



# ORNITHOLOGISCHER ANZEIGER

Zeitschrift bayerischer und baden-württembergischer Ornithologen

Band 55 – Heft 2/3

August 2017

*Ornithol. Anz.*, 55: 89–98

## Präferenzen des Tannenhähers *Nucifraga caryocatactes* beim Anlegen von Samenverstecken

Felix Närmann, Carola Küfmann und Eike Lena Neuschulz

Selection of seed-caching sites by Spotted Nutcrackers *Nucifraga caryocatactes*

Seed dispersal by food hoarding animals is a widespread mechanism of plant regeneration. For animal-dispersed plants it is of high importance where seeds are deposited, because microclimatic conditions strongly determine how successfully plants can establish. We examined the caching behaviour of Spotted Nutcrackers *Nucifraga caryocatactes*, and investigated the microclimatic conditions of their caching sites. Spotted Nutcrackers form an exclusive mutualistic relationship with the Swiss stone pine *Pinus cembra*. While nutcrackers are the principal seed dispersers of the pine, cached pine seeds are the main food source of the birds throughout the year. The study was conducted in the Central Alps in Switzerland. We observed the caching behavior of Nutcrackers across and beyond the elevational occurrence of Swiss stone pine from 1850–2300 m a.s.l. in August and September 2014. To distinguish caching sites from non-caching sites, we took standardized soil samples along the elevational gradient, which we checked for the presence of seeds cached by Nutcrackers. At both observed caching sites and random soil samples, we measured environmental variables (i.e. canopy openness, soil moisture, vegetation cover, slope, nitrogen availability, distance to closest fertile pine), to test whether the microhabitat significantly affected the caching behavior of Nutcrackers. Our findings showed that Nutcrackers deployed most of their seed caches at elevations ranging from 2000 to 2100 m a.s.l. Nutcrackers preferred caching sites with low canopy openness, e.g. close to tree trunks. As pine seedlings have been shown to have a higher potential to establish under open canopy, our findings suggest that seed deposition by nutcrackers might be detrimental for the regeneration of Swiss stone pine. The birds' strategy to cache seeds at sites where potential seedling establishment is low could be driven by their intention to store viable seeds. Since nutcrackers depend on seeds as a food source, the viability of seeds is crucial for the survival of the birds.

**Keywords:** *Nucifraga caryocatactes*, seed dispersal, *Pinus cembra*, directed dispersal, food hoarding, microclimate

Felix Närmann ✉, Department für Geographie, Eike Lena Neuschulz, Senckenberg Biodiversität und Klima Forschungszentrum Frankfurt, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main, Deutschland  
E-Mail: felix.naermann@yahoo.de

Carola Küfmann, Department für Geographie, Ludwig-Maximilians-Universität München (LMU), Luisenstraße 37, 80333 München, Deutschland

## Einleitung

Samenausbreitung ist eine essenzielle Komponente im Regenerationszyklus von Pflanzen. Sie bestimmt über die biotischen und abiotischen Umweltbedingungen, die ein Keimling und die spätere Pflanze erfährt (Wenny 2001, Vittoz und Engler 2007). Vor allem in Extremlebensräumen wie dem Hochgebirge kommt der Samenausbreitung eine wichtige Rolle zu. Reliefbedingt entsteht im Hochgebirge eine Vielzahl von heterogenen Mikrohabitaten, die einen weitaus höheren Einfluss auf das Pflanzenwachstum haben als die generelle Abnahme der Temperatur mit steigender Meereshöhe (Gottfried et al. 1998). Die Exposition (z. B. Sonnen- oder Schattenhänge) bedingt einen Großteil dieses Mikroklimas (Körner 2003). Auch die bodennahe Vegetationsschicht modifiziert das Mikroklima stark (Cernusca 1976, Ellenberg und Leuschner 2010). Für die Pflanzen ist entscheidend, in welches dieser Mikrohabitate ihre Samen ausgebreitet werden.



**Abb. 1.** Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes* mit einem Samen der Zirbelkiefer *Pinus cembra*. – Spotted Nutcracker with a seed of Swiss stone pine.

Foto: E. L. Neuschulz

Während Hydrochorie (Ausbreitung durch Wasser) und Anemochorie (Ausbreitung durch Wind) zufälligen Charakter haben, kann Samenausbreitung im Falle der Zoochorie (Ausbreitung durch Tiere) auch gerichtet sein (Howe und Smallwood 1982). Neben den allgemeinen Vorteilen der Samenausbreitung (Ausweitung des Samenschattens, Besiedlung neuer Habitats, Senkung des Inzuchtrisikos) führt zielgerichtete Ausbreitung in der Regel auch zu einer Ausbreitung großer Teile der Samen an für die Keimung besonders geeignete Standorte (z. B. Wenny und Levey 1998). Einige Studien zeigen jedoch auch, dass zielgerichtete Ausbreitung nicht immer vorteilhaft für die Pflanze sein muss (z. B. Iida 2004, Zhang et al. 2013).

