

ANDREAS SEWITZ, Halle  
SIEGFRIED KLAUS, Jena

## Besiedlung isolierter Waldinseln im Vorland des Böhmerwaldes durch das Haselhuhn (*Bonasa bonasia*)

### Einleitung

In vielen Ländern Europas ist das Haselhuhn in starkem Rückgang begriffen oder gar schon ausgestorben. Die wichtigste Ursache für diese negative Entwicklung ist die Veränderung des Lebensraums durch den Menschen. Neben einer Qualitätsverminderung trägt vor allem die zunehmende Fragmentierung von Habitaten zur Gefährdung dieses kleinen Rauhfußhuhns bei. Die Habitatzerstückelung schließt eine Verkleinerung günstiger Habitatfragmente und eine wachsende Isolation der Teilflächen ein (HAILA & HANSKI 1984; WILCOVE et al. 1986).

Wie aus 25-jährigen Langzeitstudien von KLAUS (1991, 1995) hervorgeht, befindet sich beiderseits der tschechisch-deutschen Grenze im Böhmerwald noch eine stabile Haselhuhnpopulation (geschätzte Bestandsgröße 2000- 4000 Vögel), die neben dem alpinen Areal das bedeutendste Haselhuhnvorkommen in Mitteleuropa darstellt. Am nordöstlichen Rand des langgestreckten, geschlossen bewaldeten Gebirges löst sich die Waldlandschaft in zahllose Waldinseln verschiedener Größe und unterschiedlichen Isolierungsgrades auf. Die Trennung dieser Waldinseln von der geschlossenen Waldlandschaft wird durch Wiesen, Felder, Siedlungen und Verkehrswege bedingt.

Ziel dieser Arbeit war es, die Besiedlung ausgewählter Waldinseln durch das Haselhuhn zu

untersuchen. Unter anderem standen dabei folgende Schwerpunkte im Vordergrund:

1. Wie groß sind die vom Haselhuhn besiedelten Inseln, wie weit sind sie vom geschlossenen Wald entfernt, d.h., welche Entfernungen über offene Flächen können Haselhühner überbrücken? Dabei sollte auch geprüft werden, ob das Haselhuhn Strukturelemente der Landschaft wie Hecken oder Bachufervegetation als Korridor nutzt.

2. Wie sind die Lebensräume beschaffen, die das Haselhuhn in den Waldinseln des Vorderen Böhmerwaldes nutzt?

Die Resultate dieser Arbeit sollen als Grundlage für eine Lebensraum - Optimierung und als Basis für die Planung von Habitatvernetzungsmaßnahmen im Gebiet des Böhmerwaldes dienen. Weiterhin können sie im Rahmen des einzigen Projekts zur Wiederansiedlung des Haselhuhns in Mitteleuropa, im Südharz, aber auch für die Optimierung von Schutzmaßnahmen für stark zersplitterte Haselhuhnareale im Rheinischen Schiefergebirge oder im Schwarzwald praktische Anwendung finden.

### Material, Methoden und Untersuchungsgebiet

Die Freilanduntersuchungen wurden vom 9. August bis 25. September 1995 und vom 8. Mai bis 25. Oktober 1996 durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet (Abb. 1) erstreckt sich von NW nach SE über eine Strecke von ca.

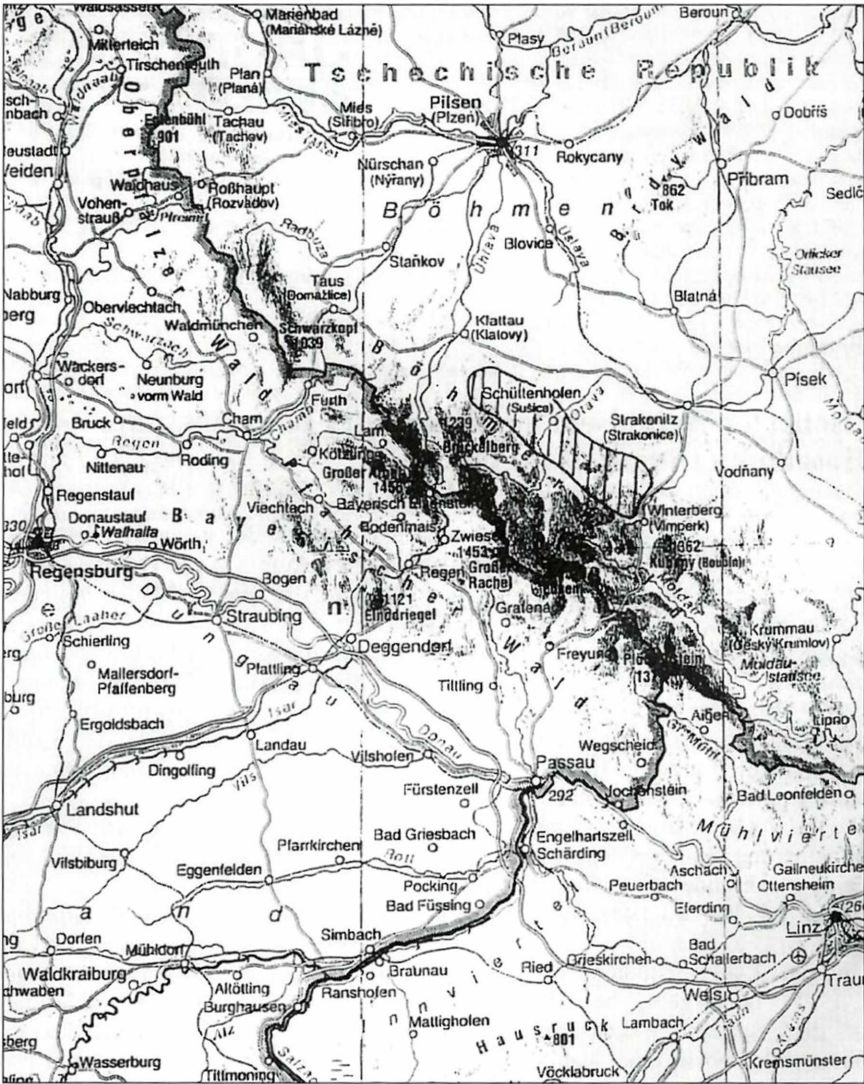


Abb. 1 Lage des Untersuchungsgebietes im Vorland des Böhmerwaldes (Šumava)

40 km Luftlinie (49° 7' - 49° 15' n. Br. und 13° 15' - 13° 45' ö. L.). Die Gesamtfläche aller untersuchten Waldinseln beträgt rund 8.600 ha.

### Nachweis von Haselhühnern

Aufgrund seiner heimlichen Lebensweise sind Untersuchungen am Haselhuhn meist nur mit viel Mühe und hohem Zeitaufwand durchzuführen. Die Art kann entweder direkt durch Sichtbeobachtungen oder Verhören oder indi-

rekt durch Funde der Huderpfannen, Mauserfedern, Losung und Fußabdrücke nachgewiesen werden. Eine direkte Methode ist der Nachweis spontaner Lautäußerungen oder die Provokation von Gesang bzw. von Flattersprüngen mit Hilfe der Lockpfeife. Letztere Methode wurde auch für die Untersuchungen zu dieser Arbeit genutzt. Je geringer allerdings die Siedlungsdichte ist, umso seltener reagieren Haselhühner spontan oder auf die Locke (vgl. BERGMANN et al. 1996). Im Falle dieser



Arbeit wurde eine von SWENSON (1991b) verfeinerte Methode benutzt.

