Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Die räumliche Verteilung waldbewohnender Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und Schädigung

I. Eichenreiche Laubmischwälder der Region Basel[1]

Beat Naef-Daenzer und Martin Blattner

Seit einigen Jahren verschlechtert sich der Gesundheitszustand der Wälder fast im gesamten europäischen Raum (Hutchinson & Meema 1987). Wenn auch in unterschiedlichem Ausmass, so betreffen die Schädigungen doch alle Waldtypen und Baumarten. In zahlreichen Forschungsprogrammen wird diese Entwicklung verfolgt, in der Schweiz mit den seit 1985 laufenden Sanasilva-Inventuren (BFL, EAFV 1985, 1986, 1987, 1988). Mehr und mehr befasst man sich auch mit den Auswirkungen, die der schlechte Gesundheitszustand der Wälder auf die Tier- und Pflanzenwelt haben kann. Untersuchungen hierzu liegen bisher vor allem aus dem osteuropäischen Raum vor, wo lokal grosse Wälder abgestorben sind (Knistautas 1983). Den Rückgang einzelner Baumarten und dessen Auswirkung auf die Avifauna behandelten Desgranges et al. (1987) in Kanada.

In einem seit 1985 laufenden Programm untersucht die Schweizerische Vogelwarte Sempach die Auswirkungen der Waldschäden auf die Vogelgemeinschaften der Wälder. Dabei haben auch praktische Aspekte grosse Bedeutung: Bei der Bewirtschaftung geschädigter Wälder ist es notwendig, die Lebensraumansprüche der darin natürlich vorkommenden Tierarten zu berücksichtigen. Forstliche Massnahmen sollten die spezifischen Biotopeigenschaften eines Waldtyps nicht beeinträchtigen. Als erste Grundlage dazu muss bekannt sein, welche Tiergemeinschaften in einer gegebenen Waldgesellschaft als typisch anzusehen sind. Was die Avifauna der Wälder anbelangt, wurden solche Charakteristika von Mosimann et al. (1987) für die flächenmässig bedeutenden oder für unser Land besonders wichtigen Waldtypen untersucht. Diese Analysen geben für praktische Massnahmen eine Vorstellung des Zustandes, der erhalten bzw. angestrebt werden soll.

Soll eine Basis für praxisorientierte Schlussfolgerungen geschaffen werden, bedarf es weiter auch quantitativer Kenntnisse der Lebensraumansprüche von Vögeln und anderen Tierarten, wie auch ihrer Reaktion auf Veränderungen in den wichtigen Eigenschaften des Biotops. Es muss möglichst gut bekannt sein, von welcher Bedeutung die einzelnen Strukturmerkmale des Waldes und die Schädigungsintensität für die Waldbewohner sind. Mit dieser Frage befasst sich die vorliegende Arbeit. Sie beschränkt sich dabei auf die Waldvögel in nur einem Waldtyp, nämlich den eichenreichen Laubmischwäldern in der Region Basel. Das Schwergewicht liegt auf den folgenden Fragen:

1. Wie verteilen sich die Bewohner dieser Waldgesellschaft auf verschiedenartig strukturierte Flächen? Wie beeinflussen Waldstruktur und -Schädigung die Artenspektren und die relative Häufigkeit der Vogelarten?

2. Wie beeinflussen einzelne Struktureigenschaften die Dichte, in der die Vogel-

[1]Mit finanzieller Unterstützung der Karl-Mayer-Stiftung.

arten auf einer Fläche registriert werden? Beeinflusst die Schädigungsintensität das Vorkommen einzelner Vogelarten?

3. Wie stehen Waldstruktur und -Schädigung in den untersuchten Flächen in Zusammenhang?

Besonderes Gewicht liegt auf der Ermittlung und Quantifizierung der wichtigsten Einflussgrössen. Auf die Ursachen solcher Wechselbeziehungen wird nicht eingegangen; sie sind Gegenstand laufender Untersuchungen.

Dank. G. Ackermann, M. Blattner, Th. Imhof, M. Iseli, H. Jenny, P. Mosimann und M. Trocmé haben gemeinsam die Daten aufgenommen und zusammen mit den Projektleitern, Dr. N. Zbinden und Dr. H. P. Pfister, das methodische Konzept der Studie erarbeitet. Forstingenieur U. Bühler unterwies uns in den Techniken der Waldstruktur-Erhebung und arbeitete gemeinsam mit W. Christen bei der Diskussion der forstlichen Aspekte mit. Die Kantonsoberförster der Kantone Basel-Landschaft, Basel-Stadt, Solothurn und Aargau, die Forstverwaltung der Stadt Basel, die Kreisoberförster und Revierförster der Untersuchungsgebiete haben unsere Arbeit gefördert, indem sie uns Waldschaden-Unterlagen zur Verfügung stellten, bei der Bewirtschaftung der Probestreifen Rücksicht nahmen und Bewilligungen erteilten. Forstadjunkt M. Fischer führte uns in die Interpretation der Infrarot-Luftbilder ein. Dr. W. Keller von der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen gab uns Auskünfte zur Vorratsschätzung. Dr. L. Schifferli, R. Lévêque und O. Biber übernahmen die Übersetzungen. Die Karl-Mayer-Stiftung hat das Projekt finanziell unterstützt. Allen danken wir herzlich.

1. Untersuchungsgebiet und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Die 8 untersuchten Waldflächen liegen im schweizerischen Teil der Region Basel. Kurzangaben zu Geographie, naturräumlicher Gliederung und Klima des Gebiets finden sich in Mosimann et al. (1987). Innerhalb dieser Wälder umfasst die eigentliche Untersuchungsfläche je einen Streifen von 1 km Länge und 50 m Breite. Tab. 1 orientiert über ihre Lage und Baumartenzusammensetzung.

1.2. Datenerhebung

Die ornithologischen Daten der 8 Waldstreifen wurden 1985–1987 in jährlich je 6 einstündigen Begehungen zwischen Ende März und Ende Juni erhoben. Die Datenaufnahme zur Struktur der Waldstreifen erfolgte jeweils im Lauf des Sommerhalbjahres.

1.2.1. Erfassung von Waldstruktur und Schädigungsintensität

Die Beschreibung der Struktur der untersuchten Waldflächen muss diejenigen Lebensraumeigenschaften möglichst vollständig einbeziehen, welche die Bestände der vorhandenen Vogelarten entscheidend beeinflussen. Die Auswahl der Messgrössen erfolgte aufgrund der bestehenden Kenntnisse über die wichtigsten waldbewohnenden Arten und Artengruppen. Die Waldstreifen wurden in Teilflächen gegliedert, die bezüglich Entwicklungsstufe, Baumartenzusammensetzung, Schichtung und Schlussgrad der Oberschicht einheitlich und nicht kleiner als Horstgrösse sind. Für jeden dieser Bestände wurde in Anlehnung an Eiberle (1982) ein Protokoll folgender Grössen erstellt und jährlich nachgeführt:

Tab. 1a. Lage, Exposition, Hangneigung und dominierende Waldgesellschaft bzw. vorherrschender Waldverband der untersuchten Waldstreifen. – *Place, locality, exposition, inclination and dominating vegetation of the study plots.*

Gemeinde, Kanton	Höhe ü. M. min. – max.	Exposition	Neigung	dominierende Vegetationseinheit
Riehen BS	360–420	WNW	20°	Eu-Fagion
Magden AG	370–420	SE	10°	Luzulo-Fagion
Ettingen BL	540–660	N	30°	Cardamino-Fagetum
Basel BS	250	–	0°	«Stieleichen-Eschen -Hagebuchen-Wald»
Allschwil BL	350–360	–	0°	Querco-Carpinetum
Rodersdorf SO	420	–	0°	Eu-Fagion
Muttenz BL	270	–	0°	Querco-Carpinetum
Therwil BL	360–390	WSW-ENE	10°	Kunstforst

Allgemein: Fläche in m^2, Exposition und Neigung, Struktur der Bodenoberfläche (Vorhandensein/Höhe von Hindernissen), dominierende Entwicklungsstufe und Schlussgrad der Oberschicht nach Eiberle (1982), mittlere Oberhöhe in m, Holzvorrat in m^3/ha nach Bitterlich (Hablützel 1985), Vorhandensein/Fehlen von totem Baumholz liegend und/oder stehend, Vorhandensein/Fehlen von Nistkästen.

Für Ober-, Mittel- und Unterschicht getrennt: Deckungsgrad insgesamt in 5%-Intervallen, Kronenanordnung (einschichtig oder stufig bzw. plenterartig), Deckungsgrad jeder Gehölzart separat in 10%-Intervallen, Mischungsform der Gehölzarten (einzeln oder gruppiert stehend).

Krautschicht: Gesamtdeckungsgrad in 5%-Intervallen, Deckungsgrad von Kräutern bzw. Zwergsträuchern separat in 10%-Intervallen, Höhe in 10 cm-Intervallen.

Die Beurteilung der Schädigung der Untersuchungsflächen wurde den im SANASILVA-Programm erstellten offiziellen Schadenkarten und den dazugehörigen Dateien entnommen. Sie beruhen auf Infrarotaufnahmen von 1984/85. Auf diesen Schadenkarten sind die Waldflächen in «Schadenbestände» aufgeteilt, die auf dem IR-Bild bezüglich Entwicklungsstufe, Baumartenzusammensetzung und Schadenintensität einheitlich erscheinen. Innerhalb dieser Flächen wird jeder einzelne Baum einer von fünf Schadenklassen zugeordnet (0 = gesund bis 4 = tot). Die Schädigungsintensität des ganzen Bestands wird aufgrund der Anteile von Bäumen der einzelnen Schadenklassen als Index berechnet, der wiederum zwischen 0 (alle Bäume gesund) und 4 (alle Bäume tot) variieren kann. Der Index lässt also nicht erkennen, in welchem Zustand die einzelnen Bäume eines Bestands sind, denn unterschiedliche Anteile der vier Schadenklassen können zum gleichen Indexwert führen.

Zur methodischen Absicherung dieses Datenmaterials wurde eine kleine Stichprobe von Bäumen unabhängig sowohl vom für das untersuchte Gebiet verantwortlichen Luftbildinterpreten als auch von einem anderen Experten bonitiert. Die Abweichungen der beiden Experten bewegten sich im Rahmen der Schätzgenauigkeit von ± 5%. Anhand der Schadenkarten und der Strukturkarten wurden die Beobachtungsstreifen in Teilflächen aufgeteilt, die gleichermassen bezüglich Vegetationsstruktur und Schädigung einheitlich beschaffen sind.

1.2.2. Kartierung der Vögel

Die Datenaufnahme erfolgte mit einem modifizierten Verfahren der Streifenkartierung (Emlen 1984, Mosimann et al. 1987). Auf den Begehungen wurden alle Vogelbeobachtungen auf Plänen im Massstab 1:2500 eingezeichnet. Diese Tageskarten wurden anschliessend zu Artkarten zusammengezogen (Details in Mosimann et al. 1987). Nachtaufnahmen zur Erfassung von Eulen wurden nicht durchgeführt, hingegen wurden einzelne Begehungen zur besseren Erfassung von Drosseln *Turdus* spp. und Rotkehlchen *Erithacus rubecula* auf die Abenddämmerung verlegt.

