



# ORNITHOLOGISCHER ANZEIGER

Zeitschrift bayerischer und baden-württembergischer Ornithologen

---

Band 45 – Heft 1

August 2006

---

*Ornithol. Anz.*, 45: 1–20

## **Baum- und Stratenpräferenzen nahrungssuchender Waldvogelarten in Waldbeständen unterschiedlicher Baumartenzusammensetzung**

Hans Utschick

Tree preferences and niche use by foraging forest birds depending on forest stand tree composition

Bird foraging studies in Mid-Swabia (Southern Bavaria) within mature forest stands (May 2000, Feb 2001) of varying naturalness (forest reserves; pure deciduous stands, spruce-dominated mixed stands; Douglas fir stands) revealed general preferences for old broadleaved trees (especially oak) and larch (mainly during sprout of needles). On deciduous trees all parts (canopy and stem strata) were used intensively, while on spruce and Douglas fir birds were abundant only in the lower tree parts (subcanopy, trunk with dead branches), mainly members of the stem climbing foraging guild and ubiquitous forest birds like the Chaffinch. In the upper spruce crown (not Douglas fir) exterior strata supported only few coniferous species like Coal Tit or Goldcrest. In winter, interior and lower crown strata obviously offered more food than the outfreezing exterior and upper ones. In the mixed stands birds clearly preferred all leaf tree species including those not preferred in pure deciduous stands (maple, birch). Vice versa, spruce trees strongly attracted foraging birds only when embedded as a single or in small groups in mature deciduous stands, due to rich arthropod abundance (hide effect; most important in winter). Within the mature deciduous stands typical for nature reserves, birds on their foraging raids regularly included suboptimal food habitats (small trees, unfavourable canopy strata) usually avoided in younger or coniferous stands. Habitat patchiness was important, for birds preferred tree groups at gap margins. Probably, in winter there is an irradiation effect causing daily shifts in vertical niche use too. In the afternoon of sunny days more foraging birds used the upper strata of leaf trees or larch than in the morning, but not so in evergreen coniferous trees like spruce.

Key words: birds, food arthropods, foraging, forest, habitat patchiness, season, tree species preferences, vertical niche stratification

Dr. Hans Utschick, Strategie und Management der Landschaftsentwicklung (Allianz-Stiftungsprofessur), Am Hochanger 13, 83354 Freising  
E-Mail: [Hans.Utschick@lrz.tum.de](mailto:Hans.Utschick@lrz.tum.de)

## Zielsetzung

Das Vorkommen von Waldvögeln steht in enger Beziehung zu Zustand, Altersaufbau und Struktur eines Waldes (Bezzel 1982). Vögel eignen sich daher besonders gut, um die Auswirkungen unterschiedlicher Naturnähe, Nutzungsintensität und Baumartenzusammensetzung auf die Waldfauna zu analysieren. Im vorliegenden Projekt soll geprüft werden, inwieweit sich eine unterschiedlich naturnahe Baumartenzusammensetzung von Waldbeständen auf das Nahrungssuchverhalten von Vögeln auswirkt, wobei folgende Fragen im Vordergrund stehen:

Unterscheiden sich Baumarten- und Stratenpräferenzen häufiger Waldvögel in naturnahen und naturfernen Waldbeständen? Spielen dabei Neophyten eine besondere Rolle, und welche Bedeutung kommen Testflächenstruktur (Baumartenverteilung, Stratenvolumen) bzw. Arthropodenabundanz an Baumarten oder in Baumstraten zu? Verändern sich die Baumarten- und Stratenpräferenzen im Jahres- bzw. Tagesverlauf? Werden innerhalb der Baumarten bestimmte Baumzustände/-ausprägungen bevorzugt oder sind eher Lagebeziehungen für die Nutzung von Einzelbäumen verantwortlich?

## Untersuchungsgebiet und Methode

### Lage und Struktur der Untersuchungsflächen.

Die Untersuchungsgebiete bei Krumbach (10°23'E, 48°23'N), Edelstetten (10°21'E, 48°17'N) und Ottobeuren (10°21'E, 48°6'N) lagen in der nadelholzdominierten Schotterriedel-Waldlandschaft Mittelschwabens zwischen Günz und Iller, rund 90 km westlich von München (Südbayern), die mit ihren Fichten-Hochleistungsstandorten ökonomisch zu den produktivsten Waldgebieten Deutschlands zählt. Im Rahmen eines vom deutschen Bildungs- und Forschungsministerium (BMBF) und vom Kuratorium der Bayer. Staatsforstverwaltung geförderten Projekts vergleichend bearbeitet wurden 7 meist 4 ha große Kernflächen regionstypischer, unterschiedlich naturnaher Waldbestände (detaillierte Bestandsdaten siehe Ammer et al. 2002, Teil 1/1 und Teil 5/2, Anhang 5) auf „Normalstandorten“ (meist oberflächlich stark versauerte Lehme mit relativ guter Wasserversorgung) der Forstämter Krum-

bach (KNW – KMI) und Ottobeuren (ONW – OMI) bzw. der Fürstlich Esterhazy'schen Domänenverwaltung (DOU) in Edelstetten. Bei den je 2 Naturwaldreservaten (NW), Laubholzbeständen (LB) und Fichten-Buchen-Beständen (MI) bzw. beim nur einen ha großen Douglasien-Bestand (DOU) handelte es sich der besseren Vergleichbarkeit wegen durchwegs um eher strukturarme Altbestände. Vom Klima her vermitteln die zwischen 530 m (Krumbach) und 640 m (Ottobeuren) hoch gelegenen Flächen tiefmontane Aspekte im Übergang vom atlantischen zum subkontinentalen Bereich (Durchschnittstemperaturen von 7–8° C bei Jahresniederschlagssummen von rund 1000 mm mit ausgeprägtem Sommermaximum).

Auf den Testflächen wurden 3368 Bäume einzelbaumweise erfasst und beurteilt, von denen 2415 dem Hauptbestand zuzuordnen waren. In KNW und DOU wurden dabei sämtliche Bäume eingemessen und klassifiziert, in den übrigen 5 Flächen nur solche, die in 25 % der Kernflächen abdeckenden Stichprobenkreisen lagen (Details siehe Ammer et al. 2002, Teil 2/1). Zur Beurteilung von Baumartenpräferenzen durch Vögel wurden seltene Mischbaumarten auf ganzer Fläche gezählt, während für die Hauptbaumarten die Daten aus den Stichprobenkreisen hochgerechnet werden konnten. Die durchschnittlichen Baumdimensionen im Hauptbestand lagen bei den führenden Baumarten meist im Bereich von BHD 35 – 50 (nur in KNW bis 58), bei den Begleitbaumarten zwischen 30 und 40. In den Mischbeständen (KMI, OMI) waren die Baumdimensionen meist etwas geringer. 28 % der Bäume waren zwischen- oder unterständig.

Eine weitere Testfläche lag im Kranzberger Forst bei Freising (11°40'E, 48°25'N). Hier wurde, zum Teil von einem Forschungskran aus, die Tageszeitabhängigkeit des Nahrungssuchverhaltens an verschiedenen Baumarten waldstratenspezifisch untersucht.

**Vogelbestandsaufnahmen.** Die Aufnahmen zum Nahrungssuchverhalten häufigerer Vogelarten mit dem Ziel, sowohl im Brutzeit- als auch Winteraspekt baumarten-, straten- und einzelbaumspezifische Zeitbudgets zu erstellen, erfolgten in 2-stündigen (Ende Mai 2000) bzw. 3-stündigen (Februar 2001) Begehungen jeder Testfläche. Protokolliert wurden ausschließlich Vögel mit okular erfassbarer Nahrungssuche

unter Angabe der Baumart, des Baumindividuums und des Stratums, wobei jeder Datensatz für eine etwa einminütige Vogelaktivität stand. Vögel ohne Nahrungsaufnahme wurden nur als Nachweis für die Präsenz in einer Testfläche gewertet.

Um den Zeitaufwand effektiv zu gestalten, konzentrierten sich die Beobachtungen auf jene Bereiche, in denen sich Vögel aktuell aufhielten. Zur Brutzeit verteilten sich dabei die Beobachtungen letztendlich relativ gleichmäßig über die gesamte Testfläche, während im Winter durchziehende Vogeltrupps auf ihrem Weg durch den Bestand möglichst unauffällig begleitet wurden.

In einer Voruntersuchung (März 1999 bis Februar 2000) wurden alle Testbestände monatlich einmal im Rahmen einer quantitativen Gitterfeldkartierung (Bibby et al. 1995) auf 1-ha-Basis (4 – 5 min/ha) aufgenommen (einschließlich der umgebenden Bestandteile auf zusammen 90 ha), um bei den späteren Nahrungssuchanalysen etwaige Sonderbedingungen der auf eine Woche verengten Zeitfenster berücksichtigen zu können. Diese Ganzjahresuntersuchungen waren wiederum in Gitterfeldkartierungen auf 6,25-ha-Basis eingebettet (insgesamt 562,5 ha), um auch den Einfluss der Waldumgebung auf die Daten der Testbestände erkennen zu können (Utschick 2004b). Diese Aufnahmen erfolgten jeweils bei gutem Kartierwetter (sonnig, kaum Wind) in ganztägigen Exkursionen unter Berücksichtigung tagesgängerbedingter Aktivitätsunterschiede.

Bei der Interpretation des Nahrungssuchverhaltens von überwiegend Arthropoden verzehrenden Vogelarten waren die projektf flankierende ermittelten Verteilungen potenzieller Beuteorganismen in verschiedenen, waldstratenspezifischen Fallensystemen (Boden, Stamm, Krone) sehr hilfreich (vgl. Ammer et al. 2002, Teil 4).