### Bestimmung von Entfernungen und Flächengrößen

Die Messung der Entfernungen zwischen benachbarten Waldinseln bzw. zum geschlossenen Wald wurde nach zwei verschiedenen Methoden durchgeführt:

1. Anhand der Forstkarten (Maßstab 1:10 000 bzw. 1:15 000) wurde mit dem Lineal jeweils der kürzeste Abstand einer Waldinsel von der geschlossenen Waldzone bzw. von nächstliegenden benachbarten Inseln gemessen.

2. Mit einem Laser - Entfernungsmesser (Bushnell Litespeed 400) wurden die mit dem Kartenmaterial ermittelten Entfernungswerte im Gelände überprüft. Bei dieser Methode berechnet der Entfernungsmesser mit Hilfe elektronischer Infrarot-Impulse die Distanz zum angepeilten Objekt (z.B. Waldkante) und zeigt den berechneten Wert mit hoher Genauigkeit ( $\pm 1$  m) auf einer LCD-Anzeige an. Die Flächengrößen der Waldinseln wurden mit einem Kemten-Planimeter nach topografischen Karten (1:50 000) bestimmt. Waldinseln unter 20 ha Größe wurden am Kopiergerät nachvergrößert, um eine genauere Flächenermittlung zu erreichen

### Vegetationsaufnahmen zur Habitatcharakterisierung

Insgesamt wurden in 32 Waldinseln (davon 11 besiedelt und 21 unbesiedelt) die Lebensräume nach der Methode von SWENSON & KLAUS (in Vorb.) analysiert. Dabei bilden sieben Vegetationsaufnahmekreise (Radius 10 m) ein Raster, bei dem ein zentraler Punkt (dem Nachweisort am nächsten gelegen) von 6 Kreisen umgeben ist (Abb. 1). Je Probekreis wird eine Fläche von  $314 \text{ m}^2$  erfaßt, woraus sich für das ganze Raster eine Fläche von  $2198 \text{ m}^2$  ergibt.

In den besiedelten Waldinseln wurde die zentrale Kreisfläche nahe an den Nachweisort gelegt. In den unbesiedelten Waldinseln wurde die Lage der mittleren Fläche willkürlich festgelegt. Das Raster wurde aber immer so platziert, daß sich für die jeweilige Waldinsel ein repräsentativer Mittelwert der Habitatausstat-

tung ergab. Die anderen kreisförmig angeordneten Probeflächen wurden jeweils mit einem Kompaß angepeilt. Die Entfernungen vom Zentralkreis zu den Satellitenkreisen wurden mit Hilfe des Laser-Entfernungsmessers bestimmt, was auch in dichteren Beständen problemlos gelang.

Im zentralen Kreis eines Probeflächenrasters wurden jeweils zu Beginn der Habitatcharakterisierung die Hangneigung geschätzt und die Exposition mit einem Kompaß bestimmt. Des weiteren wurden von den dominierenden Baumarten der Brusthöhendurchmesser (in 1,40 m Höhe) an solchen Stämmen ermittelt, die in etwa dem Bestandsdurchschnitt entsprachen. Als technisches Hilfsmittel zur Bestimmung des Brusthöhendurchmessers diente ein handelsübliches Maßband.

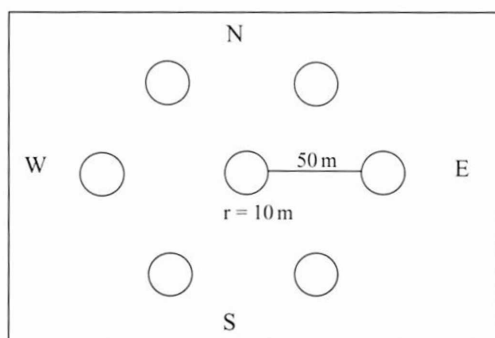


Abb. 2 Schematische Darstellung der Größe und Anordnung der Probeflächen zur Habitatcharakterisierung

Das Bestandsalter wurde geschätzt. In allen Probekreisen wurde anschließend die Anzahl der Bäume, getrennt nach Arten, aufgenommen. Danach wurden tote Bäume (liegend/stehend) ausgezählt und ihr Durchmesser mit einem Maßband bestimmt. Sowohl die Anzahl der lebenden als auch der toten Baumstämme wurden auf 1 ha umgerechnet. Abschließend wurde der Deckungsgrad der Krautschicht (in %) abgeschätzt (Ergebnisse hier nicht dargestellt).

### Ergebnisse

#### Besiedlung der Waldinseln

Von insgesamt 59 untersuchten Waldinseln waren 15 durch das Haselhuhn besiedelt. Der

tieftste Nachweisort befand sich auf einer Höhe von 590 m ü. NN, der höchste lag bei 845 m ü. NN. Demnach entfällt der überwiegende Anteil (67 %) der Nachweisorte auf Tal- und Hanglagen (bis ca. 700 m ü. NN), 33 % befanden sich auf der Höhenstufe des herzynischen Bergmischwaldes (bis ca. 900 m ü. NN). 70 % aller Besiedlungsnachweise in den Waldinseln waren indirekter Art, d.h. sie gelangen in Form von Huderpfannen, Losung, Mauserfedern und Fußabdrücken. In 30 % aller Fälle wurde das Haselhuhn direkt (durch Sicht oder Verhören) nachgewiesen. Insgesamt konnten im Untersuchungsgebiet fünf Gesperre (Mutterfamilien) durch Huderpfannen und/oder Kükenfedern nachgewiesen werden.

### Waldinselgröße

Die Flächengrößen der untersuchten Waldinseln variierten zwischen 6,6 und 790 ha. Die größte besiedelte Insel umfaßte 790 ha, die kleinste war 17,6 ha groß, woraus auf die „kri-

tische Inselgröße“, unterhalb derer eine Besiedlung unter den Bedingungen des Böhmerwaldes nicht mehr möglich ist, geschlossen werden kann. Immerhin wurden 10 Waldinseln geprüft, die kleiner als 15 ha und unbesiedelt waren. Diese könnten mindestens als „Trittschnecken“ vorübergehende Bedeutung besitzen. Abb. 3 zeigt die Größenklassenverteilung der 59 Waldinseln, getrennt nach „besiedelt“ und „unbesiedelt“. Leider gelang es nicht, für alle Größenklassen gleichviele Inseln in die Untersuchung einzubeziehen. Für die besonders interessanten Inselgrößen (bis 80 ha) belegt der Besiedlungsquotient ( $B_q = \text{Zahl der besiedelten Inseln} / \text{Zahl der untersuchten Inseln}$ ) immerhin eine steigende Besiedlungswahrscheinlichkeit mit zunehmender Waldinselgröße. So betragen die  $B_q$ -Werte für die Größenklasse < 40 ha 0,17; für 40-60 ha 0,25; für 60-80 ha 0,33; für Insel über 200 ha sogar 0,44. Die dazwischenliegenden Größenklassen sind wegen zu geringer Anzahlen der untersuchten Inseln nicht aussagekräftig.

