Raumnutzung syntop vorkommender Buntspechte *Dendrocopos major* und Mittelspechte *D. medius* und Bemerkungen zur Konkurrenzsituation

Stefan Bachmann und Gilberto Pasinelli

Space use of Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpeckers *D. medius* in syntopy and remarks to interspecific competition. – In 1996, we studied spacing behaviour of 13 Great Spotted Woodpeckers (GSW) and 9 Middle Spotted Woodpeckers (MSW) inhabiting the same forest in northeastern Switzerland with the help of radio-tracking. Both home ranges (= 100 % minimum convex polygon) and core areas (= 85 % minimum convex polygon) of male GSWs did not change from winter to breeding time and had median sizes of 5.0 ha and 3.4 ha, respectively. Home ranges of neighbouring males overlapped on average 7.9 %, their core areas 0.0 %. Territories in winter corresponded to those in spring and during breeding time. In winter, females roamed over wider areas than males and had home ranges of 19.4 ha and core areas of 15.9 ha; they did not appear to be territorial. Pair formation started at the end of February, and females quickly adjusted their home ranges to those of their mates. Home ranges of pair-partners overlapped on average 75.0 % in spring and 57.4 % during breeding time, the corresponding figures for core areas being 72.8 % and 39.5 %. Based on the pattern of overlap and the distribution of intraspecific interactions, core areas of GSWs seem to correspond to territories. Home ranges and core areas of MSWs were superimposed on those of GSWs up to 100 %; interspecific territories were not established in any time period. Medians of MSW home ranges and core areas were 13.4 and 9.7 ha in winter, 9.4 and 4.3 ha in spring and 3.7 and 2.2 ha during breeding time, respectively. Interactions between GSWs were much more common than between MSWs; interspecific interactions were observed only twice. Based on this study and other findings, we conclude that interspecific competition between these two *Dendrocopos* species is at most modest.

Key words: *Dendrocopos major*, *Dendrocopos medius*, radio-tracking, competition, home range, space use, territory.

Stefan Bachmann, Im eisernen Zeit 55, CH–8057 Zürich. e-mail stefan.bachmann@birdlife.ch; Dr. Gilberto Pasinelli, Zoologisches Institut, Universität Zürich-Irchel, Winterthurerstrasse 190, CH–8057 Zürich. e-mail gpasi@zool.unizh.ch

Der Buntspecht *Dendrocopos major* besiedelt in Mitteleuropa eine Vielzahl von Biotopen (z.B. Laubwald, Nadelwald, Parks, Gärten), während das Vorkommen des Mittelspechts *D. medius* auf alte Laubwälder mit einem hohen Angebot an grobborkigen Bäumen wie Eichen-Hagebuchenwälder, Auenwälder oder sehr alte Buchenwälder beschränkt ist (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Günther & Hellmann 1997). Beide Arten erreichen in eichenreichen Altbeständen ihre höchste Bestandsdichte (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Aufgrund ihrer morphologischen und ökologischen Ähnlichkeiten wäre bei diesen nahe verwandten Arten eigentlich interspezifische Konkurrenz zu erwarten. Diese umfasst einerseits die direkte Beeinträchtigung von Individuen (Interferenz), andererseits indirekte Interaktionen zwischen Individuen (Ausbeutungskonkurrenz). Das «Prinzip von Gause» besagt, dass konkurrierende Arten durch Differenzierung ihrer realisierten Nischen koexistieren können (Gause 1934, zit. nach Begon et al. 1990). Eine solche Nischendifferenzierung kann beispielsweise die Zusammensetzung der Nahrung, die Art und/oder den Ort des Nahrungserwerbs oder den Aktivitätsrhythmus betreffen. Eine weitere Möglichkeit zur Vermeidung bzw. Verminderung von Konkurrenz um limitierende Ressourcen kann die Ausbildung interspezifischer Territorialität sein, wodurch beispielsweise zeitraubende und unter Umständen gefährliche Interaktionen vermieden werden (Kaufmann 1983).

Die Konkurrenzsituation zwischen Bunt- und Mittelspecht oder anderen Spechtarten der

Gattung *Dendrocopos* wurde bereits verschiedentlich untersucht. Interferenzkonkurrenz (direkte Beeinträchtigung) um Nahrungsressourcen wurde bisher kaum gefunden (Winkler 1973, Jenni 1983, Lutsch 1988, Günther 1993), während bisweilen heftige Kämpfe zwischen Bunt- und Mittelspecht um potentielle oder bereits benutzte Bruthöhlen beobachtet wurden (Conrads 1975, Gebauer et al. 1984, Günther 1993). Die Nahrungsnischen der beiden Arten unterscheiden sich offenbar beträchtlich (Jenni 1983, Ruge 1986, Grüebler & Pasinelli 1999), was das Resultat von Ausbeutungskonkurrenz (indirekte Beeinträchtigung) sein könnte, oder aber ein Mechanismus zu deren Verminderung.

Kaum untersucht ist die Raumnutzung der beiden Arten beim gemeinsamen Vorkommen im selben Lebensraum (Syntopie). Winkler (1973) wies bei Bunt- und Blutspecht *D. syriacus*, einem noch näher miteinander verwandten Artenpaar, interspezifische Territorialität nach. Gleiches wurde bei Bunt- und Mittelspecht von Gebauer et al. (1984) und Prill (1991) vermutet, von Jenni (1977) zuvor aber nicht gefunden.

In der vorliegenden Arbeit befassen wir uns mit der Raumnutzung von Bunt- und Mittelspecht in einem Eichen-Hagebuchenwald der Nordostschweiz. Mittels Radiotelemetrie untersuchten wir intra- und interspezifische Änderungen in der Grösse und Überlappung der Aktionsräume bzw. Reviere vom Winter bis in die Brutzeit. Die verwendete Methode erlaubte zudem eine zwischen- und innerartliche Quantifizierung der Interaktionen. Besonderes Augenmerk lag auf dem Buntspecht, weil einerseits für diese Art widersprüchliche Angaben über die Territorialität im Jahresverlauf vorliegen (z.B. Kalela 1958, Pulliainen 1963, Hogstad 1976, Rychlik 1979, Osiejuk 1994), und weil andererseits der Mittelspecht bereits in einer gesonderten Studie bearbeitet wurde (Pasinelli 1999).

1. Untersuchungsgebiet und Methode

1.1. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung wurde von Januar bis Juni 1996 im Niderholz (47°37' N/8°37' E, 380 m ü.M.) durchgeführt, einem 760 ha grossen, auf Gemeindegebiet von Rheinau und Marthalen liegenden Wald im Norden des Kantons Zürich. Im Niderholz befindet sich der grösste Eichen-Hagebuchenwald (Galio silvatici-Carpinetum, Ellenberg & Klötzli 1972) der Schweiz, welcher teilweise noch als Mittelwald bewirtschaftet wird und hinsichtlich Flora, Fauna und Waldgeschichte nicht nur für den Kanton Zürich einmalig, sondern als BLN-Objekt 1411 (Untersee-Hochrhein) auch ein Gebiet von nationaler Bedeutung ist (Jost 1990). Auf den Nicht-Eichenwaldflächen, die zwei Drittel des Niderholzes ausmachen, dominieren Hochwälder mit Fichte *Picea abies*, Waldföhre *Pinus sylvestris*, Buche *Fagus silvatica* und weiteren Laubhölzern. Eine besondere ornithologische Bedeutung kommt dem Niderholz als Brutgebiet für den Mittelspecht zu. Von diesem brüten hier etwa 60 Paare (Weggler 1991), was einem Fünftel der schweizerischen Population entspricht (Schmid et al. 1998).

Innerhalb des Niderholzes befindet sich das 140 ha grosse Untersuchungsgebiet (UG), das aus einem ehemals als Mittelwald bewirtschafteten Eichen-Hagebuchenwald mit der Eiche *Quercus* sp. als Hauptbaumart besteht. 1996 ermittelten wir hier Siedlungsdichten von 1,0 Brutpaaren pro 10 ha für den Mittelspecht und 1,8 Brutpaaren pro 10 ha für den Buntspecht. Diese Werte deuten auf günstige Habitatbedingungen für beide Arten hin (z.B. Schmid et al. 1998), was in erster Linie auf die hohe Alteichendichte zurückzuführen ist. Weitere Informationen über das Niderholz finden sich bei Bühler (1976).

