	22,5	3
Zaunkönig	15	13	2
Waldbaumläufer	13	12,5	2
Waldlaubsänger	12	11	2
Gimpel	11	11	2
Amsel	11	10,5	2
Sumpfmeise	11	9,5	1
Haubenmeise	9	8,5	1
Kleiber	10	8	1
Mönchsgrasmücke	5	5	0,5
Tannenhäher	6	4,5	0,5
Eichelhäher	4-5	4-5	0,5
Misteldrossel	4	3,5	0,5
Heckenbraunelle	3	2,5	0,5
Buntspecht	2	2	0,5
Bergstelze	2	1,5	
Grünspecht	2	1	
Waldkauz	2	1	
Schwarzspecht	2	1	
Mäusebussard	1	0,5	
Sperber	1	0,5	
Kuckuck	1	0,5	
(Rabenkrähe)	+		
(Baumpieper)	+		
(Kohlmeise)	-		
28 (31)	472	450	ca. 65

RF auf. Im Winter verliessen Zaunkönig, Rotkehlchen sowie der grösste Teil der Buchfinken und Amseln das NWR. Um so erstaunlicher ist deshalb, dass neben dem Bergfink auch Weidenmeise, Kohlmeise

und sogar Blaumeise im NWR überwintern, also Arten, die im Gebiet nicht brüten.

Die Ankunft der ersten Mönchsgrasmücken (Erstregistrierungen im NWR am 28.4.1987 bzw. 7.5.1988) und Waldlaubsänger (28.4.1987 bzw. 5.5.1988) fiel in beiden Jahren mit der Blattentfaltung bei der Buche zusammen (erste vollständig entfaltete Blätter am 29.4.1987 bzw. 2.5.1988). Der Schlüpfbeginn der in Tab. 4 aufgeführten Vogelarten erfolgte bezüglich Kalenderdatum später, im Vergleich mit der Vegetationsentwicklung jedoch etwa zur gleichen Zeit wie in tieferen Lagen.

### 3.2. Brutvögel der Felsen

Ausserhalb der RF, also im felsigen Teil des NWR, brüteten in beiden Jahren Hausrotschwanz (5 Paare) und Mauerläufer (1 Paar). Das Ausfliegen von jungen Wanderfalken beobachtete ich 1987, von jungen Kolkkraben 1988; beide Arten waren aber während der ganzen Untersuchungsperiode

anwesend. 1988 lagen 2 Berglaubsänger-Reviere am Fusse der nordexponierten Felsen.

### 3.3. Kommentar zu ausgewählten Arten

#### *Sperlingskauz*

Ende Mai 1987 gelang der Nachweis eines rufenden ♂. Von dieser Art liegt aus der weiteren Umgebung des NWR kein Brutnachweis vor (M. Juillard mdl.); die nächstgelegenen bekannten Brutplätze befinden sich am Napf (etwa 70km entfernt) sowie im Waadtländer Jura (eventuell auch im Neuenburger Jura im Tal von La Brévine, etwa 40km entfernt, Glutz & Bauer 1980). H. R. Flück (zit. Glutz & Bauer 1980) vermutet, dass der Sperlingskauz sporadisch die südlichste Jurakette bis in den Solothurner Jura bewohnt. Die an zwei Tagen der gleichen Woche gemachten Registrierungen dürfen natürlich noch nicht als Bruthinweis interpretiert werden. Günstige Lebensräume wären aber in der Region vorhanden (z.B. Forêt de St. Jean).

**Tab. 3.** Nist-, Nahrungs- und Zuggilden der Brutvögel der RF (Nistgilden ohne Kuckuck), deren Siedlungsdichte und Anteil an der Gesamtzahl aller Reviere. Nahrungsgilden nach Wartmann (1978), Zuggilden nach Beobachtungen aus dem NWR. – *Guilds of nesting, feeding and migratory habits of the breeding bird community on the mapping plot; number of species, abundance and percentage of total number of territories.*

Gilde	Arten	R/10 ha	Revier-Anteil (%)
<b>Nistgilden:</b>			
Bodenbrüter	4	7	11
Buschbrüter	3	3	4
Höhlenbrüter	9	20	29
Kronenbrüter	11	36	56
<b>Nahrungsgilden:</b>			
carnivore Bodenvögel	8	23	35
herbivore Bodenvögel	–	–	–
Stammkletterer	5	4	5
carnivore Baumvögel	9	35	54
herbivore Baumvögel	3	3	5
Vertebraten-Ansitzjäger	1	0,1	0,2
Insekten-Ansitzjäger	–	–	–
Flugjäger	2	0,2	0,3
<b>Zuggilden:</b>			
Langstreckenzieher	3	2	3
Kurzstreckenzieher	5	23	36
Strichvögel	5	14	21
Standvögel	15	26	40

**Tab. 4.** Schlüpfbeginn verschiedener Vogelarten des NWR im Vergleich mit der Phänologie der Vegetationsentwicklung; + = wahrscheinlicher bis sicherer Schlüpfbeginn; (+) = Möglicher, jedoch unsicherer Schlüpfbeginn; - = einzelne Individuen der Art in Blüte; # = praktisch alle Ind. der Art in Blüte; \* = Buchen-Blattentfaltung (an schattiger Lage). Wissenschaftliche Pflanzennamen im Anhang. – *Hatching date of some species on the study area in relation to phenology of plants.* + = beginning of hatching; \* = unfolding of leaves in shady sites; - = some individuals flowering; # = practically all individuals flowering; scientific names of plants in appendix.

Monat Woche	April				Mai				Juni				Juli		
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Kolkrabe	+														
Wanderfalke				+											
Ringdrossel						+	+								
Buchfink						(+)	+								
Kleiber							+								
Singdrossel								+							
Sommergoldhähnchen									+						
Waldbaumläufer									+						
Haubenmeise									+						
Tannenmeise									+	+					
Gimpel									(+)	(+)					
Sumpfmeise										+					
Mauerläufer										(+)	+				
Bergstelze														+	
Waldlaubsänger															+
Buche															*
Stinkende Nieswurz			-	-	-										
Weisse Pestwurz			-	-	-	#	-								
Gewöhnliche Schlüsselblume						-	-	#	-	-					
Wechselblättriges Milzkraut					-	-	-	#							
Sumpf-Dotterblume						-	-	-							
Ausdauerndes Bingelkraut						-	-	#	#	-	-				
Gewöhnlicher Sauerklee							-	#	#						
Fieder-Zahnwurz							-	-	#	-	-				
Finger-Zahnwurz							-	-	#	-	-				
Wald-Veilchen								-	#	-					
Wiesen-Schaumkraut										-					
Frühlings-Platterbse										-	-	-			
Waldmeister										-	#	#	#	-	
Bärlauch										-	-	#	#	-	
Wald-Vergissmeinnicht										-	-	-	-	-	
Wald-Storchenschnabel										-	-	-	-	-	
Echte Goldnessel										-	-	-	-	-	
Ähren-Rapunzel										-	-	-	-	-	
Rotes Geissblatt												-	-	-	
Berberitze												-	-	-	
Europäische Sanikel												#	#	#	

### *Buntspecht*

Trotz des zahlreich vorhandenen Totholzes und eines wahrscheinlich recht grossen Nahrungsangebotes wies der Buntspecht eine geringe Siedlungsdichte von 3 bzw. 2 R/70ha auf, wobei sich sämtliche Reviere in der SW-Hälfte des NWR befanden. Die Verteilung der gefundenen Buntspechthöh-

len lässt vermuten, dass die NE-Hälfte zur Brutzeit seit längerer Zeit nicht bzw. kaum besiedelt wird.

Die Rufaktivität war in beiden Brutperioden schwach. Während im Mittelland Buntspechte schon im März regelmässig zu hören waren, lag 1988 bis zum 26.4. nur eine einzige Registrierung aus der RF vor.

Bis Mitte Juli blieb die Anzahl sämtlicher Registrierungen mit 17 ähnlich gering wie 1987 (16 Registrierungen). Damit unterschied sich der Buntspecht bezüglich Rufaktivität deutlich von Schwarz- und Grünspecht.