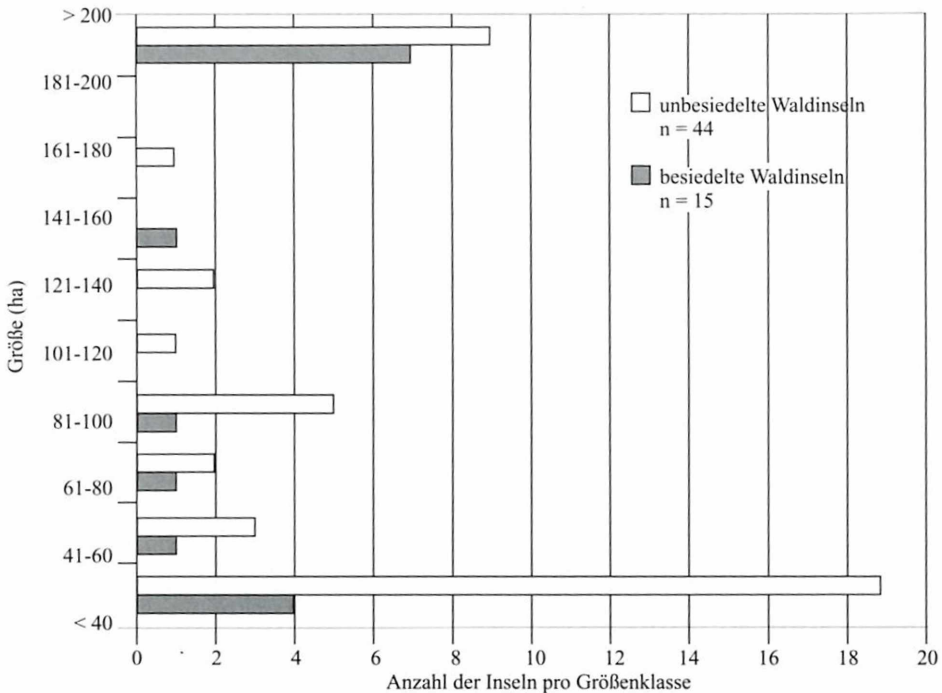


Abb. 3 Größenklassenverteilung aller untersuchten Waldinseln (besiedelt und unbesiedelt)

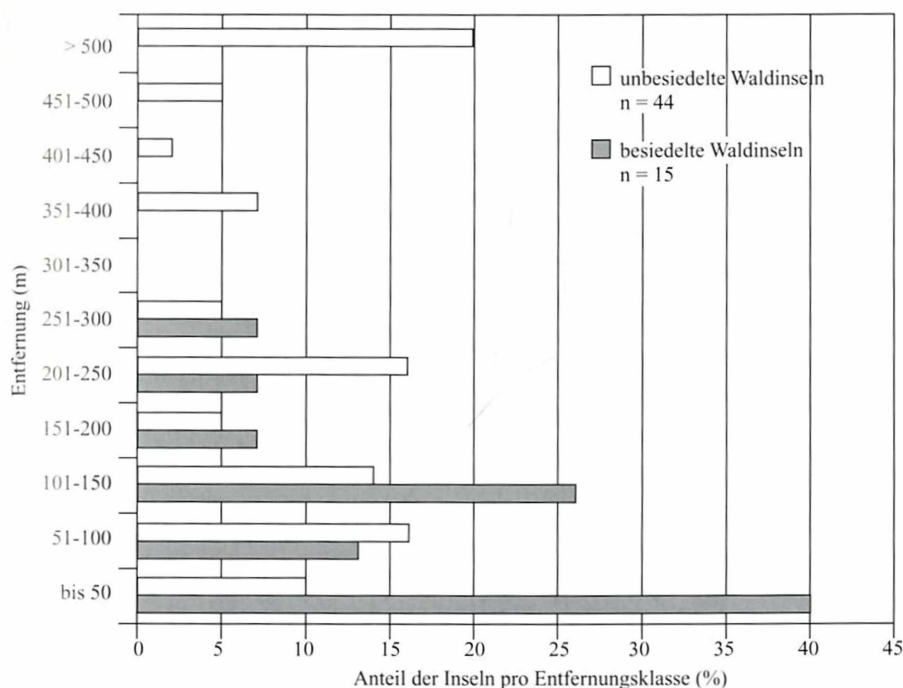


Abb. 4 Mindestbreite der durch das Haselhuhn zu überwindenden Offenlandstrecke (besiedelte und unbesiedelte Waldinseln)

### Entfernungen zwischen den untersuchten Waldinseln bzw. zwischen Waldinseln und geschlossenem Wald

Aus den Untersuchungen von ÅBERG et al. (1995) in Schweden geht hervor, daß neben der Waldinselgröße die Entfernung zum nächsten besiedelten Waldgebiet die bedeutendste Variable ist, welche die Besiedlung durch das Haselhuhn beeinflusst. In Abb. 4 wird die jeweils kürzeste Entfernung einer Waldinsel zum geschlossenen Wald oder zur nächsten besiedelten Waldinsel gezeigt. Zur besseren Übersicht wurden die Entfernungen in Klassen eingeteilt.

Der größte Abstand einer besiedelten Insel vom geschlossenen Wald bzw. von einer anderen besiedelten Waldinsel (d.h., die größte Breite der zu überwindenden Offenlandstrecke) betrug in einem Fall 240 m. Eine einzige besiedelte Waldinsel (Nr. 39) ist mit 300 m noch weiter von der geschlossenen Waldzone entfernt. Allerdings existiert an der

Nordkante dieser Waldinsel eine korridorartige Verbindung über bachbegleitende Gehölze des Flusses Spulka, die dem Haselhuhn offenbar die Überbrückung dieser großen Offenlandstrecke ermöglichte.

Aus Abbildung 4 ist zu entnehmen, daß die meisten besiedelten Waldinseln (53 %) in der Entfernungsklasse von 0 bis 50 m vertreten sind. Von den 44 nicht besiedelten Waldinseln sind 66 % weiter als 400 m vom nächsten besiedelten Waldgebiet entfernt. 13 Waldinseln (29 %) liegen unterhalb der 240-m Grenze und wären demnach für das Haselhuhn potentiell erreichbar, so daß der fehlende Nachweis für eine Besiedlung andere Ursachen haben muß.

### Ergebnisse der Habitatcharakterisierung

Das Haselhuhn stellt als spezialisierter Dickichtbewohner ganz besondere Anforderungen an die Struktur des Waldes und reagiert besonders sensibel auf Veränderungen seines Lebensraumes (BERGMANN et al. 1996). Die



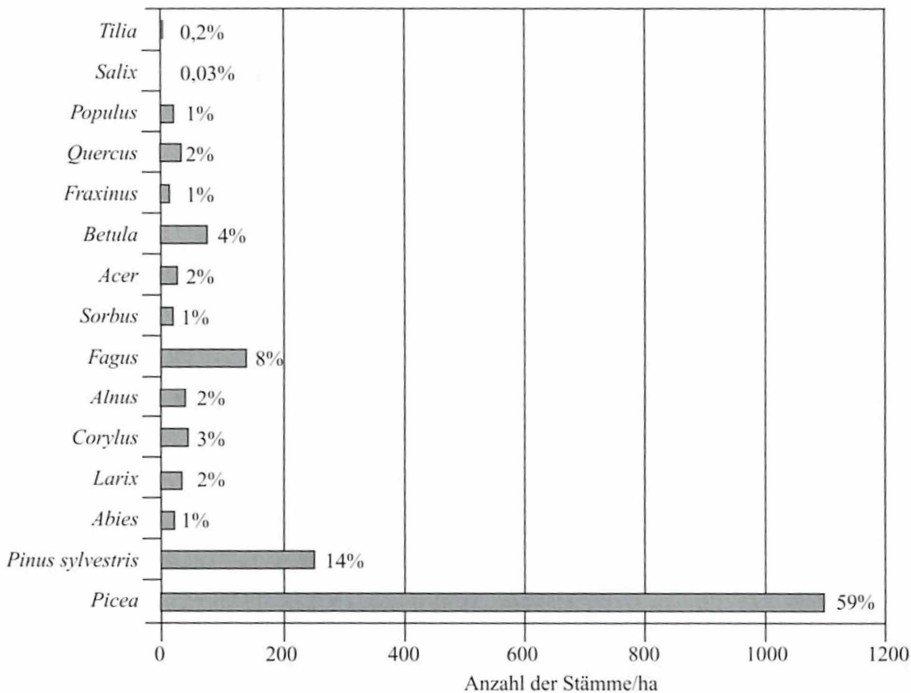


Abb. 5 Baumartenanteile (%) und Stammzahlen für die einzelnen Baumarten (pro ha) in den besiedelten Waldinseln (Mittelwerte aller Probekreise aller untersuchten Inseln)

Charakterisierung der vom Haselhuhn genutzten Habitate stellte daher ein besonderes Ziel dieser Arbeit dar.