1.2. Fang, Besenderung und Telemetrie

Die Spechte wurden an Futterstellen sowie an ihren Schlafhöhlen gefangen. Jede der 10 Futterstellen bestand aus einem 10 cm langen Plastikrohr, welches mit einem Gemisch aus Schweinefett, Weizenkleie und Vogelfutter gefüllt und in 1,5 m Höhe an einem Eichenstamm aufgehängt war. Wir fingen die Spechte mit jeweils zwei mindestens 0,5 m von den Futterstellen entfernt aufgespannten Japannetzen. Für den Fang an den Schlafhöhlen platzierten wir vor Tagesanbruch einen Kescher, der an

einer bis zu 10 m langen Konstruktion aus Bambus- und Aluminiumstangen befestigt war, vor das Ausschlupfloch und warteten dann auf das Ausfliegen des Spechts.

Erster Fangtag war der 5. Januar 1996, letzter der 2. Mai 1996. Die 22 zum Teil mehrmals gefangenen Bunt- und Mittelspechte wurden auf 0,1 g genau gewogen, vermessen und mit einem nummerierten Alu-Ring der Schweizerischen Vogelwarte sowie mit drei Farbringen zur individuellen Erkennung markiert. Dann wurde jeder Specht mit einem 1,6–2 g schweren Telemetriesender versehen, den wir mit einem schnellhärtenden Zweikomponentenleim (Stabiloplast No. 448, Fa. Renfert, Deutschland) auf die Basis der beiden mittleren Schwanzfedern klebten (Abb. 1). Jeder Sender wies eine spezifische Frequenz auf; die Reichweite betrug im Winter bis zu 2 km, nach dem Laubaustrieb bis zu 500 m. Zum Telemetrieren benützten wir ein tragbares Empfangsgerät (Yaesu 29/II, Fa. Wagener, Köln) mit Handantenne (HB9CV). Mit einer H-Antenne mit zwei unterschiedlich langen Ästen liess sich die Richtung des Signals bestimmen, und die Entfernung konnte anhand der Signalstärke abgeschätzt werden.

Abb. 1. Besendertes Buntspecht-♂. Bild Stefan Bachmann. – *Male Great Spotted Woodpecker equipped with radio transmitter.*

1.3. Datenaufnahme und Aktionsräume

Ein Fokus-Tier wurde jeweils eine Stunde lang verfolgt, wobei alle 2 min der Aufenthaltsort auf einer Waldkarte im Massstab 1:5000 eingezeichnet wurde («Instantaneous sampling», Altmann 1974). Die Datenaufnahme begann mit dem ersten Sichtkontakt und wurde pro Tier und Tag höchstens einmal durchgeführt. Wir notierten eine «Interaktion», wenn ein weiterer Specht höchstens 20 m vom Fokus-Tier entfernt war. Bei Interaktionen nahmen wir die dabei auftretenden Verhaltensweisen (Tab. 1) auf. Da die Tageszeit möglicherweise die Raumnutzung und das Verhalten der Spechte beeinflusst, nahmen wir von jedem

Tab. 1. Definition der aufgenommenen Verhaltenselemente bei einer Interaktion (ein zweiter Specht ist höchstens 20 m entfernt). – *Definitions of recorded behavioural elements during an interaction (a second woodpecker is at most 20 m away).*

Verhaltenselement	Definition
Beobachten/Lautäusserungen	Der Specht unterbricht seine Tätigkeit und schaut in die Richtung eines zweiten Spechts, wobei von ihm eventuell Lautäusserungen zu vernehmen sind.
Abflug ohne Kampf	Der Specht fliegt in die Richtung eines anderen Spechts oder ein anderer Specht fliegt auf ihn zu. Der eine fliegt sofort ab, wird aber nicht verfolgt.
Kampf	Der Specht fliegt auf einen anderen Specht zu und landet direkt bei ihm und/oder verfolgt ihn sofort, falls der andere Specht abfliegt.

Individuum zu möglichst verschiedenen Tageszeiten Daten auf. Damit sollte ein Einfluss bei der Datenauswertung minimiert werden (Zeitraum: eine halbe Stunde nach Sonnenaufgang bis eine halbe Stunde vor Sonnenuntergang).

Die auf der Karte eingezeichneten Peilungen lasen wir mit einem Digitalisiertablett als XY-Koordinaten in den Computer ein; sie wurden anschliessend mit dem Programm Ranges V (Kenward & Hodder 1996) weiterbearbeitet. Wir telemetrierten 13 Bunt- und 9 Mittelspechte, was schätzungsweise 26 % aller im Untersuchungsgebiet brütenden Buntspechte und 32 % aller Mittelspechte entspricht; dabei führten wir 3065 Peilungen durch und bestimmten in 3 Zeitabschnitten insgesamt 42 Aktionsräume (Tab. 2). Die Zeitabschnitte definierten wir als «Winter» (= 11. Januar bis 28. Februar), «Frühling» (= 1. März bis Brutbeginn, d.h. ein Partner des Brutpaares bleibt immer in der Höhle und ist am Brüten; entspricht je nach Brutpaar grob den Monaten März und April) und «Brutzeit» (= Brutbeginn bis Ausfliegen des letzten Jungen; entspricht etwa dem Monat Mai und der ersten Juniwoche).

Unter Aktionsraum (AR) verstehen wir den Aufenthaltsbereich eines Individuums während eines dieser Zeitabschnitte. Zur AR-Bestimmung bedienten wir uns der weit verbreiteten «minimum convex polygon»-Methode (Kenward & Hodder 1996), bei der das kleinstmögliche konvexe Polygon gebildet wird, das alle Peilungen eines Individuums umschliesst. Da uns die Raumnutzung am Tag interessierte, schlossen wir bei den Berechnungen die Position der Schlafhöhle aus. Pro AR standen meist mehr als 50 Peilungen zur Verfügung (Tab. 2).

Tab. 2. Fang- und Telemetrietage und Anzahl Peilungen pro Tier und Zeitabschnitt. AB = Peilungen ausserhalb der Bruthöhle, BH = Peilungen in oder an der Bruthöhle. – *Days of trapping and radio-tracking and number of fixes per individual and period. AB = fixes taken outside breeding cavity, BH = fixes taken in or at breeding cavity.*

	Tier-Nr.	Fang-datum	Telemetrie-zeitraum	Anzahl Peilungen					gesamt
				Winter	Frühling	Brutzeit			
						AB	BH	gesamt	
Buntspechte	♂ 11	5.1.	11.1. – 13.3.	74					74
	♂ 12	5.1.	11.1. – 24.6.	93	107	68	38	106	306
	♂ 14	8.1.	16.1. – 30.5.	53	37	46	21	67	157
	♂ 15	8.1.	18.1. – 16.2.	71					71
	♂ 16	15.1.	19.1. – 15.4.	49	28				77
	♂ 17	15.1.	19.1. – 14.5.	61	50				111
	♂ 19	26.1.	29.1. – 29.5.	73	96	59	58	117	286
	♀ 13	13.1.	16.1. – 31.5.		59	54	62	116	175
	♀ 18	22.1.	23.1. – 24.5.	66	69	52	50	102	237
	♀ 20	12.2.	20.2. – 14.3.	56	(2)			56	56
	♀ 21	29.1.	22.2. – 3.5.	43	37	62	21	83	163
	♀ 22	15.3.	18.3. – 24.6.		62	68	39	107	169
	♀ 23	21.3.	26.4. – 31.5.		42	48	63	111	153
Mittelspechte	♂ 31	5.1.	30.1. – 28.2.	76					76
	♂ 32	22.1.	25.1. – 18.4.	53	65				118
	♂ 37	21.3.	22.4. – 23.5.		77	39	28	67	144
	♂ 39	21.3.	22.3. – 22.4.		47				47
	♂ 40	2.5.	9.5. – 30.5.			38	17	55	55
	♀ 33	1.3.	14.3. – 29.5.		60	55	26	81	141
	♀ 35	1.3.	21.3. – 30.5.		49	56	59	115	164
	♀ 38	2.4.	30.4. – 3.6.			85	92	177	177
	♀ 41	7.2.	12.2. – 18.4.	45	63				108

Wir stellten keine signifikanten Korrelationen zwischen der Anzahl Peilungen und den AR- bzw. Kernzonengrössen des Buntspechts fest (AR, Winter: Spearman-Rangkorrelation, $r_s = 0{,}37$, $p > 0{,}29$, $n = 10$; Frühling: $r_s = 0{,}47$, $p > 0{,}16$, $n = 10$; Brutzeit: $r_s = 0{,}23$, $p > 0{,}58$, $n = 8$; Kernzonen: Winter: $r_s = 0{,}38$, $p > 0{,}28$, $n = 10$; Frühling: $r_s = -0{,}06$, $p > 0{,}87$, $n = 10$; Brutzeit: $r_s = 0{,}26$, $p > 0{,}54$, $n = 8$); die AR (Kernzonen) wurden demnach mit zunehmender Anzahl Peilungen nicht immer grösser, so dass AR (Kernzonen), die auf einer unterschiedlichen Anzahl Peilungen beruhen, vergleichbar sind. Für den Mittelspecht wurde aufgrund der kleinen Stichproben auf statistische Tests verzichtet; die grafische Inspektion der Daten liess jedoch ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen der Anzahl Peilungen und den AR- bzw. Kernzonengrössen erkennen.