#### *Ringdrossel*

Die Ringdrossel kehrte 1988 früh in das Untersuchungsgebiet zurück: bereits Ende März waren praktisch alle späteren Reviere besetzt. Die morgendliche Gesangsaktivität verschob sich bei dieser Art im Verlaufe des Frühlings von über Stunden anhaltendem Gesang am Vormittag (Ende März) zu etwa 20 min dauerndem intensivem Gesang bei Dämmerungsbeginn (unmittelbar nach Rotkehlchen, noch vor Singdrossel) im April und Mai. Während einige Singdrosseln auch Anfang Juli noch intensiv sangen, liess die Gesangsaktivität der Ringdrossel bereits in der ersten Hälfte Juni nach; so wurde am 16. 6. 1988 noch eine einzige singende Ringdrossel vernommen. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass die meisten Ringdrosseln nur eine, die Singdrosseln jedoch normalerweise zwei Jahresbruten zeitigen (Glutz 1962).

Einer der interessantesten Aspekte der Avifauna des NWR ist die hohe Siedlungsdichte der Ringdrossel. Sie betrug 1988 für die gesamte RF 6 R/10ha, für die von der Ringdrossel besiedelte Fläche sogar 8 R/10ha. Mit 12–15 R/14ha bei Flüelen (Meier 1954) und 10 R/12ha bei Lenk (Luder 1981) wurden zwar kleinräumig schon ähnliche Dichten gefunden, doch dürfen solche Werte auf Grund der unregelmässigen Siedlungsdichte nicht auf grössere Flächen umgerechnet werden. In der Combe-Grède bewohnt die Ringdrossel den geschlossenen Wald schattiger Lagen ab etwa 1000m ü.M. (tiefstgelegener Brutnachweis auf 960m ü.M.). Nach Glutz (1962) zeigt die Art normalerweise eine Vorliebe für lichte Bestände mit in der Nähe gelegenen offenen Stellen, die sie zum Nahrungserwerb benötigt. Mehrere Beobachtungen wiesen im NWR jedoch darauf hin, dass die Brutvögel der Revierkartierungsfläche ihre Nahrung (zu-

mindest teilweise) im Waldesinnern auf dem Boden suchten.

Die Ringdrosseln «markierten» zwar morgens und abends die einzelnen Neststandorte durch Gesang, hielten jedoch tagsüber keine Reviergrenzen ein. Einzelne flogen z.T. über längere Distanzen an mehreren Nestern vorbei, ohne angegriffen zu werden. Zudem konnten auch zur Brutzeit 2 ♂ nebeneinander bei der Nahrungssuche auf dem Waldboden unmittelbar unter einer Singwarte eines Ringdrossel-♂ beobachtet werden.

Die ersten flüggen Jungvögel waren am 24. 5. 1987 bzw. am 21. 5. 1988 zu sehen. In beiden Jahren konnten dann bis Juli mehr oder weniger regelmässig weitere frischflügge Jungvögel beobachtet werden. Da nach dem Legebeginn durchaus noch grosse Schneemengen fallen können und die teilweise weithin sichtbaren Nester eventuell einem grossen Feinddruck ausgesetzt sind, sind erhebliche Brutaufschläge zu erwarten. Ausfliegedaten sowie späte Beobachtungen von Kopulation (4. 5. 1988) und Nestbau (6. 5. 1988) lassen tatsächlich auf eine hohe Verlustrate und entsprechend viele Ersatzgelege oder stark gestaffelten Beginn des Brutgeschäfts schliessen. Ähnliches ist bei der Singdrossel festzustellen.

#### *Amsel*

Die Gesangsaktivität der Amsel beginnt im NWR erst im April (früheste Gesangsregistrierung am 5. 4. 88) und erreicht das Maximum im Mai. Mit Schwergewicht in den Abendstunden konnte im Mai und Juni der Gesang der Amsel zu jeder Tageszeit vernommen werden, während die Ring- und Singdrosseln zu dieser Zeit fast ausschliesslich in der Dämmerung zu hören waren.

Die Amsel besiedelt den Chasserall-Nordhang über das Untersuchungsgebiet hinaus bis gegen 1350m ü.M. Die vertikale Überschneidung der Brutverbreitung von Amsel und Ringdrossel beträgt somit für diese Region 350–400m, wobei die Ringdrossel bereits ab 1000m ü.M. deutlich häufiger ist als die Amsel.

*Singdrossel*

Mit den für 1988 bestimmten 64 Revieren (9 R/10ha) war die Singdrossel nach der Tannenmeise die zweithäufigste Vogelart des NWR, obwohl auf der RF die Unterschicht nur schwach ausgebildet ist; Fichten-Jungwuchs oder wenigstens vereinzelt Klein-fichten als Nestbäume gelten für die Singdrossel im Alpenraum als wichtige Vegetationskomponenten (Glutz 1962 u.a.). Wie die Ringdrossel hält auch die Singdrossel tagsüber die Reviergrenzen nicht ein und kann bei der Nahrungssuche in andere Reviere eindringen, ohne verjagt zu werden. Eine genaue Angabe der Reviergrösse ist deshalb schwierig, doch kann auf Grund der Singwarten innerhalb eines Reviers und dem Abstand zum nächsten Sänger für einzelne Reviere auf eine Grösse von etwa 0,6–1,2ha geschlossen werden.

Eine wichtige Nahrungsquelle stellt im NWR die Weinbergschnecke *Helix pomatia* dar, von der auf der ganzen RF aufgebroschene Schalenstücke zu finden sind.

*Misteldrossel*

Die Registrierung einer singenden Misteldrossel Ende Februar lässt auf (zumindest teilweise) Überwinterung oder auf sehr frühe Rückkehr schliessen. Ende März und im April sangen die Misteldrosseln zum Teil frühmorgens, vor allem aber über die Mittagstunden.

Die Misteldrossel ist auf der RF weniger häufig als in der Umgebung. Sie zeigt dabei eine Präferenz für Waldränder mit daran anschliessenden Weideflächen, die zur Nahrungssuche genutzt werden. Die verhältnismässig geringe Siedlungsdichte auf der RF lässt sich deshalb mit dem weitgehenden Fehlen von Waldrändern erklären (vgl. Kap.2.1.).

Ende März und Anfang April 1988 wurden mehrere Misteldrosseln im NWR an Stellen beobachtet, an denen sich keine Reviere befanden. In jenem Jahr setzte die Ausaperung zuerst im Wald und erst später auf den umliegenden Juraweiden ein. Dieser Umstand könnte Misteldrosseln, die Reviere an Waldrändern (also ausserhalb

der RF) besassen, zur Nahrungssuche in den geschlossenen Wald des NWR gelockt haben.

*Waldlaubsänger*

Der Durchzug des Waldlaubsängers hielt von Ende April/Anfang Mai bis in den Juni an, so dass schliesslich nur diejenigen Stellen als Reviere berücksichtigt wurden, die nach Mitte Juni noch besetzt waren (1987 6 von 11, 1988 12 von 18 Stellen mit mindestens 3 revieranzeigenden Registrierungen).

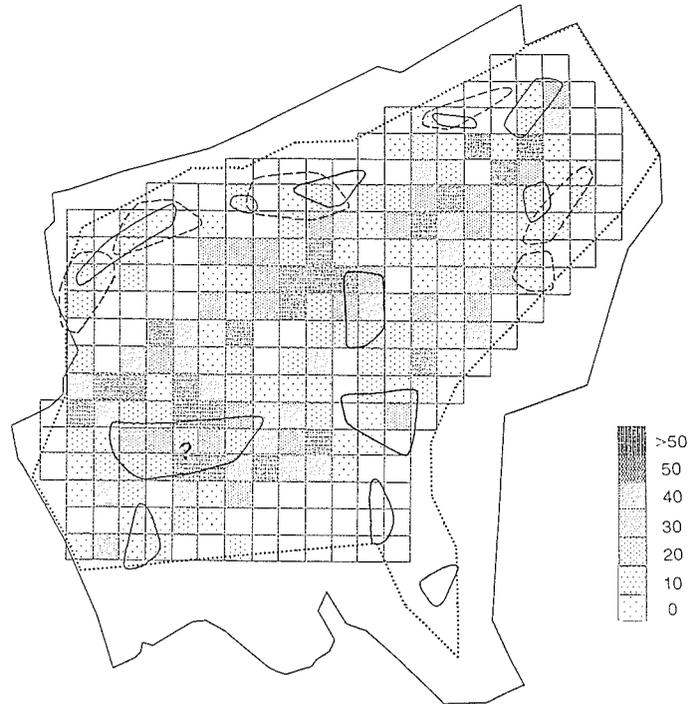
Innerhalb der RF wählt der Waldlaubsänger vor allem Standorte mit hohem Buchenanteil im Oberdrittel aus, kann seine Reviere aber auch in Fichtenbeständen mit eingesprengten Laubbäumen anlegen. Tannenreiche Waldpartien werden jedoch gemieden (Abb.4). Im kühlen Frühling 1987 lagen sämtliche Reviere an klimatisch begünstigten Standorten, während 1988 bei überdurchschnittlich warmen Temperaturen auch schattige Waldteile besiedelt wurden. Offensichtlich kann diese Art – sofern sie ideale Vegetationsstrukturen vorfindet – auch in klimatisch ungünstigen Wäldern zahlreich brüten, während sie in südexponierten, reich strukturierten Tannen-Buchenwald-Beständen nur sporadisch zu finden ist. In den von Frochot (1971) untersuchten plenterartigen Wäldern (Futaie jardinée) fehlt der Waldlaubsänger.