Der Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes* stellt das ideale Studienobjekt dar, um gerichtete Samenausbreitung zu untersuchen. Der Vogel bildet eine extrem spezialisierte, mutualistische Lebensgemeinschaft mit der Zirbelkiefer (auch Zirbe oder Arve genannt) *Pinus cembra* (Mattes 1978, 1982). Der Tannenhäher nutzt die nussähnlichen Samen der Zirbelkiefer als primäre Nahrungsquelle (Mattes 1982). Sobald die Samen im August reif sind, beginnen die Häher mit ihrer Sammeltätigkeit (Abb. 1). Pro Jahr werden rund 6.000 Verstecke mit ca. 30.000–100.000 Samen von einem Tannenhäher angelegt (Bauer et al. 2012). Wie viele andere Vögel der Familie der Corvidae, besitzt der Tannenhäher ein ausgeprägtes räumliches Erinnerungsvermögen (Tombäck 1980), sodass rund 80 % der überwiegend unter einer Schneedecke liegenden Samenverstecke wiedergefunden werden (Mattes 1982, Abb. 2). Aus nicht genutzten Samenverstecken kann sich die Zirbelkiefer potenziell vermehren. Anders als die geflügelten Samen von z. B. Lärche *Larix decidua* oder Fichte *Picea abies* werden die deutlich schwereren Samen der Zirbelkiefer fast ausschließlich vom Tannenhäher ausgebreitet (Boden et al. 2010).

Vor allem durch die umfassenden Arbeiten von Mattes (1978, 1982) ist die quantitative Dimension des Versteckverhaltens des Tannenhähers bekannt. Jedoch liegen über das für die Keimung entscheidende Mikroklima an den Versteckorten nur bedingte Kenntnisse vor. Unser Ziel war es, zu untersuchen, wo Tannenhäher im Umweltraum ihre Samenverstecke anlegen, um die Hypothese der zielgerichteten Ausbreitung („directed dispersal hypothesis“) zu prüfen. Hierzu wurden die mikroklimatischen Bedingungen von Versteck- und Nicht-Versteckorten verglichen. Wir erwarteten



**Abb. 2.** Auch im Winter nutzt der Tannenhäher die angelegten Samenverstecke. – *Spotted Nutcrackers also feed on cached seeds during winter.* Foto: E. L. Neuschulz

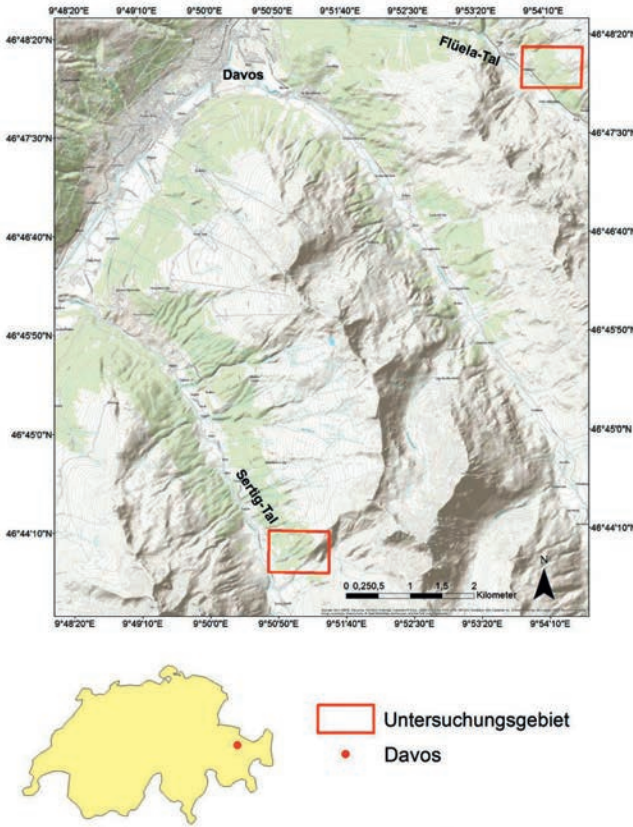
teten, dass der Tannenhäher bevorzugt seine Samenverstecke dort anlegt, wo das Mikroklima besonders günstig für die Etablierung der Zirbelkiefer ist, um den Fortbestand seiner Schlüsselressource zu gewährleisten.

### Untersuchungsgebiet und Methoden

**Untersuchungsgebiet.** Das Versteckverhalten des Tannenhähers wurde in den Schweizer Zentralalpen nahe der Gemeinde Davos im Kanton Graubünden untersucht (durchschnittlicher Niederschlag 999 mm pro Jahr, mittlere Jahrestemperatur 2,8° C; Station Davos, 1.594 m ü.NN, Normperiode 1961 - 1990). Die Untersuchungen wurden an zwei südwest-exponierten Hängen im Flüela- (46°4800.25 N, 9°54015.38 E) und Serfig-Tal (46°4400.76 N, 9°5103.50 E) durchgeführt (Abb. 3). Beide untersuchten Hänge zeigten einen ähnlichen Aufbau der Waldstruktur. Entscheidend für die Auswahl der Hänge war der vorliegende Wuchsgradient der Zirbelkiefer mit einer unteren Höhenverbreitungsgrenze bei 1.900 m ü.NN, einer maximalen Abundanz zwischen 1.950 und 2.050 m ü.NN und einer oberen, die Baumgrenze bildenden Verbreitungsgrenze bei 2.150 m