Mit Hilfe von «utilisation plots» wurde eine AR-Kernzone bestimmt, welche jene 85 % der Peilungen umfasste, die am nächsten beim AR-Zentrum (= equivalent Gaussian kernel estimator, Worton 1989) lagen (= 85 %-minimum convex polygon, Median von 28 AR, Interquartilsbereich = 80,0–95,0 %). Ein utilisation plot stellt die Veränderungen der AR-Fläche bei schrittweiser Eliminierung der am weitesten vom AR-Zentrum liegenden Peilung dar (Kenward & Hodder 1996). Er erlaubt so die Erkennung von selten genutzten Teilgebieten, die aufgrund weniger peripherer Peilungen ausgeschieden werden und eine starke Zunahme der Gesamt-AR-Fläche bewirken. Für Bunt- und Mittelspecht betrug der Median der Kernzonen nur 46,3 % (36,4–62,0 %) der gesamten AR-Fläche. Bei der Kernzonenberechnung wurden Peilungen in oder an der Bruthöhle während der Brutzeit nicht berücksichtigt.

Unter Überlappungsgebiet verstehen wir die Fläche, die im gleichen Zeitabschnitt zu den AR oder Kernzonen von mindestens zwei Spechten gehört. Dessen Grösse ist als prozentualer Anteil an den einzelnen AR- bzw. Kernzonenflächen angegeben.

Bei den Auswertungen der AR- und Kernzonengrössen und -überlappungen schlossen wir im Winter die Buntspecht-♀ 13 und 21 aus. Von ♀ 13 lagen zuwenig Peilungen vor, und ♀ 21 konnten wir nur in der letzten Februarwoche telemetrieren, als es bereits verpaart war.

Aufgrund der geringen Stichprobengrössen wurde bei allen statistischen Tests nicht-parametrische, zweiseitige Verfahren verwendet (Siegel 1987). Bei den im Text angegebenen Werten handelt es sich jeweils um Mediane (mit ihren Interquartilsbereichen).

1.4. Bemerkungen zur Methode

Die Besenderung und der dafür notwendige Fang der Vögel stellen Eingriffe dar, die sich negativ auf die Kondition und/oder das Verhalten der Vögel auswirken könnten (vgl. Rølstad & Rølstad 1995). Bei den Spechten, die wir besenderten, wurden keine Verhaltensbeeinträchtigungen festgestellt. Die an der Schlafhöhle gefangenen Vögel kehrten am Abend ausnahmslos in diese zurück. In Einzelfällen verloren die Spechte die Sender mitsamt den beiden mittleren Steuerfedern. Alle besenderten Individuen mit Ausnahme eines Mittelspechts brüteten jedoch erfolgreich.

2. Ergebnisse

2.1. Raumnutzung des Buntspechts

2.1.1. Aktionsraum- und Kernzonengrössen

Während der Gesamtmedian der AR-Grössen der ♂ 5,0 ha und jener der Kernzonen-Grössen 3,4 ha betrug, lagen die entsprechenden Werte bei den ♀ bei 5,5 ha bzw. 4,4 ha (Tab. 3). Weder die AR noch die Kernzonen der Buntspecht-♂ veränderten sich vom Winter bis zur Brutzeit in ihrer Grösse signifikant (Kruskal-Wallis-Tests, $n = 7/5/3$; AR: $H = 1{,}4$, $p > 0{,}4$; Kernzonen: $H = 1{,}4$, $p > 0{,}5$). Dasselbe gilt für die AR der ♀, wobei sich die Kernzonen jedoch auf die Brutzeit hin tendenziell verkleinerten ($n = 2/5/5$; AR: $H = 3{,}2$, $p > 0{,}2$; Kernzonen: $H = 4{,}8$, $0{,}05 < p < 0{,}1$). Die AR der miteinander verpaarten Buntspechte zeigten weder im Frühling noch in der Brutzeit signifikante geschlechtsspezifische Grössenunterschiede (Wilcoxon-Test, $p > 0{,}3$, $n = 7$). Dies gilt auch für die Kernzonen ($p > 0{,}2$, $n = 7$).

Tab. 3. Mediane und Interquartilsbereiche der Aktionsraum- und Kernzonengrössen der Bunt- und Mittelspechte. – *Medians and interquartile ranges of sizes of home ranges and core areas in Great and Middle Spotted Woodpeckers.*

		Winter	Frühling	Brutzeit	Gesamt
Buntspecht-♂, n		7	5	3	15
Aktionsraum:	Median (ha)	5,0	4,6	6,1	5,0
	Bereich (ha)	1,9 – 5,8	3,6 – 10,2	4,9 – 7,1	4,0 – 6,1
Kernzone:	Median (ha)	3,8	3,4	2,2	3,4
	Bereich (ha)	1,7 – 3,9	2,3 – 3,9	2,1 – 3,7	2,2 – 3,9
Buntspecht-♀, n		2	5	5	12
Aktionsraum:	Median (ha)	19,4	5,5	4,2	5,5
	Bereich (ha)	2,2 – 31,2	3,8 – 9,8	3,3 – 9,9	3,4 – 10,3
Kernzone:	Median (ha)	15,9	5,3	2,6	4,4
	Bereich (ha)	1,8 – 25,1	2,9 – 6,9	2,4 – 4,2	2,5 – 6,6
Mittelspecht-♂ und -♀, n		3	6	5	14
Aktionsraum:	Median (ha)	13,4	9,4	3,7	6,6
	Bereich (ha)	9,6 – 19,9	5,5 – 10,9	3,0 – 5,9	3,7 – 10,9
Kernzone:	Median (ha)	8,7	4,3	2,2	3,8
	Bereich (ha)	5,7 – 17,4	2,8 – 7,0	2,0 – 4,6	2,4 – 7,0

2.1.2. Überlappungen der Aktionsräume und Kernzonen

Die Überlappung der AR der einander benachbarten ♂ änderte sich im Saisonverlauf nicht (Tab. 4; Kruskal-Wallis-Test, $H = 3{,}2$, $p > 0{,}2$, $n = 14/12/6$); sie war im Frühling und vor allem in der Brutzeit auf wenige Ausflüge in benachbarte Reviere, oft in die Nähe einer Bruthöhle, zurückzuführen. Die sehr geringe Überlappung der Kernzonen änderte sich saisonal ebenfalls nicht ($H = 2{,}8$, $p > 0{,}2$, $n = 14/12/6$).

Die AR der einander benachbarten ♀ überlappten sich im Frühling und in der Brutzeit gleich stark (Tab. 4; Mann-Whitney-U-Test,

Tab. 4. Mediane und Interquartilsbereiche der Aktionsraum- und Kernzonenüberlappungen der Buntspechte. n = Anzahl Überlappungsgebiete. – *Medians and interquartile ranges of overlap of home ranges and core areas in Great Spotted Woodpeckers. n = number of overlap areas.*

		Winter	Frühling	Brutzeit	Gesamt
Benachbarte ♂, n		14	12	6	32
Aktionsraum:	Median (%)	3,9	14,7	20,8	7,9
	Bereich (%)	0,0 – 9,6	0,1 – 23,2	2,4 – 34,1	0,1 – 23,2
Kernzone:	Median (%)	0,0	0,4	0,0	0,0
	Bereich (%)	0,0 – 5,9	0,0 – 16,6	0,0 – 0,0	0,0 – 3,6
Benachbarte ♀, n			8	8	16
Aktionsraum:	Median (%)		17,8	3,9	8,2
	Bereich (%)		3,7 – 22,4	1,4 – 12,6	1,4 – 19,1
Kernzone:	Median (%)		14,7	2,0	4,3
	Bereich (%)		3,2 – 21,4	0,0 –4,3	0,0 – 14,7
Zwischen Brutpartnern, n			8	6	14
Aktionsraum:	Median (%)		75,0	57,4	61,5
	Bereich (%)		49,2 – 82,9	42,9 – 69,8	55,3 – 76,2
Kernzone:	Median (%)		72,8	39,5	63,1
	Bereich (%)		63,1 – 86,9	30,4 – 75,1	39,7 – 80,8