Es fällt auf, dass beim Waldlaubsänger die Reviere im Gegensatz vor allem zu jenen der Standvogelarten (Haubenmeise, Waldbaumläufer u.a.) auch bei relativ geringer Siedlungsdichte klein sind, grössere Waldteile also überhaupt nicht besiedelt werden. Auf der RF umfassten die Papierreviere mit Ausnahme eines wahrscheinlich unverpaarten ♂ höchstens 1 ha, verschiedentlich sogar nur etwa 1/2 ha (bei Haubenmeise z.T. 3 ha).

*Tannenmeise, Weidenmeise, Kohlmeise*

Die Tannenmeise erreichte mit 12 bzw. 13 R/10ha für die beiden Brutperioden eine für Schweizer Verhältnisse offenbar überdurchschnittliche Siedlungsdichte (Glutz

**Abb. 4.** Revierverteilung des Waldlaubsängers 1987 (gestrichelte Linien) und 1988 (ausgezogene Linien) im Vergleich mit der relativen Deckung der Weisstanne im Oberdrittel. Im Revier mit Fragezeichen blieb das ♂ wahrscheinlich unverpaart. Seitenlänge eines Quadrats 50 m. – *Distribution of the Wood Warbler 1987 (broken line) and 1988 (line) compared to the relative cover of Abies alba in the upper third of vegetation.*



1962). Dabei scheint sie im Untersuchungsgebiet viele günstige Nistmöglichkeiten am Boden oder in Baumfüssen zu finden. Von 8 gefundenen Nisthöhlen befanden sich 3 in Bodenlöchern, 3 in Baumfüssen und 2 in Baumstämmen. Zudem konnten 2 Tannenmeisen-Paare bei der «Höhlen-Inspektion» beobachtet werden; dabei flogen sie von Baumfuss zu Baumfuss und verschwanden in verschiedenen Löchern, tauchten aber bald wieder daraus auf.

In Anbetracht des zahlreich vorhandenen Totholzes wäre die Weidenmeise als Brutvogel des NWR zu erwarten. Sie scheint jedoch zur Brutzeit die N-Seite des Chasseral allgemein viel spärlicher zu besiedeln als die S-Seite.

Die Kohlmeise ist zwar auf der Chasseral-Nordseite an sonnigen Waldrändern oder auf Weiden mit freistehenden Bergahornen bzw. Buchen bis etwa 1350m ü.M. regelmässiger Brutvogel, bewohnt aber in

diesen Höhenlagen den geschlossenen Wald nicht mehr. 1988 hielt sich ein singendes ♂ eine Woche lang mitten auf der RF auf, doch blieb dieser Versuch einer Reviergründung erfolglos.

#### *Mauerläufer*

Ausser in den Wintermonaten hielt sich der Mauerläufer regelmässig im NWR auf. Die Niststellen lagen 1987 und 1988, nur etwa 40m voneinander entfernt, am gleichen Felskopf. Die Altvögel fütterten jeweils in den letzten Junitagen (Eiablage etwa Ende Mai/Anfang Juni).

Der Mauerläufer sucht seine Nahrung vorwiegend an den Wänden oder auf den Querbändern der hohen Felsen. Aussergewöhnlich war die Beobachtung eines am 6. 7. 1988 mitten im geschlossenen Wald auf dem Boden und am liegenden Totholz nach Nahrung suchenden Individuums.

### *Erlenzeisig, Fichtenkreuzschnabel*

Erlenzeisig und Fichtenkreuzschnabel wurden zwar zu verschiedenen Jahreszeiten im NWR nachgewiesen, doch blieben für beide Arten Bruthinweise aus. Da Erlenzeisig und Fichtenkreuzschnabel in einzelnen Jahren in einem Gebiet fehlen, in anderen dann plötzlich wieder als häufige Brutvögel auftreten können, ist ein unregelmässiges Brüten dieser Arten auf der RF nicht auszuschliessen.

## 4. Diskussion

### 4.1. Methodik

Die Revierkartierung gilt bei synökologischer Fragestellung als bewährteste Methode zur Ermittlung von Brutvogel-Siedlungsdichten. In Anbetracht der zahlreichen Fehlermöglichkeiten (Berthold 1976) weichen aber auch die Ergebnisse von Revierkartierungen mehr oder weniger stark vom effektiven Brutbestand ab. Oft wird deshalb eine möglichst umfassende Standardisierung gefordert, damit Arbeiten verschiedener Autoren aus verschiedenen Gegenden wenigstens vergleichbar würden. Anzahl Kontrollen pro Jahr, tageszeitliche bzw. jahreszeitliche Verteilung der Kontrollgänge, Dauer der Begehung und Anzahl notwendiger Registrierungen pro Revier können problemlos fixiert werden. In verschiedenen Empfehlungen (Zusammenfassung in Berthold 1976, S. 4-6) ist dies in Form von Minimalangaben auch gemacht worden. Eine ganze Reihe anderer Faktoren, wie Eigenheiten des Untersuchungsgebietes (Vegetationsstruktur, Sonnen-/Schattenlage, Höhenlage, Ausaperung), der vorkommenden Vogelarten (Siedlungsdichte, Gesangsaktivität, Legebeginn) oder des Bearbeiters (Erfahrung, Stimmung, Konzentrationsfähigkeit), lassen sich hingegen nicht standardisieren. Solche Umstände können jedoch die Resultate einer Untersuchung ebenfalls erheblich beeinflussen. Gerade durch Fixierung der standardisierbaren Parameter würde dem For-

scher aber die Möglichkeit genommen, auf spezifische Eigenheiten reagieren zu können. Unter diesen Bedingungen darf auch keine Erleichterung der Vergleichbarkeit verschiedener Arbeiten erwartet werden.

Auch die Combe-Grède mit den darin vorkommenden Vogelarten weist verschiedene Eigenheiten auf, von denen hier einzelne aufgezählt werden sollen: (1) Die verzögerte morgendliche Sonneneinstrahlung im NWR führt (wie in Kap. 2.1.3. beschrieben) dazu, dass die Singaktivität nach dem Drosselgesang für längere Zeit zum Erliegen kommt. (2) Der im NWR gegenüber tieferen Lagen verschobene Legebeginn der meisten Vogelarten (z.B. beim Kleiber Ende April, in den Niederungen Anfang April, bei der Haubenmeise Mitte Mai bzw. Mitte April und beim Waldlaubsänger um den 20. Juni bzw. Mitte Mai etc.; Angaben für die Niederungen aus Glutz 1962) hat grossen Einfluss auf den Verlauf der Gesangsaktivität im Frühjahr. (3) Die Siedlungsdichte von Arten wie Sumpfmeise (Gesangsaktivität schon anfangs Mai stark reduziert) oder Gimpel (erst im Juni hohe Gesangsaktivität) könnten nach den Mindestangaben der verschiedenen Empfehlungen nicht klar erhoben werden. (4) Die Drosseln, deren Erfassung im NWR Ende Mai abgeschlossen sein muss, sangen auch bei Nebel oder leichtem Regen (also bei länger anhaltender Dämmerung) intensiv. Solche Vormittage würden unberücksichtigt bleiben, dürften Begehungen nur bei schönem Wetter durchgeführt werden. (5) Schliesslich hätte eine strikte Anwendung der Empfehlungen für die Sylviiden deutlich mehr Reviere ergeben, als in der 2. Hälfte Juni noch besiedelt waren (bei Mönchsgrasmücke 10 statt 5, bei Waldlaubsänger 18 statt 12; vgl. Kap. 3.3.).

