Habitatnutzung, Nahrungserwerb und Nahrung von Mittel- und Buntspecht *(Dendrocopos medius* und *D. major)* sowie Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte des Mittelspechts[1]

Lukas Jenni

Der Mittelspecht kommt im größten Teil seines Verbreitungsgebietes sympatrisch mit dem weit verbreiteten Buntspecht vor (Voous 1962, Sharrock 1977). Beide Arten erreichen in Mitteleuropa ihre größte Siedlungsdichte in eichenreichen Altbeständen (Glutz & Bauer 1980). Im Untersuchungsgebiet dieser Arbeit belegen sie stark überlappende oder fast identische Brutreviere (Jenni 1977). Auch außerhalb der Brutzeit wurden beide Arten regelmäßig in denselben Waldflächen angetroffen. Bunt- und Mittelspecht erscheinen in ihrer Ökologie so ähnlich, daß Lack (1971) sie ökologisch nicht differenzierte und Voous (1947, 1962) sogar Konkurrenz vermutete.

Untersuchungen an syntopen amerikanischen Spechten haben Unterschiede in der Habitatnutzung und im Nahrungserwerb aufgezeigt (z.B. Jackson 1976, Kisiel 1972, Willson 1970). Bei den meisten amerikanischen Arten der Gattung *Picoides/Dendrocopos* wurde ein ökologischer Geschlechtsdimorphismus festgestellt (s. Literatur in Selander 1966 und Hooper & Lennartz 1981). Bei nicht ziehenden Arten ist eine saisonale Variation des Nahrungserwerbs dokumentiert (z.B. Conner 1979, Jackson 1970, Hooper & Lennartz 1981, Travis 1977, Willson 1970), und Grubb (1975, 1977) wies im Winter eine wetterabhängige Habitatnutzung nach. An syntopen europäischen Spechten haben Hogstad (1971, *Picoides tridactylus – D. major*), Winkler (1973, *D. major – D. syriacus – D. medius*) und Alatalo (1978, *Picus canus – D. major – D. minor – Dryocopus martius*) ebenfalls Unterschiede in der Habitatnutzung und im Nahrungserwerb gefunden. Ökologischer Sexualdimorphismus wurde von Winkler (1979a) am Maurenspecht *D. major numidus* und von Hogstad (1976b, 1977, 1978) am Dreizehenspecht nachgewiesen, und saisonale Unterschiede in der Nahrung und im Nahrungserwerb sind in Glutz & Bauer (1980) zusammengefaßt. Außer Winkler (1973) geben Ahlén et al. (1978), Bühler (1976), Skozcylas (1961) und Winkler (1979a) wertvolle neuere Angaben zur ökologischen Charakterisierung von Mittel- und Buntspecht, die bereits zeigen, daß die beiden auch in Laubwaldgebieten ökologisch durchaus verschieden sind.

In dieser Arbeit werden syntope Mittel- und Buntspechte hinsichtlich Habitatnutzung und Nahrungserwerb unter Berücksichtigung verschiedener Jahreszeiten, des Wetters und beim Buntspecht der Geschlechter quantitativ miteinander verglichen. Damit soll versucht werden, im Vergleich zum euryöken Buntspecht die ökologischen Spezialisationen des Mittelspechts, die für seine bemerkenswert enge Biotopbindung verantwortlich sein können, zu ergründen. Da der Mittelspecht ausschließlich in Altholzbeständen mit Eichen vorkommt, die durch Verkürzung der Umtriebszeiten, Ausdünnung oder Eliminierung der Eichen und Ersatz durch Nadelhölzer im Rückgang sind, sind genauere Angaben zur Habitatnutzung und zum Nahrungserwerb auch für die Beurteilung von Schutzmaßnahmen wichtig. Zum Schluß soll die Stellung der Art in der europäischen Avifauna anhand ihrer Verbreitungsgeschichte diskutiert werden.

[1] Gedruckt mit Unterstützung der Brunette-Stiftung für Naturschutz

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

1.1. Untersuchungsgebiet und Spechtbestand

Das Beobachtungsgebiet umfaßt den aus verschiedenen Teilflächen bestehenden Allschwiler Wald (ca. 300 ha) auf dem Lößlehmplateau zwischen den Ortschaften Allschwil, Binningen, Oberwil, Biel (BL) und Neuwiller (F) südwestlich von Basel (350 m ü.M.). Der größte Teil des Waldes ist pflanzensoziologisch dem Eichen-Hagebuchenwald (Querco-Carpinetum) zuzurechnen. Er besteht aus 100- bis 170jährigen Eichen *Quercus robur* und *Q. petraea,* die mit anderen Laubhölzern (Esche *Fraxinus excelsior,* Bergahorn *Acer pseudoplatanus,* Spitzahorn *Acer platanoides*) die Oberschicht bilden. In der Unterschicht finden sich die typischen Arten des Querco-Carpinetums (vor allem Hagebuche *Carpinus betulus*). Kleinere Teile bestehen aus Buchen- *(Fagus),* Eschen-Bergahorn-, Fichten- *(Picea abies)* oder Jungwuchsbeständen (für eine genauere Beschreibung eines Teils des Gebietes s. Jenni 1977). Im Februar 1978 wurden die Bäume durch einen vier Tage anhaltenden gefrierenden Regen mit einer über 1 cm dicken Eisschicht überzogen, wodurch vor allem bei den Eichen besonders Äste von 5–10 cm Durchmesser in der oberen Kronenregion abbrachen. Die aufgesplitterten Bruchstellen gewannen im Verlauf des folgenden Winters für den Mittelspecht eine große Bedeutung.

Den Bestand des Mittelspechts im Allschwiler Wald schätzte ich im Frühling 1978 auf 20 bis 25 Paare (Bestandesaufnahme gefährdeter Vogelarten der Schweizerischen Vogelwarte). Aufgrund einer früher untersuchten Teilfläche (Jenni 1977) läßt sich der Bestand des Buntspechts auf ca. 60 Brutpaare veranschlagen. Da zumindest die Adulten beider Arten Standvögel sind (Glutz & Bauer 1980; im Untersuchungsgebiet belegte F. Amann für den Buntspecht Wintertreue und Standorttreue bis zu 23 Monaten, Ringfundkartei der Schweiz. Vogelwarte), dürften die Winterbeobachtungen, unter Weglassung der weniger stark begangenen Gebiete, an mindestens 30 Mittelspechten und 90 Buntspechten gemacht worden sein.

1.2. Beobachtungsmethode

Beobachtungen erfolgten von November 1976 bis Februar 1977 und von Dezember 1978 bis Juni 1979. Folgende Parameter der Habitatnutzung und des Nahrungserwerbs wurden von der Entdeckung bis zum Entschwinden des Spechtes (= *Beobachtungssequenz,* BSq) alle 15 sec (= *Beobachtungseinheit,* BE), die durch einen akustischen Zeitgeber markiert wurden, auf Band gesprochen: (1) *Baumart;* (2) *relative Höhe im Baum:* obere/untere Kronenhälfte, Stamm > 4 m/< 4 m, Boden; (3) *Durchmesser der Unterlage:* Ermittlung der Durchmesserklasse (vgl. Abb. 5) durch Vergleich mit der Größe des Spechts; (4) *Zustand des Astes:* lebend/abgestorben mit (ab 1978) Unterkategorie abgebrochenes Ende; (5) (ab 1978) *Astneigung* (horizontal/schräg/vertikal) und *Position des Spechtes* (unten/oben/seitlich am Ast); (6) *Technik der Nahrungssuche* (nach Winkler 1972): Stochern/Hacken/Klauben an Blättern und dünnen Zweigen/Lecken von Baumsaft/Nichtklassifizierbares; (7) in den vorausgegangenen 15 sec *zurückgelegter Weg;* (8) beim Buntspecht das *Geschlecht* (beim Mittelspecht am Einzelvogel nicht sicher zu bestimmen, Glutz & Bauer 1980 und eigene Beob.). Der Vogel wurde möglichst lange und aus größerer Distanz (20 bis 50 m) durch den Feldstecher beobachtet. Sequenzabschnitte, in welchen ein Individuum nicht Nahrung suchte und Sequenzen, die ein merklich aufgeregtes Individuum betrafen (vor dem Nächtigen, vor oder nach Auseinandersetzungen), wurden weggelassen. Die meisten Beobachtungen erfolgten am Morgen bei niederschlagsfreiem Wetter.

An je einer Höhle des Mittel- und Buntspechts, die nur 300 m voneinander entfernt waren und 7 resp. 5 gleich alte Nestlinge enthielten, wurden vom 7. Lebenstag

an jeweils morgens Nahrungsproben gesammelt. Dazu wurde an jedem Morgen die Hälfte der Jungen einer Brut mit Halsringen versehen, während die übrigen außerhalb der Höhle Ersatzfutter erhielten, bis nach 30–60 Minuten die Jungen ausgewechselt wurden. Dann wurde dasselbe bei der anderen Art wiederholt. Bei beiden Bruten fütterten die Altvögel sogleich nach der Störung weiter. Die Entwicklung der Jungen verlief normal und alle flogen nach der üblichen Nestlingszeit aus.

1.3. Bemerkungen zur Beobachtungsmethode

Für quantitative Untersuchungen über die Habitatnutzung und den Nahrungserwerb wird von den meisten Autoren empfohlen, das Verhalten eines Vogels bei seiner Entdeckung zu notieren und dann sofort oder nach kurzer Zeit ein anderes Individuum zu suchen, um leicht auswertbare, unabhängige Daten von möglichst vielen Individuen zu erhalten (z.B. Alatalo 1978, Cody 1974, Gibb 1954, Hogstad 1976b, 1977, 1978, Jackson 1970, Selander 1966, Winkler 1973, 1979a, b). Selander (1966) und Winkler (1973) nehmen an, daß diese Erstbeobachtungen pro Individuum die Zeitanteile von Parametern der Habitatnutzung und des Nahrungserwerbs ziemlich genau wiedergeben. Aus den folgenden Gründen wählte ich jedoch die oben beschriebene «Instantaneous-Sampling-Method» oder «Scan-Sampling-Method», für die Altman (1974), Simpson & Simpson (1977) und Wiens et al. (1970) zeigten, daß sie den prozentualen Zeitaufwand von Aktivitäten an bestimmten Aufenthaltsorten sehr gut wiedergibt:

(a) Bunt-und Mittelspecht verhalten sich vor allem im Winter sehr unauffällig und sind nur mit beträchtlichem Zeitaufwand zu entdecken. Mit der Aufnahme möglichst langer Beobachtungssequenzen konnten in der zur Verfügung stehenden Zeit wesentlich mehr Daten gesammelt werden (vgl. Ligon 1968). (b) Wegen der raschen Ortsveränderungen der Spechte war es mir nicht möglich, das Verhalten mit allen Parametern fortlaufend zu registrieren. Die Wahl eines relativ kurzen Zeitintervalls von 15 sec gewährleistete aber mit wenigen Ausnahmen, daß zumindest jeder aufgesuchte Ast erfaßt werden konnte. (c) Die Verwendung von Erstbeobachtungen erlaubt es kaum, Daten zum Fortbewegungsmuster (Aufenthaltsdauer, Wegstrecke, vertikale Verschiebungen) aufzunehmen. (d) Es besteht ferner die Gefahr, daß bei der Verwendung der Erstbeobachtungen jedes Individuums gewisse Orte oder Aktivitäten, bei welchen die Entdeckung erleichtert ist, überrepräsentiert sind (vgl. Short 1971). Aus diesem Grund hat auch MacArthur (1958) ein Individuum möglichst lange verfolgt.

Dieser letzte Punkt kann anhand meiner Daten überprüft werden. In Abb. 1 wird die Verteilung der Erstbeobachtungen auf die Straten und Astdurchmesserklassen mit der Verteilung aller BE verglichen. Es zeigt sich, daß bei der Verwendung der Erstbeobachtungen die unteren Straten und größeren Astdurchmesser gegenüber den BE um bis zu 6% überbesetzt sind. Für einen statistischen Vergleich der beiden Methoden kann für jede BSq das Mittel der BE für Straten und Astdurchmesser gebildet und einer der Straten- resp. Astdurchmesserklassen zugeordnet werden (s. auch 1.4.). Der paarweise Vergleich der Erstbeobachtungen mit diesen klassierten Mitteln (Vorzeichentest von Dixon & Mood, Sachs 1978) zeigt, daß die Unterschiede in den Methoden mit einer Ausnahme signifikant sind (Buntspecht: Straten $p = 0{,}02$, Astdurchmesser $p = 0{,}05$; Mittelspecht: $p < 0{,}01$ resp. $p = 0{,}13$).

Die Überrepräsentation der unteren Straten und größeren Astdurchmesser bei den Erstbeobachtungen kommt dadurch zustande, daß beide Arten in vielen Fällen im Flug von Baum zu Baum entdeckt wurden (der Buntspecht oft auch beim Hakken) und innerhalb eines Baumes in der Regel von unten nach oben klettern (s. 2.4. und Spring 1965). Es ist unwahrscheinlich, daß sich die Spechte infolge Anwesenheit des Beobachters in höhere Baumregionen

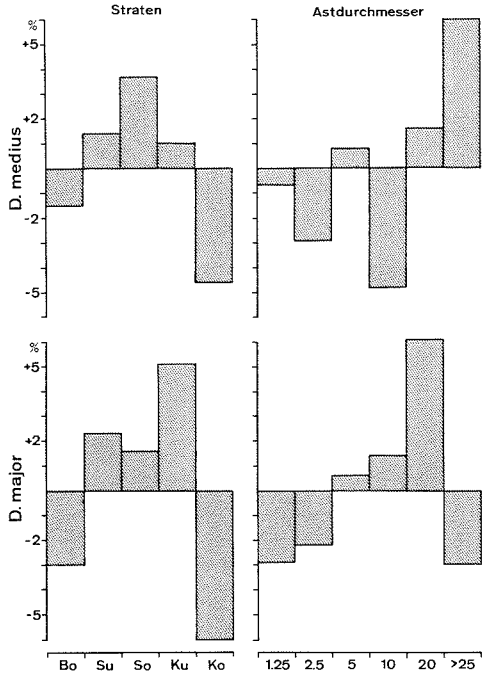

Abb. 1. Abweichungen in den prozentualen Verteilungen der Erstbeobachtungen und der Beobachtungseinheiten BE innerhalb der Straten- und Astdurchmesserklassen (% Erstbeobachtungen – % BE, vgl. Text). Abkürzungen s. Abb. 3 und 5. – *Differences of percentage distribution of first observations with all observation units BE (registration every 15 sec) of strata and diameters of substrate (% first observations – % BE, see text). Abbreviations see fig. 3 and 5.*

begaben, da peinlich darauf geachtet wurde, ohne Störung und aus großer Distanz zu beobachten. Außerdem ist bei den Erstbeobachtungen der Anteil der Spechte am Boden unterrepräsentiert (Abb. 1), wo sie besonders scheu sind und eine weit größere Fluchtbereitschaft als auf Bäumen zeigen. Vor allem bei Arten, die in einem mehr oder weniger festgelegten Bewegungsmuster einen Baum absuchen, besteht also die Gefahr, daß durch eine einmalige, punktmäßige Datenaufnahme (Erstbeobachtung, nach einer Minute etc.) die Resultate verfälscht werden.

1.4. Auswertung

Da relativ wenig Daten vom November, Mai und Juni vorliegen, werden die Monate November und Dezember sowie Mai und Juni zusammengefaßt. Für die Diagramme werden die prozentualen Anteile der BE pro Klasse verwendet. Um für die statistischen Tests zur Prüfung von Unterschieden einigermaßen unabhängige Daten zu erhalten, wird folgendermaßen vorgegangen: Baumarten: Anzahl aufgesuchter Bäume (χ^2-Test) unter der Annahme, daß ein Baum unabhängig von der Artzugehörigkeit des vorherigen Baumes aufgesucht wird (Ligon 1968). Straten: Klassierte gewogene arithmetische Mittel der BSq (s. 1.3.) unter der Annahme, daß das Aufsuchen der Straten von Sequenz zu Sequenz unabhängig voneinander geschieht (χ^2-Test). Astdurchmesser: Gewogene arithmetische Mittel der BSq oder, beim Vergleich innerhalb einer Stratenklasse, der einzelnen Bäume, auf welchen nur eine Strate aufgesucht wurde (U-Test). Bei den Erwerbstechniken wird auf eine statistische Analyse verzichtet. Unterschiede in den Aufenthaltszeiten werden mit dem χ^2-Test geprüft. In den Diagrammen sind die Anzahl der BE als auch (in Klammern) die für die statistischen Tests verwendete Anzahl Bäume resp. BSq angegeben.