1.3. Auswertung

Bei der Auswertung des Datenmaterials wurde vorerst geprüft, ob und wie sich die relative Häufigkeit der beobachteten Arten in Abhängigkeit von Struktur und Schädigungsgrad der Waldflächen verändert (Kap. 1.3.1.). Anschliessend wurde für jede Art separat geprüft, in welcher Weise und in welchem Mass die Häufigkeit je Flächeneinheit von

Tab. 1b. Strukturparameter der Oberschicht der untersuchten Waldstreifen: Hauptbaumarten Entwicklungsstufe, Schlussgrad sowie Schichtung und Homogenität. Bu = Buche, BAh = Bergahorn, SAh = Spitzahorn, TEi = Traubeneiche, Ta = Tanne, SEi = Stieleiche, Es = Esche, HBu = Hagebuche, Fi = Fichte, SLi = Sommerlinde, WF = Waldföhre. B = Baumholz, S = Stangenholz, geschl. = geschlossen. – *Structural parameters in the upper layer; main tree species, stage of development, degree of coverage, stratification and degree of homogeneity.*

Gemeinde, Kanton	Hauptbaumarten in Oberschicht Deckungsgrad %	Entwicklungsstufe; Schichtung	Schlussgrad	Anzahl homogene Einheiten
Riehen BS	Bu 90, BAh, SAh je 5	B, 3schichtig	geschl.	27
Magden AG	Bu 90, Tei 10	B, 1schichtig	geschl.	18
Ettingen BL	Bu 80, Ta 20	B, 1schichtig	geschl.	11
Basel BS	SAh, BAh, je 20; TEi, Sei, Es je 10	S, 1–3schichtig	geschl.	25
Allschwil BL	Tei 95	–, 3schichtig	locker	6
Rodersdorf SO	Tei 80, Bu, HBu, Fi je 5	B, 2schichtig	geschl.	6
Muttenz BL	Bu 50, SLi 10, HBu 10	–, 3schichtig	geschl.	22
Therwil BL	Tei 60, Fi 30, WF 10	B, 3schichtig	geschl.	19

Struktureigenschaften und Schädigung abhängig ist (Kap. 1.3.2.). Waldstruktur und Schädigungsintensität weisen weiter vielfältige Interdependenzen auf, die zu kennen insbesondere für die Interpretation von Ergebnissen unentbehrlich ist (Kap. 1.3.3.).

Die Auswertung erfolgte auf einem Computer IBM-AT03 unter Einsatz der Standard-Programmpakete SPSS-PC+ und LOTUS 1-2-3, sowie mit eigenen Programmen für nichtlineare Kurvenanpassungen.

1.3.1. Relative Häufigkeit der Arten

Die 421 ausgeschiedenen «homogenen Flächen» (homogen bezüglich Struktur und Schädigung) wurden in Gruppen zusammengefasst, innerhalb derer die Waldstruktur möglichst wenig, die Schädigung jedoch frei variiert. Diese Gruppenbildung erfolgte aufgrund der Resultate von Clusteranalysen nach der folgenden Auswahl von Struktureigenschaften:

Oberschicht: Deckungsgrad insgesamt, Oberhöhe, Deckungsgrad von Nadelbäumen, Buche, Ahornen, Eiche, restlichen Arten. Mittel- und Unterschicht: Deckungsgrad insgesamt, Deckungsgrad von Nadelbäumen, Buche, Ahornen, restlichen Arten (Eiche fehlt hier überall). Krautschicht: Deckungsgrad.

Als Ähnlichkeitsmass wurden euklidische Distanzen verwendet; das eingesetzte Gruppierungsverfahren maximiert die Abstände zwischen den jeweiligen Gruppen-Mittelwerten (Hartung & Elpelt 1984). Da mit Ausnahme der Oberhöhe alle Variablen in gleichen Masseinheiten vorlagen, gingen alle Grössen mit gleicher Gewichtung in die Auswertung ein.

Aufgrund der Resultate der Clusteranalysen wurde die Gruppenzusammenfassung auf verschieden hohen Ähnlichkeitsstufen vorgenommen und mit Diskriminanzanalysen geprüft, bis zu welchem Detaillierungsgrad sich die Gruppen statistisch unterscheiden. Aus methodischen Gründen wurden Bestände, die kleiner als 500 m^2 und niedriger als 10 m sind, nach der Gruppenzuordnung aus den weiteren Analysen eliminiert. Diese Flächen sind Verjüngungen, Dickungen, Ansamungen und schwache Stangenhölzer. Mit ihrem Ausschluss wird die Auswertung auf Flächen begrenzt, die zumindest einige ältere Baumindividuen enthalten. Damit wird die Vergleichbarkeit der gemessenen Grössen gewahrt: Die Abgrenzung von Ober-, Mittel- und Unterschicht der Bestände bezieht sich nicht auf eine definierte Höhe, sondern auf die höchsten vorhandenen Pflanzen. Bei zu breitem Höhenspektrum beträfen damit die Angaben z.B. zur Oberschicht alte Buchen im einen, Jungpflanzen im anderen Fall.

Dieses Vorgehen führte in einem ersten Schritt zur Abgrenzung von vier Hauptgruppen von Flächen, die sich hauptsächlich in der Baumartenzusammensetzung der Oberschicht unterscheiden. Durch neuerliche Cluster- und Diskriminanzanalysen wurden in jeder der Hauptgruppen Untergruppen gebildet. Zur weiteren Auswertung wurden anschliessend je die Bestände der einzelnen Subgruppen nach Schädigungsintensität in 5 Schadenklassen geordnet und die Häufigkeit des Vorkommens der Vogelarten in diesen mit Kontingenztafeln und Chi^2-Tests auf Unterschiede geprüft. So wurden die Gruppierung der Waldflächen und die Prüfung der Verteilungsmuster stufenweise verfeinert und damit die strukturellen Unterschiede innerhalb der Gruppen soweit eliminiert, dass der Einfluss der Schadenintensität auf das Verteilungsmuster der Vögel geprüft werden konnte.

1.3.2. Artenzahl und Dichte der Vogelarten

Im zweiten Schritt der Auswertung wurde analysiert, ob und wie sich die absolute Häufigkeit der beobachteten Arten in Abhängigkeit von Struktur und Schädigung der Waldflächen verändert. Besonderes Gewicht lag dabei auf der Quantifizierung der Abhängigkeiten. Unter Einbezug der Grösse der «homogenen Flächen» können Aussagen hierüber mittels schrittweiser multipler Regressionsverfahren erarbeitet werden: Artenzahl und Anzahl festgestellter Individuen sind in erster Linie von der bearbeiteten Flächengrösse abhängig. Deshalb musste für die abhängigen Variablen (Artenzahl, Häufigkeit der Registrierungen der Vogelarten) ebenso wie für die unabhängigen Variablen (Struktureigenschaften) eine flächenunabhängige Grösse ermittelt werden.

Artenzahl, Häufigkeit der Registrierungen: In einem ersten Regressionsschritt wurde die Abhängigkeit der Werte von der Gesamtfläche der Bestände berechnet. Dies ergab für die Artenzahl eine Arten-Areal-Kurve, für die Registrier-Häufigkeiten eine lineare Abhängigkeit von der Flächengrösse. Für die weiteren Schritte wurde die Restvarianz aus diesen Zusammenhängen als neue abhängige Variable eingesetzt.

Deckungsgrade von Gehölzarten: Aus den Deckungsgraden wurde für jeden Bestand die Fläche berechnet, die von den betreffenden Gehölzarten bedeckt ist. Dann erfolgte ebenfalls die Regression dieser Flächenwerte auf die Gesamtfläche der Bestände, und die Abweichungen (Residuen) hiervon wurden als neue unabhängige Variable verwendet. So gehen die sehr unterschiedlichen Flächengrössen der Bestände nicht in die Auswertungen ein. Im Prinzip wird mit der Residuen-Auswertung untersucht, ob und wie stark Defizite oder Überschüsse im Angebot an bestimmten Strukturen wiederum Defizite oder Überschüsse in den abhängigen Grössen zur Folge haben. Da es nicht sinnvoll ist, multiple Rechnungen mit sehr vielen Variablen auszuführen, wurde in zusätzlichen Auswertungsschritten der Variablenkatalog auf die wichtigsten Grössen eingeschränkt: Mittels Faktoranalysen wurden Gruppen von Covariablen ermittelt und darauf folgend aus dem Variablensatz jene Grössen als «Leitvariable» in die weitere Auswertung einbezogen, die die errechneten Faktoren am besten repräsentierten.

1.3.3. Waldstruktur und Schädigungsintensität
Waldstruktur und Schädigungsintensität werden in den Auswertungen als unabhängige Variablen behandelt. Sie weisen jedoch Interdependenzen auf, die nicht vernachlässigt werden dürfen: Beispielsweise sind nicht alle Baumarten im gleichen Mass geschädigt (BFL, EAFV 1985, 1986, 1987, 1988), so dass sich die Artenzusammensetzung auf die Beurteilung der Gesamt-Schädigungsintensität einer Fläche auswirken muss. Diese Aspekte wurden in ergänzenden Analysen geprüft und quantifiziert. Da die Schadenintensität nach der auf dem Luftbild sichtbaren Oberschicht beurteilt wird, wurde insbesondere geprüft, welche Zusammenhänge zwischen Alter des Bestandes, Deckungsgrad der Oberschicht und Deckungsgrad der einzelnen Baumarten der Oberschicht bestehen. Weiter wurde analysiert, wie die Eigenschaften der Oberschicht jene der Unterschicht beeinflussen. Die Analysen wurden mittels multipler linearer und monofaktorieller Regressionen ausgeführt.

Im weiteren wurde auch die zeitliche Entwicklung der Bestände über die drei Jahre in die ergänzenden Auswertungen einbezogen. Dabei interessierten besonders die Bestände, in denen eine markante Veränderung im Deckungsgrad der Oberschicht beobachtet wurde. Zusätzlich wurde auch eine Gruppe von Beständen ausgeschieden, von denen bekannt ist, dass sie im Lauf der Beobachtungsperiode durchforstet wurden. Der Vergleich dieser ausgewählten Bestände mit den übrigen ergibt vor allem Hinweise, wie die Bewirtschaftung auf die Struktur der Waldflächen wirkt.

2. Ergebnisse

2.1. Artenzahl und relative Häufigkeiten der Vogelarten

2.1.1. Abhängigkeit von Waldstruktur und -schädigung

In der Diskriminanzanalyse können alle Hauptgruppen von Beständen signifikant voneinander unterschieden werden. Hauptgruppe 1 enthält 77 Bestände mit hohem Anteil von Buche, in Hauptgruppe 2 liegen 64 Bestände mit relativ grossem Nadelholzanteil. Während Hauptgruppe 3 die höchsten Deckungsgrade für Eiche hat (81 Bestände), besteht Hauptgruppe 4 aus 21 Beständen, die fast nur jüngere Ahorne enthalten (Tab. 2.).

Erwartungsgemäss wurden die beobachteten Vogelarten in den vier Hauptgruppen unterschiedlich häufig registriert (Chi^2 = 352,9, df = 42, $p < 0{,}001$). Für die 15 am häufigsten beobachteten Arten zeigt Tab. 3 die beobachteten Häufigkeiten im Vergleich zu den Werten, die bei einer homogenen Verteilung zu erwarten wären. Die folgenden Arten wurden häufiger als erwartet in den Hauptgruppen festgestellt:

Hauptgruppe 1, Buchenbestände: Amsel, Rotkehlchen, Singdrossel, Tannenmeise, Waldlaubsänger.

Hauptgruppe 2, Laub-Nadel-Mischhölzer: Mönchsgrasmücke, Singdrossel, Sommergoldhähnchen, Tannenmeise, Zilpzalp.

Hauptgruppe 3, Eichenbestände: Blaumeise, Buchfink, Buntspecht, Kleiber, Kohlmeise.

Hauptgruppe 4, jüngere Ahornbestände: Amsel, Mönchsgrasmücke, Rotkehlchen, Singdrossel.