Ein Teil der oben erwähnten Probleme könnte mit einer hohen vorgeschriebenen Anzahl Begehungen behoben werden. Geht man davon aus, dass pro Papierrevier mindestens 3 Registrierungen vorliegen müssen (Svensson 1978), dies aber wenigstens 8 gültige Kontrollen bedingt (I.B.C.C. 1969), so wären für Wälder hö-

herer Lagen im Minimum 13 vollständige Kontrollen nötig. Schnäpper und Zweigsänger kommen nämlich erst aus dem Winterquartier zurück, wenn die Drosseln mit der Fütterung ihrer Jungen beginnen. Aber auch wenn eine Art anwesend ist – was somit einer gültigen Kontrolle entspräche – kann je nach Zeitpunkt der Kartierung kein Gesang zu hören sein. 10 regelmässig über den Frühling verteilte Kontrollen entsprechen deshalb in Wirklichkeit für viele Arten (und insbesondere verpaarte ♂) einer deutlich geringeren Zahl brauchbarer Begehungen. Je nach Zielsetzung und Arbeitskonzept ist aber eine hohe Anzahl Kontrollen nicht möglich. Bei Reduktion der Anzahl Begehungen müssten dann jedoch auch die Ansprüche an die Genauigkeit der Bestandserfassung herabgesetzt werden, was durchaus vertretbar sein kann (Blana 1978, Luder 1981).

Eine Möglichkeit, gebietspezifische Eigenschaften zu berücksichtigen, bestände darin, die Richtlinien der standardisierten Methode nach Biotop und Region getrennt aufzustellen (wie Kwak & Meijer 1985 für die Mindestanzahl von Registrierungen pro Revier vorschlagen). Dies wäre theoretisch begrüssenswert, vom Aufwand her jedoch kaum zu bewältigen. Und auch dann wären Schwankungen in der Gesangsaktivität von Jahr zu Jahr oder die letztlich alles entscheidenden Eigenschaften des Bearbeiters noch nicht berücksichtigt.

Berthold (1976) betont, dass Fehler auch bei sorgfältigen Bestandserfassungen nicht zu vermeiden seien, diese jedoch so gering wie möglich gehalten werden sollten. Eine Optimierung der Ergebnisse kann auf verschiedene Weise erreicht werden. Die wichtigsten Möglichkeiten bestehen dabei in einer guten Kenntnis des Untersuchungsgebietes (mit seinen Eigenheiten) und der Biologie der vorkommenden Arten durch den Bearbeiter, in einer konsequenten Registrierung gleichzeitig singender ♂ (RgsM) und – als Ergänzung zur Revierkartierung – in der Suche von Nestern bestimmter Arten (Tomiałojć 1980). Zusammen mit einer schon nach wenigen Begehungen nötigen

kritischen Überprüfung der Zwischenergebnisse (Artkarten erstellen) und, wenn nötig, einer Intensivierung der Feldarbeit bzw. Verlagerung der Prioritäten kann so eine Genauigkeit der Resultate erreicht werden, die bei standardisiertem, schematisiertem Vorgehen nicht erwartet werden darf. Trotzdem können Empfehlungen im Sinne des I.B.C.C. (1969) den Vorteil bringen, eine untere Limite für ausführliche Bestandserfassungen zu setzen, denn Siedlungsdichte-Angaben von Waldvögeln auf Grund von 6 oder noch weniger Begehungen sind kaum oder gar nicht mit Ergebnissen aufwendigerer Erhebungen zu vergleichen.

Bei unseren Untersuchungen wurde auf Grund der Erfahrungen des ersten Jahres speziell auf die oben erwähnten Möglichkeiten zur Optimierung der Resultate geachtet. Die 1987 gewonnenen Kenntnisse sowie eine konsequente RgsM ermöglichten 1988 eine Datenerhebung, aus der sich die Papierreviere ohne grössere Probleme ausscheiden liessen. Insbesondere bei der Sing- und Ringdrossel-Kartierung war das Wertlegen auf RgsM wirksam, weil bei diesen Arten während der morgendlichen Gesangsphase praktisch alle ♂ gleichzeitig sangen. Drosselkartierungen von Prof. U. Glutz von Blotzheim und A. Schläpfer auf Teilen der RF ergaben mit der vorliegenden Arbeit übereinstimmende Ergebnisse. Von Tannen- und Eichelhäher lagen nur wenige gleichzeitige Registrierungen vor; da Individuen dieser Arten kaum zu verfolgen sind, bot die Revierausscheidung Schwierigkeiten. Die Papierreviere liessen sich nur auf Grund einer angedeuteten Daten-Klumpung abtrennen.

#### **4.2. Stellung der Combe-Grède im Tannen-Buchenwald-Areal des Jura**

Es fällt nicht leicht, die Resultate der vorliegende Arbeit mit anderen Vogelgemeinschaften aus dem Tannen-Buchenwald-Areal des Jura zu vergleichen. Aus verschiedenen Gebieten Europas liegen von Tannen-Buchenwäldern einzelne Bestands-

erfassungen mehr oder weniger sämtlicher Brutvogelarten vor, z.B. aus dem Bayerischen Wald (Scherzinger 1985), aus Jugoslawien (Susic unpubl.), aus dem Massif du Donon (Berger 1982), aus der Haute-Savoie (Tournier et al. 1974) oder aus den Schweizer Alpen (Koch 1976). Dagegen beschränkten sich Untersuchungen in Tannen-Buchenwäldern des Jura bis vor kurzem auf den französischen Teil (Frochot 1971, Bestand Nr. 3). Mit den im Rahmen des Waldprojekts durchgeführten Brutvogel-Kartierungen der Schweizerischen Vogelwarte Sempach (Mosimann et al. 1987) ist nun auch im Schweizer Jura der Tannen-Buchenwald untersucht worden. Da sowohl Mosimann et al. (Streifenkartierung mit 6 Begehungen) als auch Frochot (I.K.A.) andere Methoden anwandten, vergleiche ich nur die Artenlisten, nicht die Siedlungsdichteangaben.

Die RF weist mit 28 Brutvogelarten für einen Tannen-Buchenwald des Schweizer Jura eine knapp durchschnittliche Artenzahl auf. Mosimann et al. (1987) ermittelten auf ebenfalls im Berner Jura gelegenen Untersuchungsflächen auch ohne Eulen, Greifvögel, Waldschnepfe und *Corvus*-Arten durchschnittlich 30 Vogelarten. Die Listen der einzelnen Streifen umfassen jedoch mehrere Arten, bei denen am Ende der Brutzeit nie oder nur ab und zu Reviere ausgeschieden wurden (z.B. Fichtenkreuzschnabel und Zitronenzeisig bzw. Waldlaubsänger, Kernbeisser und Erlenzeisig). Frochot (1971), der nur Tauben, Spechte und Singvögel berücksichtigte, fand im französischen Jura 27 Brutvogelarten; auch dies spricht nicht unbedingt für einen artreicheren Bestand, da Frochot ungleich grössere Flächen (insgesamt 13,5 km langer Hörstreifen in verschiedenen Wäldern) bearbeitete, was zu einer höheren Artenzahl führen muss. In Plenterwäldern des Waadtlandes Jura können aber auch auf Flächen von nur etwa 20 ha höhere Artenzahlen gefunden werden als in der Combe-Grède (bis 35 Brutvogelarten, in optimalen Beständen möglicherweise noch mehr; Schaffner in Vorb.).

Die Gesamt-Siedlungsdichte der RF liegt mit 65 R/10 ha zwar deutlich unter den Werten aus tiefergelegenen Mischwäldern (s. Glutz 1962, Christen 1983 u.a.), ist aber in Anbetracht von Höhenlage (900–1250 m ü.M.), Exposition und einschichtiger Struktur des Waldes relativ hoch (vgl. Koch 1976). Dies kann auf die Siedlungsdichten von Tannenmeise, Singdrossel und Ringdrossel zurückgeführt werden: allein diese 3 Vogelarten machen 43 % der Gesamt-Siedlungsdichte aus.