Da keine Angaben über das Angebot der gewählten Parameter des Habitats vorliegen (vgl. Hurlbert 1978, Cody 1974, Colwell & Futuyma 1971, Schoener 1974), wird zur Abschätzung der Überlappung der Index von Pianka (1973) sowie die erweiterte zwei- oder dreidimensionale Form (May 1975) verwendet. Diese Indices sind symmetrisch und berücksichtigen auch den Bereich außerhalb der Überlappungszone.

Wetterabhängige Habitatnutzung wurde in Anlehnung an Grubb (1975) für den Winter (November bis Februar) mit den einfachen Wetterfaktoren Temperatur ($\leq 0°$, $> 0°$), Windgeschwindigkeit (< 5 Knoten, ≥ 5 Knoten) und Schneeverhältnisse (Schnee oder Eis auf den Bäumen vorhanden, nicht vorhanden) überprüft (χ^2-

Test). Es wurden die Temperaturangaben und Windgeschwindigkeiten des Observatoriums Binningen von 7 h verwendet.

2. Ergebnisse

2.1. Pflanzliche Nahrung

Im Oktober und November 1976 wurde der Buntspecht oft beim Verzehr von Hagebuchensamen *Carpinus betulus* beobachtet (s. auch Amann 1949, Löhrl 1972). Den Zeitanteil, den er dafür aufwendete, schätze ich auf rund die Hälfte der Gesamtzeit für die Nahrungssuche; genaue Daten fehlen allerdings. Durchschnittlich wurden 3,2 Samen pro Minute verzehrt (Messungen an 57 Samen in 8 BSq). Mehrmals beobachtete ich, wie ein Buntspecht ohne ersichtlichen Grund von einer Hagebuche abflog und mit der Suche nach tierischer Nahrung begann. Dies läßt vermuten, daß auch bei größerem Samenangebot ein gewisser Teil an animalischer Nahrung aufgenommen wird. Im Winter konnte nur je einmal im Februar und März 1977 ein Buntspecht beim Verzehr von Hagebuchensamen am Boden beobachtet werden. Der Mittelspecht wurde nie bei der Aufnahme von Hagebuchensamen angetroffen. Dies entspricht der Feststellung von Amann (1949) im selben Gebiet.

Im Frühling leckten beide Arten in größerem Umfang Baumsaft, der Mittelspecht vor allem im März, der Buntspecht vorwiegend im April. Dazu wurden hauptsächlich Birken *Betula pendula,* daneben aber auch Hagebuchen, Bergahorn, Eichen, Buchen und Eschen aufgesucht. Mehrmals sah ich, wie ein Mittelspecht ohne erkennbaren Grund vom Saftlecken wegflog und mit der Suche nach tierischer Nahrung begann. Diese Tätigkeit unterbrach er wiederum nach einigen Minuten, um zum Saftbaum zurückzukehren.

Die Aufnahme von Baumsaft dauert beim Mittel- und Buntspecht durchschnittlich 3,3 resp. 2,2 min pro Baum und ergibt im Vergleich zu den Aufenthaltszeiten auf einem Baum bei der Suche nach tierischer Nahrung (Median 1,1 resp. 1,4 min) ungefähr doppelt so lange Sequenzen, während welchen der Specht kaum aus dem Blickfeld entschwinden kann. Der Anteil der Saftaufnahme an der Gesamtzeit für Nahrungssuche wird daher mit der verwendeten Beobachtungsmethode überschätzt und muß zwischen dem Anteil aufgesuchter Bäume und dem Anteil der BE für diese Nahrung liegen (Tab. 1). Er wird hier für den Mittelspecht im März auf 20–25%, für den Buntspecht im April auf 35% der Gesamtzeit für Nahrungssuche veranschlagt.

2.2. Habitatnutzung beim Erwerb tierischer Nahrung

Die wichtigsten untersuchten Parameter zur Habitatnutzung sind Baumarten, Straten und Durchmesser der Unterlage. Bei diesen tritt zwischen den Geschlechtern des

Tab. 1. Anteil des Saftleckens am Zeitaufwand für den Nahrungserwerb. Angegeben sind der Prozentanteil und die Anzahl (n) der für diese Nahrung registrierten Beobachtungseinheiten (BE) bzw. aufgesuchten Bäume. – *Proportion of sap licking per month. The percentage (%) and the number (n) of observation units (BE) resp. trees used for this diet are indicated.*

	Dendrocopos medius				*Dendrocopos major*			
	BE		Bäume		BE		Bäume	
	%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)
Februar	–	–	–	–	–	12	–	1
März	41	236	19	18	–	25	–	1
April	5	16	5	3	41	51	32	9
Mai	–	–	–	–	–	19	–	1

Tab. 2. Zeitaufwand (% BE) von ♂ und ♀ des Buntspechts im Winter und Frühling/Sommer auf Eichen, im Bereich verschiedener Straten und auf Unterlagen verschiedenen Durchmessers sowie Zeitanteil (%) des Hackens. Abkürzungen s. Abb. 3. und 5. – *Percentage of time spent by the two sexes of D. major during winter and spring/summer on oaks, various strata and diameters of substrate as well as on the feeding technique pecking. See fig. 3 and 5 for abbreviations.*

	Nov.–Feb. ♂	Nov.–Feb. ♀	April–Juni ♂	April–Juni ♀
auf Eichen	68	77	44	35
Straten Ko	44	62	24	21
Ku	42	31	27	21
So	14	5	13	14
Su	–	3	11	20
Bo	–	–	24	24
Durchm. 1,25 cm	2	10	9	5
2,5 cm	15	20	4	13
5 cm	40	38	29	15
10 cm	32	14	24	26
20 cm	9	9	13	14
25 cm	2	8	21	28
Erwerbstechnik Hacken	84	81	40	52

Buntspechts im Winter (Nov.–Feb.) und Frühling/Sommer (April–Juni) in keinem Fall ein signifikanter Unterschied auf (Tab. 2). Auch kann keine einfache Abhängigkeit von Temperatur und Windgeschwindigkeit festgestellt werden. Für die weiteren Auswertungen werden deshalb die Daten für beide Geschlechter und alle Wetterlagen zusammengenommen.

2.2.1. Baumarten

Im Winter sind beide Spechtarten zu über 50% ihres Zeitaufwandes zum Erwerb tierischer Nahrung auf Eichen anzutreffen (Abb. 2). In zweiter Linie werden Esche und Hagebuche aufgesucht, wobei der Mittelspecht eher die Esche, der Buntspecht eher die Hagebuche zu bevorzugen scheint. Im Winter (Nov.–Feb.) sowie im März ergibt sich zwischen den beiden Arten kein gesicherter Unterschied in der Nutzung von Eichen und anderen Baumarten. Im November/Dezember machen Eichen bei der Nahrungssuche des Mittelspechts allerdings einen deutlich größeren Anteil aus als beim Buntspecht, während im Januar das Umgekehrte der Fall ist (Abb. 2). Diese Unterschiede zwischen den beiden Arten sind für beide Monate statistisch gesichert (je $p < 0{,}001$) und treten in beiden untersuchten Wintern auf. Sie hängen wahrscheinlich

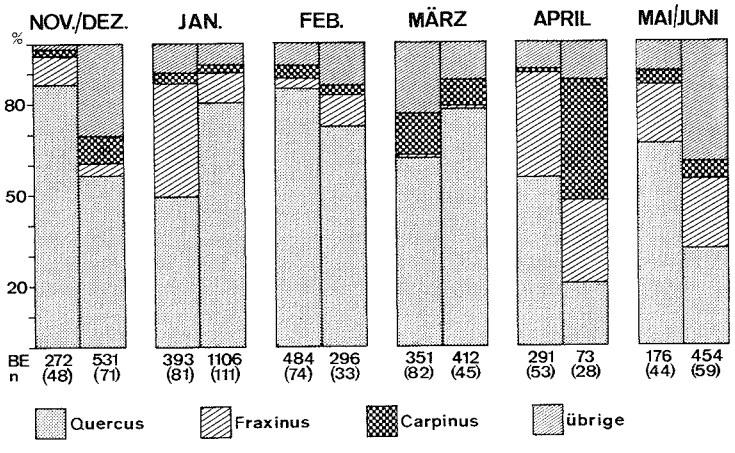

Abb. 2. Prozentualer Zeitaufwand des Mittelspechts (je linke Säule) und Buntspechts (je rechte Säule) auf verschiedenen Baumarten bei der Suche nach tierischer Nahrung. Unter jeder Säule sind die Anzahl BE und die Anzahl aufgesuchter Bäume (n) angegeben. – *Percentage of time spent on various tree species by D. medius (left column) and D. major (right column) while foraging on animal food. Below each column the number of observation units (BE) and the number of visited trees (n) is indicated.*

Tab. 3. Eichenangebot (Anteil Stämme über 16 cm Brusthöhendurchmesser, nach Gelnar 1970) verglichen mit der Eichennutzung in den Waldteilen Allme und Geiser. Angegeben ist der prozentuale Anteil von Eichen an der Gesamtzahl (n) der von den Spechten aufgesuchten Bäume. Für den Mittelspecht fehlen Märzdaten aus Allme. – *Availability of oaks (percentage of truncs with a diameter over 16 cm) and utilization of oaks by the two species with respect to the percentage of visited trees (n) in different seasons in the two woodlands Allme and Geiser. There are no data for D. medius in March.*

	Geiser				Allme			
	D. medius		*D. major*		*D. medius*		*D. major*	
	%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)
Eichennutzung								
Dezember–Februar	65,4	(56)	68,0	(75)	80,5	(77)	87,5	(52)
März	63,3	(49)	44,4	(9)	–	(–)	75,0	(8)
April–Juni	47,3	(55)	38,5	(52)	86,6	(15)	61,5	(13)
Eichenangebot	19,0%				63,9%			

mit den Schneeverhältnissen zusammen: Der Buntspecht frequentiert im Winter an Tagen mit schneebedeckten Bäumen die Eichen signifikant häufiger (97% der aufgesuchten Bäume, $n = 31$) als während der übrigen Tage (69%, $n = 140$; $p < 0{,}01$). Beim Mittelspecht ist es gerade umgekehrt (31%, $n = 32$ resp. 63%, $n = 119$; $p < 0{,}01$). Der erwähnte Unterschied in der Eichennutzung zwischen November/Dezember und Januar kommt vermutlich dadurch zustande, daß in beiden Wintern nur im Januar Tage mit schneebedeckten Bäumen vorkamen. Die unterschiedliche Eichennutzung bei schneebedeckten und -freien Bäumen ist für beide Arten ebenfalls signifikant, wenn nur der Januar betrachtet wird (je $p < 0{,}05$).

Ab April besucht der Buntspecht die Eichen seltener als im Winter, während sie für den Mittelspecht ihre Bedeutung praktisch beibehalten; der zwischenartliche Unterschied in der Eichennutzung ist für April und Mai/Juni mit je $p < 0{,}001$ gesichert (Abb. 2, 11).

Ein Vergleich zwischen dem Angebot an Eichen und der Nutzung durch die Spechte (gemessen in der Anzahl aufgesuchter Bäume) in zwei Waldteilen ergibt, daß im Winter beide Arten eine deutliche Präferenz für Eichen zeigen (Tab. 3). Im Frühling und Sommer sinkt die Eichennutzung des Buntspechts im Gebiet Allme auf das Niveau des Angebots, während der Mittelspecht weiterhin besonders die Eichen nutzt. Im eichenärmeren Gebiet Geiser sinken die Eichenanteile in der Nutzung beider Arten, beim Buntspecht jedoch ausgeprägter.

Stellt man für den Winter, wenn die Eichen die größte Bedeutung für beide Arten haben, die Aufenthaltszeiten auf Eichen denjenigen auf anderen Baumarten gegenüber, so wird deutlich, daß der Mittelspecht auf Eichen besonders lange Aufenthaltszeiten erreicht. So liegen 36% der Aufenthaltszeiten auf Eichen ($n = 116$) über 105 sec (gegenüber 19% auf anderen Baumarten, $n = 62$) und 19% (3%) über 240 sec. Beim Buntspecht besteht kein solcher Unterschied.

2.2.2. Straten

Der Buntspecht sucht seine Nahrung im November/Dezember in der Kronenregion und am Stamm. Im Januar und Februar beschränkt er sich zu über 50% seines Zeitaufwandes zur Suche nach tierischer Nahrung auf die obere Kronenhälfte (Abb. 3). Der Mittelspecht hingegen ist von November bis Februar zu über 50% in der unteren Kronenhälfte anzutreffen, wobei im Februar zusätzlich die Stammregion wichtig wird. Mittel- und Buntspecht nutzen also im Winter deutlich verschiedene Straten (Abb. 3); der Unterschied zwischen den beiden Arten ist im Januar und Februar ge-

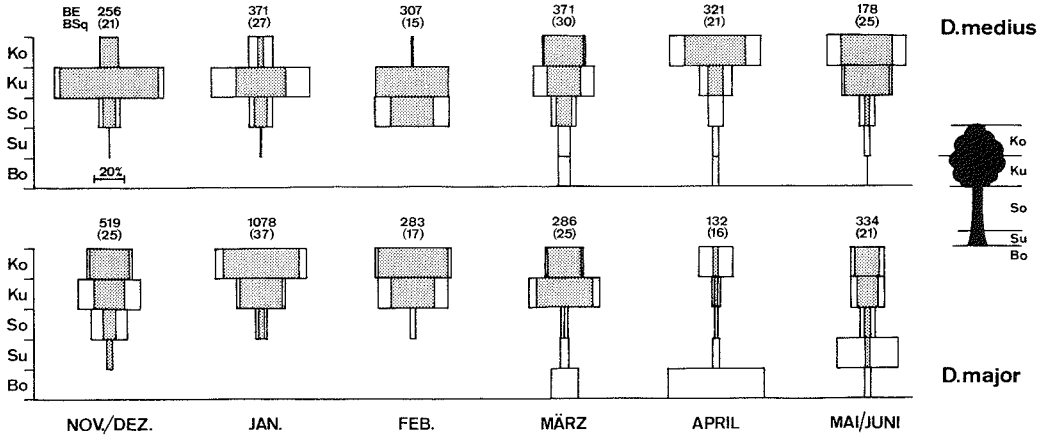

Abb. 3. Prozentualer Zeitaufwand in verschiedenen Straten bei der Suche nach tierischer Nahrung. Punktiert = Anteil auf Eichen. Die Mittelspechtdaten vom Februar 1979 sind weggelassen (s. Abb. 4). – *Percentage of time spent on various strata while foraging animal food during different months. Hatching = percentage on oaks. BE = number of observation units, BSq = number of observation sequences. The data of D. medius in February 1979 are omitted (see fig. 4).*

sichert (je $p < 0{,}01$), nicht aber im November/Dezember. Die Überlappungsindices zeigen, daß der Unterschied in der Stratennutzung im Februar am deutlichsten ist (Tab. 5).

Zwischen den beiden untersuchten Wintern bestehen von November bis Januar keine Unterschiede in der Stratenwahl. Im Februar 1979 hingegen frequentierte der Mittelspecht, sogar noch ausgeprägter als der Buntspecht, die obere Kronenhälfte zur Nahrungssuche (Abb. 4), wobei keine signifikante Trennung mehr zwischen den beiden Arten besteht ($p < 0{,}001$ zwischen Feb. 77 und Feb. 79 beim Mittelspecht). Dies ist damit zu erklären, daß durch den Eisregen im vorherigen Winter zahlreiche aufgesplitterte Bruchstellen in der oberen Kronenhälfte entstanden sind (s. 1.1.), die von beiden Spechtarten im Februar 1979 plötzlich sehr intensiv aufgesucht wurden (Tab. 4). Auf die Stratenwahl des Buntspechts hat dies keinen Effekt ($p > 0{,}9$), da er ohnehin dort seine Nahrung sucht (Abb. 4).