Zur Charakterisierung der Habitate wurde in insgesamt 32 Waldinseln die Vegetation nach dem oben beschriebenen Verfahren aufgenommen. Von den charakterisierten Waldinseln waren 11 durch das Haselhuhn besiedelt, 21 nicht besiedelt. Aufgrund der geringen Höhenlage war der Laubholzanteil in allen Inseln hoch, so daß besiedelte und unbesiedelte Waldinseln nur geringe Vegetationsunterschiede aufwiesen.

## Anteile der Baumarten in den Waldinseln

### Besiedelte Waldinseln

Wie Abbildung 5 zeigt, waren die dominierenden Baumarten in den besiedelten Waldinseln Fichte *Picea abies* (59 %) und Kiefer *Pinus sylvestris* (14 %). Mit abnehmender Häufigkeit folgten Buche *Fagus silvatica* (8 %) und Birke *Betula pendula* (4 %). Erle *Alnus glutinosa*,

Lärche *Larix europaea*, Ahorn *Acer pseudo-platanus*, Eiche *Quercus spec.* und Hasel *Corylus avellana* waren wesentlich seltener und traten zu etwa gleichen Anteilen (2 %) auf.

Nur in einzelnen Probekreisen konnte man Tanne *Abies alba*, Eberesche *Sorbus aucuparia*, Esche *Fraxinus excelsior*, Aspe *Populus tremula* und Linde *Tilia spec.* finden. Insgesamt ergab sich für die besiedelten Waldinseln ein Nadelholzanteil von 76 % und ein Laubholzanteil von 24 %.

Für die Ernährung des Haselhuhns in den Wintermonaten sind kätzchentragende Weichlaubhölzer wie Erle, Birke, Hasel und Weidenarten besonders wichtig. Außerdem gewinnt im Frühjahr die Aspe an Bedeutung. Diese Baumarten haben in den besiedelten Waldinseln einen Anteil von 9 % und waren somit in ausreichendem Maße vertreten. Im Frühjahr werden vom Haselhuhn auch die austreibenden Knospen und jungen Blätter der Rotbuche und Eberesche als beliebte Nahrungsquelle ge-

nutzt. In den besiedelten Waldinseln des Untersuchungsgebietes machen Rotbuche und Eberesche einen Anteil von 9 % aller Baumarten aus. Somit ergab sich für die Laubbaumarten, die für das Haselhuhn als Nahrungsquelle wertvoll sind, mit 18 % ein außerordentlich hoher Anteil.

Auf einzelnen Aufnahmeflächen traten zu den bereits genannten Baumarten in kleinen inselartigen Beständen Faulbaum *Frangula alnus* und Roter Holunder *Sambucus racemosa* mit einer Wuchshöhe von ca. 1,80 bis 2 m. Diese dienen dem Haselhuhn sowohl als Nahrungsquelle als auch als Sichtschutz im Bereich der Strauchschicht.

### Unbesiedelte Waldinseln

In den unbesiedelten Waldinseln traten mit einer Ausnahme die gleichen Baumarten auf wie in den besiedelten. Allerdings waren in der Verteilung der Baumartenanteile - vor allem bei den Laubhölzern - Unterschiede festzustellen. Fichte und Kiefer nahmen mit insgesamt 73 % - wie in den Lebensräumen der besiedelten Inseln - rund 3/4 des gesamten Baumbestandes ein.

Von den Laubbaumarten kamen Birke (6 %), Buche (5 %) und Hasel (4 %) am häufigsten

vor. Die Esche (0,05 %) trat am seltensten auf. Der Nadelholzanteil in den unbesiedelten Waldinseln betrug insgesamt 77 %, die Laubbaumarten waren mit 23 % vertreten. Die Anteile der für das Haselhuhn wichtigen Nahrungsbäume unterscheiden sich mit 21 % nicht wesentlich von dem Aufkommen in den besiedelten Waldinseln. Gleiches gilt für die darin enthaltenden Anteile der kätzchentragenden Weichlaubhölzer (14%).

### Totholzaufkommen in den Waldinseln und in den Gesperrelebensräumen

Da liegendes Totholz vom Haselhuhn gern als erhöhte Bodensingkarte oder Versteck genutzt wird und totes Holz generell zur Strukturbereicherung in den Wäldern beiträgt, wurde dessen Anteil bei den Vegetationsaufnahmen mit registriert. Dünnes Totholzmaterial aus Entastungsmaßnahmen wurde nicht mit einbezogen. In den besiedelten und unbesiedelten Waldinseln war der Totholzanteil insgesamt etwa gleich hoch. Es wechselten lediglich die Anteile von liegendem und stehendem Totholz. Auffallend war hingegen der hohe Totholzanteil in den Gesperrelebensräumen, welcher 6 % vom Gesamtholzaufkommen ausmachte (Abb. 6).

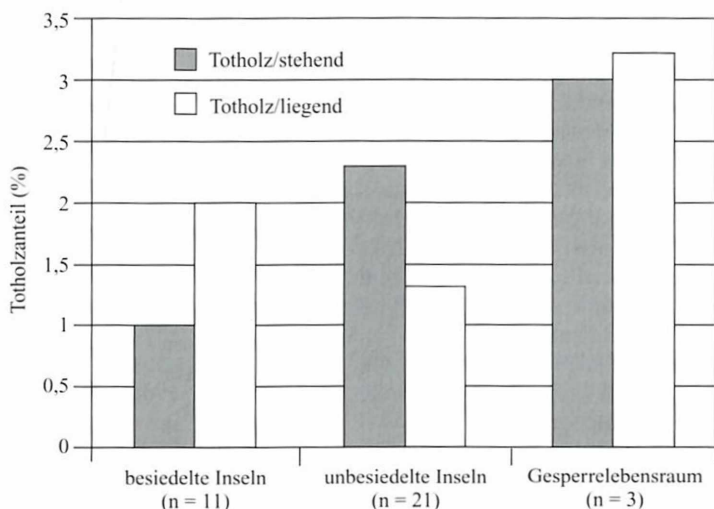


Abb. 6 Totholzanteile (in %) in den untersuchten Waldbeständen der besiedelten und unbesiedelten Inseln und in den Gesperrelebensräumen der geschlossenen Waldzone (Mittelwerte aller Aufnahmeflächen)

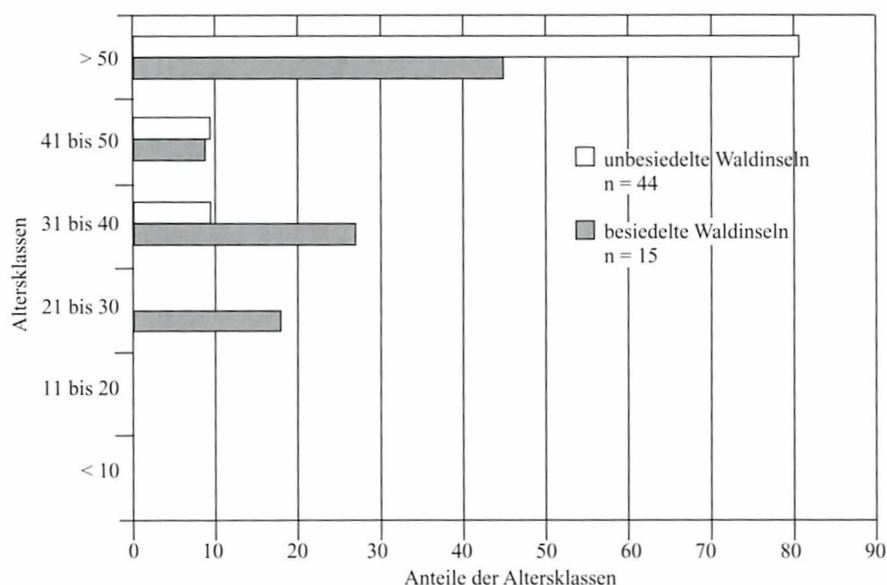


Abb. 7 Mittleres Bestandsalter der untersuchten Waldbestände in besiedelten und nicht besiedelten Waldinseln

