

# JOURNAL

FÜR

# ORNITHOLOGIE

---

Band 136

1995

Nr. 1

---

## Nistplatzwahl, Neststandort und Nestbau beim Wasserpieper (*Anthus spinoletta*)

*Ellen Thaler zum 60. Geburtstag gewidmet*

Christiane Böhm und Armin Landmann

BÖHM, C., & A. LANDMANN (1995): Nest-site selection and nest construction in the Water Pipit (*Anthus spinoletta*). J. Orn. 136: 1–16. — We investigated specific adaptations in nest-site selection and nest building behaviour of female Water Pipits, which are thought to be key mechanisms explaining the high reproductive success of this species in the alpine tundra. Water Pipits were studied from 1983 to 1989 in Obergurgl (1935–2400 m), Ötztal, Austria. Female Water Pipits spent 3–4 weeks for thorough scanning of potential nest cavities within territories. Nests were situated at sites which gave shelter from drifting snow or rain, from prevailing winds and from extreme radiation. All nests were deeply sunken into the ground and more resembled nest cavities, than simple ground-troughs. Additional adaptations were found in the technique of nest building.

(C. B.) Alpenzoo, Weiherburggasse 37, A-6020 Innsbruck; (A. L.) Institut für Zoologie, Technikerstr.25, A-6020 Innsbruck

### 1. Einleitung

Oberhalb der Waldgrenze herrscht in der Alpinstufe der Alpen, von vereinzelt Bäumen, Zwergsträuchern und Felsbändern unterbrochen, der geschlossene alpine Rasen vor. Dieser geht in der hochalpinen bzw. subnivalen Stufe (2600–2300 m) allmählich in Pionierasen und Dikotylenpolster über (ELLENBERG 1986, OZENDA 1988). Wenn auch nur wenige exakte Flächenbilanzen alpiner Landschaftsräume vorliegen, läßt sich doch aus allgemeinen Erwägungen und Fallstudien ableiten, daß die eigentliche Grasheide in der Alpinstufe den dominanten Habitattyp darstellt. Für zwei Gebiete der österreichischen Zentralalpen ermittelten z. B. MOSER & MOSER (1975) und KÖRNER (1990) Flächenanteile der Grasheide von 70 % bzw. 54 %. Diese alpine „Großnische“ ist allerdings als Neststandort überraschend wenig genutzt. In weiten Bereichen der Alpen sind oberhalb der Waldgrenze nur fünf Kleinvogelarten einigermaßen regelmä-

fig anzutreffen (z. B. WINDING 1985, 1990; WINDING et. al. 1993): Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*), Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*), Alpenbraunelle (*Prunella collaris*), Schneefink (*Montifringilla nivalis*) und Wasserpieper (*Anthus spinoletta*).

Steinschmätzer, Hausrotschwanz, Alpenbraunelle und Schneefink wählen als Neststandorte Felsnischen, Höhlen oder zumindest schwer zugängliche Felsspalten (Details s. CONDER 1990, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1962, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985, 1988; AICHHORN 1989). Auch sekundär in die Alpinstufe vordringende, primär baumbrütende Arten, wie z. B. Wacholder-, Mistel- und Ringdrossel sind dort in der Nestanlage offenbar auf Felsen und anthropogenes Mauerwerk angewiesen und legen keine Bodennester in der offenen Grasheide an (z. B. KILZER & KILZER 1989, WINDING et al. 1993). Nur der Wasserpieper nützt somit die großflächigen Areale der alpinen Grasmaten als Standort seiner Bodennester. Dementsprechend erreicht er in der alpinen Kleinvogelgemeinschaft nicht nur die höchsten Dichten (6,9–18,1 P/km<sup>2</sup>, Hohe Tauern, WINDING et al. 1993, 16–28,2 P/km<sup>2</sup>, Walliser Alpen, CATZEFLIS 1979), sondern stellt auch mit meist 30–50 % aller Kleinvogelpaare die dominante Art.

Bodennester sind jedoch leichter zugänglich und somit durch Nesträuber stärker gefährdet, ferner sind Eier und Junge dem unwirtlichen, z. T. lebensfeindlichen Klima der alpinen Region (Wetterstürze mit z. T. ergiebigen Schneefällen, Frostwechselklima mit extremen Temperaturunterschieden zwischen Tag und Nacht) stärker ausgesetzt als jene der Nischen- und Felsbrüter. Schon bei diesen Arten (z. B. AICHHORN 1989, DROGONOVA & JAGINA 1989, HEINIGER 1991, ZAMORA 1990) und vereinzelt auch bei Subalpinpopulationen von gebüschbrütenden Arten mit weiterer Vertikalverbreitung (z. B. FREY 1989, WIEDMER 1993) wurden Anpassungen an die rauen Bedingungen des Gebirgslebensraumes in Neststruktur und Nistmaterial, im Brutpflegeverhalten und teilweise auch spezifische Ansprüche an den Neststandort (ZAMORA 1990) beschrieben. Die erfolgreiche Besiedlung und die relativ hohe Abundanz des Wasserpiepers in weiten Arealen der Alpinstufe läßt demnach besondere Ansprüche an die Wahl des Neststandorts und spezifische Anpassungen in der Nestbautechnik erwarten, die aber bisher nur unzureichend analysiert wurden.

In der Grasheidestufe der Ötztaler Alpen wurden in drei Brutzeiten detaillierte Untersuchungen zum Nestplatz und zum Nestbauverhalten angestellt. Daten über Lage und Auswahl von Neststandorten und deren Einfluß auf den Bruterfolg bildeten den Schwerpunkt. Da auch Einzelheiten der Nestbautechnik des Wasserpiepers bisher nicht bekannt sind, werden Beobachtungen aus dem Freiland, sowie von einer Volierenzucht mitgeteilt.

## 2. Material und Methode

Die Freilanduntersuchungen in der Alpinstufe und oberen Subalpinstufe bei Obergurgl, Ötztal, Österreichische Zentralalpen (nähere Beschreibung SCHATZ 1976, BÖHM 1988) konzentrierten sich auf ein Untersuchungsgebiet (UG) in 1930–2400 m ü. NN von 170 ha. Weitere Beobachtungen stammen aber aus dem gesamten Bereich des Gurgler Talschlusses. Die Daten betreffen die Brutperioden 1983–1986, mit Ergänzungen von 1987–1989. Daten über die Reviergründung, den Paarungsstatus und zur Nestplatzsuche wurden in Dauerbeobachtung-

gen (insgesamt ca. 250 Beobachtungsstunden) gesammelt. Bei 11 Paaren des Wasserpiepers (WP) konnte so das Nestplatz-Suchverhalten, die Wahl des Nestplatzes und die Bautätigkeit direkt im Feld mitverfolgt werden. Im Untersuchungszeitraum wurden insgesamt 62 Nester und deren Umgebung untersucht. Als unmittelbare Nestumgebung wurde eine Kreisfläche mit dem Radius von 1 m um den Nesteingang festgelegt und mit der weiteren Nestumgebung (Radius von 10 m) verglichen. In diesen Umgebungsflächen bzw. am Nest wurden an allen Neststandorten jeweils folgende Parameter aufgenommen:

1) Mittlere Hangexposition und Hangneigung wurden mit einem Kompaß bzw. Neigungswinkel (Fa. Bezzard) entlang von vier 10 m langen Transekten vom Nest ausgehend gemessen. Die Orientierung des Nesthanges wurde aus vier zufälligen Meßpunkten in der weiteren Umgebung des Nestes gemittelt, die Hangneigung unmittelbar am Nesteingang, 20 (–30) cm über bzw. unter dem Nesteingang und an vier Stellen der weiteren Nestumgebung ( $r = 10$  m) gemessen. 2) Gesamtdeckungsgrad der Vegetation. 3) Vorkommen und Größe (Ausdehnung) folgender Strukturen: Steine, große Blöcke, vegetationsfreie Flächen (Erde), Flechtenpolster, Zwergsträucher, Gramineen. 4) Anzahl von Geländeerhebungen über 50 cm (bis 1,5 m), die als Anflug- bzw. Sitzwarten dienen konnten. Großteils handelte es sich dabei um Zwergsträucher (Vaccinien, Rhododendron), vereinzelt aber auch um Steine, Blöcke, Frosthügel oder anthropogene Strukturen (Zäune, Liftstützen). 5) Maße (Höhe, Tiefe und Breite) und Art der Überdachung der als Neststandort gewählten Bodenvertiefungen. 6) Zahl potentiell zur Nestanlage geeigneter Bodenvertiefungen im Nestumfeld. 7) Nestmaße wurden nur in 5 Fällen genommen, in denen eine Störung des Brutgeschehens nicht zu befürchten war. Weitere Daten zum Nestbau stammen aus einer erfolgreichen Volierenzucht (BÖHM et al. 1988).

Unser herzlicher Dank geht an den Leiter des Institutes für Hochgebirgsforschung in Obergurgl, G. PATZELT für die Arbeitsmöglichkeiten und die kostenlose Unterkunft in der Forschungsstelle. H. PECHLANER ermöglichte die Haltung und Pflege des Wasserpiepers im Alpenzoo-Innsbruck. J.-P. BIBER und E. THALER danken wir für wertvolle Diskussion.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Reviergründung, Wahl des Neststandortes

Schon in den ersten Apriltagen trafen wir einzelne WP im UG an, obwohl viele potentielle Reviere und Neststandorte zu diesem Zeitpunkt noch ganz mit Schnee bedeckt waren. Anfang bis Mitte Mai besetzten die Männchen die Reviere endgültig (BÖHM 1986, ferner BIBER 1982; CATZEFLIS 1976, 1979; KOČIAN & HAVRANEK 1982). Weibchen besuchten schon zu diesem Zeitpunkt wiederholt die Reviere, obwohl sie von dem revierhaltenden Männchen heftig angegriffen wurden. Männchen und Weibchen wurden als verpaart betrachtet, sobald sich das Weibchen nicht mehr vertreiben ließ, und das Männchen seine Anwesenheit akzeptierte (BÖHM 1988).

Zwischen der Verpaarung und dem Beginn des Nestbaus verstrich in allen 11 protokollierten Fällen beträchtliche Zeit (Tab. 1), die offenbar auch zur Nistplatzauswahl benötigt wird. Nur das Weibchen wählte den Nistplatz und baute das Nest. Nach geeigneten Plätzen suchte es schon ab den ersten Besuchen im Revier, das zu diesem Zeitpunkt oft erst wenige Aperfleckchen aufwies. Dabei schlüpfen die Weibchen, unterbrochen durch Nahrungssuche, in jede kleine Bodenvertiefung ein und zupften an Erde und Wurzeln. Sie „kuschelten“ sich in potentielle Mulden, wobei sie sich auch um die eigene Achse drehten, als ob Mulden auf ihre Eignung hin ausprobiert würden.

Der eigentliche Nestbaubeginn setzte im UG in den letzten Maitagen bis Mitte Juni ein, die Weibchen hielten sich somit mindestens 12 (bis 35) Tage vor Nestbaubeginn im Revier auf (Tab.1).

Tab. 1. Zeitpunkt von Paarbildung (A), Nestbau (B) und Legebeginn (C) bei 11 Wasserpieper-Paaren in Obergurgl, Ötztal.  $\Delta t$ : Zeitdifferenz zwischen Paarbildung und Nestbaubeginn in Tagen. — Date of pair formation (A), nestbuilding (B) and date of first egg laid (C) in 11 Water Pipit pairs at Obergurgl, Ötztal.  $\Delta t$ : = time between pair formation and beginning of nest building (days).

Jahr	n	1. Beobachtung als Paar (A)	Nestbaubeginn (B)	Legebeginn (C)	$\Delta t$ A—B (d) (Min.—Max.)
1983	5	14.—20. 5.	1.— 3. 6.	4.— 8. 6.	15 (12—19)
1984	6	12.—18. 5.	3.—16. 6.	6.—20. 6.	27 (21—35)

### 3.2. Charakteristika der Neststandorte

#### Reliefpräferenz, Hangneigung

Alle 62 Nester befanden sich in steilem Hanggelände, obschon im UG auch Mulden und Verebnungen nicht selten sind. 28 (45 %) Nester wurden im oberen Teil, 25 (40 %) in der Mitte, aber nur 9 Nester (15 %) am Fuß des Hanges gebaut. Unabhängig von der Lage im Hang, wählten WP aber immer sehr charakteristische Mikror Reliefstrukturen als Nestplatz. Ein Großteil der Nester (56 = 90 %) war nämlich in Vertiefungen im Bereich kleiner Kuppen oder Geländestufen gebaut.

Diese Präferenz spiegelt sich auch bei einem Vergleich der Neigungsverhältnisse in der weiteren Nestumgebung (mittlere Hangneigung) mit den Neigungen unmittelbar oberhalb und unterhalb des Nestes und am Nesteingang wider. Die Neigung unmittel-

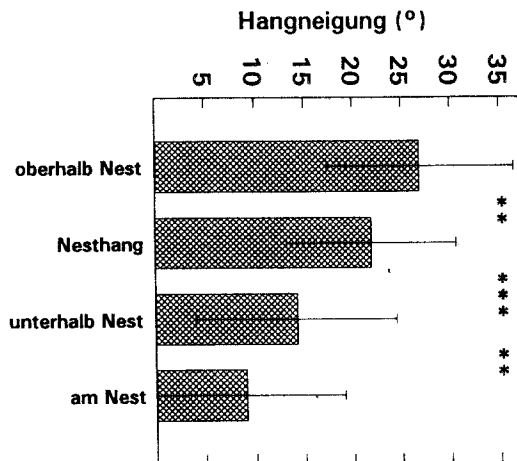
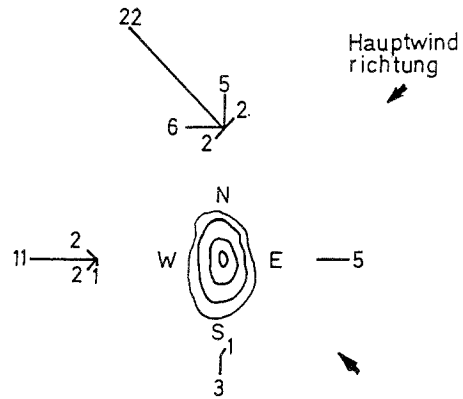


Abb. 1. Hangneigung oberhalb, unterhalb (je 20—30 cm) und am Nesteingang von Wasserpieper-Nestern (n = 62) im Vergleich zu mittleren Hangneigung im Nesthang. Signifikanzniveaus der Unterschiede (t-Test). — Slope gradient at Water Pipit nests. From left to right: gradient above nest, average slope gradient in the nest vicinity, gradient at nest entrance, gradient below nest. Mean values and sd from 62 nests.