Vom März an ist der Buntspecht nur noch selten auf abgebrochenen Astenden anzutreffen (Tab. 4) und frequentiert neben der Kronenregion zunehmend den Boden (Abb. 3 und 11), wo er häufiger als der Mittelspecht auftritt. Am Boden werden von beiden Arten ausschließlich morsche Äste von 1–5 cm Durchmesser und Baumstümpfe aufgesucht. Der Mittelspecht frequentiert auch im März und April noch

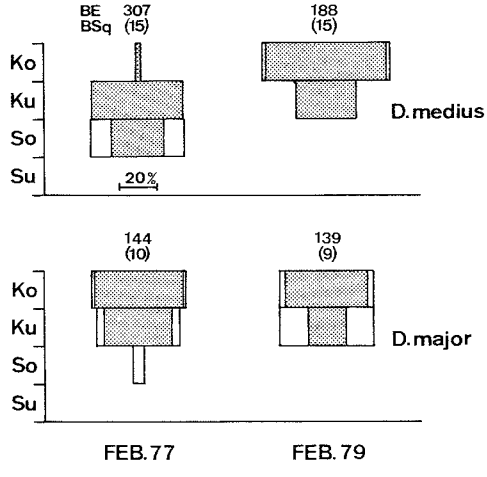

Abb. 4. Prozentualer Zeitaufwand in verschiedenen Straten im Februar 1977 und 1979. Darstellung wie Abb. 3. – *Percentage of time spent on various strata in February 1977 and 1979. For details see fig. 3.*

Tab. 4. Nahrungssuche auf abgebrochenen Astenden ausgedrückt in Prozent aller BE (n). – *Percentage of time spent on broken stumps of branches. In parenthesis the total of observation units.*

	D. medius		*D. major*	
	%	(n)	%	(n)
Dezember 1978	7	(192)	15	(377)
Januar 1979	10	(206)	5	(936)
Februar 1979	43	(355)	33	(224)
März 1979	33	(505)	2	(722)
April 1979	32	(379)	10	(77)
Mai/Juni 1979	24	(188)	1	(283)

häufig abgebrochene Astenden, weshalb für diese Monate wohl nicht das typische Verteilungsmuster in der Stratenwahl erfaßt werden konnte. Doch dürfte er auch unter normalen Bedingungen mehr und mehr die oberen Kronenabschnitte aufsuchen, wie das für den Mai/Juni typisch erscheint, so daß dadurch wieder eine recht gute Trennung zum Buntspecht entsteht (Tab. 5) (je $p < 0{,}05$ für April und Mai/Juni).

Die Überlappung der beiden Arten wird, wie bei den geringen interspezifischen Unterschieden in der Baumartennutzung zu erwarten ist, durch den Einbezug der Baumarten nicht wesentlich herabgesetzt (Tab. 5). Hingegen ist festzuhalten, daß der Mittelspecht in allen Monaten (außer Januar) auf anderen Baumarten deutlich tiefere Straten bevorzugt als auf Eichen (Abb. 3) (für alle Monate außer Jan. signifikant). Beim Buntspecht zeigt sich dieses Phänomen nur von April bis Juni (April $p < 0{,}05$; Mai/Juni $p < 0{,}01$).

2.2.3. Durchmesser, Zustand und Neigung der Unterlage

Unter Ästen werden im Folgenden der Einfachheit halber alle Teile eines Baumes (Äste, Zweige und Stämme) verstanden, die von Spechten als Standort aufgesucht werden.

Im Winter nutzt der Mittelspecht deutlich dickere Äste als der Buntspecht (Abb. 5, 6). Die Unterschiede zwischen den beiden Arten sind für die Monate November/Dezember bis Februar mit je $p < 0{,}001$ gesichert. Von März bis Juni besteht dagegen kein signifikanter Unterschied (Abb. 6); der Buntspecht geht auf dickere Äste, der Mittelspecht auf geringfügig dünnere über (Abb. 11). Obwohl der Mittelspecht im Februar 1979 seine Stratenwahl gegenüber dem Februar 1977 drastisch änderte (s. 2.2.2.), unterscheidet sich die Nutzung der Astdicken im Februar dieser zwei Jahre nicht signifikant ($p = 0{,}06$, Abb. 7B). Die Überlappungsindices für die Astdurchmesser (Tab. 5) zeigen, daß die Über-

Tab. 5. Eindimensionale (Pianka 1973) und zwei- oder dreidimensionale (May 1975) Überlappungsindices in der Ressourcennutzung (A = Baumarten, B = Straten, C = Astdurchmesser) und in den Erwerbstechniken (Et) von Mittel- und Buntspecht. Maximale Trennung = 0, totale Überlappung = 1. – *One-dimensional and two- or threedimensional overlap indices for the resource-axes tree species (A), strata (B) and diameter of substrates (C) and for the feeding techniques (Et) of D. medius and D. major. Maximal difference = 0, total overlap = 1.*

	A	B	C	A/B	A/C	B/C	A/B/C	Et
November/Dezember	0,89	0,87	0,77	0,63	0,59	0,62	0,43	0,17
Januar	0,85	0,68	0,76	0,51	0,51	0,57	0,33	0,20
Februar[a]	0,98	0,54	0,60	0,42	0,65	0,38	0,36	0,25
März	0,96	0,95	0,80	0,88	0,78	0,82	0,75	0,43
April–Juni	0,84	0,63	0,84	0,54	0,58	0,41	0,35	0,34
Februar 1979		0,95		0,94		0,60	0,60	

[a] Die Daten zur Stratennutzung des Mittelspechts im Februar 1979 sind aus den Berechnungen ausgeschlossen und separat mit denjenigen des Buntspechts aus demselben Zeitraum verrechnet (s. Text). – *The data of the strata utilization by D. medius in February 1979 are omitted and separately reckoned up with the corresponding data of D. major (see text).*

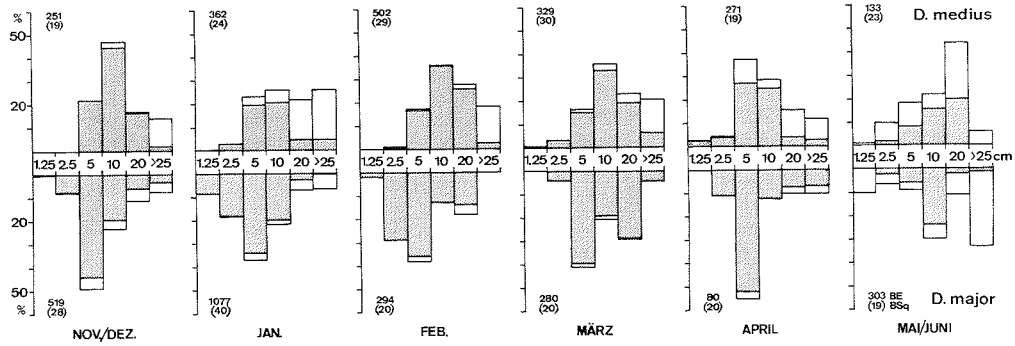

Abb. 5. Prozentualer Zeitaufwand auf verschiedenen Astdurchmesserklassen bei der Suche nach tierischer Nahrung. Punktiert = Anteil der toten Äste. – *Percentage of time spent on substrates with different diameters while foraging animal food. Hatching = percentage of dead substrates. BE = number of observation units, BSq = number of observation sequences.*

schneidung im Februar am schwächsten und von März an relativ stark ist.

Beide Arten bevorzugen im Winter (Nov.–Feb.) tote Äste (Abb. 5), der Mittelspecht zu 72%, der Buntspecht zu 85%. Lebende Äste werden in allen Monaten fast nur dann aufgesucht, wenn sie über 20 cm dick sind (Abb. 7A). Auch unter den lebenden Ästen bevorzugt der Mittelspecht gegenüber dem Buntspecht die dickeren. Vom Laubausbruch an (April–Juni) sind beide Arten vermehrt an lebenden Ästen anzutreffen, der Mittelspecht zu 42%, der Buntspecht zu 43%, wo sie ihre Nahrung an dünnen Zweigen und Blättern suchen (s. 2.3.). Diese sind jedoch in Abb. 5 nicht ganz ihrer Bedeutung nach repräsentiert, da der Fußstandort des Spechtes, der im Winter mit dem Ort der Nahrungssuche einigermaßen übereinstimmt, aufgenommen wurde und nicht der Ort der Nahrungssuche, der im Sommer meist sehr schwer auszumachen ist; denn oft erreichen die Spechte dünne Zweige und Blätter von dickeren aus. Beim Buntspecht machen solche Fälle von April bis Juni ungefähr 13%, beim Mittelspecht ungefähr 7% aus (geschätzt nach der Nahrungserwerbstechnik, s. 2.3.).

Unterschiede in der Astdurchmessernutzung zwischen Eichen und anderen Baumarten sind nur beim Mittelspecht im Januar und Februar nachzuweisen (Mediane der Astdurchmesser für Eichen/andere Baumarten im Januar 19,8 cm/11,2 cm, $p < 0{,}005$; im Februar 14,7 cm/11,4 cm, $p < 0{,}02$). Dies kann allerdings darauf zurückzuführen sein, daß bei den Eichen, die im Untersuchungsgebiet die größten Bäume und den Hauptanteil der Oberschicht (s. 1.1.) bilden, das Angebot an dicken Ästen größer ist als bei den übrigen Baumarten. Tab. 6 zeigt, daß beide Spechtarten im Winter auf Eichen weniger lebende Äste aufsuchen als auf anderen Baumarten. Dies kann ebenfalls durch das größere Angebot an toten Ästen bei Eichen zustande kommen. Im Frühling besteht derselbe Unterschied beim Mittelspecht,

Tab. 6. Anteil lebender Äste an der Gesamtzahl aller aufgesuchten Äste (n) für Eichen und übrige Baumarten. – *Percentage of living boughs from the total number of visited boughs (n) for oaks and other tree species.*

	D. medius		*D. major*	
	%	(n)	%	(n)
November–Februar				
Eichen/*oaks*	22,7	(256)	16,6	(277)
Übrige/*others*	35,1	(94)	29,2	(89)
März–Juni				
Eichen/*oaks*	24,5	(216)	61,7	(81)
Übrige/*others*	36,6	(112)	41,2	(68)

Tab. 7. Verteilung der Aufenthaltszeiten im Winter auf Ästen verschiedenen Zustandes und Durchmessers. Angegeben ist der Bereich (in sec), innerhalb dem 50% bzw. 67% bzw. 75% der Aufenthaltszeiten liegen. (n) = Anzahl gemessene Aufenthaltszeiten von mindestens 15 sec auf einem Ast. Die p-Werte geben die Signifikanzen des χ^2-Tests beim Vergleich der ursprünglichen, in 15 sec-Abschnitte klassierten Daten zweier Zeilen an. – *Distribution of time periods spent on dead* (tot) *and living* (lebend) *boughs of diameter classes up to 10 cm and over 20 cm during winter. n = number of time periods of at least 15 sec on a bough. The significance of the difference between two lines is indicated (p).*

		Verteilung der Werte			(n)	p
		50% sec	67% sec	75% sec		
Dendrocopos medius						
lebend und tot	< 15 cm	15–33	15–43	15– 52	(214)	< 0,01
	> 15 cm	15–43	15–65	15– 79	(104)	
lebend	> 15 cm	15–43	15–66	15– 84	(58)	< 0,01
	< 15 cm	15–25	15–28	15– 30	(25)	< 0,05
tot	< 15 cm	15–35	15–45	15– 54	(190)	
Dendrocopos major						
lebend	> 15 cm	15–68	15–110	15–135	(20)	< 0,01
	< 15 cm	15–23	15– 29	15– 43	(33)	< 0,01
tot	< 15 cm	15–44	15– 78	15– 96	(237)	

der Buntspecht hingegen sucht nun auf Eichen mehr lebende Äste auf als auf anderen Baumarten.

Der Vergleich der Aufenthaltszeiten auf einem Ast im Winter ergibt zwischen toten und lebenden Ästen sowie zwischen Eichen und anderen Baumarten bei beiden Arten keine signifikanten Unterschiede. Hingegen hält sich der Mittelspecht auf Ästen über 15 cm Durchmesser länger auf als auf

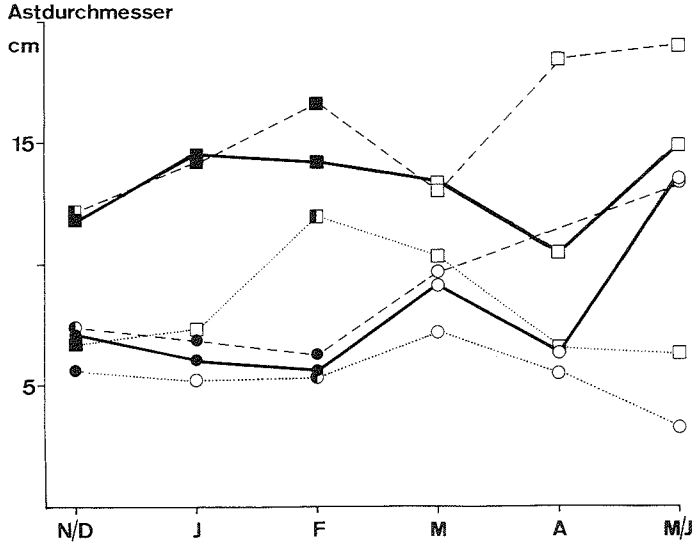

Abb. 6. Mediane der Astdurchmesser pro Monat für Mittelspecht (□) und Buntspecht (○). Symbole ausgefüllt = Unterschied zwischen den beiden Arten mit $p < 0,01$ gesichert; halbausgefüllt = $p < 0,05$; leer = nicht signifikant. Ausgezogene Linien = alle Straten; gepunktet = obere Kronenhälfte; gestrichelt = untere Kronenhälfte. – *Medians of diameters of substrates per month visited by D. medius* (□) *and D. major* (○). *Filled in symbols = difference between the two species significant ($p < 0,01$); half filled in symbols = $p < 0,05$; open symbols = not significant. Continuous lines = all strata combined; dotted lines = upper crown; lines of dashes = lower crown.*

dünneren, wobei sich dieser Unterschied bei Mittel- und Buntspecht in erster Linie bei den lebenden Ästen zeigt (Tab. 7). (Bei den toten Ästen ist bei beiden Arten kein statistisch signifikanter Unterschied zwischen dicken und dünnen Ästen nachzuweisen.) Ferner sind bei Astdurchmessern unter 15 cm die Aufenthaltszeiten beider Spechtarten auf toten Ästen durchschnittlich länger als auf lebenden (Tab. 7).

Da das Astdurchmesserangebot in verschiedenen Straten unterschiedlich ist, ist es denkbar, daß die Unterschiede in der Astdurchmessernutzung zwischen den beiden Spechtarten allein durch die verschiedene Stratenwahl zustande kommt. Eine Analyse der Astdurchmesser pro Strate (für die Stammregion sind zu wenig Daten vorhanden) zeigt aber, daß die beiden Spechtarten auch innerhalb der Straten untere und obere Kronenhälfte im Winter signifikante Unterschiede aufweisen, die gerade in der unteren Kronenhälfte, wo die größte Überschneidung auftritt, besonders groß sind (Abb. 6). Durch diese Trennung sinkt der Überlappungsindex bei Einbezug von Strate und Astdurchmesser deutlich ab (Tab. 5).

Auf den unterschiedenen Astneigungen (nur 1978/79 untersucht) werden beide Arten in etwa demselben Ausmaß angetroffen (Abb. 8). Nur die senkrechten Äste sucht der Mittelspecht deutlich häufiger auf als der Buntspecht. Dies ist verständlich, da die dicken Astdurchmesser, die der Mittelspecht bevorzugt, meist Stämme oder noch senkrecht aufsteigende erste Verzweigungen sind.

