

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Die räumliche Verteilung waldbewohnender Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und immissionsbedingten Waldschäden

II. Nadelwälder in Graubünden

Fabio Bontadina und Beat Naef-Daenzer

The spatial distribution of birds in relation to structure and damage of woodlands. II. Coniferous forests in the eastern alps of Switzerland. – After a strong increase of woodland decline due to air pollution, the Swiss Ornithological Institute started a research program focusing on effects of forest decline on the avifauna of woodlands. This paper follows part one of the study about birds in oak-beech deciduous woods. 6990 registrations of birds were collected in 240 stands of coniferous woodlands in Grisons. Based on this data set the influence of the vegetation structure, including the degree of damage in trees, on species richness, distribution and densities have been analysed. 15 groups of similarly structured stands were obtained by cluster analysis. These groups differed significantly in bird species composition. Species richness was dependent from area and woodland type. The number of species was positively correlated with the proportion of herbs in the ground layer, of cembra pine in the middle layer, of larch in the upper layer and of woodland age (measured by tree height and index of tree diameter). For example an increment of 1000 m² of larch corresponded with an increase by one bird species. Different vegetation variables had a significant effect on the density of some species. None of the woods was severely damaged. Consequently, only weak effects of reduced vitality of trees on the distribution and density of birds could be demonstrated. The analysis provides a quantitative analysis of the habitat selection of woodland birds in relation to the structure and composition of coniferous woods.

Key words: woodland birds, woodland decline, density, species richness, habitat selection, community ecology.

Fabio Bontadina und Beat Naef-Daenzer, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach

Seit den Sechzigerjahren sind Waldschäden zu einem bedeutenden Umweltproblem in Mittel- und Osteuropa geworden (Hutchinson & Mee-
ma 1987, Flousek et al. 1993). In weiten Gebieten im Osten Europas sind die immissionsbedingten Waldschäden so gross, dass sie in kurzer Zeit zum völligen Absterben der Wälder führen. Neben diesen mit «Waldsterben» bezeichneten Zusammenbrüchen ist in ganz Mitteleuropa eine Zunahme an sogenannten «neuartigen Waldschäden» festgestellt worden. Diese äussern sich in einem regional und jährlich unterschiedlichen Anteil an Bäumen mit verlichteter Krone und Kronenverfärbungen, meist auch mit einem stark reduzierten Wachstum der Triebe, einer Erhöhung der Triebverzweigungen und einem reduzierten Stammwachstum (Flückiger & Braun 1994).

Seit 1985 wird die Kronenverlichtung in der Schweiz mit den Sanasilva-Inventuren auf Stichprobenflächen geschätzt. Im europäischen Vergleich werden Bäume mit einer Kronenverlichtung von mehr als 25 % als geschädigt betrachtet. Dieser Anteil hat sich in der Schweiz in den 10 Jahren zwischen 1985 und 1994 von 8,5 auf 18,2 % mehr als verdoppelt (Brang 1998).

Untersuchungen in Osteuropa haben gezeigt, dass die massiven Veränderungen bei den Bäumen mit zunehmendem Schaden eine Abnahme der Individuendichten und der Artenvielfalt bei Waldvögeln bewirken (z. B. Flousek 1989, 1994, Capek 1991).

1985 begann die Schweizerische Vogelwarte Sempach ein Untersuchungsprogramm, um die Auswirkungen der «neuartigen Waldschäden»

auf die Vögel der einheimischen Wälder abzuklären. Als Voraussetzung für eine solche Untersuchung sind detaillierte Kenntnisse über die Artenzusammensetzung in verschiedenen Waldtypen nötig. Mosimann et al. (1987) haben die Vogelartenspektren für eine Auswahl der flächenmässig bedeutendsten und der für die Schweiz charakteristischen Waldtypen nach einer standardisierten Methode beschrieben. Die Vogelartenspektren der untersuchten Waldtypen unterscheiden sich deutlich. Im Vergleich mit den Laub(misch)wäldern ist in allen Nadelwaldtypen die Artenvielfalt und die Präsenz von stetigen Arten geringer.

Um eine Veränderung der Artenvielfalt an Vögeln im Wald beurteilen und Änderungen aufgrund von Immissionsschäden oder forstlichen Eingriffen abschätzen zu können, braucht es quantitative Kenntnisse der Lebensraumanprüche der Vögel wie auch Kenntnisse über die Art ihrer Reaktionen auf Veränderungen in den wichtigsten Eigenschaften des Biotops. Naef-Daenzer & Blattner (1989) haben diese

Zusammenhänge für eichenreiche Laubmischwälder analysiert. Die vorliegende Arbeit verfolgt mit denselben methodischen Grundlagen das gleiche Ziel für die Nadelwälder.

Die Analyse bezieht sich auf die Waldvögel in den vier Waldtypen (a) subalpiner Fichtenwald, (b) montaner Fichtenwald, (c) Lärchen- und Arvenwald sowie (d) Berg- und Waldföhrenwald (Abb. 1). Das Schwergewicht liegt dabei auf den folgenden Fragen: (1) Welche der nadelwaldbewohnenden Vogelarten kommen in den verschiedenen Waldtypen vor und wie bestimmen die unterschiedlich strukturierten Flächen die Vogelartenspektren? (2) Beeinflussen die einzelnen Struktureigenschaften die Dichte, in welcher die Vogelarten auf einer Fläche registriert werden? (3) Beeinflusst die Schädigungsintensität das Vorkommen oder die Dichte einzelner Vogelarten? (4) In welchem Zusammenhang stehen Waldstruktur und Schädigung in den untersuchten Flächen?

Besonderes Gewicht liegt auf der Ermittlung und Quantifizierung der wichtigsten Einfluss-

Tab. 1a. Lage, Exposition, Hangneigung, Waldtyp und dominierende Waldgesellschaft (nach Braun-Blanquet 1969) der untersuchten Waldstreifen. Gebiete: NB = Nordbünden, EN = Engadin (vgl. Mosimann et al. 1987). – Location, height (m a.s.l.) exposition, inclination, woodland type and dominating vegetation of the study plots.

Linien-Nr. Gemeinde, Gebiet	Höhe ü.M. (m)	Expo- sition	Nei- gung	Waldtyp	dominierende Vegetationseinheit
1 Chur, NB	1170–1200	NW	40°	mont. Fichtenwald	Piceo-Abietion
2 Lenz, NB	1360–1380	WNW	25°	mont. Fichtenwald	Vaccinio-Piceion
3 Trin, NB	780	ESE	10°	Berg-/Waldföhrenw.	Piceo-Abietion/Erico-Pinion
4 Flims, NB	980–1040	ESE	10°	mont. Fichtenwald	Piceo-Abietion/Erico-Pinion
5 Flims, NB	1150–1160	S	20°	mont. Fichtenwald	Piceo-Abietion/Erico-Pinion
6 Klosters, NB	1200–1270	SW	30°	mont. Fichtenwald	Piceo-Abietion
7 Saas, NB	1850–1860	SW	30°	subalp. Fichtenwald	Sphagno-Piceetum-Calamagr.villosae
8 Klosters, NB	1590–1600	NE	20°	subalp. Fichtenwald	Vaccinio-Piceion
9 Davos, NB	1570–1650	NE	10°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum montanae
10 Schmitten, NB	1420–1430	NE	10°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum silvestris
11 Zernez, EN	1590–1630	ENE	35°	subalp. Fichtenwald	Larici-Piceetum
12 Zernez, EN	2010–2050	NE	25°	Lärchen-/Arvenwald	Larici-Pinetum cembrae
13 S'chanf, EN	1790–1850	ESE	17°	subalp. Fichtenwald	Larici-Piceetum
14 S'chanf, EN	2100–2110	SE	15°	Lärchen-/Arvenwald	Larici-Pinetum cembrae
15 Samedan, EN	1740–1800	W	10°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum/Larici-Pinet. cembrae
16 Celerina, EN	1730–1770	W	10°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum/Larici-Pinet. cembrae
17 Celerina, EN	1800–1840	NNE	10°	Lärchen-/Arvenwald	Larici-Pinetum cembrae
18 Celerina, EN	1980–2150	NNW	30°	Lärchen-/Arvenwald	Larici-Pinetum cembrae
19 Zernez, EN	2070–2090	NE	30°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum montanae
20 Zernez, EN	2120–2150	SW	20°	Berg-/Waldföhrenw.	Erico-Pinetum montanae

größen. Die Ursachen solcher Wechselbeziehungen können mit der eingesetzten Methode nicht geklärt werden.

1. Untersuchungsgebiet und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Die 20 untersuchten Waldflächen liegen in Nord- und Mittelbünden sowie im Engadin auf Meereshöhen zwischen 780 und 2150 m ü.M. (Tab. 1). Angaben zu Geografie, naturräumlicher Gliederung und Klima der Gebiete finden sich in Mosimann et al. (1987). Die eigentlichen Untersuchungsflächen umfassen je einen Streifen von 1 km Länge und 50 m Breite.

1.2. Datenerhebung

Die ornithologischen Daten der 20 Waldstrei-

fen wurden zwischen 1985 und 1987 in jährlich je 4–9 einstündigen Begehungen zwischen Mitte April und Mitte Juli erhoben.

Zwischen der Anzahl Begehungen und der Anzahl erfasster Arten besteht kein Zusammenhang ($r = 0,08$, $p > 0,7$, n.s., $n = 20$ Taxationsstreifen). Hingegen nimmt die Anzahl registrierter Vögel mit steigender Anzahl der Begehungen linear zu. Für die Auswertungen, die die Dichte der Vogelarten betreffen, wurde deshalb die durchschnittliche Anzahl Registrierungen pro Begehung als Variable verwendet.

Die Daten zur Struktur der Waldstreifen wurden in allen drei Untersuchungsjahren im Laufe des Sommerhalbjahres aufgenommen. Da nur geringe Unterschiede zwischen den Jahren feststellbar waren, wurden für die Auswertungen die Aufnahmen von 1985 verwendet.