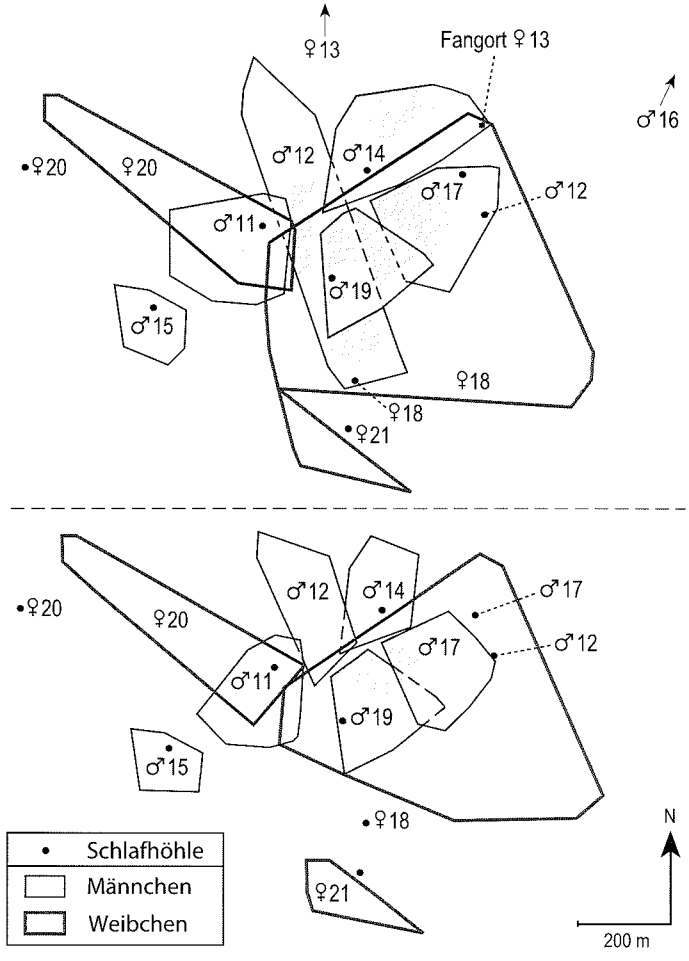

Abb. 2. Lage der Aktionsräume (oben) und Kernzonen (unten) der Buntspechte im Winter. – *Location of home ranges (top) and core areas (bottom) of Great Spotted Woodpeckers in winter.*

U = 41, p > 0,3, n = 8/8), die Kernzonen überlappten sich in der Brutzeit hingegen signifikant weniger stark als im Frühling (U = 51, p > 0,05, n = 8/8).

Die AR der Brutpartner überlappten sich im Frühling und in der Brutzeit gleich stark (Tab. 4; Mann-Whitney-U-Test, U = 34, p > 0,1, n = 8/6), während die Kernzonen-Überlappung in der Brutzeit signifikant geringer war als im Frühling (U = 8, p < 0,05, n = 8/6). Die Brutpartner schienen demnach in der Brutzeit stärker getrennte Kernzonen zu nutzen.

2.1.3. Lage der Aktionsräume und Kernzonen

Winter: Die AR und Kernzonen der besenderten Buntspecht-♂ lagen eng aneinander, wodurch der Eichen-Hagebuchenwald praktisch vollständig aufgeteilt wurde (Abb. 2). An die AR der telemetrierten ♂ schlossen sich weitere AR unbesenderter ♂ an. Die AR und Kernzonen der ♀ überlagerten jene der ♂ teilweise bis zu 100 %. Lage, Grösse und die geringe Überlappung der Kernzonen sowie das Verhalten (s. unten) lassen auf Winter-Territorialität der ♂ schliessen, während die 3 ♀ keine Reviere verteidigten und teilweise weit umher-

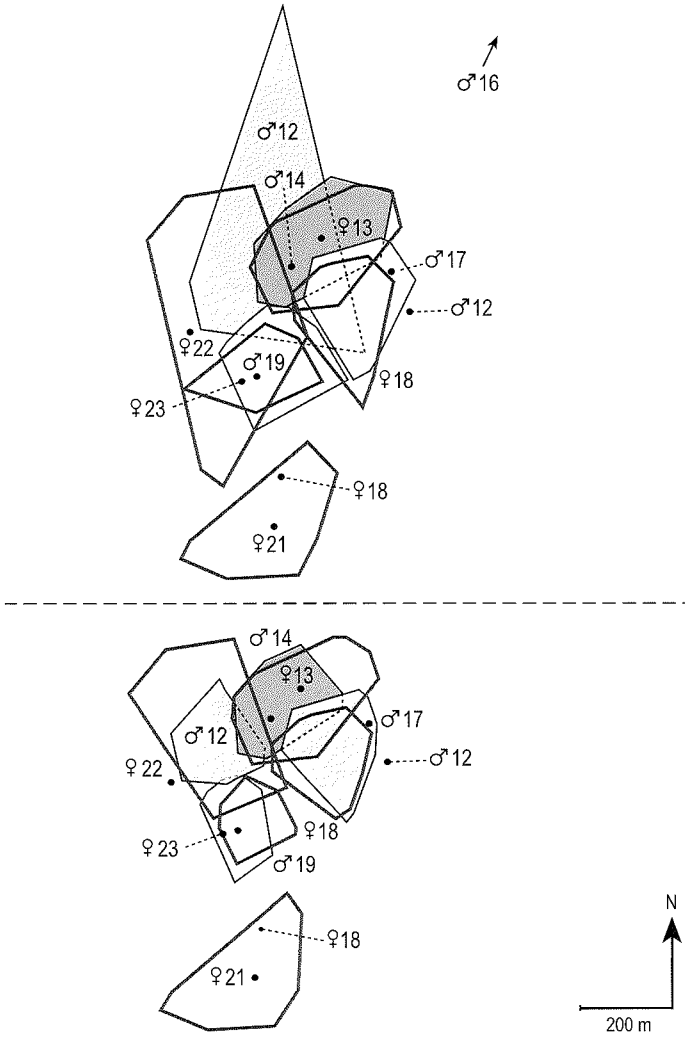

Abb. 3. Lage der Aktionsräume (oben) und Kernzonen (unten) der Buntspechte im Frühling. Signaturen wie in Abb. 2. – *Location of home ranges (top) and core areas (bottom) of Great Spotted Woodpeckers in spring. Legend as in Fig. 2.*

schweiften. Eines dieser ♀ (Nr. 13, Abb. 2) hielt sich nach dem Fang bei 15 Peilungen in einem 1,8 km nördlich des Fangortes gelegenen Wald auf. Alle Buntspechte waren bis zum Ende des Winters unverpaart; eine Ausnahme bildete ♀ 21, welches erst in der letzten Februarwoche gefangen und telemetriert wurde, als es, bereits verpaart, gemeinsam mit dem Partner ein Revier verteidigte. Sieben von 10 Schlafhöhlen lagen innerhalb des Tages-AR. Die anderen 3 Buntspechte überflogen jeweils fremde Reviere oder Lichtungen, um zu ihren Schlafhöhlen bzw. Revieren zu gelangen. Die kürzeste Distanz zwischen 2 im UG gefundenen Schlafhöhlen betrug 20 m.

Frühling: Folgende Buntspechte waren miteinander verpaart (Abb. 3): ♂ 12 / ♀ 22, ♂ 14 / ♀ 13, ♂ 17 / ♀ 18 und ♂ 19 / ♀ 23. ♂ 16 und ♀ 21 hatten unbesenderte Partner. Die AR und Kernzonen der ♂ veränderten ihre Lage im Vergleich zum Winter nur wenig: sie waren zu 79 % bzw. 66 % identisch (Mediane). Die ♀