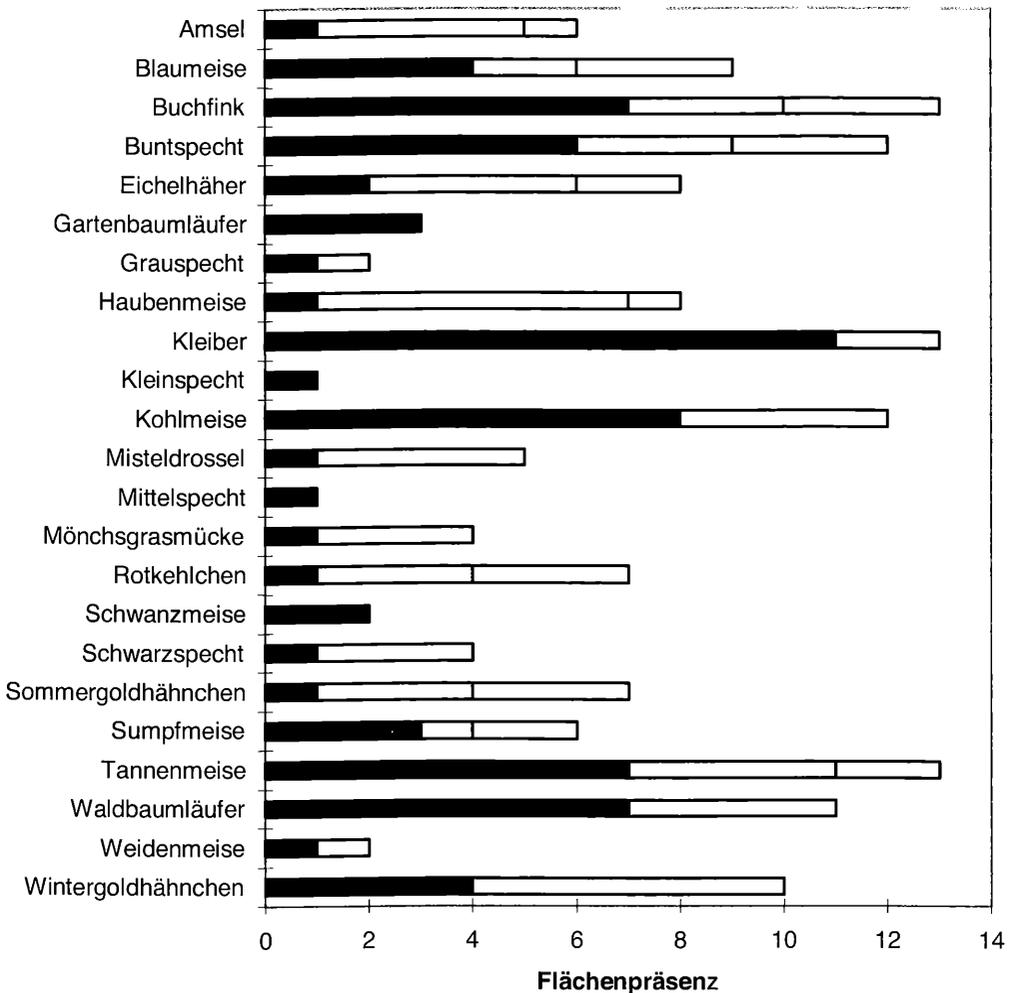
## Ergebnisse

**Eignung von Vogelarten für okulare Nahrungssuchanalysen.** Nicht alle Vogelarten sind für okulare Nahrungssuchanalysen gleich gut geeignet. Abb. 1 vergleicht die Testflächen-Präsenz von Vogelarten in den Zählungen aus der Gitterfeldkartierung 1999/2000 mit den entsprechenden Werten aus den Nahrungssuchanalysen, wobei hier zwischen Vögeln mit

bzw. ohne aktuelle Nahrungssuche unterschieden wird. Dazu wurden alle Testflächen zusammengezählt (maximal 14 Einheiten), auf denen eine Art in der Brut- bzw. der Winterperiode wenigstens einmal auftrat. Gut für vergleichende okulare Nahrungssuchanalysen geeignet sind Arten mit weiter Verbreitung (Balkenlänge in Abb. 1), regelmäßigem Auftreten (geringer Weißanteil des Balkens) und gut beobachtbarer Nahrungssuche (hoher Schwarzanteil des Balkens).

Bezüglich ihrer Stratenutzung und ihrer Nahrungsbäume waren erwartungsgemäß besonders häufig klassifizierbar (Schwarzanteil in Abb. 1 meist mindestens 50 %) Stammkletterer wie Kleiber, Baumläufer und Spechte (außer dem vergleichsweise sensiblen Schwarzspecht *Dryocopus martius*) sowie die Laubwaldmeisen wie Kohl-, Blau-, Sumpf- und Weidenmeise. Wenn diese Arten auf den Flächen erschienen, waren sie meist auf Nahrungssuche, nicht sehr scheu und gut zu beobachten. Wegen relativ schwieriger Beobachtungsbedingungen weniger gut geeignet (hohe Grauanteile) ist die Methode dagegen bei Nadelwald-Kronenvögeln wie Goldhähnchen und Unterholzvögeln bzw. Vögeln dicht belaubter Baumkronen wie Grasmücken, Laubsängern, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Heckenbraunelle *Prunella modularis* und Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*. Hierzu gehören auch Erlenzeisig *Carduelis spinus*, Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* und Kernbeißer *Coccothraustes coccothraustes*, zu denen 2000/2001 trotz gelegentlicher Anwesenheit auf den Flächen keine Angaben zum Nahrungssuchverhalten gelangen. Anwesend, aber nur selten bei der Nahrungssuche zu beobachten, waren auch bodennah fouragierende Gilden wie die Drosseln (Amsel *Turdus merula*, Misteldrossel *T. viscivorus*), die zudem im Wald relativ empfindlich auf den Menschen reagieren.

Zum Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*, der 2000/2001 im Gegensatz zum Vorjahr auf den Flächen fehlte, zu meist nur rastenden bzw. die Testfläche passierenden Gruppen wie Greifvögeln und zu vorwiegend im Offenland fouragierenden Brutvogelarten wie Ringeltaube *Columba palumbus* und Star *Sturnus vulgaris* waren überhaupt keine Nahrungsanalysen sinnvoll bzw. möglich. Für hohe Weißanteile in Abb. 1 können auch ungünstige Zeitfenster der Nahrungssuchstudien verantwortlich sein.



**Abb. 1.** Eignung von Vogelarten für Nahrungssuchanalysen in den Wäldern Mittelschwabens anhand ihrer Präsenz und Aktivität in 7 Testbeständen (Präsenzmaximum 14 bei Nachweis einer Art auf allen 7 Probestellen sowohl in Sommer- als auch Winterzählungen). Schwarz = Anwesenheit mit Nahrungsaufnahme während der Nahrungssuchanalysen im Mai 2000 und Februar 2001; grau = Anwesenheit ohne Nachweisbarkeit von Nahrungsaufnahmen im Mai 2000 und Februar 2001; weiß = Anwesenheit auf den Testflächen während der Gitterfeldkartierung 1999/2000 auf wenigstens einem der je 4 Begänge zur Brutzeit bzw. im Winter.

*Suitability of bird species in ocular foraging studies comparing the presence within the 7 test stands during special foraging counts (May 2000, Feb 2001) with (black) or without (grey) sufficient strata use identification of birds and during (white) grid mapping counts (4 in spring 1999, 4 in winter 1999/2000).*

Die Verteilung der Datensätze mit nachgewiesener Nahrungssuche auf hauptständigen bzw. zwischen- und unterständigen Bäumen ergab, dass sich 271 (88 %) aller Beobachtungen auf hauptständige Bäume konzentrierten und sich nur 27 auf den Zwischenstand (v.a. Buchfink, aber auch Kleiber, Kohl-, Blau-, Tannenmeise und Wintergoldhähnchen) bzw. 9 auf

Totholz und Unterstand (nur Buchfink, Buntspecht und Kleiber) bezogen. Im Folgenden wird daher bei Baumarten- oder Stratenpräferenzen nicht mehr zwischen unterschiedlichen Schichtenzugehörigkeiten der Nahrungsbäume unterschieden. Nur Fouragierer am Boden und im Unterholz werden ohne Baumartenbezug als Nutzer dieser Straten weitergeführt.

**Tab. 1.** Baumartenpräferenz (% Vögel an einer Baumart / % Baumartenanteil der Baumart in den Testflächen) der Vogelzönosen im Untersuchungsgebiet auf der Basis von 7 Testbeständen (jeweils 1 ha). n = Anzahl Bäume bzw. Vogelbeobachtungen. Baumartenverteilungen als Summe der Stammzahlen im Hauptbestand über 7 Flächenstichproben á 1 ha. Vogelzahlen aus zeitnormierten Beobachtungen (zur Brutzeit 2 h pro Testbestand, im Winter 3 h). Baumarten mit über 5 Nachweisen bei intensiver Nutzung durch Vögel durch Fettdruck hervorgehoben – *Tree species preference by forest birds (% of bird counts at a tree species / % of this tree species within the test area) in total, breeding time and winter. n = number of trees on the 7 ha test area and number of birds (total, breeding time, winter) sampled during time standardized counts (each stand with 2 h in spring, 3 h in winter). Favoured tree species bold.*

Baumarten des Hauptbestands	Baumzahlen*		nahrungssuchende Vögel						Baumartenpräferenzen		
	n	%	Ganzjahr		Brutzeit**		Winter		Ganzjahr	Brutzeit	Winter
			n	%	n	%	n	%			
<b>Eiche (oak)</b>	270	13,3	233	51,7	77	42,3	156	58,0	<b>3,9</b>	<b>3,2</b>	<b>4,4</b>
Buche (beech)	628	30,8	66	14,6	26	14,3	40	14,9	0,5	0,5	0,5
Fichte (spruce)	920	45,2	88	19,5	33	18,1	55	20,4	0,4	0,4	0,5
Douglasie (douglas fir)	146	7,2	33	7,3	21	11,5	12	4,5	1,0	1,6	0,6
<b>Hainbuche (hornbeam)</b>	16	0,8	14	3,1	11	6,0	3	1,1	<b>4,0</b>	<b>7,7</b>	<b>1,4</b>
<b>Schwarzerle (alder)</b>	6	0,3	5	1,1	2	1,1	3	1,1	<b>3,8</b>	<b>3,7</b>	<b>3,8</b>
Bergahorn (maple)	15	0,7	2	0,4	2	1,1			0,6	1,5	
Esche (ash)	6	0,3	1	0,2	1	0,5			0,8	1,9	
<b>Lärche (larch)</b>	19	0,9	8	1,8	8	4,4			1,9	<b>4,7</b>	
Birke (birch)	6	0,3	1	0,2	1	0,6			0,7	2,0	
Rest (others)***	5	0,2									
<b>Summe</b>	<b>2037</b>		<b>451</b>		<b>182</b>		<b>269</b>				

\*bei KNW auf 1 ha normiert; \*\*bei KNW auf 2 h normiert; \*\*\*Hasel, Kiefer, Roteiche

### Baumartenpräferenzen von Vogelzönosen

**Ergebnisse auf Waldgebietsbasis.** Vergleicht man die Baumartenverteilung über alle 7 Altbestände mit der Baumartennutzung durch nahrungssuchende Vogelarten (35 Beobachtungsstunden), so stechen vor allem Eiche, Hainbuche, Schwarzerle und Lärche heraus (Tab. 1). Ganzjährig für Vögel von Interesse ist die Eiche, die besonders im Winter zumindest in naturnahen Wäldern sehr nahrungsreich zu sein scheint (vgl. Wesolowski 1995). Im Vergleich mit Eiche und Lärche sind vor allem Buche und Fichte für Vögel wenig attraktiv. Die in Tab. 1 angedeutete Bevorzugung von Hainbuche und Schwarzerle stützt sich ausschließlich auf die Ergebnisse im Naturwaldreservat Seeben (KNW; Baumarten nur hier präsent). Wegen der Gefahr von „Mitnahmeeffekten“ in diesem sehr vogelreichen Testbestand dürfen die Ergebnisse nicht ohne weiteres auf das Gesamtgebiet übertragen werden.

Welche Vogelarten im Einzelnen für diese Präferenzen verantwortlich sind, zeigen Tab. 2 und Tab. 3. Besonders gut ist hier die Datenlage bei den Stammkletterern Kleiber, Waldbaumläufer und Buntspecht und bei den eher den

Kronenraum nutzenden Arten Buchfink, Blau-, Kohl- und Tannenmeise (Tab. 2). Die Dichtede war mit ca. 13 Beobachtungen pro h in Brutzeit (2 h pro Fläche) und Winter (je 3 h) vergleichbar. Alle ganzjährig anwesenden Arten waren dabei mit Ausnahme der Tannenmeise im Winter häufiger bei der Nahrungssuche zu beobachten als im Sommer, vermutlich ein Ergebnis der im Winter infolge weniger ergiebiger Nahrungsquellen längeren Suchzeiten.