Vergleicht man die Artenzusammensetzung des NWR mit den von Mosimann et al. (1987) als hoch- bzw. mittelstet bezeichneten Vogelarten des Tannen-Buchenwaldes, so fällt die Abwesenheit von Zilpzalp, Grauschnäpper, Kernbeisser, Fichtenkreuzschnabel und sogar Kohlmeise auf. Die drei «wärmeliebenden Laubwaldarten» Grauschnäpper, Kernbeisser und Kohlmeise scheinen in der Höhenlage des Tannen-Buchenwaldes vor allem klimatisch günstige Waldbestände zu besiedeln, die zudem häufig einen höheren Laubholzanteil aufweisen. In den von Frochot (1971) untersuchten Waldbeständen, die durchschnittlich 80 % Nadelholz aufweisen, kommt von den obgenannten Arten einzig der Zilpzalp in geringer Dichte vor; diese Art kann nadelholzreiche Wälder wenigstens auf den kleinen, durch den Ausfall mehrerer Überständer entstandenen Jungwaldflächen besiedeln. Ob der Fichtenkreuzschnabel wirklich als hochsteter Brutvogel des Tannen-Buchenwaldes des Schweizer Jura zu bezeichnen ist, muss nach unseren bisherigen Ergebnissen von verschiedenen Untersuchungsflächen vorläufig offenbleiben. Ein Auftreten in der Zeit von April bis Juni ist noch kein Beweis für Brutvorkommen (s. auch Kap. 3.3.).

Der relative Revieranteil der Höhlenbrüter auf der RF ist mit 29 % etwa gleich hoch wie in den urwaldähnlichen Tannen-Buchenwald-Beständen des Bayerischen Waldes (30 %; Scherzinger 1985). Daraus darf jedoch nicht auf eine vergleichbare Dichte an günstigen Baumhöhlen geschlossen werden, fallen doch in der Combe-Grède 64 %,

im Bayerischen Wald dagegen nur 26 % aller Höhlenbrüterreviere auf die Tannenmeise. Diese Art ist nicht ausschliesslich auf Baumhöhlen angewiesen, sondern benutzt häufig Bodenlöcher oder Nischen im Wurzelwerk als Niststellen (vgl. Kap. 3.3.). Einzig die Siedlungsdichte der Sumpfmeise könnte als Hinweis auf einen gewissen Reichtum der RF an natürlichen Nisthöhlen gewertet werden; wahrscheinlich ist jedoch die fehlende Konkurrenz durch Kohl- und Blaumeise von grösserer Bedeutung. Das im NWR reichlich vorhandene Dürholz schlägt sich damit in der Individuendichte der Höhlenbrüter kaum, in ihrer Artenzahl überhaupt nicht nieder (9 Arten gegenüber durchschnittlich 13 Arten im Bayerischen Wald). Grund dafür könnte sein, dass über 90 % aller Dürrbäume mit Brusthöhendurchmesser (BHD) >30cm Nadelbäume waren, die kaum natürliche Nistmöglichkeiten bieten und nur durch gezimmerte Höhlen oder tiefe Schwarzspecht-Einschlüge für andere Höhlenbrüter bewohnbar werden. Die hohe Siedlungsdichte der Tannenmeise dürfte kaum das mässige Vorkommen der anderen Höhlenbrüter erklären, da sie diesen in Konkurrenzsituationen in der Regel unterlegen ist.

Die schwache Ausbildung der bodennahen Vegetationsschichten im NWR ist Ursache für die geringen relativen Individuendichten von Boden- und Buschbrütern (insgesamt nur knapp 15 % aller Individuen, Tab. 3). Glutz (1962) und Koch (1976), die ebenfalls mit der Revierkartierung arbeiteten, fanden in vergleichbaren Wäldern doppelt so hohe Werte (15 % Boden- und 16 % Buschbrüter bzw. 19 % Boden- und 12 % Buschbrüter). Ohne liegendes Totholz und ohne Felsstücke, wovon insbesondere Zaunkönig und Rotkehlchen profitieren, würde die Dichte der Boden- und Buschbrüter auf der RF noch geringer ausfallen. Die Reviere des Zaunkönigs befinden sich nämlich ausnahmslos am Fusse von Felsen oder an Stellen mit dickem, umgefallenem Totholz.

Die Besonderheit der Avifauna des NWR liegt in der überdurchschnittlichen

Siedlungsdichte von Sing- und Ringdrossel. Sie erstaunt um so mehr, als die Struktur des Waldbestandes auf der RF nach Literaturangaben weder für die Singdrossel noch für die Ringdrossel als ideal zu bezeichnen ist (s. Kap. 3.3.). Die beiden Arten machen den mangelnden Sichtschutz in bodennahen Schichten dadurch wett, dass sie ihre Nester hoch (etwa 10m über dem Boden) und vorzugsweise direkt am Stamm dicker Bäume anlegen. Zudem lassen Direktbeobachtungen darauf schliessen, dass die Ringdrosseln in der Combe-Grède nicht – wie das in anderen Regionen der Fall zu sein scheint – das offene Weideland aufzusuchen brauchen, sondern ihre Nahrung vorwiegend im Waldesinnern finden. Gerade die nach bisherigen Kenntnissen unerwartet hohe Siedlungsdichte der Ringdrossel (Glutz & Bauer 1988) bestätigt, dass die artspezifischen Ansprüche durch recht verschiedenartige Biotope befriedigt werden können.

Mit dem Fehlen «wärmeliebender Laubwaldarten» und den z.T. hohen Siedlungsdichten «kälteresistenter» Vogelarten wie Tannenmeise, Ringdrossel, Wintergoldhähnchen und Waldbaumläufer entspricht die Wald-Avifauna den klimatischen Bedingungen der Combe-Grède. Die Revierverteilung von Ringdrossel und Waldlaubsänger weisen zudem deutlich auf die unterschiedlichen Standort-Klimata innerhalb des NWR hin. Als Vertreter der montanen und subalpinen Stufe besiedelt die Ringdrossel den kalten Talkessel bereits ab 960m ü.M., also über 100m tiefer als die umliegenden Wälder, wobei sie ihre Reviere praktisch ausschliesslich an schattigen, nadelholzreichen Stellen anlegt. Der Waldlaubsänger dagegen scheint in kühlen Frühlingen nur klimatisch begünstigte, SE- bis SW-exponierte Waldteile zu bewohnen. Dass die einseitige Revierverteilung des Waldlaubsängers 1987 nicht mit der Vegetation zu erklären ist, zeigen die im extrem warmen Frühling 1988 gefundenen Reviere in nadelholzreichen, schattigen Beständen. Die Waldvogel-Gemeinschaft des NWR mag für nordexponierte Halbklusen, wie

sie im Jura öfter vorkommen, charakteristisch sein, entspricht aber nicht ohne weiteres jener anderer Tannen-Buchen-Wälder gleicher Höhenlage.

#### 4.3. Ausblick

Es stellt sich die Frage, wie sich die Avifauna bei dem zu erwartenden allmählichen Übergang des vorhandenen Bestandes in einen Wald mit urwaldähnlicher Ausbildung verändern mag. Zunächst sei aber kurz erläutert, wie ein zukünftiger, urwaldähnlicher Wald aufgebaut sein könnte.

Ein Urwald wird geprägt durch einen ständigen Wechsel natürlicher Entwicklungsphasen (Leibundgut 1982) und ist deshalb nicht mit einem Wirtschaftswald zu vergleichen, dessen Dynamik weitgehend durch menschliche Aktivitäten (frühzeitig eingeleitete Verjüngung, Fällen der nutzbaren Überhälter) bestimmt wird. Nach Leibundgut lassen sich die verschiedenen Entwicklungsphasen des Urwaldes in Optimal-, Alters-, Zerfalls-, Verjüngungs-, Jungwald- und Plenterwaldphase einteilen. Neben der Zerfallsphase weist der Urwald auch durch Windwurf, Lawinen oder Feuer entstandene Kahlfelder auf, die zuerst neu von Pionierpflanzen erobert werden müssen. Die verschiedenen Phasen können recht kleinflächig nebeneinander gefunden werden, was dem Urwald einen mosaikartigen Aufbau verleiht.

Trotz des relativ geringen Alters von etwa 100 Jahren befinden sich die Tannen-Buchenwald-Bestände der Combe-Grède wohl bereits in der Optimal-, die reinen Fichten-Pflanzungen sogar schon in der Altersphase. Diese schnelle Entwicklung sowie die im Verhältnis zur Baumhöhe geringen Stammdurchmesser sind darauf zurückzuführen, dass die die Oberschicht bildenden Bäume (im Gegensatz zum Urwald) ohne Beschattung aufgewachsen sind. Dies führte zu einem raschen Höhenwachstum und gleichzeitig zu einer schnellen Alterung der Bäume. In einem Urwald kann der Holzvorrat in der Optimal- und in der Altersphase zu über 70% aus Bäumen mit

einem BHD >52cm bestehen (Leibundgut 1982). Im NWR dagegen ist nur wenig Starkholz zu finden; es handelt sich dabei um die im 19. Jahrhundert stehengebliebenen Bäume (vgl. Kap.2.1.2.). Weitere mächtige Bäume mit grossem Stammdurchmesser werden frühestens in der nächsten Baumgeneration entstehen, die sich unter dem Schirm der vorhandenen Bäume langsam, dafür über einen viel längeren Zeitraum entwickeln kann (Leibundgut 1989).