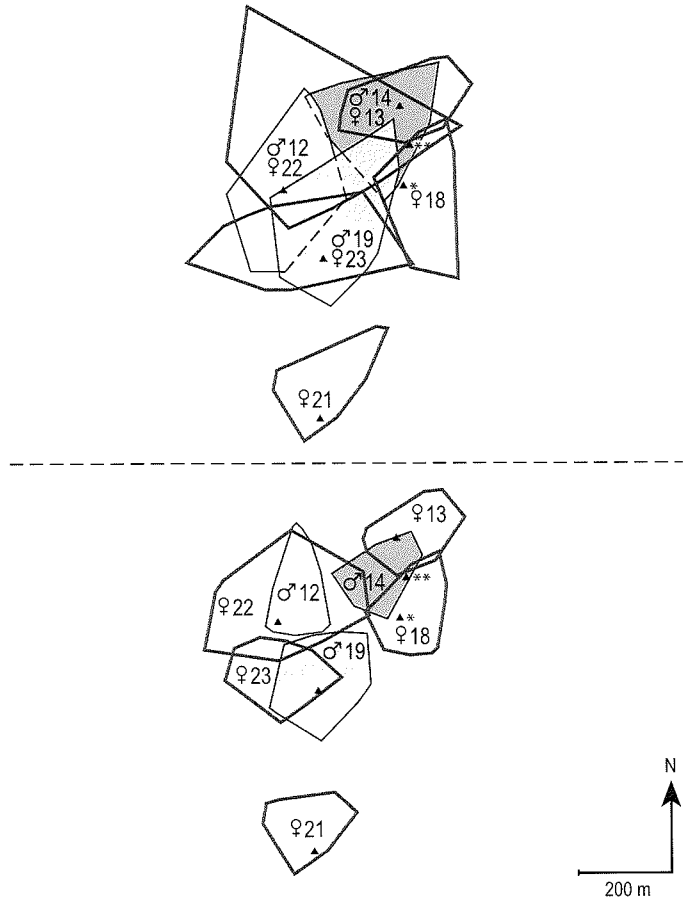

Abb. 4. Lage der Aktionsräume (oben) und Kernzonen (unten) der Buntspechte in der Brutzeit. Signaturen wie in Abb. 2. * / **: 1. bzw. 2. Bruthöhle von ♀ 18. – *Location of home ranges (top) and core areas (bottom) of Great Spotted Woodpeckers during breeding period. Legend as in Fig. 2. * / **: 1st and 2nd breeding cavity of ♀ 18, respectively.*

passten ihre AR und Kernzonen bei der Verpaarung anfangs März innerhalb von wenigen Tagen denjenigen ihrer Partner weitgehend an; die ♀ wurden territorial und beteiligten sich fortan an der Revierverteidigung. Zwei Schlafhöhlen befanden sich ausserhalb der AR.

Brutzeit: Alle telemetrierten Spechte waren noch mit denselben Partnern verpaart, und ihre AR und Kernzonen präsentierten sich praktisch unverändert (Abb. 4). Die AR der ♂ waren zu 61 % mit ihren Frühlings-AR identisch, die Kernzonen zu 82 % (Mediane). Bei den ♀ betrugen die entsprechenden Werte 76 % und 85 %. Alle Schlafhöhlen befanden sich nun innerhalb der AR, wobei die ♂ in der Bruthöhle übernachteten. Von den 18 im UG und im umliegenden Eichen-Hagebuchenwald gefundenen Bruthöhlen waren – nach Holzspänen am Stammfuss oder Stamm des Höhlenbaums zu schliessen – nur zwei neu gebaut worden. Letztere wurden vom gleichen Brutpaar erstellt, die erste allerdings nach Störungen waldbauli-

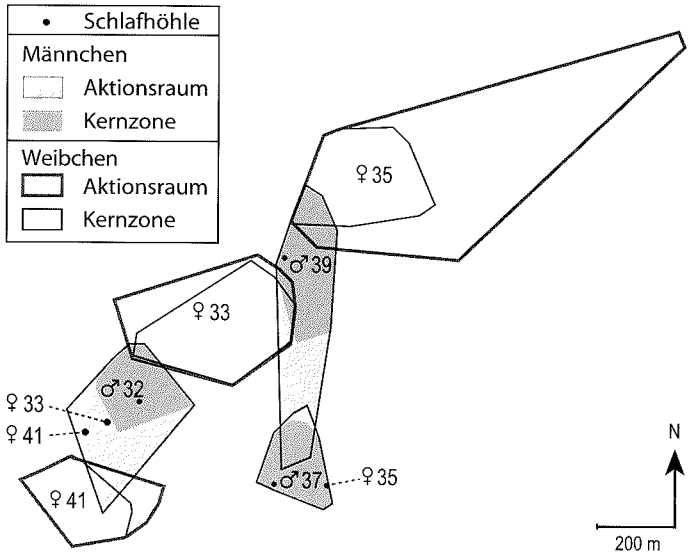

Abb. 5. Lage der Aktionsräume und Kernzonen der Mittelspechte im Frühling. – *Location of home ranges and core areas of Middle Spotted Woodpeckers in spring.*

cher Art in der Umgebung während des Brütens aufgegeben. Die kürzeste Distanz zwischen 2 Bruthöhlen verschiedener Paare betrug 73 m.

Nach dem Ausfliegen der Jungen anfangs Juni blieben die Familien im Gebiet ihres Brutzeit-AR; dabei führte jeder Partner einen Teil der Jungen. Wir beobachteten sie bis am 24. Juni.

2.2. Raumnutzung des Mittelspechts

2.2.1. Aktionsraum- und Kernzonengrössen

Aufgrund der geringen Stichprobenzahl verzichteten wir auf eine statistische Auswertung der saisonalen Flächenveränderungen der AR und Kernzonen. Immerhin deuten die Werte in Tab. 3 auf eine Abnahme der AR- und Kernzonenflächen vom Winter bis in die Brutzeit hin.

Im Vergleich zum Buntspecht waren die AR wie auch die Kernzonen des Mittelspechts weder im Frühling noch in der Brutzeit signifikant grösser (Mann-Whitney-U-Tests; Frühling: $U = 19{,}5$ bzw. $20{,}5$, $p > 0{,}2$ bzw. $p > 0{,}3$, $n = 10/6$; Brutzeit: $U = 27$ bzw. 27, $p > 0{,}3$ bzw. $p > 0{,}3$, $n = 8/5$).

2.2.2. Lage der Aktionsräume und Kernzonen

Winter: Die AR und Kernzonen der 3 telemetrierten Mittelspechte überlagerten jene der Buntspechte bis zu 100 %, wobei in ihnen mehrere Buntspecht-AR und -Kernzonen liegen konnten. Wie die Buntspechte verpaarten sich auch diese 3 Mittelspechte etwa Ende Februar/Anfang März.

Frühling: Alle telemetrierten Mittelspechte stammten aus verschiedenen Paaren (Abb. 5). Die benachbarten AR und Kernzonen nahmen fast den gesamten Eichen-Hagebuchenwald ein, überlappten sich aber praktisch nicht (AR: 8,6 %, 4,3–13 %, $n = 8$; Kernzonen: 2,6 %, 0,6–8,8 %). Deshalb nehmen wir an, dass die Brutpaare territorial waren. ♀ 35 verpaarte sich erst Mitte April; zuvor schweifte es weit umher. Die Kernzonen der Mittelspechte überlagerten diejenigen der Buntspechte vollständig.

Brutzeit: In der Brutzeit telemetrierten wir 5 Mittelspechte aus 4 Brutpaaren (Abb. 6). Aus der Lage der Kernzonen schliessen wir, dass die gleichen Reviere wie im Frühling bestanden. Die Kernzonen beanspruchten den Eichen-Hagebuchenwald wie im Frühling fast lückenlos, und es liess sich ebenfalls kein Zu-

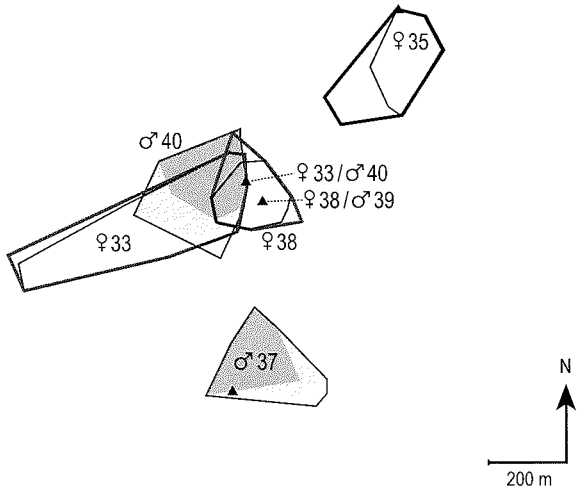

Abb. 6. Lage der Aktionsräume und Kernzonen der Mittelspechte in der Brutzeit. Signaturen wie in Abb. 5. – *Location of home ranges and core areas of Middle Spotted Woodpeckers during breeding period. Legend as in Fig. 5.*

sammenhang mit der Lage der Buntspecht-Kernzonen erkennen.

In allen Zeitabschnitten lagen die Schlafhöhlen, mit einer Ausnahme, innerhalb der AR. Sobald die Kernzonen verlegt wurden, wurden auch die Schlafhöhlen in die neuen Kernzonen verlegt. Ein Mittelspecht-♀ benutzte im Winter abwechslungsweise 2 Schlafhöhlen.

Von 7 gefundenen Bruthöhlen waren 6 neu gemeisselt, 2 Bruthöhlen benachbarter Paare waren nur 51 m voneinander entfernt.