Tab. 3 gibt an, welche Baumarten durch welche Vogelarten bevorzugt wurden, wobei die Quotienten aufgrund der geringen Zahlen natürlich nur eine grobe Annäherung an die tatsächlichen Präferenzen sein können. Im Prinzip bestätigen die vorgefundenen Baumartenpräferenzen die bekannte Einnischung von Gilden. So zeigen Mittelspecht und Laubwaldmeisen auch in Mittelschwaben enge Bindungen an Eiche, Buche und Hainbuche, suchen ubiquitäre Arten wie Buchfink und Kohlmeise bevorzugt starkes Laubholz ab, ohne Nadelholz zu meiden, finden sich Stammkletterer vor allem an grobborkigen Bäumen wie Eiche und Douglasie und erreichen klassische Nadelwaldvögel wie Tannen- und Haubenmeise oder die Goldhähnchen ihre höchsten Dichten an Fichte und Lärche. Bei der letzten Gilde weist



die hohe Präferenz für die Eiche (Haubenmeise) auf die im Winter große Bedeutung von Laubholz auch für Nadelwaldvögel hin. Das Sommergoldhähnchen findet sich zur Brutzeit dagegen eher an Buche. Die hohen Brutzeitpräferenzen von Kohlmeise und Buchfink für die im Gebiet meist unter- und zwischenständige Hainbuche sind wohl darauf zurückzuführen, dass diese Vogelarten eher in den unteren Kronenstraten zu fouragieren scheinen (vgl. Tab. 3). Bei der Douglasie gehen die hohen Brutzeitpräferenzen beim Waldbaumläufer vermutlich auf ein Nest in DOU zurück (Nestfund 1999). Beim Kleiber, der 2001 in der Fläche brütete (Nistkasten), hat dies allerdings nicht zu höheren Nahrungssuchaktivitäten im unmittelbaren Nestumfeld geführt hat (Kleiber nur im Winter in DOU auf Nahrungssuche). Die Art ist zur Brutzeit nicht sonderlich wählerisch und dann auch z.B. an Buche vergleichsweise häufig (vgl. Tab. 2).

**Ergebnisse auf Einzelbestandsbasis.** Zu überprüfen ist auch, ob die vorgefundenen Baumartenpräferenzen in den verschiedenen naturnahen Testbeständen unterschiedlich ausfallen. Dies ist zu erwarten, wenn lokale Baumartenverhältnisse mit ihren meist stark eingeschränkten Wahlmöglichkeiten für nahrungssuchende Vögel die verstärkte Nutzung von eher unattraktiven Baumarten erzwingen (z.B. infolge der Revierbindung während der Brutzeit). Bei Untersuchungen in größerem Maßstab wäre auch an einen Wechsel von „Vor-

lieben“ zu denken (z. B. Weiden- oder Schwanzmeise in einigen Gegenden Deutschlands eher Nadelwald-, in anderen Laubwaldvogel).

Das Ergebnis zeigt Tab. 4. Die in Tab. 1 als besonders unattraktiv eingestuften Baumarten Buche und Fichte (nur geringe Fouragieraktivitäten in Beständen mit hohen Anteilen dieser Baumarten) werden vermutlich aufgrund von „Mitnahmeeffekten“ in fast allen Testbeständen häufiger genutzt als von ihren Grundpräferenzen her zu erwarten (Ganzjahrespräferenzen von mindestens 0,6 gegenüber 0,5 bzw. 0,4; Ausnahme: Fichte in DOU). In reifen Laubholzbeständen wie KNW oder OLB werden die wenigen eingestreuten Fichten sogar bei der Nahrungssuche stark bevorzugt (vor allem im Winter und durch Nadelwaldvögel). Möglicherweise ist dann auf diesen besonders insektenreichen Flächen wegen der großen Strukturunterschiede zwischen winterkahlen Laubbäumen und immergrünen Fichten die Arthropodendichte auf diesen Bäumen besonders hoch (vor allem in KNW Winterrefugium für weniger stark spezialisierte Eichenarthropoden wie etwa Spinnen etc.). Darauf deuten zumindest die Rangvergleiche zwischen den Arthropodendichten der 10 Testbestände (Tab. 5) bzw. der Baumarten in KNW hin (Tab. 6). KNW war im feuchteren Jahr 2000 in fast allen Straten deutlich arthropodenreicher als die meisten der übrigen Testbestände, im etwas trockeneren Jahr 1999 zumindest noch im mittels Stammektoren überprüften Stammbereich (vgl. Ammer et al. 2002, Teil 3).

**Tab. 4.** Anzahl (%) der baumartenspezifisch nahrungssuchenden Vögel in den Testbeständen (Ganzjahresaspekt; Winteraspekt gegenüber Brutzeitaspekt wie 3:2 gewichtet). Baumartenpräferenzen als Quotient (% Vögel an einer Baumart / % hauptständiger Anteil der Baumart in einer Testfläche) dargestellt. Bevorzugte Baumarten pro Testbestand durch Fettdruck hervorgehoben (ohne Einzelnachweise) – *Differences in tree species preference (all seasons; winter aspect weighted with 1.5 due to sampling time schedules) depending on single test stand characteristics. Favoured tree species in each stand bold.*

Bestand	Nahrungssuche (Anzahl, %)							Präferenz					
	Eiche	Buche	sonstiges Laubholz	Fichte	Lärche	Douglasie	Summe	Eiche	Buche	sonstiges Laubholz	Fichte	Lärche	Douglasie
KNW	142(79)	7(4)	15(8)	16(9)			180	1,0	0,9	0,9	<b>1,5</b>		
KLB	80(76)	23(22)	2(2)				105	<b>1,2</b>	0,7	1,0			
KMI	11(25)	6(13)		23(51)	5(11)		45	<b>48,8</b>	0,9		0,6	<b>8,5</b>	
ONW		14(64)		8(36)			22		1,0		1,1		
OLB		13(45)	3(10)	13(45)			29		0,7	<b>1,9</b>	<b>1,5</b>		
OMI		3(9)		25(78)	3(9)	1(3)	32		0,6		1,0	<b>2,9</b>	1,4
DOU			3(8)	3(8)		32(84)	38			<b>15,8</b>	0,2		1,3

**Tab. 5.** Bedeutung des Naturwaldreservats KNW bezüglich seines Arthropodenreichtums in verschiedenen Waldstraten (vom Boden bis in die Baumkronen) im Vergleich mit den übrigen Testflächen (neben den 6 beschriebenen Beständen noch 2 Fichtenreinbestände und ein Fichten-Douglasienbestand) für die Jahre 1999 bzw. 2000 im Ganzjahresaspekt (mit Aufschlüsselung nach den Hauptbaumarten). Die erste Ziffer bezeichnet den Rang innerhalb dieses Sets (Rang 1 jeweils arthropodenreichste Fläche), die zweite die Anzahl der verglichenen Testflächen (vgl. Ammer et al. 2002, Teil 3). Je kleiner der „Quotient“, umso größer ist der relative Arthropodenreichtum von KNW. Quotienten < 0,33 durch Fettdruck hervorgehoben – *Rank of KNW, a mature oak reserve, comparing arthropod densities in different forest or tree strata (floor traps, tent traps near tree roots, stem eclectors, air traps near floor and in the canopy) with those from the other 3 to 10 test areas (see fig. 1) for 1999 and 2000 (see Ammer et al. 2002, part 3). Small quotients (< 0,33 bold) show high importance of KNW.*

Straten (Fallentypen)	Baumarten	Rang/Gebiete	
		1999	2000
Bodenfallen ( <i>floor traps</i> )	alle	3/10	2/8
Bodenphotoeklektoren	Baumarten	6/10	1/8
Stammraum-Fensterfallen		10/10	?/8
Stammeklektoren		2/10	1/8
Kronen-Fensterfallen		5/10	1/8
Bodenphotoeklektoren	Eiche	2/3	1/3
<i>floor tent traps</i>	Buche	3/8	4/7
	Fichte	6/10	1/8
Stammraum-Fensterfallen	Eiche	3/3	1/3
	Buche	7/8	1/7
	Fichte	7/10	2/8
Stammeklektoren	Eiche	1/3	1/3
	Buche	1/8	1/7
	Fichte	2/10	3/8
Kronen-Fensterfallen	Eiche	2/3	1/3
	Buche	2/8	1/7
	Fichte	5/10	2/8
<i>canopy air traps</i>			

Innerhalb von KNW waren hier die Arthropodendichten an Fichtenstämmen besonders hoch (Tab. 6). Im Kronenbereich wechseln die Arthropodenpräferenzen dagegen je nach Witterungsgang zwischen Fichte und Eiche, bei nur geringer Bedeutung von Buchenkronen.

Ansonsten werden vor allem Eiche, Edel- und Weichlaubholz sowie die Lärche (nur Brutzeit) selektiv angefliegen, sobald sie in einem Bestand vorkommen (Tab. 4). In stark von Nadelholz dominierten Beständen sehr auffällig (OFI, DOU), verschwindet diese Laubholzpräferenz erst in reinen, reifen Laubholzbeständen wie KNW und KLB. Umgekehrt

**Tab. 6.** Rangsummenverteilung über 6 Stammeklektoren bzw. 9 Fensterkronenfallen an den 3 in KNW befangenen Baumarten (je 2 bzw. 3 Bäume pro Baumart) bezüglich ihrer Arthropodenfänge (Ganzjahresaspekt). Optimale bzw. pessimale Rangsumme bei Eklektoren 3 bzw. 11, bei Fensterfallen 6 bzw. 24. 1999 bzw. 2000 arthropodenreichste Baumarten durch Fettdruck hervorgehoben. Rang 1 entspricht den arthropodenreichsten, die Ränge 6 bzw. 9 den arthropodenärmsten Einzelfallen pro Typ – *Sum of ranks of KNW arthropod abundance comparing 6 stem eclectors and 9 air traps (crown) for oak, beech and spruce in 1999 and 2000. For each trap system the tree species with highest arthropod densities (lowest rank sums) bold.*

Straten (Fallentypen)	Baumarten	Rangsummen	
		1999	2000
Stammeklektoren (n = 6)	Eiche	7	10
	Buche	11	8
	Fichte	3	3
Kronen-Fensterfallen (n = 9)	Eiche	13	6
	Buche	24	21
	Fichte	8	18

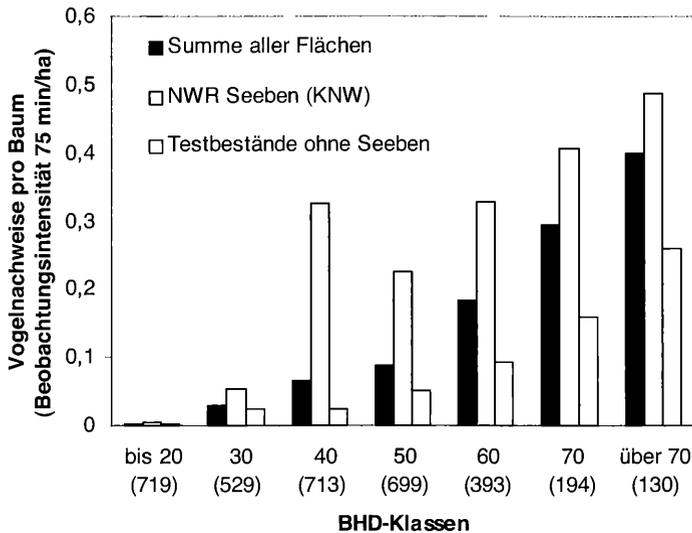
scheint die Fichte, wenn sie in einem Douglasienbestand (DOU) steht, von den dort stark dominierenden Stammkletterern kaum noch genutzt zu werden (keine Refugialfunktion mehr wie in Laubholzbeständen). Eventuell ist dies in DOU aber auch nur die Folge der besonders hohen Bestockungsdichte in den fichtenreichen Bestandteilen.