Der Wald der RF weist durch seine Gleichaltrigkeit im Moment noch einen homogenen, einschichtigen Aufbau auf. An verschiedenen Stellen sind jedoch schon einzelne oder mehrere Bäume aus der Oberschicht ausgefallen, so z.B. auf der Windwurffläche unter der Corne de l'Est (Abb.3). Dies ist bereits der erste Schritt zu einem urwaldähnlichen, mosaikartigen Aufbau des Waldbestandes, denn an diesen Stellen wird natürliche Verjüngung aufgenommen. Seit dem Ende der Bewirtschaftung hat sich somit im NWR innerhalb zweier Jahrzehnte eine «Verwilderung» des Waldes eingestellt, während eine strukturelle Umwandlung in einen urwaldähnlichen Zustand wesentlich mehr Zeit in Anspruch nehmen wird.

Was die Tannen-Buchenwald-Bestände mit einem Urwald gleicher Entwicklungsphase gemeinsam haben, ist die durchwegs mässige Ausbildung der Unterschicht. Im Gegensatz zu einem Wirtschaftswald ist der Jungwuchs nur locker eingesprengt, sollte jedoch wie im Urwald genügen, um einzelne ausgefallene Überhälter zu ersetzen (Leibundgut 1982). In den reinen Fichten-Beständen, die keine Verjüngung aufweisen, sind bis heute überhaupt keine urwaldähnlichen Eigenschaften zu erkennen. Während sich in den Tannen-Buchenwald-Beständen der Übergang vom monotonen zu einem aus verschiedenaltrigen Bäumen bestehenden naturnahen Waldbestand über lange Zeit in kleinen Schritten vollziehen wird, müssen die Pflanzbestände zuerst grossflächig zusammenfallen, ehe sich an diesen Stellen eine natürliche Vegetation entwickeln kann. In allen Fällen ist es dabei



**Abb. 5.** Windwurffläche am Mt. Aubert/Waadtländer Jura; zwei Wirbelstürme von 1983 und 1986 rissen ein etwa 50 ha grosses Loch in den bewaldeten SE-Hang (Aufnahme von Mitte Juni 1989). – *Gale-thrown patch of the forest at Mt. Aubert.*

wichtig, den Wildbestand der Region auf einem Niveau zu halten, das eine natürliche Verjüngung der Mischbestände gewährleistet. Gerade die für Ertrag und Stabilität des Tannen-Buchenwaldes wichtige Weisstanne ist besonders anfällig auf Wildverbiss. Schon ein Vergleich des 1988 für das Naturschutzgebiet Combe-Grède gemeldeten Schalenwild-Bestandes von 10,4 Tieren/km<sup>2</sup> (Gemse 6,7/km<sup>2</sup>; Reh 3,7/km<sup>2</sup>; BUWAL briefl.) mit der geschätzten Dichte für Naturwaldgebiete im letzten Jahrhundert (0,5–2 Tiere/km<sup>2</sup>; Schwend 1950) oder die für den Fichten-Tannen-Buchen-Urwaldrest Neuwald/Österreich geforderten 0,5 Tiere/km<sup>2</sup> (Mayer 1987) mögen die Problematik verdeutlichen.

Wie wird nun die Avizönose auf die zu erwartenden Änderungen im NWR reagieren? Der wohl kurzfristig erfolgende, grossflächige Zusammenbruch der Fichtenforste wird einer ganzen Reihe von Vogelarten (zumindest vorübergehend) neuen

Lebensraum bringen. Die umgefallenen Bäume sowie die sich nach einer gewissen Zeit einstellende Vegetation werden Zaunkönig, Rotkehlchen, Mönchsgrasmücke und Heckenbraunelle die benötigten Ressourcen in bodennahen Schichten spenden, während die entstandenen Lichtungen insbesondere im nördlichen Teil des NWR von Zilpzalp und Kohlmeise besiedelt werden könnten (Waldrandeffekt). Der Vergleich mit den Brutvögeln einer (allerdings SE-exponierten) grossen Windwurffläche am Mt. Aubert/Waadtländer Jura (Tab. 5, Abb. 5) zeigt, welche weiteren Vogelarten bei grossflächigen Zusammenbrüchen vorübergehend einwandern könnten. Charakteristisch für solche im Winter kaum Schutz und Nahrung bietenden Anfangsstadien von Sukzessionen ist der relativ grosse Anteil von Zugvögeln (vgl. Tab. 3).

Die längerfristige Umgestaltung der Waldstruktur auf der RF wird zu einer regelmässigeren Verteilung der Phytomasse

**Tab. 5.** Vergleich des Brutvogelbestandes 1989 einer Windwurffläche am Mt. Aubert/VD (Höhe 940–1040 m ü.M., Exposition SE; Revierkartierung auf 16 ha) mit der Combe-Grède. Bei der Waldschnepe ist die Anzahl streichender ♂ pro 10 ha angegeben. – *Breeding bird assemblages of a gale-thrown patch of the forest at Mt. Aubert (940–1040 m above sea level; exposition SE; 16 ha mapping plot) and of the «Combe-Grède».*

Arten	Mt. Aubert R/10 ha	Combe-Grède R/10 ha
Mönchsgrasmücke	9	0,5
Heckenbraunelle	9	0,5
Zaunkönig	5	2
Zilpzalp	4	–
Gartengrasmücke	4	–
Baumpieper	3	–
Goldammer	3	–
Amsel	2	2
Rotkehlchen	1	3
Waldschnepe	1	–
Weidenmeise	1	–
Hänfling	1	–
Tannenmeise	0,5	13
Schwanzmeise	0,5	–
Eichelhäher	0,5	0,5
Artenzahl 15	etwa 44,5	(total 65)

innerhalb des Vegetationsraums führen. Dies wiederum wird wahrscheinlich eine ausgeglichene Abundanzverteilung unter den Vogelarten zur Folge haben (vgl. Abb. 6), dürften doch am Boden nahrungssuchende Vogelarten (Singdrossel, Buchfink, Ringdrossel) durch ein zumindest teilweises Zuwachsen der Bodenoberfläche eher abnehmen, während spärlich oder nicht vorhandene Arten, wie Heckenbraunelle, Zilpzalp, Mönchsgrasmücke und Haselhuhn, neue Nischen fänden. Zusätzlich ist auf Grund der wachsenden Zahl von durchmesserstarken Bäumen und einer Anreicherung der Nisthöhlen mit einer arten- und individuenmässigen Zunahme der Höhlenbrüter zu rechnen (die Tannenmeise ist hier aus den in Kap. 3.3. genannten Gründen auszuklammern), was ebenfalls zu einer ausgewogeneren Verteilung der Abundanzen führt. Verschiedene Arbeiten aus Urwäldern oder naturnahen Waldbeständen (z.B. Haapanen 1965, Scherzinger 1985, Virkkala 1987) zeigen eindrücklich,

wie gross der relative Anteil der Höhlenbrüter in einem Wald sein könnte.

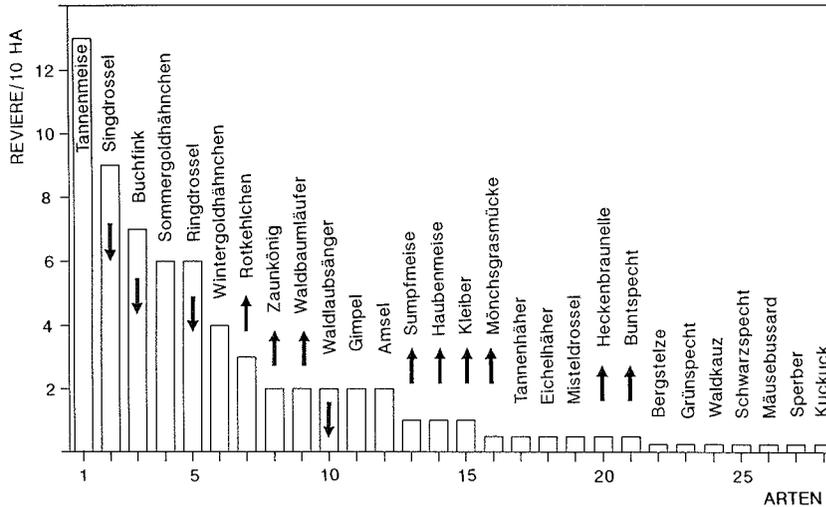
Die Avifauna des Naturwaldreservates ist gegenwärtig weder artenreich noch natürlich. Die Idee eines Naturwaldreservates besteht aber unter anderem darin, Entwicklungsprozesse eines vom Menschen nicht oder kaum mehr beeinflussten Lebensraumes verfolgen zu können, um die Dynamik der verschiedenen Lebensgemeinschaften kennenzulernen. Gerade ihre momentane «Unnatürlichkeit» eröffnet die Möglichkeit, markante Veränderungen der Avifauna Schritt für Schritt mit der Umgestaltung des Vegetationsraumes verfolgen zu können.