Abb. 2. Nesthangexposition und Orientierung der Nesteingänge von Wasserpieper-Nestern (n = 62) in Obergurgl, Ötztal. — Nest-entrance orientation of 62 Water Pipit nests on N, S, W, and E-facing slopes in Obergurgl, Ötztal.



bar oberhalb des Neststandortes war signifikant höher als die am Nesteingang und als die der weiteren Nestumgebung, die Neigung unterhalb hingegen signifikant geringer als die mittlere Hangneigung und als die Neigung oberhalb des Neststandortes (Abb. 1). So wurden also Erdmulden, denen eine kleine, treppige Geländeverflachung vorgelagert ist und die am Fuße einer steileren Geländestufe oder Kuppe liegen, als Neststandorte gewählt, und das Gelände unmittelbar vor dem Nesteingang war flacher als nach den Neigungsverhältnissen im Nestumfeld zu erwarten (Abb. 5).

### Exposition

Nord- und Westhänge wurden bevorzugt besiedelt (85,4 % aller Nester, Abb. 2) und die Exposition der eigentlichen Nesteingänge (fast immer hangabwärts) hing deutlich von der Orientierung des Nesthanges ab bzw. war davon beeinflusst (Abb. 2). Auch die Nesteingänge waren bevorzugt in die Kompaßrichtung NW orientiert; 74 % aller Nester lagen im NW-Sektor. 90 % aller Nesteingänge wichen damit höchstens 45° von

Tab. 2. Beziehungen zwischen Fortpflanzungserfolg und Exposition der Nesteingänge beim Wasserpieper in Obergurgl, Ötztal. (Terminologie und Berechnung nach MAYFIELD 1975) a) geschlüpfte Eier (n = 135 N—W; 42 SW—NE); nicht berücksichtigt sind geplünderte oder vom Kuckuck parasitierte Nester; b) geschlüpfte Eier, die Flügglings ergaben; (n = 124, N—W; 37 SW—NE); c) Nester, mit mindestens einem Flügglings (n = 46; N—W; 16 SW—NE); d) gelegte Eier, die Flügglings ergaben (n = 161 Eier aus 30 Nestern; N—W; 27 Eier aus 10 Nestern, SW—NE). — Nesting success and nest entrance orientation of Water Pipits at Obergurgl, Ötztal. a) percent of eggs laid that hatched; b) percent of eggs hatched to fledge; c) percent of successful nests (one of more fledglings); d) percent of eggs laid that fledged.

Exposition	Schlupf- erfolg % a	Nestlings- erfolg % b	Nest- erfolg % c	Flügglings- erfolg % d
N—W	92	84	80	65
SW—NE	88	73	81	57
$\chi^2$ -Test	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.

der Ausrichtung des Nesthanges ab, 66 % waren gleich wie der Haupthang und wie die nähere Nestumgebung orientiert. Besonders an den Nordhängen waren die Eingänge aber mehr nach NW bis W als nach N orientiert und somit stärker gegen die Hangrichtung verdreht (Abb. 2). Ein klarer Einfluß der Exposition des Nesteingangs auf den Fortpflanzungserfolg ließ sich allerdings im UG für keinen brutbiologischen Parameter sichern. Sowohl Schlupferfolg als auch Nestlings- und Flügglingsfolge waren in N bis W orientierten Nestern nur unwesentlich höher als in südlich bis östlich orientierten Nestern (Tab. 2).

### Struktur der Nestumgebung

Für die Nestanlage wurden Geländestrukturen mit überwiegend geschlossener Vegetationsdecke bevorzugt (Abb. 3). Im Nestumfeld ( $r = 10$  m) waren Strukturen ohne

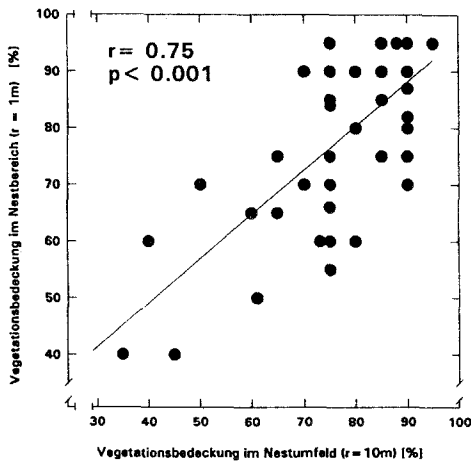
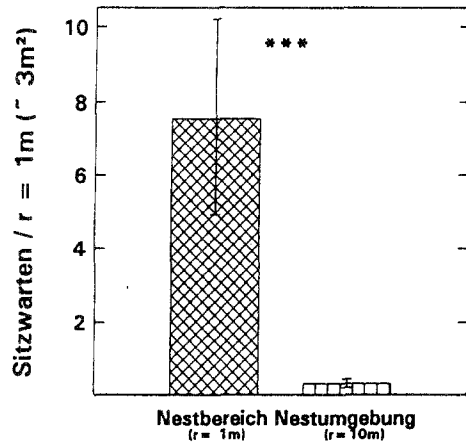


Abb. 3. Vegetationsbedeckung im Nestbereich und im Nestumfeld von 62 Wasserpieper-Nestern. — Correlation between vegetation over around ( $r = 1$  m) Water Pipit nests and the vegetation cover in the nest-vicinity ( $r = 10$  m).

hohen Pflanzenbewuchs (Erde, Steine, Blöcke, Flechtenteppiche) meist nur einzeln und kleinflächig vorhanden und bedeckten nur in 10 % der Fälle größere Flächen. Bei den meisten Nestern war ein Großteil der Nestumgebung mit Gramineenrasen und Zwergstrauchpolstern flächig überwachsen. Bei 53 Nestern (85 %) betrug der Deckungsgrad der Vegetation im weiteren Nestumfeld über 60 % (Abb. 3).