### Präferenzen für starke Baumdimensionen

Sehr starken Einfluss auf das Fouragierverhalten von Vögeln hat die Baumdimension (Abb. 2). Die Nutzungsraten nahmen im Untersuchungsgebiet mit steigendem BHD kontinuierlich zu. Von den 3377 Bäumen der Stichproben bzw. Vollaufnahmen wurden tendenziell die jeweils dicksten Bäume genutzt, und dies, lässt man das Naturwaldreservat Seeben mit seinen Alteichen zunächst außer Betracht, auf allen Flächen. Dabei wurden insgesamt 35 Beobachtungsstunden immerhin an 307 dieser Bäume nahrungssuchende Vögel nachgewiesen.

Im Wirtschaftswald wird diese Bevorzugung starker Bäume erst ab Baumdimensionen von über 50 cm BHD deutlich. Im

### nahrungssuchende Vögel und Baumdimension



**Abb. 2.** Bevorzugung von starken Bäumen (Ganzjahresaspekt) im gesamten Untersuchungsgebiet, im Naturwaldreservat Seeben (KNW, 937 Bäume) und in den restlichen Testbeständen (KLB, KMI, ONW, OLB, OMI, DOU; 2440 Bäume). BHD = Brusthöhendurchmesser in cm (in Klammern Verteilung der Baumzahlen) – *General preference of mature trees (bhd classes in cm, sample numbers in parentheses; all seasons), differentiating between the nature reserve KNW with its big oaks and all other stands.*

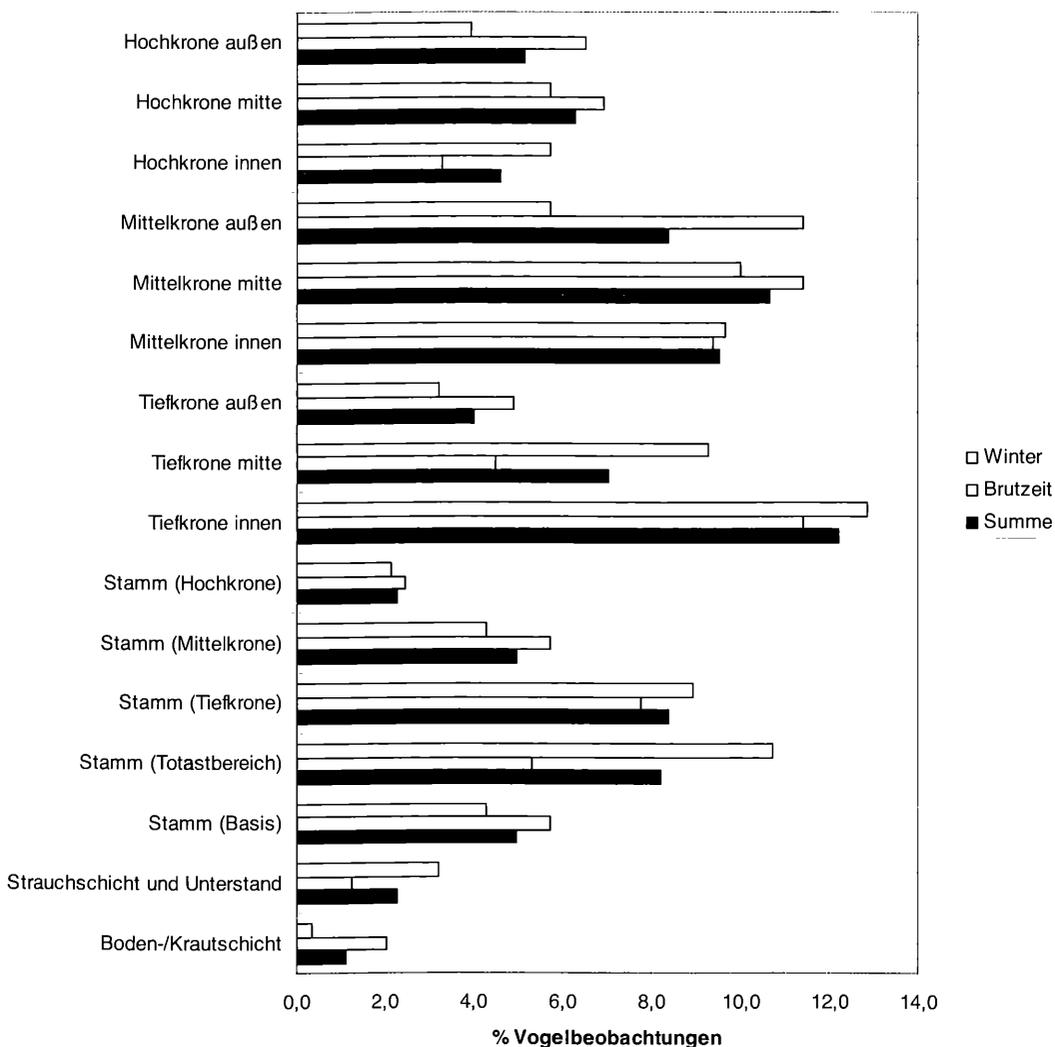
Gegensatz dazu werden in sehr starkholzreichen Beständen wie in Seeben (KNW) bereits über 30 cm dicke Bäume intensiv genutzt. Dafür verantwortlich sein könnten hohe Dichten von Nahrungsorganismen auch auf jüngeren oder schmälere Bäumen infolge der Spenderfunktion von Starkbäumen (optimale Fortpflanzungs-, Nahrungs- und Refugialhabitate für viele Insekten; Dispersionsgeschehen bei flugfähigen Arthropoden vor allem messbar über Fensterfallen im Stammraum) oder die sehr starke Anziehungskraft solcher Bestände auf Vögel vor allem im Winter, wodurch die weniger konkurrenzstarken Arten zur Ausbeutung eventuell nur suboptimaler Nahrungsrisiken auf Nebenbäumen gezwungen sein könnten (vgl. Literatur in Utschick 2004b). Eine weitere Möglichkeit wäre, dass in diesen vogelreichen Beständen weniger anspruchsvolle Arten rasenmäherartig Teilbereiche absuchen und dabei auch lagebedingt andere Baumarten oder Baumdimensionen als die von ihnen bevorzugten einbeziehen (vgl. Tab. 4).

### Nutzung von Wald- und Baumstraten

**Stratennutzung im Untersuchungsgebiet.** In den Mai- und Februaruntersuchungen nutzten die Vögel verschiedene Waldstraten ganz unterschiedlich (Abb. 3). Bevorzugte Orte für die Nahrungssuche waren insgesamt vor allem der Stamm im Bereich der Totäste, die stammnahen, unteren Kronenbereiche einschließlich des Stammes selbst und die gesamten mittleren Kronenpartien. Deutlich weniger stark genutzt wurden die oberen Stamm- und Kronenpartien sowie die äußeren Zweige im unteren Kronenbereich. Aufgrund hoher Fluchtdistanzen nur schwer erfassbar bzw. kaum vorhanden waren in diesen meist unterholzarmen Altbeständen häufig am Boden oder in der Strauchschicht fouragierende Arten wie Drosseln, Zaunkönig oder Eichelhäher.

Dieses Grundmuster gilt sowohl zur Brutzeit als auch im Winter. Allerdings nutzten die Arten zur Brutzeit die äußeren oberen Kronenbereiche etwas stärker als im Winter. In der kal-

### Stratennutzung in Mittelschwaben



**Abb. 3.** Nutzung von Wald- und Baumstraten durch Vogelzönosen zu verschiedenen Jahreszeiten – *Use intensity of canopy strata (upper exterior to lower interior crown) and stem strata (upper, middle, lower stem, part with dead branches, trunk) by birds during winter, breeding time and in total.*

ten Jahreszeit scheinen vor allem im Laubholz stammnahe und tiefere Kronenbereiche ergiebigere Ressourcen anzubieten.

Noch klarer werden jahreszeitliche Verschiebungen der Nutzungsmuster fouragierender Vogelzönosen, wenn man die räumliche Einnischung einzelner Arten analysiert, wobei zu beachten ist, dass sich infolge der Zeitnormierung über 50 % der Beobachtungen auf

meist starke Eichen im NWR Seeben beziehen (mehr nahrungssuchende Vögel als in den übrigen 6 Vergleichsbeständen zusammen!).

Für die starke Frequentierung mittlerer Kronenbereiche verantwortlich waren zur Brutzeit vor allem Buchfink und Blaumeise (Abb. 4). Der Buchfink nutzte auch gerne stammnahe, untere Kronenbereiche, in die dann im Winter, wenn der Buchfink fehlt, die

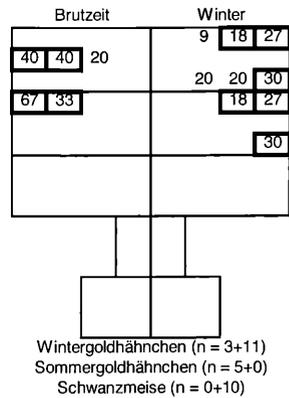
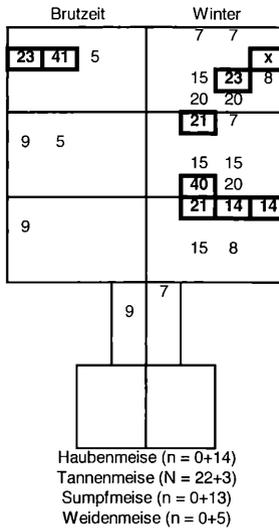
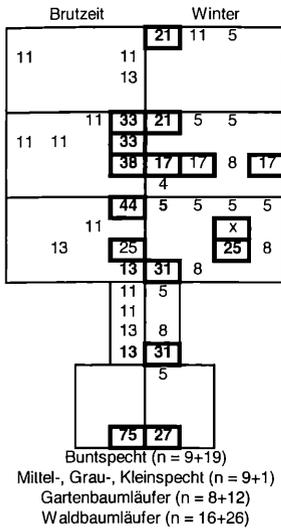
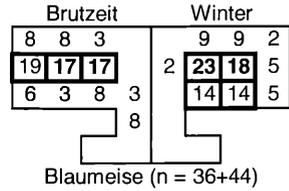
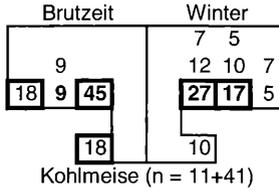
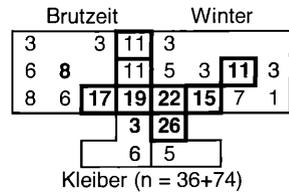
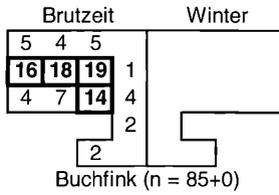
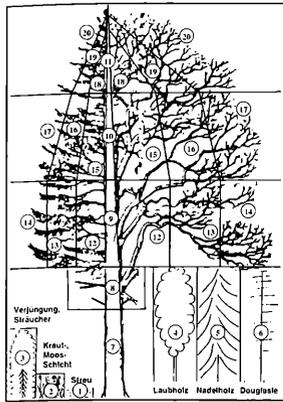


Abb. 4. Nutzung verschiedener Wald- und Baumstraten durch Vogelarten (% Vogelbeobachtungen zur Brutzeit im Mai 2000 und im Winter im Februar 2001). Baumstraten: 18 – 20 = Hochkrone, 15 – 17 = Mittelkrone, 12 – 14 = Tiefkrone (jeweils innen, mittig, aussen), 7 – 11 = Stamm (Basis, Totastbereich, untere, mittige, obere Krone), 1 – 6 = Unterholz und Waldboden. n = Zahl der Nachweise. Ganzjährig wichtigste Straten durch Fettdruck, zur Brutzeit oder im Winter wichtige durch Umrahmung hervorgehoben – Relative abundance (%) of common bird species in canopy and stem strata during breeding time and winter. Strata: 18 – 20 = upper crown, 15 – 17 = middle crown, 12 – 14 = lower crown (interior, middle, exterior zone), 7 – 11 = stem (trunk region, dead branch, lower, middle, upper), 1 – 6 = understory and floor. n = number of sample units. Strata important in both seasons bold, those important only during breeding time or winter framed.