ü.NN. Einzelne, nicht-fertile Zirbelkiefern drangen noch in die subalpine Höhenstufe bis auf ca. 2.200 m ü.NN vor. Die unteren montanen Lagen wurden von Fichte *Picea abies* und Lärche *Larix decidua* dominiert. Der menschliche Einfluss (Forstwirtschaft, Tourismus) auf die untersuchten Hänge war gering und konnte vernachlässigt werden. Beide untersuchten Hänge wurden zunächst in Höhenstufen von 50 Höhenmetern unterteilt. Um den kompletten Wuchsgradienten der Zirbelkiefer abzudecken, wurden zehn Höhenstufen von 1.850 bis 2.300 ü.NN etabliert. So ergab sich in jedem Tal eine untersuchte Fläche zwischen 0,5 und 1 km<sup>2</sup>.

**Versteckverhalten des Tannenhähers.** Das Versteckverhalten des Tannenhähers wurde in zweistündigen Beobachtungsdurchgängen in der Zeit von Mitte August bis Mitte September 2014 studiert. Dazu wurden Tarnnetze und Ferngläser verwendet. Insgesamt wurden 79 Beobachtungsdurchgänge (158 Stunden) durchgeführt. Beobachtet wurde ausschließlich in mittleren Höhenlagen zwischen 1.900 und 2.100 m ü.NN, da hier die höchste Versteckaktivität zu erwarten war (Neuschulz et al. 2015). Sofern in einem Beobach-



**Abb. 3.** Lage der Untersuchungsgebiete (rot umrandet) in den Schweizer Zentralalpen nahe Davos. – *Location of the studied valleys (red squares) in the Swiss Alps near Davos.*

tungsdurchgang Versteckvorgänge beobachtet werden konnten, wurden die entsprechenden Stellen mit einem hochauflösenden differenziellen GPS (Trimble GeoXM) eingelesen und markiert. Um den Stichprobenumfang zu erhöhen, wurden zusätzlich auf allen Höhenstufen Kamerafallen mit Bewegungssensor (Bushnell Trophy Cam) eingesetzt. Um festzustellen, an welchen Stellen im Umweltraum der Vogel es vermeidet, Samenverstecke anzulegen, wurden über den gesamten Höhengradienten zufällig-standardisiert ausgewählte Orte auf die Präsenz von Samenverstecken überprüft. Hierzu wurden auf den zehn Höhenstufen von insgesamt 10 m Länge horizontal zur Hangneigung angelegt. In einem Abstand von einem Meter wurden Bodenproben von jeweils 1 dm<sup>3</sup> entnommen und gründlich nach geschlossenen oder durch den Tannenhäher sauber halbierten Samen der Zirbelkiefer durchsucht. Ein positiver Befund von Samen deutete auf Verstecke des

Tannenhähers hin. Bei negativem Befund wurde der Standort als Nicht-Versteck klassifiziert. Es wurden pro Tal 200 und somit insgesamt 400 Zufallsstichproben genommen. Die Standorte der Zufallsstichproben wurden ebenfalls per differenziellen GPS eingelesen.

**Mikroklimatische Bedingungen der Versteckorte.** Um das Mikroklima an Versteck- und Nicht-Versteckorten zu charakterisieren, wurden Umweltvariablen erfasst, die in vorherigen Studien als entscheidend für die Etablierung der Zirbelkiefer identifiziert wurden (Neuschulz et al. 2015, Ulber et al. 2004, Boden et al. 2010). Alle folgenden Umweltvariablen wurden unmittelbar an den Versteckorten bzw. an allen Zufallsstichproben gemessen:

Die Kronendachöffnung, definiert als Anteil der nicht durch Baumkronenbedeckung beschatteten Bereiche, ist ein Maß der Lichtverfügbarkeit. Keimlingsexperimente von Neuschulz et al. (2015)



zeigten, dass höchste Etablierungswahrscheinlichkeiten der Zirbelkieferkeimlinge in Bereichen mit hoher Kronendachöffnung auftreten. Die Kronendachöffnung wurde mit einem sphärischen Densitometer (Forestry Suppliers) aufgenommen.

Der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens bestimmt über die Etablierung von Pflanzen (Taiz und Zeiger 2010). Neuschulz et al. (2015) konnten höchste Etablierungswahrscheinlichkeiten der Zirbelkiefer in Bereichen mit höchster Bodenfeuchte feststellen. Zur Messung der Bodenfeuchte wurde ein Tensiometer (Theta-Kit Version 3) verwendet und über fünf Messungen gemittelt.

Die Bodenvegetation modifiziert im starken Maße das Mikroklima des Keimlings (Adams 2010). Während eine geringe Vegetationsbedeckung Keimlinge den extremen Umweltbedingungen im Hochgebirge aussetzt, führt eine dichte Vegetationsdecke zu starker interspezifischer Konkurrenz. Zusätzlich wird die Versteckanlage des Tannenhähers durch dichte Vegetation behindert. Die Aufnahme der Bodenvegetation erfolgte nach Braun-Blanquet (1964) auf einer Fläche von einem Quadratmeter um das Samenversteck bzw. an den Zufallsstichproben.

Die Hangneigung beeinflusst in großem Maße die Höhe der Schneedecke. Flache Hangpartien akkumulieren deutlich mehr Schnee als stark geneigte. Hohe Schneedecken und späte Ausaperungszeiten erhöhen die Anfälligkeit der Zirbelkiefer gegenüber Schneeschimmel, der die Nadeln der Bäume befällt (Roll-Hansen 1989). Zusätzlich erschwert eine hohe Schneedecke dem Häher die Nutzung der angelegten Verstecke. Die Hangneigung wurde durch einen Winkelmesser (Tajima Slant 100) gemessen.

Stickstoff stellt als Mikronährelement einen essenziellen Baustein für das Pflanzenwachstum dar (Millard 1996). Zur Aufnahme der Stickstoffverfügbarkeit wurde ein Aktivitätsmessgerät (PNT 3000) verwendet und fünf Messungen im Abstand von rund 5 cm um den Versteck-/Nicht-Versteckort gemittelt.

Der Abstand zur nächsten fertilen Zirbelkiefer wurde gemessen, um zu prüfen, ob die Versteckaktivität in Abhängigkeit zur Ressourcenverfügbarkeit steht. Die Entfernung wurde mit einem Laser-Entfernungsmesser (Nikon Laser 800S) bestimmt.

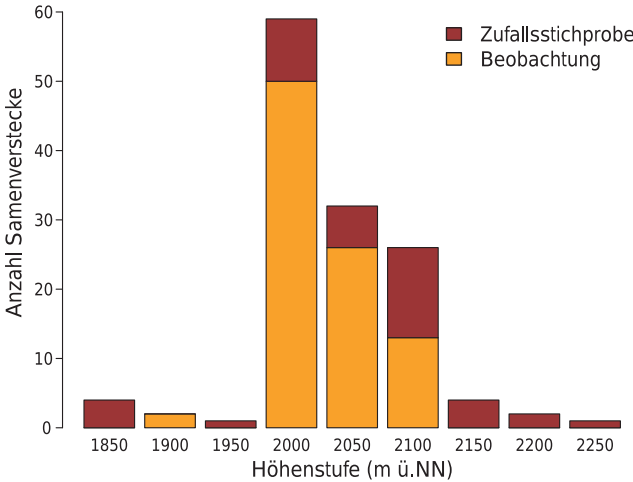
**Statistische Analysen.** Ziel der Analyse war es, zu testen, unter welchen mikroklimatischen Be-

dingungen die Tannenhäher ihre Samenverstecke bevorzugt anlegen. Hierzu wurde ein Generalisiertes Lineares Gemischtes Modell (GLMM) verwendet. Als binäre abhängige Variable wurden die Versteckorte aus Beobachtungen und Zufallsstichproben gegenüber den Nicht-Versteckorten aus den Zufallsstichproben genutzt. Die erklärenden Variablen (fixed effects) im Modell waren die Umweltvariablen (d. h. Kronendachöffnung, Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, Bodenvegetation, Hangneigung, Stickstoffverfügbarkeit, Abstand zur nächsten fertilen Zirbelkiefer), das untersuchte Tal (d. h. Flüela versus Sertig) und die Methode der Datengewinnung (Beobachtungen versus Zufallsstichproben). Um Multikollinearität zu vermeiden, wurden alle Umweltvariablen mit Hilfe der Produkt-Moment-Korrelation nach Bravais-Pearson auf Korrelation überprüft (Wollschläger 2013). Die Höhenstufe wurde dem Modell als zufälliger Faktor (random effect) hinzugefügt. Um die Umweltvariablen sinnvoll vergleichen zu können, wurden alle Variablen standardisiert und zentralisiert (Mittelwert = 0, Standardabweichung = 1). Aus dem Modell wurden schrittweise alle nicht-signifikanten ( $p > 0,05$ ) Prädiktoren entfernt (backwards selection). Zur Validierung des Modells gegenüber dem Null-Modell wurde Akaikes Informationskriterium (AIC) verwendet (Burnham et al. 2010). Kleinere AIC-Werte sprechen für eine bessere Anpassung des Modells (Wollschläger 2013). Zur statistischen Analyse wurde das Programm R verwendet (R Development Core Team 2014).

## Ergebnisse

Insgesamt konnten 80 Versteckanlagen beobachtet werden. In 35 % der Beobachtungsdurchgänge wurde mindestens ein Versteckvorgang aufgenommen, maximal wurden sieben Versteckvorgänge pro Durchgang beobachtet. Zusätzlich wurden 11 Versteckvorgänge durch Kamerafallen aufgezeichnet. Die Auswertung der Zufallsstichproben ergab eine deutlich geringere Anzahl von Versteckorten im Vergleich zu den Beobachtungen. In 41 von 400 Zufallsstichproben (10 %) wurden Samenverstecke nachgewiesen, die von Tannenhähern angelegt worden waren. Somit wurden insgesamt 132 Verstecke festgestellt.

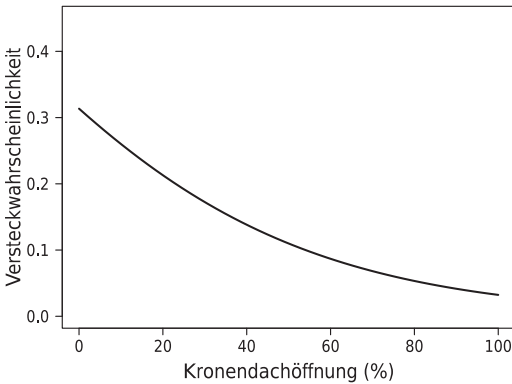
Die Verteilung aller Samenverstecke erstreckte sich beinahe über den gesamten Höhengradienten. Mit Ausnahme der höchsten Stufe (2.300 m ü.NN) konnten in allen Höhenlagen Versteckorte



**Abb. 4.** Anzahl der Samenverstecke des Tannenhähers entlang des Höhengradienten. Orangefarbene Säulen stellen beobachtete Samenverstecke dar, rote Säulen solche, die aus Zufallsstichproben hervorgegangen sind. – *Distribution of observed seed caches deposited by Spotted Nutcrackers along the elevational gradient. Orange bars represent caches detected by observations, red bars those detected by random sampling.*

nachgewiesen werden (Abb. 4). Diese konzentrierten sich jedoch deutlich auf Hanglagen zwischen 2.000 und 2.100 m ü.NN. Hier wurden 89 % aller Verstecke aufgenommen, allein 59 Verstecke wurden auf 2.000 m ü.NN festgestellt. Höhenstufen unterhalb von 2.000 bzw. oberhalb von

2.100 m ü.NN wurden von den Tannenhähern nur selten zur Anlage der Samenverstecke genutzt. Hier wurden insgesamt nur 15 Verstecke aufgenommen (11 % aller Verstecke). Oberhalb der Waldgrenze (> 2.100 m ü.NN) wurden sieben Versteckorte (5 %) registriert. Nach der Entfernung aller nicht-signifikanten ( $p > 0,05$ ) Variablen aus dem Modell blieb einzig die Variable Kronendachöffnung als signifikanter Prädiktor für die Anlage der Samenverstecke erhalten. Eine höhere Kronendachöffnung hatte einen negativen Effekt auf die Versteckwahrscheinlichkeit, d. h. die Tannenhäher legten ihre Samenverstecke überwiegend in dunklen, vom Kronendach beschatteten Bereichen an. Der niedrigere AIC-Wert des finalen GLMM im Vergleich zum Nullmodell zeigte die bessere Passung des finalen Modells (Koeffizient: -1,13; AIC: 407,16; AIC-Differenz zum Nullmodell: 21;  $P < 0,001$ ). Für Bereiche mit einer mittleren Kronendachöffnung (Werte zwischen 40 und 60 %) ergab das Modell eine vorhergesagte Versteckwahrscheinlichkeit von 11 %. In Bereichen mit geringer Beschattung durch Bäume (Kronendachöffnung > 95 %) sank die Versteckwahrscheinlichkeit auf 3 %. Die höchste vorhergesagte Versteckwahrscheinlichkeit (> 30 %) besaßen lichtarme Standorte (Kronendachöffnung < 5 %; Abb. 5).



**Abb. 5.** Effekt der Baumkronendachöffnung auf die Versteckwahrscheinlichkeit des Tannenhähers. Steigende Werte der Kronendachöffnung üben einen negativen Einfluss auf die Versteckwahrscheinlichkeit aus. Dargestellt sind die vorhergesagten Werte des GLMM. – *Effect of canopy openness on the probability of seed caching by Spotted Nutcrackers. An increase in canopy openness negatively affects the probability of caching. Plotted are model predictions of the GLMM.*

### Diskussion

Das Versteckverhalten des Tannenhähers variierte entlang des Höhengradienten. Mittlere Höhenlagen wurden zur Anlage von Samenverstecken stark bevorzugt. Unsere Ergebnisse zeigten, dass

die Auswahl der Versteckorte allein von der Kronendachöffnung abhängig war. Die höchste Versteckwahrscheinlichkeit wurde für Orte mit hoher Beschattung durch das Kronendach vorhergesagt. Im Gegensatz zur Hypothese der zielgerichteten Samenausbreitung, konnte kein überproportionaler Transport von Samen der Zirbelkiefer an für die Keimung besonders geeignete Standorte nachgewiesen werden.