Die Vegetationsstruktur unterschied sich im unmittelbaren Nestumfeld nicht signifikant von den Verhältnissen im weiteren Umfeld, denn die Deckungswerte im Nestbereich korrelieren gut mit jenen der weiteren Nestumgebung (Abb. 3). Dies trifft auch für die Flächendeckung und die meisten weiteren Strukturelemente zu (BÖHM 1988). Insgesamt scheinen demnach WP für die Nestanlage relativ homogene, „unauffällige“ und typische Grasheideflecken zu präferieren, die Vegetationsstruktur im unmittelbaren Nestbereich dürfte kein übergeordnetes Auswahlkriterium darstellen. Allerdings scheinen höhere Anflugwarten im Nestumfeld (Höhe 0,5–1,5 m; z. B. Zwergsträucher, Einzelbäume, Frosthügel, Steine, Blöcke usw.), von denen aus die Nestumgebung

Abb. 4. Zahl von Anflug- bzw. Sitzwarten (Geländeerhebungen  $>50$  cm) im unmittelbaren Nestbereich und in der weiteren Umgebung von Wasserpieper-Nestern ( $n = 62$ ). Wartenzahl jeweils bezogen auf Kreisflächen von 1 m Radius. — Number of perches ( $>50$  cm) per 1 m circle at and in the vicinity of Water Pipit nests.



gut einsehbar ist, wesentlich zu sein. Die Nester wurden, sowohl vom Weibchen als auch vom Männchen, immer über solche kleine, nestnahe Sitzwarten angeflogen; meist wurden 3–4 Warten im Wechsel benützt. Die Anzahl der Warten im unmittelbaren Nestumkreis ( $r = 1$  m) schwankte zwischen 1–17 ( $\bar{x} = 7,6$ ), im weiteren Umkreis ( $r = 10$  m) fanden sich 20 bis 79 Warten ( $\bar{x} = 40,2$ ). Die flächengenormte Wartendichte war im eigentlichen Nestbereich hochsignifikant höher als im weiteren Nestumfeld (Abb. 4).

#### Nesttypen

Im UG ließen sich nach der umgebenden Vegetation und nach der Art des Nestdaches vier Nestformen unterscheiden, die im wesentlichen schon bei PÄTZOLD (1984) und VERBEEK (1970) geschildert wurden (Abb. 5).

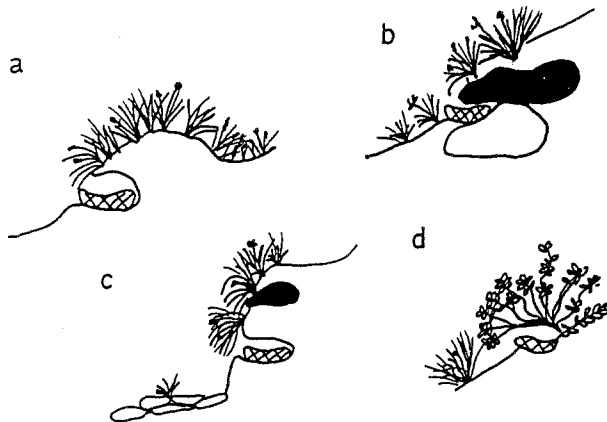


Abb. 5. Nesttypen des Wasserpiepers in Obergurgl, Ötztal. a) Rasenhügelnest, b) Steinnest, c) Erosionsnest, d) Knieholznest. — Types of Water Pipit nests at Obergurgl, Ötztal: a) tussock nests, b) nests with stone- or rock overhang, c) erosion nest, d) nests underneath dwarf shrub.

(1) Rasenhügelnester (Abb. 5a), die auch in anderen Gebieten klassische WP-Nestformen darstellen, dominierten auch im UG eindeutig (Tab. 3). Sie lagen im typischen Fall am Fuß von Geländestufen oder Grasbulten in einer Erdhöhle, wobei das Dach stets aus Erde, die von feinen Wurzeln sehr fest zusammengehalten wurde, gebildet war. Der Nesteingang war von überhängenden Grashalmen verdeckt.

(2) Bei Steinnestern (Abb. 5b) bilden Steine das Nestdach. Der Deckenstein war meist von Gras überwachsen oder zumindest verdeckt und meist erst zu entdecken, wenn man in die Nestmulde griff. Eigentliche Felsspalten (PÄTZOLD 1984, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985) wurden hingegen im UG als Neststandort nicht benutzt.

Tab. 3. Häufigkeit der Nesttypen (%) des Wasserpiepers in drei Untersuchungsgebieten: a) Rasenhügelnester; b) Stein- bzw. Felsenester; c) Erosionnester; d) Knieholznester (vgl. auch Abb. 5). — Frequency (%) of different nest types of Water Pipits in three investigation areas a) tussock nests, b) nests with stone-or rock overhung, c) erosion nest, d) nests underneath dwarf scrub.

Nesttyp	Obergurgl (diese Studie)	Niedere Tatra PÄTZOLD (1984)	Wyoming (VERBEEK 1970)
n	62	?	99
a	56.9	66	49.5
b	18.9	12	28.3
c	10.4	16	22.2
d	13.8	6	—

(3) Erosionsnester (Abb. 5c) haben ebenfalls solide Nestdächer aus Erde oder Stein und durch Grashalme verdeckte Nesteingänge. Sie zeichnen sich aber durch ihre Lage an Erosionsflächen an besonders stark abgesetzten Geländestufen aus. Hierzu zählen Wegränder, durch Schmelzwasser ausgespülte Abbrüche, Bachufer und Erosionsschäden in Schipisten. Bei Erosionsnestern war der Neststandort zum Zeitpunkt des Baubeginnes oft noch kaum verdeckt und wurde erst mit fortschreitender Vegetationsentwicklung besser verborgen. Entscheidend für die Auswahl als Neststandort war offenbar vor allem die tiefe Muldenstruktur dieser Standorte.

(4) Knieholznester (Abb. 5d) wurden in tiefen Mulden unter Vaccinien-, Alpenrosenstauden oder unter tief am Boden liegenden Wacholderästen gebaut. In diese Nester wurde manchmal auch ein tiefliegender Ast miteingebaut. Das Nestdach wurde immer durch die Äste des Strauches gebildet. Knieholznester waren in Obergurgl doppelt so häufig wie in der Niederen Tatra (PÄTZOLD 1984); am Beartooth Plateau, Wyoming (VERBEEK 1970) trat diese Nestform überhaupt nicht auf (Tab. 3).

#### Nestüberdachung, Nestmulden

Trotz der Unterschiede sind allen gefundenen Nestern zwei Merkmale gemein: Alle 62 hatten eine solide Nestüberdachung und lagen in tiefen, halbhöhlenartigen Mulden. Das Material der „Dächer“ bestand aus Erde (38 %), Ästchen von Zwergsträuchern



(27 %), verschiedenen Gräsern (16 %) oder aus Stein (19 %). Vegetabilien bildeten also in Obergurgl nur in weniger als der Hälfte der Fälle (43 %) die Überdachung. Am Chasseral (Schweizer Jura) bestand hingegen die Nestüberdachung zu 85 % aus Vegetation (BIBER 1982). Vor dem Nesteingang war stets eine kleine Stufe zu finden ( $14,9 \pm 14,6$  cm lang).

Die Nestmulden maßen im Mittel  $12,8 \pm 3,5$  cm x  $10,8 \pm 2,3$  cm x  $14,6 \pm 3,1$  cm. Nach diesen Ausmaßen und nach den Formen der Mulden (Abb. 5) sind die Neststandorte nicht einfach Bodenvertiefungen, sondern besser als Erdhöhlen zu bezeichnen.