Tab. 1b. Strukturparameter der Oberschicht der untersuchten Waldstreifen: Hauptbaumarten, Entwicklungsstufe, Schlussgrad sowie Schichtung und Homogenität nach Eiberle (1982). Die Oberschicht entspricht dem oberen Drittel des Mittels der höchsten Bäume. Fi = Fichte, Ta = Weisstanne, LÄ = Lärche, WFö = Waldföhre, BFö = Bergföhre, EFö = Engadinerföhre, Ar = Arve. Baumdurchmesser auf Brusthöhe (1,3 m), B-: 20–35 cm, B: 35–50 cm, B+: > 50 cm. – *Vegetation structure of the analysed woodland plots. Variables (left to right): structure of the upper layer; dominant tree species, stage of development, degree of coverage, stratification and number of stands.*

Linien-Nr. Gemeinde, Gebiet	Hauptbaumarten in der Oberschicht, Anteil in %	Entwicklungsstufe, Schichtung	Schlussgrad	Anzahl homo- gener Einheiten
1 Chur, NB	Fi 55, Ta 40, LÄ 5,	B, 2schichtig	geschlossen	15
2 Lenz, NB	Fi 85, Ta 5, LÄ 10,	B, 2schichtig	geschlossen	13
3 Trin, NB	WFö 90, Fi 10,	B, 2schichtig	locker	10
4 Flims, NB	Fi 80, Ta 15, WFö 5	B, stufig	geschlossen	14
5 Flims, NB	Fi 95, WFö 5, Ta 1	B-, stufig	locker	15
6 Klosters, NB	Fi 95, Bu 5	B+, stufig	locker	15
7 Saas, NB	Fi 100	B, stufig	locker	14
8 Klosters, NB	Fi 100, (LÄ 1, Ta 1)	B, 1schichtig	locker	15
9 Davos, NB	BFö 90, Fi 5, LÄ 5	B-, 2schichtig	locker	14
10 Schmitten, NB	WFö 95, Fi 5, (LÄ 1)	B-, 2schichtig	locker	14
11 Zernez, EN	Fi 60, LÄ 20, EFö 20	B-, 2schichtig	geschlossen	8
12 Zernez, EN	Fi 5, LÄ 50, Ar 45	B+, 2schichtig	locker	10
13 S'chanf, EN	Fi 70, LÄ 30, Ar 1	B-, 1schichtig	geschl. – locker	9
14 S'chanf, EN	LÄ 70, Ar 30	B, 1schichtig	locker	8
15 Samedan, EN	Fi 15, LÄ 45, Ar 10, EFö 30	B-, 2schichtig	locker – lückig	8
16 Celerina, EN	EFö 36, LÄ 35, Ar 29	B-, 2schichtig	locker	12
17 Celerina, EN	Fi 5, LÄ 55, Ar 40	B-, 2schichtig	locker	11
18 Celerina, EN	Fi 5, LÄ 50, Ar 45	B, stufig	locker	11
19 Zernez, EN	BFö 100, (LÄ 1)	B-, 1schichtig	locker	10
20 Zernez, EN	BFö 90, LÄ 5, Ar 5	B-, 1schichtig	locker	14



Abb. 1. Beispiele für die vier untersuchten Waldtypen:
a) subalpiner Fichtenwald (Klosters). Aufnahme Guido Ackermann. – Views of the four woodland types that have been investigated in the present study: a) subalpine spruce forest.



Abb. 1b. montaner Fichtenwald (Lenz). Aufnahme Guido Ackermann. – Montane spruce forest.

1.2.1. Erfassung von Waldstruktur und Schädigungsintensität

Die Struktur erfassung der Waldflächen muss jene Lebensraumeigenschaften möglichst vollständig einbeziehen, welche die Vogelbestände entscheidend beeinflussen. Die Messgrößen wurden aufgrund unserer Kenntnisse über die wichtigsten waldbewohnenden Arten und Artengruppen ausgewählt. Die Waldstreifen wurden in Flächen gegliedert, die bezüglich Entwicklungsstufen, Baumartenzusammenset-

zung, Schichtung und Schlussgrad der Oberschicht einheitlich und nicht kleiner als Horstgrösse sind. Für jeden dieser Bestände wurde in Anlehnung an Eiberle (1982) ein Protokoll mit folgenden Grössen erstellt und jährlich nachgeführt:

Allgemein: Fläche in m², Exposition und Neigung, Struktur der Bodenoberfläche (Vorhandensein/Höhe von Hindernissen), dominierende Entwicklungsstufe und Schlussgrad der Oberschicht nach Eiberle (1982), Bitterlich-Zahl (Hablützel 1985, s. unten), Vorhan-

Abb. 1c. Lärchen- und Arvenwald (Stazerwald). Aufnahme Beat Naef-Daenzer. – *Larch and cembra pine forest.*



Ab. 1d. Bergföhrenwald (Davos). Aufnahme Guido Ackermann. – *Scots pine forest.*



densein/Fehlen von totem Baumholz liegend und/oder stehend, Vorhandensein/Fehlen von Nistkästen.

Für Ober-, Mittel- und Unterschicht getrennt: Deckungsgrad insgesamt in 5%-Intervallen, Kronenanordnung (einschichtig oder stufig bzw. plenterartig), Deckungsart jeder Gehölzart separat in 10%-Intervallen, Mischungsform der Gehölzarten (einzeln oder gruppiert stehend).

Krautschicht: Gesamtdeckungsgrad in 5%-Intervallen, Deckungsgrad von Kräutern bzw.

Zwergsträuchern separat in 10%-Intervallen, Höhe in 10-cm-Intervallen.

Die Bitterlich-Zahl ist ein Index, der in der Forstwirtschaft als Grundlage zur Berechnung des Holzvorrats pro Flächeneinheit dient. In unseren Auswertungen wird sie als einfaches Mass für die Dichte relativ alter Bäume verwendet. Die Masszahl wurde mit einem dünnen Stab von 50 cm Länge ermittelt, an dessen Ende senkrecht zur Stabachse ein Plättchen von 10 mm Breite befestigt ist. Das andere Ende des Stabes wird an der Wange unterhalb

des Auges angelegt, worauf von einem Standort aus jeder Baum anvisiert wird. Die Bitterlich-Zahl ist die Anzahl Bäume, deren Durchmesser auf Brusthöhe (1,3 m über Boden) breiter als die Projektion des Plättchens erscheint (Hablützel 1985).

Angaben zur Schädigung der Untersuchungsflächen wurde den im SANASILVA-Programm erstellten offiziellen Schadenkarten und den dazugehörigen Dateien entnommen. Sie beruhen auf Infrarotaufnahmen von 1984/85. Auf diesen Schadenkarten sind die Waldflächen in «Schadenbestände» aufgeteilt, die auf dem IR-Bild bezüglich Entwicklungsstufe, Baumartenzusammensetzung und Schädigungsintensität einheitlich erscheinen. Innerhalb dieser Flächen wird jeder einzelne Baum einer von fünf Schadenklassen zugeordnet (0 = gesund bis 4 = tot). Die Schädigungsintensität des ganzen Bestandes wird aufgrund der Anteile von Bäumen der einzelnen Schadenklassen als Index berechnet, der wiederum zwischen 0 (alle Bäume gesund) und 4 (alle Bäume tot) variieren kann. Der Index lässt also nicht erkennen, in welchem Zustand einzelne Bäume eines Bestandes sind, denn unterschiedliche Anteile der vier Schadenklassen können zum gleichen Indexwert führen.

Zur methodischen Absicherung dieses Datenmaterials wurde eine kleine Stichprobe von Bäumen unabhängig sowohl vom für das untersuchte Gebiet verantwortlichen Luftbildinterpreten als auch von einem anderen Experten bonitiert. Die Abweichungen der beiden Experten bewegten sich im Rahmen der Schätzgenauigkeit von $\pm 5\%$. Anhand der Schadenkarten und der Strukturkarten wurden die Beobachtungstreifen in Teilflächen aufgeteilt, die bezüglich Vegetationsstruktur und Schädigung einheitlich beschaffen sind.

1.2.2. Kartierung der Vögel

Die Daten wurden mit einem modifizierten Verfahren der Streifenkartierung erhoben (Emlen 1984, Mosimann et al. 1987). Innerhalb eines Streifens von beidseits 25 m, entlang einer möglichst geradlinigen Strecke, wurden alle akustischen und optischen Beobachtungen kartiert. Bei den Begehungen, die am frühen

Morgen erfolgten, wurden revieranzeigende und übrige Vogelbeobachtungen auf Plänen im Massstab 1:4000 eingezeichnet. Diese Tageskarten wurden anschliessend zu Artkarten zusammengezogen und damit Papierreviere bestimmt (Details in Mosimann et al. 1987). Nachtaufnahmen zur Erfassung von Eulen wurden nicht durchgeführt, hingegen wurden einzelne Begehungen zur besseren Erfassung von Drosseln *Turdus* sp. und Rotkehlchen *Erethacus rubecula* auf die Abenddämmerung verlegt. Aus statistischen Gründen wurden nur die 20 häufigsten Vogelarten in die quantitativen Auswertungen miteinbezogen.

1.3. Auswertung

Für die Auswertungen setzten wir die Computerprogramme SPSS/PC+, Statistica 5, Excel 5, Lotus 1-2-3/2 sowie eigene Programme in Turbo Pascal 6 ein.

1.3.1. Relative Häufigkeit der Arten

Im ersten Teil wurde geprüft, ob und wie sich die relativen Häufigkeiten der beobachteten Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und Schädigungsgrad verändern.

Die 365 bezüglich Struktur und Schädigungsgrad homogenen Flächen wurden in Gruppen zusammengefasst, innerhalb derer die Waldstruktur möglichst wenig, der Schädigungsgrad aber frei variiert. Diese Gruppen wurden in einem ersten Schritt aufgrund der Resultate einer Clusteranalyse mit den Deckungsgraden der Baumarten gebildet.

Folgende Variablen wurden berücksichtigt: *Oberschicht*: Oberhöhe, Deckungsgrad von Fichte, Weisstanne, Lärche, Arve, Bergföhre, Waldföhre und Buche. *Mittelschicht*: Deckungsgrad von Fichte, Weisstanne, Lärche, Arve, Bergföhre, Waldföhre und Laubbäumen. *Unterschicht*: Deckungsgrad von Nadelbäumen, Laubbäumen und Sträuchern.

Die Ähnlichkeitsstufe zur Auftrennung der Hauptgruppen wurde so gewählt, dass sich die entstehenden Subgruppen in einer Diskriminanzanalyse noch signifikant voneinander unterscheiden. Dies ergab drei Hauptgruppen.

Als Ähnlichkeitsmass bei den Clusteranaly-

sen wurden quadratische euklidische Distanzen verwendet; das eingesetzte Gruppierungsverfahren Ward minimiert die Zunahme in der Summe der Distanzen zwischen allen Fällen und den Cluster-Mittelwerten (Norusis 1986). Da mit Ausnahme der Oberhöhe alle Variablen in gleichen Masseinheiten vorlagen, gingen alle Grössen mit gleicher Gewichtung in die Auswertung ein.

In einem zweiten Schritt wurden die Hauptgruppen aufgrund weiterer Clusteranalysen mit zusätzlichen Strukturvariablen in Subgruppen aufgeteilt.

Es wurden folgende Variablen berücksichtigt: *Oberschicht*: Deckungsgrad insgesamt, Oberhöhe, Deckungsgrad von Fichte, Weissanne, Lärche, Arve, Bergföhre, Waldföhre und Buche. *Mittelschicht*: Deckungsgrad insgesamt, Deckungsgrad von Fichte, Weissanne, Lärche, Arve, Bergföhre, Waldföhre und Laubhölzern. *Unterschicht*: Deckungsgrad insgesamt, Deckungsgrad von Nadelbäumen, Laubbäumen und Sträuchern. *Zwergstrauchschicht*: Deckungsgrad insgesamt. *Krautschicht*: Deckungsgrad insgesamt, Deckungsgrad von Kräutern.

Aus methodischen Gründen wurden Bestände, die kleiner als 500 m² oder niedriger als 10 m sind, nach der Gruppenzuordnung für die weiteren Auswertungen nicht verwendet. Diese Flächen sind Verjüngungen, Dickungen, Ansammlungen und schwache Stangenhölzer. Mit ihrem Ausschluss wird die Auswertung auf Flächen begrenzt, die zumindest einige ältere Baumindividuen enthalten. Damit wird die Vergleichbarkeit der gemessenen Grössen gewahrt: Die Abgrenzung von Ober-, Mittel- und Unterschicht der Bestände bezieht sich nicht auf eine definierte Höhe, sondern auf die höchsten vorhandenen Pflanzen. Die Unterschicht umfasst den unteren Drittel dieser Höhe, die Mittelschicht den mittleren und die Oberschicht den oberen Drittel (Eiberle 1982).

