

Analyse des starken Bestandsrückgangs beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* im Bodenseegebiet

Arno Reinhardt & Hans-Günther Bauer

Reinhardt A & Bauer H-G 2009: Analysis of the substantial population decline of the Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) at Lake Constance, south-western Germany. *Vogelwarte* 47: 23-39.

During the breeding season of 2003, vegetation parameters of 29 occupied territories and of 13 abandoned territories of the Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) were recorded and the breeding success of 10 pairs was monitored. In ten territories of paired males and ten abandoned territories, food availability was assessed and Ellenbergian indicator values were calculated.

The breeding success of 50 % was similar to data from the literature. The high percentage of unpaired males (63 %) was striking and implies that the Wood Warbler habitat may be fragmented in the area under investigation. There is no evidence that increased predation may be involved in the observed population decline.

No differences were found between occupied and abandoned territories with regard to food availability and microclimatic conditions surrounding the nesting site. This indicates that these factors are not involved in the observed population decline. However, differences were found in structural parameters of the tree layer. In deserted territories the trees tended to be older and important structural elements were less common. In territories of paired males, grass cover was higher, and more than 50 single tussocks were recorded more often than in territories of unpaired males. The prevalence of grasses appears to be an important factor for the location of Wood Warbler nests and it is possible that the amount of suitable nest sites depends on the availability of extensive grass layers. The significance of some structural elements is currently little understood and should be evaluated in more comprehensive studies of the habitat preferences of the Wood Warbler. The forest stands in Central Europe are generally growing older and it is likely that habitat quality for the Wood Warbler is declining due to the maturation of forest stands. In contrast, local forestry data suggest that habitat suitability for the Wood Warbler is not reduced despite alterations in the age group of the forest stands.

The population decline of the Wood Warbler, amounting to a reduction of 87 % in the study area at Lake Constance, is not only a regional development but seems to be occurring throughout the western part of Central Europe and beyond. The magnitude and extent of the decline during the last 20 years strongly suggests that environmental changes outside the breeding grounds may be the main cause. Locally, habitat fragmentation and subsequent deterioration of the Wood Warbler's breeding grounds are the most important factors. However, changes in and the availability of resting and wintering grounds of this migratory species, as well as possibly massive changes in the species' main range, seem to be more significant.

✉ HGB: Vogelwarte Radolfzell, Schlossallee 2, 78315 Radolfzell, E-Mail: bauer@orn.mpg.de

1 Einleitung

Allgemeingültige Aussagen über die Ursachen und Mechanismen von Bestandsrückgängen von Vogelarten zu treffen, ist in der Regel sehr schwierig. Die Erhebung wissenschaftlich belastbarer Fakten ist sehr aufwändig, da die Ursachen für jede Art und z. T. sogar für verschiedene Populationen einer Art entsprechend ihrer ökologischen Ansprüche und Anpassungen sowie ihrer Zug- und Brutstrategien genau bekannt sein müssen. Die genaue Kenntnis der Ursachen von Bestandsrückgängen ist jedoch eine Grundvoraussetzung für erfolgreiche Schutzbemühungen. In dieser Arbeit werden Habitatwahl und Brutbiologie des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*) im Hinblick auf den derzeitigen drastischen Bestandsrückgang im Bodenseegebiet untersucht.

Der Waldlaubsänger hat ein ausgeprägt europäisches Verbreitungsareal, das sich weitgehend mit den Verbrei-

tungsgrenzen mehrerer Laubbaumarten deckt (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Er besiedelt das Innere geschlossener Laub- und Mischwälder verschiedener Altersklassen (Näheres zu den Habitatpräferenzen des Waldlaubsängers, siehe Tiedemann 1971; Quelle & Tiedemann 1972; Quelle & Lemke 1988; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Stiebel 1997; Hölzinger 1999; Bauer et al. 2005a).

Europaweit weisen die Brutbestände des Waldlaubsängers extreme und kurzfristige Schwankungen auf (Hagemeyer & Blair 1997). Dies wird vor allem der wenig ausgeprägten Geburts- und Brutortstreue sowie der starken Abhängigkeit des Bruterfolgs von der Frühjahrswitterung und dem Nahrungsangebot zugeschrieben (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Bauer & Berthold 1997). Langfristige und großräumige Bestandsverän-

derungen waren in Europa lange Zeit nicht zu erkennen oder nicht dokumentiert (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Hustings 1992; Bauer & Berthold 1997). Die vor allem seit 1990 im westlichen Mitteleuropa festgestellten, z.T. sehr drastischen Bestandsrückgänge wurden erst in jüngster Zeit in der ornithologischen Literatur beschrieben (Bijlsma et al. 2001; Schmid et al. 2001; Bauer et al. 2002; Hustings & Vergeer 2002), teilweise jedoch natürlichen Bestandsfluktuationen zugeschrieben. Im Bodenseegebiet ist der Rückgang der Brutpopulation sehr gut belegt: Die halbquantitativen Rasterkartierungen der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft Bodensee (=OAB) erbrachten 1990/1991 einen Rückgang um 36 % gegenüber 1980/1981 (3764 auf 2411 Reviere; Gesamtbestand berechnet als Summe von Klassenmittelwerten: Bauer & Heine 1992). Bei der Kartierung 2000/2002 nahm die Revierzahl nochmals markant auf 490 Reviere ab - ein Rückgang um 79,7 % gegenüber 1990/1991 und um 87 % gegenüber 1980/1981 (Bauer et al. 2005b).

Die Ursachen des Rückgangs im Bodenseegebiet sind bisher nur unzureichend geklärt. Dies gilt auch für die Niederlande (Bijlsma et al. 2001) und die Schweiz (Schmid et al. 2001). Marchant et al. (1990) und Bibby (1989) erwähnen als mögliche Ursachen in Großbritannien den Umbau natürlicher Laubholzwälder in Nadelholzforste. Marti (2007) vermutet im Kanton Glarus (Schweiz) Verschlechterungen der Lebensräume infolge großflächiger Auflichtung der Bestände durch die Waldbewirtschaftung. Bauer & Berthold (1997) führten für mitteleuropäische Vögel zudem Veränderungen in den Rast- und Überwinterungsquartieren als Rückgangsursache an. Der Langstreckenzieher überwintert hauptsächlich im äquatorialen Regenwaldgürtel und in Feuchtsavannen.

In den Brutgebieten sind folgende, z.T. miteinander verknüpfte, Rückgangsursachen denkbar:

- Verminderte Nahrungsverfügbarkeit, speziell während der Jungenaufzucht,
- schlechtere mikroklimatische Bedingungen vor allem am Neststandort, z. B. verursacht durch Eutrophierung Veränderungen der abiotischen oder strukturellen Verhältnisse in den Habitaten,
- erhöhte Prädation von Eiern/Nestlingen infolge von Veränderungen im Prädatorengefüge,
- demographische Aspekte in den Populationen,
- strukturelle Veränderungen in den Habitaten, z. B. durch veränderte Waldbewirtschaftung oder verstärkten Nadelholzanbau,
- geringerer Bruterfolg aufgrund der schlechteren Kondition geschwächt heimkehrender Individuen.

Ziel dieser Arbeit ist es, zur Klärung der Ursachen des Bestandsrückgangs im Untersuchungsraum Bodenseegebiet beizutragen. Hierzu wurde ein Vergleich von rezent besetzten Revieren mit ehemals besetzten, neuerdings verwaisten Revieren durchgeführt, um Einblicke

in die Eignung der rezenten Lebensräume als Bruthabitat zu bekommen. Man kann davon ausgehen, dass infolge eines schwindenden Populationsdrucks vor allem optimale Lebensräume besetzt werden, auch wenn beim Waldlaubsänger die soziale Komponente bei der Revierwahl mit zu berücksichtigen ist (Svårdson 1949). Ein derartiger Vergleich kann Gründe für die Bestandsrückgänge aufdecken, sofern relevante Parameter erfasst werden und die Ursachen nicht überwiegend außerhalb der Brutheimat zu suchen sind. Zwei wichtige Fragen galt es zu beantworten:

1. Wie hoch ist der Bruterfolg im Vergleich zu Daten in der Literatur, und lassen sich daraus Aussagen über mögliche Gründe für die Bestandsrückgänge ableiten?
2. Ergeben sich aus dem Vergleich von besetzten und verwaisten Revieren Erklärungsmöglichkeiten für die Bestandsverluste in den Brutgebieten?

2 Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet im Landkreis Konstanz erstreckt sich vom westlichen Bodanrück nach Westen bis in den Hegau. Die Landschaft wird charakterisiert durch buchendominierte, artenreiche Mischwälder auf ertragreichen Standorten, die stellenweise in Fichtenbestände (*Picea abies*) umgewandelt wurden.

Da der Vergleich von „aktuell besetzten“ und „verwaisten“ Revieren im Vordergrund der Studie stand, wurde keine systematische Gesamterfassung des Brutbestands im Untersuchungsgebiet vorgenommen. Vielmehr wurde angestrebt, eine für die Untersuchung ausreichende Anzahl Reviere zu finden und daher vornehmlich Gebiete aufgesucht, die bei der letzten OAB-Gitterfeldkartierung 2000/02 einen hohen Revierbesatz aufwiesen.

Ein Revier wurde als besetzt eingestuft und in die Analyse einbezogen, wenn mindestens zweimal ein revieranzeigendes Männchen festgestellt wurde und das Revier zur Brutzeit (ab Ankunft der Weibchen, beginnend ab 29.04.2003) mindestens 6 Tage lang besetzt war. Alle anderen registrierten revieranzeigenden Männchen wurden als Durchzügler oder Umherstreifende gewertet. Da der 14. April als Mittelwert für die Erstankunft des Waldlaubsängers in Baden-Württemberg gilt (Hölzinger 1999), wurde ab dem 10.04. mit der Kontrolle der Reviere begonnen. Die Reviergrenzen wurden individuell durch intensive Beobachtung der Vögel (Erfassung der genutzten Singwarten, Orte für die Nahrungssuche usw.) festgelegt und für die nachfolgende Vegetationserfassung verwendet.

Das Untersuchungsgebiet wird seit Jahrzehnten von lokalen Ornithologen der OAB intensiv erforscht, daher sind frühere Brutstandorte und aufgegebene Gebiete in der Regel gut bekannt. Ein Revier wurde als „verwaist“ gewertet, wenn es seit mindestens drei Jahren nicht besetzt war, davor aber regelmäßig. Für die vergleichende Untersuchung wurden 13 Flächen als „verwaiste Reviere“ ausgewiesen. Dabei wurden für die Vegetationserfassungen ähnliche Reviergrößen zugrunde gelegt wie sie bei rezent besetzten Revieren vorlagen.

Der Verpaarungsstatus beim Waldlaubsänger ist einfach zu erfassen, da die Männchen sowohl ihr Verhalten als auch ihren Gesang deutlich ändern, wenn sie verpaart sind (Glutz

von Blotzheim & Bauer 1991). Die Suche und das Kontrollieren der Nester erfolgte in Anlehnung an Martin & Geupel (1993) bevorzugt während der Nestbauphase.

Die Nester wurden während der Eiablagephase in Abständen von 3-5 Tagen kontrolliert und der unmittelbare Neststandort beschrieben. Um Störungen am Nest zu vermeiden, wurde der Standort nur einmal zu Beginn der Bebrütungsphase direkt aufgesucht und die Gelegegröße notiert, das weitere Brutgeschehen dann aus sicherer Distanz überwacht. Für die brutbiologischen Berechnungen wurden Legeintervalle von 1 Ei/d zugrunde gelegt, ferner 13 Tage Bebrütung und 12 Tage Nestlingszeit (nach Glutz von Blotzheim & Bauer 1991, Hölzinger 1999). Zur Feststellung des Bruterfolges wurden die Nester kurz vor dem Ausfliegen täglich kontrolliert. Nester mit ausgeflogenen Jungen wurden auf Federschuppen und andere Anzeichen für erfolgreiches Ausfliegen untersucht (Kot im Nest, am Nestaussgang oder in Nestnähe).

Zur Erfassung von Zweit- und Ersatzbruten wurden alle Reviere auch nach der Brutzeit in zweitägigen Abständen begangen. Bei ausgeraubten Nestern wurde der Zustand des Nests und eventuelle Fraßspuren erfasst (vgl. Schaefer 2002).

Die Datenanalyse wurde auf zwei Wegen durchgeführt:

einfacher Vergleich „besetzt“ mit „verwaist“: hierbei wurde bei besetzten Revieren nicht berücksichtigt, ob das Männchen unverpaart blieb oder nicht (2 Kategorien)

spezieller Vergleich „besetzt-verpaart“ mit „besetzt-unverpaart“ und „verwaist“: hierbei wurden die besetzten Reviere noch daraufhin unterschieden, ob die Reviermännchen ein Weibchen fanden oder nicht (3 Kategorien)

Erfassung struktureller Vegetationsparameter

Für die Datenauswertung wurden folgende Parameter unterschieden. Als Krautschicht wurden alle Pflanzen bis 1 m Höhe definiert, als Strauchschicht alle Gehölze und Hochstauden zwischen 1 m und 4 m Höhe und als Baumschicht alle Gehölze über 4 m Höhe. Innerhalb dieser Zonen wurden die nachfolgend beschriebenen Parameter erhoben, deren Auswahl sich nach den Habitatansprüchen des Waldlaubsängers und nach allgemeiner forstlicher Praxis für Charakterisierung von Waldbiotopen richtete. Die Vegetationsparameter wurden Ende Mai bis Anfang Juli erhoben.

