

Die Stabilität der Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemässigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark von Białowieża (Polen)

Ludwik Tomiałojć und Tomasz Wesolowski

The stability of bird community in a temperate primaeval forest: 15-year data from the Białowieża National Park. – The paper presents 10-year breeding bird censuses from permanent plots in the close-to-primaeval old-growth stands of Białowieża Forest (E Poland), and analyses the data from the whole 15-year period of study. Mean values and variability indices of the main bird community parameters (species richness and composition, total density, share of dominants, mean density/species) fluctuated within 30–50%. No clear-cut changes in the community structure have occurred in spite of some changes in habitat structure. Species richness was the most stable while the overall density and the mean density/species were the most variable parameters. It is concluded that in the case of such climax stands, already estimates of community parameters based on a five-year data set are adequate to describe the basic community characteristics.

Key words: bird community stability, climax state, long-term study, primaeval forest.

Ludwik Tomiałojć & Tomasz Wesolowski, Museum of Natural History & Department of Avian Ecology, Wrocław University, Sienkiewicza 21, 50 335 Wrocław, Poland

Es wird angenommen, dass ungestörte Laubmischwälder der Niederungen in gemässigten Breiten ein sehr viel stabilerer Habitat-Typ sind als Grasland, Tundra oder Taiga (Blondel 1979, Noon et al. 1985). Hier sollten deshalb auch die Tiergemeinschaften am stabilsten sein, möglicherweise im Gleichgewicht mit ihrer Umwelt. Um aber das Ausmass dieser Stabilität festzustellen, sind langjährige und gründliche Untersuchungen von Vogelgemeinschaften nötig (Wiens 1984). Ausserdem sollten solche Studien unter ungestörten natürlichen Bedingungen durchgeführt werden.

Der Urwald von Białowieża erfüllt diese Bedingung. Er kann als eine Art «Fenster in die Vergangenheit» betrachtet werden, denn er ermöglicht es, Einsichten in die ehemaligen Wälder Europas zu gewinnen und die Ökologie ihrer ursprünglichen Pflanzen- und Tiergemeinschaften zu untersuchen (Faliński 1968, 1986, Wesolowski 1983, Tomiałojć & Wesolowski 1990, Tomiałojć 1991). Die Bedeutung der streng geschützten Waldbestände im Białowieża-

Nationalpark (BNP) hat folgende Gründe: (a) Ihre Lage im Zentrum des Europäischen Tieflandes, also weit weg von extremen ozeanischen, kontinentalen oder alpinen Bedingungen, (b) die Grösse und Geschlossenheit des Waldkomplexes von Białowieża, und (c) das Vorhandensein der bestgeschützten artenreichen Laub- und Laubmischwälder; andernorts in Europa sind solche Wälder zerstört, stark aufgesplittert oder umgewandelt worden.

Die vorliegende Arbeit stellt die Erweiterung einer früheren Publikation dar (Tomiałojć et al. 1984) und hat zum Ziel, die aus 15 Jahren stammenden Daten darzustellen und zu analysieren. Hauptfrage neben der Dokumentation der Variabilität von Brutvogelbeständen ist: «Wie lang ist genug?», d.h.: Können Daten, die in fünf Jahren gesammelt wurden, als repräsentativ für einen längeren Zeitraum angesehen werden? Wie zuverlässig sind Parameter der Vogelgemeinschaft, die nach den Ergebnissen einer kürzeren Untersuchung berechnet wurden?

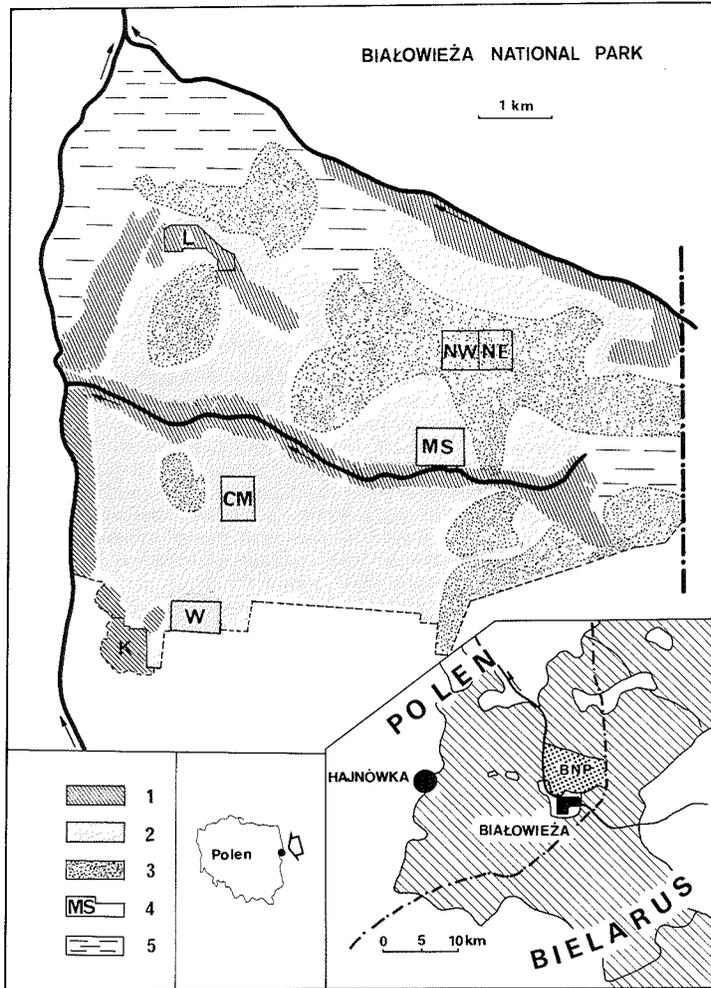


Abb. 1. Verteilung der Zählflächen im BNP und die Lage des BNP innerhalb des Waldes. (1) Erlen-Bruchwald und Eschen-Erlen-Auenwald, (2) Eichen-Linden-Hagebuchen-Wald, (3) Nadel- und Laubmischwald, (4) Zählflächen, (5) andere Waldtypen, meistens sumpfige, verkümmerte Wälder. – *Distribution of census plots in BNP and the positioning of BNP within the Forest. (1) alder and ash-alder riparian forest, (2) oak-linden-hornbeam forest, (3) coniferous and mixed coniferous forest, (4) census plots, (5) other forest types, mostly swampy dwarf forest.*

1. Untersuchungsgebiet

Der Urwald von Białowieża hat eine Fläche von 1250 km²; davon gehören 580 km² zu Polen, der Rest zu Weissrussland. Er liegt an der geographischen Grenze zwischen Mittel- und Osteuropa. Das Dorf Białowieża (Koordinaten 52°41'N/23°52'E, Abb. 1) liegt etwa auf derselben geographischen Breite wie Berlin und London. Biogeographisch fällt der Urwald in die Mischwaldzone mit Laub- und Nadelhölzern mit einem

bedeutenden Anteil standortheimischer Fichte *Picea abies* in fast allen Typen von Baumbeständen. Er ist ein Überrest der weiten Tieflandwälder Europas, die sich einst über einen grossen Teil des Kontinents erstreckten.

Das Relief des Urwaldes ist flach. Die Höhe variiert zwischen 134 und 202 (meistlich 165–170) m ü.M. Grosse Bereiche des polnischen Teils blieben bis vor wenigen Jahren feucht oder moorig, wogegen die Feuchtgebiete des weissrussischen Teils

nach dem 2. Weltkrieg trockengelegt wurden. Das Klima ist subkontinental: ob- schon die ozeanischen Einflüsse beträcht- lich sind, überwiegen die kontinentalen. Die langjährige mittlere Jahrestemperatur beträgt + 6,6°C, mit mittleren Monatstem- peraturen + 17,6° im Juli und -4,3° im Ja- nuar. Die mittlere jährliche Niederschlags- menge beträgt 624 (426–857) mm. Eine ge- schlossene Schneedecke, meist etwa 0,5m dick, liegt etwa 90–92 Tage. Morgendliche Bodenfröste treten noch Mitte Mai auf; in den siebziger Jahren kamen sie noch bis Mitte Juni vor. Die Schneeschmelze ist in einem frühen Jahr um den 10. März been- det, in einem späten Frühling dagegen kann sie sich bis zum 20. April hinziehen. Detail- liertere Beschreibungen finden sich bei Faliński (1968, 1986), Tomiałojć (1991), Tomiałojć & Wesołowski (1990) sowie bei Tomiałojć et al. (1984).

Seit 1921 steht der am besten erhaltene und reichhaltigste Teil des Urwaldes von Białowieża unter strengem Schutz inner- halb des Nationalparks von Białowieża (BNP). Dieser Teil misst 47,5km². Direkte menschliche Eingriffe sind hier auf die In- standhaltung des System der Abteilungs- linien¹ beschränkt, die den Wald in 1066×1066m grosse Quadrate teilen, auf das Entfernen umgestürzter Stämme von einigen wenigen Waldwegen sowie auf die genau kontrollierte Aktivität von Wissen- schaftlern. Touristen haben nur zu einigen Teilflächen Zutritt, und nur geführte Gruppen sind zugelassen.

Indirekte Einflüsse aus der Umgebung können hingegen nicht vollständig verhin- dert werden, auch nicht durch eine 10–20km breite Pufferzone von Wirt- schaftswald. Diese Einflüsse zeigen sich im BNP in Form eines etwas tieferen Grund- wasserspiegels, in einer Schwermetall-Kon- tamination (61 ppm Blei und 75 ppm Zink in Moosen, Grodzińska 1985) und in radio-

aktiver Verseuchung als Folge des Reakto- runfalls in Tschernobyl (1990 immer noch 394–659 Bq/kg im Moos *Pleurozium schre- beri*, Krekora & Malzahn 1992). Die Luft- verschmutzung mit Schwefeldioxid SO₂, die sich im Winter von den Siedlungen der Um- gebung her ausbreitet, ist mässig, bewirkt aber bereits das Verschwinden der emp- findlichen Flechtengattungen *Usnea* und *Bryoria* (Cieśliński & Tobolewski 1988).

Die Bestände des BNP zeichnen sich un- ter den gemässigten Wäldern durch einige Eigenschaften aus, die oft als Besonderhei- ten subtropischer sommergrüner Laubwä- lder aufgefasst werden, obschon sie recht charakteristisch für die meisten reichhaltigen ursprünglichen Wälder sind. Es sind dies:

(1) Eindrückliche Höhe der Bäume. Fichten werden im Urwald von Białowieża bis 55–57m hoch, einige andere Baumarten bis 42–45m (Faliński 1968, 1986, 1991).

(2) Mehrschichtiger Aufbau der Bestän- de. Besonders Eichen-Linden-Hagebu- chenwälder können in 5–6 Schichten einge- teilt werden. Die aus tropischen Wäldern herausragenden Bäume finden hier ihre Entsprechungen in riesigen Fichten, die 10–15m über das geschlossene Kronendach hinausragen.

(3) Reichhaltige Baumartenzusammen- setzung. Die Waldbestände von Białowieża beherbergen 26 Baumarten und 55 Strauch- arten (Faliński 1991). Nur schon die Ei- chen-Linden-Hagebuchenbestände können aus etwa einem Dutzend Baumarten zu- sammengesetzt sein. Auch der Aufbau nach Alters- und Grössenklassen ist vielfäl- tig. Mehrere Individuen sind deutlich älter als 200 Jahre.

(4) Viel Totholz und umgestürzte Bäume (bis zu 6000 m³/km²). Es gibt viele tote ste- hende Stämme, Strünke, frisch entwurzelte Bäume und alte, umgestürzte Stämme. Fla- che Wurzelteller mit dichtem Wurzelwerk umgestürzter Bäume, vor allem Fichten, erheben sich bis zu 7,5m senkrecht empor und bilden 10–20m lange Wälle, die einen besonderen Lebensraum zwischen Erdbö- den und Baumschicht darstellen.

¹ Die Grenzen zwischen den Waldbeständen wer- den an den Bäumen markiert. In dichten Beständen werden junge Bäume entfernt, um die Abteilungs- linien sichtbar zu machen.

Langfristige Untersuchungen im BNP haben gezeigt, dass sogar in diesen natürlichen Beständen deutliche Veränderungen in der Baumartenzusammensetzung zu beobachten sind (Kowalski 1982, Faliński 1986). Um die Jahrhundertwende dehnte sich die Fichte aus, doch in den letzten Jahrzehnten ging ihr Anteil stark zurück. Im Gegensatz dazu breitete sich die Winterlinde *Tilia cordata* nach einer langen Periode schlechter Verjüngung in den letzten 60 Jahren wieder aus; sie erreichte ihre ursprüngliche Bedeutung wieder. Diese Veränderungen sind weitgehend natürlich (Kowalski 1982) und stehen im Zusammenhang mit den Klimaveränderungen, jedoch nicht damit, dass die ehemals übliche Zerstörung der Linde durch das Wild und den Menschen aufgehört hätte, wie dies Pigott (1975) vermutet hatte. Die natürlichen Prozesse liefen auch während unserer Untersuchung weiter ab. In diesen 15 Jahren ging die Reifung von Bäumen in ehemaligen Lücken einher mit dem Zusammenbrechen einzelner Bäume in den ältesten Beständen. Die wichtigsten Veränderungen waren:

(1) Geringfügige Abnahme der Kronenhöhe und -dichte als Folge von starken Stürmen im Winter 1974 und im März 1983, von Schneebruch durch schweren, nassen Schnee im Januar 1986 sowie von Stürmen im Mai 1987, die nur Nadelwaldbestände beeinträchtigten.

(2) Fortschreitendes Absinken des Grundwasserspiegels im Wald als Folge der früher erfolgten Regulierung der kleinen Flüsse der Umgebung und einer Serie von trockenen Jahren.

(3) Zunahme des Beweidungsdrucks seit 1980, vor allem durch Hirsche *Cervus elaphus* (Miłkowski briefl.).

1.1. Nahrungsangebot

Raupen von Spannern Geometridae und Wicklern Tortricidae sind eine wichtige Nahrung für Vögel in Laubholzbeständen. Ihre Anzahl schwankte stark; zu Massenvermehrungen der Spannerraupen kam es

vor allem 1975 und 1982 (in etwas schwächerem Mass auch 1979), wodurch einzelne Hagebuchenbestände entlaubt und andere Laubbäume empfindlich geschädigt wurden. Die von Nadelholz dominierten Bestände blieben unversehrt; hier wurden nur wenige Spannerraupen auf den Laubbäumen festgestellt. Andererseits können einige fliegenartige Insekten in den Nadelholzbeständen zahlreich sein, und im Mai 1979 und 1983 wurde ein auffällig starkes Auftreten kleiner Eulenfalter Noctuidae registriert; 1983 und 1984 wurden dort viele Käfer der Gattung *Phyllobius* festgestellt. Mücken sind üblicherweise zahlreich in allen Waldtypen, und in niederschlagsreichen Perioden werden sie zur Plage (Wesołowski 1983, Tomiałojć et al. 1984, Wesołowski et al. 1987, Tomiałojć & Wesołowski 1990).

1.2. Diversität der Vogelpredatoren

Der Artenreichtum und die Häufigkeit dieser Gruppe im Urwald von Białowieża sind sehr hoch, obschon einige wenige Arten verschwunden sind. Die Werte liegen etwa dreimal so hoch wie in den meisten europäischen waldwirtschaftlich genutzten Wäldern. Hier kommen immer noch über 35 Arten wichtiger Vogelpredatoren und/oder Nesträuber vor (Jędrzejewski et al. 1989), dazu kleinere Nagetiere, Insektenfresser, Spechte, der Brutparasit Kuckuck *Cuculus canorus* oder einige seltene Schlangen. Als Konsequenz einer so hohen Diversität und einer ziemlich grossen Anzahl Predatoren ist die Nestlingssterblichkeit bei vielen Vögeln sehr hoch; bei einigen Arten wurden die höchsten bekanntgewordenen Mortalitätsraten registriert. Diese Tatsachen scheinen zu den früher beschriebenen geringen Dichten zahlreicher Vogelarten im BNP beizutragen (Wesołowski 1983, Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1990).