Im Umfeld jedes gefundenen Neststandortes wurden in der unmittelbaren ( $r = 1$  m) und weiteren Nestumgebung ( $r = 10$  m) nach weiteren potentiellen Nestplätzen gesucht, um das Angebot an grundsätzlich geeigneten Standorten in der Grasheide abzuschätzen. Dabei wurden den Nestmaßen entsprechende Mulden als potentielle Standorte bewertet. Es zeigt sich, daß Strukturen ähnlicher Art nicht selten sind. So waren in 1m Umkreis im Mittel eine, und im Radius von 10 m im Mittel 5 entsprechende Mulden zu finden. Dem WP stehen demnach in der alpinen Grasheide potentiell geeignete Nestmulden in ausreichender Zahl zur Verfügung, so daß eine Feinauswahl nach den artspezifischen Bedürfnissen möglich ist.

#### Neststandortstreue

Trotz des reichen Angebotes an tiefen Nestmulden wurden in vier Jahren sieben Neststandorte mehrfach benützt. Dabei handelte es sich aber wahrscheinlich nicht um dieselben Weibchen bzw. Paare, denn nur in einem Fall erfolgte eine Wiederbesetzung in zwei aufeinanderfolgenden Brutzeiten (auch VERBEEK 1970). Hingegen wurden vier Nestplätze erst nach zwei Jahren und ein Nest vier Jahre später wiederbesiedelt. Ein besonders interessanter, zusätzlicher Fall betrifft einen Nestplatz, der zwischen 1983 und 1989 mindestens dreimal erfolgreich benutzt wurde.

### 3.3. Das Nest

#### Nistmaterial

Nester werden als einfacher Napf in die Erdhöhlen gebaut. Vereinzelt wurde an den Seiten und gegen den Eingang der Erdhöhle hin mehr Nistmaterial verbaut und an den Rändern hochgezogen.

Als Nistmaterial wird hauptsächlich trockenes Gras verwendet. Im UG waren dies vor allem Halme von *Carex curvula*, *Nardus stricta* und *Festuca*-Arten, selten einzelne verholzte Vaccinienästchen am Nestboden. In der Voliere nahm das Weibchen auch Grashalme verschiedener anderer Gramineen an. WP scheinen also geeignetes Nistmaterial in breiter Streuung zu wählen.

Am ersten Nestbautag bevorzugt das Weibchen breitere Halme, später eher dünne und feinere. Das Baumaterial wird an 1–2 Sammelplätzen gesucht, die meist weiter als 20 m vom Neststandort entfernt sind, sich aber noch innerhalb des Reviers befinden. Das Weibchen nimmt lose Halme auf oder reißt trockene aus Grasbüscheln. Um den Boden der Erdmulde einzuebnen, stopft es mitunter auch Moos und Flechtenäste

als unterste Schicht des Nestbodens oder -randes. Für die Polsterung der Nestmulde werden sehr feine, dünne Halme bevorzugt; auch Tierhaare werden verwendet (PICKWELL 1947, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985). Bei ausreichendem Angebot nimmt das Weibchen letztere bevorzugt als Baumaterial (BÖHM et al. 1988). Dementsprechend waren im UG bei 54 % der Nester Haare in den Nestboden eingewoben, am Beartooth Plateau, Wyoming waren Haare allerdings wesentlich seltener, bei nur 16 % der Nester, zu finden (VERBEEK 1970).

### Nestbautechnik, Nestmaße

Entscheidet sich das Weibchen für einen Platz, läuft es ihn von allen Richtungen an und setzt sich auch kurz. Ein Weibchen begann die ausgewählte Mulde mit den Füßen zu vergrößern. Das Weibchen setzte sich dann tief in die zunächst nur kleine Mulde, scharfte unter sich die Erde weg und drehte sich dazu um die eigene Achse, bis eine runde Vertiefung entstand. Hierfür benötigte es den ganzen Tag und unterbrach seine Tätigkeit nur zum Fressen oder Baden. In der Voliere nahm das Weibchen einen kleinen Korb als Nestmulde an.

Bei allen Nestern waren die in die Mulde hängenden Grasbüschel oder Wurzeln entfernt worden. Hierfür scharften die Weibchen die Nestmulde noch etwas aus. WP-Weibchen vermögen zudem auch mit Hilfe des Schnabels Erde auszuheben, indem sie an Grasbüscheln und Wurzeln hacken (PÄTZOLD 1984 vgl. ähnliche Scharr- und Grabetechniken bei anderen Bodenbrütern, z. B. GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985, HÖGSTEDT 1978, VAN HECKE 1979, VERBEEK 1967).

Offenbar erst am Tag nach diesen vorbereitenden Tätigkeiten wird Nistmaterial eingetragen. Dabei bündelt das Weibchen: Mehrere Halme werden quer in den Schnabel genommen und wiederholt gegen den Boden geschlagen. In der Voliere tauchte das Weibchen einige Halme kurz ins Wasser. Obwohl es rasch bündelt, wählt das Weibchen die Halme sehr wohl einzeln aus. Das Bündeln dauert 15–240 Sekunden. Dann fliegt das Weibchen mit dem gesammelten Nistmaterial knapp über den Boden ans Nest und läuft den letzten halben Meter zu Fuß. Wird das Weibchen beim Nestanflug gestört, setzt es sich kurz, läßt die Halme fallen und beginnt sich zu putzen. Das Bauen kann dann bis zu 90 min unterbrochen werden; offensichtlich wird in solchen Fällen die Nestnähe gemieden.

Das Weibchen schlüpft mit dem Halmbündel in die Erdmulde, setzt sich und „kuschelt“ (DECKERT 1955) sich in die Bodenvertiefung. Dann ordnet es die Halme um sich, zieht sie einzeln von der Außenseite über den Rand nach oben und steckt sie sorgfältig an der Innenseite fest. Bei der Innenwand wirken die Halme und Haare kreisförmig ineinandergesteckt; ein Teil der Halmenden kann nach oben ragen. Zuerst baut das Weibchen einen ringförmigen Nestrand, der gegen den Nesteingang hin bis zu 3 cm dick sein kann. An den Seitenwänden zieht es die Ränder etwas höher, die dann aber nur 1–1,5 cm breit sind. Beim Bau des Ringes nimmt das Weibchen durchaus auch größere Halme. Am 2. und 3. Bautag wird in diesen Ring der Boden eingebaut. Dieser erreicht letztlich eine Dicke von 2–2,5 cm ( $n = 5$ ) und ist so dicht, daß selbst die abgestoßenen Kielschuppen der Nestlinge nicht durchfallen können.

Baudauer, Beteiligung des Männchens

Bei 6 Nestern 1984 dauerte der Nestbau 4, bei 5 Nestern 1983 5 Tage; 1983 wurde in einer kühlen, niederschlagsreichen Periode gebaut. VERBEEK (1970) und BIBER (1982) geben ebenfalls 4–5 Tage für den Nestbau an. In der Voliere hatte das Weibchen in 4 Tagen das Nest vollendet.