Bereits die Cluster-Analyse zeigt, dass die vier Hauptgruppen von Beständen strukturell noch uneinheitlich sind. Anhand der innerhalb der Hauptgruppen abgegrenzten Subgruppen kann jedoch geprüft werden, ob gleich strukturierte Bestände verschiedener Schädigung unterschiedliche Artanteile aufweisen. Im folgenden werden nur die flächenmässig bedeutendsten Hauptgruppen 1 und 3 (Buchen- bzw. Eichenbestände) genauer präsentiert.

Tab. 2. Charakterisierung der vier Hauptgruppen aufgrund der total 243 Bestände von mindestens 10 m Höhe und einer Mindestfläche von 500 m². Angegeben sind Mittelwerte. DG = Deckungsgrad. – *Characteristics of the wood stands (means) of the 4 main groups in a discriminant function analysis. 243 stands, minimal height 10 m, minimal area 500 m². DG = degree of coverage.*

		Hauptgruppe			
		1	2	3	4
Höhe (m)		31,2	20,2	30,5	17,0
Oberschicht DG total (%)		71,7	66,0	57,5	87,1
Buche	DG (%)	56,2	2,7	2,6	1,2
Nadelholz	DG (%)	5,2	26,4	13,3	0
Eiche	DG (%)	3,9	6,4	29,7	0
Ahorne	DG (%)	0	7,4	0,4	72,6
Anzahl Bestände		77	64	81	21

Tab. 3. Beobachtungshäufigkeiten der 15 am häufigsten registrierten Arten: Beobachtete Häufigkeiten (oberer Wert) und Erwartungswerte (unterer Wert) bei statistisch homogener Verteilung für die Bestände der vier Hauptgruppen. – *Observed frequencies (upper values) and frequencies expected in a statistically homogeneous distribution over the 4 main groups (lower value).*

Art	Hauptgruppe			
	1	2	3	4
Amsel	198	91	325	23
Turdus merula	178,5	84,1	357,7	16,7
Blaumeise	98	35	303	12
Parus caeruleus	125,5	59,2	251,6	11,7
Buchfink	171	48	374	9
Fringilla coelebs	168,7	79,5	338,0	15,8
Buntspecht	43	7	113	7
Dendrocopos major	47,6	22,5	95,5	4,5
Eichelhäher	31	10	59	3
Garrulus glandarius	28,9	13,6	57,8	2,8
Kleiber	90	50	297	8
Sitta europaea	124,7	58,8	249,9	11,7
Kohlmeise	188	74	431	15
Parus major	198,4	93,5	397,5	18,6
Mönchsgrasmücke	43	70	137	11
Sylvia atricapilla	73,1	34,5	146,6	6,8
Rotkehlchen	97	42	147	17
Erithacus rubecula	84,9	40	170,1	7,9
Singdrossel	113	42	89	9
Turdus philomelos	70,9	33,4	142,1	6,6
Sommergoldhähnchen	41	43	61	0
Regulus ignicapillus	40,6	19,3	81,4	3,8
Sumpfmeise	31	18	76	2
Parus palustris	35,6	16,8	71,3	3,3
Tannenmeise	55	22	32	0
Parus ater	30,5	14,4	61,2	3
Waldlaubsänger	68	16	93	0
Phylloscopus sibilatrix	49,6	23,4	99,4	4,6
Zilpzalp	27	42	56	5
Phylloscopus collybita	36,4	17,2	73	5,4

Hauptgruppe 1, Buchenbestände (Tab. 4): Verglichen mit Tab. 2 sind sich die Subgruppen bezüglich der Artenzusammensetzung ähnlich, doch zeigen sie grosse Unterschiede in der Schichtung, besonders in den Deckungsgraden von Mittel-, Unter- und Krautschicht. Subgruppe 1 besteht aus Beständen mit vergleichsweise lockerer Oberschicht und gut vertretener Mittel-, Unter- und Krautschicht. In Subgruppe 4 sind bei sehr dichter Oberschicht die unteren Schichten schwach entwickelt. Die Bestände der Subgruppe 2 haben praktisch keine Mittelschicht, jene in Subgruppe 3 haben eine sehr schwache Unterschicht.

Hauptgruppe 3, Eichenbestände (Tab. 5): Fast reine Eichenbestände findet man in Subgruppe 1. Hier ist auch der Deckungsgrad der unteren Schichten, besonders der Krautschicht, hoch. Die Bestände der Subgruppe 2 enthalten in der Oberschicht nebst der Eiche relativ viel Nadelholz. Unter- und Krautschicht sind im Vergleich zu Subgruppe 1 weniger ausgeprägt. In Subgruppe 3 finden sich Bestände, die ebenfalls Nadelbäume in der Oberschicht haben, jedoch ei-

ne starke Mittelschicht und eine schwache Unterschicht aufweisen.

In Hauptgruppe 2 (Laub-Nadel-Mischhölzer) wurden 5, in Hauptgruppe 4 (jüngere Ahornbestände) nur 2 Subgruppen isoliert. Dies ergibt ein Total von 14 strukturell relativ einheitlichen Subgruppen. Für jede von ihnen wurde im folgenden geprüft, ob innerhalb der Gruppe die Häufigkeit der Registrierungen der Vogelarten eine Abhängigkeit von der Schädigungsintensität zeigt. Dazu wurden die Schädigungsintensitäten in 5 Klassen aufgeteilt (0; 0,1–0,6; 0,61–0,9; 0,91–1,4; >1,41). Innerhalb der Subgruppen konnten in keinem Fall mehr signifikante strukturelle Unterschiede zwischen den vertretenen Schadenklassen festgestellt werden. Im nächsten Schritt wurde deshalb für die einzelnen Subgruppen mittels Chi^2-Tests geprüft, ob sich die relativen Häufigkeiten der Registrierungen in den Schädigungsklassen unterscheiden. Dies erlaubt, schadensbedingte Verschiebungen innerhalb der betreffenden Gruppe zu beurteilen. Die verschiedenen Gruppen können hingegen nicht untereinander verglichen werden. Innerhalb jeder der Subgruppen umfasst die Auswertung jene Arten, die mit statistisch genügender Häufigkeit beobachtet wurden. Von den 14 ermittelten Subgruppen konnten 11 in die weitere Analyse einbezogen werden, drei wiesen zu kleine Arthäufigkeiten oder nur eine einzige Schadenklasse auf.

Tab. 4. Charakterisierung der Bestände der vier Subgruppen innerhalb der Hauptgruppe 1 (Buchenbestände). DG = Deckungsgrad. – *Characteristics of the wood stands of the 4 subgroups within the main group 1 (beech woods). DG = degree of coverage.*

Hauptgruppe 1 (Buchenbestände)		Subgruppe			
		1	2	3	4
Höhe (m)		32,7	31,2	29,5	20,3
Oberschicht DG total (%)		57,1	86,7	88,8	83,3
Buche	DG (%)	39,9	81,3	75,8	75,7
Nadelholz	DG (%)	6,1	0	4,2	1,8
Eiche	DG (%)	1,3	0,5	5,9	0,8
Ahorne	DG (%)	0	0	0	0
Mittelschicht DG total		24,5	1,1	30,8	3,1
Unterschicht DG total		44,3	19,8	2,6	7,7
Krautschicht DG total		49,1	51,3	21,2	9,1
Anzahl Bestände		28	15	13	24

Tab. 5. Charakterisierung der Bestände der drei Subgruppen innerhalb der Hauptgruppe 3 (Eichenbestände). DG = Deckungsgrad. – *Characteristics of the wood stands of the 3 subgroups within the main group 2 (oak woods). DG = degree of coverage.*

Hauptgruppe 3 (Eichenbestände)		Subgrupp		
		1	2	3
Höhe (m)		31,4	29,5	32,3
Oberschicht DG total (%)		58,7	58,7	53,7
Buche	DG (%)	2,2	4,1	2,7
Nadelholz	DG (%)	6,7	17,5	12,0
Eiche	DG (%)	46,6	20,2	30,2
Ahorne	DG (%)	0	0,9	0
Mittelschicht DG total		57,4	55,0	69,3
Unterschicht DG total		33,7	23,8	14,1
Krautschicht DG total		70,4	34,6	38,4
Anzahl Bestände		23	39	27

In 6 Subgruppen unterschieden sich die relativen Häufigkeiten der Arten zwischen den Schadenklassen nicht signifikant (Tab. 6.). In den restlichen Subgruppen wurden zwar signifikante Unterschiede zwischen den Schadenklassen festgestellt. Doch auch hier ergibt sich nur für wenige Arten eine deutliche Abweichung der beobachteten Werte von einer homogenen Verteilung. Kohlmeise, Amsel, Rotkehlchen und Kleiber wurden in einzelnen Fällen in relativ stark geschädigten Flächen häufiger festgestellt, als bei homogener Verteilung zu erwarten wäre; für Buchfink und Blaumeise ergab sich die umgekehrte Tendenz. Insgesamt bestehen zwischen den unterschiedlich geschädigten Flächen mit sehr ähnlicher Struktur keine oder höchstens sehr geringe Häufigkeitsunterschiede. Ein direkter Einfluss der Schädigung auf die relativen Häufigkeiten der Vogelarten ist demnach nicht nachweisbar, doch sind sie sehr stark von der Struktur der Waldbestände abhängig.

Tab. 6. Verteilung der Vögel in den Beständen der Subgruppen aller vier Hauptgruppen in Abhängigkeit von der Schadenintensität. Für die Abgrenzung der hier verwendeten Schadenklassen s. Kap. 2.1. – *Distribution of bird species in the subgroups of the 4 main groups in relation to the degree of tree damage (see 2.1. for scoring of damage). Species mentioned in columns 3 and 4 are more numerous, a) in more damaged (col. 3) and b) in less damaged stands (col. 4), respectively.*

	aufgetretene Schadenklassen	Verteilung der Vögel über die Schadenklassen	häufiger in relativ geschädigten Beständen	häufiger in relativ gesunden Beständen
Hauptgruppe 1 Buchenbestände				
Subgruppe 1	2, 3, 4	nicht homogen	Amsel, Kohlmeise, Mönchsgrasmücke, Singdrossel	
Subgruppe 2	2, 3, 4	nicht homogen	Kohlmeise	Buchfink
Subgruppe 3	1, 2, 3	homogen		
Subgruppe 4	1, 3, 4	homogen		
Hauptgruppe 2 Nadelholzbestände				
Subgruppe 1	0, 1	nicht homogen	Kohlmeise, (Kleiber), Rotkehlchen	
Subgruppe 2	0, 1, 2	homogen		
Hauptgruppe 3 Eichenbestände				
Subgruppe 1	1, 2, 3	nicht homogen	Amsel, Eichelhäher, Kleiber, Kohlmeise, Rotkehlchen	Buchfink, Waldlaubsänger, Blaumeise
Subgruppe 2	1, 2, 3	nicht homogen	Kohlmeise	Blaumeise, Buchfink
Subgruppe 3	1, 2, 3	homogen		
Hauptgruppe 4 Ahornbestände				
Subgruppe 1	1, 3, 4	homogen		
Subgruppe 2	1, 3, 4	homogen		

2.1.2. Artenzahl und Struktur der Waldflächen

Die Anzahl der registrierten Arten folgt einer typischen Arten-Areal-Kurve (Abb. 1). Der Zusammenhang kann sehr gut mit einer Gleichung beschrieben werden, deren Werte sich logarithmisch einem oberen Grenzwert von 21 nähern ($n = 275$, $r = 0{,}85$, $p < 0{,}001$).

Die Abweichungen der Beobachtungswerte von der Funktion können nun flächenunabhängig auf weitere Abhängigkeiten geprüft werden.