Blaumeise verstärkt vordringt. Die Kohlmeise fouragierte dagegen überwiegend in unteren Kronenbereichen und nicht selten bodennah. Die übrigen Meisen waren nur im Winter häufig bei der Nahrungssuche zu beobachten, wobei hier die Tannenmeise bevorzugt die hochgelegenen Außenkronen, die Sumpfmeise die zentralen gelegenen oberen Kronenbereiche, die Weidenmeise die stammnahen Straten der Mittelkrone und die Haubenmeise den gesam-

ten unteren Kronenbereich nutzten. Diese Stratifizierung entspricht weitgehend den aus der Literatur bekannten Ergebnissen (Alatalo 1987, Alatalo et al. 1987, Nilsson & Alerstam 1976, Rolando et al. 1989, Suhonen 1993) und bestätigt damit die gewählte Methodik sowie eine ausreichende Datenlage.

Nahrungsaufnahme in den mittleren und oberen Kronenbereichen war auch typisch für die beiden Goldhähnchenarten und die

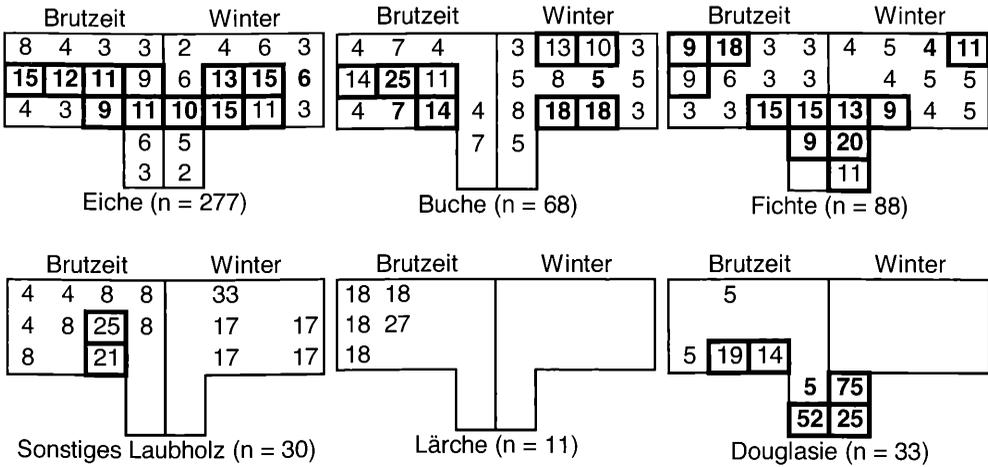


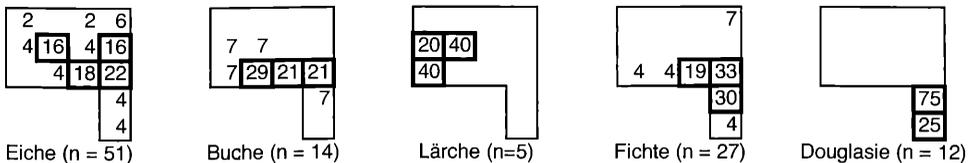
Abb. 5. Stratennutzung an verschiedenen Baumarten durch Vögel zur Brutzeit und im Winter (% Vogelbeobachtungen). Vgl. Abb. 4. – Differences between tree species in the relative strata use (%) by foraging birds in spring and winter. See also fig. 4.

Schwanzmeise. Gartenbaumläufer und Kleiber suchten im Winter bei geeigneten Baumstrukturen wie in Seeben zusätzlich verstärkt die unteren und mittleren Kronenäste ab, während der Waldbaumläufer ganzjährig im Wesentlichen auf die unteren Stammbereiche beschränkt war.

unterschiedliche Straten bevorzugt zur Nahrungssuche angefliegen, wobei diese Vorzugsstraten von der Brutzeit zum Winter durchaus wechseln können (Abb. 5). Bei der Eiche wurde vor allem in den mittleren und stammnahen unteren Kronenstraten auf Nahrungssuche gegangen, wobei sich die Vögel im Winter aus den äußeren Kronenbereichen zurückzogen. Gleiches gilt im Prinzip auch für die Buche. Hier hielten sich die Vögel im Winter

**Baumartenspezifische Stratennutzung.** Bei den verschiedenen Baumarten wurden häufig

**Kleiber**



**Buchfink**

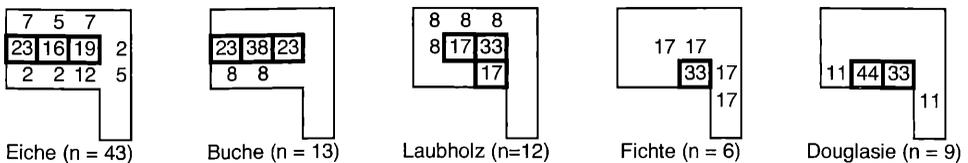
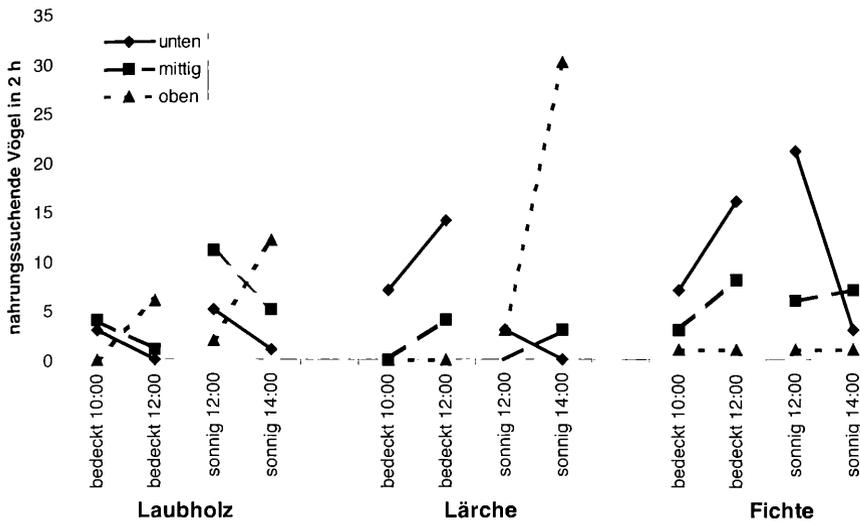


Abb. 6. Räumliche Nahrungsnischen von Kleiber und Buchfink an verschiedenen Baumarten (% Vogelbeobachtungen; Ganzjahresaspekt). Wichtige Straten durch Umrandung hervorgehoben. n = Anzahl Vogelbeobachtungen. – Differences between tree species in the relative strata use (%) by Nuthatch and Chaffinch (spring and winter aspect combined). Important strata framed.

## Baumarten- und wetterabhängiger Tagesgang der Stratennutzung



**Abb. 7.** Baumartenspezifische Veränderungen bei der Stratennutzung durch fouragierende Waldvögel im Tagesverlauf. Daten vom 12.02. (10:00–14:00; bedeckt) und 13.02.2003 (12:00–17:00; sonnig) aus dem Kranzberger Forst bei Freising – *Different vertical strata use shiftation of foraging forest birds from lower to upper strata due to irradiation at a cloudy (12.02., 10:00–14:00) and a sunny day (13.02.2003, 12:00–17:00) comparing broad-leaved trees, Larch and Spruce in the Kranzberger Forst near Freising (Southern Bavaria).*

aber zusätzlich entweder in den obersten Kronenregionen (hängende Zweige; z.B. Schwanzmeise) oder im untersten Starkastbereich auf (Kleiber, Kohlmeise, Haubenmeise etc.). Bei der Fichte gab es zwei unterschiedliche Straten bevorzugende Gruppen: die typischen Nadelwaldvögel um Tannenmeise und Goldhähnchen mit intensiver Nahrungssuche in den oberen Außenkronen und die Stammkletterer und Waldubiquisten wie Buchfink oder Kohlmeise, die man vor allem im stammnahen, unteren Kronenbereich und im Totastbereich des Stammes antraf. Bei der Douglasie beschränkten sich dann fouragierende Vögel nur noch auf den unteren Stammbereich und die Krone wurde allenfalls zur Brutzeit und nur in den untersten Straten intensiver genutzt. Im Februar 2001 waren die Douglasienkronen wie schon während der Planzählungen im Winter 1999/2000 vogelfrei (für eine effektive Exploitation zu geringes bzw. zu winziges Arthropodenangebot; vgl. Goßner & Utschick 2001, 2004; Winter 2001). Nur wenige Daten liegen trotz hoher Präferenzen für diese Baumarten zu Lärchen und Edellaub- bzw.

Weichlaubhölzern vor, da diese Bäume auf den Testflächen nur spärlich vertreten waren. Hier zeichnet sich ab, dass die Lärchen zur Brutzeit im Außenkronenbereich (Nadelaustrieb!), die Laubhölzer ganzjährig im stammnahen Kronenbereich bevorzugt aufgesucht wurden.

Bleibt zu prüfen, ob eine Vogelart an verschiedenen Baumarten unterschiedliche Straten bevorzugt. Hierfür eignen sich vor allem Buchfink und Kleiber aufgrund ihrer hohen Aktivitätsdichten (Abb. 6). Im Prinzip wären auch Blau- und Kohlmeise von ihren Zahlen her für entsprechende Analysen geeignet. Die Blau- meise war aber mehr oder weniger auf die Eiche beschränkt, während die Kohlmeise über alle Baumarten sehr ähnliche Stratenpräferenzen aufwies.

Der Kleiber bevorzugte baumartenspezifisch unterschiedliche Straten. Bei den Nadelbäumen nutzte er fast ausschließlich die unteren Stammbereiche, bei der Fichte zusätzlich den stammnahen, untersten Kronenbereich und lediglich bei der Lärche äußere Kronenregionen. Bei Buche und vor allem Eiche wurde dagegen der ganze untere und auch mittlere Kronen-

bereich in die Nahrungssuche einbezogen. Diese erweiterten Nahrungsnischen sind vermutlich stark für die in reifen Laubwäldern viel höheren Revierdichten verantwortlich. Der ubiquitische Buchfink bevorzugte dagegen baumartunabhängig im Laubholz mittlere Kronenregionen, im Nadelholz untere Kronenteile sowie den Totastbereich der Stämme.