Damit verbleiben 240 Bestände für die weiteren Auswertungen. Die Ähnlichkeitsstufe zur Auftrennung der Subgruppen wurde so gewählt, dass in den Subgruppen keine signifikanten Waldstrukturunterschiede zwischen den vertretenen Schadenklassen nachweisbar waren. Dazu wurden mit dem Kruskal-Wallis-H-

Test (Sachs 1992) alle Variablen univariat geprüft.

In allen Subgruppen wurde anschliessend die relative Häufigkeit der Vogelarten (Anzahl Registrierungen der Arten im Verhältnis zur Gesamtzahl der Registrierungen) in den vertretenen Schadenklassen mit Kontingenztafeln und Chi²-Tests auf Unterschiede geprüft. Um bei einer Vogelart eine Serie von gleichgerichteten Abweichungen zu erkennen, wurde zusätzlich für jede Vogelart die Richtung der meist kleinsten Abweichungen vom Erwartungswert über alle Subgruppen mit dem Dixon-Mood-Vorzeichenstest (Sachs 1992) zweiseitig getestet.

Mit diesem Vorgehen wurde die Gruppierung der Waldflächen und die Prüfung der Verteilungsmuster stufenweise verfeinert. Damit wurden die strukturellen Unterschiede innerhalb der Gruppen soweit eliminiert, dass der Einfluss der Schädigungsintensität auf das Verteilungsmuster der Vögel überprüft werden konnte.

1.3.2. Artenzahl und Dichte der Vogelarten

Im zweiten Schritt der Auswertung wurde analysiert, ob und wie sich die Dichte (Anzahl Registrierungen) der beobachteten Arten in Abhängigkeit von Struktur und Schädigung der Waldflächen verändert. Besonderes Gewicht lag dabei auf der Quantifizierung der Abhängigkeiten. Unter Einbezug der Grössen der «homogenen Flächen» können Aussagen hierüber mit schrittweisen multiplen Regressionsverfahren erarbeitet werden: Artenzahl und Anzahl festgestellter Individuen sind in erster Linie von der Grösse der bearbeiteten Fläche abhängig. Deshalb musste für die abhängigen Variablen (Artenzahl, Anzahl Registrierungen der Vogelarten) ebenso wie für die unabhängigen Variablen (Struktureigenschaften) eine flächenunabhängige Grösse ermittelt werden.

Artenzahl, Häufigkeit der Registrierungen: In einem ersten Regressionsschritt wurde die Abhängigkeit der Werte von der Gesamtfläche der Bestände berechnet. Dies ergab für die Artenzahl eine Arten-Areal-Kurve, für die Registrierhäufigkeiten eine lineare Abhängigkeit von der Flächengrösse. Für die weiteren Schritte wurde die Restvarianz aus diesen Zusammen-

hängen als neue abhängige Variable eingesetzt.

Deckungsgrade für Gehölzarten: Aus den Deckungsgraden wurde für jeden Bestand die Fläche berechnet, die von den betreffenden Gehölzarten bedeckt ist. Dann erfolgte ebenfalls die Regression dieser Flächenwerte auf die Gesamtfläche der Bestände, und die Abweichungen (Residuen) hiervon wurden als neue unabhängige Variable verwendet. So gehen die sehr unterschiedlichen Flächengrößen der Bestände nicht in die Auswertungen ein. Im Prinzip wird mit der Residuen-Auswertung untersucht, ob und wie stark Defizite oder Überschüsse im Angebot an bestimmten Strukturen wiederum Defizite oder Überschüsse in den abhängigen Größen zur Folge haben. Da es nicht sinnvoll ist, multiple Rechnungen mit sehr vielen Variablen auszuführen, wurde in zusätzlichen Auswertungsschritten der Variablenkatalog auf die wichtigsten Größen eingeschränkt: Mit Faktoranalysen wurden Gruppen von Covariablen ermittelt und darauf folgend aus dem Variablensatz jene Größen als «Leitvariable» in die weitere Auswertung einbezogen, die die errechneten Faktoren am besten repräsentierten.

Da die Variablen teilweise nicht normalverteilt waren, wurden für die Regressionen die log-transformierten Variablen verwendet.

1.3.3. Waldstruktur und Schädigungsintensität

Die Wahl der in die Analysen einbezogenen Variablen prägt die Auswertungen entscheidend. Alle unabhängigen Variablen sind Eigenschaften des stark vernetzten «Systems Wald» und deshalb häufig stark von einander abhängig. In den Auswertungen wurden deshalb aufgrund einer Hauptfaktorenanalyse Leitvariablen verwendet, die eine Gruppe von stark interkorrelierten Variablen repräsentieren (Naef-Daenzer & Blattner 1989). Für die Interpretation der Ergebnisse ist es unentbehrlich, die vielfältigen Interdependenzen zu kennen.

Waldstruktur und Schädigungsintensität werden in den Auswertungen als unabhängige Variablen behandelt. Sie weisen jedoch Zusammenhänge auf, die nicht vernachlässigt werden dürfen: Beispielsweise sind nicht alle Baumarten im gleichen Mass geschädigt (z.B.

Tab. 2. Charakterisierung der drei Hauptgruppen aufgrund der total 240 Bestände. Angegeben sind Mittelwerte. DG = Deckungsgrad. – *Coverage of plant species and vegetation structure in the three main groups of wood stands (group centroids). The totally 240 stands were grouped by cluster analysis.*

	Hauptgruppe		
	1	2	3
Höhe (m)	22,2	30,0	15,8
Oberschicht DG total (%)	28,7	47,8	26,8
Fichte DG (%)	0,7	22,6	0,2
Weisstanne DG (%)	0	5,2	0
Buche DG (%)	0	0,5	0
Lärche DG (%)	10,0	2,2	1,9
Arve DG (%)	7,1	0,1	0,6
Waldföhre DG (%)	9,7	0,7	0,2
Bergföhre DG (%)	0,1	0,1	23,3
Unterschicht DG total (%)	10,8	14,5	28,8
Zwergsträucher DG total (%)	37,4	15,5	47,4
Krautschicht DG total (%)	91,3	72,9	71,7
Anzahl Bestände	93	109	38

Brang 1998), so dass sich die Artenzusammensetzung auf die Gesamt-Schädigungsintensität einer Fläche auswirken muss. Diese Aspekte werden in ergänzenden Analysen geprüft und quantifiziert. Da die Schädigungsintensität nach der auf dem Luftbild sichtbaren Oberschicht beurteilt wird, wurde insbesondere geprüft, welche Zusammenhänge zwischen Alter des Bestandes, Deckungsgrad der Oberschicht und Deckungsgrad der einzelnen Baumarten der Oberschicht bestehen. Weiter wurde untersucht, wie die Eigenschaften der Oberschicht jene der Unterschicht beeinflussen. Die Analysen wurden mittels multipler Regressionen durchgeführt.

2. Ergebnisse

2.1. Relative Häufigkeiten der Vogelarten und Artenzahl

2.1.1. Abhängigkeit von Waldtyp und Schädigungsgrad

In einem ersten Schritt der Clusteranalysen werden die Bestände nur aufgrund ihrer Baum-

artenzusammensetzung in der Ober-, Mittel- und Unterschicht sowie aufgrund der Baumhöhe in der Oberschicht gruppiert. In der Diskriminanzanalyse können 3 Hauptgruppen von Beständen signifikant voneinander unterschieden werden. Hauptgruppe 1 enthält 93 Bestände mit einem hohen Anteil an Waldföhren, Arven und Lärchen sowie häufig einer fast deckenden Krautschicht, in Hauptgruppe 2 sind 109 Bestände mit dem grössten Deckungsgrad in der Oberschicht aus Fichten und teilweise Weisstannen, in der dritten Hauptgruppe sind 38 fast reine Bergföhren-Bestände, die sich durch eine relativ dichte Unterschicht und einen hohen Deckungsgrad an Zwergstrüchern auszeichnen (Tab. 2).

Die beobachteten Vogelarten wurden erwartungsgemäss in den drei Hauptgruppen unterschiedlich häufig angetroffen ($\chi^2 = 1104,5$, $df = 38$, $p < 0,001$). Für die 20 am häufigsten

beobachteten Arten zeigt Tab. 3 die relativen Häufigkeiten im Vergleich zu den Werten, die bei einer homogenen Verteilung zu erwarten wären. Die Artenspektren sind meist gleich: es wurden nur in den Bergföhrenwäldern keine Berglaubsänger, Sommergoldhähnchen und Zaunkönige festgestellt. Jede Hauptgruppe weist hingegen 3 bis 5 Arten auf, die signifikant häufiger als erwartet ($p < 0,05$, Bonferroni z-Statistik) in einzelnen Hauptgruppen festgestellt wurden:

Hauptgruppe 1, Waldföhren-, Arven-, Lärchenwälder: Mönchsgrasmücke, Kleiber, Tannenhäher, Buchfink, Buntspecht.

Hauptgruppe 2, Fichten-, Weisstannenwälder: Winter- und Sommergoldhähnchen, Rotkehlchen, Waldbaumläufer, Gimpel.

Hauptgruppe 3, Bergföhrenwälder: Auerhuhn, Fichtenkreuzschnabel, Haubenmeise.

Die Bestände in Hauptgruppe 3 zeigen neben

Tab. 3. Relative Häufigkeiten der 20 am häufigsten registrierten Arten: Absolute Anzahl Registrierungen (n) und Erwartungswert (Erw.) bei einer statistisch homogenen Verteilung für die Bestände der drei Hauptgruppen (HG) (siehe Tab. 2). Signifikant positive Abweichungen fett ($p \leq 0,05$, Bonferroni z-Statistik). – *Observed frequency (n) of the 20 most common bird species in the main groups of wood stands. Expected frequencies (Erw.) were calculated for a homogeneous distribution of all species. Significant deviations from the homogeneous distribution are marked bold.*

Art	HG 1		HG 2		HG 3		
	n	Erw.	n	Erw.	n	Erw.	
Auerhuhn	<i>Tetrao urogallus</i>	13	50,4	65	51,5	32	8,2
Buntspecht	<i>Dendrocopos major</i>	122	86,1	48	87,9	18	14
Heckenbraunelle	<i>Prunella modularis</i>	112	94,8	73	96,8	22	15,4
Mönchsgrasmücke	<i>Sylvia atricapilla</i>	224	133,2	36	136,1	31	21,7
Berglaubsänger	<i>Phylloscopus bonelli</i>	70	32,5	1	33,2	0	5,3
Sommergoldhähnchen	<i>Regulus ignicapillus</i>	13	28,8	50	29,5	0	4,7
Wintergoldhähnchen	<i>Regulus regulus</i>	159	306,7	501	313,4	10	49,9
Rotkehlchen	<i>Erithacus rubecula</i>	39	83,8	142	85,6	2	13,6
Ringdrossel	<i>Turdus torquatus</i>	140	109	66	111,3	32	17,7
Misteldrossel	<i>Turdus viscivorus</i>	108	84,2	65	86,1	11	13,7
Singdrossel	<i>Turdus philomelos</i>	85	79,7	75	81,4	14	13
Tannenmeise	<i>Parus ater</i>	658	696,3	750	711,5	113	113,2
Haubenmeise	<i>Parus cristatus</i>	205	279,3	334	285,3	71	45,4
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	164	102,5	55	104,8	5	16,7
Waldbaumläufer	<i>Certhia familiaris</i>	142	192,3	251	196,5	27	31,3
Zaunkönig	<i>Troglodytes troglodytes</i>	21	38	62	38,8	0	6,2
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i>	508	400,6	325	409,3	42	65,1
Gimpel	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	29	61,3	91	62,7	14	10
Fichtenkreuzschnabel	<i>Loxia curvirostra</i>	70	79,7	67	81,4	37	13
Tannenhäher	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	150	92,9	41	95	12	15,1

Tab. 4. Charakterisierung der 7 Subgruppen innerhalb der Hauptgruppe 1 (Waldföhren-, Arven- und Lärchenwälder). Angegeben sind Mittelwerte. DG = Deckungsgrad. – *Average vegetation structure (group means) of the 7 subgroups formed within the main group 1. DG = degree of coverage.*

		Subgruppe						
		1	2	3	4	5	6	7
Höhe (m)		19,6	23,6	21,5	22,5	17,8	23,2	25,6
Oberschicht	DG total (%)	14,5	51,1	37,0	15,3	12,5	28,5	48,8
Fichte	DG (%)	0,5	3,8	0,3	0,1	0,1	0,4	0,4
Weisstanne	DG (%)	0	0	0	0	0	0	0
Buche	DG (%)	0	0	0	0	0	0	0
Lärche	DG (%)	6,3	2,9	4,4	9,2	6,0	15,4	22,5
Arve	DG (%)	4,0	0	2,8	3,3	3,0	9,8	25,4
Waldföhre	DG (%)	0,9	41,8	28,6	1,9	1,5	2,2	0
Bergföhre	DG (%)	0,1	0	0	0	1	0	0
Mittelschicht	DG total (%)	5,8	11,7	25,0	23,8	10,0	38,2	10,8
Fichte	DG (%)	3,2	8,9	2,5	0,9	2,3	1,4	1,0
Lärche	DG (%)	0,2	0	0,7	1,4	1,8	6,9	2,4
Arve	DG (%)	1,3	0,6	2,8	20,1	3,3	27,1	7,4
Waldföhre	DG (%)	0	2,2	19,1	1,5	1,3	2,8	0
Unterschicht	DG total (%)	9,2	14,4	11,0	15,0	11,3	9,1	6,7
Nadelholzanteil	DG (%)	5,3	11,7	9,1	14,3	11,3	8,8	5,8
Sträucher	DG (%)	2,4	1,4	1,4	0,7	0	0	0
Krautschicht	DG total (%)	91,8	95,5	89,7	97,4	25,0	94,7	97,9
Kräuter	DG (%)	81,8	85,6	28,0	37,1	15,0	65,0	40,8
Zwergsträucher	DG total (%)	9,2	15,6	62,0	61,2	5,0	27,4	58,8
Anzahl Bestände		19	9	15	17	4	17	12
häufigere Arten im Vergleich mit den Erwartungswerten bei einer homogenen Verteilung			Berglaub-sänger Heckenbraunelle Tannenmeise Wintergoldhähnchen	Berglaub-sänger Rotkehlchen Tannenmeise		Wintergoldhähnchen	Ringdrossel	Tannenhäher

der übereinstimmenden Baumartenzusammensetzung auch einen ähnlichen vertikalen Aufbau, so dass sie für die Analyse des Einflusses der Schädigung nicht weiter aufgeteilt werden müssen. Dagegen sind Hauptgruppe 1 und 2 strukturell noch recht uneinheitlich. Sie wurden deshalb mit einer erneuten Clusteranalyse aufgrund aller Waldstrukturvariablen in Subgruppen aufgeteilt.

Hauptgruppe 1, Waldföhren-, Arven-, Lärchenwälder (Tab. 4): In den Subgruppen trennen sich nun die in der Hauptgruppe 1 zusam-

mengefassten drei Waldtypen auf. Subgruppe 2 und 3 sind Waldföhrenbestände, Subgruppe 4, 6 und 7 sind Lärchen-Arvenwälder, wobei nur die Subgruppe 7 einen grösseren Deckungsgrad in der Oberschicht besitzt. Subgruppe 5 umfasst 4 sehr lückige Bestände, die auch im Unterschied zu den anderen Subgruppen nur eine sehr geringe Krautschicht aufweisen und die wie die Bestände in Subgruppe 1 durch das fast vollständige Fehlen einer Mittel- und Oberschicht auffallen.

Hauptgruppe 2, Fichten- und Weisstannen-

wälder (Tab. 5): Subgruppe 3 umfasst die 8 Bestände mit Weisstannen in der Oberschicht. Die 6 übrigen Subgruppen mit Fichtenwäldern zeigen grosse Unterschiede in der Deckung auf verschiedenen Stufen. So haben Subgruppe 1 und 5 eine dichte Oberschicht, die Subgruppen 2 und 6 eine dichtere Mittelschicht. Die Subgruppen 4, 5 und 7 zeichnen sich durch hohe Deckungsanteile in der Krautschicht aus.

Zwischen den einzelnen Subgruppen schwanken das Artenspektrum (Artenzahlen in Tab. 6) und die relative Häufigkeit der registrierten Vögel beträchtlich. Die Verteilung der Vogelarten in den 7 Subgruppen der Hauptgruppe 1 unterscheidet sich signifikant von einer homogenen Verteilung ($p < 0,001$, $\text{Chi}^2 =$

694, $\text{DF} = 114$). Ebenso unterscheidet sich die relative Häufigkeit der Vogelarten in den 7 Subgruppen der Hauptgruppe 2 ($p < 0,001$, $\text{Chi}^2 = 395$, $\text{DF} = 114$). Die Vogelartenzusammensetzung und ihre relative Häufigkeit sind also stark von der Waldstruktur abhängig. Die Hälfte der Subgruppen weist eigentliche Charakterarten auf, die regelmässig in diesen Beständen beobachtet wurden. Es sind die Arten Auerhuhn, Berglaubsänger, Haubenmeise, Heckenbraunelle, Kleiber, Ringdrossel, Rotkehlchen, Tannenhäher, Tannenmeise und Wintergoldhähnchen.

Total ergeben die Aufteilungen 15 strukturell relativ einheitliche Gruppen. Innerhalb dieser Gruppen konnten in keinem Fall mehr sig-

Tab. 5. Charakterisierung der 7 Subgruppen innerhalb der Hauptgruppe 2 (Fichten- und Weisstannenwälder). Angegeben sind Mittelwerte. DG = Deckungsgrad. – *Average vegetation structure (group means) for the 7 subgroups formed within the main group 2. DG = degree of coverage.*

		Subgruppe						
		1	2	3	4	5	6	7
Höhe (m)		33,4	24,8	34,4	30,1	30,6	40,0	25,0
Oberschicht	DG total (%)	77,7	30,0	77,5	31,1	59,7	45,0	27,3
	Fichte DG (%)	53,3	8,8	17,6	10,2	34,1	20,2	10,5
	Weisstanne DG (%)	2,5	2,2	54,7	1,1	1,2	0	0
	Buche DG (%)	1,6	0,3	0	0	0	4,9	0
	Lärche DG (%)	3,7	3,6	0	1,8	3,4	0	0
	Arve DG (%)	0,7	0	0	0	0	0	0
	Waldföhre DG (%)	0	2,6	0	0,5	0,3	0	1,0
	Bergföhre DG (%)	0	0	0	0,5	0	0	0
Mittelschicht	DG total (%)	10,4	48,1	13,1	13,6	11,9	26,7	16,3
	Fichte DG (%)	8,6	40,7	5,9	11,9	10,8	13,2	15,8
	Lärche DG (%)	0	0	0	0	0,1	0	0
	Arve DG (%)	0	1,3	0	0	0,1	0	0
	Waldföhre DG (%)	0	0	0	0	0	0	0,5
Unterschicht	DG total (%)	4,6	17,5	8,8	19,1	12,1	31,7	13,7
	Nadelholzanteil DG (%)	3,5	15,4	6,0	12,4	10,1	5,4	13,4
	Sträucher DG (%)	0	0,3	0,1	1,2	0,1	0,7	0,3
Krautschicht	DG total (%)	34,6	55,9	28,8	96,8	87,9	53,3	91,7
	Kräuter DG (%)	26,9	28,1	28,8	87,3	61,0	53,3	42,0
Zwergsträucher	DG total (%)	7,7	10,6	1,3	11,4	12,8	0,0	52,7
Anzahl Bestände	13	16	8	22	29	6	15	
Häufigere Arten im Vergleich mit den Erwartungswerten bei einer homogenen Verteilung							Kleiber	Auerhuhn Haubenmeise

Tab. 6. Verteilung der Vögel in den Beständen der Subgruppen aller drei Hauptgruppen in Abhängigkeit von der Schädigungsintensität. Für die Abgrenzung der hier verwendeten Schadensklassen siehe Kapitel 1.2.1. Gruppen, die aus statistischen Gründen zusammengefasst wurden, sind mit + markiert. * Bonferroni z-Statistik. – *Distribution of bird species in the subgroups of the three main groups in relation to the degree of tree damage (see 1.2.1. for scoring of damage). Species are more numerous, a) in more damaged (col. 4) and b) in less damaged stands (col. 5), respectively.*

	geprüfte Schadenklassen n	Anzahl Vogelarten	Verteilung der Vögel über die Schadenklassen	häufiger in relativ geschädigten Beständen ($p < 0,05^*$)	häufiger in relativ gesunden Beständen ($p < 0,05^*$)
<i>Hauptgruppe 1: Waldföhren-, Arven- und Lärchenwälder</i>					
Subgruppe 1	1 + 2, 2 + 3	17	homogen		
Subgruppe 2	1 + 2, 2 + 3	14	nicht homogen		Tannenmeise
Subgruppe 3	1, 2, 3, 4	17	nicht homogen		Tannenmeise
Subgruppe 4	1 + 2, 2 + 3	18	homogen		
Subgruppe 5	Datenmenge zu klein				
Subgruppe 6	1 + 2, 2 + 3	20	nicht homogen	Tannenhäher	Berglaubsänger
Subgruppe 7	1, 3, 4	18	homogen		
<i>Hauptgruppe 2: Fichten- und Weisstannenwälder</i>					
Subgruppe 1	1, 2, 4	20	nicht homogen	Haubenmeise Waldbaumläufer Wintergoldhähnchen	Buchfink
Subgruppe 2	1, 2, 3, 4	19	nicht homogen	Wintergoldhähnchen	
Subgruppe 3	1 + 2, 2 + 3	15	homogen		
Subgruppe 4	1, 2, 3, 4	19	homogen		
Subgruppe 5	1, 2, 3, 4	19	nicht homogen	Waldbaumläufer	
Subgruppe 6	1, 2	14	nicht homogen		
Subgruppe 7	1 + 2, 3 + 4	19	homogen		
<i>Hauptgruppe 3: Bergföhrenwälder</i>					
	1 + 2, 3 + 4	17	homogen		
Vorzeichentest über alle 14 Gruppen				Wintergoldhähnchen Heckenbraunelle	

nifizierte strukturelle Unterschiede zwischen den vertretenen Schadenklassen (vgl. unten) festgestellt werden (alle $p > 0,10$, Kruskal-Wallis-Test).

Für jede Subgruppe wurde im folgenden geprüft, ob die Häufigkeit der Registrierungen der Vogelarten eine Abhängigkeit von der Schädigungsintensität zeigt. Dazu wurden die Schädigungsintensitäten in 4 Klassen aufgeteilt (Klasse 1: $\leq 1,2$; Klasse 2: $> 1,2-1,4$; Klasse 3: $> 1,4-1,7$; Klasse 4: $> 1,7-2,5$).

Im nächsten Schritt wurde für die einzelnen Subgruppen mittels Chi²-Test geprüft, ob sich die relativen Häufigkeiten der Registrierung von Vogelarten in den Schadenklassen unterscheiden. Dies erlaubt, schadensbedingte Häufigkeiten von einzelnen Vogelarten innerhalb der

betreffenden Subgruppe zu beurteilen. Ausgewertet wurden jene Arten, die mit statistisch genügender Häufigkeit ($n = 30$ je Gruppe) beobachtet wurden. Eine der 15 Subgruppen wies generell zu geringe Arthäufigkeiten für die Analyse auf.

In 7 Subgruppen unterschieden sich die relativen Häufigkeiten der Vogelarten zwischen den Schadenklassen nicht signifikant (Tab. 6). In den restlichen 7 Subgruppen wurden signifikante Unterschiede zwischen den Schadenklassen festgestellt. Doch auch hier ergibt sich nur für wenige Arten eine deutliche Abweichung der beobachteten Werte von einer homogenen Verteilung. Tannenhäher, Haubenmeise, Waldbaumläufer und Wintergoldhähnchen wurden in einzelnen Subgruppen in relativ stark ge-

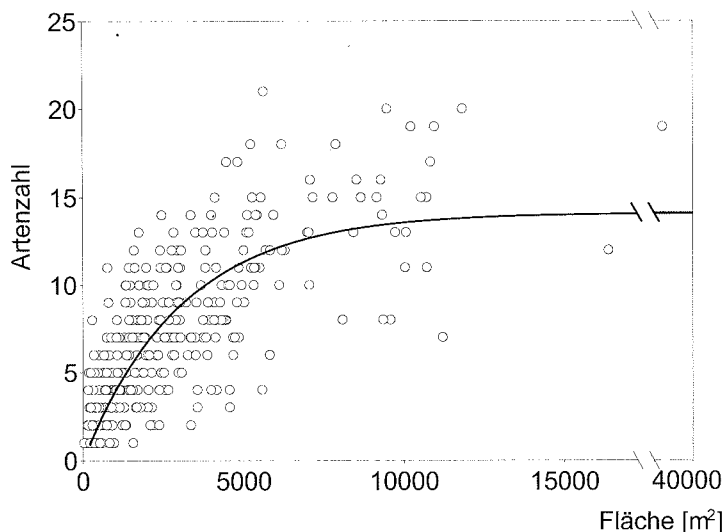


Abb. 2. Arten-Areal-Kurve. Die Funktion hat die Gleichung: $\text{Artenzahl} = 14,6 - (14,6 \times e^{(-0,00031 \times \text{Fläche})})$; ($n = 310$, $r = 0,74$, $p < 0,001$). – Number of species observed (Artenzahl) in relation to the area (Fläche) of the respective stands.

schädigten Flächen häufiger festgestellt, als bei homogener Verteilung zu erwarten wäre, für Tannenmeise, Berglaubsänger und Buchfink ergab sich die umgekehrte Tendenz. Insgesamt bestehen zwischen den unterschiedlich geschädigten Flächen mit sehr ähnlicher Struktur keine oder nur sehr geringe Häufigkeitsunterschiede.

Anschliessend haben wir überprüft, ob die kleinen Abweichungen der Beobachtungshäufigkeit einzelner Arten gegenüber einer homogenen Verteilung in den 14 unabhängigen Gruppen alle in die gleiche Richtung weisen. Mit einem Vorzeichenstest über die Subgruppen werden diese wie unabhängige Einzeluntersuchungen betrachtet. Ein signifikanter Unterschied bedeutet, dass aufgrund der gleich gerichteten Abweichungen ein Unterschied zugrunde liegt, der aber aufgrund des geringen Ausmasses, bzw. der beschränkten Datenmenge in den Einzeltests nicht signifikant ist. Dabei zeigt sich, dass Wintergoldhähnchen und Heckenbraunelle signifikant häufiger in relativ geschädigten Beständen vorkommen ($p < 0,01$, bzw. $p < 0,05$, Dixon-Mood-Vorzeichen-Test).

2.1.2. Artenzahl und Struktur der Waldfläche

Die Anzahl der registrierten Arten folgt erwartungsgemäss einer typischen Arten-Areal-Kurve (Abb. 2).

Der Zusammenhang kann mit einer Gleichung beschrieben werden, deren Werte sich logarithmisch einem oberen Grenzwert von 15 Arten annähern ($n = 310$, $r = 0,74$, $p < 0,001$).

Werden die Abweichungen der Beobachtungswerte von der Funktion flächenunabhängig auf weitere Abhängigkeiten geprüft, zeigen sich erwartungsgemäss unterschiedliche Artenzahlen in den drei Hauptgruppen. Mit bis zu 21 bzw. 18 registrierten Arten waren die Waldföhren-, Arven- und Lärchenwälder der Gruppe 1 bzw. die Fichten- und Weisstannenwälder der Gruppe 2 artenreicher als die Bergföhrenwälder, in denen maximal 13 Vogelarten gefunden wurden. Die Residuen auf die Arten-Areal-Kurve liegen für die Bestände der Gruppe 1 und 2 im Median 0,1 bzw. 0,3 Arten über dem Erwartungswert, für die Bergföhrenwälder 2,4 Arten unter dem Erwartungswert (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0,001$). Auffallend grosse positive Residuen zeigen Bestände aus den Subgruppen 1 und 6 der Waldföhren-, Arven- und Lärchenwälder mit Werten von 2 und 3,6 Arten über dem Erwartungswert. Diese Be-

Tab. 7. Modifizierung der Artenzahl durch verschiedene Faktoren (multiple Regression: Artenzahl-Residuen auf unabhängige Variablen, $n = 310$, $R^2 = 0,26$). Die signifikanten Einflüsse werden in Abbildung 3 grafisch dargestellt. – *Effect of habitat variables on the number of species present in a wood stand. Deviations of the species-area relationship given in fig. 3 were tested against habitat variables.*

		Koeffizient	Standardisierter Koeffizient	Signifikanz
Oberschicht	Fläche Lärchen	$9,86 \times 10^{-4}$	0,15	0,017
	Baumhöhe	0,068	0,16	0,010
	log (Bitterlich-Zahl)	2,98	0,15	0,015
Mittelschicht	Fläche Arven	$1,60 \times 10^{-3}$	0,24	< 0,001
Unterschicht	Fläche Kräuter	$6,18 \times 10^{-4}$	0,32	< 0,001
Konstante		-5,75		< 0,001

stände weisen einen grossen Deckungsgrad bei den Kräutern auf.

Die Artenzahl in den Nadelwaldbeständen wird stark durch die strukturellen Eigenschaften der Waldflächen beeinflusst. Eine multiple Regression der Residuenwerte auf die als Leitvariablen taxierten Struktureigenschaften er-

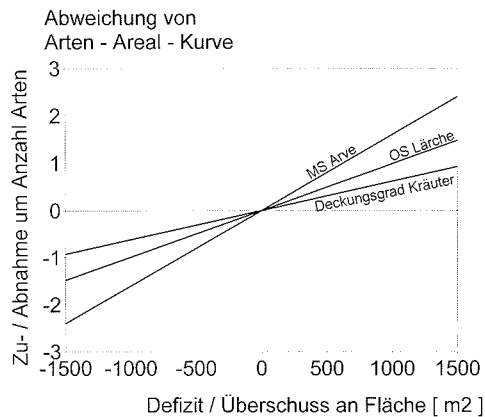


Abb. 3. Grafische Darstellung der Resultate der multiplen Regression (siehe Tab. 7). Einfluss der signifikanten Komponenten auf die Abweichungen der Artenzahlen von den aus den Arten-Areal-Beziehungen erwarteten Werten für unterschiedlich zusammengesetzte Bestände (gemessen als Abweichungen von den Mittelwerten, $n = 310$). – *Graphical summary of the effect of habitat variables on species richness. The significant effects from the multiple regression analysis in tab. 7 are given. The number of species is expressed as residuals from the species-area relationship, the habitat variables as deviations from the mean.*

gab, dass der Flächenanteil der Kräuter, der Arvenanteil in der Mittelschicht, Baumhöhe und die Bitterlich-Zahl (Bestandesalter) sowie der Flächenanteil der Lärchen in der Oberschicht die wirksamsten, die Artenzahl erhöhenden Faktoren sind (Tab. 7).

Bei einer mittleren Flächengrösse von 2500 m² bewirkt nach der Gleichung ein Mehr von 1000 m² Lärchenfläche in der Oberschicht die Erhöhung der Artenvielfalt um eine Art. Der gleiche Effekt kann durch zusätzliche 600 m² Arvenfläche in der Mittelschicht oder durch eine Zunahme der mit Kräutern bedeckten Fläche um 1600 m² erreicht werden. Bei einer mittleren Baumhöhe von 25 m bewirkt eine Kronenschicht, die 7 m tiefer oder höher liegt, eine Veränderung um durchschnittlich 0,5 Arten (Abb. 3).

Der Einfluss der Bitterlich-Zahl (als Mass für das Bestandesalter) ist nicht linear (Abb. 4). Während bei einer Zunahme von 10 auf 20 starke Bäume im Beobachtungsumkreis die Artenzahl um eine Vogelart zunimmt, steigt diese bei einer Steigerung von 20 auf 30 starke Bäume nur noch um durchschnittlich eine halbe Art. Das multiple Modell erklärt 26 % der Residuenvarianz der Artenzahlen ($n = 310$, $R^2 = 0,26$, $p < 0,001$).

In jeder Hauptgruppe wurde nach Einflüssen der Schädigungsintensität gesucht, ohne nachweisbare Unterschiede zu finden.

Tab. 8. Beziehung zwischen der Individuenzahl und der Gesamtfläche der homogenen Einheiten für 20 Vogelarten. r = Korrelationskoeffizient (zeigt Stärke und Richtung des Zusammenhangs), n = Anzahl Bestände mit Vorkommen der Vogelart. – *Correlations of the number of individuals with the total area of homogeneous units. r = correlation coefficient (gives direction and strength of the correlation), n = number of stands with presence of the species.*

Art		r	n	$p <$
Auerhuhn	<i>Tetrao urogallus</i>	0,11	56	n.s.
Buntspecht	<i>Dendrocopos major</i>	0,48	84	0,001
Heckenbraunelle	<i>Prunella modularis</i>	0,25	100	0,05
Mönchsgrasmücke	<i>Sylvia atricapilla</i>	0,45	98	0,001
Berglaubsänger	<i>Phylloscopus bonelli</i>	0,46	17	n.s.
Sommersgoldhähnchen	<i>Regulus ignicapillus</i>	-0,20	36	n.s.
Wintergoldhähnchen	<i>Regulus regulus</i>	0,41	171	0,001
Rotkehlchen	<i>Erethacus rubecula</i>	0,15	99	n.s.
Ringdrossel	<i>Turdus torquatus</i>	0,46	85	0,001
Misteldrossel	<i>Turdus viscivorus</i>	0,44	87	0,001
Singdrossel	<i>Turdus philomelos</i>	0,46	95	0,001
Tannenmeise	<i>Parus ater</i>	0,63	272	0,001
Haubenmeise	<i>Parus cristatus</i>	0,43	202	0,001
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	0,27	88	0,05
Waldbaumläufer	<i>Certhia familiaris</i>	0,36	174	0,001
Zaunkönig	<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,42	42	0,01
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i>	0,66	195	0,001
Gimpel	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,25	82	0,05
Fichtenkreuzschnabel	<i>Loxia curvirostris</i>	0,48	85	0,001
Tannenhäher	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	0,37	79	0,001

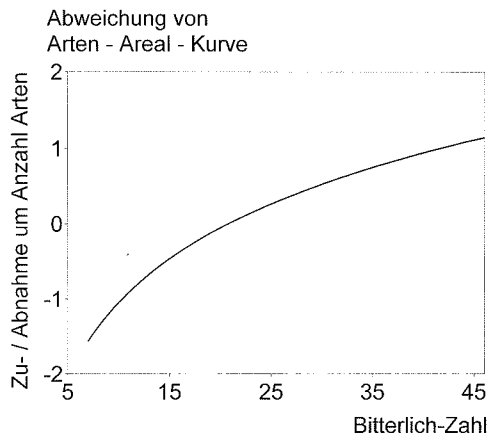


Abb. 4. Einfluss des Bestandesalters (Bitterlich-Zahl) auf die Abweichungen der Artenzahlen von den aus den Arten-Areal-Beziehungen erwarteten Werten ($n = 241$). – *Species number (as in fig. 3) in relation to woodland age (measured by Bitterlich-index).*

2.2. Dichte der Registrierungen und Struktur der Waldflächen

Von den 20 untersuchten Vogelarten zeigen Auerhuhn, Berglaubsänger, Rotkehlchen und Sommersgoldhähnchen bei der Häufigkeit der Beobachtungen keine Abhängigkeit von der Flächengrösse der Bestände. Von den übrigen 16 Vogelarten wurden in grossen Beständen mehr Individuen beobachtet. Bei diesen Vogelarten wurden deshalb die weiteren Auswertungen an den Residuen auf die Individuen-Areal-Regressionen vorgenommen (siehe Kap. 1.3.2.).

Die Residualwerte der Beobachtungshäufigkeiten wurden für jede Art separat in einer multiplen Regression auf ihre Abhängigkeit von den Waldeigenschaften geprüft. Aufgrund der Faktorenanalyse (Kap. 2.3.) wurden die folgenden Variablen einbezogen: Flächenanteil an Lärche und Arve je in Ober- und Mittel-

Tab. 9. Abhängigkeit der 18 häufigsten Vogelarten von Bestandeseigenschaften. R² = Anteil der Varianz, der durch die Korrelation erklärt wird. PC = Hauptfaktor; OS = Oberschicht; MS = Mittelschicht; US = Unterschicht; DG = Deckungsgrad; LÄ = Lärche; Bfö = Bergföhre; Kraut = Krautschicht; Laub = Laubholz; Fi = Fichten; Alter = Bitterlich-Zahl; SI = Schädigungsintensität. SG zun. = Schädigungszunehmend; + = positiver, -- = negativer Koeffizient bei der multiplen Regression. Irrtumswahrscheinlichkeiten: +, -, p < 0,05; ++, ---, p < 0,01; +++, ---, p < 0,001; * Mann-Whitney-U-Test. - Effect of habitat factors on the density of the most frequent bird species. The proportion of variance in density explained by the principal components analysis is given in the last row.

Art	R ²	PC1			PC2			PC3			PC4			Al-ter*	SI*	OS SG zun.	Tot-holz*
		OS LÄ	MS Ar	MS LÄ	OS Bfö	OS Bfö	MS Bfö	Hö-he	Kraut DG	MS Laub	US Laub	OS Bu	OS DG				
Buntspecht	0,26						+									+	
Heckenbraunelle	0,10	+												+			
Mönchsgrasmücke	0,19	+++												--		+	
Sommeregoldhähnchen	0,33												++				
Wintergoldhähnchen	0,31	--											+++			+	
Rotkehlchen	0,07															++	
Ringdrossel	0,33	+															
Misteldrossel												+++					
Singdrossel	0,09	--															
Tannenmeise	0,22	--											+++				
Haubenmeise	0,20															++	
Kleiber	0,24																
Waldbaumläufer	0,07																
Zaunkönig	0,43	---															
Buchfink	0,42	--															
Gimpel	0,26																
Fichtenkreuzschnabel	0,11																
Tannenhäher	0,30	+++															
Anteil der Varianz, der durch																	
Faktor bestimmt wird (%)		17					13		10							8,7	

schicht (repräsentierend Faktor 1), Bergföhrenfläche in der Ober- und Mittelschicht, Baumhöhe sowie die Krautschicht (repräsentierend Faktor 2), Fläche mit Laubbölgern in der Mittel- und Unterschicht sowie Buchenfläche in der Oberschicht (repräsentierend Faktor 3) und Deckungsgrad der Oberschicht und Fichtenanteil in der Oberschicht (repräsentierend Faktor 4). In Vergleichen wurde zusätzlich überprüft, ob die Schädigungsintensität, das Vorhandensein oder Fehlen von Totholz oder der Schlussgrad der Kronen die Beobachtungshäufigkeit der Arten beeinflussen (Tab. 9).

Nur bei 2 der 18 Arten, die mit genügender Dichte erfasst wurden, erreichten die multiplen Modelle gute Anpassungswerte. Beim Buchfink und beim Zaunkönig bestimmen verschiedene Strukturvariablen (Tab. 9) über 40 % der Varianz in den Dichteresiduen. Für 9 andere, ebenfalls häufig registrierte Arten kann die Varianz der Dichte mit gut 20 % nur mässig gut erklärt werden. Keine guten Anpassungen erreichen die multiplen Modelle bei den Arten Singdrossel, Fichtenkreuzschnabel, Heckenbraunelle, Rotkehlchen sowie beim Waldbaumläufer. Bei diesen 5 Arten vermögen die verwendeten Strukturvariablen offenbar nicht die wesentlichen Zusammenhänge zu erfassen, die ihre Dichte bestimmen.

Ein Zusammenhang zwischen der Dichte der Arten und dem Schädigungsgrad der Waldbestände zeigte sich bei 5 Vogelarten. Die Heckenbraunelle, die bereits bei der Analyse der Verteilungen häufiger in geschädigten Beständen beobachtet wurde, konnte auch in grösserer Dichte in solchen Waldbeständen festgestellt werden. Umgekehrt sind die vier Arten Buchfink, Gimpel, Mönchsgrasmücke und Rotkehlchen in kleinerer Dichte in geschädigten Beständen beobachtet worden.

Als Beispiele nachfolgend die Ergebnisse für zwei Vogelarten.

Zaunkönig: Das multiple Modell erklärt 43 % der Varianz der Beobachtungshäufigkeiten. Ein grosser Deckungsgrad der Arven in der Oberschicht sowie eine deckende Krautschicht reduzieren in den untersuchten Waldbeständen die Dichte an Zaunkönigen.

Haubenmeise: Das multiple Modell erklärt nur 20 % der Residuenvarianz. Ein grosser

Deckungsgrad an Fichten in der Oberschicht sowie ein grosses Totholzvorkommen fördern die Haubenmeise, eine deckende Krautschicht, ein grosser Deckungsgrad der Oberschicht sowie eine grosse Bitterlich-Zahl wirken sich negativ auf die Dichte der Haubenmeise aus.

2.3. Gegenseitige Abhängigkeit der Waldeigenschaften

Zur Beurteilung der strukturellen Eigenschaften und ihrer Auswirkungen auf die ansässigen Vogelarten gehört auch die Analyse der Lebensraumeigenschaften. Die in diesen Analysen als unabhängig behandelten Variablen sind nicht vollständig frei, sondern variieren beispielsweise gegenläufig (so etwa die Baumarten in der Oberschicht: z.B. je mehr Fichten, desto weniger Föhren) oder gleichsinnig (z.B. je mehr Lärchen in der Oberschicht, desto mehr Krautschicht). Im Rahmen unserer Fragestellungen ist besonders wichtig, dass sich die Schädigung, d.h. der Nadelverlust in der Oberschicht, zumindest bei höheren Intensitäten, direkt auf die strukturellen Merkmale auswirken muss.

2.3.1. Faktorenanalyse der Waldstruktur-Variablen

Eine Hauptfaktorenanalyse der 24 in die Auswertungen einbezogenen Strukturvariablen ergab 4 Gruppen von Variablen mit grösserer Interkorrelation, die zusammen 48 % der Varianz in der Struktur der Bestände erklären: (1) Arve und Lärche in der Ober- und Mittelschicht. (2) Baumhöhe und der Deckungsgrad der Krautschicht sind umgekehrt eng mit dem Anteil Bergföhre in der Ober- und Mittelschicht korreliert. Je höher der Anteil Bergföhren, desto geringer der Deckungsgrad der Krautschicht. (3) Der Buchenanteil in der Oberschicht ist eng mit dem Laubanteil in der Mittel- und Unterschicht korreliert. (4) Der Strauchanteil in der Unterschicht ist negativ korreliert mit dem Deckungsgrad in der Oberschicht, speziell mit dem Deckungsgrad an Fichten. Variablengruppe 1 erklärt 17 % der Varianz, Gruppe 2 13 %, Gruppe 3 10 % und Gruppe 4 8,7 %.

Die Faktorenanalyse ergab die Grundlage

zur Auswahl der Variablen in den multiplen Regressionsrechnungen (Kap. 2.2). Die Ergebnisse werden auch zur Interpretation beigezogen.

2.3.2. Zusammenhänge zwischen Schädigung und Waldstruktur

Die Schädigungsintensität eines Waldbestandes wird anhand der Blatt- und Nadelverluste der Baumindividuen als Mittelwert bestimmt. Da nicht alle Baumarten und -individuen im gleichen Ausmass geschädigt sind, ist die ermittelte Schädigungsintensität unter anderem von der Baumartenzusammensetzung in der Oberschicht beeinflusst. Die folgenden Auswertungsschritte informieren über diese Zusammenhänge innerhalb unserer Stichprobe und darüber, ob die Schädigung unabhängig von der Baumartenzusammensetzung die Waldstrukturen beeinflusst.

Der Gesamtdeckungsgrad der Oberschicht variiert bei verschiedener Baumartenzusammensetzung. Das Resultat der multiplen Regression auf die Baumartenanteile in der Oberschicht zeigt, dass bei einem hohen Anteil an Fichten der Deckungsgrad höher ist, während Bestände mit Föhren oder Arven einen relativ geringen Deckungsgrad aufweisen ($R^2 = 0,45$, $p < 0,001$). Nach der rechnerischen Elimination dieser Unterschiede zeigt sich, dass der Deckungsgrad der Oberschicht bei zunehmender Schädigungsintensität leicht abnimmt ($R^2 = 0,02$, $p < 0,05$). Bestände mit einem hohen Schädigungsgrad besitzen zudem eine deckendere Krautschicht (Abb. 5) und einen höheren Deckungsgrad an Zwergsträuchern, die zudem durchschnittlich höher sind. Bei einem Anstieg der Schädigungsintensität um 1 erhöht sich der Deckungsgrad der Krautschicht im Mittel um 16 %, derjenige der Zwergsträucher um 15 % ($r = 0,15$, $p < 0,01$; bzw. $r = 0,15$, $p < 0,01$). Zu beachten ist allerdings die grosse Streuung der Werte. Beispielsweise deckt die Krautschicht bei den relativ stark geschädigten Beständen meist mehr als die Hälfte des Bodens, es gibt aber auch Bestände mit einem sehr geringen Deckungsgrad in der Krautschicht.

Bei den relativ geringen Schädigungsintensitäten in den Untersuchungsflächen sind somit

Deckungsgrad der Krautschicht

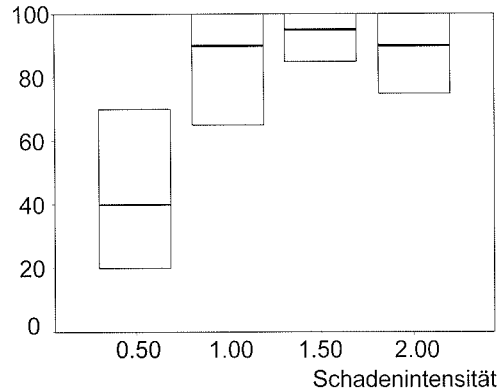


Abb. 5. Zusammenhang zwischen dem Deckungsgrad der Krautschicht und der Schädigungsintensität. Die Box zeigt den Interquartil-Bereich mit Median, $n = 308$ homogene Flächen mit Schadenindex, $r = 0,15$, Spearman Rangkorrelation, $p < 0,01$. – *Degree of coverage by herbs in relation to the degree of tree damage (Schadenintensität). The box plot shows median and interquartil range.*

nur wenige Zusammenhänge zwischen Schädigung und Struktur der Flächen nachweisbar. Eine Abnahme des Deckungsgrades der Oberschicht sowie eine mittlere Zunahme des Deckungsgrades der Krautschicht sind die einzigen gesicherten Zusammenhänge, die sich nachweisen lassen.

3. Diskussion

3.1. Grundlagen

Methodisch geht diese Untersuchung davon aus, dass der Vogel aus dem Angebot an Habitattypen eine Wahl trifft und dass die registrierten Aufenthaltsorte diese Wahl repräsentativ wiedergeben. Woran und wie sich ein Vogel orientiert, ist für keine Art vollständig bekannt. Einflüsse wie Strukturmerkmale des Waldes, Vorkommen und Verteilung von Ressourcen, die Art der Waldbewirtschaftung, die Waldschädigung, das Sozialverhalten, die Konkurrenz zwischen den Arten, die Aktivität von Prädatoren sowie abiotische Faktoren sind schon nachgewiesen worden (siehe Diskussion

in Naef-Daenzer & Blattner 1989, Rosenzweig 1985).

Da ein Vogel jedoch nicht immer das ideale Wohngebiet wählen kann, sondern häufig mit einem verfügbaren, akzeptablen Habitat auskommen muss, ergibt sich eine Variationsbreite von genutzten Strukturen, die die Erkennung der für den Vogel optimalen Strukturen erschwert. Aus der regelmässigen Anwesenheit eines Vogels an einem bestimmten Ort kann geschlossen werden, dass die dortigen Bedingungen insgesamt zum Überleben geeignet sind, doch kann nicht eruiert werden, welche Eigenschaft im Einzelnen den Ausschlag für die Wahl gegeben hat.

Die Auswertungen untersuchen den Einfluss von Waldstrukturen auf die Vogelarten auf der Basis von kleinen, relativ homogenen Waldbeständen mit einer mittleren Fläche von 2500 m². Die Wohngebiete mancher Waldvögel, speziell aber von raumbeanspruchenden Arten wie z.B. dem Auerhuhn, sind deutlich grösser. Rafe et al. (1985) zeigen, dass eine Vielfalt von benachbarten Habitattypen die Artenzahl der Vögel erhöhen kann. Mit der vorliegenden Untersuchung sind denn auch nicht die vollständigen Lebensansprüche der Vogelarten erfasst, jedoch Faktoren, die mit den Ursachen zusammenhängen, warum eine Art in einem Waldbestand gefunden wurde. Die Daten wurden innerhalb von drei Jahren erfasst. Es ist allgemein bekannt, dass die Dichte der verschiedenen Vogelarten in Waldbeständen über die Zeit fluktuieren kann. Nielsson (1979) stellte in einer 5-jährigen Untersuchung jedoch fest, dass die relativen Häufigkeiten der Vogelarten dabei konstant blieben.

Die Variabilität in der Dichte der einzelnen Arten erlaubt somit zu analysieren, auf welche Habitateigenschaften die Tiere ansprechen und wie stark sie dies tun. Die getroffene Variablenwahl berücksichtigt keineswegs alle Grössen, die das Verteilungsmuster der waldbewohnenden Vögel beeinflussen. Bei den einbezogenen Struktureigenschaften handelt es sich durchwegs um solche, die mit grösster Wahrscheinlichkeit nur mittelbar wirken, indem sie das Angebot der wesentlichsten Ressourcen wie Nahrungsquellen, Nist- und Deckungsmöglichkeiten usw. bestimmen. Damit be-

schreiben die Resultate Bedingungen, unter denen Vogelarten in bestimmter Dichte vorkommen, nicht aber weshalb dies so ist.

Bei den Schäden in den untersuchten Beständen handelt es sich um leichte bis mittelstarke Verlichtungsgrade. In 17 % der Bestände haben die Bäume kaum Schäden oder nur leichte Kronenverlichtungen (Verlichtungsstufe ≤ 1), und nur gut 5 % der Bestände sind von einem durchschnittlich mittelstarken Verlichtungsgrad (Verlichtungsstufe > 2) mit mehr als 25 % Blatt- und Nadelverlust betroffen. Die Analysen untersuchen also die Auswirkungen von sehr schwachen bis mittelstarken Waldschäden. Viele der bisherigen Studien über die Auswirkungen von Waldschäden betreffen dagegen sehr stark geschädigte bis teilweise absterbende Wälder (z. B. Flousek 1989, Lemberk 1989, Zang 1990, Capek 1991, Möckel 1992).

Für die Auswertungen erschwerend ist der Umstand, dass die Schädigung von Bäumen eines Bestandes keineswegs gleichförmig ist. Gesunde und mehr oder weniger kranke Baumindividuen können unmittelbar nebeneinander stehen. Der Aktionsraum eines Vogels umfasst also in der Regel viele unterschiedlich stark geschädigte Bäume, die von den Vögeln auch gezielt aufgesucht werden (Naef-Daenzer 1993). Der Schädigungsgrad des Bestandes wird in den forstlichen Karten für einen ganzen Bestand angegeben und als Mittelwert der Kronenverlichtungen der verschiedenen Baumindividuen bestimmt. Daraus ergibt sich eine Unschärfe in der Zuordnung von Vogelregistrierungen zu Intensitätsstufen des Waldschadens, welche Zusammenhänge zwischen Vogelart und Waldschaden verschleiern kann. So ist beispielsweise denkbar, dass ein kleiner Horst schwer geschädigter Bäume in einem relativ gesunden Bestand Vogelarten anzulocken vermag.

3.2. Relative Häufigkeit der Vogelarten

Schon seit längerem wurden die Beziehungen zwischen der Waldvegetation und den bewohnenden Vogelarten qualitativ untersucht (Koch 1975, 1976, Eiberle 1979).

Die verschiedenen Waldtypen beherbergen

je typische Artenspektren (Christen 1983, Mosimann et al. 1987). Während die Avifauna eines Waldtyps durch den Standort und die Baumartenzusammensetzung grob bestimmt ist, zeigen Naef-Daenzer & Blattner (1989) am Beispiel der eichenreichen Laubmischwälder, dass auch innerhalb eines Waldtyps die Verteilung der Vogelarten durch die Struktur der Vegetation stark beeinflusst wird und trotz einer ähnlichen Artenzusammensetzung die relativen Häufigkeiten der Arten sehr unterschiedlich sind.

Innerhalb der Nadelwaldgesellschaften weisen die drei Hauptgruppen, die sich aufgrund der Baumarten in der Oberschicht unterscheiden, ebenfalls eine sehr ähnliche Vogelartenzusammensetzung, jedoch eine deutlich unterschiedliche Verteilung der relativen Häufigkeiten der Arten auf.

Wie beim ersten Teil der Untersuchungen im Laubwald zeigen die Auswertungen der Artenzahlen, dass der generelle Charakter eines Bestandes die Artenzahl bestimmt. Sowohl in Laub- wie in Nadelwäldern spielt das Bestandesalter eine entscheidende Rolle. Während im Laubwald weiter die Baumartenzusammensetzung der Oberschicht bedeutend ist, wirken im Nadelwald die Baumhöhe und die mit Kräutern bedeckte Fläche positiv auf die Zahl der Vogelarten. Zusätzlich beeinflusst im Nadelwald die Baumartenzusammensetzung in der Ober- und Mittelschicht die Artenzahl. Zusammengefasst sind es häufig ältere, lichte Bestände mit einer grossen Deckungsschicht an Kräutern, die sich im Nadelwald durch eine grosse Artenvielfalt auszeichnen. Peck (1989) stellte in Aufforstungen eine positive Korrelation der Anzahl vorhandener Baumarten mit der Artenzahl an Vögeln fest.

Unsere Auswertungen über die Auswirkungen der Waldschäden ergeben nur bei der Hälfte der durch Clusteranalysen ermittelten Waldbestände (Subgruppen) einen Einfluss der Schädigungsintensität auf die Verteilung der Vogelarten. Tannenhäher, Haubenmeise, Waldbaumläufer und Wintergoldhähnchen haben sich eher in geschädigten Beständen gehalten. Beim Vergleich der überall kleinen Abweichungen über alle Subgruppen ergibt sich auch für die Heckenbraunelle und das Winter-

goldhähnchen eine signifikante Tendenz, häufiger in geschädigten Beständen zu weilen. Bei diesen beobachteten Abweichungen in unserer Untersuchung könnte es sich um die Auswirkungen der mässigen Schäden handeln:

Der Tannenhäher sucht Zapfen von Nadelbäumen zur Nahrungssuche auf (Mattes 1982). Er könnte von einer erhöhten Fruktifikation, wie sie bei geschädigten Beständen beobachtet wird, profitieren.

Haubenmeise, Waldbaumläufer und Wintergoldhähnchen sind Arten, die als Insektenfresser gezielt geschwächte Bäume mit hohem Insektenbefall nutzen könnten. Tapio et al. (1997) zeigen einen Einfluss von Waldschäden durch Luftverschmutzung von einer Industrieanlage auf das Nahrungsangebot für Kohlmeisen: Bei hoher Schadstoff-Konzentration in der Nähe der Anlage waren Raupen selten, sie erreichten in einer Distanz von 2–4 km zur Anlage die grösste Dichte und nahmen in weiterer Entfernung wieder ab. Sowohl Bruterfolg wie Nestlingswachstum korrelierten positiv mit dem Beuteangebot. Möckel (1992) beschreibt eine ähnliche, jedoch nicht räumliche, sondern zeitliche Entwicklung des Einflusses von Waldschäden auf Haubenmeisen. Er beobachtete bei dieser insektivoren Art in einem Gebiet mit zunehmendem Waldschaden temporär eine Populationszunahme und im fortgeschrittenen Stadium des Waldzerfalls eine Abnahme. Oelke (1989) stellte in stark geschädigten Fichtenforsten Reduktionen bei Goldhähnchen, Amseln, Singdrosseln und Heckenbraunellen und das Verschwinden von Rotkehlchen und Haubenmeisen fest.

Tannenmeise, Berglaubsänger und Buchfink haben sich eher in gesunden Beständen gehalten. Von der Tannenmeise wird aus stark geschädigten Waldbeständen von Populationsabnahmen bis hin zum Verschwinden der Art berichtet (Zang 1990, Möckel 1992).

3.3. Dichte der Vogelarten

Die aus den Hauptgruppen aufgrund von weiteren Waldstrukturmerkmalen gebildeten Subgruppen der Waldbestände unterscheiden sich stark in den relativen Häufigkeiten der vorkommenden Vogelarten. Dies macht deutlich,

dass feinere Unterschiede in der Schichtung und der Baumartenzusammensetzung nicht die Artenzahl beeinflussen, sondern die Dichte der Vogelarten. Unter günstigen Bedingungen mit reichen Ressourcen können die Aktionsräume kleiner und die Individuendichten grösser werden (z.B. Glück & Götz 1985).

Die geprüften Strukturvariablen können nicht alle Aspekte berücksichtigen, welche Verteilungsmuster und Dichte der Vogelarten beeinflussen. Es ist deshalb nicht erstaunlich, dass die multiple Prüfung der Dichte nicht überall das gleich gute Resultat erbrachte.

Für Buchfink und Zaunkönig beschreiben die signifikanten Strukturvariablen gut die Wechselwirkungen, die die Dichte der Arten beeinflussen. Für die einzelnen Strukturkomponenten kann quantitativ abgeleitet werden, wieviel davon notwendig ist, um eine Vogelart in einer bestimmten Dichte erwarten zu können.

Schwager (1984) stellte im Nadelwaldgebiet einen positiven Einfluss der vertikalen Schichtung auf die Gesamtdichte aller Arten fest.

Einflüsse von Waldschäden auf die Siedlungsdichte von Waldvögeln sind verschiedentlich beschrieben worden. Meist sind die untersuchten Waldbestände durch Schwermetalle oder Luftschadstoffe schwer geschädigt oder teilweise zerstört. Lemberk (1989) berichtet von einer um 60 % reduzierten Dichte der Brutvogelarten. Knistautas (1983) und Zang (1998) stellten bei Kohlmeisenpopulationen Reduktionen in der Bestandesdichte fest.

Die Resultate der Auswertungen können als Basis für Empfehlungen zur Erhaltung der spezifischen Biotopeigenschaften der behandelten Waldtypen oder zur Förderung von einzelnen Vogelarten dienen.

Dank. G. Ackermann und H. Jenny haben die Daten aufgenommen und zusammen mit den Projektleitern N. Zbinden und H. P. Pfister das methodische Konzept der Studie erarbeitet. Forstingenieur U. Bühler unterwies uns in den Techniken der Waldstruktur-Erhebung und arbeitete gemeinsam mit W. Christen bei der Diskussion der forstlichen Aspekte mit. Das Forstinspektorat Graubünden, die Kreisoberförster und Revierförster der Untersuchungsgebiete im Kanton Graubünden haben unsere Arbeit gefördert, indem sie uns Waldschaden-Unterlagen zur Verfügung stellten, bei der Bewirtschaftung der Probe-

streifen Rücksicht nahmen und Bewilligungen erteilten. Forstadjunkt M. Fischer führte uns in die Interpretation der Infrarot-Luftbilder ein. W. Keller von der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf gab uns Auskünfte zur Schätzung des Bestandesalter. M. Nuber hat die Bestandesflächen digitalisiert. T. Hotz, C. Marti, N. Zbinden, D. Bernet und ein anonymer Reviewer haben ein früheres Manuskript gelesen und wichtige Änderungen und Korrekturen vorgeschlagen. Das Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Eidg. Forstdirektion, und die Karl-Mayer-Stiftung haben das Projekt finanziell unterstützt. Allen danken wir herzlich.

Zusammenfassung

In einem Forschungsprogramm der Schweizerischen Vogelwarte wurden die Auswirkungen von Waldschäden auf die Vogelgemeinschaften unterschiedlicher Waldtypen untersucht. Ein erster Teil beschäftigte sich mit den eichenreichen Laubmischwäldern der Region Basel. Im hier präsentierten zweiten Teil werden die Vogelartengemeinschaften in 4 Typen von Nadelwäldern im Kanton Graubünden analysiert. In 240 Waldbeständen wurden 6990 Vogelbeobachtungen registriert. Es wurde untersucht, welchen Einfluss die Waldeigenschaften einschliesslich der Schädigung auf die Artenzusammensetzung sowie Verteilung und Individuendichte der Vogelarten haben. Cluster-Analysen ergaben 15 Gruppen mit strukturell relativ einheitlichen Waldbeständen. Diese unterschieden sich signifikant in ihrer Vogelartenzusammensetzung. Die Artenzahl hing von der Bestandesgrösse und dem Waldtyp ab und korrelierte positiv mit der Fläche der Krautschicht, mit dem Arvenanteil in der Mittelschicht, dem Lärchenanteil in der Oberschicht und dem Anteil alter Bäume (gemessen an der Baumhöhe und einem Index für die Anzahl dicker Bäume). Zum Beispiel bewirkt im Mittel eine Zunahme um 1000 m² Lärche eine Zunahme um eine Vogelart. Die Individuendichten der Vogelarten korrelieren mit verschiedenen Vegetationsparametern.

Die untersuchten Waldbestände waren schwach bis mittelstark geschädigt. Mit zunehmender Schadenintensität wurde ein erhöhter Deckungsgrad der Krautschicht festgestellt, jedoch waren nur schwache Effekte auf Vorkommen und Dichte der Vogelarten nachzuweisen. Die Analysen geben Auskunft über Unterschiede in der Avifauna von Nadelwäldern in bezug auf Veränderungen der Waldstruktur und Baumartenzusammensetzung.

Literatur

- BRANG, P. (Hrsg.) (1998): Sanasilva-Bericht 1997. Zustand und Gefährdung des Schweizer Waldes – eine Zwischenbilanz nach 15 Jahren Waldschadenforschung. Ber. Eidg. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 345: 102 S.

- BRAUN-BLANQUET, J. (1969): Die Pflanzengesellschaften der rhätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung, 1. Teil. Chur.
- CAPEK, M. (1991): Bird species composition of mountain ecosystems damaged by air pollution. *Folia Zool. Brno* 40: 167–177.
- CHRISTEN, W. (1983): Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlicher Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung. *Ornithol. Beob.* 80: 281–291.
- EIBERLE, K. (1979): Beziehungen waldbewohnender Tierarten zur Vegetationsstruktur. *Schweiz. Z. Forstwesen* 132: 201–224. – (1982): Kriterien zur Kennzeichnung forstlicher Lebensstätten. *Waldhygiene* 14: 193–208.
- EMLEN, J. T. (1984): An observer-specific, full-season, strip-map method for censusing songbird communities. *Auk* 101: 730–740.
- FLOUSEK, J. (1989): Impact of industrial emissions on bird populations breeding in mountain spruce forests in Central Europe. *Ann. zool. Fenn.* 26: 255–263. – (1994): Breeding bird communities and air pollution in the Krkonose Mountains (Czech Republic) in 1983–1992. In: E. J. M. HAGEMEIJER & T. H. VERSTRAEL (eds): *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects*. Proc. 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands, Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen: 233–247.
- FLOUSEK, J., K. HUDEC & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1993): Immissionsbedingte Waldschäden und ihr Einfluss auf die Vogelwelt Mitteleuropas. In: U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM & K. M. BAUER: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 13. Wiesbaden, S. 11–30.
- FLÜCKIGER, W. & S. BRAUN (1994): Waldschaden-Bericht. Untersuchungen in Buchenbeobachtungsflächen 1984–1993. Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Schönenbuch, 54 S.
- GLÜCK, E. & K. GÖTZ (1985): Abhängigkeit der Reviergröße beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.) von der Habitatstruktur. *Ornithol. Jb. Bad.-Württ.* 1: 91–96.
- HABLÜTZEL, H. (1985): Schweizerischer Forstkalender 1985. Anhang. Frauenfeld.
- HUTCHINSON, T. C. & K. M. MEEMA (eds) (1987): *Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems*. NATO ASI Ser. G. Berlin, Vol. 16.
- KNISTAUTAS, A. Y. (1983): Nesting of the great tit in conditions of air pollution. *Bull. Mosk. Ispytat. Prir. Otd. Biol.* 88 (2): 17–21 (russisch).
- KOCH, N. (1975): Ökologische Beziehungen zwischen den Vögeln und den Biotopen des Üetliberges und des Reppischtals bei Zürich. *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* 120: 299–428. – (1976): Die Vogelwelt eines montanen Tannen-Buchen-Fichten-Waldes, dargestellt am Beispiel der Hohen Rone. *Schweiz. Z. Forstwesen* 137: 558–577.
- LEMBERK, V. (1989): Comparison of the ornithocenoses of spruce forest in Krkonose Mountains according to the immissions damage degree. *Opera corc.* 26: 131–143.
- MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. *Berichte Eidg. Anst. forstl. Versuchswesen*. 241 S.
- MÖCKEL, R. (1992): Auswirkungen des «Waldsterbens» auf die Populationsdynamik von Tannen- und Haubenmeisen (*Parus ater*, *P. cristatus*) im Westerzgebirge. *Ökol. Vögel* 14: 1–100.
- MOSIMANN, P., B. NAEF-DAENZER & M. BLATTNER (1987): Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 84: 275–299.
- NAEF-DAENZER, B. (1993): A new transmitter for small animals and enhanced methods of home-range analysis. *J. Wildl. Manage.* 57: 680–689.
- NAEF-DAENZER, B. & M. BLATTNER (1989): Die räumliche Verteilung waldbewohnender Vogelarten in Abhängigkeit von Waldstruktur und Schädigung. I. Eichenreiche Laubmischwälder der Region Basel. *Ornithol. Beob.* 86: 307–327.
- NIELSSON, S. G. (1979): Density and species richness of some forest bird communities in South Sweden. *Oikos* 33: 392–401.
- NORUSIS, M. J. (1986): *SPSS/PC+ advanced statistics*. SPSS Inc, Chicago.
- OELKE, H. (1989): Effects of the acid rain syndrome on bird populations (Harz Mountains, Lower Saxony, FR Germany). *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 42: 109–128.
- PECK, K. M. (1989): Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in Northern England. *Biol. Conserv.* 48: 41–57.
- RAFE, R. W., M. B. USHER, & R. G. JEFFERSON (1985): Birds on reserves: the influence of area and habitat on species richness. *J. appl. Ecol.* 22: 327–335.
- ROSENZWEIG, M. L. (1985): Some theoretical aspects of habitat selection. In: M. L. CODY (ed.): *Habitat Selection in Birds*. Orlando: 517–540.
- SACHS, L. (1992): *Angewandte Statistik*. Berlin. 848 S.
- SCHWAGER, G. (1984): Einfluss der Waldbewirtschaftung auf die Vogelwelt. *Schweiz. Z. Forstwesen* 135: 207–223.
- TAPIO, E., E. LEHIKONEN & T. POHJALAINEN (1997): Pollution-related variation in food supply and breeding success in two hole-nesting passerines. *Ecology* 78: 1120–1131.
- ZANG, H. (1990): Abnahme der Tannenmeisen *Parus ater*-Population im Harz als Folge der Waldschäden (Waldsterben). *Vogelwelt* 111: 18–28. – (1998): Auswirkungen des «Sauren Regens» (Waldsterben) auf eine Kohlmeisen- (*Parus major*-) Population in den Hochlagen des Harzes. *J. Ornithol.* 139: 263–268.

Manuskript eingegangen 20. November 1998
Bereinigte Fassung angenommen 14. Mai 1999