### Alter der Baumarten

In den Probekreisen wurde jeweils nur das Alter der bestandsbildenden Baumarten abgeschätzt und der Mittelwert gebildet, welcher für die charakterisierte Waldinsel repräsentativ war. Der Anteil der Baumbestände über 50 Jahre war sowohl in den besiedelten Waldinseln (45 %) als auch in den nicht besiedelten (81 %) deutlich höher als jener anderer Altersklassen (Abb. 7). Während die 40- bis 50-jährigen Forstbestände in den Waldinseln insgesamt zu etwa gleichen Anteilen auftraten (besiedelte Inseln 9 %; unbesiedelte Inseln 9,5 %), war beim Vergleich der Werte für die verbleibenden Altersklassen ein Unterschied zu erkennen: In den Waldinseln mit einem Haselhuhn-Vorkommen waren jüngere Bestände (20 bis 40 Jahre) häufiger zu finden als in den nicht besiedelten Inseln. Altersklassen unter 20 Jahren waren im Bereich der Aufnahme-flächen nicht vertreten.

### Diskussion

#### Besiedlung der Waldinseln - Nachweise von Haselhühnern

Haselhühner - Hähne wie Hennen - besitzen Reviere und eine stark ausgeprägte Territorialität, die sich in aggressiven Verhaltensweisen gegenüber Mitgliedern des gleichen Geschlechts ausdrückt. Hat ein Jungvogel ein freies Revier besiedelt, wird dieses meist lebenslänglich besetzt und verteidigt (SWENSON 1991a; BERGMANN et al. 1996). Bei der Markierung der dickichtreichen Reviere werden überwiegend akustische Signale wie Gesang und burrende Geräusche (Revierflüge und Flattersprünge) eingesetzt. Die Intensität des Revierverhaltens variiert im Jahresverlauf. Es ist im Frühjahr und Herbst besonders stark ausgeprägt (SWENSON 1991b, BERGMANN et al. 1996) und kann durch Imitation des Reviergesanges mittels Lockpfeife ausgelöst werden. Daneben wurden auch direkte Hinweise genutzt, um Haselhühner nachzuweisen.

Bei der Ermittlung einer eventuellen Besiedlung der einzelnen Waldinseln durch das Haselhuhn kam es weniger darauf an, die Sied-



lungsdichte quantitativ zu erheben. Vielmehr war es wichtiger herauszufinden, ob überhaupt eine Besiedlung vorliegt oder nicht.

Nach Literaturangaben (BERGMANN et al. 1996) und eigenen Beobachtungen war zu erwarten, daß die Haselhühner in den Waldinseln wegen der meist fehlenden Konkurrenz nicht oder nur wenig intensiv auf imitierte Gesangstrophen reagierten. SWENSON (1991b) fand bei Untersuchungen mit sendermarkierten Vögeln heraus, daß Haselhühner nicht bei jeder Begehung auf die Locke reagierten. Dem entspricht auch unsere Feststellung, daß auch bei mehrmaligem Besuch einer bereits als positiv ermittelten Waldinsel (durch etwa 5 bis 7 Tage alte indirekte Nachweise) keine Reaktion auf die Lockpfeife erfolgte. Ein weiterer Grund für die geringe Antwortbereitschaft könnte darin liegen, daß das Haselhuhn in den Inseln aufgrund des höheren Feinddruckes „vorsichtiger“ als im geschlossenen Wald ist.

### Waldinselgröße

Die Zersplitterung von Habitaten aufgrund intensiver Landnutzung durch den Menschen und die daraus folgende Isolation der Teilpopulationen ist eine der Hauptbedrohungen für das Überleben der meisten Arten (WILCOVE et al. 1986). Das gilt in besonderem Maße für extrem seßhafte Arten wie das Haselhuhn (SWENSON 1991c). Diese Standorttreue des Haselhuhns ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß seine Evolution in der kontinuierlichen, unendlich ausgedehnten borealen Waldzone erfolgte, wo alle Ressourcen dicht benachbart sind (vgl. BERGMANN et al. 1996) und daher größere Ortsbewegungen nicht nötig waren.

Bereits ÅBERG et al. (1995) erkannten, daß die Größe einer von Offenland umgebenen Waldinsel und deren Isolationsgrad (Abstand zum geschlossenen Wald, bzw. zu anderen besiedelten Waldinseln) die kritischen Variablen sind, die die Besiedelbarkeit eines Teillebensraumes durch das Haselhuhn bestimmen.

In unserem Untersuchungsgebiet war die kleinste besiedelte Waldinsel knapp 18 ha groß. Aus dem Vergleich mit telemetrisch bestimmten Wohngebietsgrößen folgt, daß eine solche Insel lediglich Raum für ein Paar, bzw.

einen Einzelvogel bieten kann. So ermittelte KÄMPFER-LAUENSTEIN (1995a,b) im Bayerischen Wald eine durchschnittliche Wohngebietsgröße von 20,3 ha bei einer Schwankungsbreite von 10 - 90 ha. Für den Schwarzwald bestimmte LIESER (1994, 1995) eine mittlere Wohngebietsgröße von rund 30 ha. Ähnliche Werte erhielt SWENSON (1991a) in Südmittschweden.

Kleinere Waldinseln können durchaus als „Trittsteine“ eine vorübergehende Funktion für die Vernetzung von größeren Habitatfragmenten besitzen. Sie sind aber als dauerhaftes Wohngebiet zu klein.

### Entfernungen zwischen den untersuchten Waldinseln bzw. zwischen Waldinseln und geschlossenem Wald

SWENSON (1991c) stellt bei telemetrischen Untersuchungen in Südmittschweden fest, daß reviersuchende juvenile Haselhühner im geschlossenen Wald weitaus kürzere Entfernungen zurücklegen als junge Auer- oder Birkhühner. Während die durchschnittliche Dismigrationstrecke für das Haselhuhn bei 1,2 km lag, ergaben sich für juvenile Auerhühner mittlere Entfernungen von 6,7 km, bzw. für Birkhühner 6,2 km. Von 17 besenderten Haselhühnern nahm eine Junghenne nur 220 m vom Ort der Gesperreauflösung ihr zukünftiges Revier in Besitz. Andererseits legte ein junger Hahn 1,4 km zurück, bevor er ein neues Revier besiedelte. Bei Untersuchungen von KÄMPFER-LAUENSTEIN (1995a,b) im Bayerischen Wald konnten insgesamt 4 Jungvögel mit einem Halsbandsender markiert und somit in der Zeit der Dismigrations- und Ansiedlungsphase beobachtet werden. Drei dieser jungen Haselhühner gründeten ihre Reviere in einer Entfernung zwischen 850 m und 1,6 km vom Brutrevier der Mutter. Der vierte Vogel, eine Henne, entfernte sich hingegen über 6,8 km vom elterlichen Revier. Die mittlere Ansiedlungsdistanz juveniler Haselhühner im Bayerischen Wald beträgt demnach 2,6 km. Adulte Haselhühner wechseln ihren Aufenthaltsort hauptsächlich aufgrund saisonbedingter Habitatnutzung (LIESER 1986, 1994, 1995; LIESER et al. 1995, SWENSON & ANGELSTAM 1993; SWENSON & DANIELSEN 1995; KÄMPFER-

LAUENSTEIN 1995a, b; BERGMANN et al. 1996) kleinräumig. SWENSON (1991c) ermittelte in Südmittelschweden für 26 besenderte Altvögel vom Ort der Besenderung bis zum Wiederfund eine Durchschnittsdistanz von nur 368 m.

