

Biomasse, Siedlungsdichte und Artenzahl von Vogelgesellschaften colliner und submontaner Laub- und Nadelwälder in Südwestdeutschland

Wulf Gatter und Rainer Schütt*

Gatter, W. & R. Schütt 2004: Biomass, population density and species number in avian communities of upland and submontane broad-leaved and coniferous forests in Southwest-Germany. Vogelwelt 125: 247 – 254.

This study examines the relationship between population density, species number and biomass of birds and forest type (broad-leaved, mixed, or coniferous) as well as forest age. The study material is based on territory mappings between 1967 and 1995. The abundance of birds in forests with pre-dominating Beech *Fagus sylvatica* and Northern Spruce *Picea abies* increases from deciduous through mixed to coniferous forests. The avian biomass, however, remains roughly the same in all three forest types because the average weight of the birds decreases from deciduous (26.8 g) through mixed (26 g) to coniferous (19.4 g) forests: in coniferous forests there are smaller birds occurring at greater densities. In coniferous forests, the dense evergreen foliage restricts the movement of birds, and the thick arboreal structure supports an avifauna of small 'flitters'.

In young stands there is a decline in population density after the thicket stage. After the pole stage, population density and bird biomass increases again with stand age, especially in broad-leaved woodland. No clear dependence on a particular stand age is discernible in coniferous forests, at least when younger than 100 years. Other factors, such as presence of clearings and proportion of dead wood, are probably more significant. Extremely high population densities in small, old, protected forests with up to 275 territories/10 ha cannot be extrapolated to corresponding extensive forests. In coniferous and deciduous woodland there are on average 23 ± 5 species/10 ha, in mixed woodland over 26 ± 5 . There are indications that the number of species rises with stand age in mixed and coniferous woodlands, but probably less in deciduous woodland. Before leaves appear on deciduous trees, coniferous forests and even single evergreen trees provide early breeders with protection from predators. They also give shelter against the cold and buffer climatic extremes, thereby supporting early breeding. The expansion of coniferous plantations at the end of the 19th century has allowed several bird species (e.g. Coal Tit *Parus ater*, Crested Tit *P. cristatus*, Firecrest *Regulus ignicapillus*) to considerably increase their range and numbers in Central Europe.

Key words: breeding-bird abundance, bird biomass, species numbers, forest types, forest age classes, coniferous plantations.

1. Einleitung und Fragestellung

In Mitteleuropa sind Wälder und Gehölze die Habitate mit den größten Vogeldichten außerhalb der Siedlungen. Durch die hohen Anteile dieser Lebensräume in den meisten Ländern haben Eingriffe bedeutende Veränderungen der Landvogelfauna zur Folge. Die Waldfläche hat in den letzten Jahrzehnten überwiegend stark zugenommen und dies vor allem durch den Anbau von Koniferen. Die moderne Forstwirtschaft hat damit die Zusammensetzung der europäischen Vogel-

welt massiv verändert. Zahlreiche typische Arten der montanen und subalpinen Region sowie der borealen Zone konnten große Flächen des Tief- und Hügellandes sowie zahlreiche ursprünglich mit Laubwald bedeckte Mittelgebirge besiedeln.

Zwei Faktoren spielen heute eine wichtige Rolle für die flächendeckende und langfristige Veränderung des Ökosystems Wald:

- Über zwei Jahrhunderte bis heute anhaltend sind der Wandel und die Nachwirkungen der Bewirtschaftungsformen Niederwald und Mittelwald, d. h. von überwiegend bis ausschließlich jungen Altersstadien zu durchschnittlich viel älteren Hochwäldern

* Aus dem Ökologischen Lehrrevier der Forstverwaltung Baden-Württemberg

(Altersklassenwäldern) mit weiterhin steigendem Durchschnittsalter.

- Mit dem starken Flächenanstieg von Koniferenwäldern durch Umwandlung von Laubwald und der Aufforstung von Agrarland ergibt sich eine Umkehr der natürlichen Verhältnisse von Laub- zu Nadelwald.

Von den ursprünglichen Laubwäldern hin zum heute dominierenden Nadelwald hat sich ein elementarer Wandel ergeben. Die heute hohen Anteile von Koniferen, speziell von Fichtenarten in den Wäldern von Mittel- und Westeuropa sind ein Ergebnis des Umstands, dass sich die Wiederaufforstung historischer Waldstandorte mit Koniferen problemlos gestalten lässt. Dazu kommt der in kürzerer Zeit zu erreichende wirtschaftliche Erfolg. Der heute hohe Anteil der Fichte *Picea abies* von regional über 50–80 % hatte in der nahezeitlichen Entwicklung keine Parallele. Die Fichte hat ihr Areal erst lange nach der Eiszeit in Teile von Mitteleuropa ausgeweitet. Nahezu all ihre heutigen Areale unterhalb von 1000 m NN sind in Mittel-, West- und Südeuropa anthropogenen Ursprungs (GATTER 1993, 2000).

Diese enorme Ausdehnung ihres ursprünglichen Verbreitungsraums in nur 200 Jahren gehört mit zu den wesentlichsten Veränderungen der europäischen Flora seit der Eiszeit. Die ganzjährig dichtere Vegetationsstruktur der immergrünen Koniferen und ihr flächiges Vorhandensein in allen ehemaligen Laubwaldregionen ist damit auch der wohl bedeutendste Wandel der europäischen Wälder südlich der Taigazone. Dies hat einen weitreichenden Einfluss auf die derzeitige Verbreitung zahlreicher Vogelarten (GATTER 1993, 1994). Die Auswirkungen wurden bei GATTER (2000) erstmals umfassender dargestellt. Eine Untersuchung der Einflüsse auf die gesamte Avifauna steht noch aus.