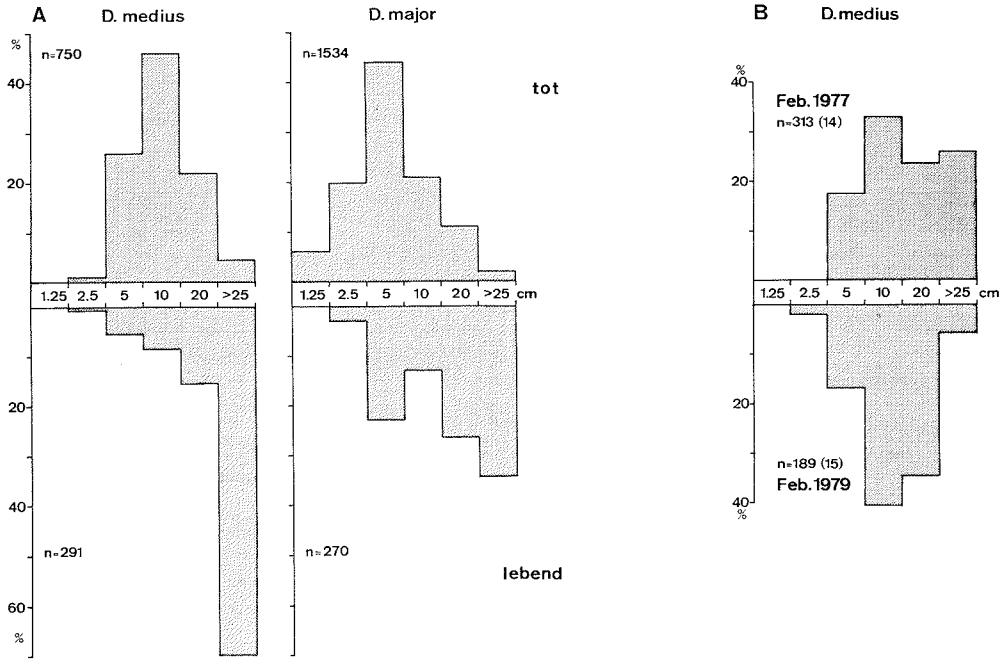

Abb. 7. Prozentualer Zeitanteil auf verschiedenen Astdurchmesserklassen bei der Suche nach tierischer Nahrung. n = Anzahl BE. **A:** Auf toten und lebenden Ästen (alle Monate). **B:** Für den Mittelspecht im Februar 1977 und 1979. In Klammern Anzahl BSq. – *Percentage of time spent on substrates with different diameters while foraging animal food. n = number of observation units.* **A:** *On dead (top) and living (bottom) boughs (all months combined).* **B:** *For D. medius in February 1977 and 1979. In parenthesis the number of observation sequences.*

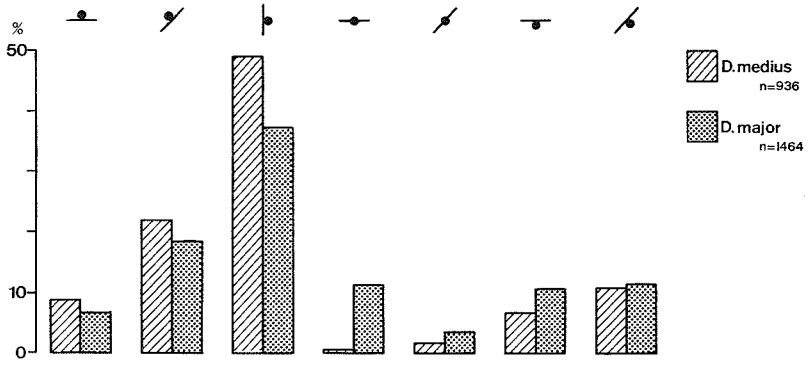

Abb. 8. Prozentualer Zeitaufwand auf verschiedenen Astneigungen (alle Monate). Der Strich gibt die Astneigung, der Punkt die Position des Spechtes an; n = Anzahl BE. – *Percentage of time on differently inclined branches (all data combined). The line indicates the inclination of a branch, the point the position of the bird. n = number of observation units.*

Auch in den Positionen am Ast (oben, unten, seitlich) sind sich die beiden Arten ähnlich (Abb. 8). Im Winter bestehen jedoch Unterschiede in der Reaktion auf schnee- oder eisbedeckte Bäume: Der Buntspecht geht zu 46% (n = 24 Orte mit mind. 15 sec Aufenthalt) auf die Unterseite der Äste über, gegenüber 19% (n = 158) auf schneefreien Bäumen (p = 0,01). Der Mittelspecht hingegen zeigt keine Positionsveränderung (25%, n = 24 gegenüber 28%, n = 78; nicht signifikant).

2.3. Techniken des Nahrungserwerbs

Hagebuchensamen werden vom Buntspecht mit dem Schnabel abgerissen, indem er sie von einem dickeren Ast aus erreicht, sich an den Fruchtstand hängt oder sie in rüttelndem Flug abnimmt (s. Löhrl 1972). Die Samen werden in einer Astgabel oder -unebenheit eingeklemmt oder mit dem Fuß festgehalten (s. Amann 1949, Löhrl 1972) und mit wenigen Schnabelhieben geöffnet. Dies geschieht zuweilen an recht dünnen, senkrechten Ästen von nur 3–5 cm Durchmesser.

In den Erwerbstechniken für tierische Nahrung unterscheiden sich die beiden Arten besonders deutlich (Abb. 9). Für den Buntspecht typisch ist die Suche nach einer vielversprechenden Stelle durch Hacken und Stochern, wo er dann ausdauernd entweder in der Rinde oder im toten Holz mit sehr kräftigen Schlägen hackt. Dabei treten stochernde Bewegungen unter Einsatz der Zunge in den Hintergrund und werden oft nur zum Hervorholen einer Beute aus einer behackten Stelle eingesetzt. Meist wird ein toter Ast systematisch abgeklopft und an geeigneten Stellen längere Zeit behackt.

Die typische Erwerbstechnik des Mittelspechts ist das Stochern, wohl meist unter Einsatz seiner Zunge, wobei vor allem Borkenritzen dickerer Äste, Spalten in toten Ästen, Frostrisse und abgebrochene und aufgesplitterte Astenden durchsucht werden. Dabei wird der Kopf oft seitlich abgedreht (s. Abb. 11 in Winkler 1972 für den Blutspecht und Abb. 199 in Glutz & Bauer 1980). Hacken kommt nur selten vor, betrifft meist nur die Rinde oder sehr morsches Holz und ist immer weitaus schwächer und weniger wirkungsvoll als beim Buntspecht, so daß man in vielen Fällen kaum noch von Hacken sprechen möchte.

In den Wintermonaten beschränken sich die beiden Arten zu 85–95% auf ihre typische Erwerbstechnik Hacken resp. Stochern (Abb. 9). Im Frühling kommt Saftlecken dazu (s. 2.1.), wobei der Schnabel oft mit der Längsseite an die Ausflußstelle

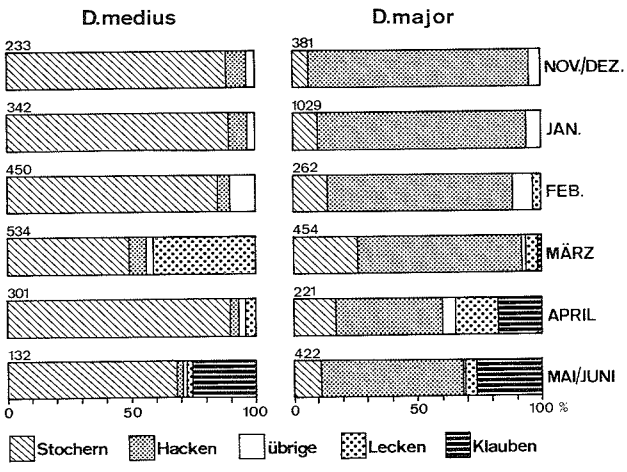

Abb. 9. Prozentuale Zeitanteile der Nahrungserwerbstechniken. Angegeben ist die Anzahl BE pro Monat. – *Percentage of time for various feeding techniques (probing, pecking, others, licking, gleaning). The number of observation units per month are given.*

gehalten wird. Klauben, d.h. Ablesen oder Wegpicken (Winkler 1973), wird für freilebende Insekten auf Blättern, Zweigen oder auf der Rindenoberfläche angewendet und kommt dementsprechend vor allem im Sommer vor. Am Boden werden heruntergefallene Äste oder Baumstrünke durch schleudernde Bewegungen mit dem Schnabel von Laub und Moos befreit (s. Winkler 1972, 1973) und anschließend bepickt oder behackt.

Unterschiedliche Nahrungserwerbstechniken auf Eichen und anderen Baumarten können nicht nachgewiesen werden und die Erwerbstechnik ist nicht von der Astdicke abhängig. Hingegen wird auf lebenden Ästen mehr gestochert als auf toten. Der Anteil des Stocherns im Winter beträgt beim Buntspecht auf toten Ästen 14%, auf lebenden 36%. Beim Mittelspecht lauten die entsprechenden Zahlen 84% und 92%. Im Winter hackt der Buntspecht auf schnee- oder eisbedeckten Bäumen weniger als auf Bäumen ohne Schnee (77% gegenüber 84%). Beim Mittelspecht ist der Trend ähnlich (96% Stochern gegenüber 85%).

Eine Abhängigkeit der Erwerbstechnik von Temperatur und Windstärke sowie geschlechtsspezifische Unterschiede in den Erwerbstechniken beim Buntspecht können nicht nachgewiesen werden (Tab. 2).

2.4. Fortbewegungsmuster bei der Suche nach tierischer Nahrung

Da aus dem Vorstehenden hervorgeht, daß sich im Nahrungserwerb und der Habitatnutzung der Spechte die zwei Perioden Winter (Nov.–Feb.) und Frühling/Sommer (April–Juni) unterscheiden, wird das Fortbewegungsmuster nur für diese zwei saisonalen Abschnitte getrennt behandelt. Die Art der Datenaufnahme hat zur Folge, daß ein «Aufenthalt an Ort» nur dann registriert wird, wenn der Specht während mindestens eines 15-sec.-Abschnittes (BE) am selben Ort verweilt. Da bei manchen der folgenden Berechnungen die Daten nicht unabhängig voneinander sind, wird in diesen Fällen auf statistische Tests verzichtet.

Es zeigt sich, daß der Buntspecht während ungefähr doppelt so vieler Beobachtungseinheiten an Ort verweilt wie der Mittelspecht (Tab. 8). Abb. 10 zeigt zudem, daß die Aufenthaltszeiten an einem einmal gewählten Ort sehr viel länger sein können als beim Mittelspecht (Winter $p < 0{,}01$, Frühling nicht signifikant). Der Buntspecht hat eine geringere Fortbewegungsgeschwindigkeit (ohne Einbezug der Aufenthalte an Ort und der Baumwechsel) als der Mittelspecht und legt zwischen zwei Aufenthalten eine geringere Strecke zurück. Berechnet unter Einbezug der Aufenthalte an Ort bewegt sich der Mittelspecht dop-

Tab. 8. Angaben über Aufenthalte an Ort und durchschnittliche Fortbewegungsgeschwindigkeit in einem Baum (ohne Baumwechsel). Nur Aufenthalte über 15 sec berücksichtigt (s. Text). Den Berechnungen liegen für Winter (W = Nov.–Feb.) und Frühling (F = April–Juni) beim Mittelspecht 647 resp. 249, beim Buntspecht 1350 resp. 388 BE zugrunde. – *Data on time spent staying at a place (1), average velocities (2 = without/3 = including stays) in a tree and mean distance between two stays (4). W = winter (Nov.–Feb.), F = spring (April–June).*

	D. medius		*D. major*	
	W	F	W	F
(1) An Ort (% BE)	37	23	62	46
(2) Geschwindigkeit ohne Aufenthalte (cm/15 sec)	69	71	62	50
(3) Geschwindigkeit inkl. Aufenthalte (cm/15 sec)	39	51	20	24
(4) Strecke zwischen zwei Aufenthalten (cm)	186	326	114	139

pelt so schnell fort als der Buntspecht (Tab. 8). Entsprechende Unterschiede zwischen den beiden Arten wurden für die Aufenthaltszeiten auf einem Baum und auf einem Ast gefunden (Tab. 7, 2.2.1.). Der Vergleich zwischen Winter und Frühling/Sommer ergibt, daß sich bei beiden Arten das Fortbewegungsmuster zu schnellerer Fortbewegung mit kürzeren Aufenthalten verändert.

Vertikalverschiebungen können anhand der Stratenänderung innerhalb eines Baumes überprüft werden. Entsprechend der theoretischen Erwartung (Norberg 1981) steigen beide Arten innerhalb eines Baumes signifikant häufiger, als daß sie sich abwärts bewegen, der Buntspecht in 17 von 19 ($p < 0{,}01$), der Mittelspecht in 23 von 24 Fällen ($p < 0{,}001$).

2.5. Nestlingsnahrung

Beim Simultanvergleich der Nestlingsnahrung an je einer Bruthöhle von Mittel- und Buntspecht konnten an 6 resp. 9 Tagen Nahrungsproben gesammelt werden. Da die Jungen beider Arten gleich alt waren, die Höhlen nur ca. 300 m voneinander entfernt lagen und sich die Nahrungsreviere der beiden Paare überlappten, kann angenommen werden, daß die Nahrung bei beiden Arten einem sehr ähnlichen Angebot entstammt. Die Bestimmung der Beutetiere erwies sich als recht schwierig, da sie

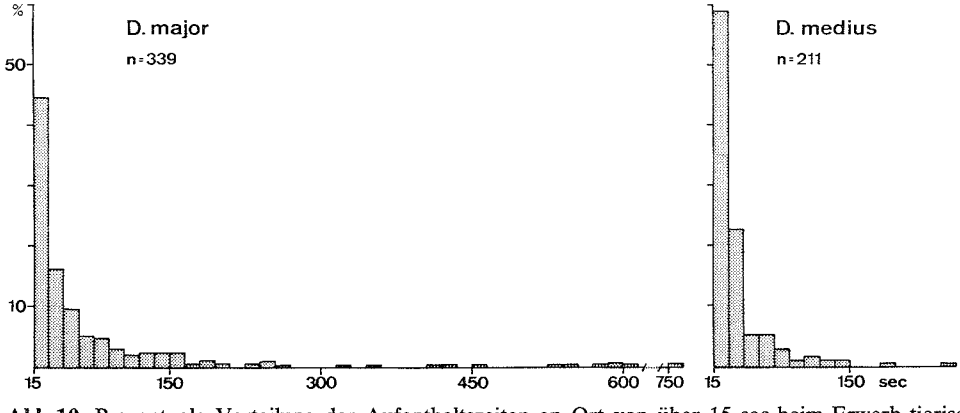

Abb. 10. Prozentuale Verteilung der Aufenthaltszeiten an Ort von über 15 sec beim Erwerb tierischer Nahrung (alle Monate zusammen). n = Anzahl Aufenthalte. – *Percentage distribution of time periods of stays over 15 sec while foraging animal food (all months combined). n = number of stays.*

Tab. 9. Zusammensetzung der Nestlingsnahrung im Simultanvergleich bei Mittel- und Buntspecht von 6 (4.–11.6.) resp. 9 (31.5.–10.6.) Tagen. – *Composition of the nestling diet of two simultaneously compared broods. The food has been collected on 6 days (4.–11.6.) with D. medius and on 9 days (31.5.–10.6.) with D. major.*

	D. medius n	%	*D. major* n	%
größer als 5 mm				
Lepidoptera				
Puppen/*pupae*	22	15	95	61
Raupen/*caterpillars*	90	62	38	24
(davon *T. viridana*)	(24)		(4)	
Imago	1			
Coleoptera				
Cantaris sp.	8	6		
unbest.	1		3	2
Heteroptera	1		1	
Mecoptera				
Panorpa sp.	2			
Nematocera				
Tipulidae	5	3	2	
Arachnida				
Araneae	3			
Opiliones	8	6	14	9
Myriopoda				
Lithobiidae			1	
Diplopoda			2	
Isopoda				
Glomerulus	5	3		
Total	146		156	
kleiner als 5 mm				
Hymenoptera				
Lasius niger	34		25	
unbest.			1	
Ameisenpuppen			48	
Homoptera				
Coccina	7			
Aphidina	3		~620	
Diptera				
Made	1			
Eier	10		4	

oft beschädigt und mit Speichel verklebt waren. Die Raupen konnten meist nur unbestimmbaren «Typen» zugewiesen werden, wobei sich außer bei *Tortrix viridana* keine Unterschiede in den Anteilen zwischen den beiden Spechtarten ergaben. Die Zusammensetzung der animalischen Nahrung blieb über die untersuchte Zeit etwa gleich und es wurden keine auffälligen Unterschiede von Tag zu Tag festgestellt.