Da die Ausbreitung des Haselhuhns schon innerhalb des Waldes gering ist, wird das Überleben der Vögel in einer durch Agrarflächen zergliederten Landschaft besonders erschwert.

Der Fortbestand von lokalen Populationen einer Art in einer vom Menschen stark in Anspruch genommenen Kulturlandschaft hängt nach JETSCHKE & FRÖBE (1994) unter anderem davon ab, ob ausreichend viele Individuen in der Lage sind, die Entfernungen zwischen den zersplitterten Lebensräumen zu überwinden. Neben der Ausbreitungsfähigkeit des Haselhuhns spielt im Sinne des Metapopulationskonzepts (LEVINS 1970) die Qualität der „Matrix“ eine bedeutende Rolle. Als Matrix bezeichnet man die Bereiche zwischen den Habitatfragmenten, die nicht dauerhaft besiedelbar sind (vergl. Übersicht bei HALLE 1996) und je nach ihrer Beschaffenheit mit mehr oder weniger gutem Erfolg durchquert werden können. Nach FORMAN & GODRON (1986) wird das Verhalten und die Dynamik von Populationen in Habitatfragmenten maßgeblich von der Qualität der sie umgebenden Matrix beeinflusst. Isolationseffekte werden um so größer, je stärker der Kontrast zwischen den isolierten Lebensräumen und den dazwischenliegenden Bereichen ist. So ist für das Haselhuhn als Wald- und Dickichtbewohner die Barrierewirkung des Offenlands besonders groß. Nach LOVEJOY et al. (1986) bewältigen viele waldbewohnende Vogelarten nicht einmal kurze gehölzfreie Strecken, u. a. deshalb, weil das Risiko, erbeutet zu werden, allgemein zu hoch ist. Auch für das Haselhuhn gilt die Devise „Deckung vor Nahrung“ (vgl. SWENSON 1991a). Durch eine fortschreitende Intensivierung der Landwirtschaft in Mitteleuropa wurden die Agrarflächen größtenteils „ausgeräumt“: Zwischen den Wald- und Landwirtschaftsflächen existiert heute meist ein harter Wechsel. In Landschaften mit derartigen Strukturen wird das Vorkommen einer Art hauptsächlich durch die Entfernung zwischen den Habitateninseln bestimmt (ÅBERG et al. 1995). Bei relativ starker Trennwirkung der Matrix, wie sie typisch für

eine Agrarlandschaft ist, und relativ großen Entfernungen zwischen den einzelnen Habitatfragmenten werden Populationen zwangsläufig in lokale Subpopulationen zergliedert, die nur noch über Dismigration miteinander in Verbindung stehen (HALLE 1996). Es kommt zur Ausbildung regionaler Populationen oder Metapopulationen.

Da uns bezüglich der Waldinselbesiedlung durch das Haselhuhn kein Datenmaterial aus mehreren Jahren zur Verfügung stand, können keine Aussagen über das Aussterben des Haselhuhns in einzelnen Waldinseln und deren Neubesiedlung durch Dismigration gemacht werden. Deshalb wäre es gewagt, die Inselvorkommen des Haselhuhns im Vorland des Böhmerwaldes als Metapopulation zu bezeichnen, obwohl gerade hier die Rahmenbedingungen für eine solche Situation durchaus gegeben sind.

Die gering entwickelte Fähigkeit des Haselhuhns, offene Flächen zu überwinden, wurde auch in skandinavischen Studien belegt. Bei Untersuchungen durch ÅBERG et al. (1995) in Südmittelschweden wurden in einer von Feldfluren geprägten Landschaft nur jene Waldinseln vom Haselhuhn besiedelt, die weniger als 100 m vom geschlossenen Wald entfernt lagen. In einer anderen schwedischen Haselhuhnstudie (SWENSON & JANSON, unveröff.) konnten Entfernungen von mehr als 160 m über offene Flächen nicht mehr überwunden werden. Anhand dieser Beobachtungen konnte erstmals experimentell bewiesen werden, daß das Haselhuhn sehr empfindlich auf Habitat-Isolierung reagiert. Daß diese Sensibilität jedoch regional unterschiedlich stark ausgeprägt ist, zeigen die Ergebnisse dieser Arbeit erstmals für Mitteleuropa.

### Charakterisierung der Lebensräume

Für alle folgenden Aussagen wurden die Daten aller Einzelaufnahmeflächen (besiedelte Inseln  $n = 11$ ; unbesiedelte Inseln  $n = 21$ ; Gesperrelebensräume  $n = 3$ ) gemittelt, so daß repräsentative Ergebnisse für das gesamte Untersuchungsgebiet erhalten werden konnten.



## **Anteile der Baumarten in den Waldinseln und Gesperlebensräumen**

In allen 32 Waldinseln (besiedelt und unbesiedelt) dominierten Fichte und Kiefer, die dem Haselhuhn die nötige Deckung aber keine Nahrung liefern. Das resultiert in erster Linie aus der intensiven Bewirtschaftung der Forstbestände in vergangener Zeit, die meist durch Pflanzung (nach Kahlschlag) begründet worden sind. Besonders im Winter und im zeitigen Frühjahr, wenn Schnee den Boden bedeckt, dienen dem Haselhuhn Kätzchen und Knospen von Laubgehölzen (Erle, Weidenarten, Birke, Hasel, Aspe, Eberesche, Buche) als vorrangige Nahrung (LIESER 1986, 1994; SWENSON 1991a, 1993, 1995; BERGMANN et al. 1996), während Koniferen die nötige Deckung spenden.

Im Gebiet des Böhmerwaldes variiert die Häufigkeit der wichtigen Nahrungsbäume je nach Höhenlage (KLAUS 1995). Während in den Tallagen (bis 700 m ü. NN) die Erle besonders in Bachtälern von großer Bedeutung ist, übernehmen in höheren Bereichen (bis 900 m ü. NN) Hasel und Birke die Führung. Ab 900 m ü. NN wird die entscheidende Winternahrung zum Großteil von der Buche geliefert. In den Hochlagenfichtenwäldern über 1100 m ü. NN kann das Haselhuhn nur überleben, wenn genügend Ebereschen eingestreut sind. Eine ähnliche Zonierung gibt SCHERZINGER (1976) für das Gebiet des Bayerischen Waldes an. Allerdings kommt hier im Gegensatz zum Böhmerwald die Hasel nur selten vor. Obwohl das Haselhuhn im Böhmerwald in allen Höhenstufen zu finden ist, werden die Lagen bis 900 m ü. NN wegen des reicheren Nahrungsangebotes bevorzugt.

Die dominierenden Winternahrungsbäume in den Waldinseln waren Buche und Birke, z.T. trat die Hasel in den Vordergrund. Geringere Anteile wurden von Erle, Aspe und Weiden gestellt. Während die Buche meist in Rein- und Altersklassenbeständen (Stangenholz) vorkam, befanden sich Birken gruppenweise oder einzeln in Lücken der Fichtenkulturen. Nach ASCH & MÜLLER (1989), ARBEITSGRUPPE HASSELWILD (unveröff.), SWENSON (1991a, 1993), LIESER (1994), KLAUS (1995) und BERGMANN et al. (1996) ist in den Fichtenforsten ein Laubholzanteil von mindestens 5 % bis 15 % not-

wendig, damit in den Wintermonaten die Nahrungsgrundlage für das Haselhuhn gesichert ist. Dieser Anteil war aufgrund der tiefen Lage in allen untersuchten Waldinseln gegeben, so daß Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Inseln nicht festgestellt werden konnten: Der durchschnittliche Laubholzanteil betrug 24 %. Er variierte von 7 % bis 49 % je Insel. Die Ursachen für Besiedlung oder Nichtbesiedlung der Inseln waren daher nicht durch die Baumartenzusammensetzung bedingt.