Bei einzelnen Arten müssen die Bestände immens gewachsen sein. Das Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* konnte seine Bestände innerhalb des ursprünglichen Verbreitungsgebietes beträchtlich erhöhen und nördlich davon bedeutende Arealgewinne erzielen. Allein die mitteleuropäische Population muss sich in den vergangenen 150 Jahren vervielfacht haben. Der überwiegende Teil des Weltbestandes, von dem offenbar rund ein Drittel in Deutschland lebt (MARCHANT in HAGEMEIJER & BLAIR 1997), ist diesen anthropogen begründeten Nadelwäldern zu verdanken.

Was bedeutet dies für die Vogelwelt? Nadelwälder und selbst Einzelbäume dämpfen Klimaextreme im Winter, schaffen aber zur Brutzeit ein beträchtlich kühleres Bestandsinnenklima. Im zeitigen Frühjahr vor Laubaustrieb bieten sie Brutplätze, die Schutz vor Prädatoren und klimatischen Widrigkeiten bieten. Alle immergrünen Gehölze – meist Neubürger in Wald und Gärten – ermöglichen einen früheren Brutbeginn, der vielfach fälschlicherweise allein einer Klimaerwärmung zugeschrieben wird (GATTER 2000).

Doch was unterscheidet die Vogelgesellschaften dieser „neuen“ Nadelwälder von denen der Laubwälder? Welche Anpassungen erfordern die ganzjährig dichteren Vegetationsstrukturen und welche Vogelarten werden dadurch gefördert? Welche Auswirkungen hat dies auf die Zusammensetzung unserer Landvogelwelt? – Unsere Ergebnisse aus der collinen und submontanen Zone stehen zum Teil in Widerspruch zu gängigen Auffassungen (s. Diskussion).

2. Material und Methode

Seit 1967 wurde von uns die Siedlungsdichte von Vögeln auf Probeflächen in einer Vielzahl südwestdeutscher Waldtypen erhoben.

Alle untersuchten Flächen in den hier untersuchten Höhenlagen und Naturräumen liegen in ursprünglichen Laubwaldgebieten. In vielen der untersuchten Probeflächen war der Wald zwischenzeitlich über Jahrhunderte einer landwirtschaftlichen Nutzung als Weideland, Wiese oder Acker gewichen und trägt heute die erste, zweite oder dritte Waldgeneration. Über Aufforstungen und Umwandlung kam es zu den heute hohen Nadelwaldanteilen, deren Anfänge ab der Mitte des 19. Jahrhunderts liegen, ansonsten auf das 20. Jahrhundert fallen (GATTER 1994, 2000).

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich innerhalb von Baden-Württemberg von Tübingen und Stuttgart im Westen über die Schwäbische Alb bis Ulm im Süden. Der Höhenlage reicht von 280 bis 850 m NN. Ein Teil der Probeflächen wurde diskontinuierlich über mehrere Jahrzehnte, andere nur in einem einzigen oder wenigen aufeinanderfolgenden Jahren untersucht.

Um eindeutige Ergebnisse zu erzielen, sind die berücksichtigten Untersuchungsgebiete nach Homogenität der Fläche und der angrenzenden Pufferzonen ausgewählt. Alle untersuchten Flächen stehen auf – für Wälder – relativ guten Böden. Geologische Formationen sind Keuper und die darüber liegenden Schichten des Schwarzen, Braunen und Weißen Jura. Sehr hohe Mittelgebirgslagen, Urgestein und arme Silikatböden sind nicht beteiligt. Die Niederschläge liegen zwischen 700 und 1050 mm. Während reine Laubwälder leicht zu finden waren, steht in fast allen bearbeiteten Nadelwäldern ein wenigstens geringer Anteil von Laubbäumen.

Es wurde versucht, Bestände einheitlicher Beschaffenheit von 10 ha Größe zu finden, die von ähnlichen Pufferflächen umgeben waren. Dies war besonders bei Nadelwäldern schwierig. In den Ergebnissen sind deshalb sowohl Daten kleinerer als auch größerer Flächen enthalten.

In den hier als Laubwald deklarierten Waldbeständen dominiert zu unterschiedlichen Anteilen fast immer die Buche *Fagus sylvatica*. Eichen *Quercus spec.*, Ahornarten *Acer spec.*, die Esche *Fraxinus excelsior* und andere Laubbäume sind meistens anzutreffen. Unter der Definition Mischwald wird grundsätzlich die Beimischung von Koniferenarten, insbesondere der Fichte verstanden.

Die durchschnittliche Größe der bearbeiteten Untersuchungsflächen beträgt beim Laubwald 12 ha, beim Mischwald 11 ha und beim Nadelwald 10 ha. Das Bestandsalter wurde den Forsteinrichtungswerken entnommen. Den Revierkartierungen liegen 6 Begehungen zwischen (März) April und Mitte Juli zu Grunde. Randsiedler wurden rechnerisch mit 30 % bei der Siedlungsdichte berücksichtigt. Bei der An-

zahl der Arten wurden die Randsiedler mitgezählt, bei ihrer Nichtberücksichtigung ergäbe sich kein prinzipiell anderer Zusammenhang.

Für die Bestimmung der Biomasse wurden mittlere Gewichte aus BEZZEL (1985, 1993) benutzt und die Zahl der Reviere mit 2 multipliziert (= Paar). Greifvögel wurden wegen ihrer sehr großen Reviere bei der Kalkulation der Biomasse nicht berücksichtigt. Dasselbe gilt für die Ringeltaube, die ihre Nahrung weitgehend außerhalb des Waldes sucht. Beim Schwarzspecht, der als Brutvogel nur in Einzelfällen auf den Flächen brütete, wurden entsprechend seiner großen Reviere (250 ha : 10 ha) (BEZZEL 1985) 4 % der realen Masse gewertet.