**Veränderung der Stratennutzung im Tagesverlauf.** Veränderungen der Stratennutzung im Tagesverlauf wurden im Februar 2003 in Fichten-Lärchen-Laubholz-Mischbeständen mittlerer Altersphasen des Kranzberger Forstes bei Freising untersucht (Abb. 7). Dabei wurde deutlich, dass Vögel bei ihrer Nahrungssuche der Sonneneinstrahlung folgend bei Laubholz und Lärche im Tagesverlauf zunehmend obere Baumstraten nutzen, während bei den meist 20–60-jährigen Fichten gantztägig und relativ wetterunabhängig die unteren Baumstraten am intensivsten genutzt werden. Im erheblich kühleren und dadurch im Winter auch vogelärmeren Mittelschwaben (bei gleicher Methodik nur 13 Nahrungssuch-Nachweise pro h gegenüber 21 im Raum Kranzberg) dürfte die winterliche Verteilung und Dynamik der Sonneneinstrahlung noch stärker die Baumarten- und Stratenpräferenzen prägen. Darauf deuten zumindest die Ergebnisse von Huertas & Diaz (2001) hin, die sogar in mediterranen Montanwäldern im Winteraspekt einen sehr engen Zusammenhang zwischen insektivoren Vogelarten und der täglichen Einstrahlungssumme nachweisen konnten. In Kranzberg wurden in Abhängigkeit von der Lichtdurchflutung bei vergleichbarer Exposition (vgl. Utschick 2004b) schon ab den Mittagstunden lückige oder winterlichte, laubholzreiche Waldpartien durch die Vogeltrupps bevorzugt, während in den Morgenstunden die Vögel die dichteren, nadelholzreichen Flächen mindestens genauso häufig besuchten.

**Präferenz von Einzelbäumen.** Es wurde auch geprüft, ob Vögel gezielt Nahrungsbäume auswählen, die sich aufgrund besonderer individueller Eigenschaften gegenüber ihren Nachbarn im Bestand abheben. Solche Eigenschaften könnten z. B. Baumdimension, Baumhöhe, Vitalität, Totholzanteil in der Krone, Anzahl Faulstellen, Umfang des Moosbehangs etc. sein. Hier ließ sich aber nirgends ein Zusammenhang zwischen Fouragieraktivitäten und Einzel-

baumqualitäten nachweisen, obwohl Vögel z. B. auf baumphänologische Unterschiede empfindlich reagierten (vgl. Diskussion).

Der Grund für die geringe Bedeutung des Einzelbaums im räumlichen Suchraster fouragierender Vögel dürfte eine starke Orientierung der Vögel an der Waldtextur bzw. an den Raumbeziehungen zwischen Einzelbäumen sein. So scheinen Bestandsinnenlücken und inhomogene Bestockungsmuster eine große Rolle bei der Auswahl von Nahrungsbäumen zu spielen. Sehr deutlich wurde dies vor allem im Naturwaldreservat Seeben (KNW), wo es auf der einen Seite „hot spots“ gab, d. h. ca. 10 bis 15 Stämme umfassende Baumgruppen mit häufigen, oft lang anhaltenden Fouragieraktivitäten in der Regel mehrerer Vogelarten, und auf der anderen Seite größere Bereiche mit nur wenigen nahrungssuchenden Vögeln. Zählt man in KNW bei den 73 Bäumen mit nachgewiesener Nahrungssuche die innerhalb eines 10-m-Radius stockenden, hauptständigen Nachbarbäume (A; Mittelwert 3,73), unterscheidet dabei zwischen solchen mit (C; Mittelwert 1,44) bzw. ohne Nutzung durch Vögel, und vergleicht die Befunde mittels einer Zufallsstichprobe von 50 Bäumen (unter Ausschluss von am Flächenrand stockenden Bäumen) mit den entsprechenden Verhältnissen in der Grundgesamtheit (B = alle Nachbarbäume, Mittelwert 4,0; D = Nachbarbäume mit Nahrungssuche; Mittelwert 0,72), so sind diese Intensitätsunterschiede in der räumlichen Nutzung signifikant (Homogenitätstest nach Brandt-Snedecor; A-B mit  $\text{CHI}^2 = 18,75$ ;  $p < 0,03$ ; C-D mit  $\text{CHI}^2 = 16,93$ ;  $p < 0,009$ ). Die bevorzugt aufgesuchten Baumgruppen befanden sich häufig am Rand größerer Bestandsinnenlücken. Die große Bedeutung von Lückensystemen in Waldvogelhabitaten belegt auch Walther (2002) am Beispiel südamerikanischer Regenwaldarten. Bei der Nahrungssuche konzentrierten sich hier Kronenvögel vor allem am Rand von größeren Lücken und Bodenvögel in Sonnenflecken (Kleinstlücken), während typische Vogelarten des unteren Kronen- und Stammraums die breitesten vertikalen Nischen aufwiesen (relativ ubiquitäre Arten).

Die Unterschiede sind aber trotz Signifikanz gering. Außerdem sind nahrungssuchende Vögel am Rand solcher Lücken besser erfassbar als in dichten Bestandteilen. Andererseits war aber auch in der sehr lichten und gut über-schaubaren Douglasienfläche DOU zumindest

bei Buchfink und Kohlmeise eine Orientierung an einer großen, angrenzenden Windwurfücke klar zu erkennen (z. T. von dort auch Einflug in DOU). Bei Kleiber und Waldbaumläufer entstand der Eindruck, dass diese auf ihren Nahrungszügen eine mehr oder weniger lineare Route durch den Bestand „abarbeiten“, auf der dann die Auswahl der Einzelbäume relativ zufällig erfolgt. Dichter gepackte Bestandteile wurden dabei häufig umgangen. Auf Einzelbäumen variierten die Aufenthaltszeiten als eine Reaktion auf das Nahrungsangebot, das auf stärkeren Bäumen reichhaltiger zu sein scheint (längere Aufenthalte).

## Diskussion

**Methodische Probleme.** Die Beobachtungen sollten zunächst durch einen stationären Beobachter von den versteinten bzw. verpflockten Mittelpunkten der 1 ha großen Testflächen-Gitterfelder erfolgen, um die Baumdaten aus den waldkundlichen Stichproben (Baumart, BHD, Stellung im Bestand wie Haupt-, Zwischen- und Unterstand, Lagebeziehungen zu Nachbarbäumen etc.) optimal einbringen zu können. Aus statistischen Gründen wurden dabei ursprünglich je 100 Datensätze pro Testfläche angestrebt, für deren Erhebung jeweils ca. 2 h veranschlagt waren. Bereits im sehr vogelreichen NWR Seeben waren hierfür aber zumindest zur Brutzeit 3 h erforderlich. Hochrechnungen ergaben, dass für die übrigen Flächen für 100 Beobachtungen etwa je 10 Stunden zu veranschlagen gewesen wären, und dies auch nur bei auf die aktuelle Vogelverteilung reagierender, also „verfolgender“ anstatt „stationsbezogener“ Protokollierung. Dies war zwar zum Teil darauf zurückzuführen, dass Ende Mai 2000 die Buchen schon weitgehend ausgetrieben hatten (erschwerter Lokalisierung nahrungssuchender Vogelindividuen). Aber auch vor Laubaustrieb sind Untersuchungen dieses Typs bei den in Wirtschaftswäldern üblichen Vogeldichten so zeitaufwändig, dass ein Punkttaxierungen simulierendes, „starres“ Gitter bei den Bestandsaufnahmen trotz aller statistischen Vorteile zu ineffektiv ist. Daher wurde nicht testflächennormiert, sondern zeitnormiert erfasst.

Trotz dieser methodischen Kompromisse sind die meisten Ergebnisse aus den Nahrungs-

suchanalysen plausibel und fügen sich gut in das in Mittelschwaben erarbeitete (vgl. Ammer et al. 2002, Teil 5/2) bzw. aus der Literatur bekannte Gesamtbild zur Ökologie von Vogelzönosen in Fichtenwaldlandschaften ein. Dies ist insofern erstaunlich, als bei der feinkörnigen Erfassung nahrungssuchender Vögel einige grundsätzliche Probleme auftreten. So werden okulare, einzelbaumweise Strukturaufnahmen bzw. die Beurteilung der Nutzung/Präferenz von Einzelbäumen durch Vögel von der Einsehbarkeit eines Baumes beeinflusst. Dabei dürften freistehende (totholzreiche), locker belaubte (kranke) oder später austreibende Bäume bevorteilt werden. Die entsprechenden methodischen Auswirkungen wurden auf Flächen mit Vollaufnahmen des Baumbestandes (KNW, DOU) überprüft und beeinflussten die Ergebnisse nicht entscheidend (s. o.).

Auch bei der Auswertung von Baumartenpräferenzen und Straten ist die unterschiedlich gute Einsehbarkeit zu berücksichtigen. Straten-spezifisch wären ganzjährig die unteren Straten bevorteilt (vgl. aber die in oberen Straten höheren Aktivitätsdichten im belaubten Zustand). Vor allem nach dem Laubaustrieb hängt die Auffälligkeit nahrungssuchender Vögel stark von der Intensität der Belaubung und der Baumartenmischung ab. Nur im Winter ist sie weitgehend bestandsunabhängig. Daher waren im Mai die für den Fouragiernachweis unverzichtbaren Sichtkontakte an der Eiche deutlich leichter zu erbringen als an der Buche bzw. den anderen Laubbaumarten und der Lärche. Die lichten Douglasienkronen waren etwa Lärche und Buche gleichzusetzen, während an der Fichte einigermaßen repräsentative Nachweise nur an Solitären oder in Mischbeständen zu erhalten waren. In den stammreichen, geschlossenen Fichten-Altbeständen Mittelschwabens ist die Methode wegen der geringen Einsehbarkeit ganzjährig ungeeignet, wie Vorversuche in zwei ursprünglich in den Flächenset integrierten Beständen ergaben. Ein weiterer Testbestand fiel im Dezember 1999 dem Orkan „Lothar“ zum Opfer (Utschick 2004a).

Zur Brutzeit werden sicher auch Bäume intensiver in die Nahrungssuche integriert, wenn sie nahe am Nest liegen (v. a. bei stammkletternden Höhlenbrütern wie dem Kleiber). Zudem reagierten nahrungssuchende Vögel oft auf feinste baumphänologische Unterschiede. So wurden z. B. vor allem von Insektenfressern

gerade austreibende Bäume klar bevorzugt, benachbarte, noch kahle dagegen gemieden. Dies ist bei vergleichenden testflächenbezogenen Analysen wegen der phänologischen Unterschiede zwischen Krumbach und Ottoberen durchaus von Bedeutung. So waren Ende Mai im Gebiet Krumbach mit Ausnahme der Eiche alle Laubbaumarten und die Lärche schon dicht belaubt, während im nur 30 km entfernten Ottoberer Gebiet die Buchen deutlich weniger weit entwickelt waren, und dies einzelbaumweise auch noch sehr unterschiedlich (Einfluss von Lokalklima, Genetik, Alter, Lage, Standort etc.). Um entsprechende Effekte statistisch absicherbar analysieren zu können, wären wöchentliche Aufnahmen über mindestens 2 Monate hinweg erforderlich gewesen.