Erwartungsgemäss ist die Anzahl der registrierten Vogelarten in den vier Hauptgruppen von Beständen verschieden. Mit bis zu 27 registrierten Arten waren die eichenreichen Bestände der Hauptgruppe 3 die artenreichsten Flächen. In buchenreichen Beständen wurden maximal 18 Arten festgestellt. Die Residuen auf die Art-Areal-Kurve lagen für die Bestände der Gruppe 3 im Median 0,5 Arten über dem Erwartungswert, für die Hauptgruppe 1 (Buchenreiche Bestände) lagen sie 1,2 Arten unter dem erwarteten Wert (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0{,}002$).

Die multiple Regression der genannten Residuenwerte auf die als Leitvariable taxierten Struktureigenschaften (s. Kap. 2.3.1.; Faktoranalyse, Variablen-Transformationen s. Kap. 1.3.2) sowie die Schadenintensitäten ergab folgende Resultate:

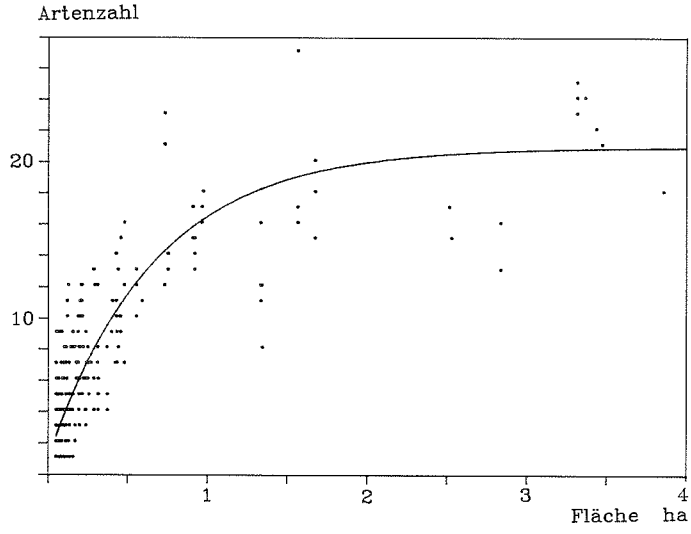

Abb. 1. Arten-Areal-Kurve. Die Funktion hat die Gleichung: Artenzahl = $21-(20 \times e^{(-0.00015 \times \text{Fläche})})$ ($n = 275, r = 0{,}85, p < 0{,}001$). – *Number of species in relation to woodland area.*

Der Bestand an Eichen in der Oberschicht, der Holzvorrat, Nadelholz in der Mittelschicht sowie Ahorne in der Unterschicht sind die wirksamsten die Artenzahl erhöhenden Faktoren (Tab. 7). Bei einer mittleren Flächengrösse von 6000 m² bewirkt ein Mehr von 1000 m² Eichenfläche nach der Gleichung eine Erhöhung der Artenzahl um 0,8. Wenn Nadelhölzer auch in der Oberschicht grössere Deckungsgrade erreichen, verringert sich die Artenzahl (Tab. 7, Abb. 2).

Der Einfluss des Holzvorrats ist nicht linear (Abb. 3). Zwischen 100 und 400 m³/ha steigt die Artenzahl um rund 1,5 je 100 m³/ha. Die Zunahme wird jedoch stetig geringer.

Die Artenzahl in den Beständen wird nach diesen Resultaten sehr stark durch die strukturellen Eigenschaften der Waldflächen beeinflusst. Die wirksamsten Einflussgrössen sind die Baumartenzusammensetzung und der Holzvorrat bzw. das Alter des Bestands. Demgegenüber ist ein signifikan-

Tab. 7. Modifizierung der Artenzahl durch verschiedene Faktoren. (Multiple Regression: Artenzahl-Residuen auf unabhängige Variable, n = 275, R^2 = 0,28.). – *Modifications in the species–area relationship by other habitat variables. Multiple regression analysis with species numbers (dependent variable) expressed as residuals from the species–area relationship. n = 275, R^2 = 0.28.*

		Koeffizient	Standard. Koeffizient	Signifikanz
Oberschicht	Fläche restliche Arten	$1{,}09 \times 10^{-3}$	0,18	0,045
	Fläche Eiche	$7{,}96 \times 10^{-4}$	0,59	0,001
	Fläche Nadelholz	$-8{,}39 \times 10^{-4}$	–0,44	0,025
	log (Vorrat)	4,19	–0,22	0,003
Mittelschicht	Fläche restliche Arten	$-4{,}25 \times 10^{-4}$	–0,40	0,002
	Fläche Nadelholz	$1{,}80 \times 10^{-3}$	0,42	0,03
Unterschicht	Fläche Ahorne	$8{,}78 \times 10^{-4}$	0,37	0,01
Konstante		–5,13		0,02

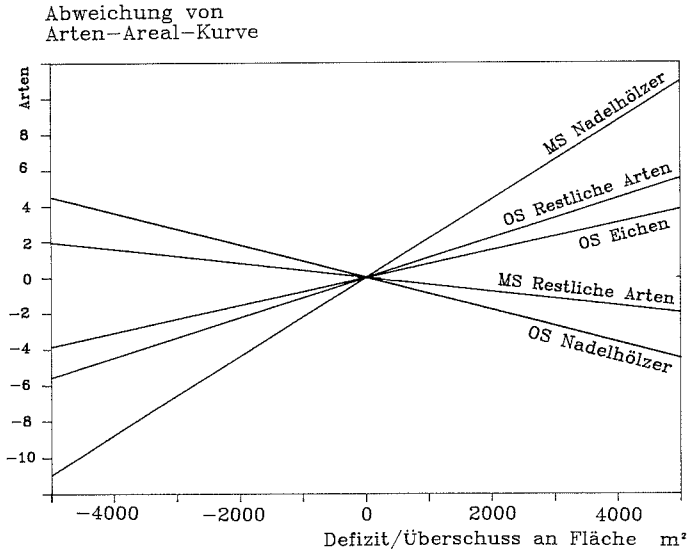

Abb. 2. Einfluss der wichtigsten Komponenten der multiplen Gleichung auf die Abweichungen der Artenzahlen von den aus der Arten-Areal-Beziehung erwarteten Werten für unterschiedlich zusammengesetzte Bestände (gemessen als Abweichungen von den Mittelwerten). OS = Oberschicht, MS = Mittelschicht. Die Gerade für Ahorn in der Unterschicht verläuft zwischen jenen für OS restliche Arten und OS Eichen (s. Tab. 7). – *Species richness and habitat variables. The number of species is expressed as residuals from the species-area relationship (fig. 2), the habitat variables as deviations from the mean.*

ter Einfluss der Schadenintensität nicht nachweisbar. Auch die feineren Strukturunterschiede wirken sich offenbar nicht messbar auf die Artenzahl aus. Das multiple Modell erklärt rund 28% der Residuenvarianz der Artenzahlen ($n = 275$, $R^2 = 0{,}28$, $p < 0{,}001$).

2.2. Dichte der Registrierungen und Struktur der Waldflächen

Wie die Artenzahlen, sind auch die Häufigkeiten der Individuen von der Grösse der Beobachtungsflächen abhängig (in grossen Flächen viele Individuen, Tab. 8). Auch in diesem Fall wurde deshalb die Auswertung an den Residuen auf die Arten-Areal-Kurve vorgenommen (s. Kap. 1.3.2.).

Die Residualwerte der Beobachtungshäufigkeiten wurden für jede Art separat in einer multiplen Regression auf ihre Abhängigkeit von den Waldeigenschaften und der Schädigungsintensität geprüft. Aufgrund der Faktoranalysen (Kap. 2.3.) wurden die folgenden Variablen einbezogen: Nadelholzfläche je in Ober-/Mittel- und Unterschicht (repräsentierend Faktor 1), Eichenfläche in der Oberschicht, «restliche» Laubholzarten in Mittelschicht und Unterschicht sowie die Krautschicht (repräsentierend Faktor 2), Oberschicht «restliche» Laubbaumarten und Unterschicht Ahorne (repräsentierend Faktor 3). In Mittelwertvergleichen wurde zusätzlich geprüft, ob

Tab. 8. Beziehung zwischen der Individuenzahl und der Gesamtfläche der homogenen Einheiten. – *Correlations of the number of pairs with the total area of homogeneous units. n = number of stands with presence of the species.*

Art	r	n
Kohlmeise	0,74	126
Buchfink	0,78	112
Kleiber	0,74	104
Rotkehlchen	0,64	101
Blaumeise	0,79	99
Singdrossel	0,65	91
Mönchsgrasmücke	0,52	73
Sommergoldhähnchen	0,37	62
Zilpzalp	0,69	48
Buntspecht	0,72	65
Tannenmeise	0,49	51
Amsel	0,80	126
Waldlaubsänger	0,43	54
Eichelhäher	0,82	47
Sumpfmeise	0,57	47
Kernbeisser	0,37	44

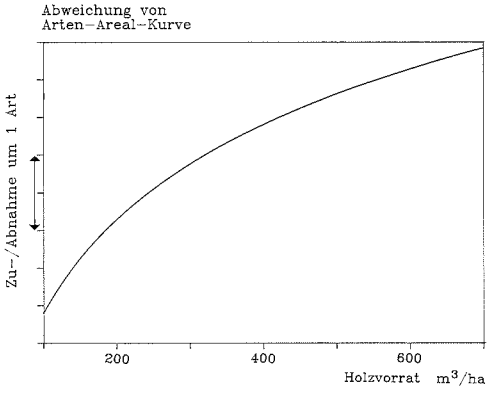

Abb. 3. Einfluss der Komponente Holzvorrat der multiplen Gleichung auf die Abweichungen der Artenzahlen von den aus der Arten-Areal-Beziehung erwarteten Werten. – *Species number (as in fig. 2) in relation to growing stock (representing woodland age).*

das Vorhandensein/Fehlen von Totholz oder der Schlussgrad der Kronen die Arthäufigkeit beeinflussen (Tab. 9). Als Beispiele werden im folgenden die Ergebnisse bei einigen der häufigen Arten erwähnt.

Kohlmeise: Als wirksamster positiver Einfluss erwies sich der Eichenanteil der Oberschicht. «Restliche» Arten in der Mittelschicht und Ahorne in der Unterschicht wirkten sich ebenfalls erhöhend auf die Werte aus. Von negativem Einfluss war der Nadelholzanteil in der Oberschicht. Bei einer mittleren Fläche der «homogenen Einheiten» von 6000 m^2 bewirkte ein Mehr von 1000 m^2 Eichenfläche eine Erhöhung der Kohlmeisenhäufigkeiten um 1,3. Ein gleiches Mehr an Nadelholz in der Oberschicht senkt die Häufigkeit um 0,8. Das multiple Regressionsmodell erklärt 62 % der Va-

Tab. 9. Abhängigkeit der häufigsten Vogelarten von Bestandseigenschaften. + = positiver, – = negativer Koeffizient. Irrtumswahrscheinlichkeiten: +, –: $p < 0{,}05$; ++, ––: $p < 0{,}01$; +++, –––: $p < 0{,}001$; R^2 = Anteil der Varianz, der durch die Korrelation erklärt wird. – *Characteristics of stands having a positive or negative effect on densities of the most numerous bird species, with probabilities.*

Art	R^2	Faktor 1 Nadelholzaspekt			Faktor 2 Eichenaspekt				Faktor 3 seltene Laubhölzer oben, Ahorne unten		Vorrat	Schaden	OS Schlussgrad abnehmend	Totholz
		OS Nad	MS Nad	US Nad +Bu	OS Ei	MS Rest	US Rest	KS	US Ah	OS Rest				
Kohlmeise	0,62	–––			+++	+	–––		+++				+	+
Buchfink	0,32	–––		+++		+++			–––				+	+
Kleiber	0,47	–––			+++		–		+++				+	
Rotkehlchen	0,42				+++		–––		+++					
Blaumeise	0,56	–––			+++	+++			+++				+	+
Singdrossel	0,15					–				+++				
Mönchsgrasmücke	0,28	–		+	+++									
Sommergoldhähnchen	0,36	+		+++					–––					
Zilpzalp	0,21									+++				
Buntspecht	0,20	+++	–	–			+++			+				
Tannenmeise	0,40	+++				–––								
Amsel	0,42	–––					––		+++	+				
Waldlaubsänger	–	n.s.												
Eichelhäher	0,29		+++		+++	–––	–––							
Sumpfmeise	0,11						++							
Kernbeisser	0,29	–				–––	+			+++				
Faktor bestimmt		20 %			42 %				13 %		der Varianz in den unabhängigen Variablen			

rianz in den Residualwerten. Die Mittelwertvergleiche ergeben bei sehr dichtem Kronenschluss der Oberschicht ein «Defizit» von −0,9 bis −1,7 Registrierungen, grosse Häufigkeiten bei mittlerem Schlussgrad (Residuen +4,1) jedoch bei sehr lokkerem Kronenschluss wieder negative Residualwerte (–1,6; F-Test, $p < 0{,}01$).