Männchen interessieren sich während der Nestplatzsuche kaum für Bodenvertiefungen. Ein „Neststimmen“ oder Verweisen auf entsprechende Neststandorte (z. B. THALER 1976) konnte bei WP-Männchen nicht festgestellt werden. Während des Nestbaus begleitete das Männchen das Weibchen mit einigem Abstand von der Sammelstelle der Halme zum Neststandort oder saß in Nestnähe auf einer Warte und sicherte. Das Weibchen ist durch sip-Rufe beim Nestanflug, häufiger aber beim Nestabflug mit dem Männchen in Rufkontakt. In den Baupausen umbalzte das Männchen das Weibchen, präsentiert wohl Halme, trägt diese aber selbst nie ins Nest ein.

#### 4. Diskussion

Der Bruterfolg bei Gebirgsvögeln wird von einer Reihe von Faktoren bestimmt:

- 1) Die Vegetationsperiode ist kurz, so daß der Spielraum für Ersatz- oder Zweitbruten eng wird. Daher müssen Erstbruten besonders sorgfältig „geplant“ werden.
- 2) Die Synchronisation des Fortpflanzungszyklus mit der für die Jungenaufzucht günstigsten Zeit des Maximums verfügbarer Nahrung (PERRINS 1970) ist schwierig, weil Produktivitätsspitzen im Hochgebirge erst spät im Jahr erreicht werden und zudem starken annuellen Schwankungen ausgesetzt sein können.
- 3) Schon unter Normalbedingungen sind die thermischen Belastungen für den brütenden Altvogel, für Gelege und Nestlinge beträchtlich (z. B. niedrige Außentemperaturen, austrocknende, abkühlende Wirkung des konstanten Windes, extreme Einstrahlung). Schlechtwetterperioden mit Temperaturstürzen und Schneefällen treten zudem in der Brutsaison regelmäßig auf.
- 4) Ergiebige Nahrungsquellen und geeignete Nistplätze treten im Gebirge häufig lokal geklumpt, aber u. U. räumlich getrennt auf, wodurch das elterliche Energiebudget weiter belastet werden kann (z. B. HEINIGER 1991).

Im Gebirge brütende Kleinvögel haben daher eine Reihe spezifischer ethologischer, ökologischer und physiologischer Anpassungen entwickelt (Übersicht z. B. GLUTZ VON BLOTZHEIM 1990). Sie reichen von niederen Bebrütungstemperaturen (z. B. HEINIGER 1991) über Nestbautechniken (z. B. AICHORN 1989, DROGONOVA & JAGINA 1989, WIDMER 1993) bis zu Änderungen im Bebrütungsaufwand (z. B. FREY 1989).

Beim WP, der als einzige alpine Kleinvogelart vor allem in der offenen, ausgesetzten Grasheide brütet, scheinen besonders ethologische Anpassungen, insbesondere die sorgfältige Nistplatzwahl den Fortpflanzungserfolg zu erhöhen.

Auf den ersten Blick scheint die alpine Grasheide eine Fülle von Neststandorten für einen „Bodenbrüter“ zu bieten. Unsere Untersuchung zeigt aber, daß der WP im Detail jedoch erhebliche Ansprüche an den tatsächlichen Standort stellt. Schon das

Verhalten der Weibchen in der Phase zwischen Verpaarung und Nestbau läßt auf spezifische Anforderungen an den Neststandort und ein ausgeprägtes Suchmuster schließen. Obschon man angesichts der in der Alpinstufe zeitlich eingeschränkten Brutperiode einen möglichst raschen Start des Brutgeschehens erwarten sollte, verstrichen im Mittel etwa drei Wochen zwischen Verpaarung und Nestbaubeginn. Der Suche nach potentiellen Neststandorten und deren Kontrolle wurde also erhebliche Zeit gewidmet, und es ist wahrscheinlich, daß das Weibchen in dieser Zeit jede Erdmulde, die als Neststandort in Frage kommt, kennenlernen und prüfen kann. Auch häufiges Wiederbesetzen spezifischer Standorte in homogen wirkenden alpinen Grasheideflächen, spricht für ein ausgeprägtes Suchbild. Im UG wurden immerhin 12 % der Neststandorte mehrfach besetzt (s. auch Angaben bei VERBEEK 1970, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985), trotz großen Angebots optisch ähnlicher Bodenstrukturen. Wiederbesetzte Nestplätze (Bodenmulden, Felsspalten) durch verschiedene Paare über Jahre hinweg ist z. B. auch bei Berglaubsänger (W. GSTADER mündl.) und Steinschmätzer (CONDER 1989) bekannt, dürfte aber ansonsten bei Bodenbrütern selten sein (vgl. z. B. HÖTKER 1989, VAN HECKE 1979, VERBEEK 1970).

Die Nester befanden sich stets in einer Geländestufe (Abb. 1, 5). Zum einen werden derartig exponierte Stufen rascher aper und trocken, zum anderen bieten sie Schutz vor Regen, Schnee und vor allem Schmelzwasser (VERBEEK 1970, HÖTKER 1989). Darüberhinaus dürften steile Geländeböschungen einen gewissen Schutz vor Nesträubern gewährleisten (BIBER 1982). Auch die Bevorzugung von Neststandorten im Oberhangbereich, die Orientierung der Nesteingänge hangabwärts sowie die klare Präferenz für Nestplätze mit hoher Zahl von Warten und hohen Vegetationsdeckungen können teilweise als Feindschutz interpretiert werden (Fluchtverhalten durch rasches Hangabgleiten, Sicherungsverhalten, Deckungsbedürfnisse).

Die Nesthänge und Nesteingänge waren zudem bevorzugt nach N bis W exponiert und teilweise gegen die Haupthangrichtung gedreht. Bei einigen Bodenbrütern (HÖGSTEDT 1978, SCHLÄPFER 1988, VERBEEK 1981) und auch Baumbrütern (GLÜCK 1983, CONNER 1975) hat sich eine bevorzugte Exposition der Nesteingänge vor allem als Reaktion auf Witterungseinflüsse nachweisen lassen. Im Hochgebirge sind Wind- und Strahlungsverhältnisse hauptsächlich vom Talverlauf und von der Hangexposition bzw. Hangneigung abhängig (AULITZKY 1955). Die Temperaturen an der Bodenoberfläche weichen dementsprechend kleinflächig oft um ein Vielfaches von der Lufttemperatur ab: An exponierten Stellen können am Boden längerfristig bis zu 40 ° C, kurzfristig auch bis 80 ° C auftreten (FRANZ 1979, TURNER 1957). Überhitzung schädigt nicht nur das embryonale Leben im Ei (DRENT 1975); Nestlinge können dadurch auch veranlaßt werden, das Nest zu früh zu verlassen (SCHLÄPFER 1989, HÖTKER 1989). Starke Windexposition kann andererseits erhebliche Austrocknung und Abkühlung bewirken und erhöht die Gefahr von Schneeverdriftung. Das legt die Wahl einer bestimmten Exposition, die Schutz vor Witterungsextremen bietet, nahe. Im UG ist dies vor allem der NW-Sektor in dem drei Viertel der Nester zu finden waren (Abb. 2). Da die Hauptwindrichtungen im UG zwischen SE und NE liegen, befand sich der Großteil der Nester im Windschatten und war vor extremer Einstrahlung besser geschützt (ähnliche Befunde bei VERBEEK 1970, 1981, BIBER 1982).