3. Ergebnisse

3.1. Siedlungsdichte und Biomasse

Ein Vergleich zwischen Laub-, Misch- und Nadelwald in den hier von überwiegend Buchen- bzw. Fichten geprägten Wirtschaftswäldern lässt erkennen, dass die Siedlungsdichte der Vögel von Laub- über Misch- zu

Nadelwald ansteigt (Abb. 1). Die Abweichung der Biomasse in den unterschiedlichen Habitaten ist gering. Unabhängig von Waldtyp und Bestandesalter lassen sich vergleichbare Werte erkennen (Abb. 2) Ursache ist die Gewichtsabnahme des Durchschnittsvogels (Papierrevier/Paar : 2) vom Laub- über Misch- zu Nadelwald. Bei gleicher Biomasse bewohnen mehr, aber durchschnittlich kleinere Vögel den Nadelwald (Abb. 4). Der Durchschnittsvogel wiegt im Laubwald 26,8 g, was einem Gimpel entspricht, im Mischwald 26 g, aber nur 19,4 g im Nadelwald, entsprechend einer Kohlmeise.

In den heutigen Jungbeständen, in denen wenige Pflegeeingriffe stattfinden, ist nach den ersten Jugendstadien, also etwa nach der Dickungsphase, im Stangenholzalder ein Abfall der Siedlungsdichte zu beobachten. Dies wird bei uns hier vor allem beim Laubwald deutlich.

In Laubwäldern deutet sich bei den Vogelgesellschaften eine Zunahme von Vogel-Biomasse und Sied-

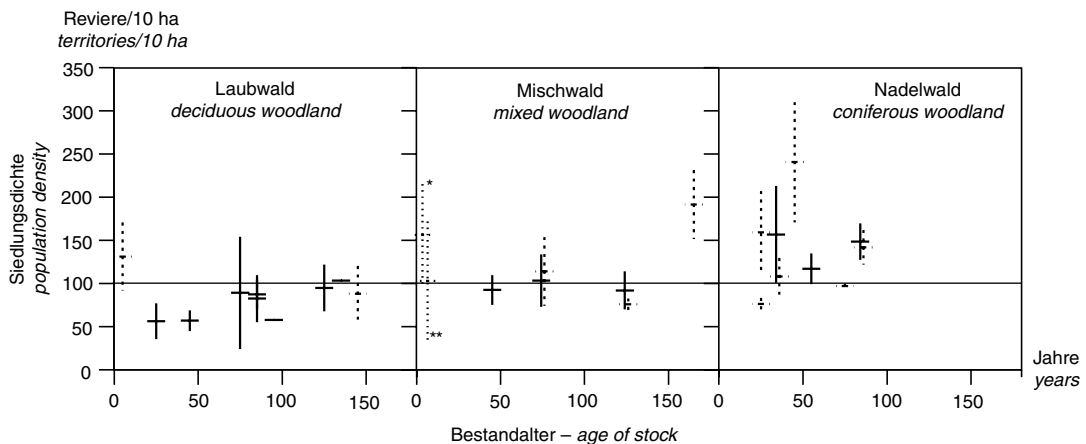


Abb. 1: Siedlungsdichte der Vögel in südwestdeutschen Wäldern in Abhängigkeit von Bestandesalter und Waldtyp einschließlich der Randsiedler der Untersuchungsflächen, deren Reviere mit 30 % berücksichtigt wurden. Aus den Untersuchungen einer Waldaltersklasse wurden Mittelwert und Standardabweichungen dargestellt. Gestrichelte Werte betreffen Erhebungen unter 600 m, durchgezogene solche in 600–850 m NN. Die Ergebnisse der Siedlungsdichteaufnahmen sind für Laubwald (links, n = 61), Mischwald (Mitte, n = 37) und Nadelwald (rechts, n = 40) separat dargestellt. Die einzelnen Durchschnittswerte und Streuungen können 2 Werte oder auch bis zu 8 Einzelaufnahmen umfassen. Einzelaufnahmen erscheinen nicht als Kreuz, sondern als horizontale Linie. Bei den Mischwäldern sind ungeräumte Sturmflächen (*) und geräumte Sturmflächen (**) eingefügt, die aus Nadelwald hervorgegangen sind. Sie stehen zum Zeitpunkt der Untersuchung im 1. bis 10. Jahr nach dem Sturmereignis. Die Verjüngung der ungeräumten Sturmflächen ist aus Sukzession hervorgegangen, die der geräumten aus Pflanzung. In beiden Fällen weisen sie jedoch gemischten Jungwuchs aus Fichte und Laubbäumen auf. Horizontale Linien durch die 3 Teilbilder sollen hier, wie auch bei den folgenden 2 Abbildungen, den Vergleich erleichtern. – Population density of birds in SW-German forests, including number of males/pairs holding territory at the edge of a sample plot (which were taken to represent 30% of a territory), according to stand age and woodland type. Mean and standard deviation were determined from the studies made in one stand age-class. Dashed value lines refer to data collected below 600 m, solid ones at 600–850 m a.s.l. The results of the population density records are presented separately: deciduous woodland (left, n = 61), mixed woodland (centre, n = 37), and coniferous woodland (right, n = 40). The individual mean values and variations can comprise 2 values or up to 8 single records. Single records do not appear as a cross but as a horizontal line. In mixed woodlands, uncleared windfall areas (*, n = 28) and cleared windfall areas (**, n = 12) are included, which arose in areas formerly covered with conifers and where data collection was carried out 1 to 10 years after the storm event. The regeneration in the uncleared windfall areas results from succession, that of the cleared areas from planting and succession. In both cases, however, they show young growth that is a mixture of spruce and broad-leaved species. The horizontal lines through the three sub-figures, and in the two following figures, are to enable easier comparison.



Abb. 2: Die mittlere flächenbezogene Biomasse der Brutvögel südwestdeutscher Wälder (ohne Greifvögel und Ringeltaube) einschließlich der Randsiedler, die hier wieder mit 30 % berücksichtigt wurden, in Abhängigkeit vom Bestandesalter und Waldtyp. Ansonsten vgl. Abb. 1. – Mean biomass of breeding birds of SW-German forests per 10 ha (without raptors and Wood Pigeon) including territories at the edge of a sample plot (which were again taken to represent 30%) according to stand age and woodland type. See also Fig. 1.

lungsdichte mit dem Alter der Bestände an. Dies ist bei Nadelwäldern im hier betrachteten Altersbereich anscheinend nicht der Fall (wirkliche Altbestände existieren nicht), würde aber die Ergebnisse von AVERY & LESLEY (1990) für britische Nadelforsten bestätigen. Die Variation ist in den einzelnen Wäldern beider Vegetationstypen allerdings groß.