## **Bestandesalter**

Die Forstbestände in den Waldinseln des Vorlandes waren zwischen 20 und 50 Jahre alt oder älter. Letztere waren mehrschichtig aufgebaut. In den besiedelten Waldinseln wurden einerseits Forstbestände mit einem Alter von 31 bis 40 Jahren und andererseits mehrschichtige Altbestände vom Haselhuhn bewohnt (Abb. 7). KLAUS (1991) untersuchte im Böhmerwald 90 Wohngebiete des Haselhuhns und verglich diese in Bezug auf die Habitatstruktur mit 100 zufällig ausgewählten Kontrollflächen. 20 % der vom Haselhuhn genutzten Waldbestände hatten ein Alter bis 30 Jahre bzw. wurden 40 % aller Nachweise in über 50-jährigen gemischten Forsten mit Lücken und Verjüngungsflächen erbracht. In ihrer Häufigkeit folgten Baumbestände im Alter von 10 bis 20 Jahre (15 %), 30 bis 40 Jahre (11 %) sowie 0 bis 10 Jahre (9 %). Am seltensten waren die Altersklassen von 40 bis 50 Jahren in den Wohngebieten des Haselhuhns vertreten. Davon weicht das Ergebnis dieser Untersuchungen ab, was jedoch an der geringeren Datenmenge liegen könnte. Im Bayerischen Wald konnte SCHERZINGER (1976) das Haselhuhn am häufigsten in 10- bis 40-jährigen Mischbeständen beobachten.

Anhand der Ergebnisse wird deutlich, daß für das Haselhuhn einerseits junge Entwicklungsstadien des Waldes (10- bis 40-jährig), andererseits aber auch alte, mehrschichtige Bestände eine wichtige Rolle spielen.

## **Totholzaufkommen in den Waldinseln und in den Gesperlebensräumen**

Nach SWENSON (1995) sind für das Haselhuhn als spezialisierten Bewohner der Strauch- und



unteren Baumschicht die Deckungsverhältnisse vom Boden bis in etwa 2 m Höhe von besonderer Bedeutung. Neben Verjüngungseinseln und tiefbestockten Fichten spielt als Deckungsspende vor allem auch Totholz eine bedeutende Rolle (KLAUS 1996, BERGMANN et al. 1996). Tote Bäume bieten dem Haselhuhn aber nicht nur zahlreiche Verstecke und mehr Insektennahrung für die Kükenaufzucht (PYNŃÖNEN 1954; LIESER 1986, 1994; LIESER et al. 1995, ASCH & MÜLLER 1989; BERGMANN et al. 1996) am Boden, sondern sie werden auch als Aussichtspunkte, Laufstege und Ruheplätze genutzt.

Die Anteile des gesamten Totholzes (liegend und stehend) wiesen keine wesentlichen Unterschiede zwischen besiedelten (3 %) und unbesiedelten Inseln (4 %) auf. KLAUS & SWENSON (in Vorb.) ermittelten in Haselhuhnrevieren der geschlossenen Waldzone des Böhmerwaldes Totholzanteile von 14 bis 17 % der Gesamtholzmasse. Diese Werte sind damit 4 bis 5 mal höher als in den Waldinseln. Es wäre jedoch falsch, daraus die Schlußfolgerung zu ziehen, daß die Waldbestände im Vorland „aufgeräumter“ sind. Der relativ große Unterschied in den Totholzanteilen kam deshalb zustande, weil das liegende Totholz aus Durchforstungsmaßnahmen in den Erhebungen nicht mit berücksichtigt wurde.

Die untersuchten Teilbereiche der Gesperrelebensräume wiesen gegenüber den Waldinseln deutlich höhere Totholzmengen (6 %) auf. Das Ergebnis läßt vermuten, daß Gebiete mit erhöhtem Totholzaufkommen in der Zeit der Jungenaufzucht bevorzugt werden. Das könnte darin begründet sein, daß sich dort Gesperre sicherer fühlen (mehr Deckung), aber auch der Anteil wirbelloser Tiere als wichtige Kükennahrung dürfte in totholzreichen Beständen größer sein. Auch für die brütende Henne ist unter anderem eine gute Deckung durch Totholz sehr wichtig.

### Zusammenfassung

Als Folge einer Jahrhunderte währenden Siedlungsgeschichte entstand im Vorland des geschlossen bewaldeten Böhmerwaldes eine Landschaft mit zahlreichen Waldinseln verschiedener Größe und unterschiedlichen Iso-

lierungsgraden, welche in landwirtschaftliche Nutzflächen eingebettet sind. Der von Koniferen dominierte Baumbestand der Waldinseln ist das Ergebnis einer intensiven forstwirtschaftlichen Nutzung, meist im Altersklassenbetrieb.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen der Waldfragmentierung auf das Haselhuhnvorkommen am Arealrand zu untersuchen, Lebensräume zu analysieren und die Funktion von Korridoren für die Vernetzung von Haselhuhnlebensräumen zu prüfen. Zusammenfassend seien hier die wichtigsten Ergebnisse genannt:

- Von den insgesamt 59 untersuchten Waldinseln waren 15 durch das Haselhuhn besiedelt. 70 % aller Nachweise erfolgten indirekt (Huderpfannen, Mauserfedern, Losungsfund, Fußabdrücke). In 30 % aller Fälle wurde das Haselhuhn gesehen oder gehört.
- Neben der Habitatausstattung waren die für eine Besiedlung durch das Haselhuhn entscheidenden Faktoren der Isolationsgrad (Breite der Offenlandbarriere) und die Waldinselgröße.
- Der größte Anteil (53 %) der besiedelten Waldinseln war nicht weiter als 50 m vom nächsten Waldgebiet entfernt. Die größte Entfernung, die das Haselhuhn über offenes Land überwand, betrug 240 Meter. Die kleinste besiedelte Insel war 18 ha groß.
- Im Vorland des Böhmerwaldes wurden lineare Landschaftselemente (Hecken, bachbegleitende Gehölze) vom Haselhuhn als Korridor genutzt. Mit Hilfe bachbegleitender Gehölzsäume überwand das Haselhuhn in einem Fall 300 m Feldflur.
- Aufgrund der geringen Höhenlage wiesen besiedelte und unbesiedelte Waldinseln nur geringe Vegetationsunterschiede auf. In den besiedelten Waldinseln waren zwischen fünf und zehn Baumarten vertreten.
- Vom Haselhuhn besiedelte Forstbestände waren zwischen 20 und 50 Jahre alt oder älter. Ältere Bestände waren mehrschichtig aufgebaut. Gesperrewohngebiete wiesen den höchsten Totholzanteil (6 %) auf.
- Notwendige Schutzmaßnahmen für den Erhalt des Haselhuhns sind neben der Habitatvernetzung die Schaffung struktur- und artenreicher Wälder.

## Summary

### Title of the paper: Occupancy by Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*) of isolated forest islands at the NE-margin of the Bohemian Forest (Šumava, Czechia)

Along the northeastern border of the Bohemian Forest the forest landscape is fragmented into islands of different size and distance from the closed forest, surrounded by agricultural land. We studied the effect of forest fragmentation on Hazel Grouse occupancy, including the effects of corridors and habitat quality.