Beide Arten verfütterten in erster Linie Tiere, die an der Oberfläche von Ästen und Blättern leben und somit durch Klauben gesammelt worden sein müssen. Unterschiede zwischen den beiden Arten ergaben sich bei den Blattläusen (Aphidina), die der Buntspecht absichtlich zusammengesucht haben muß, während sie bei der anderen Art mehr zufälligerweise ins Futter geraten sein können (Tab. 9). Beim Buntspecht fehlen Weichkäfer (*Cantaris* sp.), während sie beim Mittelspecht immerhin 6% der größeren Beutetiere ausmachen. Beim Mittelspecht fehlen Ameisenpuppen völlig.

Die Nestlingsnahrung der beiden Paare unterschied sich ferner im gegensätzlichen Verhältnis von Lepidopterenlarven zu -puppen. Dies ist möglicherweise durch die spätere Laubentwicklung der Eichen gegenüber anderen Laubbäumen bedingt (Ellenberg 1978: Abb. 46), wodurch die Eichen durchschnittlich noch mehr Lepidopteren im Raupenstadium aufweisen könnten. Der höhere Anteil an Eichenwicklern *Tortrix viridana* beim Mittelspecht (27% aller Raupen gegenüber 11% beim Buntspecht) deutet ebenfalls auf eine Präferenz für Eichen hin.

Gegen Ende der Nestlingszeit wurden an der Mittelspechthöhle Kirschen verfüttert (zwei Fruchtfleischstücke in den Nahrungsproben). Der Kot der Jungen war rot verfärbt, es fanden sich Kirschsteine in der Höhle und der Höhleneingang ähnelte einem «Kirschenmaul». Zu dieser Zeit konnten aber kaum mehr Nahrungsproben gesammelt werden, ohne ein verfrühtes Ausfliegen zu riskieren, so daß der Anteil dieser Nahrung nicht angegeben werden kann.

3. Diskussion

Pflanzliche Nahrung

Über den gesamten Winter hin spielt im Untersuchungsgebiet pflanzliche Nahrung beim Mittelspecht praktisch keine, beim Buntspecht eine geringe Rolle. Nur in guten Fruktifikationsjahren scheinen Hage-

buchensamen vom Buntspecht bis in den Winter hinein in größeren Mengen aufgenommen zu werden (Amann 1949). Obwohl meine Befunde auf Zeitanteilen der Nahrungssuche beruhen, scheinen die Buntspechte des Allschwiler Waldes weniger vegetabilische Nahrung aufzunehmen, als in Magenuntersuchungen aus den beiden Deutschland gefunden wurde (5–50%) und ähneln eher den Ergebnissen aus Ungarn und Südfrankreich (0–10%) (Glutz & Bauer 1980). Dies kann mit dem fast gänzlichen Fehlen von reproduktionsfähigen Koniferen im Allschwiler Wald erklärt werden.

Saftlecken ist für beide Arten nachgewiesen (Ahlén et al. 1978, Blume 1968, Gatter 1972, Haftorn 1971, Löhrl 1972, Ruge 1973, Turček 1954) und kommt fast ausschließlich im Frühling vor, wenn die Bäume energiereiche Reservestoffe mobilisieren (Glutz & Bauer 1980). Mit ca. 35% der Nahrungssuche für den Buntspecht entspricht mein Wert dem von Osmolowskaja (1946, zit. in Glutz & Bauer 1980), der ein Drittel angibt. Für den Mittelspecht wurde ein nur leicht geringerer Wert ermittelt. Fruchtfleisch von Kirschen ist beim Mittelspecht als Nestlingsnahrung nur von B. Moor (mündl.) nachgewiesen worden (von Löhrl 1972 vermutet).

Baumarten

Im Winter zeigen beide Arten eine deutliche Präferenz für Eichen (Tab. 3). Die häufige Hagebuche wird weitgehend gemieden. Während im Sommer der Buntspecht das Baumartenangebot gleichmäßiger nutzt, bevorzugt der Mittelspecht auch dann recht stark die Eichen. Dies wird durch den im Vergleich zum Buntspecht höheren Anteil an Eichenwicklern in der Nestlingsnahrung bestätigt. Auch im Nationalpark Białowieża in NE-Polen wird die Nahrung zur Brutzeit zu 66% (n = 41) auf Eichen gesammelt, obwohl diese nur 30–50% der Deckung der Baumschicht ausmachen (eigene Beob.). In Schweden wird die Sommernahrung hauptsächlich in Eichenbeständen gesucht, die Bruthöhle aber oft in anderen Laubholzbeständen angelegt (Ahlén et al. 1978). Die außerordentlich enge Biotopbindung an Alteichenbestände belegt zusätzlich die Abhängigkeit des Mittelspechts von Eichenarten (s. 4.).

Die Gründe dafür sind mindestens für den Winter in der spezialisierten Ernährungsweise zu suchen. Die rein insektivore Ernährung durch Stochern gründet auf einem reichen Angebot an überwinternden Insekten in Ritzen und grobrissiger Borke, das ohne Hacken durch die weit vorstreckbare Zunge (s. unten) erreicht werden kann. Die Baumarten mit der grobrissigsten Borke, den meisten abgestorbenen Ästen und gleichzeitig der reichsten Fauna an überwinternden Arthropoden (Brauns 1970, Southwood 1961) sind in Mitteleuropa die Eichen. Die Abhängigkeit des Mittelspechts von Eichen im Sommer ist schwieriger zu erklären und soll später gestreift werden.

Die Beziehung zwischen grobrissiger Borke und dem Stochern als Erwerbstechnik wurde ebenfalls bei *D. pubescens* (Williams 1980) gefunden, wo das ♀ häufiger stochert, dickere Äste und grobborkigere Baumarten aufsucht als das öfter hackende ♂. Travis (1977) mißt bei derselben Art der Borkenstruktur eine große Bedeutung beim saisonalen Nahrungswechsel bei, indem im Winter eine Abhängigkeit zwischen stark strukturierter Rinde und der Nutzung durch Spechte besteht, nicht aber im Sommer. Jackson (1979) diskutiert die Baumstammstruktur im Hinblick auf ein mögliches Insektenangebot.

Durch die Spezialisation des Mittelspechts auf grobborkige Bäume wird auch verständlich, daß er auf den offensichtlich weniger geeigneten Baumarten tiefere, d. h. ritzenreichere Straten aufsucht und die Esche gegenüber der noch glatter berindeten Hagebuche zu bevorzugen scheint. Für den Buntspecht scheinen die Eichen besonders attraktiv, da sie im Untersuchungsgebiet auch die größte Anzahl an toten Ästen aufweisen. Im Sommer, wenn andere Nahrung und Erwerbstechniken überwiegen, verlieren sie an Bedeutung.

Straten

Im Winterhalbjahr konzentriert sich die Nahrungssuche des Buntspechts auch in anderen Gebieten (*D. m. pinetorum* und *D. m. major* in Laub- und Nadelwald) konstant auf den oberen Kronenbereich (Hogstadt 1971, Skoczylas 1961, Winkler 1979a). Der Mittelspecht wurde auch anderswo in durchschnittlich tieferen Baumschichten angetroffen als der Buntspecht (Ahlén et al. 1978, Bühler 1976, Winkler 1973). Hier ist erwartungsgemäß das größte Angebot an Ritzen und grobrissiger Borkenoberfläche zu finden. Wie aber die unterschiedliche Stratennutzung im Februar 1977 und 1979 anzeigt, kann bei großem Angebot an Ritzen (Astabbrüche) in ungewöhnlicher Strate die Nutzung dorthin verlegt werden.

Im Frühling und Sommer wird nach meinen Daten vom Mittelspecht hauptsächlich die Krone aufgesucht. Ob dies immer in diesem Umfang geschieht, kann nicht beurteilt werden, da die Bruchstellen des Eisregens die Nahrungssuche immer noch beeinflußten. Von Ahlén et al. (1978) wurde die Art in Südschweden im Frühling vor allem im untersten Viertel beobachtet, was mit dem Aufsteigen überwinternder Insekten in Zusammenhang gebracht wird; von Conrads (1975) zur Brutzeit vor allem im Kronenbereich; von Steinfatt (1940) zur Brutzeit an Stämmen und dickeren Ästen; von Zollinger (1933) zur Brutzeit an den äußersten Zweigspitzen; von Feindt & Reblin (1959) am Stamm, Ästen, dünnen Zweigen und Blättern. Es ist anzunehmen, daß die Stratenwahl im Sommer stark vom Nahrungsangebot an nicht ritzengebundenen Insekten beeinflußt wird; so ist bei Eichenwickler-Gradationen ein Aufsteigen in die Wipfelregion zu beobachten (Abb. 201 in Glutz & Bauer 1980). Der Buntspecht ist im Frühling häufiger als der Mittelspecht am Boden anzutreffen (s. auch Winkler 1973), aber auch hier an totes Holz gebunden und sucht neben der Krone auch die Stammregion auf (s. auch Edington & Edington 1972, Skoczylas 1961).

Astdurchmesser und Astzustand

Die Nutzung dicker Äste durch den Mittelspecht, die wahrscheinlich selektiv aufgesucht werden, ist ebenfalls mit der Spezialisation auf Ritzen und grobe Borke erklärbar und wurde auch in anderen Gebieten gefunden (Ahlén et al. 1978, Bühler 1976, Winkler 1973). Der Buntspecht hingegen nutzt vor allem dünnere tote Äste. Da keine Angaben über deren Angebot vorliegen, ist nicht zu entscheiden, ob er die toten Äste gleichmäßig nutzt oder eine Präferenz für dünne Äste zeigt. Es ist jedoch denkbar, daß er im Gegensatz zum Weißrückenspecht *D. leucotos* sowohl für Stochern als auch für tiefreichendes Hacken an dicken toten Ästen vom Zungen- und Schädelbau her nicht genügend angepaßt ist (s. unten und Leiber 1907).

Obwohl beide Arten vor allem tote Äste nutzen (s. auch Ahlén et al. 1978), machen die unterschiedliche Astdickennutzung innerhalb derselben Straten, aber auch die unterschiedlichen Erwerbstechniken und Fortbewegungsmuster wahrscheinlich, daß bedeutende Unterschiede in der animalischen Nahrung bestehen. Die wenigen zwischenartlich vergleichbaren Magenanalysen vom Winter unterstützen dies einigermaßen (Csiki 1905, Glutz & Bauer 1980): Beim Mittelspecht überwiegen stamm- und rindenbewohnende Arthropoden, wobei der Breitrüßler *Anthribus variegatus,* der in Rindenritzen ruht, in den Magenproben aus Ungarn am häufigsten auftritt, gefolgt von Ameisen der Gattungen *Lasius* und *Myrmica* (Csiki 1905). Beim Buntspecht finden sich in erster Linie xylophage Coleopteren und Ameisen, wobei in den wahrscheinlich am vergleichbarsten ungarischen Magenproben Ameisen der Gattungen *Formica* und *Lasius* zahlenmäßig dominieren (Csiki 1905).

Für beide Arten werden lebende Äste, auf welchen in erster Linie gestochert wird, nur bei größerem Durchmesser, d.h. bei rissigerer Borke mit eventuellen Verletzungen, wichtig. Dies wird einerseits durch die Bevorzugung von dicken Ästen bei den lebenden Ästen deutlich, andererseits durch

die längere Aufenthaltszeit auf dickeren lebenden Ästen sowie auf dünnen toten Ästen im Vergleich zu dünnen lebenden Ästen. Im Frühling und Sommer wird ein breiteres Spektrum an Astdicken genutzt, wobei lebende Äste an Bedeutung gewinnen.

Erwerbstechnik und Fortbewegungsmuster
Die unterschiedlichen Erwerbstechniken von Mittel- und Buntspecht wurden schon früher erkannt (Ahlén et al. 1978, Blume 1968, Sutter in Glutz 1962, Voous 1962, Winkler 1973) und fanden in den Bezeichnungen «Hackspecht» und «Suchspecht» ihren Ausdruck. Sie weisen besonders deutlich auf die verschiedenen ökologischen Situationen der beiden Arten hin und zeigen zusammen mit dem Fortbewegungsmuster, daß der Mittelspecht eine schnell absuchende, mal hier mal dort stochernde Art ist, die kaum längere Zeit am selben Ort Nahrung findet. Die Erwerbstechnik und das Fortbewegungsmuster entsprechen bestens der in Ritzen verteilten Nahrung. Der Buntspecht hingegen verweilt als Hackspecht längere Zeit an bestimmten Stellen, die von unter der Rinde oder von holzbewohnenden xylophagen Insekten befallen sind. Je nach Substrat wechseln aber die Erwerbstechniken bei beiden Arten: So kommt auf lebenden Ästen öfter Stochern vor als auf toten (s. auch Jackson 1970) und an dünnen Zweigen und Blättern hauptsächlich Klauben. Auch Naumann (1905) beschreibt den Mittelspecht als wesentlich gewandter als den Buntspecht. Die unterschiedliche Fortbewegungsweise bei der Nahrungssuche im Winter, zusammen mit der etwas verschiedenen Silhouette, erlaubt dem geübten Beobachter in den meisten Fällen sogar die Artbestimmung ohne Gefiederkennzeichen auf große Distanz.

Wetterabhängigkeit
Im Gegensatz zu Grubb (1975) konnte in dieser Arbeit keine einfache und deutliche Abhängigkeit der Straten- und Astdurchmessernutzung von Temperatur und Wind nachgewiesen werden. Dies könnte dadurch bedingt sein, daß die Windgeschwindigkeiten und Temperaturen nicht direkt im Untersuchungsgebiet gemessen, sondern einer 2–3 km entfernten Wetterstation entnommen wurden und daß aus dem ganzen Wetterfaktorenkomplex nur einfache Abhängigkeiten von zwei Faktoren untersucht werden konnten. Hingegen scheinen bei schnee- oder eisbedeckten Bäumen beide Arten öfter zu stochern, in gegenläufiger Weise andere Baumarten zu nutzen und der Buntspecht vermehrt auf die Unterseite der Äste zu wechseln. Unter der plausiblen Annahme, daß Schnee die Nahrungssuche erschwert, kann die Taktik des Buntspechts so verstanden werden, daß er vermehrt auf die nahrungsreicheren Eichen überwechselt, dort besonders die schneefreie Unterseite der Äste aufsucht und zudem sein Spektrum an Erwerbstechniken erweitert, indem er mehr stochert. Dem Mittelspecht scheint es wahrscheinlich von der schnelleren, absuchenden Fortbewegungsweise her nicht möglich zu sein, die Astunterseiten intensiver zu nutzen. Eine mögliche Erklärung dafür, daß er weniger Eichen aufsucht, könnte darin liegen, daß die grobrissige Borke dieser Baumarten den Schnee besser hält. Doch müssen weitere Untersuchungen über wetterabhängiges Nahrungssuchverhalten zeigen, ob sich diese Resultate und Hypothesen bestätigen lassen.