Krautschicht: Deckungsgrad: Wegen der eventuellen Bedeutung hinsichtlich potenzieller Nistmöglichkeiten wurde die Krautschicht in „Gräser“, „Jungbäume“, „krautige Pflanzen über 30 cm“, „krautige Pflanzen unter 30 cm“ und „Farne“ unterteilt. Die Abschätzung des vertikalen Deckungsgrads dieser Parameter erfolgte in 10 %-Stufen. Flächen mit < 10 % eines jeweiligen Parameters wurden für die statistische Auswertung mit 1 % Deckung gleichgesetzt. Die Gesamtdeckung der Krautschicht wurde durch Aufsummierung der Unterparker errechnet. Ähnlich wurde mit weiteren Parametern des Deckungsgrads wie „Laub“, „offener Boden“ und „Reisig“ verfahren. Schließlich wurde notiert, ob Strukturparameter wie „zusammenhängende Grasfläche > 10 m²“, „über 50 einzelne Grasbüschel > 20 cm“ und „homogene Krautschicht“ vorhanden waren oder nicht und ob die vorherrschende Krautschicht > oder < 30 cm war und einheitlich strukturiert war (z.B. einheitlich niedriger Bewuchs) oder nicht (z.B. stark bewachsene Abschnitte mit dazwischenliegenden Freiflächen).

Strauchschicht: Der Deckungsgrad der Strauchschicht wurde analog dem der Krautschicht in 10 %-Stufen geschätzt.

Baumschicht: (a) Die vertikale Deckung (Kronenschluss) wurde mit einem Peilrohr mit Fadenkreuz ermittelt. An 20 auf das Revier verteilten Punkten wurde durch senkrecht Peilen nach oben notiert, ob das Fadenkreuz auf Blätter/Äste (+) oder freien Himmel (-) fiel. Aus dem relativen Anteil der „+“ und „-“ an den 20 Messpunkten wurde der vertikale Deckungsgrad errechnet (nach Emlen 1967). (b) Die Baumhöhe wurde in 2 m-Stufen geschätzt. Alle Reviere hatten eine einheitliche Höhenstruktur, weshalb für die Abschätzung ein repräsentativer, gut sichtbarer Baum ausreichte. (c) Artenzusammensetzung: Baumarten, die in mindestens einem Revier einen Anteil > 10 % hatten und in mehr als einem Revier vorkamen, wurden als Hauptbaumarten einzeln ausgewiesen, alle anderen wurden unter „andere Baumarten“ zusammengefasst. (d) Stammdurchmesser: Die Einstufung aller Bäume im Revier erfolgte in die in der Forstpraxis gängigen Durchmesserklassen Stangenholz (< 20 cm Brusthöhendurchmesser (BHD)), Baumholz (20-35 cm BHD) und Altholz (> 35 cm BHD). Entgegen der forstlichen Praxis wurden jedoch (in wenigen Fällen) auch Gehölze < 10 cm BHD als Stangenholz eingestuft, wenn diese höher als 4 m waren (da dies als Baum definiert wurde). Aus ökologischer Sicht liefert die Zusammensetzung der Durchmesserklassen ein Maß für die Altersstruktur der untersuchten Fläche. (e) Um ein Maß für das Angebot an Sing- und Anflugwarten zu bekommen, wurde der Prozentanteil an Bäumen mit Beastung (tote und vitale, dünne Äste) im Bereich unter 4 m bestimmt. Singwarten (Reviergesang der Männchen) und Anflugwarten (zum Anflug des Nestes am Boden) sind wichtige Strukturelemente in Waldlaubsängerhabitaten. (f) Die Baumdichte im Revier wurde mit der „6-Baum-Stichprobe“ nach Prodan (1968) bestimmt. Dazu wird an einem zufällig gewählten Punkt die Entfernung zum sechsnächsten Baum (Außenkante) gemessen. Auf Kreisflächen mit den gemessenen Radien befinden sich dann jeweils sechs Bäume. Es wurden zehn solcher Messungen systematisch in jedem Revier verteilt durchgeführt und daraus die durchschnittliche Stammzahl in Individuen pro Hektar berechnet.

Nahrungsangebot

Waldlaubsänger nutzen für die Jungenaufzucht in stark variierenden Anteilen und abhängig vom Angebot vor allem von Fluginsekten und Raupen, die im Kronenbereich erbeutet werden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991, Lippek 1996). Die Raupendichte wurde über eine gängige, indirekte Methode in Anlehnung an Fischbacher et al. (1998) abgeschätzt: In zehn Revieren mit Brutnachweis und zehn verwaisten Revieren wurde unmittelbar nach dem Ausfliegen der letzten Brut (11.06.) in den besetzten Revieren jeweils über sechs Tage Raupenkot gesammelt. Die Menge an Raupenkot gibt ein hinreichendes Schätzmaß für die Verfügbarkeit an Nahrung während der Jungenaufzucht ohne Störungen zu verursachen. Der Raupenkot wurde mit Plastiktrichtern (Durchmesser: 39 cm) aufgefangen, an deren Auslauf Kaffeefilter befestigt wurden. Pro Revier wurden fünf Trichter an den Hauptbaumarten im Revier in ca. 1 m Höhe unter geschlossenem Kronendach aufgestellt. Die Proben wurden für 24 Stunden bei 60° C im Trockenschrank getrocknet. Unter dem Binokular wurden alle anderen Partikel (Blattreste, Pollen, Samen, Insekten usw.) aussortiert und anschließend das Gesamtgewicht des Rau-

penkots mit einer Laborwaage (Fa. Sartorius, Modell BP 6IS) auf 0,1 mg genau ermittelt. Damit wurde die „Fallrate“ des Raupenkots in $\text{mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$ berechnet. Zur Umrechnung von Fallraten in Raupenabundanz s. Fischbacher et al. (1998).

Abiotische Verhältnisse

Im Juli 2003 wurde in zehn Revieren mit Brutnachweis und in zehn verwaisten Revieren alle Pflanzen der Kraut- und Strauchschicht bestimmt. Sie waren die Basis für die Berechnung von mittleren Zeigerwerten für die Licht-, Temperatur-, Feuchtigkeit-, Reaktions(pH)- und Stickstoffzahl nach Ellenberg et al. (1992): Jeder Pflanzenart ist ein Zeigerwert für den jeweiligen Faktor zugeordnet. Somit kann aus den in einem Revier vorkommenden Pflanzen ein mittlerer Zeigerwert berechnet werden. Bei der Berechnung wurde nicht nach Menge der jeweiligen Pflanzenarten gewichtet. Die Artkomplexe von *Bromus ramosus* agg. und *Rubus fruticosus* agg. wurden bei der Berechnung der Zeigerwerte nicht berücksichtigt, weil dazu die Bestimmung auf Unterart-Niveau erforderlich wäre.

Nestfeinde/Prädatoren

Während der Vegetationsaufnahmen wurden sämtliche potenziellen Nestfeinde notiert (jew. > 1 Stunde pro Revier). Optisch/akustisch erfasst wurden alle tagaktiven Vögel und Säugetiere, die als Nesträuber in Frage kommen, ferner die Anwesenheit von Mäusen, die als Nesträuber bekannt sind, entweder direkt oder als Anzahl Mauselöcher pro Revier, sowie das Vorkommen von Nacktschnecken, da von diesen vor allem in niederschlagsreichen Jahren berichtet wurde, dass sie Nester mit frischgeschlüpften Jungen „durchwandern“ und dabei die Brut zerstören (Riedinger 1974). Die wenigen dabei entstandenen Beobachtungsdaten zu den potenziellen Prädatoren konnten aber keiner statistischen Analyse unterzogen werden.

Sozialer Kontakt

In jedem untersuchten Revier wurde notiert, ob Hörkontakt zu einem benachbarten Waldlaubsänger bestand. Dazu wurde in verwaisten Revieren ein „virtueller“, in besetzten Revieren der aktuelle Reviermittelpunkt bestimmt.

Hangneigung, Exposition

Bei Revieren mit Gefälle wurde an einer repräsentativen Stelle die Hangneigung gemessen. Ferner wurde die Exposition mit einem Kompass ermittelt und in vier Kategorien eingeteilt: südlich (SW bis SSO), östlich (SO bis NOO), nördlich (NO bis NNN), und westlich (NW bis SWW).

Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm JMP 5.0.1.2 (SAS Institute). Zunächst wurden alle individuellen Parameter auf signifikante Unterschiede zwischen besetzten (verpaart vs. unverpaart) und verwaisten Revieren geprüft. Für quantitative Parameter wurde der nicht-parametrische Wilcoxon Rangsummentest (=WRT) verwendet, für qualitative Parameter der Likelihood Ratio Test (=LRT; JMP Statistics and Graphics Guide 2002). P-Werte mit $0,1 > p > 0,05$ wurden als Trend gewertet. Anschließend wurden die erhobenen Parameter einem multivariaten Verfahren (logistische Analyse) unterzogen. Die logistische Analyse wurde einer Diskriminanzanalyse vorgezogen, weil sie keine Normalverteilung der Daten oder homogene Varianzen voraussetzt und qualitative

Parameter in die Analyse einbezogen werden können (JMP Statistics and Graphics Guide 2002). Bei der logistischen Analyse wird ein Modell erstellt, mit dem das Eintreten eines Ereignisses (Prädikant, hier: Revier besetzt oder verwaist) anhand eines oder mehrerer Faktoren (z. B. Anteil Altholz), vorhergesagt wird. Nach Cohen (1988) werden quantitative Parameter mit $R^2 > 0,25$ als großer Effekt, Parameter mit $0,25 > R^2 > 0,09$ als mittlerer und mit $0,09 > R^2 > 0,01$ als kleiner Effekt gewertet. Für qualitative Parameter gilt analog: $R^2 > 0,16$ (großer Effekt), $0,16 > R^2 > 0,058$ (mittlerer Effekt) bzw. $0,058 > R^2 > 0,006$ (kleiner Effekt). Im vorliegenden Fall wird nach R^2 mit dem größten signifikanten Einfluss gesucht. Variablen, die für ein entsprechendes Modell gewählt wurden, erklären am besten den Unterschied zwischen besetzten und verwaisten Revieren und sind infolgedessen relevant. Aufgrund der exploratorischen Suche nach Unterschieden in besetzten und verwaisten Revieren war es nicht notwendig, eine Bonferroni-Korrektur in die statistischen Tests einzubeziehen.

Für die Signifikanzniveaus wurden folgende Symbole verwendet: n. s. für nicht signifikant mit $p > 0,1$; t für einen Trend mit $0,1 > p > 0,05$; * für signifikant mit $0,05 > p > 0,01$; ** für $0,01 > p > 0,001$; *** für $p < 0,001$.

Dank. Wir bedanken uns bei Dr. T. Schaefer für die vielen Diskussionen und seine Kritik sowie für Verbesserungsvorschläge zum Manuskript dieser Arbeit; bei Dr. M. Lieser für die Diskussionen über waldbirtschaftliche Aspekte und bei Dr. W. Ley für die Durchsicht des Manuskripts, bei E. Klein, M. Peintinger und G. Schmitz für die Hilfe in botanischen Fragen und hinsichtlich der Vegetationserfassung. Ein besonderer Dank geht an Dr. B. Naef-Daenzer (Schweizerische Vogelwarte Sempach) für Hilfe bei den Untersuchungen zur Abschätzung des Nahrungsangebotes und schließlich an Dr. W. Nagl (Universität Konstanz) für Unterstützung bei der statistischen Auswertung der Daten. Bei der Auswahl geeigneter Gebiete und aufgegebener Laubsängerreviere halfen P. Berthold, H. Fries, W. Ley, S. Olschewski, S. Schuster, K.-H. Siebenrock, A. Teichmann, H. Werner und S. Werner. Diese Arbeit wurde vom Badischen Landesverein für Naturkunde und Naturschutz (BLNN) mit einem Sachkostenzuschuss aus dem Professor-Friedrich-Kiefer-Fonds unterstützt, hierfür bedanken wir uns beim BLNN.

3 Ergebnisse

An 54 Standorten des Untersuchungsgebietes wurden revieranzeigende Waldlaubsänger festgestellt. Davon konnten 30 laut Definition (s.o.) als Revierinhaber und die verbleibenden 24 als Durchzügler/Umherstreifende gewertet werden. Das erste revieranzeigende Männchen wurde am 19.04.2003, das erste Weibchen am 29.04.2003 festgestellt.

Nur in 11 der 30 dauerhaft besetzten Reviere (37 %) wurde ein Weibchen beobachtet. Da in einem dieser Reviere kein Brutversuch festgestellt werden konnte, wurde es nicht mit in die Habitatanalyse einbezogen (in den übrigen 10 konnte das Nest gefunden werden). In 19 Revieren blieb das Männchen dagegen unverpaart (63 %). Die Reviere unverpaarter Männchen waren zwischen 6 bis 56 Tage besetzt.

15 Reviere unverpaarter Männchen waren (komplett oder größtenteils) zwischen der Ankunft des ersten Weibchens (29.04.2003) und dem Ausfliegen der letzten Brut (11.06.2003) besetzt. Drei waren größtenteils vor Ankunft der Weibchen besetzt und eines nachdem die letzte Brut ausflog. Die Mehrzahl der Reviere unverpaarter Männchen war also während der Brutzeit besetzt, so dass ankommende Weibchen besetzte Reviere vorgefunden haben müssen.

Von den 24 Beobachtungen, die als Durchzug/Umherstreifen gewertet wurden, stammen 13 aus der Zeit um die Ankunft der Männchen (beginnend mit der Erstbeobachtung am 19.04.) und 11 (darunter eine Familie, die nicht aus einem der Reviere mit Bruten stammte) aus der Brutzeit oder der Nachbrutzeit.

Von den 13 für die vergleichende Untersuchung ausgewählten verwaisten Revieren waren zwei 1990, die verbleibenden zwischen 1998 und 2000 das letzte Mal besetzt. Die Mehrzahl (sieben Reviere) konnte zuletzt zur Brutzeit 1999 als besetzt eingestuft werden.

Vergleich von besetzten und verwaisten Revieren des Waldlaubsängers

Für diesen Vergleich wurden 29 besetzte (19 Reviere unverpaarter und zehn Reviere verpaarter Männchen) und 13 verwaiste Reviere verwendet. Die Auftrennung der besetzten Reviere in Reviere verpaarter bzw. unverpaarter Männchen (spezieller Vergleich) erbrachte nur einen gesicherten Unterschied (s. u.), deshalb werden im folgenden nur die Ergebnisse des einfachen Vergleichs beschrieben (mit entsprechend größeren Stichprobenzahlen in den Kategorien).

Vertikale Deckung von Kraut- und Strauchschicht:

Die untersuchten Flächen waren ungefähr zur Hälfte mit Kräutern (besetzt: \bar{x} 45,5 %, verwaist: \bar{x} 53,8 %) und zur Hälfte mit Laub bedeckt (besetzt: \bar{x} 47,9 %, verwaist: \bar{x} 37,7 %). Im Vergleich zu den besetzten Revieren hatten die verwaisten Reviere eine etwas stärker ausgeprägte Krautschicht und weniger Laub (WRT, n.s., mit $p = 0,251$ bzw. $p = 0,162$). In der Krautschicht stellten

die „krautigen Pflanzen unter 30 cm“ den größten Anteil (besetzt: 24,8 %; verwaist: 30,8 %), gefolgt von „Jungbäumen“ (besetzt: 10,6 %; verwaist: 11,8 %) und „Gräsern“ (besetzt: 9,0 %; verwaist: 11,0 %). „Krautige Pflanzen über 30 cm“ und „Farne“ waren nur in wenigen Revieren überhaupt vorhanden. Keiner der Unterschiede bei diesen Unterparametern war signifikant.

Dagegen gab es beim Parameter „Reisig“ einen signifikanten Unterschied zwischen besetzten und verwaisten Revieren, denn in keinem der verwaisten Reviere konnte Reisig festgestellt werden (WRT, $p = 0,041$). Die mittlere Deckung der Strauchschicht war in den verwaisten Revieren tendenziell höher (besetzt: 6,9 % Deckung; verwaist: 11,8 % Deckung; WRT, $p = 0,557$).

Sonstige Parameter der Krautschicht:

Der Vergleich besetzt-verwaist ergab bei den Parametern „Zusammenhängende Grasfläche vorhanden“, „über 50 einzelne Grasbüschel vorhanden“, „homogene Krautschicht“ und „vorherrschende Krautschicht über/unter 30 cm“ keine Unterschiede (Tabelle 3.4). Durch die Aufspaltung der besetzten Reviere in „verpaart“ und „unverpaart“ änderte sich dies jedoch: Bei den ersten beiden Parametern ähnelten die Reviere unverpaarter Männchen denen verwaister Reviere (LRT, $p = 0,686$ bzw. $p = 0,513$). Signifikante Unterschiede ergaben sich dagegen zwischen den Revieren verpaarter und unverpaarter Männchen (LRT, $p = 0,020$ bzw. $p = 0,008$) und im Trend gesichert zwischen Revieren verpaarter Männchen und verwaisten Revieren (LRT, $p = 0,072$ bzw. $p = 0,051$). Beim Parameter „homogene Krautschicht“ war dies nicht so deutlich und für den Parameter „vorherrschende Krautschicht über/unter 30 cm“ ergab sich kein einheitliches Bild (Tab. 1).

In den Revieren unverpaarter Männchen und in verwaisten Revieren waren selten eine „zusammenhängende Grasfläche“ und „über 50 einzelne Grasbüschel“ vorhanden. Alle Reviere verpaarter Männchen bis auf eine Ausnahme – in diesem war auch keine zusammenhängende Grasfläche vorhanden – wiesen über 50 ein-

Tab. 1: Vergleich der Parameter der Krautschicht in Revieren verpaarter Männchen ($n = 10$), Revieren unverpaarter Männchen ($n = 19$) und verwaisten Revieren ($n = 13$): Signifikanzniveaus und p-Werte des Likelihood Ratio Tests. – *Comparison of herb vegetation in territories of paired ($n=10$) and unpaired males ($n=19$), and in abandoned territories ($n=13$). Significance levels and p-values determined with Likelihood Ratio Tests.*

	verpaart - unverpaart	verpaart - verwaist	verwaist - unverpaart	besetzt - verwaist
Zusammenhängende Grasfläche vorhanden (Ja/Nein) <i>Coherent grass cover present (yes/no)</i>	*	t	n.s.	n.s.
	0,020	0,072	0,686	0,513
Über 50 einzelne Grasbüschel vorhanden (Ja/Nein) <i>Number of grass tussocks exceeding 50 (yes/no)</i>	**	t	n.s.	n.s.
	0,008	0,051	0,513	0,773
Homogene Krautschicht (Ja/Nein) <i>Homogeneous cover of herbaceous plants (yes/no)</i>	*	n.s.	n.s.	n.s.
	0,045	0,184	0,513	0,936
Vorherrschende Krautschicht über/unter 30 cm <i>Predominant herbs over/under 30 cm tall</i>	n.s.	n.s.	*	n.s.
	0,299	0,556	0,050	0,113

zelne Grasbüschel auf. Eine „homogene Krautschicht“ wurde eher in der Kategorie „unverpaart“ (57,9% Ja) und der Kategorie „verwaist“ (46,2% Ja) festgestellt („verpaart“: 20% Ja). Daraus ergab sich nur für den Vergleich „verpaart-unverpaart“ ein signifikanter Unterschied (LRT, $p = 0,045$). Die „vorherrschende Krautschicht“ war in 5% der Kategorie „unverpaart“, 20% der Kategorie „verpaart“ und 30,8% der Kategorie „verwaist“ über 30 cm hoch, ein signifikanter Unterschied ergab sich nur für den Vergleich „verwaist-unverpaart“ (LRT, $p = 0,050$).

Baumarten:

Die Buche (*Fagus sylvatica*) stellte sowohl in besetzten als auch in verwaisten Revieren den größten Anteil und war in fast jedem Revier vorhanden (in 41 von insgesamt 42). Kiefer (*Pinus spp.*) und Eiche (*Quercus spp.*) kamen in den meisten Revieren vor und stellten teilweise bis zu einem Drittel der Bäume. Esche (*Fraxi-*

nus excelsior), Hainbuche (*Carpinus betulus*) und Ahorn (*Acer spp.*) kamen zwar nur in wenigen Revieren vor, stellten dann aber oft einen großen Anteil der Individuen. Laubhölzer machten sowohl in besetzten als auch in verwaisten Revieren ca. 90% aller Bäume aus. Signifikante Unterschiede zwischen besetzten und verwaisten Revieren ergaben sich nicht (Tab. 2).

Strukturelle Parameter der Baumschicht:

Hier zeigten sich die meisten Unterschiede zwischen besetzten und verwaisten Revieren. Die Baumhöhe in besetzten Revieren war niedriger als in verwaisten, mit deutlich mehr Beständen unter 30 m in besetzten Revieren. Die Baumdichte war in besetzten Revieren höher als in verwaisten, mit einer Häufung bei Baumdichten besetzter Reviere von 600-700 Ind./ha im Gegensatz zu einer Häufung der Baumdichten verwaister Reviere von 400-500 Ind./ha (Abb. 1). Diese Unterschiede waren jedoch nur als Trend gesichert (WRT, $p = 0,094$, $p = 0,097$

Tab. 2: Einfacher Vergleich der Baumartenzusammensetzung in besetzten ($n = 29$) und verwaisten ($n = 13$) Revieren: Mittelwerte (\bar{x}) der Anteile in Prozent mit Minimum/Maximum in Klammern, Standardfehler (SD), Signifikanz (P) des Wilcoxon Rangsummentests und Anzahl an Revieren (Z), in denen die jeweilige Baumart überhaupt vorkam. – *Comparison of tree species composition in occupied ($n = 29$) versus abandoned territories ($n = 13$). Mean (\bar{x}), range (min-/max-values in brackets), standard deviation (SD) and number of territories (Z), in which respective tree species were found. P-values determined with Wilcoxon's Ranked Sum Tests.*

Baumart	besetzt (n = 29)			verwaist (n = 13)			p
	\bar{x} (%)	SD	Z	\bar{x} (%)	SD	Z	
Buche (<i>Fagus sylvatica</i>) – Beech	72,2	2,9	29	65,7	7,9	12	0,796
	(31,7-92,7)			(0,0 - 100,0)			
Fichte (<i>Picea abies</i>) – Spruce	2,0	0,7	13	3,2	1,1	7	0,347
	(0,0 - 18,2)			(0,0 - 9,0)			
Kiefer (<i>Pinus spp.</i>) – Pine	4,5	1,2	18	6,1	2,4	9	0,452
	(0,0 - 27,3)			(0,0-31,3)			
Eiche (<i>Quercus spp.</i>) – Oak	6,2	1,7	20	4,8	1,6	8	0,923
	(0,0 - 30,4)			(0,0 - 14,7)			
Esche (<i>Fraxinus excelsior</i>) – Ash	3,8	1,8	8	6,6	3,8	4	0,695
	(0,0 - 39,3)			(0,0 - 46,2)			
Hainbuche (<i>Carpinus betulus</i>) – Hornbeam	1,8	0,9	9	5,0	4,6	3	0,707
	(0,0 - 22,9)			(0,0 - 60,5)			
Linde (<i>Tilia cordata</i>) – Lime tree	2,3	0,8	11	1,7	1,2	3	0,418
	(0,0 - 16,3)			(0,0 - 15,4)			
Ahorn (<i>Acer spp.</i>) – Maple	2,6	1,7	3	2,9	1,7	4	0,154
	(0,0 - 43,9)			(0,0 - 20,0)			
Weißtanne (<i>Abies alba</i>) – Silver Fir	1,0	0,8	3	0,1	0,1	1	0,789
	(0,0 - 24,0)			(0,0 - 0,8)			
Andere Baumarten – Other species	3,6	0,7	24	4,0	1,9	5	0,202
	(0,0 - 13,3)			(0,0 - 18,5)			
Laubhölzer – Deciduous trees	90,6	1,6	29	89,6	2,5	13	0,827
	(72,7 - 100,0)			(68,8 - 100,0)			
Nadelhölzer – Coniferous trees	9,4	1,6	24	10,4	2,5	11	0,827
	(0,0 - 27,3)			(0,0-31,2)			

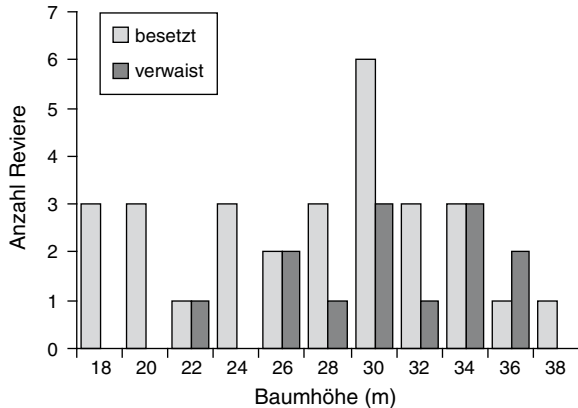


Abb. 1a: Anzahl der besetzten ($n=29$) und verwaisten Reviere ($n=13$) des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*) in Bezug zu den erfassten Baumhöhenklassen. – Number of occupied ($n=29$) and abandoned ($n=13$) Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) territories with respect to prevalent tree height classes.

und $p = 0,057$; Tab. 3). Kein signifikanter Unterschied ergab sich beim Kronenschluss (n.s., WRT, $p = 0,669$).

Aus den Prozentzahlen der Anteile von Stangenholz, Baumholz, Altholz und beasteten Bäumen und der Baumdichte lässt sich die tatsächliche Anzahl an Bäumen des jeweiligen Parameters in einem Revier bezogen auf einen Hektar berechnen. Die Anzahl an beasteten Bäumen pro Hektar und Bäumen der Durchmesserklasse „Stangen- und Baumholz“ pro Hektar war in besetzten Revieren signifikant höher als in verwaisten Revieren (WRT, $p = 0,039$, bzw. $p = 0,022$ und $p = 0,047$). Die tatsächliche Anzahl an Bäumen der Durchmesserklasse „Altholz“ hingegen war in besetzten und verwaisten Revieren nicht unterschiedlich (n.s.; WRT). In einem besetzten Revier waren mehr Bäume der Klasse Stangenholz (und damit auch mehr unterhalb von 4 m beastete Bäume) und Baumholz, aber nicht weniger Bäume der Klasse Altholz (Abb. 2). Die Baum- und Altholzbestände waren in der herrschenden Schicht, das Stangenholz im Unterstand. Die festgestellten Unterschiede deuten daraufhin, dass die verwaisten Reviere älter sind als die besetzten Reviere bzw. ältere Bestände vom Waldlaubsänger nicht mehr besetzt werden.

Bei der prozentualen Zusammensetzung der Durchmesserklassen war in den besetzten Revieren der Anteil an Stangenholz höher (t ; WRT, $p = 0,079$) und der Anteil an Altholz signifikant niedriger (*; WRT, $p = 0,037$) als in den verwaisten Revieren. Der Anteil an Baumholz war nicht gesichert verschieden (n.s., WRT, $p = 0,248$; Tab. 3).

Abschätzung des Nahrungsangebotes zur Zeit der Jungenaufzucht:

Die Daten aus zehn Revieren verpaarter Männchen und zehn verwaisten Revieren ergaben eine Fallrate des Raupenkots in den Revieren verpaarter Männchen von 3,5

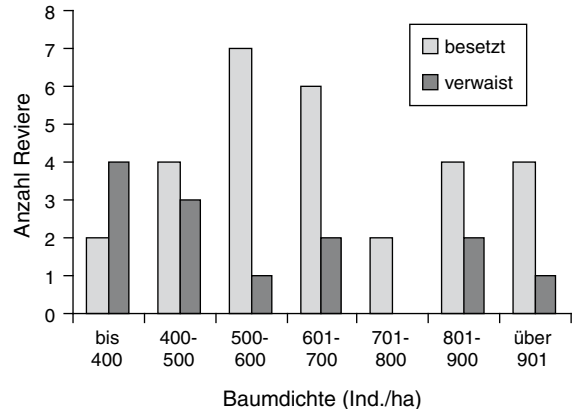


Abb 1b: Anzahl besetzter bzw. verwaister Waldlaubsängerreviere in Bezug zur festgestellten Baumdichte. – Number of occupied and abandoned Wood Warbler territories with respect to prevalent tree density classes.

$\pm 0,22 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ($n = 10$, Min./Max. = 2,6/4,7 $\text{mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) und in den verwaisten Revieren von $3,6 \pm 0,26 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ($n = 10$, Min./Max. = 2,3/4,9 $\text{mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Das Nahrungsangebot an Raupen war in den beiden Kategorien demnach praktisch identisch (WRT, $p = 0,94$).

Abiotische Faktoren:

Die Daten zur Berechnung der Ellenbergschen Zeigerwerte wurden in zehn Revieren verpaarter Männchen und zehn verwaisten Revieren erhoben (s. Methoden). Bei den Zeigerwerten für Temperatur, Licht, Boden-

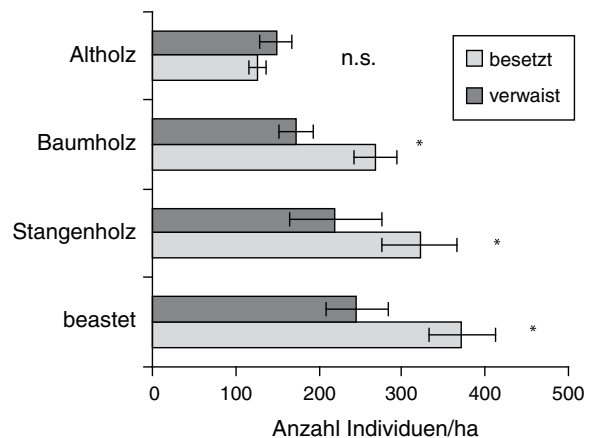


Abb. 2: Mittlere Individuenzahlen pro ha von Bäumen verschiedener Alters- und Wuchsklassen in besetzten und verwaisten Revieren des Waldlaubsängers; (n.s. = nicht signifikant, * = signifikant mit $0,05 > p > 0,01$, Wilcoxon Rangsummentest). – Mean number of individuals per ha of trees of different age and growth structures within occupied („besetzt“) and abandoned („verwaist“) Wood Warbler territories. (n.s. = not significant, * = significant with $0.05 > p > 0.01$, Wilcoxon's Ranked Sum Test). Altholz = old stands, Baumholz = immature stands, Stangenholz = polewood, beastet = trees branched below 4 m.

Tab. 3: Einfacher Vergleich der strukturellen Parameter der Baumschicht in besetzten ($n = 29$) und verwaisten ($n = 13$) Revieren: Mittelwerte (\bar{x}) mit Minimum/Maximum in Klammern, Standardfehler (SD) und Signifikanz (p) des Wilcoxon Rangsummentests. - *Comparison of structural parameters of tree cover in occupied ($n=29$) versus abandoned territories ($n=13$). Mean (\bar{x}), range (min/max-values in brackets), and standard deviation (SD). p -values determined with Wilcoxon's Ranked Sum Test.*

	besetzt ($n = 29$)		verwaist ($n = 13$)		P
	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD	
Baumhöhe (m) – <i>Tree height</i>	27,4 (18-38)	1,1	30,6 (22 - 36)	1,2	0,094
Kronenschluss (%) – <i>Crown density</i>	80,9 (65-95)	1,7	80,0 (70 - 95)	2,2	0,669
Baumdicke (Individuen/ha) <i>Tree density (number/ha)</i>	714 (387-1993)	64	541 (391-982)	65	0,097
Individuen beastet pro ha <i>Number of branched trees per ha</i>	372 (170-1156)	40	246 (90-531)	37	0,039 (*)
Individuen Stangenholz pro ha – <i>Number of polewood/ha</i>	321 (112-1215)	46	220 (43 - 624)	55	0,047 (*)
Individuen Baumholz pro ha – <i>Number of immature trees per ha</i>	268 (108-717)	27	172 (43-313)	21	0,022 (*)
Individuen Altholz pro ha <i>Number of old trees per ha</i>	126 (48 - 256)	10	149 (66-314)	19	0,283
Anteil beastet unter 4 m (%) – <i>Percentage of trees branched below 4 m</i>	51,0 (32,9 - 74,0)	1,9	44,2 (27,6-64,1)	3,1	0,057
Anteil Stangenholz (%) – <i>Percentage of polewood</i>	41,5 (27,2 - 64,4)	2,0	34,4 (16,1-64,8)	4,9	0,079
Anteil Baumholz (%) – <i>Percentage of immature trees</i>	37,8 (13,1-60,0)	2,0	33,2 (18,5-49,3)	3,1	0,248
Anteil Altholz (%) – <i>Percentage of old trees</i>	20,7 (3,0 - 43,9)	1,9	32,4 (8,4 - 60,7)	4,6	0,037 (*)

feuchtigkeit, Boden-pH-Wert und Nährstoffe konnten zwischen den Revieren verpaarter Männchen und den verwaisten Revieren keine signifikante Unterschiede festgestellt werden (Tab. 4).

Der optische Eindruck, dass die Reviere verpaarter Männchen in der Kraut- und Strauchschicht artenärmer wären als die verwaisten, bestätigte sich nicht: die Artenzahl der Reviere verpaarter Männchen betrug 28 ± 3 ($n = 10$, Min./Max. = 14/41), die der verwaisten Reviere 28 ± 2 ($n = 10$, Min./Max. = 20/41; n.s., WRT, $p = 0,732$).

Hörkontakt: In 17 von 29 besetzten (58,6%), aber nur 3 von 10 verwaisten Revieren (30%) bestand Hörkontakt zu einem benachbarten Waldlaubsängerrevier; dieser Unterschied ist statistisch gesichert (LRT, $p = 0,029$).

Hangneigung im Revier: 20 von 29 besetzten (70,0%) und 7 von 13 verwaisten Revieren (53,8%) wiesen Gefälle auf (n.s., LRT, $p = 0,349$). Die Hangneigung betrug $15 \pm 2^\circ$ ($n = 29$, Min./Max. = $0/32^\circ$) in den besetzten und $11 \pm 3^\circ$ ($n = 13$, Min./Max. = $0/32^\circ$) in den verwaisten Revieren (n.s., WRT, $p = 0,253$).

Exposition: Sowohl die besetzten als auch die verwaisten Reviere hatten bevorzugt eine südliche Ausrichtung (besetzte Reviere, $n = 20$: 3 nördlich, 1 östlich, 12 südlich und 4 westlich; verwaiste Reviere, $n = 7$: 1 nördlich, 0 östlich, 5 südlich und 1 westlich). Aufgrund der vier Ausprägungen und des Wegfalls von Revieren ohne Hangneigung war die Stichprobe für die Anwendung des LRT zu klein.

Logistische Analyse der Originalvariablen

Von den 32 untersuchten Parametern (quantitativ/qualitativ) wurden sieben („krautige Pflanzen über 30 cm“, „Farn“, „Reisig“, „offener Boden“, „Ahorn“, „Weißtanne“ und „Exposition“) aus der logistischen Analyse ausgeschlossen, weil sie nur in wenigen Revieren vorkamen. Ebenfalls ausgeschlossen wurden die „Fallrate des Raupenkots“ und die „Ellenbergschen Zeigerwerte“, da sie nur in zehn Revieren verpaarter Männchen und zehn verwaisten Revieren erhoben wurden. Für acht Parameter war das Modell zumindest mit einem Trend gesichert ($p_m < 0,1$, Tab. 5), vier Parameter wiesen mittlere Effektstärke auf. Die Unsicherheit, ein Revier aufgrund des Anteils an Altholz in die richtige Kategorie

Tab. 4: Vergleich der mittleren Ellenbergschen Zeigerwerte der Kraut- und Strauchschicht in Revieren verpaarter Männchen (n = 10) und verwaisten Revieren (n = 10): Mittelwerte (\bar{x}) mit Minimum/Maximum in Klammern, Standardfehler (SD) und Signifikanz (p) des Wilcoxon Rangsummentests. – *Comparison of average Ellenbergian indicator values of the herb and shrub layer in territories of paired males (n=10) and in abandoned territories (n=10). Mean (\bar{x}), range (min/max-values in brackets), and standard deviation (SD). p-values determined with Wilcoxon's Ranked Sum Tests.*

	verpaart (n = 10)		verwaist (n = 10)		p
	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD	
Mittlere Temperaturzahl – Mean temperature indicator	5,4 (5,2 - 5,6)	0,04	5,3 (5,0 - 5,7)	0,07	0,645
Mittlere Lichtzahl – Mean light indicator	4,5 (4,0 - 5,3)	0,12	4,4 (3,9 - 5,0)	0,11	0,675
Mittlere Feuchtigkeitszahl – Mean humidity indicator	5,1 (4,5 - 5,5)	0,09	5,1 (4,4 - 5,5)	0,11	0,761
Mittlere Reaktionszahl (pH) – Mean pH value	6,2 (5,6 - 6,9)	0,15	6,2 (5,2 - 7,0)	0,20	0,909
Mittlere Nährstoffzahl – Mean nutrient indicator	5,4 (4,6 - 6,2)	0,20	5,5 (3,6 - 6,4)	0,28	0,910

(besetzt/verwaist) einzuordnen, konnte mit dem Modell mit „Anteil Altholz“ um 13,4% reduziert werden ($R^2 = 0,134$, bei einer Signifikanz des Modells von $p_m = 0,008$).

Der Stichprobenumfang von n = 42 erlaubte es, zwischen fünf und zehn Parameter in die multivariate logistische Analyse einzubeziehen. Das gewählte Modell mit maximalem R^2 und möglichst vielen signifikanten Variablen enthielt folgende fünf Parameter: „Baumindividuen beastet pro ha“ (*; $p = 0,031$), „Anteil Altholz“ (*; $p = 0,040$), „Individuen Stangenholz pro ha“ (t; $p = 0,054$), „Hörkontakt Nachbarrevier“ (t; $p = 0,061$) und „Deckung Laub“ (t; $p = 0,063$). Die Unsicherheit, ein Revier aufgrund dieser Parameter in die richtige Kategorie (besetzt/verwaist) einzuordnen, konnte mit dem Modell um 42% reduziert werden ($R^2 = 0,423$, $p_m < 0,001$). Dies stellt nach COHEN (1988) einen großen Effekt dar ($R^2 > 0,25$) und ist eine deutliche Verbesserung gegenüber den einfaktoriellen Modellen. Die Variablen „Individuen beastet pro ha“, „Anteil Altholz“, „Individuen Stangenholz pro ha“, „Hörkontakt Nachbarrevier“ und „Deckung Laub“ erklärten am besten den Unterschied zwischen besetzten und verwaisten Revieren.

Bruterfolg

Die ersten Weibchen wurden am 29.04. beobachtet. Rechnet man drei Tage für den Nestbau (nach Glutz von Blotzheim & Bauer 1991), lag der Nestbaubeginn

zwischen 03.05. und 10.05. und die Eiablage zwischen 06.05. und 13.05. (n = 8). Die Nester wurden zumeist in kleinen Vertiefungen an Grasbüscheln angelegt (4mal *Carex sylvatica*, 3mal *Carex pilulifera*, 1mal *Carex pilosa*), manchmal auch an Jungbuchen (2mal) und nur ein Nest war überhaupt nicht mit der Bodenvegetation assoziiert.

Die mittlere Gelegegröße in den zehn gefundenen Nestern betrug $6,11 \pm 0,26$ Eier (n = 9, Min. 5, Max. 7 Eier). Ein Nest wurde möglicherweise noch in der Legephase ausgeraubt und daher in die Berechnung der Gelegegröße nicht einbezogen.

Die Jungvögel flogen zwischen 05.06. und 11.06.2003 aus. Von zehn festgestellten Brutten gingen fünf durch

Tab. 5: Ergebnisse der logistischen Analyse der einzelnen Parameter: Parameter mit Signifikanz des Modells (p_m) < 0,1; Reduktion der Unsicherheit in der Einordnung (R^2), Effektgröße nach Cohen (1988) und Signifikanz des Parameters innerhalb des Modells (p: Wald Test); n = 42. – *Results of logistic analysis of individual parameters. The table lists parameters with significance values of the Model (p_m) of < 0.1; reduction of uncertainty of fit (pseudo- R^2), effect size after Cohen (1988) and significance value of the respective parameter within the model (p determined with Wald Test); n = 42.*

	R^2	Modell p_m	Effektgröße effect size	Parameter p
Anteil Altholz (%) – Percentage old trees	0,134	0,008	mittel	0,017
Individuen Baumholz pro ha – Number of immature trees per ha	0,125	0,011	mittel	0,043
Individuen beastet pro ha – Number of branched trees per ha	0,094	0,027	mittel	0,067
Hörkontakt Nachbarrevier (Ja/Nein) – Auditory contact with neighbour (yes/no)	0,091	0,029	mittel	0,041
Anteil beastet (%) [s.o.]	0,072	0,053	klein	0,072
Baumdichte (Ind./ha) – Tree density (number/ha)	0,067	0,062	klein	0,113
Baumhöhe (m) – Tree height	0,063	0,070	klein	0,091
Deckung Laub (%) [s.o.]	0,055	0,090	klein	0,106

Nesträuber verloren (50 %), in drei Fällen im Nestlingsstadium und in zwei Fällen während der Brutphase. In den fünf Revieren mit prädierten Nestern konnten keine Ersatzbruten festgestellt werden, vier wurden unmittelbar verlassen, in einem konnte nachfolgend noch vereinzelt Revierverhalten beobachtet werden, bevor das Revier nach maximal zehn Tagen aufgegeben wurde. Zweitbruten wurden in den fünf Revieren mit erfolgreichen Bruten nicht festgestellt, trotz der Beobachtung von Nestbauaktivität und Revierverhalten (zwölf Tage) in einem Revier und 13 Tage Revierverhalten in einem anderen.

4 Diskussion

Noch in Tucker & Heath (1994) wurde für die meisten europäischen Länder keine Veränderung der Brutbestände des Waldlaubsängers zwischen 1970-90 konstatiert. Vielmehr wurde über habitat- und klimabedingte Zunahmen und Arealexansionen im nördlichen Mitteleuropa und Fennoskandien mindestens seit den 1970er Jahren berichtet (vgl. auch Flade & Steiof 1988; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Bauer & Berthold 1997; Hogstad & Moksnes 1990; Berndt et al. 2002; Nottmeyer-Linden et al. 2002). Inzwischen sieht die Situation vielerorts völlig anders aus. In den bis 1990 expandierenden Beständen in den Niederlanden dokumentierten Bijlsma et al. (2001) und Hustings & Vergeer (2002) ab 1990 einen starken Rückgang der Bestände. Ähnliche Bestandsverluste traten inzwischen auch in anderen Regionen Europas zutage (vgl. BirdLife Int. 2004). Für die Schweiz stellten Schmid et al. (1998) zwischen den Atlaskartierungen 1972-76 und 1993-96 einen markanten, über Jahre anhaltenden Rückgang vor allem in siedlungsnahen Wäldern fest, der lokal zum Verschwinden des Waldlaubsängers führte. In einem Untersuchungsgebiet nahe Basel (CH) verschwand der Waldlaubsänger zwischen 1948/49 und 1992/93 völlig (Amann 1994). Weggler & Widmer (2001) stellten im Kanton Zürich (CH) bei Linientaxierungen von 1986-88 bis 1999 einen massiven Rückgang von 3,7 auf 0,8 reviermarkierende Vögel/1000 m fest. Eine Abnahme konstatierten auch die Bearbeiter der Roten Liste Vorarlbergs (von Kilzer et al. 2002 als „Gefährdung droht“ geführt). In Sachsen wurde von Steffens et al. (1998) ein 1990 einsetzender Rückgang bestätigt, wobei in den meisten Teilregionen der Rückgang über 50 % betrug. Sehr gut belegt ist der Rückgang im Bodenseegebiet von 1980/81 auf 1990/91 mit 36 % (Bauer & Heine 1992) und von 1990/91 auf 2000/02 um weitere 79,7 % (insgesamt demnach um 87 % gegenüber 1980/81) (Bauer et al. 2005b). Nach Berthold (2003) verschwand der Waldlaubsänger aus regelmäßig besetzten Brutgebieten im westlichen Bodenseegebiet (Möggingen, Landkreis KN, bzw. Billafingen, Landkreis FN), nach R. Ertel (pers. Mitt.) 2003 aus der Gemeinde Remseck (Landkreis LB). Bauer et al. (2002) gaben in der dritten Fassung der

Roten Liste der Brutvögel Deutschlands abnehmende Bestände für die Bundesländer Baden-Württemberg, Berlin, Hamburg, Nordrhein-Westfalen und Sachsen an (Betrachtungszeitraum 1975-99).

Der Bestandsrückgang des Waldlaubsängers im Untersuchungsgebiet ist damit offensichtlich Teil einer großräumigen Entwicklung, die inzwischen größere Teile Mitteleuropas betreffen und nicht den üblichen Bestandsschwankungen zugeschrieben werden können. Nachfolgend soll die Bedeutung der einzelnen Ursachen für Bestandsverluste anhand der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung näher beleuchtet werden. Es sei aber an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass in der vorliegenden Studie nur zehn Nester des Waldlaubsängers gefunden werden konnten und nur eine Brutsaison betrachtet wird; möglicherweise sind einige der Ergebnisse daher nur eingeschränkt repräsentativ und mit der entsprechenden Vorsicht zu betrachten.

Nahrungsverfügbarkeit

Waldlaubsänger nutzen für die Jungenaufzucht in stark variierenden Anteilen und abhängig vom Angebot vor allem von Fluginsekten und Raupen, die im Kronenbereich erbeutet werden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Lippek 1996). Das Nahrungsangebot und damit die Menge der zugeführten Energie ist ein Schlüsselfaktor für das Wachstum und die Überlebensfähigkeit von Jungvögeln (Naef-Daenzer & Keller 1999). Generell kann die Verteilung von Raupen im Kronendach in Abhängigkeit von Faktoren wie Jahreszeit, Wetterbedingungen, Baumarten, usw. stark variieren (Fischbacher et al. 1998; Naef-Daenzer & Keller 1999). In einer vergleichbaren Untersuchungsfläche in der Nähe von Basel (CH) stellten Fischbacher et al. (1998) Mitte Mai maximale Fallraten von ca. $9 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Eiche) und ca. $3 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Buche) fest. In unseren Breitengraden liegt um diesen Zeitpunkt üblicherweise die größte Raupendichte vor (Fischbacher et al. 1998; Naef-Daenzer & Keller 1999). Die am westlichen Bodensee Anfang Juni in den untersuchten Revieren festgestellten Werte von $2,3\text{-}4,9 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ liegen etwas höher als die von Fischbacher et al. (1998) für den gleichen Zeitraum und scheinen die Raupenabundanz im Bodenseegebiet in diesem Jahr gut zu repräsentieren. Die angewandte indirekte Methode erwies sich als gut geeignet. Die festgestellten Werte für die Fallraten von Raupenkot unterschieden sich in besetzten und verwaisten Revieren nicht. Im Vergleich zu Literaturdaten erscheint das Nahrungsangebot an Raupen für die Jungenaufzucht ausreichend. Die Nahrungsverfügbarkeit zur Nestlingszeit kommt als Faktor für den Bestandsrückgang also kaum in Frage. Zwar können nach Lippek (1996) auch Fluginsekten (vor allem Zweiflügler Diptera und Skorpionsfliegen Panorpa) einen größeren Anteil an der Nestlingsnahrung ausmachen (bis 63 %), doch nach eigenen Beobachtungen ($n = 20$) wurden im Studiengebiet in 80 % der Fälle Raupen verfüttert).

Mikroklimatische Faktoren am Neststandort und abiotische Faktoren

Der Waldlaubsänger als Bodenbrüter könnte durch verschlechterte mikroklimatische Verhältnisse am Neststandort unter einem verringerten Bruterfolg leiden. Dies könnte z. B. durch Eutrophierung und dadurch verstärktem Wuchs der Bodenvegetation, in der die Nester angelegt werden, verursacht werden. Der verstärkte Nährstoffeintrag in die Wälder Deutschlands ist vielfach dokumentiert (vgl. Gatter 2000). Im Zusammenwirken mit zunehmender Beschattung durch den Baumbestand wäre denkbar, dass Nester nach starken Regenfällen langsamer abtrocknen und die Jungen eher verklammern. Dies wird auch bei Wiesenbrütern neben der mechanischen Behinderung durch zu schnell aufwachsende Gräser als Grund für verminderten Bruterfolg diskutiert (Scharf 1982; Westphal & Mansard 1990). Aus diesem Grund wurden in der Erfassung „krautige Pflanzen über 30 cm“ gesondert erfasst. Ein verstärkter Wuchs der Bodenvegetation sollte sich in einem hohen Anteil dieses Parameters ausdrücken. Er wurde jedoch nur in drei der 42 untersuchten Reviere festgestellt. Die „Krautschicht“ und „krautige Pflanzen unter 30 cm“ stellten in verwaisten Revieren nur einen leicht höheren Anteil als in besetzten. Unterschiede im mittleren Ellenbergischen Zeigerwert für Bodennährstoffe waren in verwaisten und besetzten Revieren ebenfalls nicht vorhanden. Demnach ergeben sich aus unserer Studie keine Hinweise, dass diese Faktoren für den Bestandsrückgang eine Rolle spielen. Die Aufwuchsgeschwindigkeit und die Halm-/Stängeldichte der Bodenvegetation kann möglicherweise nach sehr warmen Spätwintern und frühem Beginn des Pflanzenwachstums eine Rolle spielen. Dies könnten aber nur längerfristig angelegte Untersuchungen belegen.

Auch in der Beschattung durch den Baumbestand gab es keine Unterschiede zwischen besetzten und verwaisten Revieren, weder im ermittelten Kronenschluss noch in den Ellenbergischen Zeigerwerten für Licht, Bodenfeuchtigkeit oder Temperatur.

Bruterfolg

Nach Glutz von Blotzheim & Bauer (1991) ist der Anteil an tauben Eiern beim Waldlaubsänger gering. Auch in dieser Untersuchung schlüpften aus allen Eiern Jungvögel. Die mittlere Gelegegröße überschritt mit 6,11 Eiern/Gelege den Mittelwert für Baden-Württemberg mit 5,76 Eiern/Gelege (Hölzinger 1999). Aus fünf der zehn Nester flogen 32 Jungvögel aus, dadurch ergeben sich bei zehn Brutpaaren (BP) im Mittel 3,2 Junge/BP (insgesamt wurden elf Weibchen festgestellt: 2,9 Junge/Weibchen). Wesolowski (1985) gab für den Bialowieza-Nationalpark in Polen durchschnittlich 2,4 Junge/Weibchen an (Spanne: 1,4-3,5 Junge/Weibchen, 1976-79), Temrin & Jakobsson (1988) für eine schwedische Population 3,1-5,2 Junge/Weibchen (1982-86) und Herremans (1993) für eine belgische Population 1,3-3,7 Jun-

ge/Weibchen (1983-86 und 1988). Daraus ist ersichtlich, dass der Bruterfolg beim Waldlaubsänger in der vorliegenden Studie keineswegs gering war. Neben von Jahr zu Jahr verschiedenen Gelegegrößen sind aber vor allem auch unterschiedliche Ausfliegeraten von Bedeutung. Die hier ermittelte Verlustrate von 50 % ist ebenfalls nicht außergewöhnlich, mit Werten aus der Literatur von 70 % (Wesolowski 1985), 38 % (Temrin & Jakobsson 1988) und 54 % (Herremans 1993) bzw. 20-77 % (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991 aus den Jahren 1956-68).

Hinsichtlich des Gesamtbruterfolgs der Bodenseepopulation erscheint allerdings die sehr hohe Anzahl unverpaarter Männchen (63 %) entscheidend zu sein. Denn nur ein kleiner Teil der untersuchten Population findet überhaupt einen Partner und kann zur Brut schreiten, und nur die Hälfte dieser Bruten ist erfolgreich. Rechnet man die Zahl der unverpaarten Männchen mit ein, ergibt sich ein Bruterfolg von nur 1,1 Jungvögeln/Männchen. Herremans (1993) kommt in seiner Untersuchung einer belgischen Population ebenfalls auf 1,1 Juv./Männchen bei durchschnittlich 52 % unverpaarten Männchen (Spanne in den Untersuchungsjahren: 0,5-1,7 Junge/Männchen, 42-59 % unverpaarter Männchen), Raynsford (1957) stellte in England 67 % unverpaarte Männchen fest, dagegen fand Wesolowski (1987) ein mehr oder weniger ausgeglichenes Geschlechterverhältnis in Polen. Nach Wesolowski (1985) sollte bei einer wahrscheinlichen Adultmortalität von 60 % (Fourage 1968) als Richtwert ein Weibchen 3 Junge pro Jahr produzieren, damit die Population stabil bleibt. Es ist daher anzunehmen, dass eine Brutpopulation des Waldlaubsängers mit einer großen Zahl unverpaarter Männchen und einem sich daraus errechnenden sehr geringen Bruterfolg nicht selbsterhaltend ist. Zu einem ähnlichen Schluss kommen Steiffetten & Dale (2006) beim dramatisch rückläufigen Ortolanbestand in Norwegen, bei denen im Mittel nur 52,5 % verpaart sind.

Das unausgeglichene Geschlechterverhältnis beim Waldlaubsänger in Mitteleuropa ist lange bekannt und oft dokumentiert (z. B. Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Der z. T. hohe Anteil unverpaarter Männchen bei kleinen Singvogelarten ist nach der Hypothese von Dale (2001) einer Anzahl von Faktoren zuzuschreiben, von denen der Waldlaubsänger einige erfüllt. Bei vielen Arten siedeln sich Weibchen weiter entfernt von den Geburtsorten an als Männchen (Greenwood 1980; Greenwood & Harvey 1982; Bauer 1986; Clarke et al. 1997). In Kombination mit Beschränkungen in der Partnersuche hinsichtlich Zeit und Raum (Gibson & Langen 1996) kommt es besonders bei spät heimkehrenden Langstreckenziehern wie dem Waldlaubsänger in fragmentierten - wie auch in kleinen und isolierten - Populationen zu temporären oder permanenten Verlusten von Weibchen aus der Brutpopulation, z. B. weil Weibchen zu einem gewissen Anteil in dünn oder unbesie-

delte Gebiete abwandern, dort keine Partner finden und (zumindest teilweise) nicht rechtzeitig zurückfinden, um noch erfolgreich zu brüten. Beim Waldlaubsänger wird diese Situation zusätzlich durch die relativ geringe Geburtsortstreuung der Männchen und die fehlende Paarbindung auf dem Zuge verstärkt. Das ungleiche Geschlechterverhältnis könnte aber auch auf einer erhöhten Mortalität der Weibchen beruhen oder dem Einfluss des Paarungssystems oder einem unterschiedlichen sekundären Geschlechterverhältnis unterliegen. Allerdings haben Waldlaubsänger eine erhöhte Chance, von Weibchen wahrgenommen zu werden, wenn sie Aggregationen bilden, bei denen sich mehrere Männchen in Hörweite befinden (Herremans 1993), und so einen Teil des Ungleichgewichtes wieder ausgleichen.

Eine Fragmentierung der Habitate des Waldlaubsängers findet mit Sicherheit schon seit Jahrzehnten statt, sei es durch Hochwachsen der Altersklassenwälder in eine für die Art ungeeignete Phase, sei es durch verstärkten Nadelholzanbau. Für den öffentlichen Wald in Baden-Württemberg sind ab 1850 genauere Angaben der Baumartenentwicklung vorhanden; so wurde der Fichtenanteil von 1850-1980 durch Bewirtschaftung von 20 % auf 40 % verdoppelt, der Buchenbestand von 40 % auf 20 % halbiert (Weidenbach et al. 1989). Im Wuchsgebiet Südwestdeutsches Alpenvorland, in dem das Untersuchungsgebiet liegt, stellen Fichtenbestände einen Anteil von ca. 66 % des gesamten Wirtschaftswaldes, Buchenbestände nur ca. 11 % (Bundeswaldinventur 1986-1990; Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg 1993). Allein durch diese Veränderungen in der Waldwirtschaft sind für den Waldlaubsänger schon ca. zwei Drittel der Waldfläche von vornherein nicht (mehr) als Lebensraum geeignet.

Habitatstruktur

Die erhobenen Werte für die Deckungsgrade der Kraut-, Strauch- und Baumschicht, die Zusammensetzung der Durchmesserklassen, die Baumartenzusammensetzung und den Anteil an Bäumen mit Beastung im unteren Stammbereich in den besetzten Revieren des Waldlaubsängers stimmen mit Angaben in der Literatur gut überein (Quelle & Tiedemann 1972; Quelle & Lemke 1988; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Marti 2007). Abweichungen im nahe gelegenen Kanton Glarus ergeben sich lediglich hinsichtlich der Deckung der Krautschicht (\bar{x} = 45,5 % in dieser Untersuchung gegenüber \bar{x} = 20 % im Glarner Land) und der von Marti (2007) postulierten Bevorzugung von älteren Waldbeständen.

Daten zur Dichte des Baumbestandes wurden dagegen erstmals in Waldlaubsängerrevieren erhoben. Es erscheint sinnvoll, diesen Parameter in künftigen Untersuchungen mit zu berücksichtigen, wenn keine besseren Aussagen über die Altersstruktur zugänglich sind, da sie einfach zu erheben sind und (bei Berücksichtigung unterschiedlicher Standortgüte) gut mit Altersan-

gaben korrelieren (Korrelation Baumdichte/Baumhöhe: $r = -0,51$, $p < 0,001$; Baumdichte/Individuen Stangenholz/ha: $r = 0,96$, $p < 0,001$; Baumdichte/Individuen Baumholz/ha: $r = 0,82$, $p < 0,001$), und daher einfach mit Daten forstlicher Einrichtungen verglichen werden können.

In dem hier erstmals durchgeführten Vergleich von besetzten und verwaisten Waldlaubsängerrevieren zeigten sich hinsichtlich struktureller Parameter der Baumschicht die deutlichsten Unterschiede, z. B. hinsichtlich des Anteils von Stangen- und Altholz, wobei besetzte Reviere mehr Stangen- und weniger Altholz aufwiesen. Bezüglich der Habitatqualität erwies sich die tatsächliche Anzahl an Bäumen einer Merkmalsklasse, z. B. Bäume mit Beastung unter 4 m pro Fläche (z. B. 1 ha) als wichtiger als der prozentuale Anteil dieser Merkmalsklasse. Der Unterschied im (prozentualen) Anteil an Altholz relativiert sich im Zusammenhang mit der Baumdichte: Verwaiste Reviere sind weniger dicht, haben aber einen höheren Anteil an Altbäumen; besetzte Reviere sind dichter, haben aber einen geringeren Anteil an alten Bäumen, sodass eine annähernd gleiche Anzahl an Bäumen der Klasse Altholz auf einem Hektar zu finden ist. Dies wird durch die Berechnung der Individuenzahl an alten Bäumen pro Hektar bestätigt: Sie ist in besetzten und verwaisten Revieren nicht unterschiedlich (Abb. 2). Alle untersuchten Flächen waren geschlossene Bestände mit mindestens 18 m Baumhöhe, in denen die herrschende Schicht aus Bäumen der Klassen Altholz und Baumholz bestand. In besetzten Revieren waren allerdings

- (i) eine größere Anzahl an Baumhölzern pro Hektar in der herrschenden Schicht
- (ii) niedrigere Baumbestände mit deutlich mehr Bäumen unter 30 m und
- (iii) eine höhere Baumdichte (Abb. 1) festzustellen als die verwaisten Revieren.

Dies deutet darauf hin, dass die Bestände der verwaisten Reviere älter sind als die der besetzten Reviere, der Waldlaubsänger also auch deshalb in früheren Jahrzehnten im Untersuchungsgebiet häufiger war, weil die Wälder damals durchschnittlich jünger waren und eine günstigere Struktur aufwiesen. Dies steht zwar im Widerspruch zu dem Ergebnis von Marti (2007), der eine Bevorzugung älterer Waldbestände feststellte. Doch kann dies auch durch eine unterschiedliche Ansprache der Bestände erklärt werden, denn Marti (2007) spricht einen Bestand im Gesamten als „schwaches Baumholz“, „mittleres Baumholz“, etc. an, während in dieser Untersuchung das Bestandsalter über die Zusammensetzung von Stangen-, Baum- und Altholz angesprochen wurde.

Wie in der Einleitung ausgeführt, benötigen Waldlaubsänger Habitate mit reicher Strukturierung unterhalb des Kronendachs, vor allem wegen der Sing- und Anflugwarten. Diese Strukturierung kann aus Ästen im Bereich unterhalb 4-6 m oder Jungbäumen (4-6 m) un-

terhalb der oberen (herrschenden) Baumschicht bestehen. Es muss aber trotzdem noch genügend Freiraum vorhanden sein, um insbesondere die Singflüge beim Reviergesang nicht zu behindern. Strukturarme (gleichaltrige) Altersklassenwälder, z. B. sehr dichte Jungbestände oder Althölzer vom Hallenwaldtyp, werden daher gemieden. Bäume der Klasse Stangenholz sind in allen untersuchten Flächen im Unterstand (unter Alt- und Baumholz) zu finden und somit zusammen mit den unter 4 m beasteten Bäumen die strukturgebenden Elemente. Die Anzahl an Stangenhölzern und beasteten Bäumen pro Hektar in besetzten Revieren war höher als in verwaisten Revieren. Möglicherweise hängt dies ebenfalls mit dem höheren Alter der Bestände der verwaisten Reviere zusammen. Dies bestätigt eindrucksvoll die Bedeutung strukturreicher Waldhabitate für den Waldlaubsänger.

Gatter (2000) beschrieb, wie im Laufe der Zeit das Flächendurchschnittsalter der Waldbestände in Mitteleuropa höher wurde. Dies gilt auch für Baden-Württemberg (Ministerium f. Umwelt u. Verkehr Bad.-Württ. & LFU Bad.-Württ. 2003). Die Daten der Forsteinrichtung dreier Forstbetriebe aus dem Untersuchungsgebiet (Staatswald Radolfzell und Engen, Stadtwald Engen; Tab. 6) zeigen im Zeitraum 1972/76 bis 1992/96 vor allem Zunahmen der Altersklassen IV (61-80 Jahre), V (81-100 Jahre), VI (101-120 Jahre) und Abnahmen der Altersklassen II (21-40 Jahre) und III (41-60 Jahre). Die drei Forstbetriebe decken ca. 10-20 % der Waldfläche im Untersuchungsgebiet ab.

Ab welchem Alter ein Bestand nicht mehr für den Waldlaubsänger als Bruthabitat geeignet ist, ist schwer zu verallgemeinern, da die strukturelle Beschaffenheit eines Bestandes von der Intensität der Bewirtschaftung, den Bodenverhältnissen und weiteren Faktoren stark beeinflusst wird. Als (grober) Richtwert dürfte gelten, dass Bestände der Altersklassen III-V geeignete Lebensräume darstellen. Das Angebot dieser Flächen hat sich in den drei lokalen Forstbetrieben in den letzten 25 Jahren nicht mehr wesentlich verändert, es ist nur eine Verschiebung innerhalb der Altersklassen festzustellen (Tab. 7).

Flächen mit stark ausgeprägter Strauchschicht sind für den Waldlaubsänger als Bruthabitate wenig geeignet, weil dadurch der Zugang zum Nest am Boden erschwert wird. Die Strauchschicht besteht zumeist aus aufwachsenden Jungbäumen, im Untersuchungsgebiet vor allem aus der Schattbaumart Buche. Die Naturverjüngungsvorräte in den Wäldern Mitteleuropas nehmen zu (Gatter 2000). Auch Marti (2007) vermutet großflächige Auflichtung der Bestände (und wohl die darauf folgende Naturverjüngung) als eine Ursache für die Aufgabe von Waldbereichen durch den Waldlaubsänger. Dass verwaiste Flächen durch aufkommende Naturverjüngung für den Waldlaubsänger unbesiedelbar geworden wären, ließ sich im Vergleich mit besetzten Revieren allerdings nicht bestätigen.

Tab. 6: Flächenanteile der Buche aus der Forsteinrichtung in Hektar nach Altersklassen. Daten dreier Forstbetriebe aus dem Untersuchungsgebiet (Staatswald Engen und Radolfzell, Stadtwald Engen). Altersklassen: I: bis 20 Jahre, II: 21-40 Jahre, III: 41-60 Jahre, IV: 61-80 Jahre, V: 81-100 Jahre, VI: 101-120 Jahre, VII⁺: über 120 Jahre. – *Proportion of beech stands of different age classes in three forest districts in the study area (Federal state forests of Engen and Radolfzell; municipal forest of Engen). Age classes: I: up to 20 years; II: 21-40 years; III: 41-60 years; IV: 61-80 years; V: 81-100 years; VI: 101-120 years; VII⁺: over 120 years.*

	I	II	III	IV	V	VI	VII ⁺
1972/76	23,4	93,8	154,4	154,3	133,9	81,5	74,2
1982/86	21,0	87,7	159,7	140,4	180,2	139,2	86,9
1992/96	48,1	21,4	120,1	219,5	194,7	159,1	95,2

Bezüglich der Parameter der niederen Schicht (Krautschicht und Bodendeckung) ergaben sich keine Unterschiede zwischen besetzten und verwaisten Revieren. Nur der Parameter „Reisig“ war signifikant verschieden. Obwohl geringe Mengen Reisig/toter Äste bei der Tarnung der Nester wichtig erscheinen (fünf der zehn Nester waren mit wenigen toten Ästen verdeckt), handelt es sich bei diesem Ergebnis offenbar um ein statistisches Artefakt, da nur in drei besetzten Revieren genügend Deckung durch Reisig vorhanden war, um berücksichtigt zu werden, jedoch in keinem der verwaisten Reviere. Es zeigte sich ferner, dass in Revieren verpaarter Männchen die Kategorien „zusammenhängende Grasfläche“ und „über 50 einzelne Grasbüschel“ öfter vorhanden waren als in Revieren unverpaarter Männchen oder in verwaisten Revieren. Dies steht in gewissem Widerspruch zu den Ergebnissen der multivariaten Analyse, in denen die besetzten Reviere (alle zusammen) eher weniger bewachsen waren (Deckung Laub höher) als die verwaisten. Die Unterschiede im Vorhandensein von Grasflächen und der Anzahl an Grasbüscheln ist insofern relevant, weil acht von zehn gefundenen Nestern an Grasbüscheln (*Carex* spp.) gebaut waren. Dies könnte bedeuten, dass ein Mangel an geeigneten Neststandorten vorlag. Waldlaubsänger bauen ihre Nester allerdings auch auf dem freien Boden, im Laub, zwischen Baumwurzeln oder alten Baumstrünken (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Es ist denkbar, dass ankommende Weibchen die Qualität eines Brutrevieres „abschätzen“ (z. B. Doligez et al. 2002) und bei Fehlen gewisser Parameter, z. B. nicht genügend Grasbüschel, weiterziehen. Da sie sich generell sehr unauffällig verhalten, sind kurz verweilende Weibchen auch bei einem höheren Beobachtungsaufwand kaum zu erfassen. Sie könnten aber, bedingt durch das enge Brutzeitfenster, auch gezwungen sein, in einem suboptimalen Habitat zu brüten, und keine Zeit haben, ein „besseres“ Revier zu suchen.

Nach den hier ermittelten Strukturparametern wäre ein ideales Brutrevier des Waldlaubsängers im Boden-

seegebiet folgendermaßen zu beschreiben: Geringe Deckung bietende Schicht krautiger Pflanzen (30-40%) mit ausreichend Gräsern und toten Ästen als potentiellen Neststandorten. Strukturierung durch tiefbeastete Bäume und Bäume der Klasse Stangenholz im Unterstand unter dem Kronendach eines geschlossenen Bestandes, jedoch mit genügend Freiraum für Singflüge. Strauchschicht schwach ausgeprägt.

Wesolowski (1985) stellte in seiner Untersuchung im Bialowieza-Nationalpark fest, dass Flächen mit Bärlauch (*Allium ursinum*) vom Waldlaubsänger gemieden werden. Eines der verwaisten Reviere im Lkr. KN war im Frühjahr dicht mit Bärlauch bewachsen, wie auch die meisten Laubholz-Flächen im Gebiet des Hohenstoffeln. Anhand der noch vorhandenen Begleitflora, typisch für die Wälder im Untersuchungsgebiet, kann man erkennen, dass der Bärlauch sich erst innerhalb der letzten fünf bis zehn Jahre sehr stark ausgebreitet hat, was von ortsansässigen Ornithologen bestätigt wird (A. Teichmann, mdl. Mitt.). Am Hohenstoffeln brüteten zuvor regelmäßig Waldlaubsänger (OAB-Gitterfeldkartierung); möglicherweise wurden diese Reviere wegen der Ausbreitung des Bärlauchs aufgegeben, oder, da Bärlauch eine Nährstoffzeigerart ist, wegen der ihr zugrundeliegenden starken Eutrophierung des Waldbodens.

In den angewandten Analysemethoden (Einzelvergleich, logistische Analyse) erwiesen sich die strukturellen Habitatparameter als die wesentlichen. In dem angewandten multivariaten Verfahren kam noch der Faktor „Laubdeckung“ sowie die soziale Komponente „Hörkontakt Nachbarrevier“ bei der Revierwahl der Waldlaubsänger hinzu (vgl. auch Svärdson 1949; Herremans 1993). Der ermittelte Wert (Reduktion der Unsicherheit der Vorhersage) von 42% stellt zwar nach Cohen (1988) einen großen Effekt dar, doch bleibt die Aussagekraft ohne Vergleichswerte unsicher.

Langstreckenzug

Die Gründe für Bestandsrückgänge beim Langstreckenzieher Waldlaubsänger könnten in hohem Maße mit der Zugstrategie der Art zusammenhängen. Denkbar sind Veränderungen und damit einhergehende Verluste in den Winterquartieren, eine Verschlechterung der Rastgebiete mit erhöhten Verlusten oder verringerte Energieversorgung oder eine anderweitig erhöhter Gefährdung auf dem Zug (Bauer & Berthold 1997). Auch klimatische Veränderungen in den Brutgebieten, z. B. zunehmende Atlantisierung, können sich vermehrt negativ auswirken (Lemoine & Böhning-Gaese 2003). Aus der anhaltenden Klimaerwärmung ergeben sich noch zwei weitere mögliche Probleme für Langstreckenzieher: (i) Verschiebung der Zeiträume für ihre Ankunft und der optimalen Nahrungsverfügbarkeit während der Jungenaufzucht (Desynchronisierung) und (ii) stärkere Konkurrenz mit Standvögeln und Kurzstreckenziehern durch deren früheren Brutbeginn und abnehmende Wintermortalität nach milderem Wintern (Berthold

1998, Weggler & Widmer 2001). Nach Both & Visser (2001) müssten Langstreckenzieher immer früher ankommen, um sich ändernde Ressourcen – z. B. einen früheren „Raupenpeak“ – für die Brut optimal nutzen zu können. Ist eine frühere Ankunft nicht möglich, könnte der nördlich verbreitete Waldlaubsänger sein Areal im Zuge der Klimaerwärmung in höhere Breiten verschieben müssen (s. Huntley et al. 2007). In der vorliegenden Studie ergab sich kein Hinweis, dass klimatische Wirkungen ein verringertes Nahrungsangebot zur Aufzuchtzeit verursachten; der Bruterfolg war im Untersuchungsjahr sehr gut.

Schlussfolgerungen und Ausblick

Die erhobenen Daten aus 29 besetzten und 13 verwaisten Revieren und an zehn Nestern des Waldlaubsängers aus der Brutsaison 2003 weisen darauf hin, dass weder Nahrungsverfügbarkeit noch mikroklimatische Faktoren am Neststandort noch erhöhte Prädation/verminderter Bruterfolg an der Bestandsabnahme maßgeblich beteiligt sind. Als bedeutsamer erscheinen Faktoren der Habitatstruktur (Habitatveränderung), verbunden mit einer Lebensraum-Fragmentierung sowie demographische Aspekte. Der drastische Bestandsrückgang im Untersuchungsgebiet innerhalb von 20 Jahren deutet darauf hin, dass Ursachen außerhalb des Untersuchungsgebietes stark an dem Populationsrückgang beteiligt sind, da sich die Habitate des Waldlaubsängers nicht in einem solch drastischen Ausmaß verändert haben oder fragmentiert wurden, wie es die Bestandsdynamik suggerieren könnte. Dies wurde exemplarisch an den Daten zur Waldentwicklung der letzten 20 Jahre von drei lokalen Forstbetrieben aufgezeigt. Denkbar sind neben den Veränderungen in den Rast- oder Überwinterungsquartieren auch Arealverschiebungen. Lawton (1993) beschreibt, wie Abnahmen in einer Population, z. B. durch Habitatverschlechterungen oder durch Verluste außerhalb des Brutareals, zu einer Kontraktion des Verbreitungsgebietes führen. In den Randbereichen des Areals werden Reviere überhaupt nicht mehr oder nicht mehr regelmäßig besetzt, obwohl noch genügend geeignete Habitate vorliegen. Zwar gibt es derzeit noch keine Hinweise in der Literatur auf abnehmende Bestände des Waldlaubsängers in den Hauptverbreitungsgebieten wie z. B. Russland (Marova-Kleinbub & Stalling 1999, BirdLife Int. 2004), doch könnte dies vornehmlich auf eine dort unzureichende Brutbestandsüberwachung zurückzuführen sein.

Die Entwicklung der Population des Waldlaubsängers im Untersuchungsgebiet deutet auf die Besetzung weniger Kerngebiete hin. Lokal sind schon viele Flächen über einen längeren Zeitraum hinweg nicht mehr besetzt. Im Gegensatz zum gesamten Wuchsgebiet „Südwestdeutsches Alpenvorland“ mit ca. 11% Anteil an Buche, sind die Wälder des Untersuchungsgebietes mit ca. 30-35% Buchenanteil grundsätzlich recht gut für den Waldlaubsänger geeignet, auch wenn sie immer

noch weit von der (angenommenen) natürlichen Zusammensetzung der Baumarten mit 80 % Laubbäumen (vor allem Buche), 17 % Tannen und je 1,5 % Fichten und Kiefern entfernt sind. Weidenbach et al. (1989) weisen für das Wuchsgebiet „Südwestdeutsches Alpenvorland“ auf sinkende Buchenanteile in den jungen Altersklassen (I und II) hin, was für die Altersklasse II auch bei den Forsteinrichtungsdaten der lokalen Forstbetriebe zutrifft (Tabelle 7). Dies könnte sich in weiteren 20-40 Jahren verstärkt negativ auf die Bruthabitate auswirken. Die Aussichten für den ehemals im Bodenseegebiet sehr häufigen Waldlaubsänger erscheinen angesichts solcher Habitatveränderungen sowie der zunehmenden Probleme von Langstreckenziehern und des steten Klimawandels sehr düster zu sein (vgl. Huntley et al. 2007). Ein völliges Verschwinden der Art aus seinen angestammten Brutgebieten im südlichen Mitteleuropa kann daher langfristig nicht mehr ausgeschlossen werden.

5 Zusammenfassung

In der Brutsaison 2003 wurden in 29 besetzten Revieren und 13 in früheren Jahren besetzten Revieren („verwaiste Reviere“) des Waldlaubsängers Vegetationsparameter der Kraut-, Strauch- und Baumschicht erhoben, und der Bruterfolg von zehn Brutpaaren kontrolliert. In zehn Revieren verpaarter Männchen und zehn verwaisten Revieren wurde das Nahrungsangebot abgeschätzt und Ellenbergsche Zeigerwerte berechnet. Für den Waldlaubsänger wurde hiermit erstmals ein Vergleich von besetzten und verwaisten Revieren durchgeführt, um Einblicke in die Eignung der rezenten Lebensräume als Bruthabitat zu bekommen.

Der festgestellte Bruterfolg (50 %) liegt im Rahmen entsprechender Daten aus der Literatur. Auffällig ist die hohe Anzahl unverpaarter Männchen (63 %). Es brütet nur ein kleiner Teil der Population, und von diesen Bruten ist nur die Hälfte erfolgreich. Der hohe Anteil unverpaarter Männchen ist möglicherweise ein Hinweis darauf, dass die Habitate des Waldlaubsängers im Untersuchungsgebiet fragmentiert sind. Hinweise darauf, dass erhöhte Prädation an den Bestandsrückgängen beteiligt ist, ergaben sich nicht.

Im Vergleich von besetzten und verwaisten Revieren des Waldlaubsängers ergaben sich keine Unterschiede hinsichtlich Nahrungsverfügbarkeit zur Nestlingszeit und am Neststandort. Dies legt nahe, dass diese Faktoren nicht an den Bestandsrückgängen im Untersuchungsgebiet beteiligt sind. Unterschiede in besetzten und verwaisten Revieren ergaben sich in strukturellen Parametern der Baumschicht. Verwaiste Reviere haben einen älteren Baumbestand und wichtige strukturelle Elemente, z. B. die Beastung von Bäumen unter 4 m, sind dort in geringerem Ausmaß vorhanden. Da das Flächendurchschnittsalter der Waldbestände in Deutschland und Mitteleuropa höher wird, ist denkbar, dass sich die Habitatqualität für den Waldlaubsänger weiter verschlechtert. Zur Zeit finden aber vermutlich eher Verschiebungen innerhalb von Baumaltersklassen statt, die noch für den Waldlaubsänger geeignet sind. In Revieren verpaarter Männchen wurde öfter eine zusammenhängende Grasfläche und mehr einzelne Grasbüschel festgestellt als in Revieren unverpaarter Männchen und in

verwaisten Revieren. Sie sind im Zusammenhang mit dem Neststandort wichtig und es ist denkbar, dass es an geeigneten Nistplatzmöglichkeiten mangelt.

Die Bestandsrückgänge des Waldlaubsängers sind eine überregionale Entwicklung und treffen zumindest auf das südliche und westliche Mitteleuropa zu. Das Ausmaß des Bestandsrückganges im Untersuchungsgebiet innerhalb von 20 Jahren (Rückgang um 87 %) legt den Schluss nahe, dass neben der Fragmentierung und Verschlechterung der Bruthabitate Ursachen außerhalb des Untersuchungsgebietes in erheblichem Maße an dem Populationsrückgang beteiligt sind. Am wahrscheinlichsten sind Veränderungen in Rast- oder Überwinterungsquartieren und/oder ein großräumiger Wandel im Verbreitungsareal infolge klimatischer Veränderungen.

6 Literaturverzeichnis

- Amann F 1994: Der Brutvogelbestand im Allschwilerwald 1948/49 und 1992/93. Ornithol. Beob. 91: 1-23.
- Backhaus K, Erichson B, Plinke W & Weiber R 1994: Multivariate Analysemethoden. Springer, Berlin.
- Bauer H-G 1986: Geburtsortstreuung und Streuungsverhalten junger Singvögel. Vogelwarte 34: 15-32.
- Bauer H-G & Berthold P 1997: Die Brutvögel Mitteleuropas: Bestand und Gefährdung. Aula, Wiesbaden.
- Bauer H-G, Berthold P, Boye P, Knief W, Südbeck P & Witt K 2002: Rote Liste der Brutvögel Deutschlands. 3., überarb. Fassung. Ber. Vogelschutz 39: 13-60.
- Bauer H-G, Bezzel E & Fiedler W 2005a: Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. 3 Bde. Aula, Wiebelsheim.
- Bauer H-G & Heine G 1992: Die Entwicklung der Brutvogelbestände am Bodensee: Vergleich halbquantitativer Rasterkartierungen 1980/81 und 1990/91. J. Ornithol. 133: 1-22.
- Bauer H-G, Heine G, Peintinger M & Zeidler U 2005b: Veränderungen der Brutvogelbestände am Bodensee – Ergebnisse der halbquantitativen Gitterfeldkartierungen 1980, 1990 und 2000. Vogelwelt 126: 141-160.
- Bellebaum J 2002: Prädation als Gefährdung bodenbrütender Vögel in Deutschland – eine Übersicht. Ber. Vogelschutz 39: 95-117.
- Berndt RK, Koop B & Struwe-Juhl B 2002: Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Bd. 5, Brutvogelatlas. Wachholtz, Neumünster.
- Berthold P 1998: Vogelwelt und Klima: gegenwärtige Veränderungen. Naturwiss. Rundschau 51: 337-346.
- Berthold P 2003: Die Veränderungen der Brutvogelfauna in zwei süddeutschen Dorfgemeindebereichen in den letzten fünf bzw. drei Jahrzehnten oder: verlorene Paradiese? J. Ornithol. 144: 385-410.
- Bibby CJ (1989). A survey of breeding Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in Britain 1984-1985. Bird Study 36: 56-72.
- Bijlsma RG, Hustings F & Camphuysen CJ 2001: Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2). GMB/KNNV, Harlem/Utrecht.
- BirdLife Int. 2004: Birds in Europe: Population estimates, trends and conservation status. BirdLife International, Varnbridge (UK).
- Both C & Visser ME 2001: Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. Nature 411: 296-298.
- Clarke AL, Sæther BE & Roskaft E 1997: Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. Oikos 79: 429-438.

- Cohen J 1988: Statistical power analysis for the behavioral sciences. 2nd ed. Erlbaum, Hillsdale.
- Dale S 2001: Female-biased dispersal, low recruitment, unpaired males and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92: 344-356.
- Deutscher Wetterdienst 2003: Klimadaten ausgewählter deutscher Stationen: Station 10929 Konstanz. <http://www.dwd.de/de/Funde/Klima/KLIS/daten/online/nat/>, abgerufen am 24.11.2003.
- Doligez B, Danchin E & Clobert J 2002: Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297: 1168-1170.
- Ellenberg H, Dull R, Wirth V, Werner W & Paulissen D 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 2. Aufl. E. Goltze, Göttingen.
- Emlen JT 1967: A rapid method for measuring arboreal canopy cover. *Ecology* 48: 158-160.
- Fischbacher M, Naef-Daenzer B & Naef-Daenzer L 1998: Estimating caterpillar density on trees by collection of frass droppings. *Ardea* 86: 121-129.
- Flade M & Steiof K 1988: Bestandstrends häufiger norddeutscher Brutvögel 1950-1985: Eine Analyse von über 1400 Siedlungsdichteuntersuchungen. *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol.*: 249-260.
- Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg 1993: Der Wald in Baden-Württemberg im Spiegel der Bundeswaldinventur 1986-1990. Ergebnisse der Ersterhebung. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg.
- Fourage JG 1968: Le Pouillot Siffleur *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein. *Gerfaut* 58: 1-368.
- Gatter W 1969: Über Verbreitung, Ökologie und Siedlungsdichte des Berglaubsängers (*Phylloscopus bonelli*) in Baden-Württemberg. *Jh. Ges. Naturkde. Bad.-Württ.* 124: 237-250.
- Gatter W 1997: Waldgeschichte, Buchenprachtkäfer und Rückgang des Berglaubsängers *Phylloscopus b. bonelli*. *Vogelwelt* 118: 41-47.
- Gatter W 2000: Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. 30 Jahre Beobachtung des Tagzugs am Randecker Maar. Aula, Wiesbaden.
- Gibson RM & Langen TA 1996: How do animals choose their mates? *Trends Ecol. Evol.* 11: 468-470.
- Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM 1991: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 12/11: Passeriformes (3.Teil). Aula, Wiesbaden.
- Greenwood PJ 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.
- Greenwood PJ & Harvey PH 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1-21.
- Hagemeijer EJM & Blair MJ 1997: The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. Poyser, London.
- Heath M, Borggreve C & Peet N 2000: European bird populations: estimates and trends. *BirdLife International*, Cambridge UK (*BirdLife Conserv. Ser.* 10).
- Herremans M 1993: Clustering of territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study* 40: 12-23.
- Hölzinger J 1987: Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1 Gefährdung und Schutz. Ungeheuer & Ulmer, Ludwigsburg.
- Hölzinger J 1999: Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 3.1: Singvögel 1. Ulmer, Stuttgart.
- Hogstad O & Moksnes A 1986: Expansion and present status of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Central Norway. *Fauna Norvegica, Ser. C. (Cinclus)*, 9: 49-54.
- Huntley B, Green RE, Collingham YC & Willis SG 2007: A climatic atlas of European breeding birds. Durham Univ., RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
- Hustings F 1992: European monitoring studies on breeding birds: an update. *Bird Census News* 5: 1-56.
- Hustings F & Vergeer JW 2002: Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000. Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
- Jedrzejewska B & Jedrzejewski W 1998: Predation in vertebrate communities. The Bialowieza Primeval Forest as a case study. Springer, Berlin.
- JMP Statistics and Graphics Guide 2002: Version 5. SAS Institute, Cary NC.
- Kilzer R, Amann G & Kilzer G 2002: Rote Liste gefährdeter Brutvögel Vorarlbergs. Vorarlberger Naturschau, Bregenz.
- Lawton JH 1993: Range, population abundance and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 409-413.
- Lawton JH 1996: Population abundances, geographic ranges and conservation: 1994 Witherby Lecture. *Bird Study* 43: 3-19.
- Lemoine N & Böhning-Gaese K 2003: Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants. *Cons. Biol.* 17: 577-586.
- Lippeck W 1996: Nahrungsangebot und Nestlingsnahrung des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* in Wäldern des Kreises Lippe, Nordrhein-Westfalen. *Vogelwelt* 117: 29-38.
- Marchant JH, Hudson R, Carter SP & Whittington P 1990: Population trends in British breeding birds. BTO, Tring UK.
- Marova-Kleinbub I & Stalling T 1999: Population number fluctuation in *Phylloscopus sibilatrix* in the Russian part of its area. *Ring* 21: 184.
- Marti J 2007: Zur Habitatwahl des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* im Kanton Glarus. *Ornithol. Beob.* 104: 45-52.
- Martin TE & Geupel GR 1993: Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. *J. Field Ornithol.* 64: 507-519.
- Ministerium für Umwelt und Verkehr Bad.-Württ. & LFU Bad.-Württ. 2003: Umweltdaten 2003 Baden-Württemberg. LfU, Mannheim.
- Naef-Daenzer B & Keller LF 1999: The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *J. Anim. Ecol.* 68: 708-718.
- Naef-Daenzer B, Widmer F & Nuber M 2001: Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70: 730-738.
- Nottmeyer-Linden K, Bellebaum J, Buchheim A, Husband C, Jöbges M & Laske V 2002: Die Vögel Westfalens. Ein Atlas der Brutvögel von 1989 bis 1994. *Beitr. Avifauna Nordrhein-Westfalens*, Bd. 37. Bonn.
- Prodan M 1968: Punktstichprobe für die Forsteinrichtung. *Forst- u. Holzwirt* 11: 225-226.
- Quelle M & Lemke W 1988: Strukturanalyse von Waldlaubsängerrevieren (*Phylloscopus sibilatrix*) in Westfalen. *Charadrius* 24: 196-213.

- Quelle M & Tiedemann G 1972: Strukturanalyse von Waldlaubsängerrevieren im Raum Bielefeld. Abh. Landesmus. Naturkunde Münster Westf. 34, H. 4.
- Raynsford LJ 1957: Excess of male Wood Warblers. *Bird Study* 4: 56.
- Richarz K, Bezzel E & Hormann M 2001: Taschenbuch für Vogelschutz. Aula, Wiebelsheim.
- Riedinger HJ 1974: Beobachtungen zur Brutbiologie und zum Verhalten der Berglaubsängers *Phylloscopus bonelli* auf der Schwäbischen Alb. *Anz. ornithol. Ges. Bayern* 13: 171-197.
- Schaefer T 2002: Adaption an Nestprädation bei der Mönchsgrasmücke. Doktorarbeit, Univ. Göttingen. <http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2002/schaefer/index.html>.
- Scharf G 1982: Über die Bedeutung des Wiesenbewuchses in Brachvogel-Brutgebieten. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ.* 25: 33-43.
- Schmid H, Burkhardt M, Keller V, Knaus P, Volet B & Zbinden N 2001: Die Entwicklung der Vogelwelt in der Schweiz. *Avifauna Report Sempach 1, Annex*.
- Schmid H, Luder 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.
- Steffens R, Kretzschmar R & Rau S 1998: Atlas der Brutvögel Sachsens. Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie (Hrsg.) - Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege. Dresden.
- Steiffen Ø & Dale S 2006: Viability of an endangered population of Ortolan Buntings: The effect of a skewed operational sex ratio. *Biol. Cons.* 132: 88-97.
- Stiebel H 1997: Zur Habitatwahl und Siedlungsdichte des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*) im nördlichen Kellerwald. *Vogelkd. Hefte Edertal* 23: 83-91.
- Svärdson G 1949: Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157-174.
- Temrin H & Jakobsson S 1988: Female reproductive success and nest predation in polyterritorial Wood Warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 225-231.
- Tiedemann G 1971: Zur Ökologie und Siedlungsdichte des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). *Vogelwelt* 92: 8-17.
- Tucker GM & Heath MF 1994: Birds in Europe. Their conservation status. *BirdLife Cons. Series 3*. BirdLife International, Cambridge (UK).
- Weggler M & Widmer M 2001: Vergleich der Brutvogelbestände im Kanton Zürich 1986-1988 und 1999. III. Wie groß sind die Veränderungen im naturnahen Ökosystem Wald? *Ornithol. Beob.* 98: 13-22.
- Weidenbach P, Schmidt J & Karius K 1989: Waldbauliche Ziele und Forsteinrichtungsergebnisse im öffentlichen Wald in Baden-Württemberg. Selbstverlag Landesforstverwaltung Baden-Württemberg, Stuttgart.
- Wesolowski T 1985: The breeding ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primaeval forest. *Ornis Scand.* 16: 49-60.
- Wesolowski T 1987: Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). *Acta Ornithol.* 23: 271-302.
- Westphal U & Mansard M 1990: Wiesenvögel und Landwirtschaft. *Hamb. Avifaun. Beitr.* 22: 65-75.