**Bedeutung naturnaher Wirtschaftsbaumarten.** Als für Vögel wertvollste Baumarten haben sich in Schwaben die Eiche, die Weichlaubhölzer, im Winter auch die Edellaubhölzer sowie, besonders zur Zeit des Nadelaustriebs, die Lärche herauskristallisiert, während die Buche zumindest in den für Wirtschaftswälder typischen Dimensionen nur in Mastjahren für Vögel besonders attraktiv zu sein scheint. Die große Bedeutung von Eichen als Nahrungsbaum bestätigen zahlreiche Arbeiten aus Europa (z. B. Mosimann et al. 1987, Naef-Daenzer & Blattner 1989) und auch Nordamerika (Hutto 1988), z. T. unter Analyse der Wechselwirkungen zwischen Vögeln und den von ihnen genutzten phytophagen Arthropoden (Marquis & Whelan 1994). Besonders im Winter, wenn wegen der grobkörnigen Eichenrinde hier viel mehr Insektenarten Überwinterungslager beziehen können als z. B. an Buchen (Haase et al. 1998), kommt dies zum Tragen. Dann finden sich auch typische Nadelwaldvögel wie etwa die Haubenmeise an der Eiche ein. Arten- und Individuenreichtum der Vögel sind häufig eng positiv korreliert mit dem Eichenanteil in Beständen, vor allem an der Oberschicht und hier besonders bei hohem Kronenschlussgrad, wobei ein edellaubholzreicher Zwischen- und Unterstand die hohen Diversitätswerte weiter verbessert (Naef-Daenzer & Blattner 1989, Müller 2005a). Dies erklärt sich zum Teil daraus, dass in einem Bestand mit dominierender, reifer Eiche Laubholzbeimischungen schon ab einem BHD von 30 cm und auch eingestreute Fichtensolitäre bzw. kleine Fichtengruppen (aufgrund ihrer

Nadeln vor allem im winterkahlen Laubwald wichtige Arthropodenrefugien) viel arthropodenreicher sind als Bestände, in denen die Eiche als „Spenderbaum“ ausfällt und in denen Bäume erst mit einem BHD von über 50 cm für Vögel besonders interessant werden. Junge Stadien eichenreicher Bestände gleichen allerdings in ihrer Bedeutung für Waldvögel durchaus den geringwertigen Zuständen anderer Baumarten. Erst in fortgeschrittenen Stadien entwickeln Eichen- und edellaubholzreiche Bestände (auch Kiefern!) zumindest zur Brutzeit deutlich höhere Werte als z. B. reine Buchenbestände vergleichbaren Alters (Jedicke 1996, 1999). Ähnliches gilt besonders in Montanwäldern für Lärchen im Oberstand, vor allem für hängend nahrungssuchende Vogelarten (Laurent 1986, Bontadina & Naef-Daenzer 1999). Weichlaubhölzer wie Erle und Birke werden dagegen bevorzugt im Spätsommer/Herbst aufgesucht (dann hier auch meist viele Beersträucher!), Weiden (Nektar) auch im Frühjahr (Utschick 1993, Reinelt 1995, Schmidt 2000).

Zu beachten sind auch baumartenspezifische Auswirkungen auf die Bestandsstruktur. So ist z. B. der Deckungsgrad der Bodenvegetation in reifen Buchenbeständen meist viel geringer als in vergleichbaren Misch- oder Fichtenbeständen (Schmidt & Weckesser 2001), was sich wiederum auf die Größenverteilung in den Spinnenzönosen und damit auf das verfügbare Nahrungsangebot in den unteren Stadien auswirken sollte (mehr große Spinnen in Habitaten mit geringem Raumwiderstand; vgl. Wagner & Wise 1996). Dass Vögel sehr feinkörnig auf solche Nahrungsverteilungen reagieren können, zeigen z. B. Atienza & Illera (1995) am Beispiel der Schwanzmeise, die in einem spanischen Mischwald je nach Dichte von Nahrungsarthropoden gezielt zwischen verschiedenen Baumarten bzw. Bestandsteilen wechselt.

**Bedeutung reifer, naturnaher Laubholzbestände.** Sehr deutlich wird auch die zentrale Rolle des reifen Naturwaldreservats Seeben bzw. vergleichbarer, bewirtschafteter Laubholzbestände vor allem für winterliche Waldvogelzönosen (Utschick 2004b, Utschick 2006). Nadelbäume sind in solchen Beständen nur dann für viele Vogelarten vorteilhaft, wenn sie vereinzelt als Solitäre oder in kleinen Gruppen eingestreut sind (Konzentrationseffekte bei

Nahrungsressourcen für Arthropodenfresser). Die fichtendominierten Wälder Mittelschwabens dürften daher nur dann für nahrungssuchende Waldvögel attraktiv sein, wenn es gelingt, ein ausreichend dichtes Netz von mindestens 4 – 10 ha großen, reifen, totholzreichen Laubholz-Reinbeständen einzurichten (u. a. in Form von Naturwaldreservaten), wobei vor allem südexponierte Waldränder konsequent zu laubholztragenden, reifen, strukturreichen Bestandsteilen (hohe Lebensraumqualität für Vögel vor allem im Winter) ausgebaut werden sollten.

Die in Tab. 1 dokumentierten hohen Präferenzen für Eiche und Douglasie könnten auch mit den besonders starken Dimensionen dieser Bäume in KNW bzw. DOU zusammenhängen. Sollten eher starke Baumdimensionen als die Baumart selbst für diese Präferenzen verantwortlich sein, so wäre dies nur mit erheblich mehr Datenmaterial zu klären.

**Phänologische Verschiebung von Vorzugsstraten.** In der kalten Jahreszeit scheinen vor allem im Laubholz stammnahe und tiefere Kronenbereiche ergiebige Ressourcen zu bieten. Ob dies eher eine Folge der hier größeren Lebensraumstrukturen und damit in der Regel auch größeren Beuteorganismen in diesen Straten ist (vgl. Jansson & von Brömssen 1981, Gunnarsson 1996) oder auf die vermutlich ungünstigeren klimatischen Bedingungen im Kronen-Außenbereich oberer Straten (stärkeres Ausfrieren dünner Außenzweige) zurückgeht, ließ sich ohne begleitende Waldinnenklimamessungen nicht klären. In skandinavischen Nadelwäldern müssen dagegen Meisen ihre Nahrungssuchaktivitäten im Laufe des Winters immer mehr nach außen und oben verlagern, weil sie ihre eigentlich bevorzugten stammnahen und tieferen Straten ausgebeutet haben (Alatalo et al. 1987). Gleiches gilt für auf holzwohnende Arthropoden angewiesene hackende bzw. stochernde Stammkletterer wie Buntspecht oder Gartenbaumläufer in mitteleuropäischen Eichenwäldern (Szekely 1987), was sich auch in mittelschwäbischen Wäldern bestätigt hat (vgl. Abb. 5). Bei den Gehölzoberflächen absammelnden Meisen scheinen dagegen in Mittelschwaben baumartenunabhängig die Winterdichten bezüglich des Nahrungsangebots zu gering zu sein, um eine kalendari-sche Verschiebung der Nahrungsstraten zu erzwingen.

Zur Brutzeit waren die oberen und mittleren Stamm- und Kronenstraten erheblich schlechter einsehbar als im Winter. Die im Winter verstärkten Nahrungssuchaktivitäten in den tieferen Baumstraten sind somit sicher kein methodisch bedingtes Artefakt, sondern nachweisbare Verschiebungen in der Statennutzung.

**Einfluss des Waldlandschaftscharakters.** Baumarten-, Straten- und Einzelbaumpräferenzen nahrungssuchender Vögel werden vermutlich von Waldlandschaftscharakter und Baumartenzusammensetzung mit beeinflusst. Dafür spricht, dass z. B. in der mittelschwäbischen Fichtenwaldlandschaft der Dichtegradient zwischen Fichtenbeständen und Naturwaldreservaten (höchste Dichten in den naturnahen Laubwaldinseln) von der Brutzeit zum Winter erheblich steiler wird (Utschick 2006), während sich die Aktivitätszentren der Vögel in fränkischen Laubwaldgebieten saisonal kaum verschieben und hier „Landschaftsparameter“ gegenüber „Waldbestandsparametern“ an Bedeutung verlieren (Müller 2005a). Dafür dürften hier Kleinstrukturen wie Alt- und Totbaumgruppen oder Kleinlückensysteme verstärkt darüber entscheiden, welche Waldbestandsteile von den Vögeln bevorzugt werden (Müller 2005b).

Im mittelschwäbischen Untersuchungsgebiet sind im Vergleich zur Waldumgebung (große Fichten-Reinbestände) in den Testflächen die Fichtenanteile mit 45 gegenüber 63 % erheblich niedriger, die Eichen- und Douglasienanteile (im Waldgebiet ca. 3 bzw. 1,6 %) erheblich höher. Die Lärche käme dort auf gut 3 %, das Edellaubholz auf fast 2 % und das Weich- und sonstige Laubholz wie die Hainbuche auf etwa 1,4 % (vgl. Ammer et al. 2002, Teil 5/2, Tab. 1). Bei den für Vögel relevanten Baumarten nehmen damit im Testflächenset nur Eiche (KNW mit 8 ha wohl größter, noch geschlossener Alteichenbestand des Gebiets) und Douglasie (DOU) eine Sonderstellung ein, was eventuell zu steigenden Nutzungsraten geführt haben könnte. Solche Konzentrationen in „hot spots“ (hier auf Bestandsbasis) bei Ausdünnung im übrigen Verbreitungsgebiet beschreiben z. B. Brown et al. (1995) als „natürliches“ Dispersionsverhalten in Vogelzönosen.

Somit können die Ergebnisse zu den Baumartenpräferenzen vermutlich zunächst nur auf nadelholzreiche Waldlandschaften übertragen

werden. Besser übertragbar sein dürften trotz der vergleichsweise kleinen Stichprobe Straten- und Waldtexturpräferenzen, wobei bei den Straten überregionale klimatische Effekte zu beachten sind (vgl. Literatur zu skandinavischen Stratenutzungen und -verschiebungen im Jahresgang).

### Zusammenfassung

Fouragieranalysen an Waldvögeln (Mai 2000, Februar 2001) in reifen Waldbeständen unterschiedlicher Naturnähe (Naturwaldreservate bis Douglasienforste; Mittelschwaben, Südbayern) ergaben eine deutliche Bevorzugung starker Laubbäume (besonders Eiche, auch Weich-/Edellaubholz; Lärche vor allem während des Nadelaustriebs). Laubbäume wurden auch in allen Stamm- und Kronenstraten intensiv durch nahrungssuchende Vögel genutzt, während im immergrünen Nadelholz nur die unteren Stammabschnitte (bevorzugt Totastbereich) und die Starkäste des unteren Kronenraums besonders für Stammkletterer, Buchfink und andere Hochwaldubiquisten von Bedeutung waren, für typische Nadelwaldvögel wie Tannenmeise oder Goldhähnchen auch noch die oberen Regionen der Außenkronen starker Fichten (nicht aber Douglasien!). Im Winter sind dabei stammnahe, untere Kronenbereiche offensichtlich nahrungsreicher als die stärker ausfrierenden Außenkronen und der Gipfelbereich. In nadelholzdominierten Mischbeständen wurden alle Laubbaumarten als Nahrungsbäume bevorzugt, auch wenn dies, wie etwa bei Ahorn oder Birke, in reinen Laubholzmischbeständen nicht mehr geschah. Fichten waren nur dann bevorzugte Nahrungsbäume, wenn sie, einzelbaum- oder kleingruppenweise in Laubwälder eingebettet, von Arthropoden intensiv als Deckung (v. a. Winterverstecke vor Prädatoren) genutzt wurden und dann reichhaltigere Nahrungsressourcen anbieten konnten als die benachbarten Laubbäume. Vor allem bei solchen Bedingungen werden reife Laubholzbestände auch für typische Nadelwaldvögel wie etwa die Haubenmeise sehr interessant. Nur in reifen Laubholzbeständen, wie sie z. B. häufig Naturwaldreservate bieten, lohnte sich für Vögel auch die Ausbeutung suboptimaler Ressourcen etwa an schwächeren Bäumen oder in ungünstigen

Straten (geringer Aufwand durch kurze Wege), während solche Bereiche in jüngeren oder nadelholzreicheren Beständen ungenutzt blieben. Bevorzugt zur Nahrungssuche angefliegen wurden Baumgruppen am Rand von Waldinnenlücken (Lichtschachteffekte etc.), wobei dies im Winter vermutlich auf die gegenüber geschlossenen Bestandsteilen höhere Sonneneinstrahlung zurückzuführen ist. Dafür spricht auch die im Winter nachmittägliche Intensivierung der Nahrungssuche in den oberen Baumstraten von Laubholz und Lärche (nicht aber von Fichte) an Sonnentagen.