2.3. Intra- und interspezifische Interaktionen

Die insgesamt 102 beobachteten Interaktionen zwischen Buntspechten endeten häufig in einem Kampf (Abb. 7), bei dem der eine Specht abfliegen musste. 72 Interaktionen, bei denen mindestens Lautäusserungen zu hören waren, beobachteten wir in unmittelbarer Nähe einer Kernzonengrenze, 16 im übrigen Gebiet eines Aktionsraums, davon 5 bei einer Bruthöhle und keine einzige in der Nähe einer Schlafhöhle. Interaktionen mit zumindest Lautäusserungen waren im Winter gleich häufig wie im Frühling (χ^2-Test; Anzahl beobachteter Interaktionen 38 bzw. 43, FG = 1, $\chi^2 = 0{,}73$, $p > 0{,}3$). In der Brutzeit stellten wir jedoch signifikant seltener solche Interaktionen fest als im Frühling (Anzahl beobachteter Interaktionen 10 bzw. 43, FG = 1, $\chi^2 = 13{,}03$, $p < 0{,}001$).

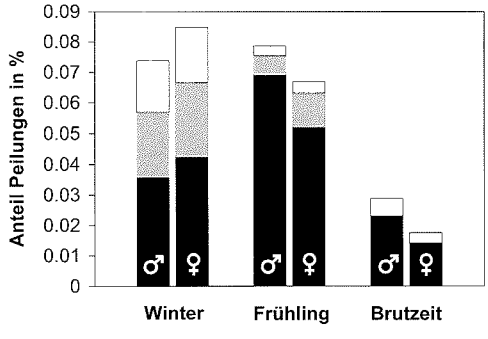

Abb. 7. Interaktionen zwischen Buntspechten (n = 102). Die Geschlechtsangaben beziehen sich auf die bei den Interaktionen involvierten besenderten Spechte, die Gegner können auch anderen Geschlechts gewesen sein. Weiss: beobachten/Lautäusserungen, grau: Abflug ohne Kampf, schwarz: Kampf (vgl. Tab. 1). – *Interactions between Great Spotted Woodpeckers (n = 102). Sex refers to radio-tagged woodpeckers involved in interactions, while opponents may also have been of opposite sex. White: observing/vocalizations, shaded: departing without fighting, black: fighting (see Tab. 1).*

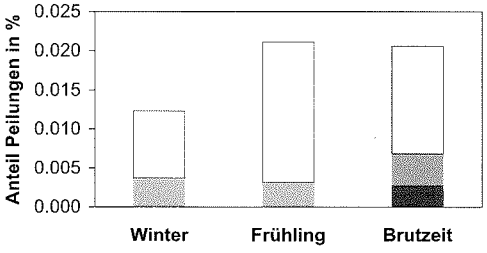

Abb. 8. Interaktionen zwischen Bunt- und Mittelspechten (n = 45). Signaturen wie in Abb. 7. – *Interactions between Great and Middle Spotted Woodpeckers (n = 45). Legend as in Fig. 7.*

Aufgrund der kleinen Stichprobenzahl (n = 15) verzichteten wir beim Mittelspecht auf eine Auswertung der intraspezifischen Interaktionen.

Zwischen Bunt- und Mittelspechten beobachteten wir nur 2 Kämpfe (Abb. 8), die restlichen festgestellten Interaktionen verliefen friedlich.

3. Diskussion

3.1. Raumnutzung von Bunt- und Mittelspecht

Das Raumnutzungsmuster des Buntspechts lässt einerseits Kernzonen erkennen, die besonders oft genutzt werden, und andererseits Bereiche ausserhalb dieser Kernzonen, in denen die Spechte nur gelegentlich anzutreffen sind. Die Kernzonen sind mit den Revieren gleichzusetzen, da sie sich kaum überlappten und die meisten intraspezifischen Interaktionen im Bereich der Kernzonengrenzen stattfanden. Die klare Raumaufteilung deutet auf ein Territorialverhalten des Buntspechts hin, welches bei den ♂ mindestens von Winter bis in die Brutzeit, bei den ♀ ab dem Frühling gut ausgeprägt ist. Die Territorialität des Buntspechts haben viele Autoren beschrieben (z.B. Pynnönen 1939, Kalela 1958, Blume 1961, Skoczylas 1961, Pulliainen 1963, Jenni 1977), und die meisten wiesen im Winter ebenfalls Reviere nach. Rychlik (1979) vermutete, dass die Winterreviere oft weitab von den späteren Brutrevieren liegen. Dies trifft für unser UG nicht zu, denn die Brutreviere stimmten sowohl bezüglich Grösse als auch Lage mit den Winterrevieren der ♂ weitgehend überein. Die Reviergrenzen scheinen sehr genau festgelegt zu sein, was auch Pynnönen (1939) und Pulliainen (1963) feststellten.

Die AR und Kernzonen der Buntspecht-♂ blieben in allen drei Zeitabschnitten gleich gross und veränderten sich in Lage und Form nur geringfügig. Die 3 länger als eine Woche telemetrierten ♀ hingegen besassen im Winter trotz ihres Alters (mind. 2 Jahre) kein Revier und streiften weit umher. Ein ♀ entfernte sich gar bis 1,8 km vom Fangort. Nach der Verpaarung Ende Februar/Anfang März passten die ♀ ihre Kernzonen und auch ihre AR den bereits bestehenden Revieren ihrer ♂ in kürzester Zeit an. Gleiche Beobachtungen machte einzig auch Michalek (1998). Auch der Befund, dass die Überlappungen der Kernzonen der einander benachbarten ♀ auf die Brutzeit hin geringer wurden, deutet darauf hin, dass die ♀ auf die Brutzeit hin weniger umherschweiften und die bestehenden Reviergrenzen respektierten.

Ob die Wahl des zukünftigen Brutreviers durch die ♀ aufgrund der Qualität der ♂ oder deren Reviere gefällt wird, ist mit unserem Ansatz nicht zu beantworten; jedenfalls scheint die Wahl nicht durch die ♂ zu erfolgen, da sich diese nicht auf ♀-Suche begeben.

Wir stellten im Winter keine intersexuellen Reviere fest, obwohl Buntspechte solche in Nadelwäldern anscheinend ausbilden (Kalela 1958, Skoczylas 1961, Pulliainen 1963, Virkkunen 1967, Hogstad 1976, Rychlik 1979). Offenbar werden geschlechtsspezifische Reviere in gewissen Habitaten wie beispielsweise Laubwald nicht gebildet (vgl. Osiejuk 1994), was möglicherweise mit der Verfügbarkeit und Voraussagbarkeit der Nahrung zusammenhängt. Im borealen Nadelwald spielt pflanzliche Nahrung wie z.B. Samen von Nadelbäumen eine zentrale Rolle in der Winternahrung des Buntspechts (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980), während in unserem von Laubwald dominierten UG der vegetabile Anteil nur 52 % betrug (Grüebler & Pasinelli 1999). Da aber keine der oben zitierten Arbeiten mit Hilfe der Telemetrie durchgeführt wurde, ist die Vergleichbarkeit mit unseren Resultaten schwierig.

Trotz der vor allem im Winter geringen Stichprobengrösse zeigt sich ein recht deutliches Bild der Raumnutzung des Mittelspechts. Die Grösse der AR und der Kernzonen nahm von Winter bis in die Brutzeit stetig ab, am deutlichsten zwischen Winter und Frühling. Pasinelli et al. (2001) stellten dieselbe saisonale Abnahme der AR- und Kernzonen-Grössen fest, welche zusätzlich mit einer abnehmenden Überlappung benachbarter AR einherging. Daraus lässt sich schliessen, dass der Mittelspecht im Winter keine Reviere verteidigt. Er ernährt sich im Gegensatz zum Buntspecht auch im Winter überwiegend von arthropodenreicher Nahrung (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Grüebler & Pasinelli 1999). Dieser Unterschied in der Nahrungszusammensetzung von Bunt- und Mittelspecht könnte für deren verschiedene Raumnutzung verantwortlich sein, da sich die Erreichbarkeit und die Voraussagbarkeit der pflanzlichen Nahrung zweifellos weniger ändert als jene der tierischen Nahrung. Schneefall oder Eisregen beispielsweise können für den Mittelspecht in kurzer Zeit zu einer Verkleinerung des nutzbaren Nahrungshabitats führen (vgl. Jenni 1983), während Fichtenzapfen vom Buntspecht auch in diesem Fall weitergenutzt werden können.