2. Methoden

Weil der Wald im BNP einen einzigartigen Wert verkörpert, wollten wir möglichst genaue Zählraten sammeln, die für einen vielseitigen Gebrauch geeignet sein würden. Um Schlüsse aufgrund einer einzigen Stichprobe zu vermeiden, wurde die Aufnahme in Raum und Zeit wiederholt. Die Zählungen wurden simultan an ähnlichen Plätzen und in drei Habitaten durchgeführt. Bis auf eine Ausnahme wurden alle Probeflächen über 15 Jahre hinweg studiert.

Die genaueste Zählmethode wurde angewendet, die Werte nah an der absoluten Dichte ergibt (Tomiałojć 1980), so dass die Resultate sogar zwischen Arten vergleichbar werden. Die Flächen waren recht gross (24–33 ha), versehen mit einem im Gelände markierten 50×50m-Gitter-System, und lagen nur in reifen Beständen (aber mit einigen natürlichen Lücken), um zusätzliche Komplexität im Stadium des Aufwuchses zu vermeiden. Die Gesamtfläche betrug 187,5 ha.

2.1. Zählmethode

Zur Erhebung des Brutvogelbestandes wurde eine verbesserte Revierkartierungsmethode angewendet (Tomiałojć 1980). Sie unterscheidet sich von der internationalen Empfehlung (I.B.C.C. 1969) in den folgenden Punkten: (a) besondere Aufmerksamkeit wurde der Registrierung gleichzeitig festgestellter Vögel gewidmet, (b) für die Nestersuche wurde ein bedeutender Aufwand betrieben, (c) pro Fläche wurde mehr Zeit für den Besuch aufgewendet (bis zu 2,0–2,5 Stunden pro 10 ha, beginnend vor dem lokalen Sonnenaufgang). Fläche K, die vogelreichste, wurde in zwei Teile von je etwa 16 ha unterteilt und von zwei Beobachtern bearbeitet. Die Genauigkeit der Methode wurde durch einen Vergleich der Zählraten mit den tatsächlichen Beständen einiger Vogelarten geprüft, die teilweise oder ganz auf zusätzliche, sorgfältigere Schätzungen anhand von individuell mar-

kierten Vögeln beruhen (Wesołowski 1983, 1985, Wesołowski et al. 1987, Piotrowska & Wesołowski 1989). Die meisten Arten wurden in unseren Standard-Zählungen mit einem Feldfehler von weniger als 10% registriert. Methodische Arbeiten (Tomiałojć 1980 und im Druck, Tomiałojć & Lontkowski 1989) haben gezeigt, dass für einige Arten (Singdrossel *Turdus philomelos*, Kernbeisser *Coccothraustes coccothraustes*, wahrscheinlich Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*) die Standard-Zahlen in Situationen hoher Dichten tatsächlich um etwa 20–30% unterschätzt werden, so dass für sehr sorgfältige Berechnungen der Zusammensetzung der Vogelgemeinschaften einige arithmetische Korrekturen nötig wären. Um Verwechslungen zu vermeiden, haben wir bei allen in den folgenden Tabellen gezeigten Rechnungen auf solche Korrekturen verzichtet. So wurden auch die Territorien bigamer ♂ (beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* z.B. sind in einigen Habitaten und Jahren bis zu 40% der ♂ bigam, Wesołowski 1985, 1987) gleich behandelt wie jene monogamer ♂.

Jedes Jahr wurde jede Fläche zwischen dem 10. April und dem 25. Juni mindestens 10mal besucht (manchmal 12mal, um Schlechtwetter-Bedingungen zu kompensieren). Ein Besuch (manchmal zwei) wurde am Abend ausgeführt, um die dämmerungsaktiven Vögel zu zählen. In solchen Fällen wurde eine 24–30 ha grosse Fläche aufgeteilt und von zwei Beobachtern kartiert. Die Flächen wurden entlang von markierten Linien, die 100m voneinander entfernt waren, ausgezählt, wobei diese Linien wenn nötig für Kontrollen seitlich verlassen wurden. Jedes Mal wurde eine andere Route gewählt. Um eine hohe Vergleichbarkeit zwischen den Flächen zu erhalten, wurden alle Flächen abwechselungsweise von jedem der 4–7 Beobachter, die an der Feldarbeit teilnahmen, kartiert.

Vor der Auswertung wurden alle Feststellungen aus den Feldkarten auf Artkarten im Massstab 1:1000 zusammengefasst. Um eine maximale Vergleichbarkeit der Resultate während der ganzen Studie zu ga-

rantieren, wurden die Cluster/Territorien-Zahlen auf den Artkarten von jedem von uns ermittelt, nachdem die Differenzen bereinigt waren. Während der Auswertung der Resultate wurde in Betracht gezogen, dass eine höhere Zahl von Doppel-Registrierungen desselben Individuums aus dem relativ langsamen Abschreiten der Probe-flächen resultiert. Beim Zeichnen der «Papier-Territorien» rund um die Cluster-Aufnahmen stützten wir uns hauptsächlich auf das Vorhandensein oder Fehlen gleichzeitiger Feststellungen, die uns halfen, die offensichtliche Tendenz zur Überschätzung der Cluster-Zahlen von mobilen Arten zu vermeiden (Tomiałojć 1980). Im Vergleich mit anderen Arbeiten mag unsere Schätzung des Artenreichtums höher sein, weil wir auch die Vogel-Territorien einbezogen, die nur teilweise in der Fläche lagen (in den Tabellen mit dem Zeichen «+» markiert). In den meisten Fällen stellen sie seltene, aber wichtige Elemente von Vogelmenschen dar. In der Regel wurden im Minimum drei Registrierungen verlangt, um ein Cluster zu zeichnen, mit wenigen Ausnahmen in Fällen von spätem Ankommen, unauffälligen Arten (z.B. Grauschnäpper *Muscicapa striata*, Schlagschwirl *Locustella fluviatilis*) und ungünstigen Wetterbedingungen während der Feststellungen; dann wurden nur zwei Aufnahmen mit hoher territorialer Signifikanz verlangt, um ein Territorium festzulegen. Viele Nester, die wir fanden oder auf deren Existenz wir anhand des Verhaltens der Vögel schliessen konnten, halfen uns beim Entscheid über die Anzahl der erkannten Cluster/Territorien.

2.2. Auswertung

2.2.1. Analyse von Ähnlichkeit und Diversität

Ähnlich wie in der vorangegangenen Arbeit (Tomiałojć & Wesolowski 1990) wurde die Struktur der Vogelmenschen auf den verschiedenen Flächen mit dem Index für Dichteähnlichkeit gemäss der Formel von Sørensen verglichen:

$$DS = 2 \frac{\sum_{i=1} \min(d_{1i}, d_{2i})}{D_1 + D_{2i}} \cdot 100\%$$

wobei « d_{1i} » und « d_{2i} » die Dichten der i -ten Art in der Gemeinschaft 1 und 2, und « D_1 » und « D_2 » die totalen Dichten der Gemeinschaft 1 bzw. 2 sind. Der Index variiert zwischen 0 (keine gemeinsame Art) und 100 (identische Dichten aller Arten). Die Berechnungen beruhen auf von einander unabhängigen Variablen (Dichten), nicht auf relativen Werten (Dominanz = Prozentwerte), da sonst die wahren Differenzen in der Häufigkeit von mehreren Komponenten der Gemeinschaft überdeckt würden. Für unsere Betrachtungen ist die ähnliche Dichte einer Art in zwei Habitaten wichtiger als ein ähnlicher Anteil (Prozentwert), weil wir in unseren Daten keinen Hinweis auf eine straff organisierte Vogelmenschen fanden (Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesolowski 1990), in welcher das Vorhandensein einer Art von der Zahl der anderen abhängig wäre oder umgekehrt die anderen Arten stark beeinflussen würde.

Wenn wir uns mit der Artendiversität befassen, bevorzugen wir den Gebrauch des Artenreichtums (S) («das einfachste und grundlegendste Mass», Whittaker 1975) und des Anteils der dominanten Arten (solche, die mehr als 5% der Gemeinschaft ausmachen). Damit lässt sich die Gleichmässigkeit (evenness) ausdrücken. Da wir eher grosse Vogelmenschen in ausgedehnten und ähnlich grossen Flächen (gewöhnlich 100–200 Paare auf 24–33 ha) studierten, war der Gebrauch der Verdünnungsmethode (rarefaction method, James & Rathbun 1981) vor dem Vergleich des Artenreichtums nicht nötig, z.B. erhöhte eine versuchsweise Verdoppelung der Flächengrösse die Artenliste nur um 1–3 Arten.

2.2.2. *Gilden*

Für die Analyse wurden die Vogelgemeinschaften in mehrere ökologische Gruppen («Gilden») aufgeteilt. Wie die Daten der jeweiligen Artwerte den drei Gilden zugeordnet wurden, ist im Anhang 1 von Tomiałoć et al. (1984) angegeben.

Nahrungsgilden: Als erstes wurden die Vögel danach aufgetrennt, ob sie ihre Nahrung ausser- oder innerhalb des Waldes suchen; die im Wald Futter suchenden Arten wurden in Predatoren (hauptsächlich Vertebraten jagend), Pflanzenfresser und Insektivore unterteilt. Die letzte Gruppe wurde nochmals unterteilt in Boden-, Rinden- und Kronenabsucher. Mehrere Arten gehören zu zwei Nahrungsgilden. In solchen Fällen wurde ein Teil ihres Dichtewertes in die eine Klasse, der andere in die andere eingeteilt. Da das Nahrungssuchverhalten nicht untersucht wurde, muss diese provisorische Unterteilung als ein erster Versuch angesehen werden.

Nistgilden: Diese Gilden wurden anhand der Kriterien von Tomiałoć (1970) und Tomiałoć et al. (1984) unterschieden. Sie versuchen drei grundlegend verschiedene Grade der Verwundbarkeit der Nester durch eine mögliche Zerstörung durch andere Tiere (hauptsächlich Predatoren, aber auch weidende oder fressende Wildarten) zu erkennen: (a) Nester am Boden oder in niedriger Vegetation bis zu 1–1,5m über dem Boden, abhängig von der Struktur der lokalen Vegetation (die am meisten gefährdete Gruppe); (b) Baumnester: offene oder gedeckte Nester in hohen Büschen oder in Bäumen; (c) Nester in Baumhöhlen (die am wenigsten gefährdete Gruppe). In unseren Flächen hatte es keine Nistkästen. Einige Arten sind in mehr als einer Nistgilde enthalten. Die Einschätzung, welcher Teil einer Population zu einer vorgegebenen Klasse gehört, beruht auf den Daten aus unseren Nestkarten von über 5000 Nestern.

Zuggilden: Unterschieden wurden: (1) Langstreckenzieher: Arten, die im tropischen Afrika südlich der Sahara überwintern; (2) Kurzstreckenzieher: Arten, die

hauptsächlich im SW von Europa und im Mittelmeerraum überwintern; (3) Standvögel: Arten, die ausserhalb des Waldes, aber in derselben geographischen und klimatischen Region überwintern, und umherstreifende Arten; (4) Wald-Standvögel: Arten, die das ganze Jahr in ihrem Brut-Habitat bleiben. Am wenigsten genau ist die Unterscheidung zwischen Kurzstreckenziehern und Standvögeln, da nur sehr wenige Ringfunde von Vögeln aus Białowieża vorhanden sind (Dolbik 1975). Zwei Vogelarten wurden aufgrund neuer Erkenntnisse einer anderen Zuggilde zugeteilt als in unserer früheren Klassifikation: Die Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* von Ostpolen gehören zur östlichen Population. Sie beziehen Winterquartiere in Afrika und kehren sehr spät, meist erst im Mai, ins Brutgebiet zurück; sie wurden daher statt wie bisher zur Gruppe der Kurzstreckenzieher neu in jene der Langstreckenzieher eingeteilt. Die Kernbeisser *Coccothraustes coccothraustes* von Białowieża ziehen im Winter weg, wohl mehrheitlich nach Frankreich; sie wurden früher als Standvögel betrachtet, werden nun aber zu den Kurzstreckenziehern gezählt. Als Folge dieser Änderungen sind die Dichtewerte der Zuggilden aus früheren Arbeiten (Tomiałoć et al. 1984, Tomiałoć & Wesolowski 1990) nicht direkt mit den hier präsentierten Werten vergleichbar.

3. Ergebnisse

3.1. Waldhabitate und ihre Vogelgemeinschaften

3.1.1. *Eschen-Erlen-Auenwald*

Circaeo-Alnetum – Fläche K (33ha, Abb. 2). Dieser Typ des sumpfigen Waldes entwickelt sich auf selten überschwemmten organischen Böden entlang der Ströme fliessenden Grundwassers. Es ist das fruchtbarste Habitat im BNP, zusätzlich charakterisiert durch den frühen Beginn der Vegetationsperiode (Falińska 1973). Fläche K bildet eine «Halbinsel» des Waldes, die in die Wiesen der Białowieża-Lich-

Tab. 1. Brutvogelgemeinschaft der Eschen-Erlen-Auenwälder (Probefläche K, 33 ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; - = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the ash-alder riparian forest (plot K, 33 ha). + = breedings, less than 0,5 territory; - = non breeding; bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community) in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare/Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|------------------------------|---------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------|---------|------|---------------------------------|------------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 59 | 41,5 | 47,5 | 55,5 | 55,5 | 49,5 | 52,5 | 44,5 | 51 | 62 | 15,7 | 16,0 |
| <i>Eriothacus rubecula</i> | 28 | 21,5 | 22 | 21 | 17,5 | 24,5 | 30 | 20 | 30 | 33,5 | 7,5 | 7,7 |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 27 | 22 | 26 | 35 | 28-30 | 13 | 17 | 20 | 37 | 21 | 7,5 | 7,5 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | 12 | 16,5 | 20 | 25 | 19 | 21,5 | 12,5-13,5 | 19 | 17,5 | 20 | 5,6 | 5,7 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 10,5-11,5 | 12-13 | 15 | 11 | 14 | 11,5-12,5 | 14 | 16,5 | 18-19 | 19 | 4,3 | 4,4 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | 13,5 | 12,5 | 14 | 14 | 14,5-16,5 | 6,5 | 10,5 | 13 | 12,5 | 14 | 3,8 | 3,9 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 13 | 12,5 | 13,5-14,5 | 18 | 13 | 9-10 | 13,5 | 8,5 | 11 | 13 | 3,8 | 3,9 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 19,5 | 15,5 | 14,5 | 11 | 14,5 | 10 | 9 | 10-10,5 | 9,5 | 9 | 3,7 | 3,8 |
| <i>Parus major</i> | 9,5 | 12 | 13,5 | 13 | 11 | 11 | 8 | 7,5 | 14 | 12,5 | 3,4 | 3,4 |
| <i>Prunella modularis</i> | 10 | 8-9 | 12 | 13 | 7,5 | 12-13 | 9 | 11-12 | 14-15,5 | 11 | 3,3 | 3,4 |
| <i>Sitta europaea</i> | 7 | 7,5 | 10 | 10,5-11,5 | 12 | 12 | 12 | 11,5 | 10,5 | 10,5 | 3,2 | 3,2 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 16,5 | 14 | 11 | 11,5 | 8,5-9 | 8,5 | 6,5 | 8,5 | 11,5 | 9,5 | 3,2 | 3,2 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 9 | 9,5 | 6 | 12,5 | 9 | 10-11 | 6,5 | 9 | 8 | 13 | 2,8 | 2,9 |
| <i>C. coccyzraustes</i> | 6-7 | 5,5 | 9 | 13 | 9 | 7 | 7,5 | 13 | 11-12 | 6,5 | 2,7 | 2,7 |
| <i>Turdus merula</i> | 7 | 9-10 | 10 | 10 | 11 | 8,5-9,5 | 7 | 5,5 | 8 | 11,5 | 2,7 | 2,7 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 8 | 5-6 | 6-7 | 11 | 8 | 9 | 5 | 7,5 | 9 | 9 | 2,4 | 2,4 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 10 | 8-9 | 9,5-10,5 | 10,5-11,5 | 7,5-8,5 | 7 | 6,5 | 4,5 | 5 | 8 | 2,4 | 2,4 |
| <i>Sylvia borin</i> | 9 | 9 | 4-5 | 6,5-7,5 | 8-9 | 3 | 6,5 | 7,5-8,5 | 7 | 5 | 2,0 | 2,1 |
| <i>Regulus regulus</i> | 7 | 6,5-7,5 | 4,5 | 10 | 4,5-5,5 | 4 | 2 | 2-3 | 7 | 13 | 1,9 | 1,9 |
| <i>Parus palustris</i> | 5,5 | 4 | 4-5 | 6 | 5-6 | 4,5 | 5 | 5 | 7,5 | 8,5 | 1,7 | 1,7 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 2 | 6 | 3-4 | 5,5 | 4 | 4 | 3,5 | 3 | 4,5 | 3 | 1,2 | 1,2 |
| <i>Hippolais icarina</i> | 7-8 | 2-3 | 4,5 | 2,5 | 4-5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 1,1 |
| <i>Carpodacus erythrinus</i> | 5 | 3-3,5 | 7 | 3 | 3 | 1,5 | 2 | 4 | 2 | 1 | 1,6 | 1,7 |
| <i>Columba palumbus</i> | 2 | 3,5 | 3 | 1,5 | 3,5 | 2-2,5 | 2,5 | 4,5 | 2,5 | 2 | 0,8 | 0,9 |
| <i>Luscinia luscinia</i> | 5-6 | 6 | 6 | 2,5 | + | 1 | 2 | 3 | 1 | 0,5 | 0,8 | 0,8 |
| <i>Anthus trivialis</i> | 5 | 4 | 4 | 2,5 | 2 | 3 | 1 | 4 | 3 | 1,5 | 0,8 | 0,8 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | 4 | 1 | 1,5 | 1,5 | 3 | 1 | 4 | 4 | 3-4 | 2,5 | 0,7 | 0,7 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 2 | 2 | 2 | 5-6 | 4,5 | 5 | 2-3 | - | - | 1 | 0,6 | 0,6 |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | 2 | - | 2-2,5 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 3,5 | 0,7 | 0,7 |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 2-3 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0,6 | 0,6 |
| <i>Carduelis carduelis</i> | 2-3 | 3 | 2-3 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | - | 2-3 | 0,6 | 0,6 |