Ökologischer Sexualdimorphismus beim Buntspecht
Wie Winkler (1979a) für *D. m. pinetorum* und Hogstad (1978) für *D. m. major* konnte auch diese Untersuchung für den Buntspecht keine ökologischen Unterschiede zwischen den Geschlechtern nachweisen. Hypothesen, die den ökologischen Sexualdimorphismus als Reduktion intraspezifischer Konkurrenz erklären, werden z.B. von Hooper & Lennartz (1981), Selander (1966) und Winkler (1979a) diskutiert. Eine Alternative zum ökologischen Sexualdimorphismus, der insbesondere bei Arten vorkommt, die paarweise oder zu mehreren ein Territorium belegen (Hogstad 1976b,

Hooper & Lennartz 1981), wäre im Winter die Besetzung individueller Nahrungsterritorien. Dies ist für *D. m. major* in Nadelwaldgebieten belegt (Hogstad 1976b, Kalela 1958, Pullainen 1963, Rychlik 1979, Skoczylas 1961, Virkkunen 1967), doch liegen auch konträre Beobachtungen vor (s. Glutz & Bauer 1980), und aus Laubwaldgebieten fehlen offenbar Angaben. Zur Brutzeit fand Hogstad (1976a, 1977) bei *P. tridactylus* mit abnehmendem ökologischen Geschlechtsdimorphismus eine horizontale Aufteilung des Territoriums zwischen den Geschlechtern. Dies habe ich an zwei Bruthöhlen des Mittelspechts in NE-Polen ebenfalls beobachtet, jedoch nicht an zwei Bruthöhlen des Buntspechts. Vergleichende Untersuchungen zu diesem Problemkreis an verschiedenen Spechtarten wären von großem Interesse.

Saisonale Variation

Der untersuchte Zeitraum läßt sich in die unbelaubte (Nov.–Feb.) und belaubte Jahreszeit (April–Juni) aufteilen, wobei der März als Übergangszeit mit zusätzlich pflanzlicher Nahrung ausgeklammert wird. Die vorliegenden Daten zeigen, daß dem jahreszeitlichen Wechsel entsprechende Umstellungen in der Habitatnutzung und in den Erwerbstechniken einhergehen, indem sich beide Arten im Winter stereotyper, spezialisierter oder «spechttypischer» (Conner 1979) verhalten als im Sommer, wie das auch bei anderen Spechtarten gefunden wurde (z. B. Conner 1979, Hogstad 1977, Hooper & Lennartz 1981, Jackson 1970, Travis 1977, Willson 1970, Winkler 1979b). Winkler (1979b) unterscheidet als Extremfälle zwei Strategien der Nahrungssuche: «Schematisierte» Nahrungssuche (geringe Diversität der Verhaltenselemente) hängt oft mit morphologischen Adaptationen zusammen und wird in Umweltsituationen angewendet, in denen ein gleichförmiges, aber meist spärliches Nahrungsangebot effizient ausgenutzt werden muß. Opportunistische Nahrungssuche (höhere Diversität der Verhaltenselemente) ist oft mit einer geringeren Adaptation morphologischer Strukturen verbunden, was durch ein reiches, zeitlich aber wechselndes Nahrungsangebot kompensiert wird.

Abb. 11 zeigt, daß im Winter die Nahrungssuche beider Arten in der Nähe der ersten Strategie anzusiedeln ist: Die Nahrung wird praktisch nur mit einer Erwerbstechnik aufgenommen. In dieser Jahreszeit erscheinen beide Arten in bezug auf die Habitatnutzung spezialisiert, besonders was die Baumarten und Astdurchmesser betrifft. Im Sommer wechselt der Buntspecht auf eine opportunistischere Strategie. In bezug auf die Habitatnutzung erscheint er mehr als Generalist, indem die Baumartennutzung praktisch keine Präferenz mehr erkennen läßt und Straten sowie Astdurchmesser gleichmäßiger genutzt werden. Der Mittelspecht scheint hingegen weniger stark zur opportunistischen Strategie überzugehen (Abb. 11), doch wird die Diversität der Erwerbstechniken wahrscheinlich zur Brutzeit ebenfalls höher (Abb. 9 und 2.5.). Eine bedeutend stärkere Spezialisation als beim Buntspecht besteht hinsichtlich der Habitatnutzung, besonders was die Baumarten betrifft. Der saisonale Wechsel äußert sich hauptsächlich im Wechsel zu höheren Straten und lebenden Ästen. Über den ganzen jahreszeitlichen Zeitraum betrachtet erscheint der Buntspecht flexibler, anpassungsfähiger oder opportunistischer als der Mittelspecht, was sich – über das ganze Verbreitungsareal betrachtet – in einem außerordentlich breiten Biotopspektrum verbunden mit einem ebenfalls breiten Nahrungsspektrum äußert (s. Glutz & Bauer 1980).

Für die schwächeren saisonalen Umstellungen des Mittelspechts sind besonders die geringere Diversität in den Erwerbstechniken sowie das auch aus anderen Gebieten beschriebene Festhalten an Eichen im Sommer verantwortlich. Dies würde bedeuten, daß der Mittelspecht den sommerlichen Nahrungsreichtum an oberflächenbewohnenden Arthropoden ähnlich wie im Winter durch Stochern an den nahrungsreichsten Baumarten nutzt, was die Präfe-

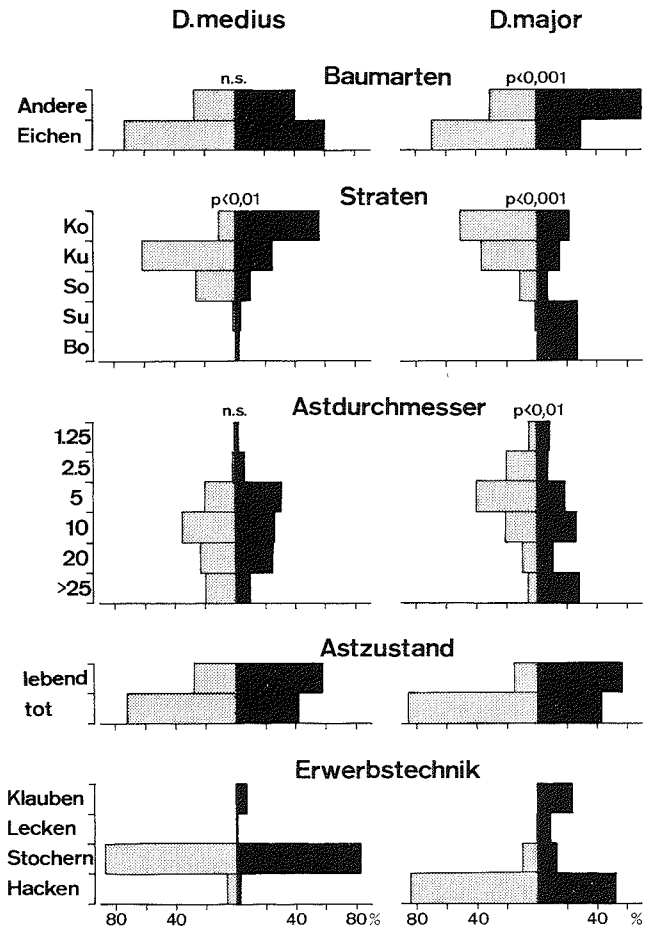

Abb. 11. Übersicht über den saisonalen Wechsel in der Habitatnutzung bei der Suche nach tierischer Nahrung und in den Erwerbstechniken vom Winter (Nov.–Feb. = punktiert) zum Frühling/Sommer (April–Juni = schwarz). Die Darstellungen basieren für Winter resp. Sommer auf ca. 1000 resp. 450 BE beim Mittel- und 1890 resp. 540 BE beim Buntspecht. Die Signifikanzschranken für den Eichenanteil, die Straten und Astdurchmesser für Unterschiede zwischen Winter und Sommer (n.s. = nicht signifikant) basieren für den Mittelspecht/Buntspecht auf 203/216 resp. 100/88 aufgesuchten Bäumen und 60/80 resp. 50/40 BSq. – *Seasonal shifts in habitat utilization while feeding on animal food and in feeding techniques from winter (Nov.–Feb. = hatched) to spring/summer (April–June = black).*

renz für Eichen einigermaßen plausibel erscheinen ließe. Demgegenüber berichten aber manche Autoren, daß der Mittelspecht in stärkerem Maße als der Buntspecht an dünnen Zweigen hängt und dort seine Nahrung sucht (Blume 1968, Feindt & Reblin 1959, Rüger 1968, Zollinger 1933). Da es bei belaubten Bäumen nahezu unmöglich wird, längere Beobachtungssequenzen zu erhalten, können die Daten dieser Arbeit die unteren Straten und allenfalls auch gewisse Erwerbstechniken überrepräsentieren. Desgleichen gilt für die oft nicht systematisch erhobenen Beobachtungen anderer Autoren, daß sie eventuell besonders auffällige Verhaltensweisen überbewerten. Es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, über die Habitatnutzung und den Nahrungserwerb des Mittelspechts im Sommer Klarheit zu schaffen, wobei insbesondere auf eine repräsentative Datenaufnahme (s. 1.3.) und auf häufige Beutetiere (z.B. Eichenwickler-Gradationen) zu achten ist.

Morphologische Adaptationen

Die bei «schematisierter» Nahrungssuche auftretenden «spechttypischen» Verhaltensformen zeigen oft Korrelate in spezialisierten, adaptiven morphologischen Strukturen (Winkler 1979b), die hier im Vergleich zum Buntspecht für den Mittelspecht

kurz gestreift werden sollen. Der Mittelspecht besitzt einen für das Stochern hochentwickelten Zungenapparat (Leiber 1907), dessen Zungenbeinhörner bis zum Schnabelansatz reichen (Länge des gesamten Zungenapparates nach eigenen Messungen an je einem Exemplar 8,75 cm gegenüber 8,05 cm beim Buntspecht), dessen Zungenspitze spezialisierter ist und dessen Schleimdrüsen größer sind. Der Schädel ist zudem relativ schmaler und länger, wobei der Oberschnabel besonders langgezogen und mit einer weniger dicken Ramphothek bedeckt ist (Rüger 1972). Der Winkel der Schädelbasis zum Oberschnabel, der bei Hackspechten besonders groß ist (Bock 1966, Burt 1930, Spring 1965), beträgt beim Mittelspecht nur 160° (n = 2) gegenüber 168° (167–169°, n = 7) beim Buntspecht (gemessen am Winkel der Jochbeinstäbe zum Unterrand des Oberschnabels, eigene Messungen). An der Kiefermuskulatur konnten keine Unterschiede zwischen den beiden Arten gefunden werden (eigene Untersuchungen). Hingegen zeigt das Hals-Skelettmuskelsystem beim Buntspecht starke Anpassungen ans Hacken, während der Mittelspecht Anpassungen für differenzierte Stocherbewegungen aufweist (Jenni 1981). Die Zehen-, Bein- und Schwanzmuskulatur ist beim Mittelspecht schwächer. Der Oberschenkel ist verkürzt, die mittleren Steuerfedern verlängert, die Fußspanne vergrößert und die Krallen länger und dünner, was wiederum als Anpassungen ans Klettern ohne Hacken gedeutet werden kann (Naumann 1905, Rüger 1972).

Ökologische Unterschiede und Konkurrenz

Die beiden Spechtarten unterscheiden sich insbesondere im Winter in der Habitatnutzung (Straten und Astdurchmesser), in den Erwerbstechniken und im Fortbewegungsmuster. Die Trennung nimmt bei manchen Parametern von November bis Februar zu (Tab. 5). Im Sommer besteht trotz ähnlicheren Erwerbstechniken und ähnlicher Nahrung eine gewisse Trennung in bezug auf Baumarten und Stratenwahl. Eine Abnahme der Überlappung während des Winters wurde interspezifisch z.B. auch von Gibb (1954), Hogstad (1971) und Newton (1967) sowie intraspezifisch z.B. von Hogstad (1977) und Hooper & Lennartz (1981) gefunden. Eine ausgeprägte Trennung zu einer Zeit, in welcher eine «schematisierte» Nahrungssuchstrategie zur Anwendung kommt, die bei spärlicher, effizient auszunutzender Nahrung angewendet wird (Winkler 1979b), steht im Einklang mit dem Gause'schen Prinzip, das fordert, daß sich insbesondere nahe verwandte Arten in bezug auf gemeinsame Ressourcen, die sich limitierend auf den Bestand auswirken, ökologisch unterscheiden müssen, um syntop existieren zu können (Miller 1967, Fretwell 1972).

Von Miller (1967) werden zwei extreme Formen von Konkurrenz unterschieden: Der Zugang zu einer benötigten Ressource wird durch die Rivalenart verhindert (Interferenz) oder die gemeinsame Ressource ist beiden Arten zugänglich (exploitation); dabei fallen nur jene gemeinsamen Ressourcen unter die biologische Konkurrenz, die sich limitierend auf den Bestand auswirken. Interferenz kommt beim Mittel- und Buntspecht in bezug auf das Aktionsgebiet nicht vor: Beide Arten dulden sich über das ganze Jahr. Zur Brutzeit sind stark überlappende Reviere mit nahe beieinanderliegenden Bruthöhlen nicht außergewöhnlich (Jenni 1977). Die Aktionsgebiete werden mit unterschiedlichen Kommunikationsmitteln abgegrenzt, die die andere Art nicht «versteht» (Winkler 1973, Jenni 1977). So konnte zwischen November und Februar viermal beobachtet werden, wie je ein Bunt- und Mittelspecht bis zu 15 min lang ein bis wenige Meter voneinander entfernt völlig unbeteiligt nach Nahrung suchten. Zwei weitere Beobachtungen betrafen einen Buntspecht, der dieselbe Stelle aufsuchte, die ein Mittelspecht eine halbe Minute zuvor verlassen hatte. Im einen Fall blieben die beiden Arten ca. 10 min auf demselben Baum. Zwei Beobachtungen zwischen Februar und April betrafen einen Buntspecht und eine Beobachtung einen

Mittelspecht, die unbeteiligt weiter nach Futter suchten, als zwei oder drei Individuen der anderen Art unter sich Streitigkeiten austrugen. Nur zweimal wurde ein Mittelspecht von einem Buntspecht bei der Nahrungssuche verscheucht (davon einmal beim Saftlecken), ähnlich wie beide Spechtarten bisweilen andere Vogelarten wegscheuten, indem sie genau an die Stelle flogen, an der die andere Art saß, ohne sich aber weiter um sie zu kümmern oder zu drohen (eigene Beob.).

Andererseits kommt Nisthöhlenkonkurrenz vor (z.B. Conrads 1975, eigene Beob.), wobei der Mittelspecht dem Buntspecht unterlegen ist. Besonders wenn andere Arten wie z.B. der Star (Ahlén et al. 1978, Löhrl 1956) einen zusätzlichen Druck ausüben, mag Nisthöhlenkonkurrenz eine gewisse Rolle spielen.

Die Frage, ob heute Konkurrenz in bezug auf die Nahrung (exploitation) besteht, ist nicht zu beantworten (siehe z.B. Miller 1967, Colwell & Futuyma 1971). Dazu müßten die fundamentalen Nischen beider Arten untersucht werden können oder Eingriffe in das System der beiden Populationen vorgenommen werden (Hallet & Pimm 1979, Williams & Batzli 1979, Williams 1980). Die Trennung hinsichtlich der Nahrungssuche scheint aber gerade im Winter so stark und durch morphologische Adaptationen festgelegt, daß Nahrungskonkurrenz im heutigen Zustand zumindest unwahrscheinlich ist (s. auch Winkler 1973).

4. Zur Verbreitungsgeschichte des Mittelspechts

Aus dem vorhergehenden ergibt sich, daß der Mittelspecht der größte Vertreter der insektenfressenden Standvögel Mitteleuropas ist, die sich auch im Winter rein insektivor ernähren und dabei nicht auf Spezialnahrung wie xylophage Insekten (Schwarzspecht *Dryocopus martius,* Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* und Buntspecht) oder Ameisen (wie Grünspecht *Picus viridis* und Grauspecht *P. canus*) zurückgreifen, sondern das Angebot von mehr oder weniger verteilt in Ritzen überwinternden Insekten nutzen. Dies beschränkt sein Vorkommen auf produktive Laubwälder mit grobborkigen Laubhölzern, die allein ein größeres und konstanteres Angebot an solchen Insekten aufweisen (Brauns 1970, Southwood 1961).