Tannenmeise: Die Beobachtungshäufigkeiten von Tannenmeisen nehmen mit dem Anteil an Nadelhölzern in der Oberschicht stark zu. Der Deckungsgrad von Laubholzarten in der Mittelschicht wirkt sich auf die Häufigkeiten negativ aus. Das multiple Regressionsmodell erklärt 40% der Residuenvarianz.

Kleiber: Das multiple Regressionsmodell erklärt 47% der Residuenvarianz. Hohe Beobachtungshäufigkeiten resultieren bei hohem Anteil von Eichen in der Oberschicht und gleichzeitig relativ schwacher Unterschicht. Nadelholz in der Oberschicht wirkt sich stark negativ auf die Häufigkeiten des Kleibers aus. Kleiber wurden auf Flächen mit relativ geringem Schlussgrad der Oberschicht deutlich häufiger beobachtet als bei sehr dichtem Kronenschluss: Bei Schlussgrad 2 liegen die Residuenwerte bei –1,2, bei Grad 3 bei 0,1 und bei Grad 4 bei 1,8 (F-Test, $p < 0{,}02$).

Nadelholz in Ober- und Mittelschicht beeinflusst die Individuendichte bei vielen Arten negativ (Tab. 9). Von 12 gesicherten Korrelationen sind 8 negativ. Umgekehrt liegen die Verhältnisse beim Anteil der Eichen in Oberschicht und dem damit verbundenen Anteil «restlicher» Laubholzarten in der Mittelschicht. Waldeigenschaften: 13mal wurde eine signifikante Korrelation festgestellt, davon 9mal mit positivem Vorzeichen. Dieses Ungleichgewicht steht in Übereinstimmung mit den Resultaten zur Beeinflussung der Artenzahlen durch die Waldeigenschaften (Kap. 2.1.2.). Die Flächen mit hohem Nadelholzanteil in der Oberschicht haben demnach nicht nur eine verringerte Artenzahl, sondern sie beherbergen auch weniger Individuen als Bestände mit hohem Eichenanteil.

2.3. Gegenseitige Abhängigkeit der Waldeigenschaften

Zur Beurteilung der strukturellen Eigenschaften und ihrer Auswirkungen auf die ansässigen Vogelarten gehört auch die Analyse der Lebensraumeigenschaften. Die sogenannt «unabhängigen» Variablen sind nicht vollständig frei, sondern variieren beispielsweise gegenläufig (so etwa die Baumarten in der Oberschicht: z.B. je mehr Eichen, desto weniger Buchen) oder gleichsinnig (z.B. je mehr Eichen in der Oberschicht, desto mehr Krautschicht). Im Rahmen unserer Fragestellung ist besonders wichtig, dass sich die Schädigung, d.h. der Blattverlust in der Oberschicht, zumindest bei höheren Intensitäten direkt auf strukturelle Merkmale auswirken muss.

2.3.1. Faktoranalyse der Waldstruktur-Variablen

Eine Faktoranalyse der insgesamt 14 in die Auswertung einbezogenen Strukturvariablen ergab 3 Gruppen von Variablen mit ausgeprägter Interkorrelation: 1. Nadelholz in Ober-, Mittel-, und Unterschicht, sowie Buche in der Unterschicht. 2. Eiche, bzw. Buche in der Oberschicht, «restliche» Arten in Mittel- und Unterschicht sowie Krautschicht. Je höher der Buchenanteil in der Oberschicht ist, desto geringer ist der Anteil an Eichen. 3. «Restliche» Arten in der Oberschicht sowie Ahorn in Mittel- und Unterschicht. Dem Waldtyp gemäss ist die zweite Variablengruppe (Eichen-Buchen-Aspekt) die wichtigste. Sie determiniert 42% der Varianz in der Struktur der Bestände. Variablengruppe 1 (Nadelholz-Aspekt) bestimmt 20%, Variablengruppe 3 (Ahorne u. restliche Arten) 13% der Varianz.

Diese Resultate dienten als Grundlage für die Variablenwahl in den multiplen Regressionsrechnungen (Kap. 2.2.). Sie sind auch wichtige Stützen für die Interpretation der Ergebnisse.

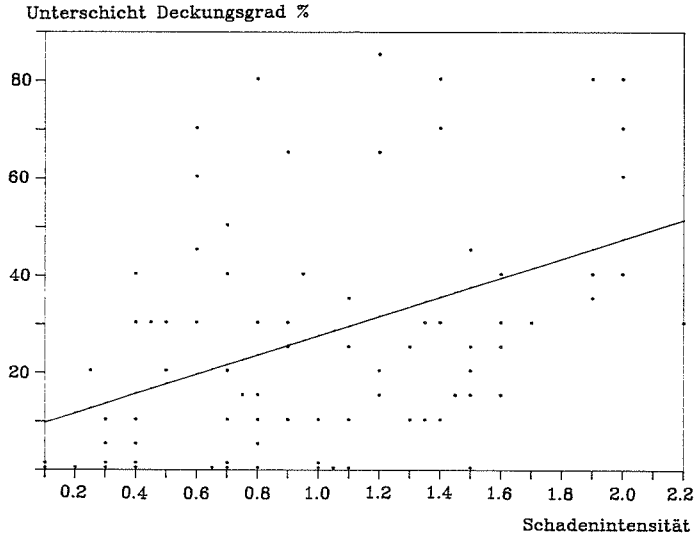

Abb. 4. Korrelation zwischen dem Deckungsgrad der Unterschicht und der Schadenintensität (n = 275, r = 0,22, p < 0,001). – *Degree of coverage by the shrub layer and the degree of tree damage.*

2.3.2. Zusammenhänge zwischen Schädigung und Waldstruktur

Die Schädigungsintensität einer Waldfläche wird anhand der Blattverluste der Baumindividuen als Mittelwert bestimmt. Da nicht alle Baumarten und -individuen im gleichen Ausmass geschädigt sind, ist die ermittelte Schadenintensität unter anderem von der Baumartenzusammensetzung in der Oberschicht beeinflusst. Die folgenden Auswertungsschritte informieren über diese Zusammenhänge innerhalb unserer Stichprobe und darüber, ob die Schädigung unabhängig von der Baumartenzusammensetzung die Waldstrukturen beeinflusst.

Der Gesamtdeckungsgrad der Oberschicht variiert bei verschiedener Baumartenzusammensetzung. Das Resultat der multiplen Regression auf die Baumartenanteile der Oberschicht zeigt, dass bei hohem Nadelholzanteil ein höherer Deckungsgrad besteht, während Bestände mit hohem Eichenanteil relativ geringe Deckungsgrade aufweisen. (R^2 = 0,37, p < 0,0001). Nach der rechnerischen Elimination dieser Unterschiede ergab sich, dass bei zunehmender Schadenintensität der Deckungsgrad der Oberschicht nicht nachweisbar abnimmt (R^2 = 0,05, p > 0,1). Hingegen besitzen Bestände hoher Schädigung eine dichtere Unterschicht (Abb. 4). Im Mittel erhöht sich der Deckungsgrad der Unterschicht um 8 %, wenn die Schadenintensität um 1 steigt (r = 0,22, p < 0,001). Zu beachten ist allerdings die grosse Streuung der Werte. Deckungsgrade jeder Höhe kommen auch in gesunden Beständen vor.

Daraus ergibt sich, dass bei den gegenwärtigen geringen Schadenintensitäten in unseren Untersuchungsflächen Zusammenhänge zwischen Schädigung und Struktur der Flächen kaum nachweisbar sind. Die leichte Zunahme des Unterschicht-Dekkungsgrads ist der einzige gesicherte Zusammenhang mit der Schädigungsintensität.

2.4. Entwicklung der Waldbestände

Die Veränderungen der beobachteten Bestände zwischen 1985 und 1987 geben Hinweise auf die strukturelle Entwicklung des Gebiets. Der Gesamtdeckungsgrad der Oberschicht hat sich von 1985–1986 auf 60 der total 77 ausgeschiedenen Flächen nicht verändert. In 13 Beständen wurde eine Abnahme des Deckungsgrads verzeichnet (zur

Beurteilung s. Kap. 1.3.3.). Von 1986–1987 blieben nur 38 Bestände konstant; davon wiesen 20 eine reduzierte Oberschicht auf. Über den gesamten Zeitraum gesehen blieben 28 Bestände unverändert, während bei 33 eine Reduktion des Oberschicht-Dekkungsgrads von mehr als 10% registriert wurde. Die genannten Veränderungen sind nicht auf die Entwicklung bei einzelnen Baumarten zurückzuführen. Die Bestände, in denen eine Reduktion im Deckungsgrad der Oberschicht festgestellt wurde, sind strukturell anders beschaffen als konstant bleibende: Der Holzvorrat ist mit 454,2 m^3/ha um 84 m^3/ha höher (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0{,}01$, alle Jahre einbezogen); sie haben zudem im Vergleich zur Gruppe der konstanten Bestände einen höheren Dekkungsgrad der Oberschicht ($p < 0{,}01$), jedoch relativ weniger Mittelschicht ($p < 0{,}001$). In der Gesamthöhe unterscheiden sich die verglichenen Gruppen nicht (29,5 m), doch ist die Schädigungsintensität der Bestände mit Reduktion der Oberschicht mit 1,03 ± 0,45 tendenzmässig höher als in den konstanten Beständen (0,86 ± 0,47, Kruskal-Wallis-Test, $p = 0{,}09$). Im Lauf der drei Untersuchungsjahre nahm der Holzvorrat in der ersten Gruppe um 30–80 m^3/ha ab, während er in der zweiten praktisch unverändert blieb.

Die Vogelartenzahlen in Beständen mit abnehmendem Deckungsgrad der Oberschicht lagen im Mittel bei 7,5, in den konstanten Beständen bei 9,9 Arten (Mittelwerte über alle 3 Jahre). In beiden Gruppen wurde im Lauf der Zeit eine Abnahme der Artenzahl festgestellt: Für die drei Jahre 1985–1987 wurden die folgenden mittleren Artenzahlen berechnet:

Bestände mit abnehmender Oberschicht: 9,1; 5,7; 7,6 Arten ($n = 8$). Bestände mit konstanter Oberschicht: 10,3; 10,0; 9,6 Arten ($n = 20$). In der ersten Gruppe ist die Abnahme deutlich stärker als in der zweiten. In keiner der Gruppen sind jedoch die Veränderungen statistisch gesichert.

In 15 der untersuchten Teilflächen wurden vor der Datenerhebung forstliche Eingriffe vorgenommen. Diese Flächen unterscheiden sich vor allem in der Schädigungsintensität von den übrigen Teilflächen: Die durchforsteten Bestände hatten eine mittlere Schädigungsintensität von 0,03 ± 0,1, was deutlich unter der mittleren Schädigungsintensität der übrigen Flächen von 0,5 ± 0,6 liegt ($p < 0{,}003$).

3. Diskussion

Die Untersuchung geht davon aus, dass der Vogel aus dem Angebot an Habitaten eine «Wahl» trifft (Hildén 1965, Cody 1985) und weiter, dass die registrierten Aufenthaltsorte diese «Wahl» repräsentativ wiedergeben. Woran und wie sich der Vogel im einzelnen orientiert, ist für keine Art vollständig bekannt (Klopfer & Ganzhorn 1985). Einflüsse unterschiedlichster Faktoren wurden an vielen Arten nachgewiesen: Strukturmerkmale des Waldes, z.B. Baumartenzusammensetzung, Schichtung, Altersstufe u.ä. (Pielowski 1961, Muller 1985, Glück & Götz 1985, Blondel & Farré 1988), das Sozialverhalten (Kluijver & Tinbergen 1953, Krebs 1971, Tiainen et al. 1984, Ekman & Askenmo 1984), die Konkurrenz zwischen Arten (Minot 1981, Alatalo 1982, Dhondt et al. 1982, Minot & Perrins 1986), das Vorkommen und das Verteilungsmuster von Ressourcen (Luder et al. 1983, Sedgwick & Knopf 1986), die Aktivität von Beutegreifern (Krebs 1971), die Art der Waldbewirtschaftung (Virkkala 1987), physikalische Faktoren wie Höhe über Meer, Luftfeuchtigkeit, Wetter (Wartmann & Furrer 1977, Petit et al. 1985, Bilcke et al. 1986, Zang 1988) und möglicherweise die Waldschädigung. Diese Einflüsse überlagern sich teilweise und wirken auf sehr unterschiedlichen Ebenen.

Wir nehmen an, dass ein Vogel sein Revier dort anlegen wird, wo die Habitateigenschaften gesamthaft günstig sind. Die gewählte Fläche ist jedoch kaum das ideale, sondern eines der verfügbaren für den Vogel akzeptablen Gebiete. Die hier ausgewerteten Standortregistrierungen repräsentieren also nicht einen streng definierten

Habitat, sondern ein ganzes Spektrum von Räumen unterschiedlichen Aspekts, die für die betreffende Art nutzbar sind. Dabei ist die Variationsbreite in einzelnen Eigenschaften und von Art zu Art unterschiedlich. Die damit gegebene Streuung reduziert prinzipiell das Auflösungsvermögen der Analysen: Aus der regelmässigen Anwesenheit einer Art an einem Ort kann wohl geschlossen werden, dass die dortigen Bedingungen insgesamt zum Überleben geeignet sind, doch kann kaum eruiert werden, welche Eigenschaft im Einzelnen den Ausschlag für die Standortwahl gegeben hat. Dementsprechend zeigt die Auswertung der Artenzahlen (Kap. 2.2.), dass der generelle «Charakter» einer Fläche die Artenzahl beeinflusst: Der Holzvorrat (bzw. das Alter des Bestandes) und die Baumartenzusammensetzung der Oberschicht bestimmen den Artenreichtum stark. Feinere Strukturunterschiede wie Schichtung und Zusammensetzung der unteren Schichten beeinflussen hingegen nicht die Artenzahl, sondern die Dichte der ansässigen Individuen: Unter günstigen Bedingungen mit reichen Ressourcen können Aktionsräume kleiner und damit die Individuendichte grösser werden. Die Variabilität in der Siedlungsdichte der einzelnen Arten erlaubt somit zu analysieren, auf welche Habitateigenschaften die Tiere ansprechen und wie stark sie dies tun. Freilich muss stets berücksichtigt bleiben, dass dies im Rahmen dieser Arbeit nicht im Sinn einer Kausalanalyse geschah: Geprüft wurde lediglich die Verteilung der Vögel nach bestimmten Strukturmerkmalen. Welche Ressourcen diese Strukturen den Tieren bieten, bleibt in jedem Fall dahingestellt.

Entscheidend für die Untersuchungen ist im weiteren auch die Auswahl der unabhängigen Variablen, die in die Analysen einbezogen sind. Alle unabhängigen Variablen sind Eigenschaften des stark vernetzten Systems «Wald»; sie sind daher zum Teil stark interkorreliert. Die ausgeführten Faktoranalysen erlaubten nun, in einem derartigen Variablensatz die bestehenden Gruppen von Covariablen zu finden und so die Eigenschaften (Faktoren) zu erkennen, die die untersuchten Objekte entscheidend prägen. In die hier ausgeführten Auswertungen wurden jene Variablen einbezogen, die diese Charakteristika am besten repräsentierten («Leitvariable»). Diese Leitvariablen repräsentieren nicht allein eine ausgewählte Waldeigenschaft, sondern stehen darüber hinaus auch für eine ganze Variablengruppe (s. 2.3.1.). Die getroffene Variablenwahl berücksichtigt keineswegs alle Grössen, die das Verteilungsmuster der waldbewohnenden Vögel beeinflussen (vgl. obige Literaturübersicht). Bei den einbezogenen Struktureigenschaften handelt es sich durchweg um solche, die mit grösster Wahrscheinlichkeit nur mittelbar wirken, indem sie das Angebot der wesentlichsten Ressourcen wie Nahrungsquellen, Nist- und Versteckmöglichkeiten usw. bestimmen. Damit beschreiben die Resultate Bedingungen, unter denen Vogelarten in bestimmter Dichte vorkommen, nicht aber weshalb dies so ist.

Die Schäden in den untersuchten Gebieten sind nirgends so gross, dass das gesamte Erscheinungsbild des eichenreichen Laubmischwalds deutlich verändert wäre. Deshalb kann die Frage, wie sich eine zunehmende Schädigung auf die Struktur von Waldflächen auswirken wird, kaum beantwortet werden. Ein weiterer Aspekt muss aber Aussagen über mögliche direkte Einflüsse der Baumschäden auf die Vogelverteilungen beeinflussen: Gerade die Entwicklung der Waldflächen über die drei Untersuchungsjahre macht deutlich, dass in der gegebenen Situation vor allem die Bewirtschaftung Strukturveränderungen grösseren Ausmasses bewirkt. Die beobachtete Abnahme des Holzvorrats in den betreffenden Flächen kann nicht durch Blatt- und Nadelverluste direkt verursacht sein, sehr wohl aber durch den Aushieb von Baumindividuen. Dass die Bestände, die vor der Datenerhebung durchforstet wurden, praktisch ungeschädigt sind (Kap. 2.4), weist deutlich darauf hin, dass Baumindividuen mit grösseren Blattverlusten entfernt worden sind. Damit sind die laufenden Bewirt-

schaftungsmassnahmen den schadensbedingten Veränderungen sozusagen zuvorgekommen, so dass nicht möglich ist, am vorliegenden Datenmaterial Aussagen über die Auswirkung der Blattverlust auf die Struktur der Waldflächen zu machen.

Die Schädigung der Einzelbäume grösserer Flächen ist keineswegs gleichförmig. Gesunde und mehr oder weniger stark geschädigte Baumindividuen können unmittelbar nebeneinander stehen. Der Aktionsraum eines Vogels umfasst also in der Regel viele unterschiedlich stark geschädigte Bäume. Die forstlichen Schadenkarten geben jedoch nur einen Schadenindex für einen ganzen Bestand an, der keine Information über die einzelnen Bäume enthält. In der Auswertung ordnen wir einem Vogel den Schadenindex des Bestandes zu, in dem er registriert worden ist. Daraus ergibt sich eine Unschärfe in der Zuordnung von Vogelregistrierungen zu Intensitätsstufen des Waldschadens, die Zusammenhänge zwischen Vogelart und Waldschaden verschleiern kann. So ist beispielsweise denkbar, dass ein kleiner Horst schwer geschädigter Bäume in einem relativ gesunden Bestand Vogelarten anzulocken vermag, wie dies etwa bei Goldhähnchen und isolierten kleinen Fichtenbeständen der Fall ist.

3.1. Relative Häufigkeiten der Vogelarten

Verschiedene Waldgesellschaften beherbergen typische, sehr unterschiedliche Artengesellschaften (Mosimann et al. 1987). Unsere Resultate zeigen nun, dass auch innerhalb des einen ausgewählten Waldtyps die Verteilung der Vogelarten durch die Struktur der Vegetation stark beeinflusst wird. Die vier vor allem in der Baumartenzusammensetzung verschiedenen Hauptgruppen von Beständen haben zwar eine ähnliche Artenzusammensetzung, doch sind die relativen Häufigkeiten der Arten zueinander hochsignifikant verschieden.

Anhand der ausgeschiedenen Subgruppen mit sehr ähnlicher Vegetation wurde geprüft, ob die Schädigungsintensität das Verteilungsmuster der Vogelarten ebenso beeinflusst wie die Struktureigenschaften. Die Resultate zeigen, dass die Schädigungsintensität die Häufigkeiten der Arten kaum direkt beeinflusst. Die im Untersuchungsgebiet bestehenden meist geringen Blattverluste in der Oberschicht wirken sich nicht erkennbar auf das Verteilungsmuster der Vögel aus. Daraus darf jedoch nicht geschlossen werden, die Blattverluste würden die Avifauna des Waldes nicht tangieren: Fortschreitende Blattverluste und Absterben von Bäumen in der Oberschicht verursachen massive strukturelle Veränderungen einer Fläche und beeinflussen damit auch die ansässigen Vogelarten. Im untersuchten Gebiet können derartige mittelbare Auswirkungen der Schädigung des Waldes nicht nachgewiesen werden, denn überall sind die Schadenintensitäten gering. Arbeiten über stark geschädigte Wälder aus dem osteuropäischen Raum belegen solche Zusammenhänge jedoch deutlich (Knistautas 1983).

Im einzelnen wurden für einige Arten Häufigkeitsunterschiede innerhalb der Schadenklassen gesichert. Es bestehen auch Hinweise, dass Kohlmeisen in stärker geschädigten Flächen günstigere Lebensbedingungen finden als in schwach geschädigten (A. van Noordwijk mdl.). Konkurrenz mit der Blaumeise könnte diese Häufigkeitsunterschiede ebenfalls mitbestimmt haben (Minot 1981, Alatalo 1982, Minot & Perrins 1986), denn im Gegensatz zur Kohlmeise wurden Blaumeisen in gesünderen Beständen häufiger registriert.

3.2. Dichte der Vogelarten

Die geprüften Strukturvariablen können nicht alle Aspekte berücksichtigen, die Verteilungsmuster und Dichte der Vogelarten beeinflussen. Zudem sind die Struktureigenschaften nur in wenigen Fällen direkt für den Vogel bedeutend (etwa als Nistplatz), sondern meist mittelbar (etwa über das Nahrungsangebot). Es ist daher nicht erstaunlich, dass die multiple Prüfung der Dichte der verschiedenen Arten nicht über-

all gleich gute Resultate erbrachte. Bei den folgenden Arten erreichen die multiplen Modelle gute Anpassungswerte: Kohlmeise *Parus major*, Blaumeise *Parus caeruleus* und Tannenmeise *Parus ater*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Kleiber *Sitta europaea*, Buchfink *Fringilla coelebs* und Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* (Tab. 9). Bei diesen Arten bestimmen die Strukturvariablen (es sind nicht bei jeder Art die gleichen) 40–60 % der Varianz in den Dichteresiduen. Für diese Arten beschreiben offenbar die genannten Strukturvariablen gut die Wechselwirkungen, die die Dichte der Arten beeinflussen. So kann auch für die einzelnen Strukturkomponenten genannt werden, wieviel davon notwendig ist, um eine Vogelart in bestimmter Dichte erwarten zu können. Für unsere Fragestellung ist dabei unbedeutend, dass die Mechanismen, über die die Struktureigenschaften wirksam sind, nicht bekannt sind.