Obschon in südliche bis östliche Richtung orientierte Nester nur mit kleiner Stichprobe vertreten sind, was statistische Vergleiche erschwerte, ist doch auffällig, daß die geschützteren, NW-orientierten Nester keinen deutlich höheren Schlupferfolg und Flügglingerfolg aufwiesen. VERBEEK (1981), der beim Pazifischen Wasserpieper in Wyoming zu sehr ähnlichen Befunden gelangte, sah den Sinn der Bevorzugung bestimmter Expositionen vor allem im Schutz des brütenden Weibchens vor extremen Witterungseinflüssen, was auch uns denkbar erscheint. Die Befunde deuten jedenfalls an, daß Charakteristika des Neststandortes wesentlich zum Bruterfolg beitragen als Vorteile, die durch bestimmte Nestexpositionen entstehen.

Die Struktur und Dimensionen der vermessenen Neststandorte zeigen, daß die im Schrifttum übliche Charakterisierung des WP-Nestes als bloßes Bodennest den Verhältnissen nicht entspricht. Nach unserem Eindruck sind WP-Nester durch Lage und Dimensionen eher dem Typus eines Halbhöhlennestes zuzuordnen. Dafür sprechen Form und Maße der untersuchten Neststandorte (s. Muldentiefen für diverse andere Bodenbrüter in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985, VERBEEK 1967) und vor allem das stets vorhandene Nestdach. Auch der Umstand, daß die vorgefundene Erdhöhle noch aktiv vergrößert wird und daß ein in der Voliere gehaltenes WP-Weibchen keine der angebotenen Bodenvertiefung, sondern ein überdachtes Körbchen als Nestplatz wählte (BÖHM et al. 1988) sprechen für eine Präferenz tiefer, höhlenartiger Mulden. Damit schafft sich das WP-Weibchen wohl ein Mikroklima, das ihm während der Bebrütung zugute kommt und Eier und Nestlinge vor rasch wechselnden Temperatur-extremen schützt.

Schließlich lassen auch Details der Nestbautechnik (Sorgfalt des Baus, Anordnung der Elemente) und die daraus resultierende Neststruktur Anpassungen an die Rahmenbedingungen des Hochgebirges und des Neststandortes erkennen. Die Form des WP-Nestes, ein einfacher Napf, entspricht zwar jener der anderen *Anthus*-Arten. Die Nestböden und Nestwülste sind aber deutlich dicker als bei anderen Piepern und Lerchen (PÄTZOLD 1984, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1985). Besonders dichte und dicke Nester mit höherer Isolationswirkung sind auch bei anderen Gebirgsvögeln beschrieben worden (AICHORN 1989, DROGONOVA & JAGINA 1989, FREY 1989, WIDMER 1993) und dürften vor allem auch den Energieumsatz des brütenden Altvogels wesentlich verbessern (Übersicht z. B. PRINZINGER 1992).

Das reiche Angebot an geschützten Erdhöhlungen in der Grasheide ist offenbar für andere Arten der alpinen Kleinvogelgemeinschaft nicht nutzbar und die Fähigkeit des WP, diese „Nestnischen“ zu nützen, dürften mit für seine hohen Abundanzen und seine Dominanz in der alpinen Kleinvogelgemeinschaft verantwortlich sein.

### Zusammenfassung

Als einzige alpine Kleinvogelart wählt der Wasserpieper die offene alpine Grasheide als Standort seiner Bodennester und scheint damit offenbar besonders dem extremen Hochgebirgsklima und verstärktem Prädationsdruck ausgesetzt zu sein. 1983–1989 wurden in den österreichischen Zentralalpen (1900–2400m ü. NN) Charakteristika des Standortes von 62 Nestern untersucht und das Nestbauverhalten an 11 freilebenden und einem gekäfigten Paar

beobachtet. Nach der Ankunft im Brutgebiet suchten die Weibchen 3–4 Wochen lang (Anfang bis Ende Mai) gezielt nach geeigneten Nestmulden und prüften sie. Die Neststandorte befanden sich stets in Hanglage und im Hang im Bereich von Geländestufen. Dreiviertel der Nester waren nach NW orientiert und damit vor den bevorzugt aus SE bis NE wehenden Winden und vor extremer Einstrahlung geschützt. Die Nestumgebung war meist über 60 % durch Vegetation bedeckt, das unmittelbare Nestumfeld unterschied sich aber in der Vegetationsbedeckung nicht signifikant von der weiteren Nestumgebung. Wesentlich waren aber kleine Sitzwarten in Nestnähe für ein Sichern vor dem Anflug ans Nest. Nach dem Mikrolief und der Struktur der Nestumgebung sowie nach der Art der Nestüberdachung (Erde, Steine, Gramineen, Zwergsträucher) ließen sich vier Nesttypen unterscheiden, denen aber eine solide Nestüberdachung und die Lage in ausgeprägten, halbhöhlenartigen Mulden gemeinsam war. Form, Anlage und Dimensionen der das Nest beherbergenden halbhöhlenartigen Strukturen gewährleisteten wahrscheinlich ein Mikroklima, das dem brütenden Weibchen sowie Eiern und Nestlingen Schutz vor extremen Witterungseinflüssen bietet. Auch in der Nestbautechnik und der Neststruktur können Anpassungen an die Rahmenbedingungen des Hochgebirges gesehen werden.

### Summary

Water Pipits, in contrast to other common songbirds of the alpine zone of the Alps, select open alpine grassland habitats for breeding. Despite the fact that ground nests, in general, can be expected to be more exposed to predators and to the extreme alpine climate than nests in rock cavities, the Water Pipit is the most widespread and abundant member of the alpine bird community. This study from Austria deals with specific adaptations in nest-site selection and nest building behaviour of female Water Pipits, which are thought to be key factors for the high reproductive success of this species under the environmental conditions of the alpine tundra. 62 nests were found and the characteristics of the nest site and the microhabitat surrounding the nests were described and measured. In addition 11 pairs were observed during the nest building period. Female Water Pipits started to search for nest sites immediately after pair formation and spent 3–4 weeks for thorough scanning of potential nest cavities within territories, before nest building started. All nest-sites were situated in steep slopes ( $>20^\circ$ ) and mostly were found at the bottom of hummocks, which gave shelter from drifting snow or rain. The vegetation-cover around nest sites was high ( $>60\%$ ) but did not differ from that of the surrounding area. In contrast, small perches (0,5–1,5 m) were significantly more abundant close to the nest site than in the farther vicinity and are interpreted to be important features for predator avoidance. Nest-entrances were mostly orientated toward NW (75 %) and thus sheltered from the prevailing wind and from extreme radiation. However, nesting success was not influenced by the orientation of the nest. Although four different nest types could be distinguished, all nests were deeply sunken into the ground and had in common a solid "nest-roof", built by stones, vegetation or earth. Thus Water Pipit nest-sites are interpreted more to be nest cavities, than simple ground-troughs and we suggest this to be the main adaptation of the species to avoid the tough conditions of ground nesting in the alpine zone. Additional adaptations were found in the technique of nest building resulting in a more solid (thicker) nest with higher isolation ability compared to the nests of other ground nesting birds.