Warum allerdings die Buntspecht-♀ im Winter nicht territorial sind (s. oben), lässt sich über die Nahrung nicht erklären. Möglicherweise ist der Besitz von Winterterritorien für Buntspecht-♂ im Hinblick auf die Brutzeit vorteilhaft, wie das bei anderen Waldvögeln der gemässigten Breiten festgestellt wurde (z.B. Kleiber *Sitta europaea*, Matthysen 1998). Dass die Überlappung der Mittelspecht-Kernzonen von Winter bis in die Brutzeit sehr gering war und die Winter-AR später zu den Brutterritorien wurden (Pasinelli et al. 2001), deutet ebenfalls darauf hin, dass Mittelspecht-♂ bereits im Winter mit einem bestimmten Bereich des AR stärker assoziiert sind. Die Raumnutzung der beiden Arten im Winter könnte demnach sowohl von proximaten (Nahrung) als auch von ultimaten Faktoren (Bruterfolg) beeinflusst werden.

3.2. Interspezifische Raumaufteilung

Während Jenni (1977) und Lutsch & Muller (1988) bei Bunt- und Mittelspecht stark überlappende Brutreviere fanden, vermuteten Gebauer et al. (1984) und Prill (1991), dass die beiden Arten interspezifische Reviere ausbilden. Die von uns beobachteten Bunt- und Mittelspechte bildeten keine interspezifischen Reviere: Ihre AR und Kernzonen überlappten sich in allen Zeitabschnitten bis zu 100 %. Winkler (1973) wies interspezifische Territorialität bei Bunt- und Blutspecht nach; diese beiden Arten stehen sich stammesgeschichtlich noch näher als Bunt- und Mittelspecht und verfügen über ein sehr ähnliches Revierverhalten, was die Ausbildung zwischenartlicher Territorien plausibel macht. Demgegenüber unterscheiden sich Bunt- und Mittelspecht in ihrem Territorialverhalten sowie in anderen öko- und ethologischen Aspekten deutlich (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980).

3.3. Interaktionen

Beim Buntspecht sind Kämpfe und Verfolgungsjagden das ganze Jahr über zu beobachten (Blume 1961). Einerseits verteidigen die Vögel ihre Nahrungs- und Brutreviere, andererseits reagieren sie aggressiv auf Artgenossen, die eine bestimmte Minimaldistanz unterschreiten (Cramp 1985). An den von uns beobachteten Kämpfen waren beide Geschlechter etwa gleich häufig beteiligt. Diese Interaktionen fanden besonders oft entlang der Kernzonen-Grenzen statt. Einige beobachteten wir im Frühling und zur Brutzeit auch in der Nähe der Bruthöhlen, fast keine jedoch in den anderen Bereichen der AR. Somit ist als Hauptzweck dieser Kämpfe die Verteidigung des Reviers und der Bruthöhle anzunehmen. Der Grund, dass im Winter auch die nicht-territorialen ♀ recht häufig in aggressive Interaktionen verwickelt waren, ist unserer Meinung nach, dass die ♀ dann um die ♂ und deren Reviere kämpften. Oft wurden sie auch von den ♂ vertrieben.

Interaktionen im Bereich der Schlafhöhlen wurden nicht registriert. Diese scheinen tagsüber uninteressant zu sein, was sich nach Blu-

me (1961) aber abends vor dem Nächtigen ändert.

Interaktionen zwischen Bunt- und Mittelspechten wurden kaum beobachtet. Während der Nahrungssuche scheint interspezifische Aggressivität zwischen den beiden Arten generell selten zu sein (Jenni 1983, Lutsch & Muller 1988, Heinze 1994). Im Bereich der Bruthöhle kann es jedoch zu heftigen Kämpfen kommen (Conrads 1975, Gebauer et. al 1984, Conrads & Conrads 1992, Günther 1993), über deren Ausgang wohl in erster Linie die Motivation der Kontrahenten entscheidet. Solche Auseinandersetzungen um Bruthöhlen beschränken sich allerdings nicht auf Bunt- und Mittelspecht, sondern sind unter höhlenbrütenden Vogelarten weit verbreitet (z.B. van Balen et al. 1982).

3.4. Konkurrenzsituation zwischen Bunt- und Mittelspecht

Nach gegenwärtigem Wissensstand scheint interspezifische Konkurrenz zwischen Bunt- und Mittelspecht kaum vorhanden zu sein. Die Nischen der beiden Arten weisen sowohl bezüglich Ort und Art der Nahrungssuche als auch bezüglich Nahrung beträchtliche Unterschiede auf (Winkler 1973, Bühler 1976, Jenni 1983, Ruge 1986, Székely 1987, Schmalzer 1990, Grüebler & Pasinelli 1999). Interaktionen sind selten, und unsere Untersuchung zur Raumnutzung zeigt stark überlappende AR und Reviere. Ausserdem scheint die Buntspechtdichte keinen Einfluss auf die Mittelspechtdichte zu haben: Während sich die Dichte des Buntspechts im Niderholz seit der Untersuchung von Bühler (1976) von 0,5 auf 1,8 Brutpaare pro 10 ha mehr als verdreifacht hat, blieb jene des Mittelspechts konstant (0,9–1,0 Brutpaare pro 10 ha; Mittelwald «Typus C» bei Bühler 1976). Lediglich die Bruthöhlen können im Frühling offenbar Anlass zu Konkurrenz sein, obwohl dies, wie bereits erwähnt, nicht auf Bunt- und Mittelspecht beschränkt ist.

All diese Beobachtungen können aber auch gegenteilig interpretiert werden, indem die beobachtbare Nischentrennung bereits als Folge von Konkurrenz angesehen würde. Möglicherweise besteht auch nur asymmetrische Konkurrenz, worauf die Übernahme von Mittelspecht-Bruthöhlen durch den Buntspecht hindeuten könnte. Zudem kann nicht ausgeschlossen werden, dass der Mittelspecht-Bestand wegen der starken Zunahme des Buntspechts zwar konstant geblieben ist, dass er sonst aber vielleicht auch zugenommen hätte. Entscheidend ist letztlich, ob sich Unterschiede in der Überlebensrate und im Bruterfolg der beiden Arten bei syntopem bzw. allotopem Vorkommen ergeben. Diesbezüglich herrscht jedoch noch ein immenser Forschungsbedarf, wobei die Klärung der Konkurrenzverhältnisse ohne experimentelle Ansätze kaum gelingen dürfte.

Dank. Jost Bühlmann gab viele wertvolle Hinweise und stellte grosszügigerweise sein Auto zur Verfügung. Das Zoologische Museum und das Zoologische Institut (Abt. Ökologie) der Universität Zürich stellten Material zur Verfügung. Zahlreiche Kolleginnen und Kollegen (allen voran Peter Knaus und Martin Grüebler) halfen beim Fangen und Beringen der Spechte. L. und R. Muschketat stellten uns den Zweikomponentenkleber Stabiloplast zu. Lorenz Gygax gab unentbehrliche Hinweise zur statistischen Auswertung. Johann Hegelbach und zwei Gutachter verbesserten frühere Versionen des Manuskripts durch kritische Kommentare. Ihnen allen sei hiermit ganz herzlich gedankt. S. Bachmann möchte sich speziell bei den Eltern bedanken, die das Studium ermöglichten und ihn dabei immer grosszügig unterstützten.

Zusammenfassung

Von Januar bis Juni 1996 wurden in einem Eichen-Hagebuchenwald im Niderholz (Kanton Zürich) 13 Bunt- und 9 Mittelspechte telemetriert. Aus den Peilungen wurden Aktionsräume (100 %-minimum convex polygon) sowie Kernzonen (85 %-minimum convex polygon) berechnet. Die Buntspecht-♂ teilten sich das untersuchte Waldstück durch ihre Reviere in allen Zeitabschnitten (Winter, Frühling, Brutzeit) praktisch lückenlos auf. Die Aktionsräume (= AR) der ♂ hatten eine Grösse von 5,0 ha (Median über alle Saisons), die Kernzonen waren 3,4 ha gross. Weder die AR- noch die Kernzonen-Grössen änderten sich im Saisonverlauf. Die AR benachbarter ♂ überlappten sich durchschnittlich zu 7,9 %, die Kernzonen zu 0,0 %. Die Winterreviere waren identisch mit den Frühlings- und Brutrevieren. Die ♀ schweiften im Winter teilweise weit umher (bis 1,8 km vom Fangort) und schienen nicht territorial zu sein. Es wurden keine intersexuellen Reviere gebildet. Nach der Verpaarung Ende Februar passten die ♀ Grösse und Form ihrer AR und Kernzonen in kurzer Zeit denjenigen ihrer Partner an. Die AR der

Paarpartner überlappten sich im Frühling zu 75,0 %, die Kernzonen zu 72,8 %. In der Brutzeit überlappten sich die Kernzonen signifikant weniger stark (39,5 %). Aufgrund des Musters der Überlappung und der Verteilung der Interaktionen scheinen beim Buntspecht die Kernzonen den Revieren zu entsprechen. Die Mittelspecht-AR und -Kernzonen konnten diejenigen der Buntspechte bis zu 100 % überlagern; es wurden in keinem Zeitabschnitt interspezifische Reviere gebildet. Die Mediane der Mittelspecht-AR bzw. Kernzonen betrugen im Winter 13,4 bzw. 9,7 ha, im Frühling 9,4 bzw. 4,3 ha und in der Brutzeit 3,7 bzw. 2,2 ha. Zwischen Buntspechten beobachteten wir viel mehr Kämpfe als zwischen Mittelspechten, interspezifische Kämpfe sahen wir nur zweimal. Aufgrund dieser Untersuchung sowie Befunden aus der Literatur schliessen wir auf höchstens geringe interspezifische Konkurrenz zwischen diesen beiden *Dendrocopos*-Arten.