Für andere, ebenfalls häufig registrierte Vogelarten, liefern die einbezogenen unabhängigen Variablen keine guten Regressions-Modelle. Beispiele hierfür sind Singdrossel *Turdus philomelos*, Zilpzalp *Phylloscopus collybita* und Buntspecht *Dendrocopos major*. Die Ergebnisse für diese Arten können in zweierlei Hinsicht interpretiert werden: Es ist möglich, dass die Dichte der betreffenden Arten von keiner der geprüften Grössen abhängig ist, sondern dass andere, nicht berücksichtigte Eigenschaften deren Dichte determinieren. Mit Sicherheit vermag die getroffene Variablenwahl nicht den Habitat aller einbezogenen Vogelarten gleich gut zu repräsentieren. Zweitens aber ist das gewählte Datenaufnahme- und Auswertungsverfahren nicht aussagekräftig, wenn die Vogelart beispielsweise sehr grosse Reviere hat (Spechte Picidae), oder wenn die Vögel bei Tätigkeiten registriert werden, für die bestimmte Orte bevorzugt werden (singende Drosseln *Turdus* spp.). In diesen Fällen ist nicht gewährleistet, dass die Registrierungen den Habitat der Vogelart genügend gut repräsentieren, und damit ist die Grundvoraussetzung für den Auswertungsansatz nicht erfüllt. Als Beispiel für eine solche Vogelart kann der Mittelspecht *Dendrocopos medius* genannt werden, der ausgesprochen auf Eichenbestände angewiesen ist, aber dennoch keine signifikante Abhängigkeit von den geprüften Strukturmerkmalen zeigte. Für Zilpzalp *Phylloscopus collybita* und Gartengrasmücke *Sylvia borin* ergaben sich vermutlich deshalb keine befriedigenden Resultate, weil diese Arten bevorzugt jene Jungwaldbestände besiedeln, die in der Auswertung nicht berücksichtigt werden konnten.

Aus Europa liegen bis jetzt nur wenige Untersuchungen über die Auswirkungen von Waldschäden auf Vögel vor: Knistautas (1983) in Litauen, Ellenberg et al. (1985) in Norddeutschland. In allen diesen Fällen handelt es sich um von Fichten *Picea abies* dominierte Wälder. Der Waldtyp unterscheidet sich also wesentlich von den hier untersuchten Laubmischwäldern. Auch waren die Schadenintensitäten in unserem Untersuchungsgebiet viel geringer als in den genannten Arbeiten. Vergleiche sind also nur sehr beschränkt möglich. Tannenmeise *Parus ater* und Goldhähnchen *Regulus* spp. reagierten im Untersuchungsgebiet Ellenbergs negativ auf zunehmende Schädigung. In den untersuchten Basler Wäldern wurden jedoch keine signifikanten Korrelationen mit Strukturvariablen festgestellt.

3.3. Folgerungen

Die vorliegenden Analysen zeigen, dass die Eigenschaften des Biotops «Wald» ebenso Einfluss auf die ansässigen Tiergesellschaften haben, wie dies etwa für Bodenverhältnisse und Pflanzengemeinschaften bekannt ist. Deutlich ist der sehr starke Einfluss von Baumartenzusammensetzung und räumlicher Struktur der Bestände auf die relativen Häufigkeiten der Arten, die Artenzahl und die Dichte der Arten. Die Resultate weisen nach, dass bereits geringe Unterschiede in der Vegetationsstruktur Veränderungen in den anwesenden Vogelgesellschaften bewirken.

Demgegenüber lässt sich mit den vorliegenden Analysen nicht nachweisen, dass sich die relativ geringen Blattverluste in der Oberschicht der untersuchten Wälder direkt auf die Vogelpopulationen auswirkten. Weder die relativen Häufigkeiten der Arten zueinander noch die Artenzahlen noch die Dichte der Individuen variierten gesichert mit unterschiedlicher Schädigung.

Die bestehende Schadenssituation kann jedoch in diese feinen Wechselbeziehungen zwischen dem Lebensraum Laubwald und seiner Avifauna eingreifen: Der Blatt- resp. Nadelverlust in der Oberschicht verändert die Struktur der Flächen und beeinflusst so indirekt die ansässigen Vogelarten. Bei den relativ geringen Schadenintensitäten waren diese mittelbaren Effekte nur in der Zunahme des Deckungsgrads der Unterschicht mit zunehmender Schädigung nachweisbar (Kap. 2.3.2.). Zweitens zeigen die Ergebnisse, dass forstliche Massnahmen, deren Art wahrscheinlich durch die Schadenssituation mitbestimmt wird, die Struktur von Waldflächen in kurzer Zeit viel stärker beeinflussen können, als dies durch Schädigungsprozesse selbst möglich wäre (Kap. 2.3.). Hier könnten ungewollt der Wald in seinen Eigenschaften als Lebensraum und damit seine Bewohner beeinflusst werden.

Als die wichtigsten Merkmale, welche die Avifauna der untersuchten Waldflächen beeinflussen, wurden Eigenschaften ermittelt, die gerade auch wirtschaftlich bedeutend sind: Baumartenzusammensetzung der Oberschicht und Holzvorrat bestimmen den waldwirtschaftlichen Ertrag eines Waldstücks wesentlich mit und sind daher wichtige forstliche Zielgrössen. Andererseits bestimmen sie auch den Artenreichtum in der Fläche und die Individuendichte der dortigen Vögel. Strukturveränderungen entstehen nicht nur durch Schädigungsprozesse sondern offenbar auch durch forstliche Massnahmen.

Eichenreiche Laubwälder sind in der Schweiz nicht häufig. Sie gehören zu den artenreichsten Waldbiotopen (Mosimann et al. 1987). Die Artenzahl in den einzelnen Beständen ist gemäss den Resultaten sehr stark vom Eichenanteil in der Oberschicht abhängig: Eine Erhöhung des Eichen-Dekkungsgrads in der Oberschicht von 15 % bewirkt im Mittel eine Erhöhung der Artenzahl um eine Art (bezogen auf die mittlere Fläche der homogenen Waldteile von rund 6000 m^2). Ein vermehrter Anteil von Buchen in der Oberschicht verringert die Artenzahl in ungefähr gleichem Ausmass. Geringe Anteile von Nadelhölzern erhöhen die Artenvielfalt in einer Waldfläche ebenfalls, jedoch nur, solange der Laubwaldcharakter einer Fläche nicht beeinträchtigt wird. Bestände mit einem grösseren Anteil von Nadelholz in der Oberschicht haben geringe Artenzahlen. Der Arten- und Individuenreichtum einer Waldfläche nimmt weiter mit wachsendem Holzvorrat bzw. dem Alter des Bestandes stark zu. Diese Befunde bestätigen, dass alte, eichenreiche Laubwälder sehr wertvoller Lebensraum sind. Eine Reduktion der Umtriebszeit solcher Bestände und/oder Eingriffe, die den Anteil von Eichen an der Oberschicht zugunsten ertragreicherer Hölzer reduzieren, würden diesen Biotop stark beeinträchtigen. Gerade wegen des biologischen Werts und der Seltenheit dieses Waldtyps ist es bedeutend, bei dessen Bewirtschaftung neben den forstwirtschaftlichen Aspekten auch die Lebensraumansprüche der darin natürlich vorkommenden Tierarten in hohem Mass mit zu berücksichtigen. Nach den vorliegenden Resultaten lässt sich formulieren, welche strukturellen Eigenschaften dazu angestrebt werden sollen. Die arten- und individuenreichsten der untersuchten Bestände können als Beispiele dafür genommen werden, wie eine für die Avifauna dieses Waldtyps optimal strukturierte Fläche aussehen müsste. Im untersuchten Gebiet hatten die mit 18–27 registrierten Arten reichsten Flächen die folgenden Eigenschaften: Bei einer Oberhöhe von 31 m beträgt der Holzvorrat 390–410 m^3. Der Gesamtdeckungsgrad der Oberschicht beträgt 57 %, derjenige von Mittel- und Unterschicht 56 % bzw. 35 %. Mit einem Dekkungsgrad von 73 % ist die Krautschicht

ausgesprochen gut entwickelt. In der Oberschicht dominieren Eichen mit einem Dekkungsgrad von 45–55 %, während Nadelbäume und Buchen nur geringe Deckungsgrade von 5 % bzw 3 % haben. Freilich gelten diese Angaben für den hier untersuchten Waldtyp und sind kaum auf andere Regionen oder Waldgesellschaften übertragbar. Deshalb soll in folgenden Arbeiten die gleiche Fragestellung auf andere Regionen und weitere bedeutende Waldgesellschaften angewendet werden.

Zusammenfassung/Résumé/Summary

In einem seit 1985 laufenden Programm untersucht die Schweizerische Vogelwarte Sempach die Auswirkungen der Waldschäden auf die Vogelgemeinschaften der Wälder. Unter anderem werden Grundlagen erarbeitet, die ermöglichen, bei der Bewirtschaftung geschädigter Wälder die Lebensraumansprüche der darin natürlich vorkommenden Tierarten mit zu berücksichtigen. In eichenreichen Laubwäldern der Region Basel wurde analysiert, wie die Eigenschaften des Waldes einschliesslich Schädigung die Artenzusammensetzung sowie Verteilung und Individuendichte der Vogelarten beeinflussen.

Die Artenzahl sowie die Individuendichten in den Teilflächen sind positiv mit dem Alter (gemessen am Holzvorrat) und dem Anteil von Eichen in der Oberschicht korreliert: Einer Erhöhung des Holzvorrats um 100 m3/ha entspricht eine Zunahme der Artenzahl um 1,5. Bei einer Zunahme des Dekkungsgrads der Eichen in der Oberschicht um 15 % erhöht sich die Artenzahl um 1. Der Deckungsgrad der Eichen in der Oberschicht beeinflusst auch die Individuendichte der meisten untersuchten Vogelarten positiv. Nadelholz in Ober- und Mittelschicht beeinflusst die Artenzahlen und Individuendichten im untersuchten Waldtyp negativ. Bei den bestehenden geringen Schadenintensitäten konnte ein direkter Einfluss der Schädigung auf Verteilung und Häufigkeit der Vogelarten nicht nachgewiesen werden. Hingegen verändern die Schädigung und vor allem forstliche Eingriffe jene Eigenschaften einer Waldfläche, die auch Artenreichtum und Individuendichte am stärksten beeinflussen. Aufgrund der Analysen kann genannt werden, wie für die Avifauna dieses Waldtyps optimal strukturierte Fläche beschaffen sind. Die Auswirkung von Strukturveränderungen auf die ansässigen Vogelgemeinschaften kann quantitativ abgeschätzt werden.

La répartition spatiale des oiseaux des bois selon la structure de la forêt et selon les dégâts subis. I. Forêts de feuillus mixtes riches en chênes de la région de Bâle

A l'occasion de recherches ayant débuté en 1985, la Station ornithologique suisse étudie les effets du dépérissement des forêts sur leurs communautés aviennes. On établit, entre autres, les bases permettant, lors de l'exploitation de forêts endommagées, de prendre en considération les habitats nécessaires aux espèces animales qui y vivent habituellement. Dans les feuillus riches en chênes de la région de Bâle, on a analysé de quelle manière les caractéristiques de la forêt, y compris les dommages subis, influencent la composition spécifique ainsi que la répartition et la densité numérique des espèces d'oiseaux.