### Literatur

- AICHORN, A. (1989): Nestbautechnik des Schneefinken. *Egretta* 32: 58–71. • AULITZKY, H. (1961): Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. *Arch. Met. Geoph. Biokl., Ser. B.* 10: 445–532.

BIBER, J. P. (1982): Brutökologische Untersuchungen an einer Population des Wasserpiepers (*Anthus spinoletta* L.). Diss. Univ. Basel. • BÖHM, Ch. (1986): Revierverhalten und Revierkriterien beim Wasserpieper (*Anthus spinoletta*). Ökol. Vögel 8: 145–156. • DIES. (1988): Der Wasserpieper *Anthus spinoletta*: Verhalten, Brutökologie und Postembryonalentwicklung (Vergleich mit dem Baumpieper *Anthus trivialis*). Diss. Univ. Wien. • DIES., E. THALER & A. ZEGG (1988): Wasserpieper (*Anthus sp. spinoletta*) und Baumpieper (*Anthus trivialis*) brüten im Alpenzoo. Gef. Welt 112: 63–66.

CATZEFLIS, F. (1976): Les oiseaux nicheurs du Col de Balme (Trient, VS). Bull. Murithienne 93: 81–92. • DERS. (1979): Aspects quantitatifs de l'avifaune alpine. Arve-Leman -Savoie-Nature 21: 13–20. • CONDER, P. (1989): The Wheatear. London. • CONNER, R. N. (1975): Orientation of entrances to woodpecker nestcavities. Auk 92: 371–374.

DECKERT, G. (1955): Beiträge zur Kenntnis der Nestbau-Technik deutscher Sylviiden. J. Orn. 96: 186–206. • DRENT, R. H. (1975): Incubation. In: D. S. FARNER & J. R. KING, Avian Biology 5: 333–420. • DROGONOVA, N., & M. JANIGA (1989): Nest structure of alpine accentors (*Prunella collaris* [Scop. 1769]) in the Low Tatras. Biologia 44: 983–993.

ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart.

FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart. • FREY, M. (1989): Brutbiologie des Hänflings *Carduelis cannabina* unter den Einflüssen des Gebirgsklimas. Orn. Beob. 86: 265–289.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau. • DERS. (1990): Les oiseaux en altitude: biologie et ecologie. Act. Coll. Ecosyst. Altitude. Pau, 1989. • DERS. & K. M. BAUER (1985, 1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas: Bd. 10/I & II; Bd. 11/I. Wiesbaden. • GLÜCK, E. (1983): Nistökologische Sonderung mitteleuropäischer Frigillidenarten im Biotop Streuobstwiese. J. Orn. 124: 369–392.

HECKE, P. VAN (1979): Verhalten, Nest und Neststandort des Baumpiepers (*Anthus trivialis*). J. Orn. 120: 265–279. • HEINIGER, P. H. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. Orn. Beob. 88: 193–207. • HÖGSTEDT, G. (1978): Orientation of the entrance in Tawny Pipit *Anthus campestris* nests. Orn. Scand. 9: 193–196. • HÖTKER, H. (1989): Der Wiesenpieper. N. Brehm-Büch. 595, Wittenberg.

KILZER, R., & H. KILZER (1989): Zur Höhenverbreitung und Nistplatzwahl der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) in den Alpen. Egretta 32: 20–22. • KOCIAN, L., & B. HAVRANEK (1958): Über die Brutbiologie des Wasserpiepers in der Slowakei. Biologia 37: 633–643. • KRÜGER, S. (1989): Der Brachpieper. N. Brehm-Büch. 598, Wittenberg. • KÖRNER, C. (1990): Der Flächenanteil unterschiedlicher Vegetationseinheiten in den Hohen Tauern: Eine quantitative Analyse großmaßstäblicher Vegetationskartierungen in den Ostalpen. Veröff. Österr. MAB Programms 13: 49–93.

MAYFIELD, H. F. (1975): Suggestions for calculating nest success. Wilson Bull. 87: 456–466. • MOSER, W., & M. MOSER (1975): Daß MAB-Gesamtvorhaben Obergurgl. Sitzungsber. Österr. Akadem. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Abt.1, 184: 159–171.

OZENDA, P. (1988): Die Vegetation der Alpen. Stuttgart.

PÄTZOLD, R. (1984): Der Wasserpieper. N. Brehm-Büch. 565, Wittenberg. • DERS. (1990). Der Baumpieper. N. Brehm-Büch. 565, Wittenberg. • PERRINS, C. M. (1970): The timing of birds breeding seasons. Ibis 112: 242–255. • PICKWELL, G. (1947): The American Pipit in its arctic-alpine home. Auk 64: 1–14. • PRINZINGER, R. (1992): Die Energiekosten der Bebrütung bei der Amsel *Turdus merula*. Orn. Beob. 89: 111–125.

SCHLÄPFER, A. (1988): Populationsökologie der Feldlerche (*Alauda arvensis*) in der intensiv genutzten Agrarlandschaft. Orn. Beob. 85: 309–371.

THALER, E. (1976): Nest und Nestbau von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*). J. Orn. 117: 121–144. • TURNER, H. (1971): Mikroklimatographie und ihre Anwendung in der Ökologie der subalpinen Stufe. Ann. Meterol. 5: 275–281.

VERBEEK, N. A. M. (1970): Breeding biology and ecology of the Horned Lark in alpine tundra. Wilson Bull. 79: 208–218. • DERS. (1970): Breeding ecology of the waterpipit. Auk 87: 425–451. • DERS. (1981): Nesting success and orientation of waterpipit *Anthus spinoletta* nests. Ornith. Scand 12: 37–39.

WIDMER, M. (1993): Brutbiologie einer Gebirgspopulation der Gartengrasmücke *Sylvia borin*. Orn. Beob. 90: 85–113. • WINDING, N. (1984): Struktur und ökologische Strategien und anthropogene Beeinflussung der Kleinvogelgemeinschaft im Glocknergebiet. (Hohe Tauern, Österreichische Zentralalpen): Ein Beitrag zur Ornithoökologie des Hochgebirges. Diss. Univ. Salzburg. • DERS. (1990): Habitatnutzung alpiner Kleinvögel im Spätsommer/Herbst (Österreichische Zentralalpen): Autökologie und Gemeinschaftsmuster. Ökol. Vögel 12: 12–37. • DERS., S. WERNER, S. STADLER & L. SLOTTA-BACHMAYR (1993): Die Struktur von Vogelgemeinschaften am alpinen Höhengradienten: quantitative Brutvogel-Bestandsaufnahmen in den Hohen Tauern (Österreichische Zentralalpen). Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern 1: 106–124.

ZAMORA, R. (1990): Nest site selection of the Common Wheatear in high mountain areas of southeastern Spain. Wilson Bull. 102: 178–180.