### Literatur

- Alatalo, R. (1987): Body size, interspecific interactions and use of foraging sites in tits (Paridae). *Ecol.* 68: 1773–1777.
- Alatalo, R.V., D. Eriksson, L. Gustafsson & K. Larsson (1987): Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. *Ecol.* 68: 284–290.
- Ammer, U., K. Engel, B. Förster, M. Goßner, M. Kölbl, R. Leitzl, U. Simon, U. E. Simon & H. Utschick (2002): Vergleichende waldökologische Untersuchungen in Naturwaldreservaten (ungenutzten Wäldern) und Wirtschaftswäldern unterschiedlicher Naturnähe (unter Einbeziehung der Douglasie) in Mittelschwaben. [www.lrz-muenchen.de/~lnn/LNN\\_2002/lnn/forschung.html](http://www.lrz-muenchen.de/~lnn/LNN_2002/lnn/forschung.html) (Forschungsbericht des BMBF und des Bayer. StMLF., 1005 S.), Freising.
- Atienza, J. C. & J. C. Illera (1995): Relacion entre el uso des espacio del mito (*Aegithalos caudatus*) y la disponibilidad de arthropodos durante el periodo primavera-verano. *Donana Acta vertebr.* 22: 5–18.
- Bezzel, E. (1982): Vögel der Kulturlandschaft. Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess & D. A. Hill (1995): Methoden der Feldornithologie. Neumann, Radebeul.
- Bontadina, F. & B. Naef-Daenzer (1999): Die räumliche Verteilung waldbewohnender Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und immissionsbedingten Waldschäden. *Ornithol. Beob.* 96: 95–116.
- Brown, J. H., D. W. Mehlman & G. C. Stevens (1995): Spatial variation in abundance. *Ecol.* 76: 2028–2043.

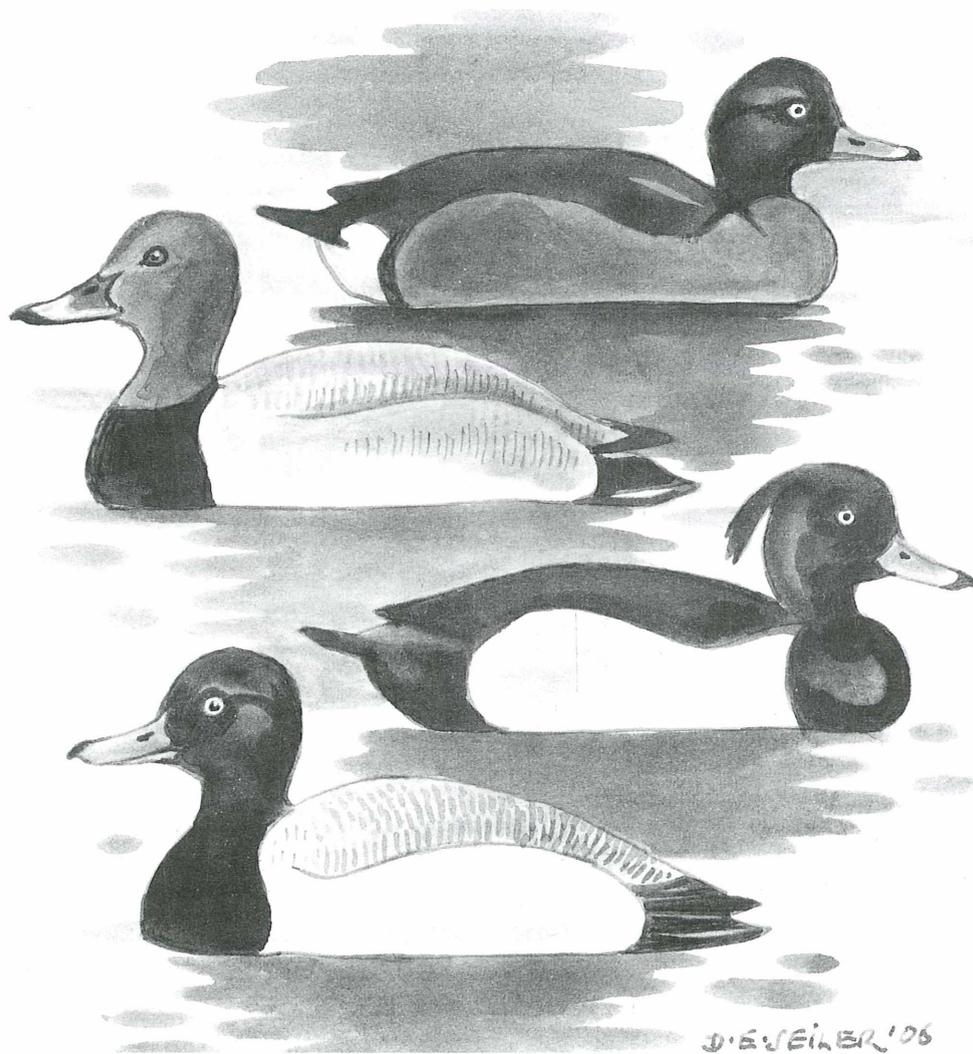
- Goßner, M. & H. Utschick (2001): Douglasienbestände entziehen überwinternden Vogelarten die Nahrungsgrundlage. LWF-Bericht 33: 41–44.
- Goßner, M. & H. Utschick (2004): Douglas fir stands deprive overwintering bird species of food resource. NEOBIO 3: 105–122.
- Gunnarsson, B. (1996): Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. J. Anim. Ecol. 65: 389–397.
- Haase, V., W. Topp & P. Zach (1998): Eichen-Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten. Z. Ökol. u. Naturschutz 7: 137–153.
- Huertas, D. L. & J. A. Diaz (2001): Winter habitat selection by a montane forest bird assemblage: the effects of solar radiation. Can. J. Zool. 79: 279–284.
- Hutto, R. L. (1988): Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. Oikos 51: 79–83.
- Jansson, C. & A. von Brömssen (1981): Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation by birds. Holarctic Ecol. 4: 82–93.
- Jedicke, E. (1996): Brutvogelgemeinschaften in Buchen-Althölzern und -Schirmbestand im Krofdorfer Forst bei Gießen. Forstw. Cbl. 115: 163–173.
- Jedicke, E. (1999): Bewertung von Biozöosen und Biotopen am Beispiel von Waldvogelgemeinschaften. In Wiegand, G., F. Schulz & U. Bröring (Hrsg.): Naturschutzfachliche Bewertung im Rahmen der Leitbildmethode. Physica-Verlag, Heidelberg, 192–203.
- Laurent, J. L. (1986): Winter foraging behaviour and resource availability for a guild of insectivorous gleaning birds in a southern alpine larch forest. Ornis Scand. 17: 347–355.
- Marquis, R. L. & C. J. Whelan (1994): Insectivorous birds increase growth of White Oak through consumption of leaf-chewing insects. Ecol. 75: 2007–2014.
- Mosimann, P., B. Naef-Daenzer & M. Blattner (1987): Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. Ornithol. Beob. 84: 275–299.
- Müller, J. (2005a): Vogelgemeinschaften als Indikatoren für Waldstrukturen in Eichenwäldern. Ornithol. Beob. 102: 15–32.
- Müller, J. (2005b): Waldstrukturen als Steuergröße für Artengemeinschaften in kollinen bis submontanen Buchenwäldern. Diss. am WZW Weihenstephan der TU München. 227 S.
- Naef-Daenzer, B. & M. Blattner (1989): Die räumliche Verteilung waldbewohnender Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und Schädigung. I. Eichenreiche Laubmischwälder der Region Basel. Ornithol. Beob. 86: 307–327.
- Nilsson, S. G. & T. Alerstam (1976): Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. Ornis Fennica 53: 15–27.
- Ostfeld, R. S. & F. Keesing (2000): Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. TREE 15: 232–237.
- Reinelt, D. (1995): Zur Avizönose des Naturschutzgebietes Donaualtwasser Schnödhof – ein Beitrag zum Pflege- und Entwicklungsplan. Dipl.arbeit Forstwiss. Fakultät LMU München.
- Rolando, A., C. A. Robotti & L. G. Cantore (1989): Niche and habitat partitioning among tits and associated species in a woodland in Western Piedmont. Avocetta 13: 81–90.
- Schmidt, O. (2000): Vogelwelt und Weiden. In: Berichte aus der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Heft 24: 21–24.
- Schmidt, W. & M. Weckesser (2001): Struktur und Diversität der Waldvegetation als Indikatoren für eine nachhaltige Waldnutzung. Forst und Holz 56: 493–498.
- Suhonen, J. (1993): Predation risk influences the use of foraging sites by tits. Ecol. 74: 1197–1203.
- Szekely, T. (1987): Foraging behaviour of woodpeckers (*Dendrocopos* ssp.), Nuthatch (*Sitta europaea*) and treecreeper (*Certhia* sp.) in winter and spring. Ekol. pol. 35: 101–114.
- Utschick, H. (1993): Größe, Verteilung und Zusammensetzung von Vogeltrupps in Auwäldern am Unteren Inn. Ornithol. Anz. 32: 117–128.
- Utschick, H. (2004a): Reaktionen von Vogelgemeinschaften auf einen Sturmwurf. AFZ/Der Wald 59: 85–87.
- Utschick, H. (2004b): Saisonale Veränderungen der Raumnutzungsmuster von mittelschwäbischen Waldvogelzöosen. Ornithol. Anz. 43: 19–47.
- Utschick, H. (2006): Die Bedeutung naturnaher

- Laubwaldbestände für Vogelzönosen. Ökol. Vögel. Im Druck.
- Wagner, J.D. & D.H. Wise (1996): Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments. *Ecol.* 77: 639-652.
- Walther, B.A. (2002): Vertikale Stratifizierung und die Benutzung der Vegetation und der Lichthabitate von südamerikanischen Waldvögeln. *J. Ornithol.* 143: 64-81.
- Wesolowski, T. (1995): Birds from a primeval temperate forest hardly use feeders in winter. *Ornis Fennica* 72: 132-134.
- Winter, K. (2001): Zur Arthropodenfauna in niedersächsischen Douglasienforsten. I Reinbestände in der Ostheide und im Solling. *Forst und Holz* 56: 355-362.

Eingereicht am 4. Februar 2006

Revidierte Fassung eingereicht am 11. März 2006

Angenommen am 8. April 2006



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [45\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Utschick Hans

Artikel/Article: [Baum- und Stratenpräferenzen nahrungssuchender Waldvogelarten in Waldbeständen unterschiedlicher Baumartenzusammensetzung 1-20](#)