Leider wird selbst in einem so geeigneten Gebiet wie dem NWR Combe-Grède von der Möglichkeit interdisziplinärer Forschung noch wenig Gebrauch gemacht. Eine fruchtbare Zusammenarbeit ist nur dann zu erwarten, wenn sich eine Institution längerfristig um Koordination und logistische Probleme bemüht. Die in den achtziger Jahren gesammelten Daten wären durch klimatologische, malakologische, entomologische, Verbiss-Untersuchungen usw. zu ergänzen. Auf dieser Grundlage könnten sogar periodische Datenerhebungen in nur 10- bis 20-jährigen Intervallen wertvolle Erkenntnisse liefern.

#### Zusammenfassung, Résumé, Summary

Nach Arbeiten zu Geologie (Guélat 1983) und Vegetation (Kägi 1985) wurde im Naturwaldreservat Combe-Grède (Berner Jura) 1987/88 auf einer Fläche von 70 ha mit Hilfe der Revierkartierung die Brutvogel-Gemeinschaft untersucht. Die kartierte Fläche setzt sich aus 68 ha schwach strukturiertem Wald (80 % Tannen-Buchenwald, 12 % Fichtenwald und 8 % Buchen- bzw. Ahornwald) sowie 2 ha Schlucht zusammen. Nur qualitativ erfasst wurden die Brutvögel der z.T. ausser Sicht- und Hörbereich liegenden angrenzenden Felspartien.

Auf der Kartierungsfläche brüteten 1988 28 Vogelarten in einer Dichte von 65 Revieren/10 ha. An der Gesamt-Siedlungsdichte massgeblich beteiligt sind Tannenmeise und Singdrossel mit insgesamt 34 % aller Reviere; zusammen mit Buchfink, Ringdrossel, Sommer- und Wintergoldhähnchen stellen



**Abb. 6.** Abundanz-Verteilung und zu erwartende Veränderungen der Brutvogelarten auf der Revierkartierungsfläche; die Pfeile geben die Richtung der wahrscheinlichen Abundanzveränderung an. Erläuterungen s. Text. – *Structure of the breeding bird assemblage in «Combe-Grède» and changes to be expected.*

sie sogar 69% der Reviere. Auffallend spärlich vertreten sind Heckenbraunelle, Misteldrossel und Buntspecht; Kohlmeise und Zilpzalp fehlen ganz. Bestimmende Faktoren für Artenspektrum, Abundanz und Revierverteilung sind das kühle, schattige Klima des nordexponierten Talkessels sowie Strukturarmut und Geschlossenheit des Waldbestandes.

Singdrossel und Ringdrossel erreichen in der Combe-Grède grossflächig die höchste in Schweizer Wäldern bisher festgestellte Siedlungsdichte, was um so mehr überrascht, als der geschlossene, einschichtige und nahezu unterholzfreie Wald nach bisherigen Vorstellungen nicht dem Optimalhabitat der beiden Arten entspricht.

Diskutiert werden die Problematik der oft geforderten Standardisierung der Revierkartierung in Wäldern sowie die mögliche Entwicklung der Waldstruktur und Zusammensetzung der Avizönose. Von Forscher zu Forscher vergleichbare Revierkartierungsergebnisse sind nicht über eine Standardisierung der Methode, sondern am ehesten über eine den Eigenschaften des Untersuchungsgebietes anzupassende Optimierung des Erfassungsgrades zu erreichen. Der zu erwartende Strukturwandel des sich selbst überlassenen Waldes wird über die Förderung der Boden- und Buschbrüter zu einer ausgeglicheneren Abundanzverteilung unter den Vogelarten und zu einer leichten Zunahme der Artenzahl führen. Diese Entwicklung und das mit der Schaffung des Naturwaldreservates angestrebte Ziel werden allerdings nur bei objektiver Kontrolle der Wilddichte zu erreichen sein.

#### L'avifaune de la réserve forestière naturelle de la Combe-Grède (Jura bernois)

Après des travaux sur la géologie (Guélat 1983) et la végétation (Kägi 1985), des recherches sur l'avifaune nicheuse ont été entreprises entre 1987 et 1988 au sein de la réserve forestière naturelle Combe-Grède (Jura bernois), à l'aide de la méthode de cartographie des territoires. La surface quadrillée se compose de 68 ha de forêt faiblement structurée (80% hêtraie-sapinière, 12% forêt d'épicéas et 8% hêtraie ou érablière) ainsi que de 2 ha de gorges. Les oiseaux nicheurs des parois rocheuses, en partie hors de portée tant de la vue que de l'écoute, n'ont pas été pris en compte que qualitativement.

Sur la surface de quadrillage, 28 espèces d'oiseaux nichaient, en 1988, pour une densité de 65 territoires par 10 ha. La Mésange noire et la Grive musicienne se partagent de façon déterminante 34% de la totalité des territoires; ensemble avec le Pinson des arbres, le Merle à plastron, le Roitelet triple-bandeau et le Roitelet mouchet elles représentent même 69% des territoires. Moins d'un tiers des territoires revient aux 22 espèces restantes. La faible densité de l'Accenteur mouchet, de la Grive draine et du Pic épeiche est frappante; la Mésange charbonnière et le Pouillot véloce font carrément défaut. Les facteurs qui déterminent la richesse, la densité et la répartition des territoires sont le climat frais et ombragé de la vallée encaissée, exposée plein nord ainsi que la pauvreté des structures et la capacité du peuplement forestier.

La Grive musicienne et le Merle à plastron atteignent à la Combe-Grède la plus forte densité connue jusqu'à présent dans les forêts suisses, ce qui est d'autant plus surprenant que la forêt, dense, à une seule couche, presque sans sous-bois, ne correspond pas aux conditions optimales de l'habitat des deux espèces connues.

La problématique de la standardisation souvent exigée de la méthode des quadrats ainsi que le développement possible de la structure forestière et de la composition de l'avifaune forment les propos de la discussion. Comme exemples concrets, il est démontré qu'il ne faut pas attendre d'un chercheur à l'autre des résultats comparables par la standardisation, mais plutôt atteindre un optimum du degré de saisies par une adaptation aux propriétés de la région prise en compte pour les recherches. Le changement structurel de la forêt abandonnée à elle-même engendrera sa colonisation par des oiseaux nichant au sol et dans les buissons et une répartition d'abondance plus équilibrée entre les espèces ainsi qu'une légère augmentation du nombre d'espèces. Ce développement et le but auquel on aspire avec la création d'une réserve forestière naturelle ne pourront de toute façon être atteints que par un contrôle objectif de la densité du gibier. (C. Monnier)

#### Breeding bird community of the nature forest reserve «Combe-Grède» (Berner Jura)

During 1987 and 1988, 70ha of the nature forest reserve «Combe-Grède» were examined in terms of their breeding bird community by means of the mapping method. The study area consists of 68ha of forest which is weakly structured (80% Abieti-Fagetum, 12% Piceetum and 8% Fagetum or Aceretum) and 2ha of gulch. The breeding birds of the neighbouring rocks, practically out of reach of eyes and ears, were only qualitatively registered.

In 1988, 28 species were breeding within the mapping plot, reaching a density of 65 territories/10 ha. Looking at the overall abundance, Coal Tit and Song Thrush possess together 34% of all territories; these species plus Chaffinch, Ring Ouzel, Firecrest and Goldcrest occupy 69% of all territories. A strikingly sparse distribution was observed for Dunnock, Mistle Thrush and Great Spotted Woodpecker. Great Tit and Chiffchaff were not present at all. The cool and shady climate of the basin-shaped valley exposed to the north, as well as the lack of structure and the closeness of the forest are the key factors for species list, abundances and distribution of territories.