Abb. 2. Eschen-Erlen-Auenwald *Circaeo-Alnetum*, Fläche K, entlang eines Flüsschens. Einer der üppigsten Vegetationstypen im BNP, Brutbiotop von 8 Spechtarten sowie von Schreiadler, Star, Rotdrossel, Sprosser, Schlagschwirl und Karmingimpel. Alle Aufnahmen T. Gmerek. – *Ash-alder stand alongside a small rivulet (plot K). A most luxuriant vegetation among BNP stands, a nesting habitat of 8 woodpecker species, as well as of *Aquila pomarina*, *Sturnus vulgaris*, *Turdus iliacus*, *Luscinia luscinia*, *Locustella fluviatilis* and *Carpodacus erythrinus*.*

tung eindringt; sie hat eine über 1000m lange Waldrandgrenze. Da der benachbarte Bach reguliert wurde, ist die Fläche weniger sumpfig als früher; auch vor bloss etwa einem Dutzend Jahren war sie noch viel nasser. Die Fläche K enthält ein Mosaik von Beständen, einschliesslich einiger etwa 6ha grossen Eichen-Linden-Hagebuchen-«Inseln» und einer etwa 4ha grossen Erlen-Birken-Aufforstung (60–90 Jahre alt). Die mittlere Dichte der Bäume (über 13cm Durchmesser) betrug etwa 382 Ex. pro ha, doch im Laufe der Studie nahm sie wegen

des Windwurfs von alten Bäumen stellenweise ab. Etwa ein Drittel der reifen Fichten verschwand im Laufe unserer Studie.

Die Hauptschicht (Höhe 23–26m, Alter 130–150, Deckung 50%, viele Lücken) wird gebildet durch Schwarzerlen *Alnus glutinosa* und Eschen *Fraxinus excelsior* mit einigen Fichten. In tieferen Schichten dominieren Erlen und Fichten. Die Jungbaum-Schicht und jene der hohen Büsche werden aus denselben drei Arten und zusätzlich aus Hasel *Corylus avellana*, Traubenkirsche *Padus avium*, Johannisbeere *Ri-*

bes sp. und Faulbaum *Frangula alnus* (Deckung 20–30%) gebildet. Die sehr üppige Krautschicht (0,5–1,7m, Deckung 80%) besteht aus Brennessel *Urtica dioica*, Gemeinem Wurmfarne *Dryopteris filix-mas*, Seggen *Carex* sp., Stacheliger Kratzdistel *Cirsium oleraceum*, Sumpfdotterblume *Caltha palustris*, Schilf *Phragmites communis*, Spierstaude *Filipendula ulmaria*, Bitterem Schaumkraut *Cardamine amara* etc. Die Zahl der umgestürzten Bäume ist klei-

ner als in der Fläche L; nur stellenweise erreicht sie ähnlich hohe Werte.

Die Zusammensetzung der Brutvogel-Gemeinschaft ist in der Tab.1 dargestellt. Aufgrund ihrer Strukturvielfalt und des starken Waldrand-Einflusses behergt diese Fläche mit 63 Arten und 98,6 Brutpaaren (BP)/10ha die reichste Vogelgemeinschaft aller Untersuchungsflächen. Sie zeichnet sich durch das Vorhandensein der ganzen Gruppe von Waldrandvögeln aus, nämlich



Abb. 3. Erlen-Sumpf-Wald *Carici elongatae*-Alnetum mit stehendem Wasser, Übergang zu Eschen-Erlen-Bruchwald in Fläche L. Juni-Aspekt. Brutbiotop von 6 Spechtarten sowie von Waldwasserläufer und sporadisch Kranich. – Alder swamp with stagnant water, a transition to ash-alder stand in the plot L. June aspect. A nesting habitat of 6 woodpecker species, as well as of *Tringa ochropus* and sporadically of *Grus grus*.

Tab. 2. Die Brutvogelgemeinschaft des Erlen-Sumpfwaldes (Fläche L, 25 ha). Erklärungen in Tab. 1. – *The breeding bird assemblage of the alder-swamp riparian forest (plot L, 25 ha). For explanations see Table 1.*

| Art/Species | Anzahl Paare/ Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|-------------------------------|---------|---------|---------|-----------|-------|---------|-------|---------|----------|---------------------------|------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 36 | 41 | 32,5 | 30 | 41 | 28 | 30 | 40 | 32 | 40,5 | 14,0 | 19,7 |
| <i>Erihacus rubecula</i> | 16,5 | 19 | 18,5 | 6 | 11,5-12,5 | 14 | 14,5 | 19,5 | 19 | 22 | 6,4 | 9,0 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 8 | 12 | 10 | 13,5 | 11 | 5,5 | 10 | 12-13 | 12,5 | 19,5 | 4,6 | 6,3 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | 8-9 | 11,5 | 10,5 | 9 | 6 | 9,5 | 10 | 7,5 | 11,5 | 11 | 3,8 | 5,4 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | 7 | 8,5 | 8,5-9,5 | 6,5 | 7 | 8 | 7,5-8,5 | 12 | 12,5 | 10 | 3,5 | 5,0 |
| <i>Prunella modularis</i> | 8 | 5-6 | 5,5 | 8 | 7,5 | 5,5 | 6,5-7,5 | 11 | 9,5 | 9,5-10,5 | 3,1 | 4,4 |
| <i>Sitta europaea</i> | 6 | 5 | 5,5 | 7 | 9 | 9 | 8 | 8 | 10,5 | 7 | 3,0 | 4,3 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 12 | 8,5 | 6 | 10 | 6,5 | 6 | 5,5 | 5,5 | 7,5 | 6,5 | 3,0 | 4,2 |
| <i>Parus major</i> | 8 | 6,5 | 6,5 | 6,5 | 8,5 | 5,5-6 | 7,5 | 6 | 7 | 9 | 2,9 | 4,0 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | 4-5 | 5 | 6 | 8 | 6,5 | 6 | 10,5 | 5,5 | 7 | 9-10 | 2,7 | 3,9 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 7,5 | 5 | 6,5 | 6-7 | 6 | 5,5 | 6 | 9,5 | 8,5 | 9 | 2,6 | 3,7 |
| <i>Turdus merula</i> | 5 | 4,5 | 7,5 | 6-7 | 6 | 5,5 | 6 | 5,5 | 7 | 6,5 | 2,4 | 3,4 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 6 | 9,5 | 4,5 | 6,5-7,5 | 8 | 5 | 2 | 4 | 3,5 | 8,5 | 2,3 | 3,3 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 6,5 | 6 | 7 | 6,5 | 5-6 | 4 | 6 | 3-4 | 5-5,5 | 4 | 2,2 | 3,1 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 5 | 5 | 3,5 | - | 5 | 3,5 | 1 | 5,5 | 4 | 6,5 | 1,6 | 2,2 |
| <i>Regulus regulus</i> | 5,5 | 4 | 2 | 5,5 | 4,5 | 0,5 | 2 | 2 | 5,5 | 8 | 1,6 | 2,2 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 2-3 | 2-3 | 3-4 | 4 | 4 | 5 | 3 | 3 | 2,5-3,5 | 3-4 | 1,4 | 2,0 |
| <i>Sylvia borin</i> | 2 | 4,5 | 4 | 4-4,5 | 3-4 | 1 | 2 | 2,5 | 3 | 2-3 | 1,2 | 1,6 |
| <i>C. coccythraustes</i> | 1 | 1,5-2,5 | 5 | 1,5 | 5 | 2,5 | 3 | 2-3 | 3 | 2 | 1,1 | 1,6 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 2,5 | 5 | 2,5 | 2 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | 3 | 1,5 | 2,5 | 1,1 | 1,5 |
| <i>Parus palustris</i> | 1 | 2 | 2 | 4 | 3 | 2,5 | 3 | 2 | 3,5 | 2-3 | 1,0 | 1,5 |
| <i>Tringa ochropus</i> | 1,5 | 1-2 | 2 | 2 | 2 | 1,5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0,7 | 1,0 |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 2 | 2 | 1,5 | 2 | + | 1 | 2-3 | 0,5-1 | 2 | 3 | 0,7 | 0,9 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 1 | 2 | 2 | 1-1,5 | 1 | 1 | 0,5 | 0,7 |
| <i>Cuculus canorus</i> | 1 | 1 | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 0,5 | 1 | 0,4 | 0,6 |
| <i>Dendrocopos minor</i> | 1 | 1 | 1 | 1-2 | - | 1 | + | 1 | 2 | 1 | 0,3 | 0,5 |
| <i>Carduelis spinus</i> | 2 | 1,5 | + | 1-2 | + | 1 | 0,5 | + | - | 1-2 | 0,3 | 0,5 |
| <i>Phylloscopus trochilus</i> | - | 2 | 1 | 1 | 3 | 1 | - | - | - | - | 0,3 | 0,5 |
| <i>Apus apus</i> | - | + | 1 | 1 | 1 | - | 1 | 2 | 1-2 | 2 | 0,3 | 0,4 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 1 | - | 0,5-1 | 0,5 | 1,5 | - | 1 | 0,5 | 0,5-1 | 1 | 0,3 | 0,4 |
| <i>Columba palumbus</i> | + | 1 | 0,5-1 | - | - | 0,5 | 1 | 0,5 | 2 | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Dendrocopos leucotos</i> | + | 1 | + | 0,5 | - | 0,5 | 1 | 1 | 0,5 | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Picoides tridactylus</i> | - | 0,5 | 1 | + | 0,5 | 0,5-1 | 0,5-1 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Scotopax rusticola</i> | + | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | 1 | 1 | 0,2 | 0,3 |



Abb.4. Kleine Lichtung im Eichen-Linden-Hagebuchenwald (Fläche W). Charakteristische Arten sind Kernbeisser und Halsbandschnäpper. Brutbiotop von Spechten und Fliegenschnäppern sowie vom Wespenbussard. – A small gap in *Tilio-Carpinetum* in June (plot W). The characteristic species are here *Coccothraustes coccothraustes* and *Ficedula albicollis*. Nesting habitat of woodpeckers and flycatchers, and of *Pernis apivorus*.

sich kleine Flächen mit Jungbäumen und Büschen entwickeln können, obwohl diese auf trockene Inselchen mitten in stagnierendem offenem Wasser beschränkt sind. Einige grosse Büsche von Faulbaum, Salweide *Salix caprea*, Hasel und Traubenkirsche tragen zu dieser Schicht bei. Die üppige Krautschicht (1–1,5m hoch, Deckung 50–60%) besteht aus gemeinem Wurmfarne, Seggen, Gelber Schwertlilie *Iris pseudacorus*, Sumpfdotterblume, Schilf, Spierstaude, Bitterem Schaumkraut etc. In keiner anderen Fläche hat es so viele entwurzelte

Bäumen und soviel Totholz. Während der 15jährigen Studie wurde dieser Baumbestand wegen Lückenbildung heterogener, während der Wasserstand um etwa 10cm sank.

Die Zusammensetzung der Brutvogel-Gemeinschaft ist in der Tab.2 dargestellt. Die Brutvogel-Gemeinschaft unterscheidet sich von jener auf Fläche K durch ihren geringeren Artenreichtum und die niedrigere Gesamte Vogeldichte. Beides ergibt sich aus der Lage der Probefläche im Waldesinneren. Charakterarten dieses Habitat-Typs

sind Zilpzalp *Phylloscopus collybita*, Waldwasserläufer *Tringa ochropus* und Waldschnepfe *Scolopax rusticola*. In anderen Jahren wurde auch schon eine Familie des Kranichs *Grus grus* hier beobachtet.

3.1.3. Eichen-Linden-Hagebuchen-Wald

Tilio-Carpinetum – Flächen W (25,5 ha, Abb.4), CM (24ha, Abb.5) und MS (30ha). Drei Flächen bilden einen Gradienten von Fläche W, am Waldrand gelegen, zu Fläche MS, 3 km tief im BNP. Strukturell sind sie recht ähnlich, mit unbedeutenden Differenzen im Anteil der Fichte (der höchste in der Fläche W, der tiefste in MS) und in der Feuchtigkeit des Bodens (am höchsten in Fläche CM). Dieser Assozia-

tionstyp dominiert im BNP (ca. 45% der Landschaft) und bildet ausgedehnte uniforme Bestände, die in trockenere und nassere Varianten unterteilt werden können, sich aber kaum in ihrer Avifauna unterscheiden.

Die Vegetation ist geschlossen, strukturell sehr vielfältig, und wird aus drei Schichten gebildet: (a) obere Schicht (über 30m) aus herausragenden Fichten *Picea abies*, einigen Stiel-Eichen *Quercus robur*, Winter-Linden *Tilia cordata* und Eschen, (b) Mittelschicht (20–30m) aus denselben drei Bäumen und Spitz-Ahorn *Acer platanoides* sowie Ulme *Ulmus* sp., und (c) untere Schichten aus Hagebuche *Carpinus betulus* und jüngeren anderen Bäumen. Darunter entwickelt sich die Jungbaum-Schicht, ge-



Abb. 5. Eichen-Linden-Hagebuchenwald *Tilio-Carpinetum*, Ende April (Fläche CM). Brutbiotop von 6 Specht- und 4 Fliegenschnäpperarten sowie vom Mauersegler. – Oak-linden-hornbeam stand, a late April aspect (plot CM). Nesting habitat of 6 woodpecker and 4 flycatcher species, as well as of the Swift *Apus apus*.

Tab. 3. Die Brutvogelgemeinschaft des Eichen-Linden-Hagebuchenwaldes (Fläche W, 25,5 ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; - = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the oak-linden-hornbeam forest (plot W, 25.5 ha). + = breeding, less than 0.5 territory; - = non breeding; bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community) in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare / Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|--------------------------------|-------|-------|-------|-------|---------|-------|---------|-----------|---------|---------------------------------|------------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 50 | 41 | 46 | 36 | 39 | 35,5 | 35 | 48 | 52 | 40,5-43 | 16,7 | 21,1 |
| <i>Eriothaca rubecula</i> | 24-25 | 15 | 17 | 16,5 | 15-16 | 11 | 17 | 21 | 21 | 19,5 | 7,0 | 8,8 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 16 | 25 | 25 | 23,5 | 19 | 13,5 | 11-12 | 10 | 8,5 | 15,5 | 6,6 | 8,3 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | 11-12 | 16 | 15,5 | 13 | 11-12 | 8,5-9,5 | 9 | 13,5 | 15 | 25,5 | 5,5 | 6,8 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 14 | 10 | 12,5 | 14 | 13-14 | 12-13 | 11 | 13-14 | 16,5 | 14 | 5,2 | 6,5 |
| <i>C. coccythraustes</i> | 10 | 10 | 14 | 14 | 10 | 9 | 7 | 14 | 17,5-18,5 | 15 | 4,7 | 5,9 |
| <i>Parus major</i> | 8 | 10,5 | 8 | 7,5 | 9,5 | 10 | 6,5 | 7,5 | 10 | 7 | 3,3 | 4,2 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 7 | 6-6,5 | 6,5 | 9 | 8,5 | 6,5 | 5 | 6 | 5,5 | 8 | 2,7 | 3,4 |
| <i>Sylvia aricapilla</i> | 5-6 | 9 | 7 | 7 | 7 | 4,5 | 7 | 4,5 | 7,5 | 9 | 2,7 | 3,4 |
| <i>Turdus merula</i> | 6,5-7,5 | 4,5 | 5,5 | 7,5 | 6 | 4,5 | 6 | 5-5,5 | 5,5 | 7 | 2,3 | 2,9 |
| <i>Sitta europaea</i> | 5 | 5 | 3,5 | 7 | 5 | 6,5 | 5-5,5 | 5,5 | 9 | 5,5 | 2,2 | 2,9 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 6,5 | 4,5 | 3,5 | 4 | 3 | 4-4,5 | 4 | 3,5 | 5 | 6 | 1,7 | 2,2 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 4,5 | 4 | 5,5 | 8 | 4 | 3,5-4 | 4 | 2,5 | 4,5 | 3 | 1,7 | 2,2 |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 3 | 4 | 3 | 4 | 7 | 8 | 4 | 2 | 1 | 1 | 1,5 | 1,9 |
| <i>Regulus regulus</i> | 4,5 | 4 | 4 | 5,5 | 4 | 3,5 | 1,5-2 | 2,5 | 5 | 4,5 | 1,5 | 1,9 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 4 | 3,5-4 | 3 | 5 | 2 | 1 | 4 | 6 | 5-6 | 4,5 | 1,5 | 1,9 |
| <i>Parus palustris</i> | 1,5 | 1 | 4 | 3 | 4 | 3,5 | 2 | 3,5 | 5,5 | 6 | 1,3 | 1,7 |
| <i>Prunella modularis</i> | 1 | 2 | 2 | 3 | 2,5 | 3 | 3,5 | 4-5 | 3,5-4,5 | 4 | 1,2 | 1,5 |
| <i>Ficedula parva</i> | 1 | 1 | 2,5 | 4 | 2,5 | 2 | 5 | 3 | 3,5 | 3 | 1,1 | 1,4 |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 3 | 3 | 3 | 2 | 2,5 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 1,6 | 1,2 |
| <i>Columba palumbus</i> | 2,5-3 | 2 | 1,5-2 | 2 | 3,5 | 3 | 2 | 2 | 3 | 1 | 0,9 | 1,2 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 2 | 2,5 | 2-3 | 3 | 3 | 1,5 | 1,5 | 1,5-2,5 | 2 | 2 | 0,9 | 1,1 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 1,5 | 2 | 2 | 3 | 1,5 | 1-2 | 2 | 2 | 2 | 2,5 | 0,8 | 1,5 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 3,5 | 1-1,5 | 2 | 1,5-2 | 2 | 1 | 0,6 | 0,8 |
| <i>Anthus trivialis</i> | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0,5-1 | 1 | 0,5 | 1 | 0,6 | 0,7 |
| <i>Jynx torquilla</i> | 1,5 | 1 | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 1 | 0,4 | 0,5 |
| <i>Aegithalos caudatus</i> | 1 | 1 | - | 2 | 0,5 | 1 | 1-1,5 | + | + | 2 | 0,4 | 0,5 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 1 | 2 | 1-2 | + | 1 | + | + | 1 | 0,5-1 | 1 | 0,4 | 0,5 |
| <i>Cuculus canorus</i> | 1,5 | 1 | 0,5-1 | 0,5-1 | 0,5 | 0,5 | 0,5-1 | 1 | - | 0,5 | 0,3 | 0,4 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | 1 | + | - | 2 | - | + | 1-2 | + | 1 | 0,5-1 | 0,3 | 0,3 |
| <i>Sylvia borin</i> | 0,5 | + | 1,5 | 0,5 | 0,5 | - | 0,5 | 2 | 0,5 | - | 0,2 | 0,3 |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-----|-----|-----|
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | - | + | + | 1 | 0,5 | 1 | - | 1 | 1 | 1 | - | 0,5 | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Dendrocopos minor</i> | + | + | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0,5 | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Hippobolais icterina</i> | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 0,5-1 | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,2 | 0,3 |
| <i>Carduelis chloris</i> | - | - | + | 1 | - | - | - | + | + | + | 1 | 3 | 1 | 0,2 | 0,2 |
| <i>Dendrocopos leucotos</i> | 0,5 | - | - | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | + | + | + | 1 | 1 | 1 | 0,2 | 0,2 |
| <i>Strix aluco</i> | + | + | + | 1 | 1 | 1 | + | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,1 | 0,2 |
| <i>Dryocopus martius</i> | - | - | + | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,2 |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | - | - | + | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Sireptopelia turtur</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Carpodacus erythrinus</i> | 1 | 1 | + | 0,5 | + | + | + | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Carduelis spinus</i> | 1 | 1 | + | 1 | 1-2 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Luscinia luscinia</i> | 0,5 | 0,5 | + | 0,5 | 0,5 | 0,5 | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Emberiza citrinella</i> | 0,5 | 0,5 | 1 | 0,5 | 1 | 1 | + | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Columba oenas</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Parus cristatus</i> | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Sylvia communis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Bonasa bonasia</i> | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Buteo buteo</i> | - | - | - | - | - | - | 0,5 | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Picoides tridactylus</i> | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Corvus corax</i> | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Scolopax rusticola</i> | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Phylloscopus trochilus</i> | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Aquila pomarina</i> | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Accipiter nisus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,1 | 0,1 |
| Total | 209,4 | 201,4 | 211,2 | 222,3 | 195,4 | 167,4 | 166,0 | 198,1 | 223,1 | 224,3 | 79,3 | 100,0 | | | |

Tab. 4. Die Brutvogelgemeinschaft des Eichen-Linden-Hagebuchenwaldes (Fläche CM, 24ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; - = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the oak-linden-hornbeam forest (plot CM, 24ha). + = breeding, less than 0.5 territory; - = non breeding; bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community) in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare/Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|------------------------------|---------|---------|-----------|----------|-------|-------|-------|---------|-------|---------------------------|------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 42,5 | 42 | 39 | 31,5 | 30,5 | 37 | 37,5 | 42,5 | 47,5 | 40,5 | 16,3 | 24,5 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | 15 | 13,5 | 14,5 | 16,5-17,5 | 7,5 | 15,5 | 17 | 18 | 18 | 16,5 | 6,4 | 9,5 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | 9,5 | 8 | 10-10,5 | 15 | 9,5-10,5 | 10,5 | 9 | 13 | 13 | 19 | 4,9 | 7,3 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 18,5 | 14,5 | 15,5 | 3 | 14,5 | 9,5 | 3 | 5-6 | 2,5 | 13,5 | 4,2 | 6,3 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 10,5 | 7,5 | 8 | 5 | 5,5 | 9 | 8,5 | 13,5 | 15 | 11 | 3,9 | 5,8 |
| <i>Parus major</i> | 5,5-6,5 | 8 | 7 | 7,5-8 | 9,5 | 3,5 | 7,5-8 | 6 | 6,5-7,5 | 7,5 | 2,9 | 4,4 |
| <i>C. coccythraustes</i> | 6,5 | 6 | 10 | 8 | 7 | 5 | 6 | 8 | 8 | 5 | 2,9 | 4,3 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | 4,5 | 4,5-5,5 | 7,5 | 6 | 6 | 6,5 | 7-7,5 | 5 | 10,5 | 5,5 | 2,7 | 4,0 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 6 | 4-4,5 | 5 | 6,5 | 4,5 | 3,5 | 5-5,5 | 4 | 6 | 7 | 2,2 | 3,2 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 4,5-5 | 4 | 9 | 6,5-7 | 4,5-5 | 4,5 | 4,5-5 | 3 | 4,5 | 5 | 2,1 | 3,2 |
| <i>Sitta europaea</i> | 3,5 | 4 | 3,5 | 5-5,5 | 5,5 | 4,5 | 5 | 6 | 8 | 5,5 | 2,1 | 3,2 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 4 | 6 | 4 | 6,5 | 4,5 | 5-5,5 | 2-3 | 3 | 7 | 6,5 | 2,1 | 3,1 |
| <i>Turdus merula</i> | 5 | 4 | 3,5 | 4 | 4,5 | 3,5 | 3,5 | 4,5-5 | 5 | 3,5 | 1,8 | 2,7 |
| <i>Regulus regulus</i> | 5-6 | 4,5 | 4 | 7 | 4,5 | 2 | 3 | 1,5-2 | 4,5-5,5 | 5 | 1,8 | 2,7 |
| <i>Prunella modularis</i> | 3 | 3,5 | 2,5 | 3,5 | 4 | 2,5 | 4-5 | 3 | 5 | 4 | 1,5 | 2,2 |
| <i>Parus palustris</i> | 1-1,5 | 1,5 | 1 | 3,5 | 3 | 2,5 | 3,5 | 3,5 | 3,5-4,5 | 4,5 | 1,2 | 1,8 |
| <i>Ficedula parva</i> | 3 | 1,5 | 2,5 | 2 | 1,5 | 2 | 3,5 | 2,5 | 2 | 1 | 0,9 | 1,4 |
| <i>Columba palumbus</i> | 1 | 2,5 | 1-1,5 | 1-2 | 2,5 | 1,5 | 2,5 | 2,5 | 2 | 1,5 | 0,8 | 1,2 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 2 | 2 | - | 2 | 2 | 1 | 2 | 3 | 3 | 2 | 0,8 | 1,2 |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 1-1,5 | 1,5 | 2-3 | 3 | 2-2,5 | 1 | 1,5 | 1 | 1,5 | 1,5 | 0,7 | 1,1 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 1-1,5 | 2 | 1,5 | 1 | 1,5 | 1-2 | 1,5 | 2 | 2 | 2,5 | 0,7 | 1,0 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 3-3,5 | 2 | 1,5 | 2,5 | 1,5 | 1,5 | 1 | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,6 | 0,7 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 1,5 | 1 | 1 | 1 | 2,5 | 1 | 1-2 | 1 | 1,5 | 1 | 0,5 | 0,8 |
| <i>Aegithalos caudatus</i> | + | + | 1 | 2 | 1 | 1 | - | 1 | 1 | 1 | 0,3 | 0,5 |
| <i>Cuculus canorus</i> | 1 | 1 | 0,5 | 0,5-1 | 1 | 0,5 | 0,5 | + | 1 | 0,5-1 | 0,3 | 0,5 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | + | + | 0,5 | 1 | 2 | 1-2 | - | - | - | - | 0,2 | 0,3 |
| <i>Parus ater</i> | - | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Apus apus</i> | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | + | - | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | - | - | - | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 1 | + | 1 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | - | - | 1-1,5 | 0,5 | 1 | 1 | + | 1 | + | - | 0,2 | 0,3 |
| <i>Dryocopus martius</i> | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 1 | + | 0,5 | - | 0,5-1 | - | 0,2 | 0,3 |

Tab. 5. Die Brutvogelgemeinschaft des Eichen-Linden-Hagebuchenwaldes (Fläche MS, 30ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; - = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the oak-linden-hornbeam forest (plot MS, 30ha). + = breeding, less than 0,5 territory; - = non breeding, bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community) in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare/Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|------------------------------|----------|---------|------|---------|------|---------|-------|-------|-----------|---------------------------|------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 42,5 | 41 | 37 | 47 | 28 | 30,5 | 49 | 55 | 65 | 62 | 15,2 | 23,8 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | 18 | 19 | 18 | 13 | 13-14 | 14 | 20 | 20 | 23 | 21 | 6,0 | 9,5 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 22,5 | 23 | 24,5 | 4 | 11,5 | 10,5 | 13 | 16 | 13,5 | 20 | 5,3 | 8,4 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | 14,5 | 13 | 13,5 | 15 | 11,5 | 11,5 | 16-17 | 14 | 13,5 | 17,5-18,5 | 4,7 | 7,5 |
| <i>Sitta europaea</i> | 6,5-7 | 6 | 6 | 10,5 | 13 | 13 | 8-8,5 | 11,5 | 13 | 9,5 | 3,3 | 5,3 |
| <i>C. coccyzina</i> | 7-8 | 6 | 12 | 10 | 6,5 | 7 | 8-9 | 12 | 19 | 9,5 | 3,3 | 5,1 |
| <i>Parus major</i> | 7 | 9 | 11,5 | 10 | 5,5-6,5 | 6,5 | 7,5-8 | 7 | 10 | 9,5 | 2,8 | 4,5 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 6,5-7 | 9,5-10,5 | 7,5-8,5 | 8,5 | 8,5 | 9 | 4-5 | 6,5 | 11 | 10 | 2,8 | 4,4 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 4,5 | 5,5-6,5 | 5 | 5 | 7,5 | 6 | 7-8 | 10 | 8,5 | 11 | 2,4 | 3,9 |
| <i>Turdus merula</i> | 5,5 | 3,5 | 5,5 | 6 | 5 | 4 | 5-6 | 6 | 6 | 5,5 | 1,7 | 2,7 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 5,5 | 5 | 4,5 | 5 | 5 | 4 | 4,5-5,5 | 4 | 7 | 6,5 | 1,7 | 2,7 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 5,5-6,5 | 5 | 4,5 | 4 | 2-3 | 3,5 | 5 | 7 | 6,5-7 | 3 | 1,6 | 2,5 |
| <i>Parus palustris</i> | 2 | 1,5 | 5 | 5,5 | 5 | 3,5 | 4 | 2,5 | 4 | 4,5-5 | 1,5 | 2,4 |
| <i>Ficedula parva</i> | 1 | 4 | 3,5 | 2,5 | 3 | 2,5 | 4,5 | 4 | 6,5 | 5 | 1,1 | 1,7 |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 2,5 | 3,5 | 4 | 3,5 | 2,5-3,5 | 2-3 | 2 | 3,5 | 3 | 4,5 | 0,9 | 1,4 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 2,5-3 | 4,5 | 3-3,5 | 3 | 1,5 | 2 | 2 | 2 | 3-4 | 2,5 | 0,9 | 1,4 |
| <i>Regulus regulus</i> | 3 | 2,5 | 5 | 4,5 | 2,5-3,5 | 1 | 1 | 1-1,5 | 2-3 | 4 | 0,9 | 1,4 |
| <i>Anthus trivialis</i> | 2 | 4,5 | 5 | 3 | 3,5 | 1,5 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0,8 | 1,3 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | 2-3 | 3 | 2 | 4 | 2 | 2 | 1-2 | 2 | 1-2 | 2 | 0,8 | 1,2 |
| <i>Prunella modularis</i> | - | 2 | 1 | 3 | + | 1 | 1 | 3 | 4 | 4 | 0,6 | 0,9 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 3 | 1-2 | - | 1,5 | 0,5-1 | 1 | 3 | 0,5-1 | 4 | 1 | 0,6 | 0,9 |
| <i>Columba palumbus</i> | 1 | 0,5 | 3 | 2 | 1,5-2 | 2 | 1,5 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 0,9 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 1 | 0,5 | 1,5 | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 | + | 2 | 0,5 | 0,8 |
| <i>Dendrocopos minor</i> | 1 | 1 | + | 1,5 | 1 | 1 | + | + | 1 | 1 | 0,3 | 0,4 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 0,5-1 | - | - | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 0,5-1 | 1-1,5 | 1 | 0,2 | 0,4 |
| <i>Aegithalos caedatus</i> | 1 | - | 1 | 2 | 1 | - | 1 | - | - | 1 | 0,2 | 0,4 |
| <i>Cuculus canorus</i> | + | + | + | 1 | 1 | 1,5 | 1 | + | 1 | + | 0,2 | 0,3 |
| <i>Dendrocopos leucotos</i> | 1 | 1 | 0,5 | 0,5 | + | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 1 | 0,5 | 0,2 | 0,3 |
| <i>Strix aluco</i> | + | 1 | + | - | - | + | 0,5-1 | 1 | - | 1 | 0,1 | 0,2 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | - | - | - | - | 1 | - | 0,5-1 | + | - | - | 0,1 | 0,1 |

| | | | | | | | | | | | |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 0,5 | 188,3 | 183,5 | 156,1 | 148,0 | 183,8 | 200,9 | 236,6 | 229,7 | 63,0 | 100,0 |
| <i>Dryocopus martius</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Buteo buteo</i> | - | + | + | - | + | - | 1 | - | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Apus apus</i> | - | - | + | - | + | 0,5 | - | 0,5 | - | 0,1 | 0,1 |
| <i>Parus ater</i> | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | 0,1 |
| <i>F. albicollis</i> × <i>hypoleuca</i> | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 0,1 |
| <i>Bonasa bonasia</i> | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>Corvus corax</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Picoides tridactylus</i> | - | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>Pernis apivorus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Columba oenas</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| Total | 178,2 | 184,0 | 188,3 | 183,5 | 156,1 | 148,0 | 183,8 | 200,9 | 236,6 | 229,7 | 63,0 |

Eichen-Linden-Hagebuchenwaldes kann das zahlreiche Brüten folgender Arten erwähnt werden: Mittelspecht *Dendrocopos medius*, Kernbeisser *Coccothraustes coccothraustes*, Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* und möglicherweise Singdrossel *Turdus philomelos*.

Fläche CM bedeckt zu einem grossen Teil die ehemalige Fläche CW (75%), enthält aber auch Teile der ehemaligen Fläche CE (25%). Dieser früher sehr einförmige Bestand ist nun wegen des Windbruchs, der ein Dutzend kleinerer Öffnungen in der Hauptschicht gebildet hat, mehr lückenhaft. Der Rückgang der Fichte ist weniger vorangeschritten als in der Fläche W, da die Bäume noch etwas jünger sind.

Die Brutvogel-Gemeinschaft auf Fläche CM ist wahrscheinlich die typischste für das Innere von Eichen-Linden-Hagebuchenwäldern; sie ist praktisch frei von Waldrand-Einflüssen. Artenreichtum und Gesamte Vogeldichte waren in einem mittleren Bereich. Eine auffällige Ausnahme wurde allerdings 1980 registriert, als ein Nest des Neuntöters *Lanius collurio* in einer kleinen Lücke in diesem Klimax-Bestand gefunden wurde. Das ♂ wurde hier nicht gesehen; vermutlich hatte es sein Territorium in einer 2ha grossen Windwurffläche etwa 200m von Fläche CM entfernt.

Fläche MS bewahrt ihren gleichförmigen Charakter und ihr parkähnliches Aussehen, das vom starken Druck der Pflanzenfresser herrührte. Windwurf riss durch das Umstürzen grosser Bäume etwa ein Dutzend neue Lücken in die Hauptschicht, aber einige ältere Lücken wurden durch Unterwuchs wieder aufgefüllt. Der Bestand enthielt einst 10–20 alte Fichten pro ha, doch sind nur die Hälfte davon übriggeblieben. Fast alle der 10–15 Jahre alten Fichten, die zwei 0,5ha grosse Bestände gebildet haben, sind verschwunden.

Die einfachste Struktur innerhalb der Eichen-Linden-Hagebuchenwälder widerspiegelte sich in einer relativ geringen Artenzahl und einer niedrigen Gesamten Vogeldichte (63 BP/10ha) der Fläche MS. Als einzige Art erreichte der Kleiber *Sitta euro-*

Tab. 6. Die Brutvogelgemeinschaft des Heidelbeer-Föhrenwaldes (Fläche NW, 25 ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; -- = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the pine-bilberry coniferous forest (plot NW, 25 ha). + = breeding, less than 0,5 territory; -- = non breeding; bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community) in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare / Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|--------------------------------|-------|-----------|-------|---------|-------|---------|---------|---------|-------|---------------------------|------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10 ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 34,5 | 32,5 | 32,5-33,5 | 27 | 32 | 27 | 30,5 | 30 | 20 | 27 | 11,7 | 28,5 |
| <i>Phylloscopus sibirarix</i> | 15 | 17 | 17 | 15,5 | 12,5 | 10 | 11 | 9,5 | 11,5 | 14,5 | 5,3 | 12,8 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | 15 | 12,5 | 12,5 | 10 | 7 | 7 | 13,5 | 12,5 | 15,5 | 12,5 | 4,8 | 11,7 |
| <i>Regulus regulus</i> | 7,5 | 6,5-7 | 6 | 10,5 | 7-8 | 5 | 5 | 3 | 7 | 11 | 2,8 | 6,6 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 4-5 | 5 | 5,5 | 3,5 | 6 | 2,5 | 4,5-5,5 | 7-8 | 7,5 | 7 | 2,3 | 5,5 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 3,5-4,5 | 3,5 | 4 | 5 | 3,5 | 3,5 | 3,5 | 2 | 2,5-3,0 | 4,5 | 1,4 | 3,4 |
| <i>Prunella modularis</i> | 2-3 | 3,5 | 3 | 4-5 | 3,5 | 3 | 1 | 3,5-4,5 | 4,5 | 5 | 1,4 | 3,3 |
| <i>Parus cristatus</i> | 3,5 | 3,5-4 | 4-5 | 4 | 3-4 | 1,5 | 3 | 4 | 3,5 | 3 | 1,4 | 3,3 |
| <i>Parus ater</i> | 2,5 | 3 | 3,5 | 4 | 5,5-6 | 1,5 | 2 | 2 | 3,5 | 4 | 1,3 | 3,0 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 1,5 | 1,5 | 1 | 2,5 | 1 | 1,5 | 2 | 2,5 | 3 | 5 | 0,9 | 2,1 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 2,5 | 2 | 1 | 2,5 | 1,5 | 1,5 | 2 | 1 | 2 | 3,5 | 0,8 | 1,9 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | - | 2,5 | 1-2 | 3 | 1 | 3,5 | 2,5 | 1 | 2 | 1 | 0,7 | 1,8 |
| <i>Turdus merula</i> | 2 | 1 | 2 | 1,5 | 2,5-3,5 | 1 | 0,5-1 | 1 | 1 | 1,5-2 | 0,6 | 1,4 |
| <i>Anthus trivialis</i> | 1 | 2 | 1 | 1,5 | 1 | 1 | 2 | 1,5 | 1 | 2 | 0,6 | 1,4 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 1,5 | 1 | 1-1,5 | 2 | 0,5 | 1 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 0,5 | 1,2 |
| <i>Muscicapa striata</i> | 1 | 1 | 3 | 1,5-2 | 3 | 1,5 | 1 | - | - | + | 0,5 | 1,2 |
| <i>Ficedula parva</i> | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | - | 2 | - | 0,5 | 1,2 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | - | 0,5 | 1 | 2,5 | 0,5 | 1 | 1,5-2,5 | 0,5 | 1 | 2 | 0,4 | 1,8 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 2 | 2,5 | 1 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1 | + | 1,5 | 1 | 0,4 | 1,8 |
| <i>Carduelis spinus</i> | 0,5-1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 1 | + | - | - | 0,4 | 0,9 |
| <i>Parus major</i> | - | 1 | 1-2 | + | 1 | 1,5 | 0,5 | 0,5 | 1 | 1 | 0,4 | 0,7 |
| <i>Sitta europaea</i> | - | 1 | + | 1,5 | 1 | 0,5-1 | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 0,3 | 0,7 |
| <i>Cuculus canorus</i> | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 1 | 1 | 0,5 | 0,5 | 1,5 | 1,5 | 0,3 | 0,7 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 1 | - | 0,5 | 1 | + | - | 1,5 | 0,5 | 1-1,5 | 0,5-1 | 0,3 | 0,7 |
| <i>Ficedula albicollis</i> | - | 1 | 2 | 0,5 | 1 | 1 | 1,5 | 0,5 | 0,5 | + | 0,2 | 0,6 |
| <i>Bonasa bonasia</i> | - | + | 0,5-1 | 1,5 | 1 | - | 1 | - | - | - | 0,2 | 0,5 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | - | + | - | 1 | 1 | + | 1,5 | + | 0,5 | 1 | 0,2 | 0,5 |
| <i>Columba oenas</i> | - | - | 0,5 | 1 | 1,5 | 0,5 | + | + | - | 1-1,5 | 0,2 | 0,5 |
| <i>Picoides tridactylus</i> | + | - | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | + | 0,5 | 0,5 | 1 | 0,2 | 0,5 |
| <i>Columba palumbus</i> | + | - | - | + | 0,5 | 1 | - | + | - | 0,5 | 0,1 | 0,3 |
| <i>Dryocopus martius</i> | + | + | + | + | 0,5 | + | + | 0,5-1 | 0,5 | - | 0,1 | 0,2 |

Tab. 7. Die Brutvogelgemeinschaft des Heidelbeer-Föhrenwaldes (Fläche NE, 25ha). + = Brutvogel, weniger als 0,5 Territorien; - = Nichtbrüter; halbfett = im betreffenden Jahr dominant ($\geq 5\%$ des Brutvogelbestandes). Wo in der Tabelle ein Bereich angegeben wird, wurde für die Berechnungen der Mittelwert verwendet. - The breeding bird assemblage of the pine-bilberry coniferous forest (plot NE, 25ha). + = breeding, less than 0.5 territory; - = non breeding; bold type = dominant (constituting $\geq 5\%$ of community in a particular year. In the species for which number ranges are given, the means were used for all further calculations.

| Art/Species | Anzahl Paare/ Number of pairs | | | | | | | | | | Mittel/Mean | |
|--------------------------------|-------------------------------|---------|-----------|------|---------|------|-------|------|------|-------|--------------------------|------------------------|
| | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | Dichte density (BP/10ha) | Dominanz dominance (%) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 36 | 25,5 | 26,5 | 29,5 | 33,5 | 34,5 | 28,5 | 33 | 25 | 28 | 12 | 29,1 |
| <i>Eriothacus rubecula</i> | 14 | 14,5 | 15,5-16,5 | 15,5 | 9 | 13 | 19 | 17,5 | 15,5 | 17 | 6,0 | 14,6 |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 16 | 19,5 | 13 | 11,5 | 6,5 | 12 | 9,5 | 16,5 | 13 | 14,5 | 5,3 | 12,7 |
| <i>Regulus regulus</i> | 4,5 | 6-7 | 5,5 | 12 | 6,5-7,5 | 4 | 4,5 | 5,5 | 6 | 5 | 1,9 | 6,4 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 5,5-6,5 | 3,5 | 4 | 5 | 2,5 | 4,5 | 2,5 | 2,5 | 3 | 4,5 | 1,5 | 3,7 |
| <i>Certhia familiaris</i> | 3,5 | 3,5-4,5 | 5,5 | 5-6 | 4,5 | 3,5 | 2,5 | 2,5 | 3 | 4 | 1,3 | 3,2 |
| <i>Parus cristatus</i> | 3,5 | 3 | 3 | 5 | 3 | 2,5 | 2,5 | 3,5 | 3 | 4 | 1,1 | 2,7 |
| <i>Parus ater</i> | 2 | 3,5 | 2,5 | 3,5 | 4,5 | 1,5 | 2 | 1,5 | 3,5 | 3 | 1,1 | 2,7 |
| <i>Prunella modularis</i> | 2 | 2 | 2 | 3 | 1,5 | 2 | 2-2,5 | 2 | 3,5 | 4,5 | 1,1 | 2,5 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 3 | 2,5 | 3 | 1,5 | 1 | 1,5 | 1 | 2 | 3,5 | 3 | 0,9 | 2,1 |
| <i>Turdus merula</i> | 1,5 | 2 | 2,5 | 2 | 1,5 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1,5 | 0,6 | 1,5 |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | 1 | 1,5 | 1 | 2,5 | + | 1 | + | 1,5 | 4,5 | 3 | 0,6 | 1,5 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | - | 1,5 | - | 1 | 2 | 2,5 | 1,5 | 2 | 2 | 1,5 | 0,6 | 1,4 |
| <i>Ficedula parva</i> | 0,5 | 1 | 1 | 1,5 | 1 | 2 | 1 | 1,5 | 2 | - | 0,5 | 1,1 |
| <i>Anthus trivialis</i> | + | 1 | 1 | 1,5 | 1 | 1 | 1 | 1,5 | 2 | 1,5 | 0,5 | 1,1 |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | 1 | 0,5 | 2 | 2 | 1,5 | 0,5 | - | 0,5 | 1 | 2 | 0,4 | 1,0 |
| <i>Dendrocopos major</i> | 1,5 | 2,5 | 1-1,5 | - | + | 1,5 | + | 1 | 2 | 1 | 0,4 | 1,0 |
| <i>Parus montanus</i> | - | 1 | 2 | 1 | + | 1 | - | 2 | 2 | - | 0,4 | 1,5 |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 0,5-1 | 0,5 | + | 1,5 | 1,5-2 | 1-2 | + | 1 | 1,5 | 1-1,5 | 0,4 | 1,5 |
| <i>Columba palumbus</i> | 1,5 | 0,5 | 0,5 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1 | 1 | 1 | - | 0,4 | 0,9 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | 1 | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0,5 | 1 | 1 | 0,3 | 0,8 |
| <i>Bonasa bonasia</i> | 1 | - | 1 | 1,5 | 1-2 | 1 | 1 | 1 | + | 1 | 0,3 | 0,8 |
| <i>Carduelis spinus</i> | 2 | 2,5 | + | 2 | + | 1,5 | 1 | + | - | - | 0,2 | 0,6 |
| <i>Muscicapa striata</i> | - | - | + | 2 | 1 | 1,5 | 1,5 | + | 1 | - | 0,2 | 0,6 |
| <i>Ficedula hypoleuca</i> | 1 | 1 | - | 1 | - | 3 | - | + | 1 | + | 0,2 | 0,5 |
| <i>Columba oenas</i> | 1 | 1 | 1,5 | 0,5 | + | 0,5 | 0,5 | 1 | + | + | 0,2 | 0,5 |
| <i>Cuculus canorus</i> | + | - | 0,5 | 0,5 | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5-1 | 0,2 | 0,5 |
| <i>Parus major</i> | - | 0,5 | - | 1 | 1 | + | - | - | 1 | 1 | 0,2 | 0,4 |
| <i>Picoides tridactylus</i> | - | - | 0,5 | 1 | 1 | + | 0,5 | + | 0,5 | 1 | 0,1 | 0,3 |
| <i>Dryocopus martius</i> | 0,5 | - | + | - | + | + | 0,5 | + | 0,5 | 0,5 | 0,1 | 0,3 |
| <i>C. coccythraustes</i> | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | 0,1 | 0,3 |

63,8%), wodurch die früheren Ergebnisse bestätigt werden.

In keiner einzigen Fläche änderte sich zwischen den beiden Zeiträumen die durchschnittliche Struktur der Brutvogelgemeinschaften wesentlich; die Dichteähnlichkeit zwischen den Perioden überstieg immer 86%. Demgegenüber kann sich die Struktur der Vogelgemeinschaft einer bestimmten Fläche von einem Jahr zum nächsten so stark verändern, dass der Ähnlichkeitsindex unter 74% sinkt (Tomiałojć et al. 1984).

3.2.2. Artenreichtum

Der Artenreichtum der einzelnen Flächen schwankte von Jahr zu Jahr, aber die mitt-

lere Artenzahl der Brutvögel in den Laubwald-Flächen änderte sich zwischen den siebziger und achtziger Jahren nicht (Tab. 9, 10). In den Nadelwald-Flächen stieg die durchschnittliche Brutvogel-Artenzahl von der ersten zur zweiten Untersuchungsperioden um 3–5, wobei dieser Anstieg nur in der Fläche NW statistisch signifikant war. Die Variationen um den Mittelwert waren recht klein, der Varianzkoeffizient der Artenzahlen reichte von 5,0 bis 11,8%. Die kleinsten Werte (hohe Stabilität) finden sich in den Flächen innerhalb des Waldes mit Laubwald- und Bruchwald-Charakter (MS bzw. L), die höchsten in Koniferen-Flächen (NE, NW). Die höhere Variabilität in diesen Flächen ergab sich aus dem Anstieg der Brutvogel-Artenzahlen.



Abb. 6. Nadelwaldbestand in Fläche NW. Bruthabitat von 3 Spechtarten sowie von Haselhuhn, Sperber, Sperlingskauz, Tannenhäher, Fichtenkreuzschnabel, Erlenzeisig und Weidenmeise. – *Coniferous stand Vaccinium myrtilli-Piceetum patch in the plot NW. Nesting habitat of 3 woodpecker species, as well as of Bonasa bonasia, Accipiter nisus, Glauucidium passerinum, Nucifraga caryocatactes, Loxia curvirostra, Carduelis spinus, and Parus montanus.*

Tab. 8. Dichteähnlichkeit in Prozent der Brutvogelgemeinschaften in verschiedenen Waldtypen des BNP 1980–1989. Für die Berechnungen wurden 10-Jahres-Mittelwerte verwendet. – *Percentage indices of density similarity (DS) of bird assemblages from different BNP forest types in the years 1980–1989. 10-year means were used in calculations.*

| Auenwald <i>Riparian</i> | | Eichen-Linden-Hagebuchenwald <i>Oak-linden-hornbeam</i> | | | Nadelwald <i>Coniferous</i> | | |
|-----------------------------|------|--|------|------|--------------------------------|------|----|
| K | L | W | CM | MS | NE | NW | |
| X | 79,1 | 78,0 | 76,1 | 72,3 | 49,8 | 49,6 | K |
| | X | 73,6 | 79,1 | 75,8 | 55,8 | 55,7 | L |
| | | X | 87,9 | 85,2 | 59,4 | 59,0 | W |
| | | | X | 87,8 | 63,4 | 63,8 | CM |
| | | | | X | 64,1 | 63,8 | MS |
| | | | | | X | 92,3 | NE |
| | | | | | | X | NW |

Ein anderes Mass für die Stabilität der Vogelgemeinschaft ist der Anteil jener Arten, die jedes Jahr hier brüten, d.h. der konstanten Arten. Zwischen 1980 und 1989 machten diese Arten in den Nadelwaldflächen NW und NE innerhalb des Waldes 51,2–52,6% aus; in den Flächen K, L und W an den Waldrändern und in Bruchwäldern betrug ihr Anteil 65,6–66,7%, in den Eichen-Linden-Buchen-Flächen CM und MS innerhalb des Waldes sogar 70,1–80,1%. Die höhere Anzahl der konstanten Arten in den letzten zwei Flächen rührt wahrscheinlich daher, dass die Flächen vom selben Habitat-Typ umgeben sind, während andere Flächen in ihrer näheren Nachbarschaft andere Habitat-Typen haben, d.h. Quellen von zusätzlichen «Fremd»-Arten, was eine Erhöhung der Variabilität der Artenzahlen verursachen könnte.

3.2.3. Gesamte Vogeldichte

In den letzten zehn Jahren blieb die gesamte Vogeldichte in den meisten Flächen ähnlich wie in den siebziger Jahren, nur in der Nadelwaldfläche NW stieg sie signifikant von 34,7 auf 41,4 BP/10ha. Die mittlere Dichte pro Art, d.h. die Gesamte Vogeldichte (d) dividiert durch die Artenzahl (s), änderte sich vom ersten zum zweiten Untersuchungszeitraum nicht (Tab. 11); somit ist der Anstieg der Gesamtdichte in den

Nadelwaldflächen vor allem auf den Anstieg des Artenreichtums zurückzuführen.

Da die Beobachtungsperiode länger war, konnten in den Vogelgemeinschaften der einzelnen Jahre neue Dichte-Extreme festgestellt werden (Tab. 13). In der 15jährigen Untersuchungsperiode lagen sie zwischen 33,2 BP/10ha (1978 in der Fläche NW) und mehr als dem Dreifachen, nämlich 114,0 BP/10ha (1988 in der Fläche K).

3.2.4. Anteil der Dominanten

Dieses Mass für die Ausgeglichenheit einer Gemeinschaft (Eveness) zeigte ebenfalls keine bedeutenden Unterschiede zwischen den Perioden. Nur in den Flächen innerhalb des Waldes (CM und NW) war der Anteil der Dominanten während den achtziger Jahren signifikant tiefer als in den siebziger Jahren (Tab. 10, 11). Diese Änderung war vor allem eine Folge der starken Abnahme des Waldaubsängers *Phylloscopus sibilatrix*, die nicht durch die verbleibenden, ökologisch sehr verschiedenen dominanten Arten kompensiert wurde.

3.2.5. Nahrungsgilden

Im Vergleich mit den siebziger Jahren ging die Anzahl der ausserhalb des Waldes nahrungssuchenden Vögel deutlich zurück (Tab. 9, 10); vor allem der Star *Sturnus vulgaris* nahm stark ab. Die häufigste Gruppe,

Tab. 9. Wichtigste Strukturparameter der Brutvogelgemeinschaften in den Bruchwäldern des BNP in den beiden Untersuchungsperioden. Mittelwerte und Standardabweichungen (SD), Dichten in Brutpaaren (BP)/10ha. Werte für 1975–1979 berechnet nach Daten aus Tomiałojć et al. (1984). Weitere Erklärungen im Text. – *Main structural parameters of bird assemblages of riparian BNP stands in the two study periods. Mean values and standard deviations (SD) are shown; densities are given in pairs/10ha. Data for 1975–1979 calculated from materials published in Tomiałojć et al. (1984). Other explanations in the text.*

| | Fläche K (Rand)/Plot K (edge) | | | | | | Fläche L/Plot L | | | | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|----|---|----|---------|----|-----------------|----|---------|----|---------|----|
| | 1975–79 | | 1980–89 | | 1976–77 | | 1980–89 | | 1976–77 | | 1980–89 | |
| | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD |
| Vogelgemeinschaft | Anzahl Arten (s) | | Number of species | | 35,0 | | 48,8 | | 35,0 | | 36,0 | |
| <i>Total assemblage</i> | Gesamtdichte (d) | | Overall density | | 72,8 | | 98,6 | | 72,8 | | 71,0 | |
| | mittlere Dichte pro Art (d/s) | | Density of mean species | | 2,1 | | 2,0 | | 2,1 | | 2,0 | |
| | Summe der Anteile der Dominanten (%) | | Cumulative proportion of dominant species (%) | | 51,2 | | 38,2 | | 51,2 | | 45,1 | |
| | Nahrungssuche ausserhalb Wald | | Forage outside forest (O) | | 0,0 | | 8,9 | | 0,0 | | 0,3 | |
| Dichten der Nahrungsgilden | Predatoren | | Predators (P) | | 0,2 | | 0,3 | | 0,2 | | 0,2 | |
| <i>Densities of foraging groups</i> | Pflanzenfresser | | Vegetarians (V) | | 5,8 | | 7,4 | | 5,0 | | 5,3 | |
| | Insektenfresser am Boden | | Ground insectivores (IG) | | 33,0 | | 31,4 | | 24,4 | | 23,6 | |
| | Insektenfresser an Rinde | | Bark insectivores (IB) | | 5,4 | | 6,9 | | 6,8 | | 6,4 | |
| | Insektenfresser in Kronen | | Crown insectivores (IL) | | 42,7 | | 43,8 | | 36,4 | | 35,0 | |
| | Bodenbrüter | | Ground nesters (G) | | 35,5 | | 30,1 | | 26,3 | | 21,9 | |
| Dichten der Nistgilden | Kronenbrüter | | Crown nesters (C) | | 32,5 | | 36,7 | | 24,7 | | 25,8 | |
| <i>Densities of nesting groups</i> | Höhlenbrüter | | Hole nesters (H) | | 31,7 | | 31,5 | | 21,5 | | 22,9 | |
| | Langstreckenzieher | | Tropical migrants (T) | | 24,6 | | 24,8 | | 13,1 | | 16,5 | |
| | Kurzstreckenzieher | | Short-distance migrants (S) | | 55,9 | | 53,0 | | 41,1 | | 37,7 | |
| Dichten der Zuggilden | Standvögel | | Resident in region (R) | | 12,1 | | 11,4 | | 10,0 | | 8,8 | |
| <i>Densities of migratory groups</i> | Standvögel des Waldes | | True forest residents (RF) | | 7,4 | | 9,5 | | 8,6 | | 8,1 | |

Tab. 10. Wichtigste Strukturparameter der Brutvogelgemeinschaften in den Eichen-Linden-Hagebuchenwäldern des BNP in den beiden Untersuchungsperioden. Mittelwerte und Standardabweichungen (SD), Dichten in BP/10ha. Werte für 1975–1979 berechnet nach Daten aus Tomiałojć et al. (1984). Weitere Erklärungen im Text. – *Main structural parameters of bird assemblages of oak-linden-hornbeam BNP stands in the two study periods. Mean values and standard deviations (SD) are shown; densities are given in pairs/10ha. Data for 1975–1979 calculated from materials published in Tomiałojć et al. (1984). Other explanations in the text.*

| | Fläche W / Plot W | | | Fläche CM / Plot CM | | | Fläche MS / Plot MS | | | | | |
|-----------------------------------|-------------------------------|-----|---------|---------------------|--------|---------|---------------------|-----|---------|-----|------|-----|
| | 1975–79 | | 1980–89 | 1975–79 | | 1980–89 | 1975–79 | | 1980–89 | | | |
| | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | Mittel | SD | | |
| Vogelgemein- schaft | 39,8 | 2,4 | 39,5 | 2,7 | 30,8 | 3,6 | 32,8 | 2,3 | 29,4 | 3,1 | 31,2 | 1,5 |
| Total | 76,1 | 8,1 | 79,3 | 8,3 | 62,4 | 6,5 | 66,6 | 5,4 | 61,2 | 4,7 | 63,0 | 9,3 |
| assemblage | 1,9 | 0,1 | 2,0 | 0,2 | 2,0 | 0,1 | 2,0 | 0,2 | 2,1 | 0,1 | 2,0 | 0,3 |
| | 60,7 | 3,8 | 56,2 | 3,8 | 62,5 | 5,0 | 54,8 | 6,3 | 62,3 | 4,9 | 56,5 | 6,3 |
| Dichten der Nahrungsgilden | Nahrungssuche ausserhalb Wald | | | | | | | | | | | |
| Densities of for- aging groups | Forage outside forest (O) | | | | | | | | | | | |
| | 4,8 | 2,1 | 2,0 | 0,6 | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,1 |
| | 0,5 | 0,3 | 0,5 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,2 | 0,4 | 0,2 |
| | 7,4 | 0,8 | 8,3 | 1,3 | 6,2 | 0,6 | 6,8 | 0,7 | 6,0 | 0,7 | 6,6 | 1,5 |
| | 19,5 | 1,8 | 22,2 | 2,5 | 17,2 | 2,6 | 19,2 | 2,7 | 16,5 | 1,8 | 16,6 | 2,6 |
| | 3,8 | 0,9 | 5,3 | 1,0 | 4,0 | 0,8 | 5,3 | 1,0 | 4,0 | 0,7 | 6,0 | 0,7 |
| | 40,3 | 3,1 | 41,1 | 5,3 | 34,6 | 3,5 | 34,6 | 3,6 | 34,2 | 2,0 | 33,3 | 5,4 |
| Dichten der Nistgilden | Ground nesters (G) | | | | | | | | | | | |
| Densities of nesting groups | Crown nesters (C) | | | | | | | | | | | |
| | 18,9 | 2,0 | 19,0 | 3,1 | 16,5 | 2,7 | 15,1 | 2,0 | 16,6 | 1,3 | 14,1 | 3,0 |
| | 33,2 | 2,8 | 36,3 | 4,8 | 28,6 | 2,2 | 30,7 | 3,7 | 25,1 | 3,0 | 26,7 | 6,0 |
| | 23,7 | 5,5 | 23,8 | 2,7 | 16,7 | 3,6 | 20,4 | 3,4 | 19,4 | 2,6 | 22,1 | 2,3 |
| Dichten der Zuggilden | Tropical migrants (T) | | | | | | | | | | | |
| Densities of migratory groups | Short-distance migrants (S) | | | | | | | | | | | |
| | 19,3 | 2,3 | 20,0 | 4,4 | 14,0 | 2,9 | 14,4 | 2,2 | 17,4 | 1,7 | 15,3 | 2,4 |
| | 37,8 | 3,8 | 42,2 | 4,8 | 33,5 | 2,7 | 36,3 | 4,6 | 28,6 | 3,0 | 31,6 | 7,2 |
| | 13,4 | 2,0 | 9,7 | 1,4 | 9,4 | 2,3 | 8,3 | 1,6 | 9,8 | 2,0 | 7,9 | 1,3 |
| | 5,6 | 1,3 | 7,5 | 1,5 | 5,6 | 1,5 | 7,5 | 1,8 | 5,4 | 0,8 | 8,3 | 1,3 |

Tab. II. Wichtigste Strukturparameter der Brutvogelgemeinschaften in den Nadelwäldern des BNP in den beiden Untersuchungsperioden. Mittelwerte und Standardabweichungen (SD), Dichten in BP/10 ha. Werte für 1975–1979 berechnet nach Daten aus Tomiałojć et al. (1984). Weitere Erklärungen im Text. – *Main structural parameters of bird assemblages of coniferous BNP stands in the two study periods. Mean values and standard deviations (SD) are shown; densities are given in pairs/10 ha. Data for 1975–1979 calculated from materials published in Tomiałojć et al. (1984). Other explanations in the text.*

| | Fläche NE/ Plot NE | | | | | | Fläche NW/ Plot NW | | | | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|------|-----|----------------|-----|------|--------------------|------|-----|----------------|----|----|
| | 1975–79 | | | 1980–89 | | | 1975–79 | | | 1980–89 | | |
| | Mittel Mean | SD | SD | Mittel Mean | SD | SD | Mittel Mean | SD | SD | Mittel Mean | SD | SD |
| Vogelgemeinschaft | | | | | | | | | | | | |
| <i>Total assemblage</i> | Anzahl Arten (s) | 25,8 | 3,7 | 29,3 | 3,5 | 24,2 | 1,6 | 30,4 | 2,5 | | | |
| | Gesamtdichte (d) | 38,5 | 6,2 | 41,6 | 3,8 | 34,7 | 5,2 | 41,4 | 4,2 | | | |
| | mittlere Dichte pro Art (d/s) | 1,5 | 0,2 | 1,4 | 0,2 | 1,4 | 0,2 | 1,4 | 0,2 | | | |
| | Summe der Anteile der Dominanten (%) | 61,7 | 4,2 | 65,2 | 5,6 | 69,5 | 5,3 | 63,7 | 3,7 | | | |
| Dichten der Nahrungsgilden | | | | | | | | | | | | |
| <i>Densities of foraging groups</i> | Nahrungssuche ausserhalb Wald | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | | | |
| | Predatoren | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | | | |
| | Pflanzenfresser | 4,0 | 1,1 | 4,4 | 0,8 | 3,2 | 0,6 | 4,3 | 0,5 | | | |
| | Insektenfresser am Boden | 9,9 | 0,8 | 11,8 | 2,2 | 9,5 | 1,6 | 11,4 | 1,7 | | | |
| | Insektenfresser an Rinde | 1,8 | 0,3 | 2,1 | 0,5 | 1,6 | 0,3 | 2,2 | 0,5 | | | |
| | Insektenfresser in Kronen | 22,4 | 4,6 | 22,8 | 2,2 | 20,1 | 3,8 | 23,2 | 3,3 | | | |
| Dichten der Nistgilden | | | | | | | | | | | | |
| <i>Densities of nesting groups</i> | Bodenbrüter | 12,3 | 2,9 | 13,2 | 2,6 | 10,6 | 2,1 | 12,9 | 2,2 | | | |
| | Kronenbrüter | 18,1 | 2,9 | 20,2 | 2,3 | 17,3 | 2,5 | 20,3 | 1,8 | | | |
| | Höhlenbrüter | 7,8 | 1,4 | 8,0 | 1,0 | 6,6 | 1,4 | 7,9 | 1,5 | | | |
| Dichten der Zuggilden | | | | | | | | | | | | |
| <i>Densities of migratory groups</i> | Langstreckenzieher | 8,5 | 2,8 | 7,7 | 1,3 | 6,5 | 1,5 | 8,3 | 1,7 | | | |
| | Kurzstreckenzieher | 20,7 | 2,3 | 23,9 | 2,0 | 19,8 | 2,4 | 22,8 | 1,9 | | | |
| | Standvögel | 4,3 | 1,5 | 4,8 | 1,4 | 4,0 | 1,0 | 5,3 | 1,3 | | | |
| | Standvögel des Waldes | 5,0 | 1,0 | 5,2 | 1,1 | 4,4 | 1,4 | 5,1 | 1,3 | | | |

Tab. 12. Variationskoeffizienten der einzelnen Parameter der Brutvogelgemeinschaften des BNP. Daten von 1980–1989. – *Coefficients of variation of individual parameters in the BNP breeding bird assemblages. Data from 1980–1989.*

| Fläche <i>Plot</i> | Anzahl Arten <i>N species</i> | Gesamtdichte <i>Overall density</i> | Anteil der Dominanten <i>Proportion of dominant species</i> | mittlere Dichte pro Art <i>Density of mean species</i> |
|-----------------------|----------------------------------|--|--|---|
| | s | d | | d/s |
| K | 6,8 | 9,6 | 10,8 | 8,1 |
| L | 6,1 | 11,0 | 11,7 | 8,8 |
| W | 6,8 | 10,5 | 6,7 | 8,8 |
| CM | 6,9 | 8,2 | 11,6 | 11,7 |
| MS | 5,0 | 14,8 | 11,1 | 16,2 |
| NE | 11,8 | 9,2 | 8,7 | 11,5 |
| NW | 8,2 | 10,2 | 5,9 | 12,6 |
| <i>Mean (SD)</i> | 7,4 (2,2) | 10,5 (2,1) | 9,5 (2,4) | 11,1 (2,8) |

nämlich Insektenfresser, die Nahrung in den Kronen sammeln, blieb praktisch unverändert, während die am Boden nahrungssuchenden Insektivoren Anzeichen einer Zunahme zeigten (Tab. 11). Die auffallendste Veränderung betraf die an Rinde nahrungssuchenden Vögel. Sie nahmen in der Mehrheit der Flächen um etwa 30 % zu (Tab. 9, 10), vor allem wegen des starken Anstiegs des Kleibers (Wesołowski & Starwarczyk 1992, Wesołowski im Druck).

3.2.6. Nistgilden

In den siebziger Jahren wurden die deutlichsten Dichte-Unterschiede zwischen den Habitaten bei den Höhlenbrütern gefun-

den. Die Dichten in den Eichen-Linden-Hagebuchenbeständen waren 2,8mal, in den Bruchwäldern sogar 3,4mal so hoch wie in den Koniferenwäldern. In den achtziger Jahren wurden keine wesentlichen Veränderungen dieser Verhältnisse beobachtet (Tab. 9–11).

Bei den bodennah brütenden Arten waren die Dichten in den siebziger Jahren in Koniferenbeständen 20 % tiefer als in den Eichen-Hagebuchenbeständen und halb so gross wie in den Bruchwäldern. Dieser Unterschied zwischen den Habitaten war in den achtziger Jahren weniger deutlich, weil die bodennah brütenden Arten einerseits in den Laubwald-Flächen (K und MS) stark (um 15 %) zurückgingen, andererseits aber

Tab. 13. Extremwerte der gesamten Vogeldichten im BNP, die zwischen 1975 und 1989 festgestellt wurden. Dichten in Brutpaaren/10ha. – *Extreme values of the overall bird densities recorded in the BNP during 1975–1989. Densities in p/10ha.*

| Fläche <i>Plot</i> | Minimum <i>Minimum</i> | Jahr <i>Year</i> | Maximum <i>Maximum</i> | Jahr <i>Year</i> | Maximum in % des Minimums <i>Maximum value as % of minimum</i> |
|-----------------------|---------------------------|---------------------|---------------------------|---------------------|--|
| K | 84,5 | 1986 | 114,0 | 1983 | 135 |
| L | 57,4 | 1985 | 86,3 | 1989 | 150 |
| W | 65,1 | 1986 | 88,0 | 1989 | 135 |
| CM | 55,2 | 1979 | 75,9 | 1988 | 137 |
| MS | 49,3 | 1985 | 78,9 | 1988 | 160 |
| NE | 34,9 | 1979 | 49,4 | 1976 | 141 |
| NW | 33,2 | 1978 | 47,2 | 1989 | 142 |



Abb. 7. Wurzelteiler eines umgestürzten Baumes im Eichen-Linden-Hagebuchen-Wald, bevorzugter Niststandort von Amsel, Singdrossel und (am Waldrand) Rotdrossel, ausserdem von Zaunkönig, Rotkehlchen, Heckenbraunelle, Fliegenschnäpper sowie manchmal von Buchfink und Mönchsgrasmücke. – *An uprooted root-disc in the Tilio-Carpinetum stand. A favourite nesting place of thrushes *Turdus merula*, *T. philomelos*, and at the forest edge of *T. iliacus*, as well as of *Troglodytes troglodytes*, *Erithacus rubecula*, *Prunella modularis*, *Muscicapa striata*, sometimes *Fringilla coelebs* and *Sylvia atricapilla*.*

in den Koniferen-Fläche NW (um 22%) zu nahmen (Tab. 9–11). Die Dichte der in den Baumkronen brütenden Arten unterschied sich zwischen den Habitaten am wenigsten (höchstens um die Hälfte) in den siebziger Jahren. Ihre Dichten stiegen in allen drei Habitatstypen tendenziell, aber die Veränderung (13–17%) war nur in den beiden von einander extrem verschiedenen Flächen K und NW auffallend (Tab. 9, 11).

3.2.7. Zugverhalten

Im Vergleich mit den siebziger Jahren zeigten die echten Standvögel des Waldes in den achtziger Jahren die auffallendste Zunahme (22% im Mittel) in allen Flächen, am deutlichsten in den Flächen K, W, CM

und MS (Tab. 9, 10). Diese Gruppe nahm offenbar nur in den Koniferenbeständen nicht zu. Auch die Kurzstreckenzieher zeigten in den achtziger Jahren höhere Werte (Tab. 11). Langstreckenzieher tendieren dagegen in allen Flächen zu einer Abnahme, im Mittel um 10%, vor allem wegen der rückläufigen Häufigkeit von Waldlaub-sänger *Phylloscopus sibilatrix* und Baum-pieper *Anthus trivialis*.

4. Diskussion

4.1. Wie stabil ist die Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemässigten Zone?

Stabilität ist bisher eine kaum fassbare Grösse. Es gibt keine allgemein akzeptierte Definition dieses Phänomens (Pimm 1986). Wir müssen also vor der Diskussion der Stabilität unseren Gebrauch dieser Grösse festlegen: für unsere Zwecke verstehen wir Stabilität als ein Fehlen von Veränderung (Varianz) in Gemeinschaftsstrukturen im Laufe der Zeit. Varianzkoeffizienten (CV) folgender Parameter einer Gemeinschaft können gebraucht werden, um Stabilität zu definieren: Artenreichtum (s), gesamte Dichte (d), mittlere Dichte pro Art (d/s), Veränderung der Artenzusammensetzung und Anteil der Dominanten. Je niedriger der Wert der Varianzkoeffizienten, desto stabiler ist die Gemeinschaftsstruktur.

Unsere Ergebnisse aus einem nicht direkt vom Menschen beeinflussten Wald sollten theoretisch eine geringere Variabilität aufweisen als solche von an Orten mit regelmässigem anthropogenem Einfluss, weil anthropogene Faktoren, zusätzlich zu natürlichen, potentiell wichtige Quellen von Varianz sind. Dies könnte vielleicht erklären, warum die durchschnittlichen Varianzkoeffizienten der Artenzahlen (10–16%) und der Gesamtdichten (14–22%) in Nordamerikanischen Wäldern verschiedener Typen (Noon et al. 1985) höher sind als in den Wäldern von Białowieża (Tab. 12). Die mittleren Varianzkoeffizienten der Artenzahlen und der Gesamtdichte sind aber vergleichbar mit jenen aus dem gemässigten Europa, die Järvinen (1979) analysierte. Wir können also die vorausgesagte höhere Stabilität der ursprünglichen Bestände nicht bestätigen. Diese Schlussfolgerung ist allerdings problematisch, weil in solchen Vergleichen viele mögliche Quellen von Unsicherheiten stecken, wie Unterschiede in der Flächengrösse, Nutzungsfläche, Studienlänge, etc. (Wiens 1989).

Es gibt recht gute theoretische Gründe anzunehmen, dass artenreiche Gemein-

schaften mit hoher Siedlungsdichte stabiler sein sollten (z.B. Kluijver & Tinbergen 1953, Mac Arthur 1955). Eine vollständige statistische Analyse von nordamerikanischen (Noon et al. 1985) und europäischen Daten (Järvinen 1979) zeigt, dass eine solche Korrelation tatsächlich besteht. Das stimmte auch für die erste Periode unserer Studie (Tomiałojć & Wesolowski 1990). Diese Beziehung war in den achtziger Jahren aber weniger stark. Nur die Variabilität der Artenzahlen verhielt sich wie vorausgesagt, sie verringerte sich mit einem Anstieg des Artenreichtums. Die Variabilität anderer Gemeinschaftsparameter zeigte keine Korrelationen mit dem Artenreichtum oder mit der Gesamtdichte.

4.2. Die Rolle der Veränderung in Habitatsstrukturen

Klassische Studien (Mac Arthur 1965) liessen vermuten, dass die Zusammensetzung und der Reichtum der Vogelgemeinschaft zu einem grossen Teil von den strukturellen Eigenheiten des Habitats abhängen, genauer gesagt von der Diversität in der Höhe der Vegetationsschichten oder vom Vegetationsvolumen. Die meisten dieser Studien haben aber völlig verschiedene Habitate oder Sukzessionsstadien miteinander verglichen, nicht jährliche Aufnahmen aus denselben natürlichen Habitaten.

Während der Aufnahmen im BNP veränderte sich die Waldstruktur teilweise deutlich, lokal sogar katastrophenähnlich aufgrund von Witterungseinflüssen (starker Wind, Sturm oder starker Schneefall, siehe Beschreibung der Aufnahmeflächen). Durch diese Ereignisse wurde das Volumen der Kronen stark reduziert, während die Menge der abgebrochenen Äste und umgestürzten Bäumen zeitweise anstieg. Wenn Vögel direkt auf die Veränderung der Waldstruktur reagieren würden, müsste man erwarten, dass diese Habitatveränderungen eine Abnahme jener Arten zur Folge hätten, die in den Kronen nisten und fressen, während parallel dazu jene Arten

zunehmen müssten, die am Boden nisten oder fressen. Dies konnte mit unseren Daten nicht gezeigt werden. Trotz der Lebensraumveränderungen entwickelten sich die Dichten dieser Gilden nicht wie erwartet; zwar nahmen die am Boden fressenden Arten in einigen Flächen tatsächlich zu, doch traten bei anderen Gruppen keine Veränderungen auf, oder sie führten in die «falsche» Richtung (z.B. die Zunahmen der Kronennister). Obschon einige Vogelarten auf diese lokalen Katastrophen kurzfristig (1–2 Jahre) reagierten (Tomiałojć & Wesołowski in Vorb.), blieben tiefgreifende, langandauernde Auswirkungen aus. Somit kann geschlossen werden, dass die Vogelgemeinschaften im BNP eine recht hohe Elastizität aufweisen, und dass die Veränderungen in der Habitatsstruktur, sogar aus menschlicher Sicht dramatische, bloss lokalen und unwesentlichen Einfluss auf den Reichtum und die Zusammensetzung der Vogelgemeinschaften haben. Eine Zusammenstellung von Daten der Avifauna in Waldeslücken, gesammelt im BNP von R. Fuller (unveröff.) bekräftigt diese Schlussfolgerung noch weiter. Sogar die grössten Windwurfflächen (10–15 ha) wurden von denselben Arten bewohnt wie der umliegende Wald; Neuzuzüger wurden keine registriert.

4.3. Die Interpretation der Resultate: Skalenproblem

Die Interpretation jedes Datensatzes ist stark skala-abhängig, d.h. es kommt darauf an, in welchen zeitlichen und räumlichen Dimensionen diskutiert wird (Blondel 1979, Wiens 1989). Um Kurzzeit-Ereignisse beiseite zu lassen, die das Thema der vorangegangenen Studie waren (Tomiałojć et al. 1984), benutzten wir hier Durchschnittsdaten für längere Perioden, damit wir uns auf eine mittellange Zeitskala konzentrieren konnten. Trotz dieser Unterschiede im methodischen Ansatz blieben die wesentlichsten Schlussfolgerungen mit beiden Zeitskalen dieselben. Die Antwort auf unsere in der Einleitung gestellte Frage: «Wie

lang ist lang genug» scheint zu sein: Eine 5-Jahres-Periode war offensichtlich ausreichend, um die Brutvogelgemeinschaft in einem Klimaxwaldbestand angemessen zu charakterisieren. Wir konnten zum ersten Mal zeigen, dass dieser Urwald der gemäßigten Zone eine über wenigstens 15 Jahre hinweg stabile Vogelgemeinschaft beherbergte, trotz sichtbaren Veränderungen der Waldstruktur. Diese Schlussfolgerung sollte aber nicht zu stark verallgemeinert werden. Es kann Habitate mit längerer Fluktuationsperioden geben, worin eine solche Zeitperiode nicht genügen würde.

Offen ist aber auch die Frage nach einer angemessenen räumlichen Skala, auf welche wir unsere Resultate projizieren können. Die Grösse, Zahl und Verteilung unserer Zählflächen sowie die interne Übereinstimmung der Felddaten und Resultate erlauben uns zu schliessen, dass sie, mit einer vernünftigen Genauigkeit, mindestens für die ungestörten Waldbestände des BNP repräsentativ sind. Es ist interessant zu sehen, bis zu welchem Mass die im BNP gefundenen Muster in einem grösseren, zentraleuropäischen Rahmen einige beschriebene Phänomene widerspiegeln. Es wird beispielsweise behauptet, dass sich das mitteleuropäische Klima tendenziell erwärmt, hauptsächlich im Winter, und dass dieser Faktor die Zusammensetzung der Vogelgemeinschaften und die Populationsgrösse einiger Arten zunehmend beeinflusst (Berthold 1990). Für einige Regionen Europas wurde gezeigt, dass ein klarer Trend zu einer längerfristigen Bestandszunahme der Standvögel und Kurzstreckenzieher besteht, bei gleichzeitiger Abnahme der Anzahl und des Anteils der Langstreckenzieher (O'Connor 1981, Berthold 1990).

In der 15jährigen Datensammlung aus dem BNP manifestierten sich diese Trends bis jetzt nur schwach. Eine klare Häufigkeitszunahme konnte nur für die echten Wald-Standvögel festgestellt werden (Tab. 9–11), während die Abnahme der Langstreckenzieher, obwohl in unseren Daten sichtbar, so schwach war, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen den

Perioden festgestellt werden konnten. Die weniger klaren Resultate aus dem BNP können aber auch darauf zurückzuführen sein, dass die nicht übermässig individuenreichen Populationen eine stärkere Resistenz gegen klimatische Faktoren manifestieren als die Populationen in anthropogen beeinflussten Landschaften. Dies zeigte sich daran, dass strenge Winter keinen dezimierenden Effekt auf Standvögel des BNP hatten (Wesołowski et al. 1987, Tomiałojć & Wesołowski 1990, Wesołowski & Stawarczyk 1992, Wesołowski im Druck).

Insgesamt kann also geschlossen werden, dass die im BNP gefundenen Muster und Prozesse der Vogelgemeinschaften ein spezifisches Ganzes mit einigen Besonderheiten bilden. Sie können als Referenz-Punkt für die Eichung von Resultaten dienen, die aus Habitaten stammen, die unter verschiedenen Formen anthropogenen Einflusses stehen.

Dank. Allen voran danken wir jenen, die die Mühen der Feldarbeit unter schwierigsten Bedingungen mit uns teilten, nämlich R. Cisakowski, J. Lontkowski, T. Stawarczyk und ganz besonders W. Walankiewicz. Die gute Zusammenarbeit mit der Nationalpark-Verwaltung war für uns sehr wertvoll. Von 1980 bis 1984 wurde die Feldarbeit finanziell durch das Zoologische Institut der Polnischen Akademie der Wissenschaften (Warschau) unterstützt.

Die Ala, Schweizerische Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz, sowie die Schweizerische Vogelwarte Sempach unterstützen die Fortführung dieser Untersuchung mit finanziellen Beiträgen, die Ala seit 1992, die Vogelwarte seit 1990. Die Bedeutung der Studie liegt darin, dass es wohl keine anderen Vogelbestandsaufnahmen gibt, die in einem so grossen Gebiet über eine so lange Zeitdauer mit grosser Gründlichkeit aufgenommen wurden. Die vorliegende Publikation dient u. a. dazu, das einmalige Datenmaterial einer grösseren Leserschaft bekanntzumachen. Die Übersetzung des englischen Textes besorgten D. Zobrist und C. Marti. Eine Zusammenfassung der bisherigen Arbeiten im Urwald von Białowieża und über die dortige Vogelwelt ist in Vorbereitung.

Zusammenfassung, Summary, Streszczenie

Auf sieben Dauerbeobachtungsflächen in den naturnahen Beständen des Białowieża National Park (BNP), Ostpolen, wurde 15 Jahre lang mit einer verbesserten Version der Revierkartierungsmethode der Brutvogelbestand erhoben. Jede Fläche war 24–33 ha gross; die Gesamtfläche betrug 187,5 ha. Drei vom Menschen nie genutzte Haupttypen der Klimax-Baumbestände wurden bearbeitet: ein Eschen-Erlen-Auenwald oder Erlen-Bruchwald, ein Eichen-Linden-Hagebuchenbestand am Waldrand und im Waldesinnern sowie ein Fichten-Föhren-Laubmischwald innerhalb des Waldkomplexes (Abb. 1). Die Daten über die Zusammensetzung der Brutvogelgemeinschaften in den Jahren 1980–1989 sind in den Tab. 1–7 zusammengestellt. Kombiniert mit den schon publizierten Ergebnissen von 1975–1979 ergeben sie eine Datenreihe über 15 Jahre, die in der Analyse verwendet wird.

Mittelwerte und Variabilität grundlegender Gemeinschaftsparameter (Artenreichtum und -zusammensetzung, Gesamtdichte, Anteil der dominanten Arten, mittlere Dichte pro Art) als auch die der verschiedenen Gilden (Nist-, Nahrungs- und Zuggilden) in den beiden Untersuchungszeiträumen sind in den Tab. 9–11 zusammengestellt. Trotz der lokalen Veränderungen der Waldstruktur, die sich wegen einiger natürlicher Katastrophen (wie Wind, Sturm oder starken Schneefalls) ereigneten, blieben die Fluktuationen dieser Werte klein (meist unter 30–50%).

Es konnten bisher auch keine klaren Tendenzen festgestellt werden, ausser möglicherweise einer leichten Zunahme der Rindenabsucher und einer kleinen Erhöhung des Artenreichtums und der Gesamtvogeldichte innerhalb der Nadelholzbestände als Folge eines Trends zur Erhöhung der Komplexität der Habitatsstruktur. Die anderswo gefundene Abnahme der Langstreckenzieher, kombiniert mit einer Zunahme der Standvögel und der Kurzstreckenzieher, liess sich mit unseren Daten nicht klar bestätigen. Trotz einiger kleinräumiger Verschiebungen nahe am Boden nistender Arten in neu entstandene Lücken hat sich keine einzige Art dauerhaft als neuer Brutvogel in unseren Flächen angesiedelt.

Der Artenreichtum scheint am stabilsten zu sein, während die Gesamtvogeldichte und die mittlere Dichte pro Art am wenigsten stabil sind (Tab. 12). In der 15jährigen Studie überstiegen die maximalen Dichten in den Probeflächen die Minimalwerte nie um mehr als 60% (Tab. 13). Obwohl alle anderen Variablen von Jahr zu Jahr innerhalb desselben oder eines kleineren Bereichs schwankten, unterschieden sich ihre Durchschnittswerte für die zwei verglichenen Perioden in den meisten Fällen nicht signifikant. Somit blieb die nach der ersten fünfjährigen Periode der Studie erarbeitete Beschreibung auch in der darauffolgenden zehnjährigen Periode gültig. Dies bedeutet, dass fünf Jahre ein genügend langer Zeitraum sind, um die grundlegenden Para-

meter einer Vogelgemeinschaft eines Urwalds der gemäßigten Zone zu beschreiben. Diese Schlussfolgerung gilt wahrscheinlich nur in Fällen von sehr alten Wäldern, die somit weit über der Altersspanne liegen, in der sich rasche Sukzessionsfolgen in sich verjüngenden Waldbeständen vollziehen.

Unsere Resultate können als Referenzpunkt für die Eichung von Daten aus Habitaten dienen, die unter starkem anthropogenem Einfluss stehen.

The stability of bird community in a temperate primaeval forest: 15-year data from the Białowieża National Park

Bird censuses based on an improved version of the mapping method (combined mapping) were conducted for 15 years on seven permanent census plots (24–33 ha each, totally 187.5 ha) in the close-to-primaeval stands of the Białowieża National Park (BNP), eastern Poland. Three main types of climax tree-stands never exploited by humans were covered: a riparian ash-alder or swampy alder forest, oak-linden-hornbeam stands at the forest edge and in the forest interior, as well as spruce-pine-deciduous stands deep in the forest complex (Fig. 1). Data on the composition of breeding bird assemblages in the years 1980–1989 are given in tables 1–7. These, combined with the already published data for 1975–1979 give a 15-year data set used in the analysis.

Mean values and variability of the basic community parameters (species richness and composition, overall density, proportion of dominant species, mean density/species), as well as those of different foraging, nesting and migratory guilds, in the two study periods are given in tables 9–11. In spite of the local changes in the forest structure, which occurred due to some natural catastrophes (wind storms, tornado, heavy snow), the fluctuations in those values were low (usually within 30–50%) and mostly statistically insignificant.

So far, no clear-cut trends have been noticed, except for a possibility of a slight increase in the bark insectivore group abundance, and in the species richness and overall bird density within the coniferous plots, which followed a trend to an increase in the complexity of habitat structure. Declines in numbers of tropical migrants combined with increases in numbers of residents or short-distance migrants found elsewhere do not find clear support in the BNP data. In spite of some local displacements of low-nesting species to newly appearing gaps not a single new species settled to breed regularly in our plots.

Species richness appeared to be the most stable parameter, while the overall bird density and the density of mean species, were the least stable (table 12). Over the 15 year period, the maximum densities in the plots exceeded minima recorded in them by not more than 60% (table 13). Although all other variables fluctuated from year to year with-

in the same or a smaller range, in most cases their average values for the two periods did not differ significantly. Thus, the description offered after the first 5-year period of the study has also remained valid for the successive ten-year period. This means that five years of study was a time-sample long enough to describe the basic parameters of a bird community in a primaeval temperate forest. This conclusion is probably only valid in the case of very old forests, being well beyond the age-range of quick successional changes going on in regenerating forest stands.

Our results can serve as a reference-point for calibration of several other data obtained from the habitats remaining under strong anthropogenic impact.

Stabilność zgrupowania ptaków w pierwotnym lesie strefy umiarkowanej – piętnastoletnie dane z Białowieżskiego Parku Narodowego

Przez 15 lat, przy użyciu ulepszonej (kombinowanej) wersji metody kartograficznej, oceniano liczebność ptaków na siedmiu stałych powierzchniach próbnych o wielkości 24–33 ha każda (łącznie 187.5 ha), w zbliżonych do pierwotnych siedliskach Białowieżskiego Parku Narodowego. Obserwacje prowadzono w trzech podstawowych, niezaburzonych gospodarką ludzką, typach siedlisk: w łągach jesionowo olszowych i olsach, w lasach grądowych (położonych zarówno na skraju jak i wewnątrz kompleksu leśnego) oraz w borach mieszanych w głębi lasu (ryc. 1). Dane o składzie zgrupowań ptaków na poszczególnych powierzchniach w latach 1980–1989 podano w tabelach 1–7. Wyniki te, w połączeniu z wcześniej opublikowanymi rezultatami z lat 1975–79, utworzyły piętnastoletni zestaw danych, używany do analiz. Wartości przeciętne i współczynniki zmienności podstawowych parametrów całego zgrupowania (bogactwo i skład gatunków, łączne zagęszczenie, udział dominantów, przeciętne zagęszczenie/gatunek), jak i zagęszczeń poszczególnych grup ptaków wyróżnionych ze względu na sposoby żerowania, miejsca gniazdowania lub obyczaje wędrówkowe, dla obu okresów badań podano w tabelach 9–11. Pomimo lokalnych zmian struktury lasu wywołanych naturalnymi czynnikami (wiatrowały, śnieżyce, trąba powietrzna) zmienność parametrów zgrupowań była niewielka. Nie odnotowano również wyraźnych trendów liczebności, poza pewnym wzrostem liczebności ptaków owadożernych zbierających pokarm z kory drzew oraz niewielkim wzrostem bogactwa gatunkowego i łącznego zagęszczenia ptaków w siedliskach borowych, co było odbiciem wzrastającego zróżnicowania środowiska w tych siedliskach. W BPN nie zaobserwowano, stwierdzanego na innych obszarach spadku liczebności migrantów dalekodystansowych skorelowanego z równoległym wzrostem liczebności ptaków osiadłych lub migrantów krótkodystansowych. Pomimo lokalnych przemieszczeń i zasiedlania przez

gatunki nisko gniazdujące nad ziemią nowo powstałych luk, na badanych powierzchniach nie pojawił się żaden nowy regularnie gniazdujący gatunek. Bogactwo gatunkowe było najstabilniejszym parametrem zgrupowań, natomiast łączne zagęszczenie i przeciętne zagęszczenie/gatunek były najbardziej zmiennymi parametrami (tabela 12). W ciągu całego piętnastolecia wartości maksymalne zagęszczeń stwierdzane na powierzchniach były wyższe od wartości minimalnych nie więcej niż o 60% (tabela 13). Wszystkie pozostałe parametry zmieniały się w podobnym lub mniejszym zakresie, jednak ich przeciętne wartości obliczone dla dwóch porównywalnych okresów w większości przypadków nie różniły się w zasadniczy sposób. Tak więc opisy podstawowych parametrów zgrupowania ptaków pierwotnego lasu w strefie umiarkowanej oparte o dane pięcioletnie okazały się reprezentatywne również dla danych piętnastoletnich. Oznacza to, że pięcioletni cykl badań jest okresem wystarczającym dla dostarczenia adekwatnego opisu struktury zgrupowania ptaków pierwotnego lasu strefy umiarkowanej. To uogólnienie jest prawdopodobnie zasadne tylko dla starych drzewostanów, znajdujących się poza wpływem szybkich zmian sukcesyjnych.

Uzyskane wyniki mogą służyć jako punkt odniesienia dla porównania z rezultatami innych badań, przeprowadzonych w siedliskach silnie zmienionych przez człowieka.

Literatur

- BERTHOLD, P. (1990): Die Vogelwelt Mitteleuropas: Entstehung der Diversität, gegenwärtige Veränderungen und Aspekte der zukünftigen Entwicklung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 83: 227–244.
- BLONDEL, J. (1979): *Biogéographie et écologie*. Paris.
- CIEŚLIŃSKI, S. & Z. TOBOLEWSKI (1988): Lichens (Lichenes) of the Białowieża Forest and its western foreland. *Phytocoenosis* 1 (N.s.), suppl. 1: 1–216.
- DOLBIK, M. S. (1975): Structure of Belarus avifauna across landscapes. Minsk. (russisch)
- FALIŃSKA, K. (1973): Flowering rhythms in forest communities in the Białowieża National Park in relation to seasonal changes. *Ekol. Polska* 21: 828–867.
- FALIŃSKI, J. B. (1968): Park narodowy w Puszczy Białowieżskiej. Warszawa.– (1986): Vegetation dynamics in temperate forests (Ecological studies in Białowieża Forest). Dordrecht. – (1991): Le Parc national de Białowieża et le système intégral des espaces protégés en Pologne. *Rev. For. Fr.* 43: 190–206.
- GRODZIŃSKA, K. (1985): The pollution of Polish national parks with heavy metals. In: K. GRODZIŃSKA & R. OLACZEK (Hrsg.): *Zagrożenie parków narodowych w Polsce*. Warszawa. 23–35.
- I. B. C. C. (1969): Intern. Bird Census Committee. Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. *Bird Study* 16: 249–255.
- JAMES, F. C. & S. RATHBUN (1981): Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. *Auk* 98: 785–800.
- JÄRVINEN, O. (1979): Geographical gradients of stability in European land bird communities. *Oecologia* 38: 51–69.
- JĘDRZEJEWSKI, W., B. JĘDRZEJEWSKA & A. SZYMURA (1989): Food niche overlaps in a winter community of predators in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.* 34: 487–496.
- KLUJVER, H. M. & L. TINBERGEN (1953): Territory and regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. Zool.* 10: 265–286.
- KOWALSKI, M. (1982): Development of natural stands on an experimental area in Białowieża National Park. *Rozprawy i Monogr. SGGW, Warszawa*.
- KREKORA, T. & E. MALZAHN (1992): Radioactive contamination of the Białowieża National Park in 1990. *Parki Narod. Rezerwaty Przyr.* 11: 113–120.
- MAC ARTHUR, R. H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533–536. – (1965): Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510–533.
- NOON, B. R., D. K. DAWSON & J. P. KELLY (1985): A search for stability gradients in North American breeding bird communities. *Auk* 102: 64–81.
- O'CONNOR, R. J. (1981): Comparisons between migrant and non-migrant birds in Britain. In: D. J. AIDLEY (Hrsg.): *Animal migration*. Cambridge. S. 167–195.
- PIGOTT, C. D. (1975): Natural regeneration of *Tilia cordata* in relation to forest structure in the forest of Białowieża, Poland. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 270: 151–179.
- PRIM, S. L. (1986): Community stability and structure. In M. E. SOULÉ (Hrsg.): *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer associates, Saunders. S. 309–329.
- PIOTROWSKA, M. & T. WESOŁOWSKI (1989): The breeding ecology and behaviour of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* in primeval and managed stands of Białowieża Forest (Poland). *Acta orn.* 25: 25–76.
- TOMIAŁOJĆ, L. (1970): Quantitative studies on the synanthropic avifauna of Legnica and its environs. *Acta orn.* 12: 293–392. – (1980): The combined version of the mapping method. In: H. OELKE (Hrsg.): *Vogelerfassung und Naturschutz. Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work, Göttingen, 92–106*. – (1991): Characteristics of old growth on the Białowieża Forest, Poland. *Natural Areas J.* 11: 7–18. – (in Druck): Accuracy of the mapping technique estimates for the Hawfinch *Coccothraustes coccothraustes*: preliminary results. *Limosa*.
- TOMIAŁOJĆ, L. & J. LONTKOWSKI (1989): A technique for censusing territorial song thrushes *Tur-*

- dus philomelos*. Ann. Zool. Fenn. 26: 235–243.
- TOMIAŁOJC, L. & T. WESOŁOWSKI (1990): Bird communities of the primaeval temperate forest of Białowieża, Poland. In: A. KEAST (Hrsg.): Biogeography and ecology of forest bird communities. The Hague. S. 141–165.
- TOMIAŁOJC, L., T. WESOŁOWSKI & W. WALANKIEWICZ (1984): Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). Acta Orn. 20: 241–310.
- WESOŁOWSKI, T. (1983): The breeding ecology of Wrens *Troglodytes troglodytes* under primaeval and secondary conditions. Ibis 125: 499–515. – (1985): The breeding ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primaeval forest. Ornis Scand. 16: 49–60. – (1987): Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). Acta orn. 23 : 273–302. – (im Druck): Variation in the numbers of resident birds in a primaeval temperate forest: are winter weather, seed crop, caterpillars and interspecific competition involved? Limosa.
- WESOŁOWSKI T. & T. STAWARCZYK (1992): Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primaeval temperate forest. Ornis Scand. 22: 143–154.
- WESOŁOWSKI, T. & L. TOMIAŁOJC 1986. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest – preliminary data. Acta orn. 22: 1–21.
- WESOŁOWSKI, T., L. TOMIAŁOJC & T. STAWARCZYK (1987): Why low numbers of *Parus major* in Białowieża Forest – removal experiments. Acta orn. 23: 303–316.
- WHITTAKER, R. H. (1975): Communities and ecosystems. London.
- WIENS, J. S. (1984): The place of long-term studies in ornithology. Auk 101: 202–203. – (1989): Spatial scaling in ecology. Functional Ecol. 3: 385–397.

Manuskript eingegangen 1. April 1993
Angenommen 7. Januar 1994