Tannenhäher legen ihre Samenverstecke ausschließlich im eigenen Revier an (Mattes 1978). So werden lange Wegstrecken bei der späteren Nutzung vermieden. Hohe Konzentrationen der Samenverstecke sollten sich folglich in Bereichen mit hoher Revierdichte finden. Schmid et al. (1998) konnten die höchsten Revierdichten von Tannenhähern im Bereich mittlerer Höhenstufen nachweisen, was die hohe Versteckaktivität in mittleren Höhenlagen in unserer Studie bestätigt. Die Baumartenzusammensetzung wird hier von der Zirbelkiefer dominiert. Die Lärche erreicht ihre obere Verbreitungsgrenze und tritt nur noch vereinzelt auf. Für den Tannenhäher ergeben sich somit Habitate mit einer günstigen Ressourcenverfügbarkeit. Die hohe Dichte fertiler Zirbelkiefern ermöglicht dem Vogel eine effiziente Ernte der Zirbelkiefersamen. Die hohe Revierdichte in den mittleren Höhenlagen kann möglicherweise also auf die gute Ressourcenverfügbarkeit zurückgeführt werden.

Die Bevorzugung von Bereichen mit geringer Kronendachöffnung zur Anlage von Samenverstecken steht möglicherweise in Verbindung mit der Haltbarkeit der Samen. Sobald die durch den Tannenhäher versteckten Samen keimen, können diese nicht mehr als Nahrung genutzt werden. Aus diesem Grund ist es wahrscheinlich, dass die Vögel bei der Versteckanlage eine besondere Präferenz für Orte haben, die für die Keimung der Zirbelkiefer ungünstig sind. Neuschulz et al. (2015) konnten in Keimungsexperimenten nachweisen, dass neben der Bodenfeuchte vor allem die Lichtverfügbarkeit über die erfolgreiche Etablierung von Keimlingen der Zirbelkiefer bestimmt. Frühere Studien haben bereits gezeigt, dass die Verderblichkeit von Nahrung oftmals die selektive Auswahl der Versteckorte von vorratshaltenden Nagetieren bestimmt (Reichmann 1988, Hadj-Chikh et al. 1996). Ein weiterer Grund für die Anlage von Samenverstecken unter dichter Kronenbedeckung könnte der daraus resultierende Schutz gegenüber hohen Schneedecken sein. Dichte Baumkronen verhindern im Winter

die Akkumulation von Schnee, sodass der Tannenhäher bei der winterlichen Nutzung weniger Energie aufwenden muss, um die Samenverstecke zu erreichen.

Die bevorzugte Anlage von Verstecken an Orten mit hoher Kronenbedeckung hat möglicherweise negative Effekte auf das Regenerationspotenzial der Zirbelkiefer, die eher lichte und offene Orte zur Etablierung benötigt (Neuschulz et al. 2015). Diese Ergebnisse stehen somit im Gegensatz zu Studien, die eine positive Wirkung von vorratshaltenden Tieren auf die Regeneration von Pflanzen zeigten (z. B. Briggs et al. 2009). Jedoch ist wichtig zu betonen, dass der Tannenhäher der einzig wirkungsvolle Ausbreitungsvektor der Zirbelkiefer ist. Ohne die Tätigkeit des Tannenhähers würden sich die Zapfen der Zirbelkiefer nur schwer vom Baum lösen und folglich gravitativ nur hangabwärts rollen können. Auf der Bodenoberfläche liegend, wären sie einem hohen Prädationsdruck durch Nagetiere ausgesetzt. Andere Arten, wie der Kleiber *Sitta europaea*, verschiedene Spechte oder Nagetiere nutzen zwar ebenfalls die Samen der Zirbelkiefer und legen teilweise auch Samenverstecke an (Mattes 1978). Im Vergleich zum Tannenhäher ist die Anzahl der versteckten Samen durch diese Tierarten jedoch äußerst gering.

Im Untersuchungsgebiet wurden zahlreiche Keimlinge und Schösslinge gefunden, die nur aus Häherverstecken hervorgegangen sein können. Daraus lässt sich folgern, dass trotz der überwiegenden Vorteile des Tannenhähers das System Zirbelkiefer – Tannenhäher in seinem Zusammenwirken offenbar nicht eingeschränkt ist. Der geringe Anteil an Samen, der vom Tannenhäher in günstige Mikrohabitate ausgebreitet wird, reicht offensichtlich aus, um eine nachhaltige Verjüngung der Zirbelkiefer sicherzustellen. Der langen Lebensdauer der Zirbelkiefer sowie dem Phänomen der Mastjahre kommt vermutlich in diesem Kontext eine wichtige Bedeutung zu.