In «Combe-Grède», Song Thrush and Ring Ouzel reach the highest density ever observed in Swiss forests. This is surprising, since the forest, closed, one-layered and basically free of underwood, does not represent the optimal habitat one has visualized beforehand.

The problematic nature of standardisation of the mapping method which is often required is discuss-

ed, as well as the possible development of the forest structure and of the breeding bird community. By concrete examples it is shown that one can not expect comparable results by standardizing the mapping method, but by optimizing the degree of registration according to the properties of the investigated area. As the forest is left to itself, the expected transformation of its structure will lead, by promoting the ground-nesters and bush-nesters, to a more balanced distribution among species, and also will increase the number of species. However, development in this direction, as well as the goal which one wants to achieve by creating the forest nature reserve, will only be attainable by controlling the density of deer objectively. (A. Hemphill)

#### Literatur

- BERGER, J.M. (1982): Avifaune nicheuse d'une futaie résineuse du massif du Donon. *Ciconia* 6: 103–115.
- BERTHOLD, P. (1976): Methoden der Bestandserfassung in der Ornithologie: Übersicht und kritische Betrachtung. *J. Orn.* 117: 1–69.
- BLANA, H. (1978): Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für die Vogelwelt. *Beitr. Avifauna Rheinland* 12: 225 S.
- CHRISTEN, W. (1983): Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlicher Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung. *Orn. Beob.* 80: 281–291.
- ERZ, W., H. MESTER, R. MULSOW, H. OELKE & K. PUCHSTEIN (1968): Empfehlungen für Untersuchungen der Siedlungsdichte von Sommervogelbeständen. *Vogelwelt* 89: 69–78.
- FORTER, D. (1986): Naturwaldreservat Combe-Grède: Information zur Durchführung wissenschaftlicher Untersuchungen. *Merkblatt, Naturschutzinspektorat Kt. Bern.*
- FROCHOT, B. (1971): Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura. Thèse, Université de Dijon. 144 pp.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9. Wiesbaden. – (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas; Bd. 11. Wiesbaden.
- GUÉLAT, M. (1983): Géologie de la Combe-Grède et environs. *Trav. de diplôme, Université de Neuchâtel.*
- HAAPANEN, A. (1965): Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession I. *Ann. zool. Fenn.* 2: 153–196.
- HESS, H.E., E. LANDOLT & R. HIRZEL (1976): Bestimmungsschlüssel zur Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Basel, Stuttgart.
- International Bird Census Committee (1969): Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. *Bird Study* 16: 249–255.

- KÄGI, B. (1985): Vegetationskartierung des Naturwaldreservates Combe-Grède (BE). Diplomarb. Univ. Bern.
- KOCH, N. (1976): Die Vogelwelt eines montanen Tannen-Buchen-Fichten-Waldes, dargestellt am Beispiel der Hohen Rone. Schweiz. Z. Forstwesen 127: 558–577.
- KWAK, R. & R. MEIJER (1985): Species-specific acceptance levels in the mapping method. In: F. TAYLOR, R. J. FULLER & P. C. LACK (Eds.): Bird Census and Atlas Studies. Hertfordshire.
- LACHAT, N. (1986): Etude du comportement alimentaire du chamois jurassien. Trav. de diplôme, Université de Neuchâtel.
- LEIBUNDGUT, H. (1978): Bericht zur Errichtung eines Waldreservates im Gebiet «Combe-Grède». Zürich. – (1982): Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt/Bern. – (1989): Über die waldbauliche Bedeutung des Wachstumsverlaufes und Schlankheitsgrades von Bäumen. Schweiz. Z. Forstwesen 140/9: 791–800.
- LUDER, R. (1981): Qualitative und quantitative Untersuchungen der Avifauna als Grundlage für die ökologische Landschaftsplanung im Berggebiet. Orn. Beob. 78: 137–192.
- MAYER, H. (1987): Der Einfluss des Schalenwildes auf die Verjüngung und Erhaltung der Naturwaldreservate. In: H. MAYER (Hrsg.): Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Wien.
- MEIER, H. (1954): Über den Vogelbestand eines subalpinen Fichtenwaldes. Orn. Beob. 51: 133–134.
- MOOR, M. (1952): Die Fagiongesellschaften im Schweizer Jura. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz Nr. 31. Bern.
- MOSIMANN, P., B. NAEF-DAENZER & M. BLATTNER (1987): Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. Orn. Beob. 84: 275–299.
- MULLER, Y. (1985): L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord. Sa place dans le contexte médio-européen. Thèse, Université de Dijon.
- SCHERZINGER, W. (1985): Die Vogelwelt der Urwaldgebiete im Inneren Bayerischen Wald. Wiss. SchrR. Bayer. Staatsmin. ELF 12: 188 S.
- SCHWEND, C. (1950): Wildstand und Lebensgemeinschaft Wald. Forstwiss. Cbl.: 348–352.
- SNOW, D. W. (1965): The relationship between census results and the breeding population of birds on farmland. Bird Study 12: 287–304.
- SVENSSON, S. (1978): Census efficiency and number of visits to a study plot when estimating bird densities by the territory mapping method. J. appl. Ecol. 16: 61–68.
- TOMIAŁOJC, L. (1980): The combined version of the mapping method. In: H. OELKE (Ed.): Bird census and Nature Conservation. Göttingen.
- TOURNIER, H., Ph. LEBRETON, D. MAGNOULOUX & M. BETHMONT (1974): Etude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise. VII. L'avifaune des pessières savoyardes. Trav. sci. Parc natl. Vanoise 10: 83–109.
- VIRKKALA, R. (1987): Effects of forest management on birds breeding in northern Finland. Ann. zool. Fenn. 24: 281–294.
- WARTMANN, B. & R. FURRER (1978): Zur Struktur der Avifauna eines Alpenteales entlang des Höhengradienten. 2.: Ökologische Gilden. Orn. Beob. 75: 1–9.
- ZBINDEN, N. (1989): Beurteilung der Situation der Vogelwelt in der Schweiz in den 1980er Jahren – Rote Liste der gefährdeten und verletzlichen Vogelarten der Schweiz. Orn. Beob. 86: 235–241.

Manuskript eingegangen 23. Dezember 1989

Bereinigte Fassung 14. März 1990

Urs Schaffner, Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstrasse 3, 3012 Bern

## Anhang

Deutsche und wissenschaftliche Pflanzennamen (Wissenschaftliche Nomenklatur nach Hess/Landolt 1976):

Tanne	<i>Abies alba</i>
Fichte	<i>Picea excelsa</i>
Lärche	<i>Larix decidua</i>
Weymouths-Föhre	<i>Pinus strobus</i>
Waldföhre	<i>Pinus sylvestris</i>
Bärlauch	<i>Allium ursinum</i>
Hasel	<i>Corylus avellana</i>
Buche	<i>Fagus sylvatica</i>
Bergulme	<i>Ulmus scabra</i>
Sumpfdotterblume	<i>Calitha palustris</i>
Stinkendes Nieswurz	<i>Helleborus foetidus</i>
Berberitze	<i>Berberis vulgaris</i>
Finger-Zahnwurz	<i>Cardamine pentaphylla</i>
Fieder-Zahnwurz	<i>Cardamine heptaphylla</i>
Wiesen-Schaumkraut	<i>Cardamine pratensis</i>

Wechselblättriges Milzkraut	<i>Chrysopenium alternifolium</i>
Frühlings-Platterbse	<i>Lathyrus vernus</i>
Wald-Storchschnabel	<i>Geranium silvaticum</i>
Gewöhnlicher Sauerkle	<i>Oxalis acetosella</i>
Ausdauerndes Bingel- kraut	<i>Mercurialis perennis</i>
Bergahorn	<i>Acer pseudoplatanus</i>
Wald-Veilchen	<i>Viola Reichenbachiana</i>
Europäische Sanikel	<i>Sanicula europaea</i>
Gewöhnliche Schlüssel- blume	<i>Primula elatior</i>
Esche	<i>Fraxinus excelsior</i>
Wald-Vergissmeinnicht	<i>Myosotis silvatica</i>
Echte Goldnessel	<i>Lamium Galeobdolon</i>
Waldmeister	<i>Galium odoratum</i>
Rotes Geissblatt	<i>Lonicera Xylosteum</i>
Ähren-Rapunzel	<i>Pyteuma spicatum</i>
Weisse Pestwurz	<i>Petasites albus</i>