3.2. Artenzahl

Die Anzahl der Arten liegt bei Beständen gleichen Typs im Nadelwald mit 22,7 (± 5) in gleicher Größe wie im Laubwald mit 23,1 (± 5). Im Mischwald liegt der Wert mit 26,4 (± 5) Arten höher. Dies kann plausibel durch die größere Zahl ökologischer Nischen erklärt

werden. Mit der höheren Baumartenzahl und dem vielfältigeren Angebot an Waldsamen und Arthropoden (Abb. 3; GATTER 2000) kommen bei Koniferenanteil obligatorisch Nadelwald-Vogelarten wie Tannenmeise, Haubenmeise und die Goldhähnchen dazu.

Während sich bei Nadel- und Mischwald eine Zunahme der Arten mit dem Bestandesalter andeutet, lassen die Laubwalddaten dies nicht eindeutig erkennen. Extremwerte wurden in kleinflächigen Bannwäldern mit überwiegender Eiche erreicht, die von Wirtschaftswald oder teilweise von Agrarland umgeben sind. Die Dichten von 265 bzw. 275 Revieren/10 ha und die ebenso extremen Biomassewerte lassen sich nicht auf großflächige Wälder übertragen.

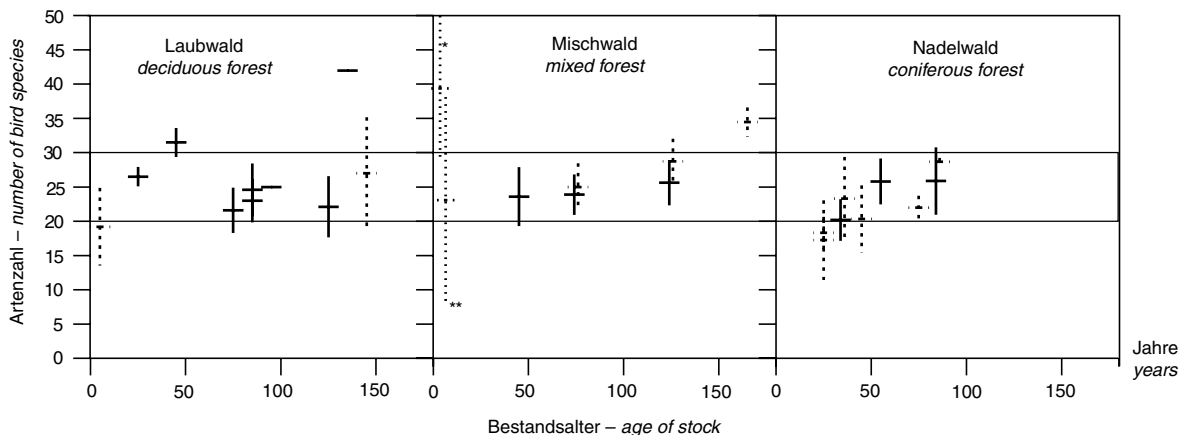


Abb. 3: Die Anzahl erfasster Vogelarten südwestdeutscher Wälder einschließlich der Randsiedler in Abhängigkeit vom Bestandesalter und Waldtyp. Die absolut höchsten Artenzahlen werden in unaufgearbeiteten Sturmwurfflächen mit bis zu 4500 m³ überwiegendem Totholz/10 ha und junger Sukzession erreicht. Sonst wie Abb. 1. – Number of bird species recorded in SW-German forests including territories at the edge of a sample plot according to stand age and woodland type. The absolute highest numbers of species are reached in uncleared windfall areas with up to 4500 m³ of mainly deadwood per 10 ha and young succession vegetation. See also Fig. 1.

3.3. Artengesellschaften

Laubwald: Im Laubwald, der in unseren Breiten winterkahl ist, dominieren in den über 20-jährigen Beständen Arten, die deutlich schwerer sind als ihre Vertreter im Nadelwald. Unter den häufigsten 10 Arten ist keine mit einem Durchschnittsgewicht von weniger als 10 g. Repräsentativ für die untersuchten Höhenlagen (oft, aber nicht überall in dieser Häufigkeitsfolge) sind Buchfink (21 g), Kohlmeise (18 g), Blaumeise (11 g), Mönchsgrasmücke (17 g), Amsel (83 g) Kleiber (21 g), Rotkehlchen (11 g), Buntspecht (65–100 g), Singdrossel (68 g) und Sumpfmöwe (11 g). Der überall stark vertretene Eichelhäher (164 g) steht an 15. Stelle und beeinflusst damit die Laubwaldgesellschaft durch sein Gewicht spürbar.

Nadelwald: In Koniferenwäldern steht unter den ersten 10 Arten der Buchfink mit über 20 g als schwerster Vogel etwa an 3. Stelle. Die Reihung der Häufigkeit ist weniger homogen als in den untersuchten Laubwäldern und stärker von Baumartenanteilen (Fichte, Kiefer, Lärche) und besonders von den im Nadelwald durch Borkenkäfer, Schnee- und Sturmbruch viel häufigeren Störstellen beeinflusst. Außer dem Buchfinken stehen in der Gruppe der zehn häufigsten Arten das Wintergoldhähnchen (6 g), danach Tannenmeise (9,6 g), Haubenmeise (11,6 g), und Sommergoldhähnchen (6 g). In einer zweiten Gruppe folgen Arten, deren Häufigkeit im Einzelfall vom Ausmaß der schon genannten Stör-

stellen abhängig ist. Dazu gehören Rotkehlchen (11 g), Waldbaumläufer (9 g), Zaunkönig (9 g), Mönchsgrasmücke (17 g) und Heckenbraunelle (20 g).

4. Diskussion

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die in der Literatur für das Tiefland genannten Unterschiede der Siedlungsdichte (und damit wohl auch die der hier angesprochenen Biomasse) zwischen Nadelwäldern mit geringeren und Laubwäldern mit höheren Abundanz (Zusammenfassungen für Nord- und Mitteldeutschland s. FLADE 1994) nicht verallgemeinert werden dürfen. Allerdings ist nach FLADE (1994) auch in Mittel- und Norddeutschland die durchschnittliche Abundanz in Berg-Buchenwäldern deutlich niedriger als in Fichtenforsten, und relative Artenzahl, Diversität und Gesamtdichte der Vögel in Berg-Buchenwäldern steigen mit dem Anteil an Nadelbäumen signifikant an; umgekehrt nehmen Artenzahl und Diversität in Fichtenforsten mit zunehmendem Laubholzanteil (hoch)signifikant zu (FLADE 1994: 317, 329, 367). Diese Ergebnisse entsprechen recht genau den unserigen. Unsere im Durchschnitt viel höheren Siedlungsdichten sowohl im Laub- als auch im Nadelwald sind im Vergleich zu FLADE (1994) zum einen ganz wesentlich auf die deutlich reicheren Waldstandorte, zum anderen auf die relativ geringen Flächengrößen und die freilandmethodisch sorgfältige Vorgehensweise (Einrichtung von schwer begehbaren

Flächen wie Windbrüche usw.) zurückzuführen. Für vergleichbar reiche Waldstandorte und Flächengrößen nennt FLADE (1994) ähnliche Dichtewerte (z. B. Eichen-Hainbuchen- u. Perlgras-Buchenwälder: Median 74–87 Bp./10 ha, Maximalwert 241 Bp./10 ha). Die von FLADE (1994) vorgenommene Trennung zwischen Nadelholzforsten und Laubwäldern mag zudem für einen relativ wenig naturnahen Zustand der dort untersuchten mittel- und norddeutschen Fichtenbestände sprechen. Deutlich höhere Abundanz/10 ha führen z. B. STEFFENS *et al.* (1998) für Sachsen an.

Doch warum weichen viele der in der Literatur dargestellten Siedlungsdichten so stark ab? Mehrere Faktoren können dabei eine Rolle spielen. Der Pflegeaufwand mitteleuropäischer Wälder geht seit 50 Jahren laufend zurück (GATTER 2004). Die Verhältnisse werden dadurch vielfach natürlicher, störungsfreier. Die Untersuchungen der 1950er bis 1970er Jahre waren zudem vielfach beeinflusst von den in diesen Jahren z. T. flächendeckenden Bekämpfungen von Schadinsekten (die damaligen Breitband-Insektizide wirkten weniger artspezifisch als heutige Gifte und haben, wie z. B. DDT, auch direkt in die Bestände der Vögel eingegriffen). Manches spricht dafür, dass die Bestände kleiner Waldvögel, also

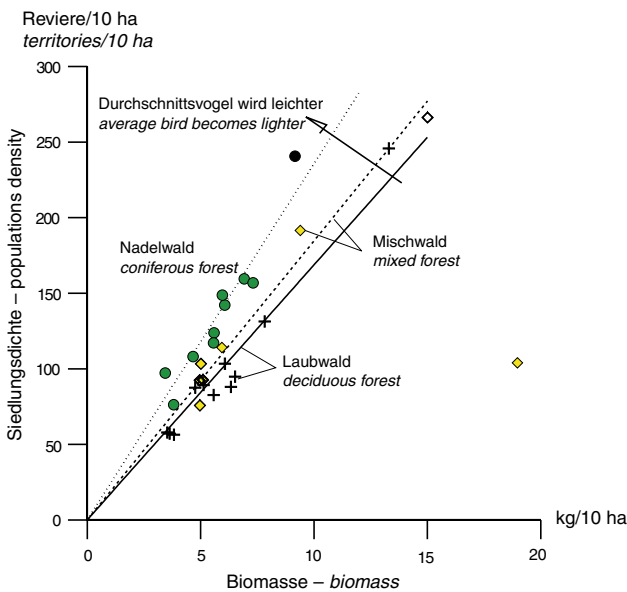


Abb. 4: Der Zusammenhang zwischen Biomasse und Siedlungsdichte macht deutlich, dass der durchschnittliche Vogel von Laub- über Misch- zum Nadelwald immer leichter wird. Eingezeichnete Daten sind die Mittelwerte aus Abb. 1 und 2. – *The relationship between biomass and population density illustrates that the average bird becomes lighter from deciduous through mixed to coniferous woodland. The data points used are the means of Figs. 1 and 2.*

nicht nur der Greifvögel, auch deshalb damals geringer waren als heute (CARSON 1962; BERTHOLD 1972; GATTER 1973, 2000, 2004). Das insektivore Nahrungsangebot dürfte damals geringer gewesen sein als es heute ist, wo Insektizide im Wald nur noch in geringer Menge eingesetzt werden.

Vor einer Diskussion der Ergebnisse sollen hier einige Charakteristika der beiden Waldtypen in ihren positiven und negativen Auswirkungen auf Vögel gegenübergestellt werden.

Laubwald: Positiv: Wegen geringerer Substratdichte ist der freie Flug im Kronenraum im Sommer wenig, im Winter kaum eingeschränkt. Im Sommerhalbjahr erwärmt sich das Bestandsinnere stärker als im Nadelwald (GATTER 2000: 398). Wesentlich bessere Bedingungen für holzbewohnende Arten im engeren Sinne (sensu FLADE 1994: Spechte, Baumläufer, Kleiber), zumindest in alten und/oder eichenreichen Beständen. – Negativ: Das Nahrungsangebot ist in den sechs unbelaubten Wintermonaten und damit auch in den ersten Brutmonaten März/April für viele Arten geringer als im Nadelwald (gilt allerdings nicht für die „holzbewohnenden“ Arten der Spechte, Baumläufer und Kleiber und für baumsamenfressende Arten in Mastjahren von Buche und Eichen). Im Winterhalbjahr und im ersten Teil der Brutzeit bietet der Laubwald extreme Temperaturdifferenzen und wenig Schutz vor Feinden.

Nadelwald: Positiv: Das Bestandsklima ist bedingt durch die ganzjährig dichte Vegetation im Winter wärmer, im Sommer kühler und im Tagesverlauf ausgeglichener als im Laubwald. Das nutzbare Nahrungssubstrat ist daher noch zu Beginn der Brutzeit für viele Arten höher als im Laubwald (Einschränkungen s. oben). Nadelwälder fördern Frühbrüter durch günstigere klimatische Bedingungen und reduzierten Feinddruck. – Negativ: Ganzjährig eingeschränkte Flugmöglichkeiten wegen der Substratdichte. Dies gilt in jüngeren und mittelalten Beständen vom Kronenraum bis zum Boden. Ungünstigere Bedingungen für holzbewohnende Arten (s. oben) durch das harzhaltige Nadelholz.

Grundsätzlich sind innerhalb Mittel-, Nord und Osteuropas positive Nord-Süd- und Ost-Westgradienten der Siedlungsdichte anzunehmen und z. B. durch die Artkapitel des europäischen Brutvogelatlas (HAGEMEIJER & BLAIR 1997), den niederländischen Brutvogelatlas (SOVON 2002), durch die Avifaunen von Estland (LEIBAK *et al.* 1994), Polen (TOMIAŁOJ 1990) und Sachsen (STEFFENS *et al.* 1998) deutlich. Sie lassen sich zudem durch bodenkundliche Fakten, weniger Niederschläge, geringere Baumartenvielfalt und durch die abseits des Küstentieflands nach Osten zunehmende Winterhärte erklären. Dieser Trend setzt sich in Sibirien fort (ROGACHEVA 1992). Die mit zunehmender Kontinentalität nach Osten abnehmenden Niederschläge haben zudem

einen negativen Einfluss auf die Nährstoffverfügbarkeit der Wälder. Der durchschnittliche Gesamtzuwachs je Jahr und Hektar und damit das Vegetationsvolumen in Wäldern vergleichbaren Alters nimmt nach Norden und Osten ab. Unsere Werte dürften für die Gebiete von der deutschen Mittelgebirgsschwelle bis zum Alpenrand im Süden repräsentativ sein.

Die in den letzten Jahrzehnten rasch ansteigenden Vegetationsvolumina, belegt durch die stark angestiegenen flächenbezogenen Holzvorräte in Wald und Offenland (GATTER 2000: 370 ff, 576 ff, dort weitere Literatur), lassen gegenüber älteren Daten heute fast generell positive Entwicklungen erwarten. Sie werden aber vielfach mit nachrangigen Faktoren erklärt, wie z. B. für Berlin mit dem Status „Erholungswald“ (OTT & WITT 2002). Die dort teils starke Zunahme von Waldvögeln, z.B. des Gartenbaumläufers, korreliert mit dem über ganz Europa festzustellenden Flächen- und Massenanstieg der Gehölze, verursacht durch das insgesamt anwachsende Durchschnittsalter der Wälder, sowie durch exogene und autogene Eutrophierung der Waldböden und daraus folgend verstärktem Holzzuwachs. – Ganz überwiegend positive langfristige Bestandstrends der Waldvögel lassen sich auch für den Zeitraum 1960–1990 aus den Siedlungsdichte-Untersuchungen Mittel- und Norddeutschlands ableiten (FLADE 1994: 534 ff.).

Nadelwälder sind nach der hier vorgelegten Erhebung geprägt durch eine Vogelgesellschaft, in der die häufigsten Arten sehr klein sind (Abb. 4). Als „Schlüpfer“ sind sie stark an die dichten, engen Strukturen der Kronen und die starren Nadeln von Koniferen angepasst.

Für die Siedlungsdichten scheint der Strukturreichtum der entscheidende Faktor zu sein. Mit die höchsten Dichten werden offenbar in Sturmwurfflächen erreicht, deren gesamter Holzvorrat liegen bleibt und dann von Jungwuchs, Sträuchern und Schlinggewächsen durchwachsen wird: Hier, mit Totholz in Größenordnungen von 4500 Festmetern/10 ha und lebenden Altholzresten, aufgerichteten Wurzeltellern, durchdrungen von Jungwuchs und Schlingpflanzen werden bis zu 390 Reviere/10 ha registriert. Für Hartholzauen nennt FLADE (1994) vergleichbare Siedlungsdichten von mehr als 300 Paaren/10 ha.

Sehr hohe Werte wurden in einem 25 ha großen Eichen-Hainbuchenwald durch PFEIFFER (1953) künstlich erzeugt, in dem er Nistkästen, Nestquirl, Nisttaschen und Nisthaufen einbrachte. Dort wurden bis zu 447 ausgeflogene Erst- und Zweitbruten/10 ha festgestellt.

Im europäischen Überblick sind ähnliche Werte durchaus für verschiedene Waldhabitate zu erwarten, wenn man die maximalen Dichten der in dieser Untersuchung vorgestellten häufigsten Arten betrachtet: Im europäischen Brutvogelatlas (HAGEMEIJER & BLAIR 1997) finden sich 10-ha-Bestände aus Mittel- und Westeuropa

von 59 Brutpaaren (BP) Wintergoldhähnchen, 30 BP Zaunkönig, 50 BP Heckenbraunelle, 40–80 BP Mönchsgrasmücken. Der niederländische Atlas (SOVON 2002) nennt Dichten von 47 Zaunkönigpaaren/10 ha.

Die von uns festgestellten extrem hohen Dichten sind nur teilweise dadurch bedingt, dass ein beachtlicher Anteil der Vögel die benachbarten Wälder zur Nahrungssuche aufsuchen kann. Eine zufriedenstellende Erfassung schwieriger Flächen wird häufig nur eingeschränkt möglich sein. Im Falle der „Sturm-Bannwälder“ ermöglicht nur eine perfekte Infrastruktur aus Fußpfaden die lückenlose Begehung der Flächen. Allein der Aufwand für die Ersterschließung durch Forstarbeiter betrug in unseren Flächen bis zu 35 Std./10 ha. Dennoch sind die Unsicherheiten bei solchen Dichten in unübersichtlichem Gelände groß und mögen die realistischen Kartierungsmöglichkeiten fast überschreiten. Sie werden durch polygame Männchen, die in mehreren Revieren singen, durch Umsiedlungen und viele weitere Unwägbarkeiten der Revierkartierungsmethode weiter erschwert.

Vogelgesellschaften heutiger Wirtschaftswälder

Generell ist anzumerken, dass sich durch die steigenden Durchschnittsalter der mitteleuropäischen Wälder die Samenerträge laufend erhöht haben. Dadurch werden nicht nur die Siedlungsdichten samenfressender Arten positiv beeinflusst, sondern vermutlich über eine Reduktion des Konkurrenzdrucks indirekt auch kleinere Insectivore gefördert (GATTER 2000). Die Eigenheiten von Laub- und Nadelwäldern und ihre Auswirkung auf heutige Vogelbestände sollen hier für die in unserer regionalen Naturwaldgesellschaft dominierende Buche (mit Ahorn und Esche) mit der durch künstlichen Anbau dominierenden Fichte (und beigemischter Tanne *Abies alba*) kurz charakterisiert werden.

Offensichtlich bestehen bei Wald- und Gehölzvögeln positive Korrelationen zwischen dem Vegetationsvolumen, Strukturvielfalt und der Siedlungsdichte (FLADE 1994; GATTER 2000). Nun ist das Kronenvolumen eines Fichtenwaldes, bestehend aus Nadeln, Zweigen, lebenden und toten Ästen im Sommer höher und zu Beginn der Brutzeit wesentlich höher als das eines entsprechenden Buchenwaldes. Schon dieser Umstand lässt erwarten, dass im Fichtenwald hohe Siedlungsdichten den Kronenraum bewohnender Arten möglich sind. Dazu kommt, dass die Kontinuität der Nahrungsverfügbarkeit gegenüber der im Buchenwald vor Laubaustrieb zu Beginn der Brutzeit für viele Arten ausgewogener ist (ausgenommen Holzbewohner, s. oben). Mehr Arthropoden suchen die rauere Rinde, die Fichtenkronen und die Totholzäste auf, als dies bei der in den Wirtschaftswäldern glattrindigen Buche der Fall ist – ein Umstand, der sich bis in den Mai, und damit weit in die Brutzeit auswirkt.

Der Nadelwaldanbau hat eine Vogelgesellschaft gefördert, die mit den Nischen der engen Kronen- und Zweigbereiche zurechtkommt. Klein zu sein ist von Vorteil. Der prozentuale Anteil der Jahresvögel ist höher als im Laubwald.

Die Anfälligkeit der Fichtenwälder außerhalb ihrer natürlichen Verbreitung führt zu den obligatorischen Bestandslücken, die eine Bereicherung des Lebensraumes darstellen. Im heutigen Wirtschaftswald liegen hier seit 20 oder 30 Jahren meist unaufgearbeitete tote Baumkronen, die von büstenartig dichtem Fichtenjungwuchs sowie von Himbeer-, Brombeer- und Holundergestrüpp durchwachsen sind und wiederum dichteste Strukturen bilden. Das Resultat ist eine Vogelgemeinschaft, die in erster Linie von „Schlüpfern“ gebildet wird. Die Siedlungsdichte einiger Arten wie Haubenmeise, Weidenmeise *Parus montanus* und Waldbaumläufer *Certhia familiaris* wird auch durch die Totholzstrukturen von Fichte und Weißtanne gefördert.

Der Koniferenanbau hat zahlreichen Arten, die vorher in der borealen Region und in Gebirgswäldern selten oder in mäßigen Dichten lebten, im ausgedehnten Tief- und Hügelland zu bemerkenswerten, teils riesigen Arealgewinnen verholfen. Er ermöglicht ihnen, in Dichten zu siedeln, die sie in ihren Stammgebieten nie hatten (GATTER 2000). Außer beim Sommergoldhähnchen handelt es sich dabei um Arealgewinne in wärmeren Gebieten. Dies hat insgesamt zu einer massiven Veränderung unserer Landvogelfauna geführt. Im Zusammenhang mit der Industrialisierung, der Landflucht, der Subventionierung von Aufforstungen und der Umwandlung von Laub- in Nadelwald war diese Entwicklung von 1950 bis 1990 am stärksten. Bisher wurden im ornithologischen Schrifttum jedoch vielfach die negativen Seiten beleuchtet.

Die Arealgewinne der Koniferen sind zumindest in Mittel- und Süddeutschland zusammen mit der enormen Waldflächen- und durchschnittlichen Waldalterszunahme der vergangenen 150 Jahre die Ursache für die – in Relation zur Kürze der Zeit – wohl bedeutendste Veränderung der Landvogelfauna seit der Eiszeit. Ihre Auswirkungen übertreffen die in diesem Zeitraum beobachteten Einflüsse durch die Klimaerwärmung bei weitem. Durch diese meist in Verquickung zu vorhandenen Laubwäldern ablaufende Vermehrung der Baumarten hat sich zudem eine Erhöhung der Vogelartenzahl je Flächeneinheit ergeben.

Dank: Die ornithologischen Aufnahmen der ersten Jahrzehnte stammen von W. GATTER. Bei den jüngeren Aufnahmen waren außer den Verfassern die Herren Hermann HAUSSMANN und Edwin VOTTELER beteiligt. Hans LUDE oblag die Flächenvermessung, die Erstellung der Karten und die Feinerschließung der Untersuchungsflächen. Für die Anfertigung der Übersetzungen danken wir Herrn Brian HILLCOAT.

5. Zusammenfassung

Gatter, W. & R. Schütt 2004: Biomasse, Siedlungsdichte und Artenzahl von Vogelgesellschaften colliner und submontaner Laub- und Nadelwälder in Südwestdeutschland. Vogelwelt 125: 247 – 254.

Siedlungsdichte, Artenzahl und Biomasse der Vögel werden in Abhängigkeit von Waldtyp (Laub-, Misch-, Nadelwald) und Alter untersucht. Basismaterial sind Siedlungsdichteaufnahmen nach der Revierkartierungsmethode in Wäldern Baden-Württembergs aus den Jahren 1967 bis 1995. Die Siedlungsdichte steigt in den Wäldern mit den Hauptbaumarten Buche *Fagus sylvatica* und Fichte *Picea abies* vom Laub- über Mischwald zum Nadelwald an. Die Biomasse der Vögel ist dennoch in allen drei Waldtypen vergleichbar groß, weil das Gewicht des Durchschnittsvogels von Laub- über Misch- zum Nadelwald sinkt. Der durchschnittliche Vogel in den untersuchten Laubwäldern wiegt 26,8 g, im Mischwald 26 g, im Nadelwald hingegen nur 19,4 g. Im Nadelwald leben also kleinere Vögel in größerer Dichte. Die dichte immergrüne Vegetation der Nadelwälder schränkt die Bewegung der Vögel ein. Die engen Vegetationsstrukturen der Nadelwälder fördern eine Vogelgesellschaft kleiner „Schlüpfer“.

Bei der Siedlungsdichte tritt in Jungbeständen ein Abfall nach dem Dicksungsalter ein. Besonders deutlich im Laubwald steigen Siedlungsdichte und Vogelbiomasse erst nach dem Stangenholzstadium mit dem Alter der Bestände an. Beim Nadelwald ist im eingeschränkten Altersbereich (nur

jünger als 100 Jahre) keine eindeutige Altersabhängigkeit erkennbar, andere Faktoren – z. B. Bestandslücken und Totholzanteil – dürften eher maßgeblich sein. Extremwerte der Siedlungsdichte in kleinen, alten Bannwäldern mit bis zu 275 Revieren/10 ha sind nicht auf entsprechende großflächige Wälder übertragbar. Die Artenzahl liegt im Nadel- und Laubwald im Mittel bei 23 ± 5 , im Mischwald bei über 26 ± 5 Arten/10 ha. Im Mischwald und Nadelwald, weniger im Laubwald deutet sich bei der Artenzahl eine Zunahme mit dem Bestandesalter an. Nadelwälder und Einzelkoniferen bieten Frühbrütern vor Laubausbruch Schutz vor Feinden. Sie schützen vor Kälte, dämpfen Klimaextreme und fördern früheres Brüten. Das seit dem Koniferenanbau zunehmende Nebeneinander von Laub- und Nadelwald und damit mehr Baumarten erhöhte die Strukturvielfalt, das Spektrum des Angebots von Arthropodenarten und Baumsamen je Flächeneinheit mit positiven Auswirkungen auf die Artenzahl der Vögel. Der Ende des 19. Jahrhunderts verstärk einsetzende Nadelwaldanbau in Deutschland hat einer Reihe von Arten (Tannen-, Haubenmeise, Sommergoldhähnchen u. a.) eine starke Ausbreitung bzw. Vermehrung in Mitteleuropa ermöglicht.

6. Literatur

- AVERY, M. & R. LESLIE 1990: Birds and forestry. Poyser, London.
- BEZZEL, E. 1985, 1993: Kompendium der Vögel Mitteleuropas. 2 Bände. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BERTHOLD, P. 1972: Über Rückgangerscheinungen und deren mögliche Ursachen bei Singvögeln. Vogelwelt 93: 216–226.
- CARSON, R. 1962: Silent spring. Hamish Hamilton, London.
- FLADE, M. 1994: Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands. IHW-Verlag, Eching.
- FLADE, M. & J. SCHWARZ 2004: Ergebnisse des DDA-Monitoringprogramms, Teil II: Bestandsentwicklung von Waldvögeln in Deutschland 1989–2003. Vogelwelt 125: 173–209.
- FULLER, R. J. 1995: Birdlife of woodland and forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- GATTER, W. 1973: Rückgang von Durchzugszahlen bei Singvögeln. Vogelwelt 94: 60–64.
- GATTER, W. 1993: Explorationsverhalten, Zug und Migrationsevolution beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*. Vogelwelt 114: 38–55.
- GATTER, W. 1994: Zur Ausbildung von Vogelgemeinschaften in Wäldern unter Einfluss von Habitatstruktur, Nahrung, Konkurrenz und Migration. Mitt. Ver. Forstl. Standortskde. Forstpflanzenzüchtg. 37: 163–171.
- GATTER, W. 2000: Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- HAGEMEIJER, W. J. M. & M. J. BLAIR 1997: The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Poyser, London.
- LEIBAK, E., V. LILLELEHT & H. VEROMANN 1994: Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers. Estonian Academy Publishers, Tallinn.
- OTT, W. & K. WITT 2002: Verbreitung und Bestand Berliner Brutvögel. Berliner ornithol. Ber. 12, Sonderheft: 1–256.
- PFEIFFER 1953: Vorläufiger Bericht über Versuche zur Steigerung der Siedlungsdichte höhlen- und buschbrütender Vogelarten auf forstlicher Kleinfläche. Biol. Abh. 6: 3–20.
- ROGACHEVA, E. V. 1992: The birds of central Siberia. Husumer Druck- u. Verlagsges., Husum.
- SOVON 2002: Atlas van de Nederlandse Broedvoegels. Leiden.
- STEFFENS, R., D. SAEMANN & K. GÖSSLER 1998: Die Vogelwelt Sachsens. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- TOMIAŃSKI, L. 1990: Ptaki Polski rozmieszczenie i liczebność. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

Manuskripteingang: 25. Mai 2004
Annahme: 10. Nov. 2004

Wulf Gatter, Ökologisches Lehrrevier der Forstverwaltung Baden-Württemberg, Buchsstr. 20, D-73252 Lenningen. E-Mail: wulfgatter@aol.com
Rainer Schütt, Roseggerstr. 35, D-12059 Berlin. E-Mail: rschuett@awi-potsdam.de