In Zukunft wird die Beziehung zwischen Zirbelkiefer und Tannenhäher möglicherweise durch den Klimawandel beeinflusst werden. Obwohl die Prognostizierung des zukünftigen Klimas in Gebirgsräumen durch die vielfältige Topografie erschwert ist, werden für die Alpen erhöhte Temperaturen und damit verbundene höhere winterliche Niederschläge als Regen sowie geringere sommerliche Niederschläge vorhergesagt (Beniston 2003, Gobiet et al. 2014). Geringmächtige Schneedecken würden dem Tannenhäher die

Nutzung der angelegten Samenverstecke erleichtern. Zusätzlich stiege möglicherweise die Wiederfundrate des Hähers mit sinkender Schneedeckmächtigkeit (Mattes 1978). Dies könnte dazu führen, dass eine geringere Anzahl von Zirbelkiefersamen im Boden verbleibt und potenziell keimen könnte. Zudem muss aber auch die Wirkung des Klimawandels auf die Populationen des Tannenhähers berücksichtigt werden. Studien zur Vulnerabilität von Vogelpopulationen gegenüber Klimaveränderungen haben gezeigt, dass der Tannenhäher eine der zehn Vogelarten ist, deren Anzahl im Zeitraum 1980 bis 2005 am stärksten abgenommen hat (Gregory et al. 2009).

### Zusammenfassung

Die Samenausbreitung von Pflanzen durch voratshaltende Tiere ist ein weit verbreitetes Phänomen. Dabei ist es für die Pflanze von entscheidender Bedeutung, wo im Umweltraum das Tier seine Samenverstecke anlegt, da das Mikroklima hohen Einfluss auf die Etablierungswahrscheinlichkeit der Pflanze hat. In dieser Studie untersuchten wir das Versteckverhalten des Tannenhähers *Nucifraga caryocatactes* in Bezug auf die mikroklimatischen Bedingungen der Versteckorte. Tannenhäher bilden eine mutualistische Lebensgemeinschaft mit der Zirbelkiefer *Pinus cembra*. Die Samen der Zirbelkiefer stellen die wichtigste Nahrungsquelle des Tannenhähers dar, der gleichzeitig der wichtigste Samenausbreiter der Zirbelkiefer ist. Das Versteckverhalten des Tannenhähers wurde von August bis September 2014 in den Schweizer Zentralalpen entlang eines Höhengradienten von 1.850 bis 2.300 m ü.NN beobachtet. Um Versteckorte von Nicht-Versteckorten unterscheiden zu können, nahmen wir zusätzlich standardisierte Bodenproben, die wir auf von Tannenhähern versteckte Zirbelkiefersamen hin untersuchten. An Versteckorten und Nicht-Versteckorten wurden bestimmte Umweltvariablen (Kronendachöffnung, Bodenfeuchte, Bodenvegetation, Hangneigung, Verfügbarkeit von Stickstoff, Abstand zur nächsten fertilen Zirbelkiefer) erfasst. Wir testeten, ob das Mikrohabitat einen signifikanten Einfluss auf das Versteckverhalten hatte. Tannenhäher legten Samenverstecke am häufigsten zwischen 2.000 und 2.100 m ü.NN an. Die Vögel bevorzugten Versteckorte, die eine geringe Kronendachöffnung aufwiesen, z. B. in der Nähe von Baumstämmen. Frühere Studien zeigten eine hohe Etablierungswahrscheinlichkeit von Zirbelkieferkeimlingen bei

hoher Kronendachöffnung. Somit deuten unsere Ergebnisse darauf hin, dass das Versteckverhalten der Tannenhäher nicht nur von Vorteil für die Verjüngung der Zirbelkiefer sein könnte. Sobald die Samen gekeimt sind, können sie vom Tannenhäher nicht mehr als Nahrungsquelle genutzt werden. Aus diesem Grund wählt der Tannenhäher möglicherweise bevorzugt Versteckorte mit geringer Etablierungswahrscheinlichkeit, um der Verderblichkeit seiner Nahrung vorzubeugen.

**Dank.** Wir danken allen Landbesitzern für die Unterstützung unserer Feldforschung. Lisa Braasch, Sarah Göttlich, Felix Günther und Dominik Merges halfen bei der Feldarbeit. Felix Närmann dankt der Firma Bergans für die großzügige Ausrüstungsunterstützung. Dieses Forschungsprojekt wurde finanziert von der Daimler- und Benz-Stiftung und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG). Einhard Bezzel und Bernd Leisler gaben wertvolle Kommentare zu einer früheren Version des Manuskriptes.

### Literatur

- Adams J (2010) Vegetation – climate interaction. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Bauer HG, Bezzel E, Fiedler W (2012) Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Aula-Verlag, Wiebelsheim
- Beniston M (2003) Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. *Climatic Change* 59: 5–31
- Boden S, Pyttel P, Eastaugh, CS (2010) Impacts of climate change on the establishment, distribution, growth and mortality of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.). *iForest – Biogeosciences and Forestry* 3: 82–85
- Braun-Blanquet J (1964) Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Springer Verlag, Wien
- Briggs J, Vander Wall S, Jenkins S (2009) Forest rodents provide directed dispersal of Jeffrey pine seeds. *Ecology* 90: 675–687
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2010) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 23–35
- Cernusca A (1976) Bestandsstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. *Oecol Plant* 11: 71–102