- Hazel grouse was detected in 15 out of 59 forest islands studied. 70% of findings were obtained by indirect signs, 30% by direct observations.
- Besides habitat quality, occupancy by Hazel grouse was determined mainly by fragment size and distance of the given forest island from closed forest.
- The biggest distance (open land) of an occupied island from closed forest was 240 m. The minimum size of an occupied island was 18 ha.
- The use of vegetation corridors like hedges or river-bound tree corridors (willow, alder) as linking elements between forest islands became evident in several cases.
- Because of low elevations of the forest islands studied, differences in tree composition between occupied and unoccupied islands was small (24% deciduous trees in both). Forest stands used by Hazel grouse were 20-50 years old or older with a multi-layered structure.
- The amount of dead wood (laying and standing) was highest (6%) in brood habitats.

## Danksagung

Der Verwaltung des Nationalparks Šumava, besonders Herrn Dr. L. Bufka sowie den Forstverwaltungen in Sušice und Zelezná Ruda sei für Ihre Unterstützung herzlich gedankt. Herrn Prof. Dr. M. Stubbe gilt besonderer Dank für die Betreuung der Diplomarbeit von A. S., dessen Geländearbeiten durch den „Verein zur Förderung von Wald und Wild in Thüringen e.V.“ und die Thüringer Landesanstalt für Umwelt in Jena finanziell gefördert wurden.

Herrn Dr. J. Porkert (Prag) danken wir für die Übersetzung von Fragebögen und Schutzempfehlungen ins Tschechische.

## Literatur

- ÅBERG, J.; JANSSON, G.; J. E. SWENSON & P. ANGELSTAM (1995): The effect of matrix on the occurrence of Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. - *Oecologia* **103**: 265-269.
- ASCH, T. & G. MÜLLER (1989): Haselwild in Baden-Württemberg. - Schutzgemeinschaft Deutscher Wald, Stuttgart.
- BERGMANN, H.-H.; KLAUS, S.; SCHERZINGER, W.; SVENSON, J. & WIESNER, J. (1996): Das Haselhuhn. Die Neue Brehm-Bücherei. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- FORMAN, R.T.T. & M. GODRON (1986): Landscape ecology. Wiley, New York: 157-187.
- FUSCHLBERGER, H. (1956): Das Hahnenbuch. - 2. Aufl. Bearb. W. LINDEMANN. München.
- HALLE, S. (1996): Metapopulationen und Naturschutz - eine Übersicht. In: Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz, **5**: 141-150; Gustav Fischer.
- HAILA, Y. & I. K. HANSKI (1984): Methodology for studying the effect of habitat fragmentation on land birds. *Ann. Zool. Fenn.* **21**: 393-397.
- JETSCHKE, G. & H. FRÖBE (1994): Ausbreitung und Überleben von kleinen Populationen in fragmentierten Habitaten. In: Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz, **3**: 179-187; Gustav Fischer.
- KÄMPFER-LAUENSTEIN, A. (1995a): Home ranges, habitat and dispersal of radio-marked Hazel Grouse in the National Park "Bayerischer Wald", Germany - Preliminary results. In: JENKINS, D. (ed.). Proc. intern. Symp. Grouse 6: 77-80. World Pheasant Association, Reading, UK, and Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica, Ozzano dell'Emilia, Italy.
- KÄMPFER-LAUENSTEIN, A. (1995b): Raumnutzung und Ansiedlungsverhalten von Haselhühnern (*Bonasa bonasia*) im Nationalpark Bayerischer Wald. - Naturschutzreport **10**: Ökologie und Schutz der Rauhfußhühner: 261-267.
- KLAUS, S. (1991): Effects of forestry on grouse populations: Case studies from the Thuringian and Bohemian forests, Central Europe. - *Ornis Scand.* **22**: 218-223.
- KLAUS, S. (1995): Hazel Grouse in the Bohemian Forest: Results of a 20-year study. In: JENKINS, D. (ed.). Proc. intern. Symp. Grouse 6: 27-33. World Pheasant Association, Reading, UK, and Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica, Ozzano dell'Emilia, Italy.
- KLAUS, S. (1996): Totes Holz bringt Vogelleben in den Wald. In: Der Falke **4**: 100-105.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. In: Gerstenhaber, M. (ed.): Some mathematical problems in biology. - Lectures on Mathematics in Life Sciences (Vol. 2). 77-107; Providence, R.I.: American Mathematical Society.
- LIESER, M. (1986): Untersuchungen zur Verbreitung und Ökologie des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) an der Mosel. - Diplomarbeit Freiburg i. B., DBV-Mitt. Rheinland-Pfalz **1986/1**: 1-91.
- LIESER, M. (1994): Untersuchungen der Lebensraumansprüche des Haselhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Maßnahmen zur Arter-

- haltung. - Ökologie der Vögel 16: 1-117, Sonderheft.
- LIESER, M. (1995): Lebensraumansprüche des Haselhuhns im Schwarzwald. - Naturschutzreport 10: Ökologie und Schutz der Rauhfußhühner: 239-255.
- LIESER, M., D. EISFELD & S. MANN (1995): Evaluation of Hazel Grouse habitat in the Black Forest (southern Germany) and implications for habitat management. In: JENKINS, D. (ed.). Proc. intern. Symp. Grouse 6: 106-110. World Pheasant Association, Reading, UK. and Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica, Ozzano dell'Emilia, Italy.
- LOVEJOY, T. E. (1986): Edge and other effects of isolation on Amazonas forest fragments. In: Soulé, M.E. (Hrsg.) Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts; S. 257-285.
- PYNNÖNEN, A. (1954): Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise des Haselhuhns, *Tetrastes bonasia* (L.) - Pap. Game Res. 12: 1-90.
- SCHERZINGER, W. (1976): Rauhfuß-Hühner. - Schr. Nationalpark Bayer. Wald, H. 2.
- SWENSON, J. E. (1991a): Social organization of Hazel grouse and ecological factors influencing it. - Diss. University of Alberta, Edmonton, 1-185.
- SWENSON, J. E. (1991b): Evaluation of a density index for territorial male Hazel Grouse *Bonasa bonasia* in spring and autumn. - Orn. Fenn. 68: 57-65.
- SWENSON, J. E. (1991c): Is the Hazel Grouse a poor disperser? - Trans. XXth. Congr. Int. Union Game Biol., Gödöllő: 347-352.
- SWENSON, J. E. (1993): The importance of alder to hazel grouse in Fennoscandian boreal forest: evidence from four levels of scale. - Ecography 16: 37-46.
- SWENSON, J. E. (1995): The ecology of Hazel Grouse and management of its habitat. - Naturschutzreport 10: Ökologie und Schutz der Rauhfußhühner: 227-238.
- SWENSON, J. E. & P. ANGELSTAM (1993): Habitat separation by sympatric forest Grouse in Fennoscandia in relation to forest succession. - Can. J. Zool. 71: 1303-1310.
- SWENSON, J. E. & J. DANIELSEN (1995): Seasonal movements by Hazel Grouse in south-central Sweden. - In: JENKINS, D. (ed.). Proc. intern. Symp. Grouse 6: 37-42. World Pheasant Association, Reading, UK. and Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica, Ozzano dell'Emilia, Italy.
- WILCOVE, D. et al. (1986): Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé, M.E. (Hrsg.) Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts: 237-256.

#### *Anschrift der Verfasser:*

ANDREAS SEWITZ  
 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg,  
 Institut für Zoologie, PF Universität  
 Domplatz 4  
 D - 06099 Halle

DR. SIEGFRIED KLAUS  
 Thüringer Landesanstalt für Umwelt  
 Prüssingstraße 25  
 D - 07745 Jena



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Jagd- und Wildforschung](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Sewitz Andreas, Klaus Siegfried

Artikel/Article: [Besiedlung isolierter Waldinseln im Vorland des Böhmerwaldes durch das Haselhuhn \(\*Bonasa bonasia\*\) 263-276](#)