Le nombre d'espèces ainsi que la densité en individus dans les différents secteurs sont positivement corrélés avec l'âge (mesuré par le matériel sur pied) et le pourcentage de chênes dans la strate supérieure: à une augmentation de 100 m^3/ha de matériel sur pied correspond une augmentation de 1,5 du nombre d'espèces. Une augmentation de 15 % du degré de couverture en chênes dans la strate supérieure fait apparaître une espèce de plus. Le dégré de couverture en chênes dans cette strate influence aussi de façon positive la quantité d'individus de la plupart des espèces d'oiseaux étudiés. Les résineux présents dans les strates supérieure et intermédiaire influencent négativement le nombre des espèces et les densités en individus dans ce type de boisement. Etant donné la faible intensité actuelle des dégâts, il n'a pas été possible de mettre en évidence une influence directe des dommages sur la répartition et l'abondance des espèces aviennes. Par contre, les dégâts, et surtout les interventions forestières, modifient les qualités d'un secteur de forêt, ce qui a également la plus grande influence sur la richesse spécifique et la densité en individus. Au vu de ces analyses, on peut indiquer les surfaces de ce genre de forêt structurées de façon optimale pour l'avifaune. Et on peut estimer quantitativement l'influence des modifications structurelles sur les communautés d'oiseaux qui s'y trouvent.

Spatial distribution of birds in relation to structure and damage of woodlands. I. Oak-beech woods in north-western Switzerland

In a project still in progress the Swiss Ornithological Institute has been working on the effects of tree damage on the woodland avifauna since 1985. One of the main aims is to provide the basic knowledge on how to manage woods damaged by air pollution, taking the habitat requirements of typical woodland animals into consideration. In oak-rich woods in the region of Basle the influence of woodland parameters including the degree of damage in trees, on

species richness, distribution and densities have been studied.

The number of species and their densities are positively correlated with woodland age (measured by the growing stock, and the proportion made up by oaks in trees forming the upper layer: an increment of 100 m^3 of growing stock per ha is associated with an increase by 1.5 species (fig. 4); a shift in the proportion of coverage by oaks in the upper layer leads to an increase by 1 species (fig. 3). This latter factor has also a positive influence on density in most species studied (tab. 9). By contrast, coniferous trees in the upper and middle layer of oak dominated woods have a negative effect on species richness and densities (fig. 3, tab. 9).

At the low degree of tree damage in the study area no effect of this component on densities and distribution of avian species could be demonstrated. Nevertheless, tree damage and especially the forestry impact associated with it, change mainly the very characteristics which in turn have the strongest influence on the number of breeding species and their densities. The analyses provide a quantitative description of the structure and composition of plots that are optimal for birds typical for oak-rich deciduous woods. In addition, the effects of changes on birds may be quantified.

Literatur

ALATALO, R. V. (1982): Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* ssp.: a review. Ann. zool. Fenn. 19: 309–317.

BFL (Bundesamt für Forstwesen und Landschaftsschutz), EAFV (Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen) Hrsg. (1985): Ergebnisse der Sanasilva-Waldschadeninventur 1985. Bern u. Birmensdorf. – (1986): Ergebnisse der Waldschadeninventur 1986. Bern u. Birmensdorf. – (1987): Ergebnisse der Waldschadeninventur 1987. Bern u. Birmensdorf. – (1988): Sanasilva-Waldschadenbericht 1988. Bern u. Birmensdorf.

BILCKE, G. et al. (1986): Influences of habitat structure and temperature on the foraging niches of the pariform guild in Belgium during Winter. Gerfaut 76: 109–129.

BLONDEL, J. & H. FARRÉ (1988): The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in european forests. Oecologia 75: 83–93.

CODY, M. L. (ed.) (1985); Habitat selection in birds. Orlando.

DESGRANGES, J.-L., Y. MAUFETTE & G. GAGNON (1987): Sugar maple forest decline and implications for forest insects and birds. Trans. 52nd N. Amer. Wildl. & Nat. Res. Conf.: 677–689.

DHONDT, A. A., J. SCHILLEMANS & J. DE LAET (1982): Blue Tit territories in populations at different density levels. Ardea 70: 185–188.

EIBERLE, K. (1982): Kriterien zur Kennzeichnung forstlicher Lebensstätten. Waldhygiene 14: 193–208.

EKMAN, J. (1981): Problems of unequal observability. Stud. Avian Biology 6: 230–234.

EKMAN, J. B. & C. E. H. ASKENMO (1984): Social rank and habitat use in Willow Tit groups. Anim. Behav. 32: 508–514.

ELLENBERG, H. (1983): Habicht und Beute. Wechselwirkungen im Ökosystem Kulturlandschaft. Allg. Forstzeitschrift 44: 1195–1201.

ELLENBERG, H. ET AL. (1985): Über Vögel in Wäldern und de Vogelwelt des Sachsenwaldes. Hamburger avifaun. Beitr. 20: 1–50.

EMLEN, J. T. (1984): An observer-specific, full-season, strip-map method for censusing songbird communities. Auk 101: 730–740.

ENEMAR, A., S.-G. HÖJMAN, P. KLAESSON & L. NILSSON (1976): The relationship between census results and the breeding population of birds in subalpine birch forests. Ornis Fenn. 53: 1–8.

GLÜCK, E. & K. GÖTZ (1985): Abhängigkeit der Reviergrösse beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.) von der Habitatstruktur. Orn. Jh. Bad.-Württ. 1: 91–96.

HABLÜTZEL, H. (1985): Schweizerischer Forstkalender 1985. Anhang. Frauenfeld.

HARTUNG, J. & B. ELPELT (1984): Multivariate Statistik. München, Wien.

HILDÉN, O. (1965): Habitat selection in birds: a review. Ann. zool. Fenn. 2: 53–75.

HÖLZINGER, J. & B. KROYMANN (1984): Auswirkungen des Waldsterbens in Südwestdeutschland auf die Vogelwelt. Ökol. Vögel 6: 203–212.

HUTCHINSON, T. C. & K. M. MEEMA (eds.) (1987): Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems. NATO ASI Ser. G, Vol. 16. Berlin.

KLOPFER, P. H. & J. U. GANZHORN (1985): Habitat selection: behavioral aspects. S. 435–453 in: M. L. CODY (ed.): Habitat selection in birds. Orlando.

KLUIJVER, H. N. & L. TINBERGEN (1953): Territory and the regulation of density in titmice. Arch. Néerl. Zool. 10: 265–289.

KNISTAUTAS, A. Y. (1983): Nesting of the Great Tit in conditions of air pollution. Bull. Mosk. ispytat. prir. otd. Biol. 88(2): 17–21 (russisch).

KREBS, J. R. (1971): Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. Ecology 52: 2–22.

LUDER, R., G. SCHWAGER & H. P. PFISTER (1983): Häufigkeit höhlen- und nischenbrütender Vogelarten auf Wald-Testflächen im Kanton Thurgau und ihre Abhängigkeit von Dürrholzvorkommen. Orn. Beob. 80: 273–280.

MINOT, E. O. (1981): Effects of interspecific competition for food in breeding Blue and Great Tits. J. Anim. Ecol. 50: 375–385.

MINOT, E. O. & C. M. PERRINS (1986): Interspecific interference competition – nest sites for Blue and Great Tits. J. Anim. Ecol. 55: 331–350.

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, Univ. de Dijon.

PETIT, D. R., K. E. PETIT & T. C. GRUBB (1985): On atmospheric moisture as a factor influencing distribution of breeding birds in temperate deciduous forest. Wilson Bull. 97: 88–96.

PIELOWSKI, Z. (1961): Über die Vertikalverteilung der Vögel in einem Pineto-Quercetum Biotop. Ekol. Polska, Ser. A, 9: 1–23.

TIAINEN, J., P. SAUROLA & T. SOLONEN (1984): Nest distribution of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in an area saturated with nest boxes. Ann. zool. Fenn. 21: 199–204.

SEDGWICK, J. A. & F. L. KNOPF (1986): Cavity nesting birds and the cavity-tree resource in plains cottonwood bottomlands. J. Wildl. Manage. 50: 247–252.

VIRKKALA, R. (1987): Effects of forest management on birds breeding in northern Finland. Ann. zool. Fenn. 24: 281–294.

WARTMANN, B. & R. K. FURRER (1977): Zur Struktur der Avifauna eines Alpentales entlang des Höhengradienten. I. Veränderungen zur Brutzeit. Orn. Beob. 74: 137–160.

ZANG, H. (1988): Der Einfluss der Höhenlage auf die Biologie des Kleibers (Sitta europaea) im Harz. Vogelwelt 109: 107–114.

Manuskript eingegangen 21. Oktober 1988
Überarbeitete Fassung 19. September 1989

Dr. Beat Naef-Daenzer, Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach
Dr. Martin Blattner, Weinbergstrasse 62, 4102 Binningen

Schriftenschau

DIAMOND, A. W. & F. FILION (Hrsg.) (1987): **The Value of Birds.** ICBP Technical Publication No. 6, 267 S., Abb., £12.50, zu beziehen bei: ICBP, 32 Cambridge Road, Girton, GB-Cambridge CB3 0PJ. – Frederic Vester hat, als Rechenbeispiel, den sozialökonomischen Wert eines einzelnen Braunkehlchens einmal auf 1300.– DM berechnet. Das mag für überzeugte Naturschützer allzusehr nach Kommerz tönen. Aber Vögel haben nicht nur ihren Preis, sondern auch ihren Wert, der durchaus ökonomisch erfassbar ist. Da bei naturschutzpolitischen Entscheidungen ökonomische Realitäten in der Regel ausschlaggebend sind, ist nur zu begrüssen, dass der Internationale Rat für Vogelschutz (ICBP) mit diesem Buch eine Anzahl Fallstudien vorlegt, die obige These untermauern.

Der Band beruht auf zwei Symposien anlässlich der 19. Weltkonferenz des ICBP 1986 in Kanada. Das erste war dem Thema Vögel als sozialökonomische Resourcen gewidmet. Einleitende Kapitel beleuchten die Bedeutung der Vögel als Jagd- und Beobachtungsobjekte, wie sie sich im Bruttosozialprodukt von Ländern wie Kanada, USA oder der BRD niederschlägt, und versuchen, darauf aufbauend ein Naturschutzkonzept zu formulieren. Dies vermittelt dem Leser einen gewissen theoretischen Hintergrund für die folgenden Fallbeispiele, die erfreulich anschaulich und konkret dargestellt werden: Marketing eines kanadischen Schwalbenschlafplatzes, Wassergeflügelnutzung der nordkanadischen Cree-Volksstämme, Nutzung der Küken des Kurzschnabel-Sturmtauchers in Tasmanien als Fleisch-, Daunen- und Öllieferanten, direkte und indirekte Nutzungsarten der Meeresvögel auf Jamaica, Nutzung der Eier des endemischen Hammerhuhns auf Sulawesi und die Bedeutung der Vögel in der Ökonomie und Kultur der Boran in Kenia. Diamond schliesst diesen Teil des Buches ab mit einem weltweiten Überblick über Nutzungsarten von Vögeln als Nahrung, zur Ausübung von Jagd und Falknerei, als Federproduzenten, biologische Schädlingsbekämpfer und über ihre Bedeutung als Stubenvögel, sowie in Kunst, Mythologie und Religion.

Damit leitet er über zum zweiten Symposium mit dem Thema Vögel als Biomonitoren von sich ändernden Umweltbedingungen. Vögel sind auffällig, weit verbreitet, gut untersucht und Augen- und Gehörtiere wie wir Menschen; deshalb eignen sie sich gut als Bioindikatoren. Diese These wird untermauert mit Fallbeispielen zu den Themen Agropestizide (aus Grossbritannien und Kanada), Gewässerverschmutzung (Mitteleuropa, USA und Kanada), Gewässerversäuerung (Kanada, USA, Schweden, Wales), Meeresverschmutzung (Grossbritannien und Kanada) und Waldsterben (Kanada). Aus diesen Erläuterungen wird deutlich, in welchen Fällen Vögel günstige Indikatoren darstellen können, und