- Ellenberg H, Leuschner C (2010) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Gobiet A, Kotlarski S, Beniston M, Heinrich G, Rajczack J, Stoffel M (2014) 21st century climate change in the European alps – a review. *Science of the Total Environment* 493: 1138–1151
- Gottfried M, Pauli H, Grabherr G (1998) Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: A new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Research* 30: 207–221
- Gregory R, Willis S, Jiguet F, Vorisek P, Klavanova A, Van Strien A, Huntley B, Collingham Y, Couvet D., Green R (2009) An indicator of the impact of climatic change on European bird populations. *PLoS ONE* 4: e4678. doi:10.1371/journal.pone.0004678
- Hadj-Chikh L, Steele M, Smallwood P (1996) Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypotheses. *Animal Behaviour* 52: 941–948
- Holtmeier F-K (2002) Tiere in der Landschaft – Einfluss und ökologische Bedeutung. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Howe H, Smallwood J (1982) Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228
- Iida S (2004) Indirect negative influence of dwarf bamboo on survival of *Quercus* acorn by hoarding behavior of wood mice. *Forest Ecology and Management* 202: 257–263
- Körner C (2003) *Alpine Plant Life – Functional ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg.
- Mattes H (1978) *Der Tannenhäher im Engadin – Studien zu seiner Ökologie und Funktion im Arvenwald*. Münstersche Geographische Arbeiten 2. Paderborn
- Mattes H (1982) Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. *Berichte Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen* 241. Birmensdorf, Schweiz
- Millard P (1996) Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 159: 1–10
- Neuschulz EL, Mueller T, Bollmann K, Gugerli F, Böhning-Gaese K (2015) Seed perishability determines the caching behaviour of a food hoarding bird. *Journal of Animal Ecology* 84: 71–78
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Wien. URL <http://www.R-project.org/>
- Reichmann O (1988) Caching behaviour by eastern woodrats, *Neotoma floridana*, in relation to food perishability. *Animal Behaviour* 36: 1525–1532
- Roll-Hansen, F. (1989) *Phacidium infestans*. *European Journal of Forest Pathology* 19: 237–250.
- Schmid H, Lider R, Naef-Daenzer B, Graf R, Zbinden N (1998) *Schweizer Brutvogelatlas – Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996*. Schweizerische Vogelwarte, Sempach
- Taiz L, Zeiger E (2010) *Plant physiology*. Verlag Sinauer Associates, Sunderland
- Tomback DF (1980) How Nutcracker find their seed stores. *Condor* 82: 10–19
- Ulber M, Gugerli F, Bozic G (2004) EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for Swiss stone pine (*Pinus cembra*). International Plant Genetic Resources Institute. Rom
- Vittoz P, Engler R (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117: 109–124
- Wenny D, Levey D (1998) Directed seed dispersal by Bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 6204–6207
- Wollschläger D (2013) *Grundlagen der Datenanalyse mit R – Eine anwendungsorientierte Einführung*. Springer Berlin, Heidelberg
- Zhang H, Luo Y, Steele MA, Yang Z, Wang Y, Zhang Z (2013) Rodent-favored cache sites do not favor seedling establishment of shade-intolerant wild apricot (*Prunus armeniaca* Linn.) in northern China. *Plant Ecology* 214: 531–543

Eingegangen am 22. November 2016

Angenommen nach Revision am 19. Januar 2017



**Felix Närmann**, Jg. 1990 (links). Bachelorstudium der Geografie an der LMU München. Bachelorarbeit über das Versteckverhalten des Tannenhähers. Seit 2015 Master-Studium Landschaftsökologie und Naturschutz an der Universität Greifswald. Mitarbeit in verschiedenen Monitoring- (Wasservogelzählung, Brutvogelkartierung) und Vogelschutz-Projekten (Kornweihen und Wiesenbrüter auf den Ostfriesischen Inseln).

**Carola Küfmann**, Jg. 1966 (Mitte). Studium Geografie, Bodenkunde und Geologie an der LMU München. Außerplanmäßige Professorin am Lehrstuhl für Geografie und Landschaftsökologie. Habilitation 2004: Flugstaubbeeinflusste Böden im Karst unter besonderer Berücksichtigung der äolischen Dynamik. Unveröffentlichte Habilitationsschrift zum Erreichen der *venia legendi*. Aktuelle Forschungen zur Hochgebirgsökologie, Karst- und Bodenbildung sowie zum Naturgefahrenpotenzial und zur Verwitterungsdynamik.

**Eike Lena Neuschulz**, Jg. 1983 (rechts). Studium der Biologie und Promotion an der Philipps-Universität Marburg über die Biodiversität von Vogel- und Insektengemeinschaften und Ökosystemfunktionen entlang von Landnutzungsgradienten in südafrikanischen Küstenwäldern. Seit 2011 wissenschaftliche Assistentin am Senckenberg Biodiversität- und Klimaforschungszentrum Frankfurt. Seit 2012 Forschungen zu den Interaktionen zwischen Tannenhäher und Zirbelkiefer in den Schweizer Zentralalpen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [55\\_2-3](#)

Autor(en)/Author(s): Närmann Felix, Küfmann Carola, Neuschulz Eike Lena

Artikel/Article: [Präferenzen des Tannenhähers \*Nucifraga caryocatactes\* beim Anlegen von Samenverstecken 89-98](#)