Literatur

ALTMANN, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227–267.

BALEN, J. H. VAN, C. J. H. BOOY, J. A. VAN FRANEKER & E. R. OSIECK (1982): Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. Ardea 70: 1–24.

BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND (1990): Ökologie. Birkhäuser, Basel.

BLUME, D. (1961): Über die Lebensweise einiger Spechtarten (*Dendrocopos major*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*). J. Ornithol. 102 (Sonderheft).

BÜHLER, U. (1976): Untersuchungen über die Rolle der waldbaulichen Betriebsart und der Waldstruktur für die Verbreitung des Mittelspechts (*Dendrocopos medius*). Diplomarbeit Inst. für Waldbau, ETH Zürich.

CONRADS, K. (1975): Beobachtungen an Mittelspechten (*Dendrocopos medius*) in Ostwestfalen. Natur und Heimat 35: 49–57.

CONRADS, K. & W. CONRADS (1992): Der Mittelspecht (*Picoides medius*) im Beller Holz (Kreis Lippe). Ber. Nat.wiss. Ver. Bielefeld u. Umgebung 33: 5–46.

CRAMP, S. (1985): The birds of the Western Palearctic, Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.

ELLENBERG, H. & F. KLÖTZLI (1972): Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 48: 587–930.

GEBAUER, A., M. KAISER & D. WALLSCHLÄGER (1984): Beobachtungen zum Verhalten und zur Lautgebung des Mittelspechts (*Dendrocopos medius*) während der Nestlingszeit; Teil 1: Brutbiologische Daten und Verhalten. Beitr. Vogelkd. 30: 115–137.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9. Aula, Wiesbaden.

GRÜEBLER, M. & G. PASINELLI (1999): Nahrungsökologie von rindenabsuchenden Vogelarten im Winter in einem Eichen-Hagebuchenwald der Nordostschweiz. Tichodroma 12 (Suppl. 1): 164–190.

GÜNTHER, E. (1993): Zur Wahl des Höhlenstandortes von Bunt- und Mittelspecht (*Dendrocopos major* und *D. medius*) im nordöstlichen Harz (Sachsen-Anhalt). Ornithol. Jahersber. Mus. Heineanum 11: 67–73.

GÜNTHER, E. & M. HELLMANN (1997): Der Mittelspecht und die Buche: Versuch einer Interpretation seines Vorkommens in Buchenwäldern. Ornithol. Jahresber. Mus. Heineanum 15: 97–108.

HEINZE, J. (1994): Bemerkungen zu den Lautäusserungen und zum Verhalten des Mittelspechts (*Dendrocopos medius*). Limicola 8: 298–313.

HOGSTAD, O. (1976): Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of the Three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* and three *Dendrocopos* species. Ibis 120: 198–203.

JENNI, L. (1977): Zur Bestandsentwicklung und Biotopwahl von Mittelspecht und Buntspecht (*Dendrocopos medius* und *D. major*) im Allschwiler-Wald bei Basel. Ornithol. Beob. 74: 62–70. – (1983): Habitatnutzung, Nahrungserwerb und Nahrung von Mittel- und Buntspecht (*Dendrocopos medius* und *D. major*) sowie Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte des Mittelspechts. Ornithol. Beob. 80: 29–57.

JOST, P. (1990): Das Niderholz, ein naturkundlich und kulturhistorisch wichtiges Objekt. Manuskript, Oberforstamt des Kantons Zürich.

KALELA, O. (1958): Über ausserbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln. Ann. Acad. Scient. Fenn. A IV 42: 1–42.

KAUFMANN, J. H. (1983): On the definitions and functions of dominance and territoriality. Biol. Rev. 58: 1–20.

KENWARD, R. E. & K. H. HODDER (1996): Ranges V, an analysis system for biological location data. Inst. of Terrestrial Ecology, Wareham, Dorset.

LUTSCH, C. & Y. MULLER (1988): Les avifaunes nicheuses de trois formations forestières âgées d'Alsace. Observations sur les peuplements de pics mar et épeiche (*Dendrocopos medius* L. et *D. major* L.). Ciconia 12: 19–46.

MATTHYSEN, E. (1998): The Nuthatches. Poyser, London.

MICHALEK, K. G. (1998): Sex roles in Great Spotted Woodpeckers *Picoides major* and Middle Spotted Woodpeckers *P. medius*. Diss. KLI Vergleichende Verhaltensforschung, Universität Wien.

OSIEJUK, T. S. (1994): Sexual dimorphism in foraging behaviour of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* during winters with rich crops of Scotch pine cones. Ornis Fenn. 71: 144–140.

PASINELLI, G. (1999): Relations between habitat structure, space use and breeding success of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius*. Diss. Zool. Museum, Universität Zürich.

PASINELLI, G., J. HEGELBACH & H.-U. REYER (2001):

Spacing behavior of the middle spotted woodpecker in central Europe. J. Wildl. Manage. 65: 432–441.

PRILL, H. (1991): Untersuchungen an Spechten und deren Bedeutung für andere höhlenbewohnende Vögel im Naturschutzgebiet Serrahn. Ornithol. Rundbrief Mecklenbg.-Vorpommern 34: 52–65.

PULLIAINEN, E. (1963): Observations on the autumnal territorial behaviour of the Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* (L.). Ornis Fenn. 40: 132–139.

PYNNÖNEN, A. (1939): Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte. I. Ann. Soc. Vanamo 7/2: 1–171.

RØLSTAD, J. & E. RØLSTAD (1995): A note on the use of backpack radio-tags on medium-sized woodpeckers. Ornis Fenn. 72: 177–179.

RUGE, K. (1986): Untersuchungen zur Nahrungswahl und Nahrungssuche beim Mittelspecht (*Dendrocopos medius*). Veröff. Landesstelle Nat. schutz Landsch.pfl. Baden-Württ. 61: 197–205.

RYCHLIK, B. (1979): Territorialism of the Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* (L.) in a pine-wood. Acta Ornithol. 31: 451–466.

SCHMALZER, A. (1990): Siedlungsdichte, Habitatnutzung & Nahrungserwerbsverhalten von Buntspecht (*Picoides major*), Mittelspecht (*P. medius*) und Kleiber (Sitta europaea) in Beziehung zur Vegetationsstruktur. Diplomarbeit, K. Lorenz-Inst. Wien.

SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.

SIEGEL, S. (1987): Nichtparametrische statistische Methoden. 3. Aufl. Fachbuchhandlung für Psychologie, Eschborn bei Frankfurt a.M.

SKOCZYLAS, R. (1961): Zahlendynamik, Vertikalverteilung und Territorialverhalten des Grossen Buntspechtes (*Dryobates maior* L.) in einer Kiefernheide. Ekol. Pol. A 9: 229–243.

SZÉKELY, T. (1987): Foraging behaviour of woodpeckers (*Dendrocopos* sp.), nuthatch (*Sitta europaea*) and treecreeper (*Certhia* sp.) in winter and in spring. Ekol. Pol. 35: 101–114.

VIRKKUNEN, I. (1967): Ethological observations on wintering woodpeckers, with special reference on the interactions between different species. Ornis Fenn. 44: 73–77.

WEGGLER, M. (1991): Brutvögel im Kanton Zürich. Zürcher Vogelschutz, Zürich.

WINKLER, H. (1973): Nahrungserwerb und Konkurrenz des Blutspechts (*Dendrocopos syriacus*). Oecologia 12: 193–208.

WORTON, B. J. (1989): Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70: 164–168.

Manuskript eingegangen 17. September 2001
Bereinigte Fassung angenommen 5. November 2001