Im gesamten heutigen Verbreitungsgebiet ist der Mittelspecht denn auch an Eichenwälder gebunden und vermag trotz ihres starken Rückgangs nicht auf andere Habitate auszuweichen. Nur in Gebieten mit größeren Vorkommen werden im Anschluß an Eichenwälder auch Parks, extensive Obstbaugebiete und Waldteile mit geringem Eichenanteil (nur in der Brutzeit?) besiedelt (Glutz & Bauer 1980). Einzelne Autoren geben aus dem südlichen Teil des Areals andere Biotope an, die aber meist ebenfalls grobborkige Laubbäume enthalten: Auf Lesbos Edelkastanienbestände (Löhrl 1965), in Südwestanatolien Trokkenwälder (welcher Zusammensetzung?) und Olivenhaine (Rokitansky & Schifter 1971, Vittery 1972, Beaman 1978), in den Pyrenäen an Walnußbäumen (Witherby 1922), im Kaukasus in Buchenwäldern (ohne Eichen?) (Dement'ev 1966). Im primären Urwald von Białowieża besiedelt der Mittelspecht das Querco-Carpinetum in höherer Dichte (1 Paar/10 ha) als der Buntspecht (0,5 Paare/10 ha) (Tomiałojc, Walankievicz & Wesołowski in Vorb.). Es entsteht der Eindruck, daß der Mittelspecht in den reifen Waldteilen des Querco-Carpinetums heimisch ist, während der Buntspecht, zumindest in Jahren allgemein geringer Dichte, die Randzonen und die wenigen ehemaligen Schlagflächen dieses Waldtyps besiedelt (eigene Beob.).

Unter der Annahme, daß die enge Biotopbindung des Mittelspechts an grobborkige Laubbäume, insbesondere Eichen, auch in früheren Epochen in ähnlichem Ausmaß bestand, kann versucht werden, anhand der Paläobotanik die Verbreitungsgeschichte zu rekonstruieren. Die palynologischen Befunde (s. Zusammenfassung in Frenzel 1968) zeigen folgendes: Mit der zunehmenden Abkühlung im ausgehenden

Pliozän (Reuver B) wurde das Areal der Eichenarten durch eine kontinentale Nadelwaldzone in zwei disjunkte Teilareale in Europa und Ostasien gespalten. In jedem der genauer bekannten Interglaziale blieben diese zwei Teilareale thermophiler Laubhölzer auch während der jeweiligen Klimaoptima durch kontinentale Taiga-, Waldsteppen- oder Steppenvegetation getrennt. Besonders während der beiden Interglaziale Cromer und Eem beherrschten während langer Zeiträume reiche Eichen-Ulmenwälder die Landschaft Europas.

Da das Areal des Mittelspechts auf die Westpaläarktis beschränkt ist und auch keine nahe verwandte Form in Ostasien vorkommt (Voous 1947), kann angenommen werden, daß sich die Art nach der Zweiteilung des Eichenareals in den Laubwäldern der Westpaläarktis entwickelt hat. Um zu entscheiden, ob sich dies schon am Ende des Pliozäns oder während einer der folgenden Eiszeiten vollzogen hat, wären genau datierte Fossilfunde nötig. Von den älteren Mittelspechtnachweisen wird jedoch lediglich angegeben, daß sie aus dem Diluvium stammen (Brodkorb 1971). Die Datierung – wie u. U. auch die Bestimmung – der fossilen Mittel- und Buntspechtfunde aus Ungarn (Capek 1917), die aus dem Präglazial (oberes Pliozän) stammen sollen, verdient sicherlich eine Überprüfung, da vor den bekannten vier Eiszeiten noch mindestens zwei weitere Kälteperioden nachgewiesen wurden (Frenzel 1968) und die Angaben zur Datierung ungenau sind. Der Vorschlag von Voous (1947), daß sich die Art während der «ersten» Eiszeit (Günz) vom Buntspechttyp abgetrennt habe, ist durch die neue Einteilung der Eiszeiten ebenfalls neu zu überdenken. Das heutige weitgehende Fehlen in den Eichenwäldern Nordafrikas und Südwesteuropas deutet auf ein südosteuropäisch-kleinasiatisches Rückzugsgebiet während der letzten Eiszeit (Voous 1947). Aber auch dort, wie in Südwesteuropa, waren Laubwälder während des Hochstandes der Vergletscherung selten (Beug 1967, Butzer 1971, Frenzel 1968, Oldfield 1964, Van Zeist 1963).

Mit der Ausbreitung des Eichenmischwaldes (Eichen, Ulmen, Linden) im Postglazial, ab ca. 7000 v. Chr. (Firbas 1949), ist auch mit einer Wiederausbreitung des Mittelspechts über den Großteil Europas zu rechnen. Zur Zeit des nacheiszeitlichen Wärmeoptimums hatte diese Vegetation eine weit größere Verbreitung als sie heute unter ungestörten Verhältnissen zeigen würde und war der beherrschende Waldtyp (Firbas 1949). Da die drei vorherrschenden Baumarten des Eichenmischwaldes eine grobrissige Borke besitzen und auch während der Eiszeiten eine ähnliche Geschichte und unter den Laubbäumen die größte Bedeutung hatten, kann der Mittelspecht als Art verstanden werden, die sich an diesen damals weit verbreiteten Waldtyp optimal angepaßt hat und zu dieser Zeit ihre größte Verbreitung erreichte.

Die Ausbreitung der Buche (ab ca. 2500 v. Chr.), die bis dahin kaum auftrat, und anderer für den Mittelspecht ungünstiger Baumarten wie Tanne, Hagebuche und Fichte drängte zusammen mit einem Temperaturrückgang den Eichenmischwald zurück (Firbas 1949). Weitere Einbußen erlitt die Verbreitung des Mittelspechts wahrscheinlich auch durch die ersten großen Rodungen in der Römer- und Karolingerzeit. Im Mittelalter wurden die Eichen allerdings stark gefördert und erlangten in den Schweinemastwäldern eine große Bedeutung (Ellenberg 1978, Walter 1973). Noch heute ist der Mittelspecht in solchen alten Hudewäldern (Ruge 1971) und Mittelwäldern (Bühler 1976, Ferry & Frochot 1970) besonders häufig. Seit dem 18. Jahrhundert (Kartoffelanbau, Industrialisierung) sind diese sekundären wie auch die verbliebenen primären Eichenwälder vielerorts zuerst durch Buchenhochwälder, später durch Nadelholzforste ersetzt worden (Walter 1973). Im südlichen Teil des Areals des Mittelspechts wurden die Eichenwälder schon in frühgeschichtlicher Zeit stark zurückgedrängt.

Weil die ursprünglichen sowie viele anthropogen bedingten Eichenwälder auf landwirtschaftlich wertvollen Böden wach-

sen und gerodet wurden, und weil die verbliebenen Eichenwälder immer noch durch schnellwüchsigere Baumarten, insbesondere Nadelhölzer, ersetzt werden, bleiben dem Mittelspecht heutzutage nur noch Reste seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes übrig: Ursprüngliche, eutrophe oder mesotrophe Eichenwälder (Balkan, Pannonien, Reliktvorkommen z.B. in Polen) sowie anthropogene Eichenwälder (in Auen sowie übriggebliebene Hude- und Mittelwälder) (s. Glutz & Bauer 1980).

5. Folgerungen für den Schutz des Mittelspechts

Auch heute sind die übriggebliebenen, für den Mittelspecht geeigneten Eichenwälder in Mitteleuropa von Vernichtung und forstlichen Veränderungen bedroht:

(1) Die Verkürzung der Umtriebszeit bedingt, daß alte Eichen mit zahlreichen abgestorbenen Ästen und rissiger Borke verschwinden, die für den Mittelspecht von größter Bedeutung sind (diese Arbeit).

(2) Die Ausdünnung der Eichen und die Beimischung von anderen Baumarten, insbesondere von Nadelhölzern, zusammen mit der Umwandlung der Mittelwälder in Hochwälder hat eine Verschlechterung des Habitats zur Folge (Müller 1982).

(3) Der parzellenweise Ersatz durch andere Baumarten splittert die Eichenwälder in Kleinvorkommen auf, die für den Mittelspecht nicht mehr bewohnbar sind. So liegen die Siedlungsdichtewerte in geeigneten Habitaten in Mitteleuropa um 1 Brutpaar pro 10 ha (0,3–2,4) (Glutz & Bauer 1980). Kleinere Eichenwaldflächen, die von anderen Vorkommen isoliert sind, werden aber auch dann kaum mehr besiedelt, wenn sie die Mindestgröße für ein Mittelspechtpaar weit überschreiten (Müller 1982).

In der Schweiz sind Eichenwälder heute auf wenige Regionen beschränkt und machen weit unter 5% der Waldfläche aus (Imhof 1965). Die Erhaltung der Eichenwälder mit den von Müller (1982) vorgeschlagenen Maßnahmen, sollte also auch aus ökonomischen Gründen durchaus vertretbar sein. Schütz (1979) zeigt auf eindrückliche Weise, daß viele Vorurteile (betreffend Wuchsleistung, Verjüngung etc.) aus forstlicher Sicht gegenüber den Eichen unbegründet sind und daß Eichen auch forstlich erwünscht und wirtschaftlich interessant sind.

Die Erhaltung und Förderung von Eichenwäldern mit Maßnahmen, die den oben genannten Bedrohungen für den Mittelspecht entgegenwirken (s. auch Müller 1982), erlaubt zugleich die Erhaltung unserer arten- und individuenreichsten Vogelgemeinschaft (s. Glutz 1962) und sollte ein vordringliches Ziel des Vogelschutzes sein. Der Mittelspecht bedarf dieses Schutzes in besonderem Maß. Sein Bestand ist im ganzen Verbreitungsgebiet rückläufig (Glutz & Bauer 1980). In der europäischen Avifauna ist er der typischste und am stärksten spezialisierte Bewohner einer außerordentlich reichen Waldvegetation, die in früheren Zeiten weit verbreitet war und nur für Mitteleuropa eigen und charakteristisch ist.

Dank. Diese Arbeit ist ein neubearbeiteter und erweiterter Teil meiner Diplomarbeit am Zoologischen Institut der Universität Basel; letztere entstand unter der Leitung von Dr. D. G. Senn und Dr. B. Bruderer, denen ich für die Betreuung danke. M. Kappeler überließ mir für die Feldarbeit einen Zeitgeber, Prof. E. Batschelet beriet mich in statistischen Fragen, H. P. Pfister, Dr. L. Schifferli und Dr. E. Sutter sahen das Manuskript kritisch durch, Frl. K. Wirz und R. Lévêque besorgten die Übersetzungen ins Englische und Französische und Frau R. Keller schrieb das Manuskript ins Reine. Ihnen allen bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung, Résumé, Summary

In einem Eichen-Hagebuchenwald (Querco-Carpinetum) bei Basel wurden syntope Mittel- und Buntspechte hinsichtlich Habitatnutzung (Baumarten, Straten, Astdurchmesser, Astzustand, Neigung der Unterlage und Position des Spechtes), Nahrungserwerbstechniken und Fortbewegungsmuster unter Berücksichtigung verschiedener Jahreszeiten, des Wetters und beim Buntspecht der Geschlechter quantitativ miteinander verglichen.

Unterschiede in der Habitatnutzung oder in den Erwerbstechniken bei unterschiedlichen Temperaturen und Windgeschwindigkeiten sowie zwischen den Geschlechtern des Buntspechts konnten nicht nachgewiesen werden.

Im Winter spielen Baumsamen beim Buntspecht eine geringe, beim Mittelspecht praktisch keine Rolle. Beide Arten nehmen im Frühling häufig Baumsaft auf.

Im Winter zeichnen sich beide Arten durch eine «schematisierte» Nahrungssuche mit spezialisierter Habitatnutzung aus. Beide zeigen eine deutliche Präferenz für Eichen *Quercus* spp. Sie unterscheiden sich jedoch in der Straten- (Mittelspecht: tiefer) und Astdurchmessernutzung (Mittelspecht: dickere Äste), sowie in der Nahrungserwerbstechnik (Mittelspecht: Stochern, Buntspecht: Hacken) und dem Fortbewegungsmuster (Mittelspecht: schneller mit kürzeren Aufenthalten).

Von der Belaubung der Bäume an erscheint der Buntspecht opportunistischer mit einer generalistischeren Habitatnutzung: Das Baumartenangebot und die Straten werden gleichmäßiger genutzt. Der Mittelspecht macht einen weniger starken jahreszeitlichen Wechsel mit und bevorzugt immer noch die Eichen. Beide Arten nutzen mit der Erwerbstechnik Klauben verstärkt lebende Äste.

Der Simultanvergleich der Nestlingsnahrung beider Arten ergab, daß beide Arten trotz einiger Unterschiede hauptsächlich oberflächenbewohnende Arthropoden verfüttern.

Die Ergebnisse werden im Hinblick auf Wetterabhängigkeit des Nahrungserwerbs, ökologischen Sexualdimorphismus, saisonale Variation, morphologische Adaptationen und interspezifische Konkurrenz diskutiert.

Der Mittelspecht wird als Art charakterisiert, die als «Suchspecht» auf ein reiches Angebot an in Ritzen überwinternden Arthropoden angewiesen ist. Dies kann seine enge Biotopbindung an produktive Laubwälder mit grobborkigen Laubhölzern, vor allem Eichen, erklären.

Unter der Annahme einer ähnlichen Biotopwahl in früheren Epochen wird der Versuch unternommen, anhand von paläobotanischen Ergebnissen und von Fossilfunden die Verbreitungsgeschichte des Mittelspechts zu rekonstruieren. Die Auswirkungen des Rückgangs der Mittelspechtbiotope werden im Hinblick auf geeignete Schutzmaßnahmen diskutiert.

Utilisation de l'habitat, techniques de nourrissage et nourriture du Pic mar et du Pic épeiche (Dendrocopos medius *et* D. major) *avec des remarques sur l'histoire de la distribution du Pic mar*

Dans une Chênaie à Charme (Querco-Carpinetum) des environs de Bâle, j'ai comparé quantitativement chez le Pic mar et l'épeiche habitant la même localité l'utilisation de l'habitat (espèce d'arbre et strate fréquentée, diamètre, degré d'inclinaison et état des branches et position du Pic), les techniques de nourrissage et la façon de se déplacer selon la saison, les conditions météorologiques et, chez le Pic épeiche, selon le sexe.

Il n'a pas été possible de mettre en évidence des différences d'utilisation de l'habitat ou des techniques d'obtention de la nourriture selon les variations de la température et de la force du vent, de même qu'entre les sexes chez le Pic épeiche.

En hiver, les graines d'arbres ne jouent qu'un faible rôle pour le Pic épeiche, et pratiquement aucun pour le Pic mar. Au printemps, les deux espèces récoltent fréquemment de la sève.

En hiver, les deux espèces se distinguent par une recherche «schématisée» de la nourriture, avec utilisation spécialisée de l'habitat. Elles montrent une préférence nette pour les chênes *Quercus* spp. Elles se différencient pourtant dans l'utilisation des strates (Pic mar: plus bas) et du diamètre des branches (Pic mar: plus épaisses), ainsi que dans la méthode d'obtention de la nourriture (Pic mar: en piquant, Pic épeiche: en martelant) et dans la manière de se déplacer (Pic mar: plus vite, avec arrêts plus courts).

Dès la sortie des feuilles, le Pic épeiche devient plus opportuniste avec une utilisation plus généralisée de l'habitat: Il profite de manière plus uniforme d'arbres différents et de strates variées. Le Pic mar change beaucoup moins selon la saison et préfère encore les chênes. Les deux espèces exploitent davantage les branches vivantes par la technique du ramassage.

La comparaison simultanée de la nourriture des jeunes au nid a montré que les deux espèces leur apportent surtout des Arthropodes vivants en surface des arbres, malgré quelques différences.

Le Pic mar peut être qualifié de «Pic chercheur», lié à une offre riche en Arthropodes vivants dans les fentes. Ceci peut expliquer sa dépendance étroite envers les forêts de feuillus productives à écorces très rugueuses, surtout de chênes.

Si on admet un choix d'habitat similaire dans le passé, on peut essayer de reconstituer l'histoire de la distribution du Pic mar grâce aux résultats de la Paléobotanique et aux trouvailles fossiles. Les effets de la diminution des habitats du Pic mar sont examinés dans le but de rechercher des mesures de protection adéquates.

Foraging ecology of Middle spotted and Great spotted Woodpecker Dendrocopos medius *and* D. major *with notes on the history of the distribution of the Middle spotted Woodpecker.*

In an oak-hornbeam forest (Querco-Carpinetum) near Basel, coexisting *D. medius* and *D. major* are quantitatively compared with regard to habitat utilization (tree species, strata, diameter of the parts of a tree, dead or living limbs, inclination of substrate and position of the bird), foraging techniques and patterns of movement in consideration of the different seasons, weather conditions and the sex in the case of *D. major.*

The scan-sampling-method (registration of the parameters of a foraging woodpecker every 15 s) is applied and critically compared with the more fre-

quently used method which registrates only the first observation of each bird.

Differences of habitat utilization or foraging technique, influenced by varying temperatures and velocity of wind or by the two sexes with *D. major*, could not be traced.

During winter tree seeds are unimportant to *D. major* and not used at all by *D. medius*. Tree sap is frequently taken in spring by both species.

The most important results with regard to habitat utilization while foraging on an animal diet are the following: Both species obviously prefer oaks *Quercus* spp. during winter. From April onwards *D. major* uses the tree species almost according to their availability, while *D. medius* still prefers oaks. During winter we find *D. major* above all in the upper crown, *D. medius* usually in the lower crown and the trunk. In February 1979 sites of ruptures in the upper crown, the result of the sleet in the previous winter, attracted both species considerably. From March onwards *D. major* uses every stratum, while *D. medius* seems to change to the upper crown, the latter being typical of May/June. During winter *D. medius* uses thicker foraging substrates than *D. major*. This difference between the two species is not due to the different choice of the strata. From March to June *D. major* changes to thicker boughs, *D. medius* to slightly thinner ones. Both species select over 70% of dead substrates during winter, from April to June only up to about 40%. Living limbs are almost only visited if they are thicker than 20 cm.

During winter *D. medius* is probing during 90% of the total foraging time in bark crevices, frost cracks, cracks of dead limbs and in stumps of branches while *D. major* is pecking during about 90% of the time in the bark or in dead wood at a promising place. After the sprouting of the leaves the foraging technique of gleaning is taken over by both species.

According to the different foraging techniques, *D. major* stays more frequently and longer at the same place and moves slower than the quickly searching *D. medius*. From April onwards both species raise their velocity of movement and shorten their stays at one place.

A simultaneous comparison of the nestling diet of one brood of each species with neckrings in the same woodland shows that, in spite of several differences in their respective diet, both species feed arthropodes which live on the surface of branches or leaves.

During winter both species are characterised by a "schematic feeding" with a specialised habitat utilization. The ecological differentiation between the two species is above all achieved by a different utilization of strata and diameters of foraging substrates as well as by a very different foraging technique and pattern of movement. From foliage onwards *D. major* shows a more "opportunistic feeding" with a more general use of the habitat, while *D. medius* follows less this seasonal shift. The ecological differentiation of the two species is primarily seen in spring/summer when *D. medius* prefers oaks and both species choose different strata. These results are discussed concerning the competition between the two woodpeckers.

The data of this study show that *D. medius* is a probing woodpecker depending on a rich fauna of arthropodes which winter in crevices of trees with a roughly cracked bark. This explains his strong dependence on productive deciduous forests with trees covered with a rough bark. Oaks are therefore the trees which best correspond to these requirements in Middle-Europe.

The morphological adaptions of *D. medius* connected with his ecological situation are discussed in comparison with those of the pecking *D. major*. Suggesting a similar habitat selection in former times, one tries to reconstruct the history of the distribution of *D. medius* with the aid of results from paleobotany and paleontology. The effects of the decline of favorable habitats are discussed with respect to the protection of *D. medius*.

Literatur

AHLÉN, I., A. ANDERSSON, G. AULÉN & B. PETTERSSON (1978): Vitryggig hackspett och mellanspett – två hotade arters ekologi. Anser, Suppl. 3: 5–11.

ALATALO, R. (1978): Resource partitioning in Finnish woodpeckers. Orn. Fenn. 55: 49–59.

ALTMAN, J. (1974): Observational study of behaviour: Sampling Methods. Behaviour 49: 227–267.

AMANN, F. (1949): Hagebuchensamen als Vogelnahrung. Orn. Beob. 46: 45–47.

BEAMAN, M. (1978): Bird Report No. 4. Orn. Soc. Turkey.

BEUG, H.-J. (1967): Probleme der Vegetationsgeschichte in Südeuropa. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 80: 682–689.

BLUME, D. (1968): Die Buntspechte. Wittenberg-Lutherstadt.

BOCK, W. (1966): An approach to the functional analysis of bill shape. Auk 83: 10–51.

BRAUNS, A. (1970): Taschenbuch der Waldinsekten. Stuttgart.

BRODKORB, P. (1971): Catalogue of fossil birds, Part 4. Bull. Florida State Mus. 15: 163–266.

BÜHLER, U. (1976): Untersuchung über die Rolle der waldbaulichen Betriebsart und der Waldstruktur für die Verbreitung des Mittelspechts. Diplomarbeit. Inst. f. Waldbau ETH Zürich.

BURT, W. H. (1930): Adaptive modifications in the Woodpeckers. Univ. Calif. Publ. Zool. 32: 455–524.

BUTZER, K. W. (1971): Environment and Archeology. London. 2. Aufl.

ČAPEK, V. (1917): Die präglaziale Vogelfauna von Püspökfürdö in Ungarn. Barlangkutatas (Höhlenforschung) 5: 66–74.

CODY, M.L. (1974): Competition and the structure of bird communities. Monogr. in Popul. Biol. 7. Princeton.

COLWELL, R.K. & D.J. FUTUYMA (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567–576.

CONNER, R.N. (1979): Seasonal changes in Woodpecker foraging methods: Strategies for winter survival. In: J.G. Dickson, R.N. Conner, R.R. Fleet, J.C. Kroll & J.A. Jackson: The role of insectivorous birds in ecosystems. New York.

CONRADS, K. (1975): Beobachtungen an Mittelspechten in Ostwestfalen. Natur u. Heimat 35: 49–57.

CSIKI, E. (1905): Positive Daten über die Nahrung unserer Vögel. Aquila 12: 312–330.

DEMENT'EV, G.P. & N.A. GLADKOV (1966): Birds of the Soviet Union, Vol. 1. Jerusalem.

EDINGTON, J.M. & M.A. EDINGTON (1972): Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. J. Anim. Ecol. 41: 331–357.

ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart. 2. Aufl.

FEINDT, P. & K. REBLIN (1959): Die Brutbiologie des Mittelspechts. Beitr. Naturk. Niedersachs. 12: 36–38.

FERRY, C. & B. FROCHOT (1970): L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne. Terre et Vie 24: 153–250.

FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte, Bd. 1. Jena.

FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Wiesbaden.

FRETWELL, S.D. (1972): Populations in a seasonal environment. Monogr. in Popul. Biol. 5. Princeton.

GATTER, W. (1972): Das Ringeln der Spechte. J. Orn. 113: 207–213.

GELNAR, K. (1970): Wirtschaftsplan über die Waldungen der Gemeinde Allschwil 1969, Vervielfältigung.

GIBB, J. (1954): Feeding ecology of Tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. Ibis 96: 513–543.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9. Wiesbaden.

GRUBB, T.C. (1975): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in an deciduous woodland. Condor 77: 175–182. – (1977): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland: Horizontal adjustments. Condor 79: 271–274.

HAFTORN, S. (1971): Norges Fugler. Oslo, Bergen, Tromsø.

HALLETT, J.G. & S.L. PIMM (1979): Direct estimation of competition. American Naturalist 113: 593–600.

HOGSTAD, O. (1971): Stratification in winter feeding of the Great Spotted Woodpecker and the Three-toed Woodpecker. Ornis Scand. 2: 143–146. – (1976a): Interseksuell deling av forplantningsterritoriet ho Tretåspett. Sterna 15: 5–10. – (1976b): Sexual dimorphism and divergence in winter foraging behaviour of Three-toed Woodpeckers. Ibis 118: 41–50. – (1977): Seasonal change in intersexual niche differentiation of the Three-toed Woodpecker. Ornis Scand. 8: 101–111. – (1978): Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour in the Three-toed Woodpecker and three *Dendrocopos* species. Ibis 120: 198–203.

HOOPER, R.G. & M.R. LENNARTZ (1981): Foraging behavior of the Red-cockaded Woodpecker in South Carolina. Auk 98: 321–334.

HURLBERT, S.H. (1978): The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59: 67–77.

IMHOF, E. (1965): Atlas der Schweiz. Wabern-Bern.

JACKSON, J.A. (1970): A quantitative study of the foraging ecology of Downy Woodpeckers. Ecology 51: 318–323. – (1976): A comparison of some aspects of the breeding ecology of Red-headed and Red-bellied Woodpeckers in Kansas. Condor 78: 67–76. – (1979): Tree surfaces as foraging substrates for insectivorous birds. In: J.G. Dickson, R.N. Conner, R.R. Fleet, J.C. Kroll & J.A. Jackson: The role of insectivorous birds in ecosystems. New York.

JENNI, L. (1977): Zur Bestandesentwicklung und Biotopwahl von Mittelspecht und Buntspecht im Allschwiler-Wald bei Basel. Orn. Beob. 74: 62–70. – (1981): Das Skelettmuskelsystem des Halses von Buntspecht und Mittelspecht. J. Orn. 122: 37–63.

KALELA, O. (1958): Über außerbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln. Ann. Acad. Scient. Fennicae A IV 42: 1–42.

KISIEL, D.S. (1972): Foraging behavior of *Dendrocopos villosus* and *D. pubescens* in Eastern New York State. Condor 74: 393–398.

LACK, D. (1971): Ecological Isolation in birds. Oxford.

LEIBER, A. (1907): Vergleichende Anatomie der Spechtzunge. Zoologica 51: 1–79.

LEOPOLD, E.B. (1969): Late Cenozoic Palynology. In: Aspects of Palynology (ed. R. Tschudy & R. Scott). New York.

LIGON, J.D. (1968): Sexual differences in foraging behaviour in two species of *Dendrocopos* Woodpeckers. Auk 85: 203–215.

LÖHRL, H. (1956): Der Star als Bruthöhlenkonkurrent. Vogelwelt 77: 47–50. – (1965): Zur Vogelwelt der griechischen Insel Lesbos. Vogelwelt 86: 105–112. – (1972): Zum Nahrungserwerb beim Buntspecht. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 248–253.

MACARTHUR, R.H. (1958): Population Ecology of some Warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599–619.

MAY, R.M. (1975): Some notes on estimating the competition matrix α. Ecology 56: 737–741.
MILLER, R.S. (1967): Pattern and process in competition. In: J.B.Cragg: Advances in ecological research. Vol. 4: 1–74.
MÜLLER, W. (1982): Die Besiedlung der Eichenwälder im Kanton Zürich durch den Mittelspecht. Orn. Beob. 79: 105–119.
NAUMANN, J.A. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd.4. Gera.
NEWTON, I. (1967): The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. Ibis 109: 33–98.
NORBERG, R.A. (1981): Why foraging birds in trees should climb and hop upwards rather than downwards. Ibis 123: 281–288.
OLDFIELD, F. (1964): Late Quaternary vegetational history in south west France. Pollen et Spores 6: 157–168.
PIANKA, E.R. (1973): The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 53–74.
PULLAINEN, E. (1963): Observations on the autumnal territorial behaviour of the Great Spotted Woodpecker. Ornis Fenn. 40: 132–139.
ROKITANSKI, G. & H.SCHIFTER (1971): Ornithologische Ergebnisse zweier Sammelreisen in die Türkei. Ann. Naturhist. Mus. Wien 75: 495–538.
RUGE, K. (1971): Beobachtungen am Mittelspecht im Naturschutzgebiet Favoritepark. Veröff. Landesstelle Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 39: 143–155. – (1973): Über das Ringeln der Spechte außerhalb der subalpinen Nadelwälder. Orn. Beob. 70: 173–179.
RÜGER, A. (1972): Funktionell-anatomische Untersuchungen an Spechten. Z. wiss. Zool. 184: 63–163.
RYCHLIK, B. (1979): Territorialism of the Great Spotted Woodpecker in a pine wood. Acta Orn. 31: 464–465 (engl. Zusf.).
SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik. Berlin.
SCHOENER, T.W. (1974): Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. Amer. Naturalist 108: 332–340.
SCHÜTZ, J.-PH. (1979): Le chêne est-il devenu l'enfant pauvre de notre sylviculture? Schweiz. Z. Forstwesen 12: 1047–1070.
SELANDER, R.K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor 68: 113–151.
SHARROCK, J.T.R. (1977): The European atlas: Woodpeckers. British Birds 70: 476–488.
SHORT, L.L. (1971): Systematics and behaviour of some north american Woodpeckers, Genus *Picoides*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 145: 1–118.
SIMPSON, M.J.A. & A.E. SIMPSON (1977): One-zero and scan methods for sampling behaviour. Anim. Behav. 25: 726–731.
SKOCZYLAS, K. (1961): Zahlendynamik, Vertikalverteilung und Territorialverhalten des Großen Buntspechts in einer Kiefernheide. Ecol. Pol. Ser. A 9: 229–243.
SOUTHWOOD, T.R.E. (1961): The number of species of insects associated with various trees. J. Anim. Ecol. 30: 1–8.
SPRING, L.W. (1965): Climbing and pecking adaptions in some North American Woodpeckers. Condor 67: 457–488.
STEINFATT, O. (1940): Das Brutleben des Mittelspechts. Beitr. Fortpflbiol. Vögel 16: 43–50, 93–99.
TRAVIS, J. (1977): Seasonal foraging in a Downy Woodpecker population. Condor 79: 371–375.
TURČEK, F.J. (1954): A contribution to the function of forest bird-population from the point-of-view of biocoenology and forest management. Aquila 55–58: 53–73.
VAN ZEIST, W. (1963): Preliminary pollen studies at Lake Zeribar, Zagros Mountains, Southwestern Iran. Science 140: 65–67.
VIRKKUNEN, I. (1967): Ethological observations on wintering woodpeckers, with special reference on the interactions between different species. Ornis Fenn. 44: 73–77.
VITTERY, A. (1972): Bird Report No.2. Orn. Soc. Turkey.
VOOUS, K.H. (1947): On the history of the distribution of the Genus *Dendrocopos*. Limosa 20: 1–142. – (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg u. Berlin.
WALTER, H. (1973): Allgemeine Geobotanik. Stuttgart.
WIENS, J.A., S.G.MARTIN, W.R.HOLTHAUS & F.A.IWEN (1970): Metronome timing in behavioral ecology studies. Ecology 51: 350–352.
WILLIAMS, J.B. (1980): Intersexual niche partitioning in Downy Woodpeckers. Wilson Bull. 92: 439–451.
WILLIAMS, J.B. & G.O.BATZLI (1979): Competition among bark-foraging birds in central Illinois: experimental evidence. Condor 81: 122–132.
WILLSON, M.F. (1970): Foraging behaviour of some winter birds of deciduous woods. Condor 72: 169–174.
WINKLER, H. (1972): Beiträge zur Ethologie des Blutspechts *(Dendrocopos syriacus)*. Das nichtreproduktive Verhalten. Z. Tierpsychol. 31: 300–325. – (1973): Nahrungserwerb und Konkurrenz des Blutspechts, *Picoides (Dendrocopos) syriacus*. Oecologia 12: 193–208. – (1979a): Bemerkungen zum Maurenspecht, *Picoides major numidus*. J. Orn. 120: 290–298. – (1979b): Foraging ecology of Strickland's Woodpecker in Arizona. Wilson Bull. 91: 244–254.
WITHERBY, H.F. (1922): Results of a collection trip in the Cantabrian Mountains, northern Spain. Ibis 1922: 323–345.
ZOLLINGER, H. (1933): Vom Mittelspecht. Orn. Beob. 31: 33–36.

L.Jenni, Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach