

Beitrag zum Europäischen Naturschutzjahr 1995

Ornithologische Untersuchungen im Urwald von Białowieża — eine Übersicht

Tomasz Wesołowski und Ludwik Tomiałojć

Bird studies in the Białowieża Forest – an overview. – The studies were done in an extensive and relatively little changed forest complex on the Polish-Belarusian border. It harbours a very diverse avifauna. In pristine times its avifauna is thought to have been composed of 135–140 species, over 95 % of which still breed there. Especially rich in species are birds of prey, owls, woodpeckers and Sylviinae warblers. Observations on bird ecology and behaviour were gathered mostly in the primeval stands of the Białowieża National Park. They revealed that: (1) Interspecific competition for resources was of minor importance in shaping structure and composition of breeding bird assemblage. (2) Densities of numerous species remained well below those recorded in fragmented secondary woodlands, this being a result of saturation of habitats at low densities (large territories) or of relatively frequent occurrence of undersaturation. The latter can be due to low productivity of Białowieża populations (see below) and/or their high mortality outside the breeding grounds or in the non-breeding season. (3) Population fluctuations were often not correlated with the availability of food resources (leaf-eating caterpillars, tree seeds), suggesting that high diversity of alternative food resources in the primeval forest allowed birds to switch from one resource to another without showing symptoms of limitation by food shortage. (4) Breeding losses were among the highest recorded for birds in the temperate zone, this being almost totally due to heavy pressure of nest predators. This, in comparison with other areas, low productivity could result in small numbers of breeding birds (undersaturation). Large territories found in several species might serve as means of achieving wide scattering of nests to lower the predatory impact on them.

Key words: Primeval forest, hole nesters, population limitation, undersaturation, territorial behaviour, polygyny, food resources, predation pressure, breeding losses, natural cavities.

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

Laubwälder und Mischwälder der gemäßigten Zone sind lange vor dem Beginn ornithologischer Studien grossflächig gerodet, in kleine Bestände zerteilt oder grundlegend verändert worden. Als Folge davon ist unser Wissen über die Biologie der Vögel in Urwäldern voller Lücken, und auch Fehlinterpretationen sind nicht auszuschliessen. Daher sind Forschungen in den Überresten der ehemaligen Flachlandurwälder sehr wichtig; sie liefern die Grundlage für Vergleiche mit Daten aus vom Menschen beeinflussten Habitaten. Die Kenntnis der Verhältnisse im Urwald ist auch für die Festlegung der Naturschutzziele im Wald und die Ausarbeitung von Massnahmen notwendig. Aus diesen Gründen begannen wir 1975 mit einem Programm ornithologischer Studien in Białowieża, wo sich die letzten Fragmente von Flachlandurwäldern der gemäßigten Zone Europas befinden. Wir setzten uns zum Ziel, die Muster und Prozesse in den Vogelmenschen und Po-

pulationen der Urwälder zu beschreiben und die Ökologie und das Verhalten der im Urwald lebenden Vögel besser verstehen zu lernen.

Im vorliegenden Beitrag versuchen wir, die gegenwärtigen Kenntnisse über die Ökologie und das Verhalten der Vögel im Urwald von Białowieża kurz zusammenzufassen, wobei wir uns weitgehend auf früher publizierte Ergebnisse abstützen. Unsere eigenen detaillierten Untersuchungen wurden vor allem in jenem Teil des Waldes durchgeführt, der am besten erhalten ist, d.h. im Białowieża-Nationalpark (nachstehend als BNP bezeichnet). Um dem Leser aber die nötigen Hintergrundinformationen zu geben, beginnen wir mit einer Übersicht über die Avifauna des ganzen Waldes von Białowieża; wir beschäftigen uns dabei mit der Frage, welche der Vogelarten, die gegenwärtig hier brüten, ursprüngliche Elemente des Urwaldes waren und welche den Wald erst in der Folge der Lebensraumveränderungen besiedelt haben,

die durch den Menschen nach seiner Einwanderung vorgenommen wurden. Anschliessend stellen wir weitere Daten über verschiedene Aspekte von Ökologie und Verhalten der Vögel vor, besonders jene, die offenbar Anpassungen ans Leben im Urwald sind. Wir diskutieren Habitatnutzung, Neststandorte, Territorialverhalten, Paarungssysteme, Muster der Bestandsschwankungen und Faktoren, die die Bestandsentwicklung beeinflussen (Winterwetter, Nahrungsengpässe, Nestraub, Neststandorte und Sozialverhalten).

Wir widmen die vorliegende Publikation allen Mitgliedern der Ala und der Schweizerischen Vogelwarte, die unsere Untersuchungen im Urwald von Białowieża unterstützt haben.

1. Der Wald

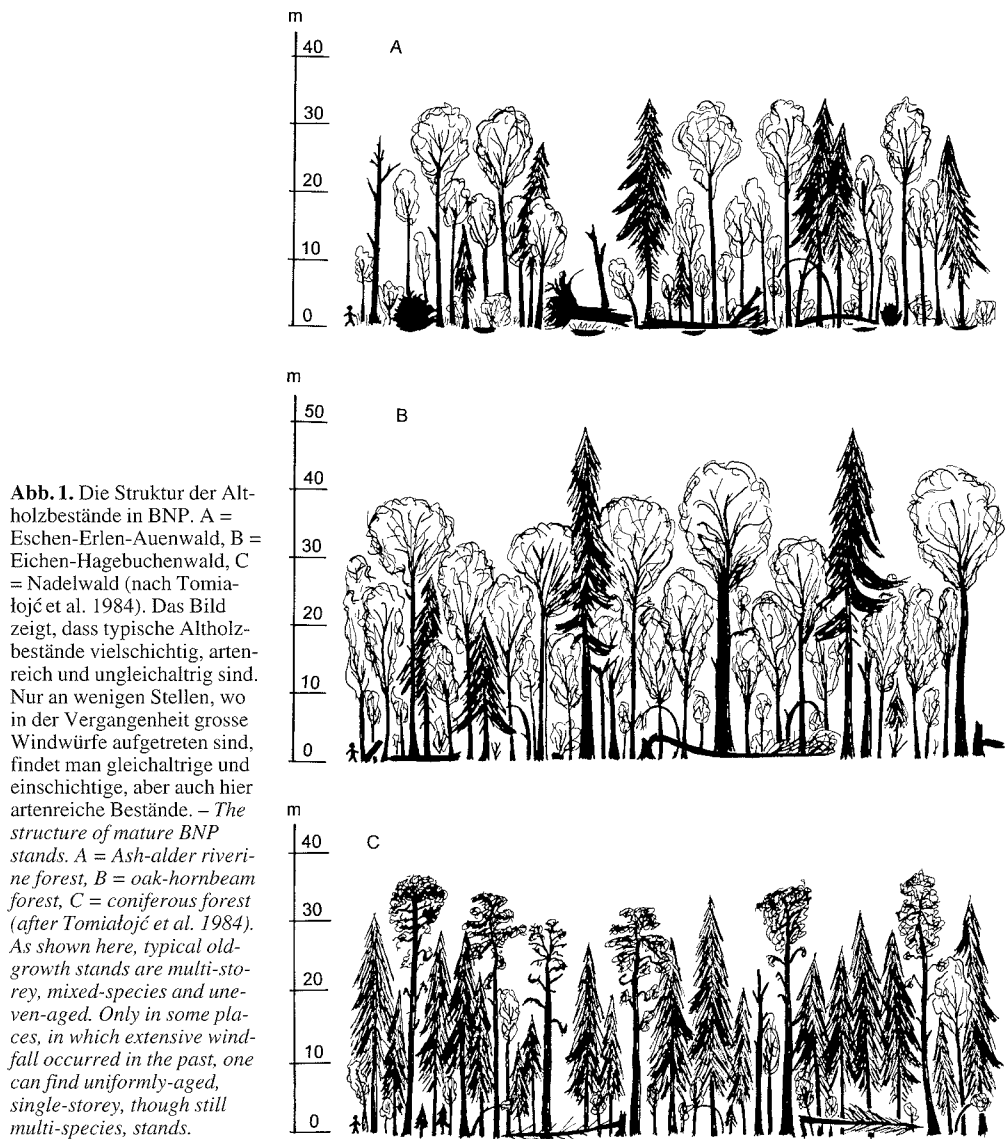
Der Wald von Białowieża liegt an der Grenze zwischen Polen und Weissrussland. Vor der Gesamtfläche von 1250 km² gehören 580 km² zu Polen, der Rest zu Weissrussland (Belarus). Das Dorf Białowieża (Koord. 52°41'N, 23°41'E) liegt auf derselben geographischen Breite wie Berlin und London. Biogeographisch fällt das Gebiet in die Mischwaldzone (Laub- und Nadelbäume), mit einem grossen Anteil ursprünglich hier vorkommender Fichten *Picea abies* in fast allen Typen von Waldbeständen. Das Relief ist flach, und die Höhen betragen 134–202 (mehrheitlich 165–170) m ü.M. Das Klima ist subkontinental, mit mittleren Jahrestemperaturen von +6,6°C (Julimittel +17,6°, Januarmittel –4,3°). Die Jahresniederschläge belaufen sich im Mittel auf 624 (426–857) mm. Eine geschlossene Schneedecke liegt in den meisten Jahren etwa 3 Monate lang; die Schneehöhen erreichen normalerweise etwa 0,5 m; in letzter Zeit hat es allerdings einige schneefreie Winter gegeben. Ausführlichere Beschreibungen finden sich bei Faliński (1968, 1986), Tomiałojć (1991) sowie Tomiałojć & Wesołowski (1990, 1994).

Der Urwald von Białowieża ist ein Rest einstiger Urwälder des europäischen Flachlandes, die sich über den ganzen Kontinent erstreckten. Vermutlich ist es der am wenigsten vom Menschen veränderte grosse Komplex von Mischwäldern der gemässigten Zone. Der relativ gute

Erhaltungszustand ist das Ergebnis einer langen Serie von historischen Ereignissen, die sich für den Wald günstig auswirkten. Obschon die Gegend von Białowieża schon in der Jungsteinzeit von Menschen besiedelt war, drangen diese erst etwa vom 10. Jahrhundert an verstärkt in den Wald selbst vor (Faliński 1968). Später wurde das Gebiet aber wieder verlassen, und eine spontane Wiederbesiedlung und die Nutzung wurden im 15. Jahrhundert durch die Ernennung des Waldes zum königlichen Jagdreservat verhindert.

Der menschliche Einfluss wurde kontrolliert und begrenzt; im 15. Jahrhundert erhielten die Bauern, die ausserhalb des Waldgebiets lebten, das Recht, Heugras in den bewaldeten Flusstälern zu mähen, und 1639 wurde die Errichtung des Dorfes Białowieża gestattet (Faliński 1968). Als königliches Eigentum diente der Wald vor allem als Refugium für den Wisent *Bison bonasus*. Von 1890 bis 1917 vermehrten sich einzelne Grosswildarten übermässig, und ein paar neue Arten (z.B. Damhirsch *Dama dama*) wurden eingeführt. Dies hatte negative Auswirkungen auf die Regeneration der Vegetation. Dazu trugen auch die Herden von Rindern und Schweinen bei, die in grosser Zahl in den Lichtungen gehalten wurden, welche vom 17. bis zum 19. Jahrhundert angelegt worden waren. Der Einfluss der Haustiere dauerte bis zum 2. Weltkrieg.

Holznutzung in grossem Massstab setzte erst im 1. Weltkrieg ein. Aber schon 1921 wurde eine Fläche von 47,5 km² mit besonders reichhaltigen Beständen (Abb. 1) von der Waldbewirtschaftung ausgenommen und zum streng geschützten Naturschutzgebiet erklärt (BNP, s. Tomiałojć & Wesołowski 1994 für detaillierte Beschreibung). Nur dieser Teil des Waldes blieb im urwaldähnlichen Zustand. Die Flächen ausserhalb des Parks, ursprünglich ähnlich wie jene im geschützten Gebiet, wurden durch intensives Holzfällen und Wiederaufforstung stark verändert. Ein Mosaik von Kahl-schlagflächen, Aufforstungen und Überresten des reifen Waldes bildete sich. In den 80 Jahren seit Beginn der Waldbewirtschaftung bis heute wurden zwei Drittel der Altholzbestände natürlichen Ursprungs geschlagen, und es wurde meist mit Nadelbäumen aufgeforstet. Die



Ausdehnung der Koniferenbestände wurde in dieser Zeit fast verdoppelt (Wesołowski 1994).

Ausser den Habitatveränderungen durch die Forstwirtschaft gab es in der Nachkriegszeit auch massive Eingriffe in den Wasserhaushalt. Riesige Flach- und Hochmoore des weissrussischen Teils (z.B. Moor von Dikij Nikor) wurden weitgehend

urbar gemacht, und grosse Staudämme wurden auf beiden Seiten der Staatsgrenze gebaut: eine Reihe von Stauseen (z.B. Latskije Stausee, 350 ha) vor 1968 in der Mitte des weissrussischen Teils und der Stausee Siemianówka (ca. 32,5 km²) 1991 ausserhalb des Waldes, aber angrenzend an seinen N-Rand im polnischen Teil.



Abb. 2. Wurzelsteller umgestürzter Bäume und andere in bewirtschafteten Wäldern kaum vorhandene Strukturen bilden wichtige Neststandorte für verschiedene in Bodennähe brütende Vögel. – *Features almost gone from managed forests, such as soil covered rootwads of fallen trees constitute important nesting substrate for several low nesting bird species.*



Abb. 3. Flugaufnahme des Urwaldes von Białowieża, Blick von N über die Lichtung von Białowieża. Sichtbar sind die entwaldeten Täler des Narewka und seines Nebenflusses sowie geschützte Waldbestände im Nationalpark von Białowieża (östlich vom Fluss, oberes rechtes Drittel des Bildes). Der hellgrüne Gürtel entlang des Flusses ist aus Sekundärwäldern zusammengesetzt, die sich auf ehemaligen Heuwiesen entwickeln. Die dunkler grünen Flecken sind die Altholz-Urwaldbestände. Alle Aufnahmen: Jan Walencik. – *Aerial view of the forest, looking North from above the Białowieża clearing. Visible are deforested valleys of Narewka river and its tributary, as well as stands protected within Białowieża National Park (East of the river, upper right third of the picture). Lighter green belt paralleling the river bed is composed of secondary woods, stands developing on former hay meadows. Darker green patches are the old-growth primeval stands.*



Abb. 4. Auch tote Bäume, Aststummel und Baumstrünke sind für die Nestanlage von Vögeln; in intensiv bewirtschafteten Wäldern fehlen solche Strukturen fast völlig. – *Dead trees, snags, tree stumps constitute another microhabitat hardly existing in the managed woods, important as foraging and nesting place for numerous species.*

Trotz all dieser tiefgreifender Habitatveränderungen behielt der Waldkomplex von Białowieża gesamthaft gesehene Eigenschaften, die ihm im Vergleich mit anderen Waldgebieten eine herausragende Bedeutung verleihen. Dies liegt an seinem günstigen Verhältnis zwischen Waldrandlänge und Waldfläche, an der Existenz von Überresten natürlicher Waldbestände (fast alle über 100 Jahre alten Bestände sind natürlichen Ursprungs), an der grossen Habitatsdiversität und am Vorhandensein grosser Flächen mit reichhaltigen Laubwäldern (Eichen-Linden-Hagebuchenwäldern) und Feuchtwäldern (Auen- und Bruchwäldern). Allerdings gehen im bewirtschafteten Teil immer noch einzelne jener wertvollen Waldbestände verloren, die dem ganzen Gebiet sein einmaliges Gepräge geben.

2. Zusammensetzung der Avifauna im Urwald von Białowieża

2.1. Artengruppen

Im ganzen Waldkomplex von Białowieża (einschliesslich des früheren Moors Dikij Nikor im weissrussischen Teil), d.h. auf 1250 km² von mehrheitlich bewaldetem Tiefland, wurden mindestens 249 Vogelarten festgestellt (Tischler 1943, Dackevitsch 1971, Borowski & Okołów 1988, Tomiałoć im Druck; unpublizierte Daten). Davon haben etwa 177 mindestens einmal hier gebrütet; fünf dieser Arten verschwanden allerdings in den letzten Jahren aus dem Gebiet. Ausserdem könnten weitere drei Arten hier gebrütet haben, was die Gesamtzahl der möglichen Brutvogelarten auf etwa 180 ansteigen lässt (Tomiałoć im Druck).

Wasservögel (Lappentaucher, Reiher, Entenvögel, Rallen, Möwen und Seeschwalben): Da der Urwald von Białowieża ursprünglich keine grösseren Wasserflächen enthielt, kamen hier nur wenige Wasservogelarten vor. Nach ihren heutigen Habitatansprüchen und einigen historischen Angaben beurteilt waren dies früher nur Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*, Zwergreihher *Ixobrychus minutus*, Graureihher *Ardea cinerea*, vier Entenarten (Stockente *Anas platyrhynchos*, Krickente *A. crecca*, Knäkente *A. querquedula* und Löffelente *A. clypeata*) sowie drei Rallen (Wasserralle *Rallus aquaticus*, Tüpfelsumpfhuhn *Porzana porzana*, Teichhuhn *Gallinula chloropus*). Erst in diesem Jahrhundert, besonders in den letzten dreissig Jahren, kamen neue Arten dazu, vor allem wegen des Aufstaus von Gewässern (vorerst kleineren Teichen, später grösseren Stauseen). Die 12–13 zusätzlichen Arten im Waldgebiet von Białowieża sind weitere Lappentaucher (Haubentaucher *Podiceps cristatus*, Rothalstaucher *P. grisegena*), Graugans *Anser anser*, Höckerschwan *Cygnus olor*, fünf neue Entenarten (Schnatterente *Anas strepera*, Tafelente *Aythya ferina*, Reiherente *A. fuligula*, Moorente *A. nyroca* und Schellente *Bucephala clangula*) sowie Lachmöwe *Larus ridibundus* und Seeschwalben (Flussseeschwalbe *Sterna hirundo*, Trauerseeschwalbe *Chlidonias niger*, Weissflügelseeschwalbe *C. leucopterus*).

Störche: Der Schwarzstorch *Ciconia nigra* gehört zur ursprünglichen Fauna des Gebiets; allein im polnischen Teil brüten etwa drei Dutzend Paare. Über die Herkunft des Weissstorchs *C. ciconia* kann nur spekuliert werden: er könnte schon vor über 1000 Jahren hier gebrütet haben, zumindest im recht breiten Flusstal des Narew. Seine Dichte in der Lichtung von Białowieża ist mit 25 Nestern auf einer Fläche von etwa 13 km² vermutlich eine der höchsten, die bisher festgestellt wurden (Borowski et al. 1985).

Greifvögel: Der Mäusebussard *Buteo buteo* ist die häufigste Greifvogelart, gefolgt von Wespenbussard *Pernis apivorus* (bis 50 Paare im polnischen Teil, Tomiałojć 1990), Schreiadler *Aquila pomarina* (über 60 Paare im polnischen Teil, Pugacewicz 1990) und den mässig zahlreichen Arten Habicht *Accipiter gentilis* und Sperber *A. nisus*. Von Zwergadler *Hieraaetus penna-*

tus, Schlangennadler *Circaetus gallicus*, Wiesenweihe *Circus pygargus*, Rohrweihe *C. aeruginosus* und Baumfalke *Falco subbuteo* brüten je nur wenige Paare im polnischen Teil. Nur sporadisch brüten hier einzelne Paare von Schwarz- und Rotmilan *Milvus migrans* und *M. milvus*. Nach einigen Jahrzehnten des Fehlens siedelte sich ein Paar des Steinadlers *Aquila chrysaetos* letztthin im weissrussischen Teil an (M. Czerkas, unveröff.). Brutten von Schelladler *Aquila clanga* und Wanderfalke *Falco peregrinus* wurden nur vor 1960 dokumentiert (Tischler 1943, Dackevitsch 1971, Tomiałojć im Druck). Der Bestand des Turmfalken *Falco tinnunculus* nahm ab; diese Art brütet nur noch im weissrussischen Teil des Gebiets (E. Pugacewicz, unveröff.). Erfreulich ist die Ansiedlung des Seeadlers *Haliaeetus albicilla* im weissrussischen Teil um 1990 (M. Czerkas, unveröff.), offenbar als Folge des Aufstaus des Sees von Siemi-anówka. Ausser dem Seeadler gehören alle jetzt in Białowieża brütenden Greifvogelarten zur ursprünglichen Avifauna des Gebiets (das Auftreten beider Milane und Weihen in der Gegend des grossen Moores Dikij Nikor und im Narew-Tal war aufgrund ihrer Vorkommen in den ähnlichen Biebrza-Sümpfen zu erwarten, Dyrz et al. 1984).

Hühnervögel: Die Bestände zweier im Białowieża-Urwald einst verbreiteter Waldhühner, Auerhuhn *Tetrao urogallus* und Birkhuhn *T. tetrix* (Reichenow 1918, Tischler 1943, Dackevitsch 1971), stehen vor dem Erlöschen. In den letzten Jahrzehnten wurden im BNP keine Brutnachweise dieser Raufusshühner erbracht. Die letzten bekannten Balzplätze liegen in recht weit vom BNP entfernten polnischen Gebieten und im weissrussischen Teil (Borowski & Okolów 1988, L. Miłkowski unveröff.). Dagegen ist das Haselhuhn *Bonasa bonasia* im Wald verbreitet, und Rebhuhn *Perdix perdix* und Wachtel *Coturnix coturnix* können in den landwirtschaftlich genutzten offenen Gebieten innerhalb des Waldes angetroffen werden.

Kranichartige: Alle Arten dieser Ordnung ausser dem Blässhuhn *Fulica atra* gehören zur ursprünglichen Avifauna des Urwalds von Białowieża. Einige sind immer noch weit verbreitet und häufig, wie der Wachtelkönig *Crex crex* oder der Kranich *Grus grus*, andere recht

selten (Wasserralle, Teichhuhn), und Tüpfel-sumpfhuhn und Kleines Sumpfhuhn *Porzana parva* sind extrem selten, vor allem wegen der Urbarmachung der Feuchtgebiete (zu den Rallen s. auch Abschnitt Wasservögel).

Watvögel: Diese Gruppe ursprünglich im Gebiet von Białowieża heimischer Vögel erlitt durch die Entwässerung der Moore (Dikij Nikor) und die damit verbundene Reduktion der Feuchtgebiete starke Einbussen. Zwei «Wald-Arten», nämlich Waldschnepfe *Scolopax rusticola* und Waldwasserläufer *Tringa ochropus* sind immer noch recht häufig, obschon der Waldwasserläufer in den letzten trockenen Jahren stark abgenommen hat; im BNP blieben nur wenige Paare übrig. Auch die Bekassine *Gallinago gallinago* ist noch ziemlich weit verbreitet. Andere Arten verschwanden oder wurden auf einzelne Paare reduziert. Sie sind weitgehend auf den östlichen Teil des Waldes beschränkt und brüten nur unregelmässig. Dazu gehören Kampfläufer *Philomachus pugnax*, Grosser Brachvogel *Numenius arquata*, Uferschnepfe *Limosa limosa*, Rotschenkel *Tringa totanus* und Doppelschnepfe *Gallinago media*. Im polnischen Teil brüten Kampfläufer, Grosser Brachvogel und Uferschnepfe nicht mehr, während Rotschenkel und Doppelschnepfe hier an einzelnen Stellen noch vorkommen. Im weiteren brüten selten Kiebitz *Vanellus vanellus* und sporadisch Flussregenpfeifer *Charadrius dubius* sowie wahrscheinlich Flussuferläufer *Tringa hypoleucos*.

Tauben: Drei Arten sind ursprünglich einheimisch, nämlich Ringeltaube *Columba palumbus* als verbreitetste, aber nicht häufige, Hohltaube *Columba oenas* als weitverbreitete Art und Tureltaube *Streptopelia turtur* als sehr seltener Brutvogel im Waldrandbereich. Neu dazu kam in den fünfziger Jahren die Türkentaube *S. decapcto*; sie brütet in den grossen Dörfern in den Waldlichtungen.

Eulen: Von den 9 Arten, von denen Bruten im Urwald von Białowieża nachgewiesen wurden, sind die meisten ursprüngliche Mitglieder der heimischen Avifauna. Nur Schleiereule *Tyto alba* und Steinkauz *Athene noctua* sind frühe Kulturfolger in vom Menschen angelegten Lichtungen. Der Waldkauz *Strix aluco* ist die häufigste und verbreitetste Eule im Wald. Wald-

ohreule *Asio otus*, Sperlingskauz *Glaucidium passerinum* und Raufusskauz *Aegolius funereus* kommen in unregelmässiger Verteilung vor, auch im BNP, und in guten Jahren können von jeder dieser Arten 30–50 Paare im polnischen Teil des Gebiets von Białowieża brüten (Domaszewicz 1993). Nur einzelne oder wenige Paare des Uhus *Bubo bubo*, des Steinkauzes und der Schleiereule kommen dort vor. Der Bartkauz *Strix nebulosa* brütete nur in den dreissiger Jahren im östlichen Teil des Waldes, dann wahrscheinlich nochmals in den fünfziger Jahren, und es gibt sogar Hinweise auf neuere Vorkommen (Demianschik 1990). Auf polnischer Seite wurden gelegentlich einzelne nichtbrütende Bartkäuze festgestellt (Domaszewicz 1993). Am unsichersten ist der gegenwärtige Status der Sumpfohreule *Asio flammeus*. Um 1940 wurde sie als unregelmässiger Brutvogel eingestuft (Tischler 1943), vermutlich im Moor Dikij Nikor. Das Fehlen neuerer Nachweise lässt auf das Verschwinden der Art als Brutvogel schliessen.

Racken, Wiedehopfe, Nachtschwalben und Segler: Die Blauracke *Coracias garrulus* und der Wiedehopf *Upupa epops*, für ihre Ernährung auf grosse Insekten angewiesen, zeigen einen anhaltenden Bestandsrückgang. Die Blauracke war ein häufiger Brutvogel in der Gegend der Białowieża-Lichtung und im BNP (Tischler 1943). Heute besuchen nur noch Durchzügler gelegentlich das Gebiet. Letzte Brutpaare könnten allerdings immer noch im Waldrandbereich brüten. Auch der Wiedehopf war einst ein regelmässiger Brutvogel in der Białowieża-Lichtung (Tischler 1943). Er brütet hier nicht mehr, doch werden hin und wieder Bruten ausserhalb des Untersuchungsgebiets festgestellt. Einige andere Insektenfresser sind noch recht häufig geblieben: Die Nachtschwalbe *Caprimulgus europaeus* ist ein verbreiteter Brutvogel der bewirtschafteten, nadelholzreichen Waldbestände mit vielen Lichtungen ausserhalb des BNP. Vereinzelt Paare des Mauerseglers *Apus apus* brüten regelmässig in hohen Bäumen im Wald.

Spechte: Der Wald von Białowieża wurde wegen seines Specht-Reichtums berühmt: hier brüten 8 Arten (Wesołowski & Tomiałojć 1986); davon gehören alle zur ursprünglichen Urwald-Avifauna. Die häufigsten und verbreitetsten Arten sind Buntspecht *Dendrocopos ma-*



Abb. 5. Auenwälder beherbergen die vielfältigste Brutvogelfauna, und auch die Siedlungsdichten sind hier am höchsten. – Riverine woods harbour the most diversified set of breeding bird species, their breeding densities are also highest there.



Abb. 6. Erlenbruchwald, Bruthabitat von Kranich und Waldwasserläufer. – Alder carr, breeding habitat of Cranes and Green Sandpipers.



Abb. 7. Nadelwaldteile werden von Föhre und Fichte dominiert. Der Wisent ist kein typisches Element dieser Bestände, sondern bevorzugt Laubwälder. – *Coniferous stands are dominated by pine and spruce. Wisents do not constitute a typical element, they rather prefer deciduous forest.*

major, Mittelspecht *D. medius*, Kleinspecht *D. minor* und Schwarzspecht *Dryocopus martius*. Aber auch Wendehals *Jynx torquilla*, Weissrückenspecht *Dendrocopos leucotos*, und Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* erreichen Populationsgrößen von 100–250 Brutpaaren allein im polnischen Teil (Wesołowski 1995, Pugaczewicz unveröff.). Im BNP selbst brüten 20–30 Paare von Weissrückenspecht und Dreizehenspecht (Wesołowski & Tomiałoć 1986, Wesołowski 1995). Einige Dutzend Paare des Grauspechts *Picus canus* und einzelne Paare des Grünspechts *Picus viridis* brüten mehrheitlich im Waldrandbereich. Als weitere, im Gebiet allerdings nicht brütende Spechtart wurde der Blutspecht *Dendrocopos syriacus* zweimal in der sumpfigen Niederung von Białowieża gesehen (Tomiałoć im Druck).

Lerchen, Pieper und Stelzen: Von drei brütenden Lerchenarten, zwei Stelzen- und drei

Pieperarten sind die meisten ursprüngliche Bewohner des Gebietes, aber einige, wie z.B. die Haubenlerche *Galerida cristata*, wanderten offenbar erst nach dem 17. Jahrhundert ein. Die Herkunft von zwei Arten, nämlich von Schafstelze *Motacilla flava* und Brachpieper *Anthus campestris*, ist unsicher. Zwar haben sie die vom Menschen geschaffenen Rodungsflächen besiedelt, doch könnten sie schon vorher auf erhöhten Stellen in ausgedehnten Mooren gebrütet haben, wie sie es heutzutage in den Biebrzasümpfen tun (Dyrz et al. 1984). Die Heide-lerche *Lullula arborea*, die ursprünglich vor allem auf offenen Waldbrandflächen gebrütet haben könnte, ist im Wald immer noch weit verbreitet, brütet aber gegenwärtig eher in den trockeneren Kahlschlagflächen zwischen den forstwirtschaftlich genutzten Waldbeständen. Als Bewohner von Ödland ist der Brachpieper weniger weit verbreitet; er kommt aber spärlich

längs der Waldränder vor, vor allem im südlichen Teil.

Würger: Der Neuntöter *Lanius collurio* brütet überall in jungen Waldbeständen und in Lichtungen, ausnahmsweise sogar in Urwaldbeständen mit hohen Bäumen im BNP, etwa 1,5 km tief im dichten Wald. Der Raubwürger *Lanius excubitor* ist ein sehr seltener Brutvogel; er brütet sporadisch in der Lichtung von Białowieża. Andere Würgerarten wurden von ausserhalb des Waldes gemeldet, wobei vom Schwarzstirnwürger *Lanius minor* Brutnachweise vorliegen (Tischler 1943, Dackevitsch 1971).

Zaunkönig und Braunellen: Zaunkönig *Troglodytes troglodytes* und Heckenbraunelle *Prunella modularis* kommen beide in den meisten Waldhabitaten vor (Wesołowski 1983, Tomiałojć & Wesołowski 1990, 1994). Dies bedeutet, dass die Heckenbraunelle im Urwald von Białowieża von früheren Autoren übersehen worden sein muss (Tomiałojć, im Druck).

Drosseln: Unter den 13 brütenden Arten der Drosseln Turdinae befinden sich drei ursprünglich hier heimische Arten, dazu kommt die Rotdrossel *Turdus iliacus*; sie hat seit den fünfziger Jahren die Waldränder, Lichtungen, Flusstäler ebenso besiedelt wie die Parks des Dorfes Białowieża (Borowski & Okołów 1988). Auch die sehr seltene Wacholderdrossel *Turdus pilaris* könnte ein Neueinwanderer sein. Von den 8 kleineren Drosselartigen ist der Sprosser *Luscinia luscinia* ein häufiger Brutvogel mit allerdings leichtem Bestandsrückgang. Der einst sehr zahlreich vorkommende Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* wurde sehr selten, und das Blaukehlchen *Luscinia svecica* steht vor dem lokalen Verschwinden. Der Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* besiedelte die Dörfer im Waldgebiet erst im 20. Jahrhundert. Die neuste Brutvogelart der Avifauna von Białowieża ist das Schwarzkehlchen *Saxicola torquata*; erst 1993 wurde der erste Brutnachweis dieser Art in der Lichtung von Białowieża erbracht (Tomiałojć im Druck).

Eigentliche Zweigsänger (Sylviinae): Recht eindrücklich ist die Liste der 18 brütenden Zweigsängerarten, die zur ursprünglichen Wald-Avifauna gehören. Als einzige Art ist der Grünlaubsänger *Phylloscopus trochiloides* möglicherweise neu eingewandert (üblicherweise

treten nur unverpaarte ♂ auf; es gibt nur zwei Brutnachweise aus den Jahren 1978 und 1982, Tomiałojć im Druck). Unter den verbleibenden Arten sind drei Schwirle *Locustella* sp., einschliesslich des Schlagschwirls *L. fluviatilis*, der in grosser Zahl in den Flusstälern und an den Waldrändern um Lichtungen herum brütet. Dazu kommen fünf Rohrsänger *Acrocephalus* sp., darunter der Seggenrohrsänger *A. paludicola*, der früher vermutlich in Dikij Nikor gebrütet hat (vielleicht kommen dort noch heute Bruten vor?). Schliesslich sind zu erwähnen: Fünf Grasmücken der Gattung *Sylvia*, (darunter ist die Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria* ein recht verbreiteter Brutvogel in Lichtungen und in einigen Aufforstungen), drei zusätzliche Laubsänger-Arten *Phylloscopus* sp. und der Gelbspötter *Hippolais icterina*.

Goldhähnchen: Beide europäischen Arten brüten, wobei das Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* ein seltener Brutvogel vor allem der Waldrandbereiche ist; 1975 wurde im BNP zum ersten Mal ein Nest gefunden.

Fliegenschnäpper: Alle vier Arten dieser Gruppe, darunter der Zwergschnäpper *Ficedula parva*, haben von jeher im Wald von Białowieża gebrütet und sind recht häufig. Der Halsbandschnäpper *F. albicollis* ist in den ursprünglichen Eichen-Linden-Hagebuchenbeständen des BNP (wo keine Nistkästen hängen) seit kurzem der häufigste Brutvogel; er ist sogar zahlreicher als der Buchfink *Fringilla coelebs* (Walankiewicz 1991).

Meisen, Kleiber und Baumläufer: Alle Arten dieser Gruppe (6 Meisenarten *Parus* sp., Kleiber *Sitta europaea* und Waldbaumläufer *Certhia familiaris*) sind ursprüngliche Bewohner des Gebietes. Fast alle sind weit verbreitet und häufig. Nur die Weidenmeise *Parus montanus* kommt im BNP bloss in alten Urwaldbeständen vor, und ihr Bestand ist hier sehr klein; sie ist aber weit verbreitet in jungen, wirtschaftlich genutzten Wäldern. Entgegen früherer Annahmen (Fischer 1961) brütet der Gartenbaumläufer *Certhia brachydactyla* im Gebiet nicht.

Rabenvögel: Der grosse und kompakte Waldbereich beherbergt seit je drei Corvidenarten (Kolkrabe *Corvus corax*, Eichelhäher *Garrulus glandarius*, Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes*), und in den Flusstälern lebte immer

die Elster *Pica pica*. Die Nebelkrähe *Corvus corone cornix* gehört sehr wahrscheinlich zumindest im Narew-Tal zur ursprünglichen Avifauna. Zwei andere Arten wanderten dagegen wohl im Verlauf der letzten drei Jahrhunderte ein, nämlich die Dohle *Corvus monedula*, heute Brutvogel in den menschlichen Siedlungen ausserhalb des Waldes und gelegentlich am Waldrand, und die Saatkrähe *C. frugilegus* mit Brutten ausschliesslich ausserhalb des Waldes, z.B. in der Stadt Hajnówka.

Andere Singvögel: Körnerfressende Singvogelarten, die in ganz Mitteleuropa verbreitet und häufig sind, werden im folgenden nicht besprochen. In unserem Gebiet wurden kürzlich Nachweise für seltenes und unregelmässiges Brüten von Erlenzeisig *Carduelis spinus* und Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra* erbracht, und das recht häufige Auftreten einzelner unverpaarter territorialer ♂ des Bergfinken *Fringilla montifringilla* lässt gelegentliche Brutten als möglich erscheinen. Erst nach Beginn der Lebensraumveränderungen durch den Menschen wanderten Haussperling *Passer domesticus*, Girlitz *Serinus serinus* und Karmingimpel *Carpodacus erythrinus* ins Gebiet ein. Der Karminimpel brütete erstmals in den fünfziger Jahren in der Lichtung von Białowieża und ist heute in den Flusstälern und grösseren Waldlichtungen weit verbreitet. Von den vier Ammernarten sind Ortolan *Emberiza hortulana* und Grauammer *Miliaria calandra* die Neueinwanderer, wobei die Grauammer bis heute sehr selten geblieben ist.

2.2. Veränderungen in der Avifauna und im Artenreichtum

Trotz der spärlichen und nur vagen Informationen über die Avifauna vergangener Zeiten können einige Vergleiche mit Beschreibungen früherer Autoren gemacht werden. Damit lassen sich allerdings nur jene Entwicklungen dokumentieren, die sich in den letzten 30–80 Jahren ereignet haben; zweifellos wurde die Avifauna aber schon vorher durch die Tätigkeit des Menschen stark verändert. Daher versuchen wir, die ursprüngliche Avifauna zu rekonstruieren, also den Zustand vor dem Sesshaftwerden des Menschen in der Region von Białowieża.

Die Ausscheidung ursprünglicher Elemente der gegenwärtigen Avifauna des Waldes von Białowieża ist eine schwierige Aufgabe, da die Trennung ursprünglich heimischer Vogelarten von Einwanderern vor allem auf der Kenntnis ihrer gegenwärtigen Habitatansprüche beruht. Diese Trennung wurde schon früher am Beispiel des BNP versucht (Tomiałojć & Wesołowski 1990). Hier wiederholen wir unsere Analyse aufgrund vollständiger Daten aus dem ganzen Waldkomplex einschliesslich der Flach- und Hochmoore, die natürliche Einschlüsse des Waldes darstellen.

Die gegenwärtige Brutvogelfauna des Urwaldes von Białowieża besteht aus ursprünglichen Arten, d.h. solchen, die dort wahrscheinlich schon vor tausenden von Jahren vorgekommen sind, und aus Einwanderern. Diese Gruppe kann folgendermassen weiter unterteilt werden:

(1) Frühe Einwanderer, die höchstwahrscheinlich bereits vor einigen hundert Jahren die damals neu geschaffenen Wiesen, Felder und menschlichen Siedlungen erstmals besiedelten.

(2) Neu-Einwanderer, die vor allem in diesem Jahrhundert im Gebiet erschienen sind und deren Neuaufreten schriftlich dokumentiert ist.

In einigen Fällen bleibt die Zuordnung einer Art zu einer der Kategorien fraglich. So kann z.B. früheres Brüten von Zwergadler, Uferschwalbe *Riparia riparia*, Grünlaubsänger oder Beutelmeise *Remiz pendulinus* trotz des Fehlens von Hinweisen in der älteren Literatur nicht ausgeschlossen werden, denn sie könnten bei früheren Untersuchungen übersehen worden sein.

Gesamthaft gesehen sind nur 37–42 Arten (21–24 % der Brutvogelarten) zu den ursprünglich im Gebiet brütenden Arten hinzugekommen, vor allem in diesem Jahrhundert, obschon Heuwiesen längs der Waldflüsse schon im 15. Jahrhundert und erste Weiler und Dörfer schon im 17. Jahrhundert hätten besiedelt werden können (Faliński 1968). Unter den offensichtlichen früheren Einwanderern befinden sich vor allem die Brutvögel der Heuwiesen, Felder und Siedlungen; dazu gehören Rebhuhn, Steinkauz, Schleiereule, Rauchschwalbe *Hirundo rustica*, Mehlschwalbe *Delichon urbica*, Haubenlerche, Haussperling und Ortolan. Im Gegensatz dazu kamen einige Vogelarten, die

heute als typisch für die Felder und Wiesen angesehen werden, ursprünglich in den Mooren und Sümpfen des Waldareals vor, so etwa der Weissstorch, die Wachtel, der Wachtelkönig und die Feldlerche *Alauda arvensis* (Tischler 1943); sie gehören damit zur ursprünglichen Avifauna, haben sich aber aufgrund der Habitatveränderungen durch den Menschen ausbreiten können. Ebenso rechnen wir einige Finken (Grünfink *Carduelis chloris*, Distelfink *C. carduelis*), Bachstelze *Motacilla alba*, Star *Sturnus vulgaris*, Feldsperling *Passer montanus*, Goldammer *Emberiza citrinella*, Knäkente und Wachtelkönig zu den ursprünglichen Arten, obschon sie ihr Brutareal ausgedehnt und zahlenmässig zugenommen haben, weil sie in die Wiesen und Felder mitten im Waldgebiet eingedrungen sind. In den letzten 50 Jahren waren unter den Einwanderern vor allem solche, die von Wasserflächen abhängen (ca. 12–13 Arten, darunter 2 Lappentaucher, Seeadler, Höcker- schwan, 5 Entenarten, Blässhuhn, Lachmöwe und Seeschwalben). Sie wurden durch die Schaffung von Stauseen angezogen, vor allem durch den Latskije-Komplex. Andere Einwanderer sind Arten, die sich gegenwärtig in ganz Europa ausbreiten, darunter Hausrotschwanz, Girlitz, Karmingimpel, Rotdrossel, Türkentaube und Schwarzkehlchen. Zudem könnten sich auch einige seltene Durchzügler und Gastvogelarten wie Blutspecht, Buschrohrsänger *Acrocephalus dumetorum*, Gartenbaumläufer und Bergfink) früher oder später als Brutvögel ansiedeln.

Die Zunahme an Brutvogelarten wurde teilweise durch das lokale Verschwinden anderer Arten ausgeglichen. Folgende Arten hörten in den letzten etwa 25 Jahren auf, im Wald von Białowieża zu brüten: Schelladler, Wanderfalke, Sumpfhohreule, Kampfläufer, Haubenlerche und vermutlich auch Grosser Brachvogel, Seggenrohrsänger und Bauracke. Sie machen allerdings nur etwa 3–5% aller Brutvogelarten aus. Um ein vollständiges Bild zu erhalten, müsste man diese Liste mit den Arten ergänzen, die zwar noch im Gebiet brüten, deren Bestände aber bis auf ein kritisches Minimum abgenommen haben, wie Auerhuhn, Birkhuhn, Rotschenkel, Wiedehopf und Blaukehlchen.

Die Veränderungen in der Artenzusammen-

setzung des Waldkomplexes von Białowieża scheinen vor allem auf örtliche Habitatverluste und -veränderungen zurückzugehen. Die Entstehung neuer anthropogener Lebensräume (Siedlungen, Felder, Heuwiesen, Stauseen) schuf für Nicht-Waldvögel die Möglichkeit der Einwanderung, wogegen die Beanspruchung der Feuchtgebiete im Wald und die Intensivierung der Waldnutzung zum Verschwinden anderer Arten führten.

Von 177 Arten, die je im Gebiet gebrütet haben, sind nur 37–42 (d.h. 21–24%) Einwanderer, die anderen fast 80% (135–140 Arten) sind solche, die seit je im Wald gebrütet haben. Dies zeigt, dass auch die langdauernde Einwirkung des Menschen auf den Wald von Białowieża dessen Avifauna nicht dramatisch verändert hat. Die grosse Zahl der örtlichen Brutvogelarten beruht immer noch weitgehend auf dem natürlichen Artenreichtum und nicht auf später eingewanderten Kulturfolgern, wie es in vielen anderen Tieflandregionen Westeuropas der Fall ist.

Die Zahl der ursprünglichen Brutvogelarten im Wald von Białowieża scheint zu den höchsten zu gehören, die je in einem einzigen Waldkomplex registriert wurden, vor allem wenn man sie mit solchen aus ähnlichen westeuropäischen Wäldern vergleicht (Tomiałojć & Wesolowski 1990). Einige Vogelgruppen zeigen im Wald von Białowieża besonders grossen Artenreichtum: Hier brüten 15 Greifvogelarten, 7 Eulenarten, 8 Spechtarten, 18 Zweigsängerarten der Unterfamilie Sylviinae und 4 Fliegen-schnäpperarten.

Welches könnten die Gründe für diesen Reichtum sein? Teilweise ist die geographische Lage im weiten Tiefland im Zentrum des Kontinents dafür verantwortlich, fern von ökologischen Barrieren, die die nacheiszeitlichen Ausbreitungen hätten behindern können. Im weiteren ermöglichte es die Lage in der Übergangszone zwischen Laub- und Nadelwald jenen Arten, die auf einen dieser beiden Waldtypen angewiesen sind, dasselbe Gebiet zu besiedeln. Schliesslich können die grosse lokale Vielfalt des Waldes und der Feuchtgebietshabitats sowie die bemerkenswerte strukturelle Komplexität der örtlichen Baumbestände erwähnt werden (Faliński 1986, Tomiałojć 1991).

3. Ökologie und Verhalten der Urwaldvögel

Während der ganzen Untersuchungszeit war die Ermittlung der Vogelbestände im BNP unser Hauptziel. Wir versuchten, räumliche und zeitliche Muster der zahlenmässigen Variation in der ganzen Vogelgemeinschaft und die Bestandschwankungen einzelner Vogelarten zu erfassen und die Prozesse zu verstehen, welche diese Schwankungen beeinflussen. Gleichzeitig versuchten wir auch, die einzigartigen Anpassungen in Ökologie und Verhalten jener Vögel zu dokumentieren, die den Urwald bewohnen, und Eigenheiten der Biologie dieser Arten zu beschreiben. Im folgenden stellen wir erst diese Aspekte unserer Studie dar; dann beschreiben wir die Bestandsschwankungen, und schliesslich diskutieren wir die Faktoren, die für die Beschränkung der Vogelbestände im Urwald verantwortlich sein könnten.

3.1. Ursprüngliche Merkmale der Habitatverteilung und -nutzung

Die Waldvögel von Białowieża bewahrten einige Anpassungen an Urwaldbedingungen im Nahrungserwerb, die in Populationen der vom Menschen beeinflussten Habitate verloren gingen. Da das Zentrum des BNP mehr als 3 km von der nächsten Lichtung und 10 km vom umgebenden Ackerland entfernt ist, können viele Vögel nicht auf den Feldern fressen. Dennoch sind auch Arten wie Mäusebussard, Wespenbussard, Ringeltaube, Hohltaube und Amsel gleichmässig über das ganze Waldesinnere verteilt (Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1994); sie brüten hier und suchen ihre Nahrung mehrheitlich oder ausschliesslich unter dem Kronendach oder in den Bäumen. Dies macht es wahrscheinlich, dass diese Vogelarten ursprünglich Bewohner des Waldesinnern waren. Sie hätten dann erst sekundär, mit der Fragmentation des Waldes, eine Tendenz zur Nutzung von Waldrändern und Kulturland verstärkt oder überhaupt erst entwickelt.

Der Mauersegler, fast überall in Europa ein typischer Vogel der Städte, brütet hier wie auch sonst in den ausgedehnten Waldgebieten der borealen Zone verstreut in Baumhöhlen sogar tief im Wald drin. Andererseits haben zwei Arten,

die in fragmentierten Wäldern häufig sind, im Wald von Białowieża eine sehr eingeschränkte Verbreitung: der Star besiedelt nur eine schmale Waldrandzone (Tomiałojć et al. 1984), und der Feldsperling ist vollständig auf die Nähe zu menschlichen Siedlungen beschränkt; er brütet nicht im Wald.

Unsere Daten werfen auch ein neues Licht auf die artgemässen Habitat-Präferenzen und Anpassungen verschiedener Vögel. So zeigte es sich, dass die Amsel ursprünglich ein Vogel der feuchten Altholzbestände im Waldesinnern war (Tomiałojć 1992), und dass der Zaunkönig flussbegleitende Wälder mit vielen am Boden liegenden Baumstämmen bewohnte (Wesołowski 1983). Auch der Zilpzalp brütet vorzugsweise in den Auenwäldern an Flüssen (Piotrowska & Wesołowski 1989), und Mittelspecht und Kleiber, von denen man früher annahm, sie seien auf Eichen angewiesen, erreichten in nassen Waldbeständen mindestens so hohe Dichten wie in Eichen-Hagebuchenwäldern (Wesołowski & Tomiałojć 1986, Wesołowski & Stawarczyk 1991). Diese Ergebnisse zeigen, wie verzerrt unser Wissen über die Waldvögel der gemässigten Zone ist, weil grössere flussbegleitende Auenwälder aus unserer Landschaft fast völlig verschwunden sind (Kuhn 1987, Wesołowski 1987a), und sie belegen die Notwendigkeit, die verbliebenen Flächen als Referenzpunkt für zukünftige Vergleiche vollständig zu schützen.

3.2. Neststandorte

In diesem Urwald war es noch möglich, die Rolle von Strukturen als Nestunterlage abzuklären, die in intensiv bewirtschafteten Wäldern fast völlig fehlen, wie grosse Bäume, Höhlenbäume, Aststümpfe, Wurzelteller oder am Boden liegende Baumstämme. Ausserdem konnte die Bedeutung des Neststandortes für die Feindvermeidung studiert werden. In diesem Gebiet mit einem grossen Feinddruck (s. S. 138) hat die richtige Wahl des Neststandorts an einer sicheren (unzugänglichen oder gut versteckten) Stelle einen sehr hohen Anpassungswert.

Bisher wurden Daten über die Neststandorte von 17 Arten publiziert (Piotrowska & Wesołowski 1989, Tomiałojć 1992, Walankiewicz 1991, Wesołowski 1980, 1983, 1985, 1989,

Wesołowski & Tomiałojć 1986, Wesołowski & Stawarczyk 1991). Darunter sind Vertreter der Boden-, Kronen- und Höhlenbrüter, d.h. aller grösseren Nistgilden (zu den Kronenbrütern werden hier alle Freibrüter in Bäumen und hohen Sträuchern gerechnet).

Die Ergebnisse dieser Studien zeigen die Wichtigkeit der Strukturen klar auf, die für Urwälder typisch sind. Wurzelteller umgestürzter Bäume (Abb. 8) werden im BNP regelmässig als Neststandorte von drei Drosselarten, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Heckenbraunelle und Grauschnäpper *Muscicapa striata* gebraucht. In Auenwäldern bauen Amseln *Turdus merula* über 30%, Zaunkönige fast 80% ihrer Nester in solchen Wurzeltellern (Tomiałojć

1992, Wesołowski 1983). Bezieht man andere in Wirtschaftswäldern fehlende Strukturen ein (Aststümpfe, am Boden liegende Bäume) befinden sich hier 62–70% der Amsel- und bis 90% der Zaunkönigsnester.

Die Vögel nutzen üblicherweise eine grosse Vielfalt an Neststandorten; sie wählen sie entsprechend ihrer variablen Verfügbarkeit und Eignung. Bei der Amsel beispielsweise waren 7 Haupttypen von Neststandorten erkennbar (Abb. 8). In Eichen-Hagebuchenwäldern benutzten sie mehrheitlich Höhlen, Halbhöhlen, Stammverzweigungen und Ansatzstellen von Ästen am Stamm von lebenden Bäumen (die ersten 3 Standorte in Abb. 8). In flussbegleitenden Auenwäldern dagegen brüteten sie häufiger in

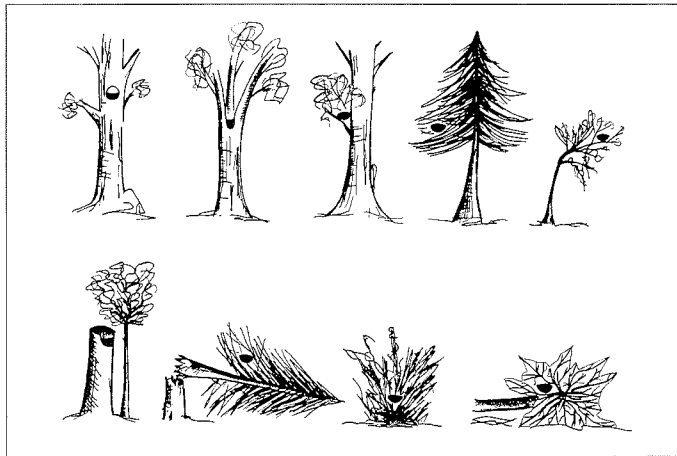


Abb. 8. Haupttypen der Neststandorte der Amsel *Turdus merula* im BNP (nach Tomiałojć 1992). – Main types of Blackbird *Turdus merula* nest sites in BNP. After Tomiałojć (1992).

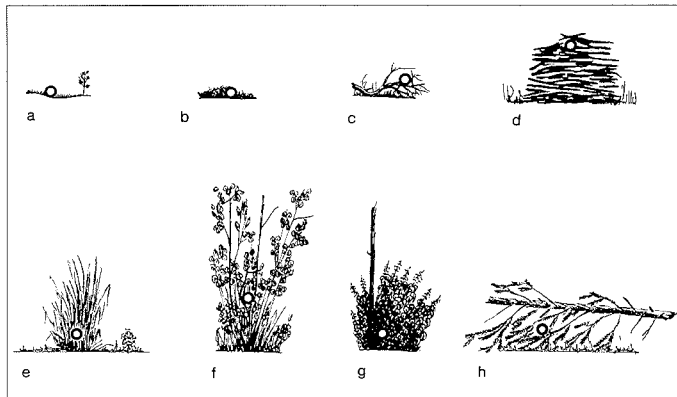


Abb. 9. Typische Neststandorte des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* im Wald von Białowieża (nach Piotrowska & Wesołowski 1989). – Typical nest sites of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* in Białowieża forest. After Piotrowska & Wesołowski (1989).

Tab. 1. Mittlere Höhe von Nisthöhlen (m), mittlerer Umfang und mittlerer Durchmesser (cm) auf Brusthöhe von Höhlenbäumen, die von einzelnen Höhlenbrüterarten im BNP genutzt werden. Nach Wesołowski & Tomiałojc (1986), Wesołowski (1989) und Wesołowski (in Vorb.). – *Mean height of holes (m) and mean girth and diameter at breast height (cm) of hole trees used by different species of hole nesters in BNP. After Wesołowski & Tomiałojc (1986), Wesołowski (1989) and Wesołowski (in prep.).*

Art		Höhe	Umfang	Brusthöhen- durchmesser
<i>Species</i>		<i>Height (m)</i>	<i>Girth (cm)</i>	<i>Diameter (cm)</i>
Sekundäre Höhlenbrüter				
<i>Secondary hole nesters</i>				
Halsbandschnäpper	<i>Ficedula albicollis</i>	8,4	149	47,5
Trauerschnäpper	<i>Ficedula hypoleuca</i>	8,4	152	48,4
Blaumeise	<i>Parus caeruleus</i>	9,0	150	47,8
Kohlmeise	<i>Parus major</i>	7,8	169	53,8
Sumpfmehse	<i>Parus palustris</i>	5,4	109	34,7
Star	<i>Sturnus vulgaris</i>	14,2	187	59,6
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	13,4	191	60,8
Spechte				
<i>Woodpeckers</i>				
Weissrückenspecht	<i>Dendrocopos leucotos</i>	17,8	186	59,2
Mittelspecht	<i>Dendrocopos medius</i>	14,9	287	91,4
Buntspecht	<i>Dendrocopos major</i>	12,0	159	50,6
Kleinspecht	<i>Dendrocopos minor</i>	11,1	165	52,5
Schwarzspecht	<i>Dryocopus martius</i>	15,6	194	61,8
Dreizehenspecht	<i>Picoides tridactylus</i>	10,2	123	39,2

Aststümpfen und Wurzeltellern (unterer Teil der Abb. 8). Eine ähnliche Variation wurde beim Zilpzalp *Phylloscopus collybita* gefunden (Abb. 9). In trockenen Habitaten befand sich die Mehrzahl der Nester am Boden, in heruntergefallenen Ästen (obere Zeile der Abb. 9), wogegen sie in Auenwäldern oft am Grund von Farn- und Seggenbüscheln und zwischen frischer Vegetation gebaut waren (untere Zeile der Abb. 9), und zwar meist etwa 5–20 cm über dem Boden, was ihre Überflutung verhindert.

Die Verteilung der Nesthöhen und des Umfangs bzw. des Durchmessers auf Brusthöhe der Nestbäume in Białowieża (Tab. 1) zeigt die enorme Grösse der Bäume. Die mittlere Höhe der Neststandorte ist hier bei allen Arten grösser als in anderen Gebieten. Amseln können bis zu 24 m hoch brüten, mit einem Mittelwert von über 5 m (Tomiałojc 1992), Spechte bis zu 35 m hoch (Wesołowski & Tomiałojc 1986) und se-

kundäre Höhlenbrüter bis zu 31 m über Grund (Wesołowski 1989). Alle 11 Nester der Schwanzmeise *Aegithalos caudatus* wurden zwischen 17 und 30 m hoch in Baumkronen gefunden.

Sumpfmehsen *Parus palustris* brüteten in den niedrigsten Löchern in den dünnsten Bäumen; der geringste Umfang auf Brusthöhe eines Nestbaums betrug nur 36 cm. Auf der anderen Seite war der Weissrückenspecht die am höchsten über Boden brütende Art, und der Mittelspecht die Art mit Brut in den dicksten Bäumen (Tab. 1); die dickste von ihm benützte Eiche hatten einen Umfang auf Brusthöhe von 6,3 m bzw. einen Brusthöhendurchmesser von 2,03 m).

Ausser dem Buntspecht zimmerten alle Spechtarten ihre Höhlen in totem und verfaulendem Holz. Bei Kleinspecht, Dreizehenspecht und Weissrückenspecht war der Anteil von

Tab. 2. Häufigkeit der Nutzung von Spechthöhlen und Höhlen in toten Bäumen durch sekundäre Höhlenbrüter (nach Wesolowski 1989). – *Frequency of utilisation of woodpecker holes and holes situated in dead wood by secondary cavity nesting birds in BNP (after Wesolowski 1989).*

Art <i>Species</i>		Anzahl Höhlen <i>number of holes</i>	Anteil Specht- höhlen (%) <i>Percentage of woodpecker- made holes</i>	Anzahl Höhlen <i>number of holes</i>	Anteil Höhlen in Totholz (%) <i>Percentage of holes in dead wood</i>
Halsbandschnäpper	<i>Ficedula albicollis</i>	145	26,2	150	44,7
Trauerschnäpper	<i>Ficedula hypoleuca</i>	19	47,4	19	47,4
Blaumeise	<i>Parus caeruleus</i>	59	3,4	52	9,6
Kohlmeise	<i>Parus major</i>	17	11,8	16	0,0
Sumpfmehse	<i>Parus palustris</i>	65	1,5	62	6,5
Star	<i>Sturnus vulgaris</i>	153	56,2	156	25,6
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	197	34,5	200	15,5

Höhlen in Totholz fast 100%. Die Höhlen konnten sich in Aststümpfen oder in abgestorbenen Teilen lebender Bäume befinden. Nur der Buntspecht hackte die Mehrheit seiner Bruthöhlen in lebende Bäume (meist Pappeln und Erlen, Wesolowski 1989 in Vorb.). Sekundäre Höhlenbrüter dagegen benutzten vor allem Höhlen in lebenden Bäumen. Nur die Fliegenschnäpper *Ficedula* sp. bauen fast die Hälfte ihrer Nester in Höhlen in Totholz (Tab. 2). Als Konsequenz des unterschiedlichen Wahlverhaltens ist der Anteil der Spechthöhlen, die von sekundären Höhlenbrütern genutzt werden, recht gering. Meisen brüteten fast nie in solchen Löchern, und nur Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Kleiber und Stare brüteten in grösserem Ausmass darin (Tab. 2). Die Bedeutung der Spechte als Höhlenbauer in Urwaldbeständen ist somit geringer als man erwarten würde.

Für vierbeinige Räuber sollten flussbegleitende Auenwälder am schwierigsten zu durchdringen sein, denn die Sichtweite ist durch die üppige Vegetation am Waldboden eingeschränkt, und die Fortbewegung ist am Boden durch ein kompliziertes Muster von Pflanzen, die von Schlamm oder Wasser umgeben sind, behindert; in den Kronen aber ist sie durch grosse Lücken zwischen den einzelnen Bäumen erschwert. Deshalb sollten solche Auenwälder der sicherste Habitat für Brutvögel sein. Diese Hypothese wurde in Studien über den Kleiber, den Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* und den

Zilpzalp bestätigt: Ihre Brutverluste waren hier geringer als in anderen Habitattypen (Wesolowski 1985, Piotrowska & Wesolowski 1989, Wesolowski & Stawarczyk 1991). Im Gegensatz dazu unterschieden sich die Verluste bei der Amsel in Auen- und in Eichen-Hagebuchenwäldern nicht (Tomiałojć 1992). Während der Zilpzalp in grössten Dichten in den sichersten Habitaten brütete, kam der Waldlaubsänger hier nur in kleiner und sehr variabler Anzahl vor (Wesolowski 1980, Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesolowski 1990, 1994). Eine genaue Analyse der Neststandorte beider Laubsängerarten ermöglichte es uns, eine Erklärung für dieses verwirrende Verhalten vorzuschlagen (Piotrowska & Wesolowski 1989): Waldlaubsänger bauen ihr Nest immer am Boden und graben oft sogar kleine Löcher dafür (Wesolowski 1985); somit sind ihre Nester in nassen Gebieten nicht vor Durchnässung und Überschwemmung geschützt. Zilpzalpe dagegen errichten die Nester üblicherweise an etwas erhöhten Stellen (Abb. 9), die sie vor steigendem Wasserstand schützen. Die Nester an von Wasser umgebenen Standorten zu bauen erhöht ihre Erfolgchancen wesentlich. Entsprechend stiegen die Nestverluste in Dürre Jahren stark an, da dann die üblicherweise feuchten Böden, die die Nester unzugänglich gemacht hatten, austrockneten (Piotrowska & Wesolowski 1989).

Nester müssen also möglichst unzugänglich sein, um dem Predationsrisiko zu entgehen. Im

Tab. 3. Nestverluste der Vögel von Białowieża. – *Total nest losses of the birds in Białowieża.*

Art		Anteil Nestverluste	Anteil der Predation an den Nestverlusten	Quelle
<i>Species</i>		<i>Percentage of nest losses</i>	<i>Share of predation in total nesting losses (%)</i>	<i>Source</i>
Amsel	<i>Turdus merula</i>	ca. 67	ca. 95	Tomiałoć (1992, 1995)
Waldlaubsänger	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	70	85	Wesołowski (1985)
Zilpzalp	<i>Phylloscopus collybita</i>	48–76	ca. 70	Piotrowska & Wesołowski (1989)
Zaunkönig	<i>Troglodytes troglodytes</i>	60–71	91	Wesołowski (1983)
Halsbandschnäpper	<i>Ficedula albicollis</i>	59 (35–70)	95	Walankiewicz (1991)
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	35 (27–42)	unbekannt <i>unknown</i>	Wesołowski & Stawarczyk (1991)

allgemeinen zeigen unsere Ergebnisse aus Białowieża, dass die Unzugänglichkeit das bessere Mittel der Feindvermeidung ist als die Tarnung. Die meisten Offenbrüter versuchten ihre Nester zu verstecken (oft waren sie extrem gut getarnt) und sie so unzugänglich wie möglich zu machen; dennoch waren die Nestverluste noch sehr hoch (Tab. 3).

Wildschweine *Sus scrofa* sind im BNP wichtige Predatoren der Waldlaubsängernester (Wesołowski 1980). Entgegen unserer Vermutung, Nester, die an Stellen mit etwas mechanischem Schutz gebaut wurden (unter heruntergefallenen Ästen oder kleinen, am Boden liegenden Fichten), hätten geringere Verluste, wurden sie ebensooft ausgeraubt wie solche, die in krautiger Vegetation versteckt waren (Wesołowski 1985). In gleicher Weise wurden Nester von Zaunkönig und Amsel, die sich über Wasser in überhängenden Wänden von Wurzeltellern befanden und für uns extrem unzugänglich schienen, sehr oft ausgeraubt (Wesołowski 1983, Tomiałoć 1992). Sogar das Brüten in Höhlen bot keinen vollständigen Schutz vor Nesträub, wie die Brutverluste des Halsbandschnäppers zeigten. Zwar bevorzugten ♀ Höhlen mit kleinem Einflugloch; aber trotz des mittleren Lochdurchmessers von nur 4,4 cm waren die Halsbandschnäppernester für eine Vielzahl von Nesträubern zugänglich (Walankiewicz 1991).

Offenbar haben nur Kleiber eine einigermaßen effiziente Lösung entwickelt: die Kombination des Neststandortes hoch oben in Bäumen und Höhlen mit kleinen Einfluglöchern (Durchmesser etwa 3 cm, Ränder durch Lehmauflagerungen verstärkt) und grossem Innenraum (Wesołowski unveröff.) schützt die Nester dieser Art relativ gut gegen Raub (Tab. 3).

3.3. Muster der zahlenmässigen Schwankungen

Eine Analyse der Daten aus 15 Jahren (Tomiałoć & Wesołowski 1994) ergab, dass die Zusammensetzung und die Struktur der Vogelmenschen in Białowieża nur in engen Grenzen variierten und in diesem Zeitraum praktisch unverändert blieben. Einige wesentliche Arten allerdings waren sehr variabel und/oder zeigten Anzeichen gerichteter Veränderungen, z.B. Kleiber und Kohlmeise *Parus major* (Abb. 10, 11).

Die Invasionsvögel waren am variabelsten: Der Bestand des Buntspechts variierte um einen Faktor 4–6, und jener des Erlenzeisigs um einen Faktor von 10. Eine grosse Variabilität um mehr als das Dreifache wurde auch bei Sumpfmeise, Kleiber, Trauerschnäpper und Grauschnäpper festgestellt. Andere Arten schwankten im Bereich von 1,2–2,8mal (Tomiałoć & Wesołowski 1990, Wesołowski im Druck).

Somit ist eine relativ stabile Vogelgemeinschaft aus im einzelnen viel variableren Elementen zusammengesetzt. Dies lässt vermuten, dass die Schwankungen jeder Art unabhängig von jenen der anderen Arten oder sogar kompensatorisch waren. Die klassische Theorie über Vogelgemeinschaften (community theory, Mac Arthur 1972) beruht auf interspezifischen Interaktionen innerhalb einer Gemeinschaft und sagt voraus, dass sich Bestandsschwankungen, vor allem bei den ökologisch ähnlichsten Arten einer Gattung, gegenseitig ausgleichen müssten (Lack 1971); es müssten also zahlreiche negative Korrelationen zwischen jeweils zwei verwandten Arten bestehen. Wir prüften diese Voraussage mit den Daten der 26 häufigsten Vogel-

arten und berechneten die Korrelationen zwischen den Werten ihrer Populationsindices in aufeinanderfolgenden Jahren (Tomiałojć & Wesolowski 1990). Bei 325 paarweisen Vergleichen wurden nur 42 (12,9%) statistisch signifikante Unterschiede gefunden (Sicherheitsschwelle $p < 0,05$). Somit schwankten im BNP die Populationsgrößen der verschiedenen Arten weitgehend unabhängig voneinander. Signifikante negative Korrelationen waren extrem selten. Nur sieben wurden festgestellt, und auch diese können kaum als kausale Zusammenhänge gedeutet werden. Die Artenpaare mit diesen Korrelationen, beispielsweise Ringeltaube und Zaunkönig, Erlenzeisig und Amsel oder Rotkehlchen und Blaumeise *Parus caeruleus* sind

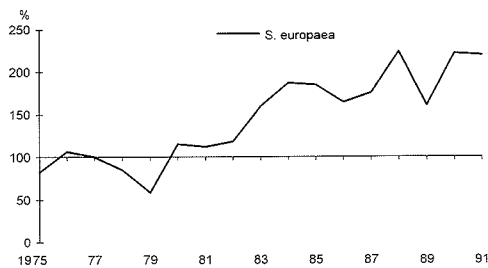


Abb. 10. Populationsindices für den Kleiber *Sitta europaea* im BNP (Zahlen von 1977 als 100 gesetzt), als Beispiel für eine tendenziell zunehmende Art. Verändert aus Wesolowski & Stawarczyk (1991). – Population indices for Nuthatch *Sitta europaea* in BNP (1977 numbers = 100). An example of species showing a tendency to increase over time. Modified from Wesolowski & Stawarczyk (1991).

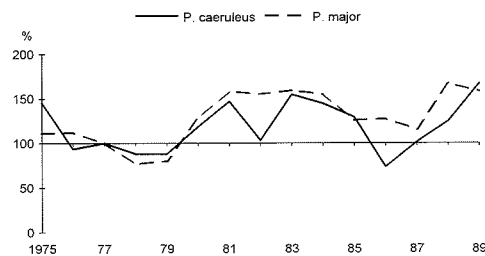


Abb. 11. Populationsindices für Blaumeise *Parus caeruleus* und Kohlmeise *Parus major* im BNP, als Beispiel für zwei Arten derselben Gattung mit parallelen Bestandsschwankungen. Verändert aus Wesolowski (im Druck). – Population indices for Blue Tit *Parus caeruleus* and Great Tit *Parus major* in BNP, an example of two species from the same genus showing parallel variation in numbers. Modified from Wesolowski (in press).

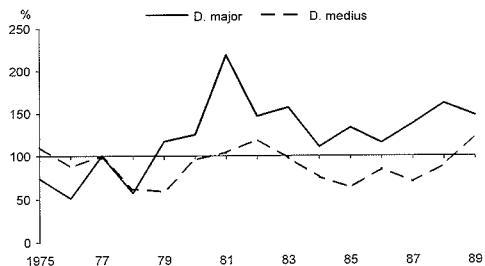


Abb. 12. Populationsindices für Buntspecht *Dendrocopos major* und Mittelspecht *Dendrocopos medius* im BNP, als Beispiel für zwei Arten derselben Gattung mit voneinander unabhängiger Bestandsschwankung. Verändert aus Wesolowski (im Druck). – Population indices for Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in BNP, an example of two species from the same genus showing an independent pattern of changes in numbers. Modified from Wesolowski (in press).

morphologisch und ökologisch so verschieden, dass man sich kaum einen gemeinsamen Mechanismus hinter diesen Beziehungen vorstellen kann. Es gibt verschiedene Gruppen aus derselben Gattung in unserem Datensatz (2 Spechte der Gattung *Dendrocopos*, 3 Fliegenschnäpper *Ficedula* sp., 2 Laubsänger *Phylloscopus* sp., 3 Meisen *Parus* sp. und 2 Drosseln *Turdus* sp.), deren Arten im selben Habitat nebeneinander vorkommen. In keinem dieser Fälle waren die Individuenzahlen der Arten einer Gattung negativ miteinander korreliert. Sie waren entweder überhaupt nicht voneinander abhängig wie bei den Spechten (Abb. 12) oder positiv korreliert, wie bei Kohl- und Blaumeise (Abb. 11). In der ganzen Stichprobe waren die positiven Korrelationen allerdings ebenso selten wie die negativen; sie machten nur 10,8% des ganzen Datensatzes aus.

Aus dieser Analyse kann man zwei Schlüsse ziehen: (1) Die Brutbestände der verschiedenen Arten schwanken weitgehend unabhängig voneinander. (2) Unsere Daten belegen die von Mac Arthur (1972) und Lack (1971) entwickelte Idee einer gesättigten, von Ressourcen abhängigen Vogelgemeinschaft nicht, worin die Bestandsveränderung jeder Vogelart das Ergebnis von zwischenartlicher Konkurrenz im Brutgebiet wäre. Diese Schlussfolgerung wird weiter gestützt durch die Resultate einer Analyse der Verfügbarkeit von Nisthöhlen und des Territorialverhaltens, die im folgenden vorgestellt werden.

3.4. Nisthöhlen als begrenzender Faktor

Höhlenbrüter dienen als Lehrbuchbeispiel für eine Gruppe von Arten, deren Bestände durch die Verfügbarkeit von Neststandorten und/oder zwischenartliche Konkurrenz begrenzt werden (von Haartman 1971, Perrins 1979, van Balen et al. 1982). Wir stellten uns bei unserer Arbeit folgende Fragen: Sind natürliche Höhlen in einem Urwald rar? Sind die Bestände der sekundären Höhlenbrüter durch das knappe Angebot an Höhlen beschränkt? Ist die Konkurrenz um die wenigen verfügbaren Höhlen gross? Einige Befunde sprechen gegen diese Vermutungen.

Wenn Höhlen knapp wären, würde man ihre häufige Besetzung durch fakultative Höhlenbrü-

ter wie die Amsel nicht erwarten (fast 50% der Amselnester in Eichen-Hagebuchenwäldern befanden sich in Höhlen und Halbhöhlen, Tomiałojć 1992), und auch Rotkehlchen, Hekkenbraunelle oder Zaunkönig könnten kaum Nisthöhlen verteidigen.

Der Halsbandschnäpper, die häufigste Höhlenbrüterart in Eichen-Hagebuchenbeständen (Tomiałojć & Wesolowski 1990), beginnt von allen sekundären Höhlenbrütern am spätesten mit der Brut. 1989 stellte Walankiewicz (1991) fest, dass pro Hektar mindestens 28 freie Höhlen für die Fliegenschnäpper vorhanden waren; im Mittel konnte jedes Halsband- oder Trauerschnäpper-♀ zwischen mindestens 2 möglichen Höhlen auswählen.

Da alle den Halsband- und Trauerschnäppern zur Auswahl stehenden Höhlen vorher auch für die früher brütenden Arten verfügbar waren, hatten diese mindestens 3 mögliche Höhlen pro Paar zur Verfügung. Dies ist ein Minimalwert, da nur Höhlen in die Berechnung einbezogen wurden, die 1989 tatsächlich von Vögeln benutzt wurden; es ist bekannt, dass zahlreiche Höhlen nur in einzelnen Jahren benützt werden und sonst leerstehen (Wesolowski in Vorb.). Die relativ niedrige Dichte der Höhlenbrüter in alten Laubholzbeständen des BNP ist somit nicht durch das Höhlenangebot begrenzt.

Ein quantitatives Überangebot bedeutet allerdings auch nicht, dass alle Höhlen dieselbe Qualität hätten oder dass zwischenartliche Konflikte nicht aufgetreten wären. Interspezifische aggressive Begegnungen und Übernahme schon besetzter Höhlen durch andere Arten wurden festgestellt (Tomiałojć et al. 1984), doch war die Häufigkeit solcher Ereignisse gering. Beispielsweise wurde in einer dreijährigen Studie am Kleiber mit über 160 Bruten kein Fall von Höhlenübernahme durch andere Arten registriert.

Die regelmässig, wenn auch mit geringer Häufigkeit (< 1%) vorkommenden Hybridisierungen zwischen Halsbandschnäpper und Trauerschnäpper (Tomiałojć et al. 1984) können vermutlich besser als Ergebnis der Konkurrenz um Geschlechtspartner als einer Konkurrenz um Höhlen verstanden werden.

Aus verschiedenen anderen Gebieten wird über Bestandsbegrenzungen durch ein nicht

ausreichendes Höhlenangebot und starke zwischenartliche Konkurrenz berichtet. Diese scheinen aber das Ergebnis der Lebensraumveränderungen durch den Menschen zu sein; Höhlenangebot und interspezifische Konkurrenz sind somit nicht Faktoren, die für die Evolution bedeutsam gewesen wären. Die üblichen Erklärungen für die Stammesgeschichte des Brütens in Höhlen müssen somit neu überdacht werden.

3.5. Populationsbegrenzung, Territorialverhalten und Paarungssysteme

Schon in den ersten Jahren unserer Untersuchung stellten wir fest, dass die gesamte Brutvogeldichte ebenso wie die Dichte einzelner Arten

deutlich geringer war als in vom Menschen stark beeinflussten Wäldern. Die Dichten von Zaunkönig und Heckenbraunelle waren 8mal, jene von Kohlmeisen 10mal, jene von Amseln 40mal und jene der Ringeltauben 400mal kleiner als die maximalen Dichten, die aus sekundären inselartigen Wäldern berichtet werden (Tomiałojć et al. 1977, Tomiałojć 1980, Tomiałojć et al. 1984, Wesolowski 1983, Wesolowski et al. 1987). Wir fragten uns deshalb, warum die Bestände im Wald von Białowieża so gering sind.

Theoretisch kann man sich zwei Extremsituationen vorstellen (entsprechend dem Niveau I bzw. III im Modell von Brown 1969):

(1) Die geringen Anzahlen sind das Ergebnis von «Untersättigung»: Die Brutbestände wer-

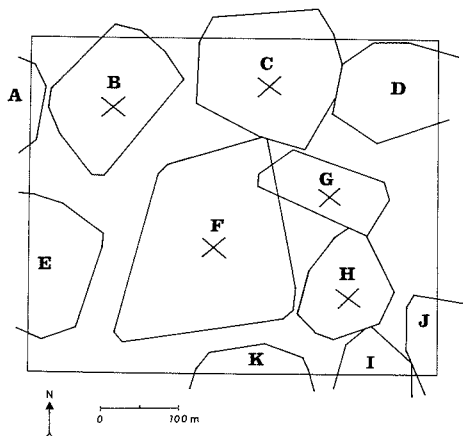


Abb. 13. Verteilung der Kohlmeisenterritorien in der Untersuchungsfläche vor dem Eliminierungsexperiment. Die ♂ wurden aus allen Territorien, die mit einem Kreuz markiert sind, entfernt (nach Wesolowski et al. 1987). – *Distribution of Great Tit territories in the experimental plot before the removal experiment. Males were removed from territories marked with x-signs (after Wesolowski et al. 1987).*

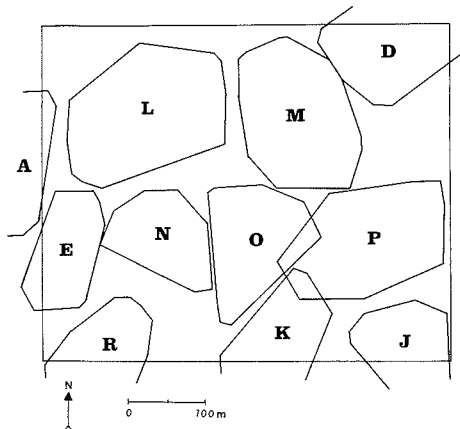


Abb. 14. Verteilung der Kohlmeisenterritorien in der Untersuchungsfläche etwa 5 Tage nach dem Entfernungsexperiment. Von Territorien, die in Abb. 13 und Abb. 14 mit demselben Buchstaben gekennzeichnet sind, wird vermutet, dass sie demselben ♂ gehören (nach Wesolowski et al. 1987). – *Distribution of Great Tit territories in the experimental plot c. 5 days after the removal experiment. Territories marked with the same letters in Abb. 13 and Abb. 14 are supposed to belong to the same males (after Wesolowski et al. 1987).*

Tab. 4. Grösse der Brutreviere (ha) im Verhältnis zum Habitat der einzelnen Arten im BNP. – *Size of breeding territories (ha) in relation to habitat of individual species in BNP.*

Art <i>Species</i>		Uferwälder <i>Riverine forest</i>		Eichen-Hagebuchenwälder <i>Oak-hornbeam forest</i>		Quelle <i>Source</i>
		Mittel <i>Mean</i>	Bereich <i>Range</i>	Mittel <i>Mean</i>	Bereich <i>Range</i>	
Zaunkönig	<i>Troglodytes troglodytes</i>	2,1	0,7–3,7	5,4	2,2–8,1	Wesołowski (1983)
Zilpzalp	<i>Phylloscopus collybita</i>	1,5	0,4–3,0	5,2	2,0–8,3	Piotrowska & Wesołowski (1989)
Waldlaubsänger	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	1,0	0,3–1,5	0,8	0,2–2,0	Wesołowski (1980, 1987)
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	–	–	2,5	1,0–4,4	Wesołowski & Stawarczyk (1991)
Amsel	<i>Turdus merula</i>	2,2	1,1–3,0	2,7	1,4–4,3	Tomiałojć (1992)

den von der Anzahl der Vögel bestimmt, die bis zum frühen Frühling überleben. Alle anwesenden Vögel können sich dann aber im Gebiet niederlassen und brüten; die Bruthabitate werden nicht vollständig ausgenutzt. In diesem Fall würden die Brutbestände von Ereignissen bestimmt, die vor der Brutsaison und oft auch ausserhalb der Brutgebiete stattfinden. Soziale Intoleranz im Brutgebiet würde keine Rolle als begrenzender Faktor spielen.

(2) Die Lebensräume sind mit Vögeln gesättigt, und die geringen Dichten ergeben sich aus der geringen Kapazität des Habitats. Unter diesen Bedingungen würden einige Vögel durch soziale Interaktionen vom Brutgeschäft ausgeschlossen; es wären also mehr Vögel da, als tatsächlich brüten können. In einer solchen Situation wären Territorialverhalten und andere Formen sozialer Intoleranz wichtige Faktoren, die die Grösse der Brutpopulationen begrenzen.

Um die mögliche Rolle des Territorialverhaltens als direkte Ursache für die geringen Dichten der Vögel von Białowieża zu prüfen, wurden die Territorien bei einzelnen Arten abgegrenzt und vermessen. Zusätzlich wurden bei drei Arten Experimente mit der Entfernung der Territoriumsbesitzer durchgeführt. Waldlaubsänger-♂ wurden Anfang Mai 1979 fortlaufend aus zwei benachbarten Territorien in einem Ei-

chen-Hagebuchenwald entfernt. Die freigewordenen Flächen wurden rasch wieder besetzt; die Entfernung von 6 ♂ führte nicht zu einem Niemandsland (Wesołowski 1980). Im selben Jahr wurden auch ♂ des Zaunkönigs aus dem Eichen-Hagebuchenwald entfernt. Nachdem die Fläche durch Ersatz-♂ vollständig wiederbesiedelt worden war, wurden auch diese entfernt. Ergebnis davon war die Besiedlung des Gebiets durch die dritte Gruppe von ♂. Die Entfernung von total 13 ♂ änderte die Zahl besetzter Territorien nicht wesentlich (Wesołowski 1981). Die Entfernung von Kohlmeisen-♂ aus einem anderen Eichen-Hagebuchenwald 1984 führte ebenfalls zur Wiederbesiedlung durch neue ♂ (vgl. Abb. 13, 14). Hingegen wurde bei einer Wiederholung dieses Experiments 1985, einem Jahr mit viel geringeren Kohlmeisenbeständen, nur eine teilweise Wiederbesiedlung der Untersuchungsfläche beobachtet (Wesołowski et al. 1987).

Somit waren die Territoriums inhaber in allen drei Experimenten fähig, die Ansiedlung zusätzlicher ♂ zu verhindern. Waldlaubsänger verteidigen in der Regel Territorien von nicht mehr als 2 ha (Tab. 4), was einer maximalen Dichte von 5 Territorien/10 ha entspricht. Zaunkönige konnten Territorien von bis zu 8 ha verteidigen (Tab. 4); somit wurden einige ♂ bereits bei

Dichten von nur 1,5 Territorien/10h an der Reviergründung gehindert. Die Experimente belegten, dass eine Sättigung der Lebensräume und Begrenzung der Revierzahlen schon bei recht geringen Dichten auftreten kann. Dies bedeutet nicht notwendigerweise, dass die Fortpflanzung der ♀ durch das Territorialverhalten limitiert war, da oft mehr als ein ♀ im Revier eines ♂ brüten konnte (s. unten), oder weil sich ♂, die kein Revier gründen konnten, ohnehin

nicht hätten verpaaren können, weil es in der Population einen Überschuss an ♂ gab (wie dies für die Kohlmeise vermutet wird; Wesolowski et al. 1987).

Die Territoriumsgrösse variierte sehr stark, sogar in einer einzigen Saison und einem einzigen Habitattyp; die grössten Territorien konnten 3–4mal so gross sein wie die kleinsten (Abb. 15–18), ohne dass Unterschiede in der Habitatstruktur sichtbar gewesen wären. Hingegen

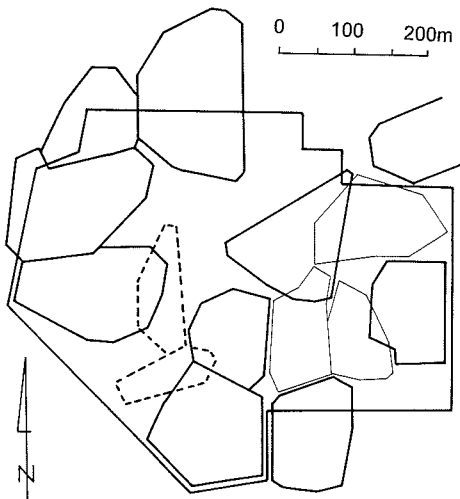


Abb. 15. Verteilung der Zilpzalpterritorien in flussbegleitenden Uferwäldern (Fläche K, Erstbruten, 1979). Territorien zweier durchziehender ♂ sind mit punktierten Linien eingetragen (nach Piotrowska & Wesolowski (1989). – *Distribution of Chiffchaff territories in the riverine habitat (plot K, first broods, 1979). Territories of two transient males are marked with dashed lines. After Piotrowska & Wesolowski (1989).*

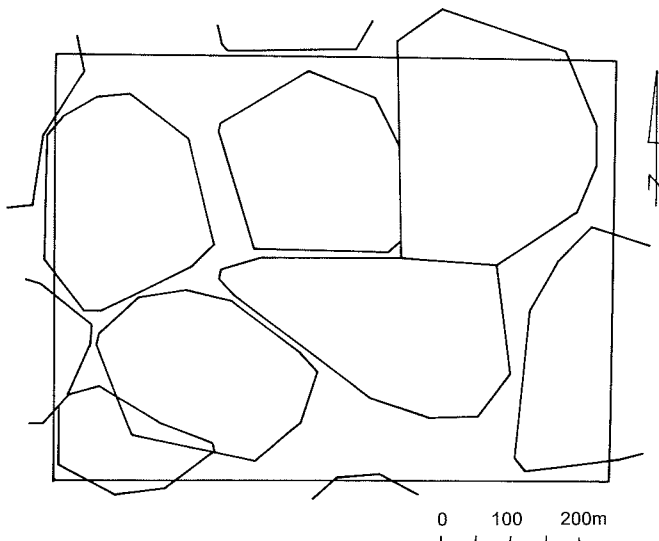


Abb. 16. Verteilung der Zilpzalpterritorien in den Eichen-Hagebuchenbeständen (Fläche C, 1979). Nach Piotrowska & Wesolowski (1989). – *Distribution of Chiffchaff territories in the oak-hornbeam habitat (plot C, 1979). After Piotrowska & Wesolowski (1989).*

konnten grosse Unterschiede in der Revierfläche zwischen einzelnen Lebensräumen mit den strukturellen Merkmalen der jeweiligen Habitate erklärt werden, z.B. beim Zilpzalp und beim Zaunkönig (Abb. 15, 16, Tab. 4). Indem sie im Eichen-Hagebuchenwald grössere Territorien verteidigten, versuchten Zaunkönige den Mangel an umgestürzten Bäumen und Zilpzalpe die geringere Häufigkeit von Lücken im Kro-

enddach zu kompensieren (Wesołowski 1983, Piotrowska & Wesołowski 1989).

Neben diesen Beispielen von Sättigung bei geringer Dichte gibt es auch solche von räumlicher «Untersättigung».

Um dieses Phänomen zu dokumentieren, muss man beweisen, dass eine Fläche unbenutzt bleibt, obschon sie für eine Art geeignet wäre. Dazu müssen die Veränderungen in der Revier-

Abb. 17. Verteilung der Kleiberterritorien in den Eichen-Hagebuchenbeständen (Fläche C, 1989). Nach Wesołowski & Stawarczyk (1991). – *Distribution of Nuthatch territories in the oak-hornbeam habitat (plot C, 1989). After Wesołowski & Stawarczyk (1991).*

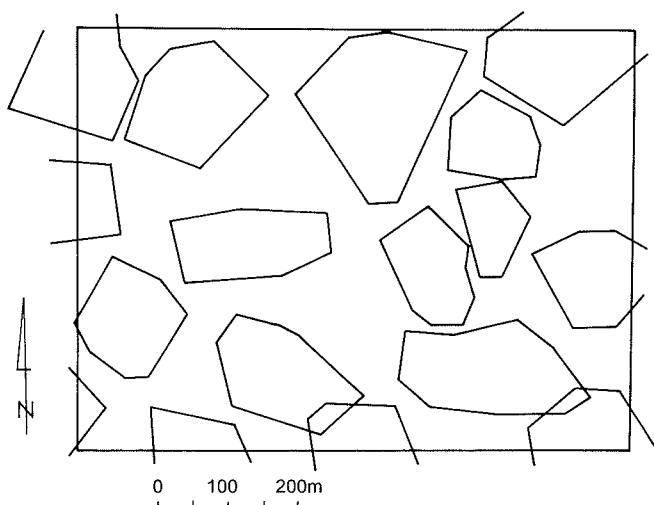
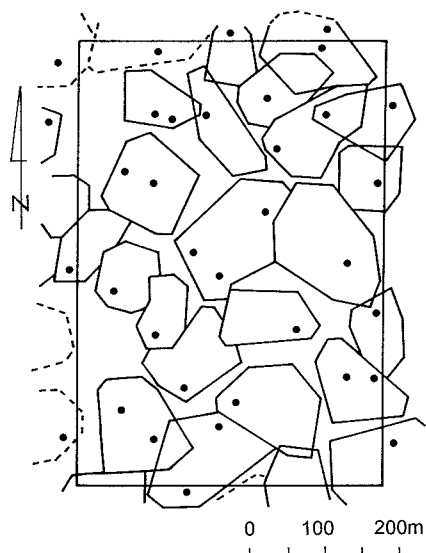


Abb. 18. Verteilung der Waldlaubsängerterritorien und Nester in einem 24 ha grossen Fragment von Fläche C 1978, einem Jahr mit grosser Häufigkeit von Polygynie (nach Wesołowski 1980). – *Distribution of Wood Warbler territories and nests in a 24 ha fragment of plot C in 1978, a year with high frequency of polygyny. After Wesołowski (1980).*



Tab. 5. Paarungserfolg der ♂ und Geschlechterverhältnis zur Brutzeit im BNP je nach Art und Habitat. Nach Wesołowski (1987) und Wesołowski & Stawarczyk (1991), verändert. AA = flussbegleitende Auenwälder, OH = Eichen-Hagebuchenwälder. – *Mating success of males and sex ratios during the breeding season in BNP in relation to species and habitat. After Wesołowski (1987), Wesołowski & Stawarczyk (1991), modified. AA = riverine stands, OH = oak-hornbeam stands.*

Art <i>Species</i>	Habitat	Anzahl ♂ mit: <i>Number of males with:</i>				Anteil poly- gyne ♂ <i>% of poly- gynous ♂</i>		♂ : ♀
		0 ♀	1 ♀	2 ♀	3 ♀			
Zaunkönig	<i>Troglodytes troglodytes</i>	AA	3	21	15	–	17,2	1 : 1,07
		OH	1	14	–	–	0	1 : 0,93
Zilpzalp	<i>Phylloscopus collybita</i>	AA	4	31	4	1	12,5	1 : 1,05
		OH	5	11	–	–	0	1 : 0,69
Waldlaubsänger	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	AA	2	22	1	–	4,0	1 : 0,96
		OH	9	81	21	1	19,6	1 : 1,12
Kleiber	<i>Sitta europaea</i>	OH	10	257	–	–	0	1 : 0,96

verteilung von Jahr zu Jahr analysiert werden. Wir schlugen folgende Überlegung vor (Tomiałojć et al. 1984): «Wenn dieselbe Habitatfläche in einem Jahr besiedelt ist (was ein Beweis für ihre Eignung ist), in anderen Jahren aber unbesiedelt bleibt, obschon keine sichtbaren Veränderungen der Struktur stattgefunden haben, und wenn diese Lücken nicht durch territoriale Auseinandersetzungen mit anderen Arten entstanden sind, zeigt dies, dass in einzelnen Jahren «Untersättigung» vorkommt». Allerdings kann man mit dieser Definition Fälle von «Untersättigung» dann nicht nachweisen, wenn eine Art während der ganzen Untersuchungsperiode so spärlich blieb, dass eine Sättigung des Lebensraums gar nie auftrat.

Die Ergebnisse aus Białowieża bieten viele Beispiele für diese Situation. Die wenigen Arten, die nur ganz selten in unserem Untersuchungsgebiet brüteten (Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1994) sind offensichtliche Fälle. Die beste Demonstration für zeitlich beschränkte «Untersättigung» lieferte aber der Waldlaubsänger. Eine Fläche konnte in einem Jahr dicht von dieser Art besiedelt sein (z.B. 21 Territorien 1978 in der Fläche C, Abb. 18), in einem anderen aber fast leer bleiben (nur 3 Territorien 1983; Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1994). Dasselbe Phänomen wurde auch bei häufigeren Arten in Phasen des Populationsrückgangs festgestellt. Beispielsweise füllten die Reviere des Kleibers sogar in Jahren

mit relativ hoher Dichte nicht den ganzen verfügbaren Raum. Zwischen den Territorien hatte es Lücken, die Platz für zusätzliche ♂ geboten hätten (Abb. 17). «Untersättigung» konnte bei dieser Art also in den meisten Jahren auftreten (Wesołowski & Stawarczyk 1991). Auch Kohlmeisen waren in Jahren mit kleinen Beständen nicht zahlreich genug, um die gesamte geeignete Fläche zu besiedeln (Wesołowski et al. 1987).

Die bisher im BNP gewonnenen Daten zeigen somit, dass die kleinen Zahlen von dort brütenden Vögeln oft davon herrühren, dass nur wenige Vögel zu brüten versuchen; sie können aber zusätzlich auch durch Territorialverhalten tief gehalten werden.

Zusammen mit den Beobachtungen über das Territorialverhalten wurden auch Angaben über den Paarungserfolg der ♂ gesammelt. Damit sollte die bei Revierkartierungen gemachte Annahme geprüft werden, die Anzahl Territorien entspreche der Anzahl Brutpaare. Polygynie kommt nach unseren Ergebnissen bei Waldlaubsänger, Zilpzalp und Zaunkönig regelmäßig vor (Tab. 5), möglicherweise gelegentlich auch bei Amsel (ein vermuteter Fall, Tomiałojć 1992) und Kleiber (ein vermuteter Fall, Wesołowski unveröff.). Die polygynen ♂ hatten meist 2 ♀; nur bei Waldlaubsänger und Zilpzalp wurden auch ♂ mit 3 ♀ gefunden. Solche bi- und trigynen ♂ wurden fast nur in Optimalhabitaten festgestellt, d.h. dort, wo die Art

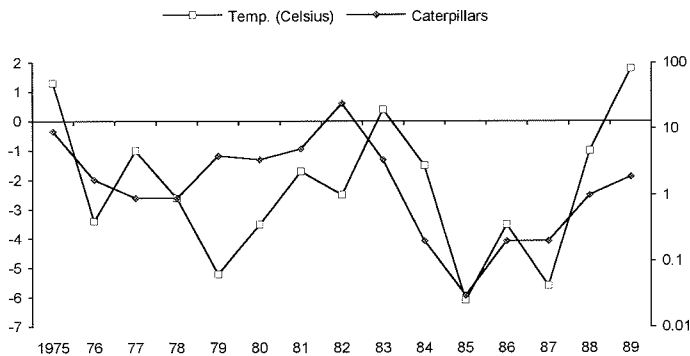


Abb. 19. Schwankungen von Jahr zu Jahr der Indices für die Häufigkeit von blattfressenden Raupen (rechte Ordinate, logarithmische Skala) im Verhältnis zur Strenge des vorhergehenden Winters (linke Ordinate, mittlere Temperatur von Dezember bis März). Verändert nach Wesolowski (im Druck). – *Year-to-year changes in the indices of abundance of leaf-eating caterpillars (right y-axis, logarithmic scale) in relation to the preceding winter severity (left axis, mean temperature of December–March). Modified from Wesolowski (in press).*

eine grosse Dichte erreichte (Tab. 5). Der Anteil polygynen ♂ schwankte von Jahr zu Jahr sehr stark, nämlich zwischen 0 und 40%; im Mittel waren 10–20% der ♂ polygyn. Da es neben den polygynen auch unverpaarte ♂ gab, wich das Geschlechterverhältnis in Habitaten mit polygynen ♂ weniger von 1:1 ab als man allein nach ihrer Häufigkeit schliessen würde (Tab. 5). Grosse Abweichungen von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis wurden nur ausnahmsweise festgestellt. In einem extremen Fall waren beim Waldlaubsänger die ♂ im Nadelwald (Fläche N, 1976) doppelt so häufig wie die ♀ (Wesolowski 1980), doch in einem anderen Jahr übertraf die Zahl der ♀ jene der ♂ in einem Eichen-Hagebuchenwald um 40% (Fläche C, 1978; Abb. 18). Polygynie war für die ♂ sehr vorteilhaft, da sie doppelt so viele Junge wie monogyne ♂ produzierten; die ♀ polygynen ♂ waren weder bevorteilt noch benachteiligt (Wesolowski 1987b).

3.6. Haben Winterbedingungen einen Einfluss auf die Populationsgrösse?

Klassische Theorien (Lack 1966, Fretwell 1972) legen den Schluss nahe, dass die meisten Vogelpopulationen der gemässigten Zone durch das Nahrungsangebot ausserhalb der Brutzeit limitiert werden. In Übereinstimmung mit dieser Hypothese wurde oft belegt, dass die Siedlungsdichte von Standvogelarten in Westeuropa und Fennoskandien stark von der Strenge des vorangehenden Winters abhängt (von Haartman

1973, van Balen 1980, Cawthorne & Marchant 1980, Källander & Karlsson 1981, Hildén 1982, Bejer & Rudemo 1985, Nilsson 1986). Zieht man in Betracht, dass der Winter in Białowieża viel rauher als in Tieflandregionen Westeuropas ist (was viele hier ansässige Vögel zwingt, im Winter nach W-Europa zu ziehen), müssten die Witterungsbedingungen die Bestände in diesem Wald stark beeinflussen. Dies wurde von Tomiałojć & Wesolowski (1990) und Wesolowski (im Druck) untersucht. Die verschiedenen Aspekte eines Winters können unabhängig voneinander variieren; ein Winter kann beispielsweise zu Beginn sehr kalt, am Schluss aber recht warm sein (oder umgekehrt); oder ein sehr kalter Winter kann sehr schneearm sein, usw. In unserem Datensatz waren die Variablen allerdings stark miteinander korreliert (Wesolowski im Druck). Daher wurde nur eine davon, nämlich die mittlere Temperatur der Monate Dezember bis März (Abb. 19), die die stärksten Korrelationen mit den anderen Wetter-Variablen zeigt, in der Schluss-Analyse verwendet.

Wie erwartet waren die Gesamtzahlen der Standvögel um so höher, je wärmer der vorausgegangene Winter war. Überraschenderweise zeigten auch die Langstreckenzieher signifikante Korrelationen mit dem Winterwetter, aber mit umgekehrtem Vorzeichen: sie waren nach warmen Wintern weniger zahlreich (Tomiałojć & Wesolowski 1990). Da jeder direkte Einfluss des Winterwetters auf die in den Tropen überwinternden Vögel ausgeschlossen werden kann, blei-

ben nur zwei mögliche Erklärungen: Zufall oder irgend ein unbekannter kausaler Zusammenhang zwischen dem Winterwetter in Europa und der Bestandsentwicklung der Langstreckenzieher.

Ebenfalls überraschend war die stark positive Korrelation zwischen den Beständen des Kurzstreckenziehers Rotkehlchen und des Langstreckenziehers Waldlaubsänger mit den Wintertemperaturen (Tomiałojć & Wesolowski 1990). Von den Standvögeln andererseits zeigten nur Blaumeise, Wintergoldhähnchen, Mittelspecht und möglicherweise Sumpfschneise Bestandstrends, die wie erwartet mit dem Winterwetter positiv korreliert waren. Diese Ergebnisse stimmen mit solchen aus anderen Gebieten überein (Zusammenstellungen in Marchant et al. 1990, Glutz & Bauer 1991). Andere Arten aber, wie Kohlmeise und Kleiber, von denen in anderen Gebieten starke Bestandseinbussen durch strenge Winter bekannt sind (von Haartman 1971, Slagsvold 1975, Källander & Karlsson 1981, Svensson 1981, Nilsson 1987, Enoksson 1988), zeigten im BNP keine solchen Zusammenhänge. Ganz anders als das Wintergoldhähnchen war der Waldbaumläufer, ebenfalls ein winziger Standvogel, in seiner Bestandsentwicklung nicht von den Wintertemperaturen abhängig. Beobachtungen in Grossbritannien (Marchant et al. 1990) zeigten, dass tiefe Temperaturen für diese Art nicht kritisch sind; nur wenn vereisender Regen oder Nebel für längere Zeit zu einer Eisschicht auf der Rinde führen, können dadurch wesentliche Bestandseinbussen ausgelöst werden. Solche Bedingungen treten möglicherweise im atlantischen Klima Grossbritanniens öfter auf als unter den kontinentalen Klimabedingungen von Białowieża, so dass hier keine Beziehungen zwischen dem Winterwetter und dem Bestand des Waldbaumläufers nachweisbar sind.

Aus anderen Gebieten weiss man, dass das herbstliche Samenangebot die Auswirkungen des Winterwetters auf die Frühlingsbestände überdecken kann, z.B. beim Kleiber (Enoksson & Nilsson 1983, Nilsson 1987, Matthysen 1989), Mittelspecht (Übersicht in Glutz & Bauer 1980), Meisen (Übersicht in Perrins 1979) und Erlenzeisig (Newton 1972). Diese Vögel wurden im BNP regelmässig bei der Aufnahme von Samen beobachtet (Hagebuche, Fichte,

Erle, Föhre, Ahorn, Haselnüsse), doch liegen noch keine quantitativen Untersuchungen vor. Samen werden sowohl ausserhalb der Brutzeit als auch im frühen Frühling vor dem Blattaustrieb gefressen. Als langfristige Daten über die Samenproduktion einiger Waldbäume (Fichte, Hagebuche, Ahorn, Eiche) verfügbar wurden (Pucek et al. 1993), erwarteten wir, eine starke Abhängigkeit der Vogelbestände vom Samenangebot im vorhergehenden Herbst zu finden (Wesolowski im Druck). Die Samenproduktion schwankt sehr stark, z.B. bei der Hagebuche von überhaupt keinen Samen bis zu 18 Samen pro m² Waldboden. Die Samenproduktion von Hagebuche, Ahorn und Eiche variierte parallel, wogegen jene der Fichte unabhängig davon schwankte (Pucek et al. 1993). Das Resultat der Analysen war für uns vollständig überraschend: Die Standvogelzahlen hingen weder vom Samenangebot der Laubbäume noch von jenem der Fichten ab (Wesolowski im Druck). Dies hatten wir um so weniger erwartet, als das Samenangebot dramatische Auswirkungen auf die Säugetierbestände im BNP hatte; Mastjahre bewirkten Massenvermehrungen von Kleinsäugetern (Pucek et al. 1993).

Da Erlenzeisige oft auch Erlensamen aufnehmen und Buntspechte Föhrensamen nutzen, für die keine Daten vorliegen, könnten ihre Bestände immer noch vom Samenangebot abhängen, doch konnten mit den vorhandenen Daten keine Zusammenhänge gezeigt werden. Für die anderen Arten kann diese Erklärung nicht gelten. Es scheint, dass die Vögel im BNP zwar Samen fressen, hier aber viel weniger vom Angebot abhängig sind als anderswo. Dies könnte mit der viel höheren Diversität anderer Nahrungsquellen zusammenhängen. Vögel in diesen artenreichen und ungleichaltrigen Urwaldbeständen können also offenbar beim Ausfall einer Nahrungsquelle auf andere Nahrungstypen ausweichen, ohne dass ihr Bestand dadurch beeinträchtigt wird.

3.7. Werden die Vogelbestände vom Nahrungsangebot im Frühling beeinflusst?

Vögel, die Wirbellose von Blättern und Zweigen ablesen, bilden etwa 50% der Vogelgemeinschaft im BNP (Tomiałojć et al. 1984, To-

miałojć & Wesołowski 1994), und blattfressende Raupen sind ein wichtiger Teil ihrer Nahrung, sogar in Jahren mit recht geringen Raupenzahlen. Erste Beobachtungen von Jenni (1979) zeigten, dass sie 1978 beim Mittelspecht 70 % der Nestlingsnahrung ausmachten, und Cisakowski (1988) stellte 1987–1988 fest, dass 40–60 % der Beutetiere, die den Waldlaubsänger-Nestlingen gebracht werden, Raupen sind. Tomiałojć (im Druck) ermittelte 1986–1989 bei Amseln einen Raupenanteil in der Nestlingsnahrung von 14–32 %. Die erwähnten Jahre waren jene mit mässigen oder geringen Raupendichten im BNP (vgl. Abb. 19).

Man könnte somit erwarten, dass Vogelbestände parallel zu den Raupenbeständen schwanken würden; bei zunehmendem Nahrungsangebot sollten die Vögel zahlreicher werden. Diese Vermutung wurde durch unsere Daten aber nicht bestätigt (Tomiałojć & Wesołowski 1990) – von den 26 häufigsten Arten zeigten nur drei (Baumpieper *Anthus trivialis*, Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* und Mittelspecht) die erwarteten Korrelationen. Die Vogelpopulationen passten sich somit in der Regel nicht dem Raupenangebot im entsprechenden Frühling an.

Die Raupenmenge könnte die Vogelbestände aber auch über die Steigerung der Nachkommenproduktion beeinflussen. Wenn das so wäre, würde man in Jahren nach grossem Raupenangebot mehr Brutvögel erwarten als nach Jahren ohne Massenvermehrung der Raupen.

Bei der Datenanalyse mit einer einjährigen Zeitverzögerung zeigten 8 der 26 ausgewerteten Vogelarten signifikante positive Korrelationen zum Raupenangebot in der vorangehenden Brutperiode (Tomiałojć & Wesołowski 1990). Allerdings schienen einige dieser Korrelationen unecht; sie verschwanden, wenn längere Datenreihen für die Standvögel analysiert wurden (Wesołowski & Stawarczyk 1991, Wesołowski 1994).

Was könnte der Mechanismus dieser Beziehungen sein? Mit einem besseren Raupenangebot könnten die Vögel mehr und besser ernährte Junge grossziehen, also mehr Nachkommen produzieren. Die Altvögel könnten die Brutperiode in besserer Kondition beenden, was ihre Überlebenschance im Winter verbessern müsste. Unsere Daten sind zwar noch nicht vollständig ausgewertet; sie widersprechen zwar dem erwähnten

Modell, lassen aber vermuten, dass die Zusammenhänge komplizierter sind. Raupen beeinflussen die unmittelbare Kondition des Vogels, können aber auch indirekt wirken, indem sie den Druck der Nesträuber reduzieren, wodurch in Massenvermehrungsjahren eine grössere Produktivität der Vögel möglich würde. Der Mechanismus dieser Raubdruckverminderung beruht auf der Umstellung der kleineren Beutegreifer (Eichelhäher, Spechte, Eichhörnchen *Sciurus vulgaris*, Schläfer Gliridae und andere Kleinsäuger) auf Raupen an Stelle von Eiern und Nestlingen aus Kleinvogelnestern (Pucek 1978, Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć im Druck). Die Unterschiede im Bruterfolg zwischen den einzelnen Jahren der im BNP untersuchten Arten werden vor allem von der Predation hervorgerufen (vgl. S.138), wogegen das Verhungern der Nestlinge sogar in Jahren mit geringem Raupenangebot selten ist (Wesołowski 1983, 1985; Piotrowska & Wesołowski 1989, Tomiałojć im Druck).

Die Daten aus dem BNP, die eine relativ weitgehende Unbeeinflussbarkeit der Brutvogelbestände durch die Schwankungen im Raupenangebot zeigen, stehen im Gegensatz zu Ergebnissen von Studien aus Laubwäldern der nordamerikanischen Ostküste, wo das Nahrungsangebot mehrere oder sogar viele Jahre lang gering sein kann und nur während der recht kurzen Massenvermehrungen der Raupen im Überfluss vorhanden ist (Holmes et al. 1986). Da die Schwankungsmuster der Raupendichten in diesem Wald und im BNP ähnlich sind, kann der Unterschied zwischen den Gebieten nicht mit der unterschiedlichen Verfügbarkeit der Raupen erklärt werden. Es scheint, dass der Schlüssel zum Verständnis der Unterschiede zwischen diesen Gebieten in der Verfügbarkeit anderer wirbelloser Nahrungstiere zwischen den Raupen-Massenvermehrungen zu suchen ist. Diese Nahrungsquellen müssen in der bergigen Untersuchungsfläche von Holmes et al. (1986) relativ spärlich sein, so dass die Seltenheit von Raupen zu einer Nahrungsknappheit führt, aber häufiger in den Niederungen des BNP, wo die Seltenheit von Raupen nur bewirkt, dass die Vögel auf andere Nahrungsquellen wechseln, ohne dass Anzeichen von Nahrungsknappheit während der Brutzeit auftreten.

3.8. Diversität der Predatoren; Nestraub als begrenzender Faktor für die Jungenproduktion

Anders als in den meisten anderen Wäldern ist die Diversität der Predatoren im Wald von Białowieża sehr hoch. Auch wenn Braunbär *Ursus arctos* und Wildkatze *Felis silvestris* ausgestorben sind, gibt es immer noch über 30 Arten von Beutegreifern, die den ausgewachsenen Vögeln oder ihren Jungen oder beiden gefährlich werden können. Dies ist etwa 3mal soviel wie in den meisten westeuropäischen Wäldern. Die Liste der Predatoren unter den Waldvögeln (vgl. Kap. 2) enthält 11 Arten von Greifvögeln, 5 Eulen-, 4 Rabenvogel- und 8 Spechtarten (zumindest einige davon sind regelmässige Nesträuber, Walankiewicz 1991).

Die Beutegreifer unter den Säugetieren sind ebenso artenreich. Jędrzejewski & Jędrzejewska (1993) registrierten in einer 4jährigen Studie in einer 10 km² grossen Probefläche im Zentrum des BNP die Anwesenheit von 11 Arten; davon war das Mauswiesel *Mustela nivalis* mit Dichten von 17,3–27,3 Individuen pro 10 km² am zahlreichsten; danach folgten der Baumarder *Martes martes* (4,9–8,0 Ind./10 km²), der ursprünglich im Gebiet nicht heimische Marderhund *Nyctereutes procyonoides* (5,0), Iltis *Mustela putorius* (4,5), Fuchs *Vulpes vulpes* (2,5–3,7) und Hermelin *Mustela erminea* (2,0 Ind./10 km²). Andere Arten wie Wolf *Canis lupus*, Luchs *Lynx lynx*, Dachs *Meles meles*, Fischotter *Lutra lutra*, Amerikanischer Nerz *Mustela vison* (eingeführt) kamen in Dichten von weniger als 1 Ind./10 km² vor. Diese Liste sollte um einige Arten erweitert werden, die zwar in einem taxonomischen Sinn nicht Predatoren sind, aber als Zerstörer von Vogelnestern bedeutend werden können. Dazu gehören Wildschwein, Eichhörnchen, 3 Arten von Schläfern und andere Arten von Kleinnagern und Insektenfressern.

Als wir 1975 unsere Studien begannen, war der Einfluss der Beutegreifer auf die Wahl des Neststandortes weitgehend unbekannt, oder man nahm an, dass dieses Phänomen nur in den Tropen von Bedeutung ist. Trotz dieser damals vorherrschenden Meinung stellten wir die Hypothese auf, dass die Predation in der Urwaldsituation viel wichtiger sein müsste als in vom Menschen beeinflussten Habitaten mit ihrer verarmten Be-

tegreifer-Fauna, und dass sie unter diesen Bedingungen einen wesentlichen Selektionsfaktor darstellen müsste, der zahlreiche Bereiche des Vogelgebens beeinflussen könnte (Tomiałojć et al. 1977, Tomiałojć 1980, Wesołowski 1983). Daher sagten wir voraus, dass die Nestraubraten im BNP höher als anderswo sein müssten. Zur Überprüfung dieser Vermutung führten wir im BNP Untersuchungen an einigen Arten aus, die drei wesentliche von Tomiałojć et al. (1984) unterschiedene Nistgilden vertreten, nämlich Boden-, Kronen- und Höhlenbrüter. Predation war für über 70–95 % aller Nestverluste verantwortlich (Tab. 3); beim Kleiber war es unmöglich, die Ursache für Nestverluste in einigen völlig unzugänglichen Höhlen festzustellen (Wesołowski & Stawarczyk 1991). In der Mehrzahl der Fälle erreichte die gesamte Verlustrate 60–70 %, gelegentlich bis 76 % (Waldlaubsänger); beim Kleiber betrug sie nur 27 %. Bei jeder Art waren die Werte in Białowieża gleich hoch oder höher als die höchsten Nestverlustraten, die für die entsprechende Art in anderen, stärker vom Menschen beeinflussten Lebensräumen registriert worden waren (Quellen in Tab. 3). Der Einfluss dieser hohen Ausfallraten wird weiter verstärkt durch den Zeitpunkt der Nestzerstörung. Anders als in anderen Gebieten werden die Nester im BNP meist erst in der Nestlingszeit zerstört (bei Waldlaubsänger, Zilpzalp, Zaunkönig und Kleiber), wenn der grösste Teil der Energie für die Aufzucht einer Brut bereits investiert worden ist und viel der Zeit, die sonst für die Aufzucht einer Ersatzbrut verwendet werden könnte, schon verstrichen ist.

Die gesamten Nestverluste waren beim Kleiber am geringsten, wie anhand seines Nistverhaltens vermutet werden konnte, doch die sehr grosse Ausfallrate beim Halsbandschnäpper (bis 70 % Nestverluste in einigen Jahren, Tab. 3) zeigt, dass die Verallgemeinerung von Nice (1957), Lack (1968) und Ricklefs (1969), Höhlen würden sicherere Neststandorte darstellen, nicht überall richtig ist.

Zusammenfassend bestätigen die Ergebnisse von Białowieża klar, dass (1) Nestverluste der gewichtigste Faktor bei der Begrenzung der Produktivität von Vögeln in Białowieża sind, (2) Nestverluste in Urwäldern grösser und schwerwiegender sind als in anderen, sekundären Ha-

bitaten, (3) Predation der wichtigste Grund für die Verluste ist.

Somit ist unsere Theorie bestätigt worden, im Urwald mit seiner artenreichen Beutegreiferfauna sei die Predation wichtiger als in sekundären Lebensräumen. Der grössere Feinddruck ist ein charakteristisches Merkmal der gemässigten Urwälder. Ein so grosser Feinddruck, wie er im Wald von Białowieża beobachtet wurde, kann die Fitness der Vögel ähnlich stark beeinflussen wie in den Tropen, wo die Predatoren als wichtiger Evolutionsfaktor für die Ausbildung von Anpassungen bei Vögeln angesehen werden (Snow 1976). Somit müssten Feinddruck und Feindvermeidung ernsthaft mitberücksichtigt werden, wenn man die Biologie der Vögel in gemässigten Wäldern zu erklären versucht.

3.9. Schlussbemerkungen

Die Hauptergebnisse unserer Untersuchungen über die Ökologie der Vögel können wie folgt zusammengefasst werden:

(1) Interspezifische Konkurrenz um Ressourcen ist von geringer Bedeutung für Ausbildung von Struktur und Zusammensetzung der Brutvogelgemeinschaft im BNP. Diese entspricht der Idee einer straff organisierten, durch die Kapazität des Lebensraums begrenzten und gesättigten Brutvogelgemeinschaft nicht.

(2) Die Dichten zahlreicher Arten bleiben deutlich unter denen in inselartigen sekundären Wäldern; die Habitate im BNP sind entweder bereits bei geringer Dichte gesättigt (die Territorien sind gross), oder «Untersättigung» tritt oft auf. Diese kann auf geringe Produktivität der Białowieża-Populationen (s. unten) und/oder hohe Sterblichkeit ausserhalb der Brutgebiete oder der Brutperiode zurückgehen.

(3) Populationsschwankungen sind oft nicht mit dem Nahrungsangebot (laubfressende Raupen) korreliert, das andernorts die Vogelbestände stark beeinflusst. Dies lässt vermuten, dass die Vielfalt alternativer Nahrungsquellen im Urwald ein Ausweichen der Vögel auf andere Beutetiere erlaubt, ohne dass Anzeichen einer Bestandsbegrenzung durch Nahrungsknappheit auftreten.

(4) Die Brutverluste im BNP gehören zu den

höchsten, die bisher in der gemässigten Zone festgestellt wurden, was vor allem auf den grossen Druck der Nesträuber zurückgeht. Die im Vergleich mit anderen Gebieten verminderte Produktivität kann zu geringen Brutvogelzahlen führen («Untersättigung»). Die grossen Reviere, die bei verschiedenen Arten festgestellt wurden, können dazu dienen, dass die Nester stark gestreut werden, was zur Verminderung des Predationsdrucks beiträgt.

Zusammenfassung, Summary, Streszczenie

Der Waldkomplex von Białowieża an der polnisch-weissrussischen Grenze enthält die letzten Reste der Urwälder (Abb. 1), die einst grosse Teile der europäischen Tiefländer mit gemässigtem Klima bedeckten. Die Publikation fasst die gegenwärtigen Kenntnisse der Vogelfauna dieses Waldkomplexes zusammen (Tomiałojć im Druck), ebenso jene über die Ökologie und das Verhalten der Vögel, die unter Urwaldverhältnissen leben; diese Daten stammen weitgehend aus den streng geschützten und ungestörten Teilen des Białowieża National Parks BNP (z.B. Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesolowski 1990, Tomiałojć 1991, Wesolowski 1983, 1985, Wesolowski & Tomiałojć, 1986).

Avifauna: Im ganzen Wald von Białowieża (ca. 1250 km²) wurden mindestens 249 Vogelarten festgestellt; davon waren 177 (evtl. sogar 180) Brutvögel. Diese beiden Zahlen gehören zu den höchsten Werten für den Artenreichtum, vor allem gegenüber vergleichbaren westeuropäischen Daten. Bemerkenswert artenreich sind die Greifvögel (15 gegenwärtige und zwei ehemalige Brutvogelarten), Eulen (8 gegenwärtige und eine ehemalige Brutvogelart), Spechte (alle europäischen Arten ausser einer) und Eigentliche Zweigsänger (Unterfamilie Sylviinae, 18 Brutvogelarten) (Tomiałojć & Wesolowski 1990, Tomiałojć im Druck). Ein so hoher Reichtum resultiert aus der geographischen Lage im Zentrum des Kontinents und in einer Übergangszone des Mischwalds, dann aber auch aus der grossen Strukturvielfalt zwischen den Lebensräumen und innerhalb davon, dem Vorhandensein von bewaldeten und moorigen Flächen im Gebiet von Białowieża und schliesslich aus dem guten Schutz der Urwald-Avifauna, die für gemässigte Wälder mit geringem menschlichem Einfluss typisch ist.

Die Avifauna des Waldgebiets von Białowieża mit seinen Randzonen und Mooren dürfte vor der Einwanderung des Menschen etwa 135–140 Brutvogelarten enthalten haben. Einige kleine Veränderungen in der Zusammensetzung fanden vermutlich schon vom 15. Jahrhundert an statt, doch beschleunigte sich dieser Prozess in den letzten Jahrzehnten, vor allem durch intensive Holznutzung und Veränderungen im Wasserhaushalt.

Bis jetzt sind 3–5% der ursprünglich vorhandenen Brutvogelarten aus dem Gebiet verschwunden. Allerdings sind unter dem Druck der Holznutzung und zu-

nehmender menschlicher Präsenz auch andere Arten gefährdet, so beispielsweise Auer- und Birkhuhn (*Tetrao urogallus* und *T. tetrix*) sowie Weissrücken- und Dreizehenspecht (*Dendrocopos leucotos* und *Picoides tridactylus*), dazu einige Feuchthabitatsarten.

Auf der anderen Seite kamen 37–42 (21–24 %) neue Brutvogelarten zur Urwald-Avifauna hinzu. Diese Gruppe setzt sich aus jenen Kulturfolgern zusammen, die vor Jahrhunderten einwanderten und die damals neu geschaffenen Ackerflächen und Dörfer besiedelten, und den Neuankömmlingen; dazu gehören einerseits Arten, die ihr Verbreitungsgebiet in Europa ausdehnen, und andererseits Wasservögel, die von den neuen künstlichen Seen angezogen wurden. Dadurch ist der gesamte Artenreichtum heute grösser, als er unter Urwaldbedingungen war. Dies ist das Ergebnis einer immer noch erhaltenen ursprünglichen Vogelartenvielfalt gepaart mit sekundären Erweiterungen durch eine noch recht gemässigte Land- und Walddnutzung durch den Menschen.

Ökologie und Verhalten unter Urwaldbedingungen: Die Vögel, die im Nationalpark von Białowieża leben, zeigen einige Eigentümlichkeiten in der Habitatverteilung und in den Nistgewohnheiten; man kann davon ausgehen, dass sie den ursprünglichen Zustand widerspiegeln. Relativ grosse Dichten verschiedener Arten in Feuchtwäldern und relativ grosser Bruterfolg in diesen Lebensräumen zeigen, dass die heute fast verschwundenen Uferwälder einst für viele Arten die bevorzugtesten Optimalhabitate gewesen sein könnten (Wesołowski 1983, Piotrowska & Wesołowski 1989). Daten über die Verteilung der Neststandorte (bisher wurden 17 Arten untersucht) zeigen die Wichtigkeit von Strukturen, die in Wirtschaftswäldern fast nicht mehr existieren. Über 30 % der Nester der Amsel *Turdus merula* (Abb. 8) und fast 80 % jener des Zaunkönigs *Troglodytes troglodytes* (Wesołowski 1983) in den Auenwäldern befanden sich in solchen Strukturen. Ausser dem Buntspecht bauten alle Spechtarten ihre Höhlen in totem und zerfallendem Holz (Tomiałojć & Wesołowski 1986, Wesołowski 1989). Sekundäre Höhlenbrüter hingegen mieden Spechthöhlen und benutzten meistens natürliche Fäulnishöhlen in lebenden Bäumen (Tab. 2).

Die Analyse der Bestandsaufnahmedaten aus 15 Jahren (Tomiałojć & Wesołowski 1994) zeigte, dass die Zusammensetzung und die Struktur der ursprünglichen Vogelgemeinschaft nur in engen Grenzen variierte und in dieser Zeitspanne fast unverändert blieb, auch wenn die Bestände einzelner Arten sehr variabel waren (bis zu zehnfachen Unterschieden) oder zu- oder abnahmen (Abb. 10–12; Tomiałojć & Wesołowski 1990; Wesołowski im Druck). Die Schwankungen jeder Art waren mehrheitlich unabhängig voneinander. Diese Ergebnisse sind keine Stütze für die Idee einer gesättigten, von den Ressourcen abhängigen, dicht gepackten Vogelgemeinschaft, die weitgehend von zwischenartlicher Konkurrenz um spärliche Ressourcen in der Brutzeit gesteuert wird.

Sekundäre Höhlenbrüter in den Altholzbeständen des Nationalparks von Białowieża waren durch die Verfügbarkeit von Höhlen nicht limitiert (Wesołowski 1989, Wesołowski & Stawarczyk 1991). Sogar die am spätesten brütende und zahlreichste Art, der Halsband-

schnäpper *Ficedula albicollis*, nutzte nicht alle geeigneten Höhlen. Suchende Halsbandschnäpper-♀ hatten im Mittel mindestens zwei geeignete Höhlen zur Auswahl (Walankiewicz 1991). Somit scheint die Begrenzung der Vogelbestände durch ein knappes Höhlenangebot, wie sie aus anderen Gebieten berichtet wird, vor allem eine Folge der anthropogenen Habitatveränderungen zu sein und nicht ein Faktor, der im Laufe der Evolution eine Bedeutung gehabt haben könnte.

Die Brutvogelgemeinschaft im Urwald von Białowieża ist artenreich, aber die Dichten der einzelnen Arten sind üblicherweise mässig bis gering, deutlich niedriger als in den vom Menschen geprägten inselartigen Wäldern von Zentral- und Westeuropa (Wesołowski 1983, Tomiałojć et al. 1984). Im Extremfall war die Dichte der Ringeltaube *Columba palumbus* im Nationalpark von Białowieża 400mal kleiner als in Stadtparks (Tomiałojć 1980). Diese geringen Dichten waren teilweise bedingt durch die zahlreichen Beispiele von räumlicher «Untersättigung»; die brutwilligen Vögel waren nicht zahlreich genug, um allen verfügbaren Raum aufzufüllen (z.B. Abb. 17). In andern Fällen sättigten die Vögel die Habitate durch das Verteidigen grosser Territorien; die Territorien des Zaunkönigs und des Zilpzals *Phylloscopus collybita* in den Eichen-Hagebuchenbeständen überschritten im Mittel 5 ha, in einzelnen Fällen gar 8 ha (Tab. 4). In Experimenten an Zaunkönig (Wesołowski 1983), Walddlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* (Wesołowski 1980) und Kohlmeise *Parus major* (Wesołowski et al. 1987), bei denen die Revierinhaber entfernt wurden (Abb. 13, 14), wurde bestätigt, dass das Territorialverhalten die Revierzahl schon bei Dichten von weniger als 2 Territorien/10 ha begrenzen kann. Diese durch das Territorialverhalten hervorgerufene Beschränkung wurde teilweise wettgemacht durch das Auftreten von Polygynie, die bei Zaunkönig, Walddlaubsänger und Zilpzalp regelmässig festgestellt wurde (Tab. 5).

Die Winterbedingungen beeinflussten die Vogelzahlen im Wald von Białowieża nicht stark. Nur in wenigen Fällen waren die Bestandsschwankungen von Standvögeln mit den Wintertemperaturen korreliert. Sie standen auch nicht mit dem Samenangebot der Hauptbaumarten im Zusammenhang (Wesołowski im Druck). Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu solchen aus anderswo durchgeführten Untersuchungen. Die schwachen Korrelationen werden versuchsweise mit der Tatsache erklärt, dass Vögel in den artenreichen Urwaldbeständen das bessere Angebot alternativer Nahrungsquellen zur Verfügung haben. Wenn eine davon ausfällt, können die Vögel auf andere Nahrungstypen ausweichen, ohne dass ihr Bestand dadurch negativ beeinflusst wird.

Laubfressende Raupen bildeten in der Brutzeit eine wichtige Nahrungsquelle für Vögel; dennoch waren die Vogelbestände weitgehend unabhängig von der Verfügbarkeit von Raupen in der jeweiligen Brutzeit. Hingegen wurde bei einigen Arten eine Korrelation zwischen den Vogelbeständen und den Raupenzahlen im vorhergehenden Frühling beobachtet (Tomiałojć & Wesołowski 1990, Wesołowski im Druck). Eine solche Zeitverzögerung könnte zwei Ursachen haben: verbesserte Jungenproduktion wegen besserer Ernährung der

Jungen, oder geringerer Predationsdruck von Nesträubern. Es kam ausserordentlich selten vor, dass Junge verhungerten, sogar in Jahren mit geringen Raupendichten (Wesołowski 1983, 1985, Piotrowska & Wesołowski 1989, Tomiałojć 1994); wohingegen der Raubdruck für 75–95% der Ei- und Nestlingsverluste verantwortlich war (Tab. 3). Es scheint, dass der verminderte Feinddruck durch Wechsel der kleineren Predatoren auf andere Beutetiere am ehesten für die beschriebene Korrelation verantwortlich sein kann.

Wegen der grossen Diversität der Raubfeinde und des starken Feinddrucks gehören die Brutverluste im Nationalpark von Białowieża zu den höchsten, die bisher bei Vögeln der gemässigten Zone registriert wurden (Tab. 3). Zudem waren diese Verluste wegen des Zeitpunkts ihres Eintritts – meist wurden erst die Nester mit Jungvögeln zerstört – für die Vögel schwerwiegender als in sekundären Wäldern, wo die Nester meist während der Bebrütungszeit ausgeraubt werden. Diese Ergebnisse erhärten unsere These, dass grosser Feinddruck nicht nur in den Tropen, sondern auch in den Urwäldern der gemässigten Zone ein charakteristisches Merkmal ist. Deshalb müssen Predation und Feindvermeidung ernsthaft in die Überlegungen einbezogen werden, wenn man die Biologie und die Anpassungen der Vögel der gemässigten Wälder verstehen will. Die geringe Produktivität der Vögel in Białowieża könnte zu geringer Brutvogeldichte und führen (s. oben). In ähnlicher Weise könnten grosse Territorien, wie sie von einigen Arten beansprucht werden, als Mittel zur Erreichung einer weiten Streuung der Nester dienen, um die Wahrscheinlichkeit des Nestraubs zu vermindern.

Bird studies in the Białowieża Forest – an overview

Białowieża Forest complex, situated on the Polish-Belarusian border, contains the last fragments of primeval forest (Fig. 1) which once covered large stretches of lowland temperate Europe. The paper summarizes the present knowledge of the bird fauna of this forest complex (Tomiałojć in press), as well as that of the ecology and behaviour of birds living under primeval conditions – these data originate mostly from the strictly protected and undisturbed area of the Białowieża National Park (e.g. Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1990, Tomiałojć 1991, Wesołowski 1983, 1985, Wesołowski & Tomiałojć, 1986).

Avifauna: Within the whole Białowieża Forest (ca. 1250 km²) at least 249 bird species were recorded, 177 (180) of them were breeders. Both these figures are among the highest values for a local species diversity in Europe, mainly when compared with the equivalent from western-European forests. Remarkably rich in species are diurnal raptors (15 breeding species, plus two former breeders), owls (eight plus one former), woodpeckers (all but one European species) and Sylviinae warblers (18 species) (Tomiałojć & Wesołowski 1990, Tomiałojć in press). Such a high diversity results from geographical localisation in the centre of continent and in a transition zone of mixed forests, high interhabitat and intrahabitat structural complexity of Białowieża Fo-

rest wooded and marshland patches, as well as from a good preservation of the pristine features typical of a lowland temperate forest avifauna due to a low amount of anthropogenic transformation.

The pre-settlement avifauna of the Białowieża Forest (along with its edges and marshlands), could have consisted of some 135–140 breeding species. Some slight changes in its composition took probably place already from the 15th to the 19th century, the process accelerated only in the last decades, being speeded up by intensive logging and changes in the water regime.

So far only 3–5% of native species in the area have been lost. However, under pressure of timber exploitation and increasing human presence also other species became endangered, such as two gallinaceous species (*Tetrao urogallus*, *T. tetrix*), two woodpeckers (*Dendrocopos leucotos*, *Picoides tridactylus*), as well as several wetland species.

On the other hand, a total of 37–42 (21–24%) breeding species were added to the pristine avifauna. This group is composed of the old colonizers, which arrived several centuries ago to inhabit the, then created, agricultural intrusions and settlements, and the newcomers, the latter composed either of species spontaneously expanding in Europe or of waterfowl attracted by artificial water bodies. Thus, the overall richness of the Białowieża Forest avifauna is nowadays higher than it used to be in the pristine times, the result of still preserved high native bird diversity alongside a moderate human-induced secondary enrichment.

Ecology and behaviour under primeval conditions: Birds living in the Białowieża National Park demonstrate several peculiarities in habitat distribution and nesting habits which can be treated as representing the pristine state. Relatively high densities of several species found in the swampy stands, and relatively high nesting success recorded in this habitat type indicate that the almost extinguished riverine forests could have initially been the preferred (optimal) habitat type for numerous species (Wesołowski 1983, Piotrowska & Wesołowski 1989). Data on distribution of nest sites (17 species studied so far) show the importance of structures almost non-existing in the man-transformed woods as nesting substrata. Over 30% of Blackbird *Turdus merula* nests (Fig. 8) and almost 80% of Wren *Troglodytes troglodytes* (Wesołowski 1983) in the riverine stands were located in such structures. Similarly all but one woodpecker species excavated their holes in dead and decaying wood (Tomiałojć & Wesołowski 1986, Wesołowski 1989). Secondary hole-nesters, however, avoided woodpecker-made holes and used mostly cavities formed by wood decay in living trees (Table 2).

Analysis of census data from 15 years (Tomiałojć & Wesołowski 1994) revealed that composition and structure of the pristine bird community varied within narrow limits and remained almost unchanged throughout that period, in spite of highly variable (up to tenfold differences) or directionally changing numbers of individual species (Figs. 4–6; Tomiałojć & Wesołowski 1990; Wesołowski in press). Fluctuations of particular species were mostly independent of one another. These results give no support to an idea of a saturated, resource-

tracking, densely packed bird community governed largely by interspecific competition for scarce resources in the breeding season.

Secondary hole-nesters in the old-growth stands in the Białowieża National Park were not limited by availability of holes (Wesołowski 1989, Wesołowski & Starwarczyk 1991). Even the latest breeding and most numerous species, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*, did not use all suitable holes. Prospecting Collared Flycatcher females had on average at least two suitable holes to choose from (Walankiewicz 1991). Thus, limitation of bird numbers by shortage of holes reported from other areas seems to be mostly a by-product of man-made habitat transformations and not the factor which could have been important over evolutionary time.

Breeding assemblages in the Białowieża National Park were rich in species, but densities of individual species were usually moderate to low, well below those found in man-transformed fragmented woods of central and western Europe (Tomiałojć et al. 1984, Wesołowski 1983). In the extreme case, Woodpigeon *Columba palumbus* densities in the Białowieża National Park were 400-fold lower (Tomiałojć 1980) than those found in man-made habitats. These low densities were partially due to numerous instances of spatial undersaturation, birds attempting to breed were not numerous enough to fill the available space (e.g. Fig. 17). In other cases, however, the birds saturated habitats at low densities by defending large territories; territories of Wrens and Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* in the oak-hornbeam stands exceeded five hectares on average, in some cases even eight hectares (Table 4). In the case of Wren (Wesołowski 1983), Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Wesołowski 1980) and Great Tit *Parus major* (Wesołowski et al. 1987) repopulation of areas from which the previous owners had been experimentally removed (Figs. 13–14) confirmed the possibility that behaviour could limit territory numbers already at densities below 2 territories/10 ha. This limiting effect of territorial behaviour was to some extent counterbalanced by occurrence of polygyny. It was regularly recorded in Wren, Wood Warbler and Chiffchaff (Table 5).

Wintering conditions did not strongly affect bird numbers in the Białowieża Forest. Only in few cases changes in numbers of resident species were correlated with winter temperatures. Also there was no relationship with variation in the seed crop of the main tree species. (Wesołowski in press). These findings contrast with the results from studies carried out elsewhere. These weak relationships are tentatively explained by the fact that in the multi-species primeval stands birds may have to their disposal a higher diversity of alternative food sources. In the case of failure of any single source they can switch to other food types without their numbers being adversely affected.

Leaf-eating caterpillars constituted an important food source for birds in the breeding season, yet bird numbers were mostly uncorrelated with the caterpillar availability of the current season. However, a correlation between their numbers and the caterpillar numbers in the previous spring was observed in several species (To-

miałojć & Wesołowski 1990, Wesołowski in press). Such a time-lag could be due to action of two mechanisms: enhanced productivity via better nourishment of young or due to lowered pressure of nest predators. As starvation was exceptionally rare, even in the low-caterpillar years (Wesołowski 1983, 1985, Piotrowska & Wesołowski 1989, Tomiałojć in press), while predation was responsible for 75–95% of the egg and nestling mortality (Table 3), it seems that the lowering of nest losses via switching of smaller predators to feeding on caterpillars in the outbreak years, could better account for this correlation.

Due to high diversity of predators and strong predation pressure the breeding losses in Białowieża National Park were among the highest recorded for the birds of the temperate zone (Table 3). Additionally the timing of losses – mostly only nests with young were destroyed – made them more costly than in the secondary woods with nests usually robbed during the egg-stage. These results corroborate our hypothesis that, as in the tropics, high predator pressure constitutes an immanent feature of primeval temperate forest. Hence, predation and predation avoidance should be seriously taken into account when one attempts to understand the biology and adaptations of birds of the temperate forests. Low productivity of Białowieża birds could result in low breeding numbers and undersaturation (see above). Similarly large territories possessed by several species might serve as means of achieving wide scattering of nests to lower their chance of being predated.

Badania ptaków w Puszczy Białowieskiej – przegląd

Puszcza Białowieska, kompleks leśny usytuowany po obu stronach granicy polsko-białoruskiej, zawiera ostatnie fragmenty pierwotnego lasu, który w przeszłości pokrywał znaczne połacie nizinnej Europy w umiarkowanej strefie klimatycznej. Praca ta podsumowuje obecny stan wiedzy o awifaunie Puszczy Białowieskiej (Tomiałojć w druku), jak również wyniki badań ekologii i zachowania ptaków w lesie pierwotnym. Te ostatnie dane pochodzą przeważnie z obszaru rezerwatu ścisłego Białowieskiego Parku Narodowego (Tomiałojć et al. 1984, Tomiałojć & Wesołowski 1990, Tomiałojć 1991, Wesołowski 1983, 1985, Wesołowski & Tomiałojć 1986).

Awifauna. W obrębie Puszczy Białowieskiej (ok. 1250 km²) stwierdzono nie mniej niż 249 gatunków ptaków; 177 (180) z nich to gatunki lęgowe. Obie te wartości należą do najwyższych w Europie, szczególnie gdy porównać je z danymi z lasów Europy zachodniej. Godne podkreślenia jest zróżnicowanie gatunków dziennych ptaków drapieżnych (15 gatunków lęgowych plus dwa dawniej lęgowe), sów (8 gatunków plus jeden lęgowy w przeszłości), dzięciołów (brak tylko jednego z gatunków europejskich) i Sylviinae (18 gatunków) – Tomiałojć & Wesołowski (1990), Tomiałojć (w druku). Tak wielkie zróżnicowanie jest rezultatem położenia geograficznego Puszczy Białowieskiej (centrum kontynentu, strefa przejściowa lasów mieszanych), wysokich między- i wewnątrzdziedzkowej złożoności

strukturalnej (występowanie mozaiki terenów zadrzewionych i zabagnionych), jak również dobrze zachowanej pierwotnej, typowej dla nizinnych lasów strefy umiarkowanej, awifaunie i niewielkim zmianom antropogenicznym.

Rodzima awifauna Puszczy Białowieskiej (łącznie z jej skrajem i obszarami podmokłymi) składała się ze 135–140 gatunków lęgowych. Pewne drobne zmiany w jej składzie miały prawdopodobnie miejsce już w XV–XIX wieku, proces ten uległ jednak znacznemu przyspieszeniu dopiero w ostatnich dekadach w wyniku intensyfikacji wyrębów drzew i zmian reżimu wodnego w Puszczy i jej otoczeniu. Dotąd tylko 3–5% z wyjściowej liczby gatunków przestało gniazdować na tym obszarze. Jednak zwiększająca się eksploatacja drewna i rosnąca presja człowieka naraża także inne gatunki, takie jak np. dwa gatunki kuraków (*Tetrao urogallus*, *Tetrao tetrix*) dwa gatunki dzięciołów (*Dendrocopos leucotos*, *Picus tridactylus*) na niebezpieczeństwo zaniku.

Ogółem awifauna lęgowa wzbogaciła się o 37–42 (21–24%) gatunków. Ta grupa składa się ze starych kolonistów, gatunków które zasiedliły prawdopodobnie kilka wieków temu powstające wówczas obszary rolnicze i osiedla ludzkie, oraz nowych przybyszów, rekrutujących się głównie z gatunków spontanicznie rozszerzających swe zasięgi w Europie, a także z ptaków wodnych, zwabionych nowo zbudowanymi jeziorami zaporowymi. Bogactwo gatunkowe awifauny Puszczy Białowieskiej jest obecnie większe niż w czasach pierwotnych. Jest to wynikiem zwiększenia zróżnicowania siedlisk oraz zsumowania dużej wyjściowej różnorodności gatunków leśnych z bogactwem grupy gatunków związanych z obszarami otwartymi i synantropijnymi.

Ekologia i zachowanie ptaków w warunkach pierwotnych. Ptaki żyjące w Białowieskim Parku Narodowym przejawiają w rozmieszczeniu siedliskowym i obyczajach gniazdowych wiele cech, które mogą być interpretowane jako reprezentujące stan pierwotny. Stosunkowo wysokie zagęszczenia kilku gatunków wykazane w lasach podmokłych i relatywnie wysoka udatność lęgów obserwowana w tym typie siedliska wskazuje, że obecnie prawie wyniszczone łęgi pierwotnie mogły być preferowanym (optymalnym) typem lasu dla wielu gatunków (Wesołowski 1983, Piotrowska & Wesołowski 1989). Dane o rozmieszczeniu miejsc gniazdowych (17 gatunków) pokazują znaczenie struktur, prawie już nie istniejących w lasach przekształconych przez człowieka, jako miejsc gnieźdzenia w lesie pierwotnym. Ponad 30% gniazd kosa (ryc. 8) i prawie 80% strzyżyka (Wesołowski 1983) w lęgach było umieszczane w takich – prawie nie istniejących w lasach gospodarczych – miejscach, jak wykroty, zwalone drzewa itp. Analogicznie większość gatunków dzięciołów (poza jednym) wykuwała dziuple w martwym i próchniejącym drewnie (Wesołowski 1989). Dziuplaki wtórne jednakowoż unikały dziupli dzięciołich i używały głównie dziupli tworzących się w żywych drzewach (tab. 2).

Analiza 15-letnich danych z liczeń ptaków w BPN (Tomiałojć & Wesołowski 1994) wykazała, że skład i struktura pierwotnego zespołu ptaków zmieniały się je-

dynie w wąskim zakresie i pozostawały prawie jednokowe przez całe piętnastolecie, pomimo wysokiej wahań liczebności (dziesięciokrotne różnice) albo występowania trendów w liczebności poszczególnych gatunków (ryc. 10 i 12, Tomiałojć & Wesołowski 1990; Wesołowski w druku). Zmiany liczebności poszczególnych gatunków były przeważnie niezależne od siebie. Te wyniki nie dostarczają żadnych dowodów na istnienie w BPN wysycychnych, gęsto upakowanych, podążających za zmianami zasobów, zespołów ptaków – zgrupowań kontrolowanych głównie przez konkurencję międzygatunkową o znajdujące się w niedomiarze zasoby.

Dziuplaki wtórne w starych drzewostanach BPN nie były ograniczane ilością dostępnych dziupli (Wesołowski 1989, Wesołowski & Stawarczyk 1991). Nawet najpóźniej przystępujące do lęgów muchołówki białoszyje nie wykorzystywały wszystkich odpowiednich dziupli. Samice tego gatunku wybierając miejsce na gniazdo miały do wyboru przeciętnie co najmniej dwie dziuple (Wałankiewicz 1991). Tak więc stwierdzony na innych obszarach niedomiar dziupli wydaje się być w dużej mierze efektem ubocznym antropogennych transformacji siedlisk, a nie czynnikiem, który mógł być istotny w skali ewolucyjnej.

Zgrupowania ptaków lęgowych Puszczy Białowieskiej są bogate w gatunki, lecz zagęszczenia poszczególnych gatunków zwykle bywają umiarkowane do niskich. Pozostawały one poniżej zagęszczeń stwierdzonych w przekształconych przez człowieka rozczłonkowanych lasach środkowej i zachodniej Europy (Tomiałojć et al. 1984, Wesołowski 1983). W skrajnym przypadku, zagęszczenie grzywacza w BPN było czterystukrotnie niższe niż stwierdzone w siedliskach antropogennych (Tomiałojć 1980). Niskie zagęszczenia ptaków wynikały po części z licznych przypadków niewysycania przestrzeni przez przystępujące do rozrodu ptaki; było ich za mało by zająć wszystkie dostępne miejsca (np. ryc. 17). W innych przypadkach natomiast ptaki wysycaly siedliska przy niskich zagęszczeniach, broniąc dużych terytoriów; terytoria strzyżyka i pierwiosnka w grądach mierzyły przeciętnie ponad 5 ha, w niektórych przypadkach przekraczały nawet 8 ha (tab. 4). Ponowne zasiedlenie obszarów, z których usunięto poprzednich właścicieli terytoriów, stwierdzone u strzyżyka (Wesołowski 1983), świstunki leśnej (Wesołowski 1980) i bogatki (ryc. 13–14, Wesołowski et al. 1987) wykazało, że zachowanie właścicieli mogło ograniczać liczbę terytoriów już przy zagęszczeniach niższych niż 2 teryt./10 ha. Ograniczający wpływ zachowania terytorialnego był w pewnym stopniu kompensowany przez występowanie polygynii. Zjawisko to występowało regularnie u strzyżyka, pierwiosnka i świstunki leśnej (tab. 5).

Warunki zimowania nie wpływały silnie na liczebność ptaków w Puszczy Białowieskiej. Tylko w nielicznych przypadkach zmiany liczebności ptaków osiadłych były skorelowane z temperaturami zimowymi. Brak było również zależności między urodzajem nasion głównych gatunków drzew a liczebnością ptaków (Wesołowski w druku). Obserwacje te kontrastują z danymi zebranymi na innych obszarach Europy.

Tak słabe zależności między warunkami zimowania a liczebnością ptaków stwierdzane w tych pierwotnych siedliskach tłumaczy się wstępnie przez występowanie w wielogatunkowym lesie zróżnicowanych źródeł pokarmu – brak jakiegoś typu pokarmu nie oddziaływał negatywnie na ich liczebność, gdyż ptaki mogły przestawiać się na korzystanie z alternatywnych źródeł pokarmu.

Liściożerne gąsienice stanowiły ważne źródło pokarmu ptaków w sezonie lęgowym, jednakże liczebność ptaków w BPN nie wykazywała z reguły związku z dostępnością gąsienic w danym sezonie. U części gatunków stwierdzano zależność między obfitością gąsienic w poprzednim sezonie lęgowym a liczebnością ptaków w następnym (Tomiałojć & Wesołowski 1990, Wesołowski w druku). Takie przesunięcie w czasie mogło powstawać w wyniku działania dwóch mechanizmów; poprzez zwiększoną produktywność będącą wynikiem lepszej kondycji dobrze odżywionych piskląt lub poprzez obniżenie presji drapieżnictwa. Ponieważ nie stwierdzano by niedożywienie było istotnym źródłem śmiertelności gniazdowej nawet w latach o niskiej liczebności gąsienic (Wesołowski 1983, 1985, Piotrowska & Wesołowski 1989, Tomiałojć 1994), natomiast drapieżnictwo było odpowiedzialne za 75–95% strat w lęgach (tab. 3), wydaje się, że to obniżenie drapieżnictwa spowodowane przestawianiem się mniejszych drapieżników na odżywanie się gąsienicami w latach ich liczniejszych pojawów lepiej tłumaczy występowanie tej korelacji.

Ze względu na dużą różnorodność drapieżców i wysoką presję drapieżnictwa, straty w lęgach ptaków w BNP należały do najwyższych podawanych dla ptaków strefy umiarkowanej (tab. 3). Ponieważ, zwykle były niszczone dopiero gniazda z pisklętami, straty te były bardziej kosztowne niż w lasach wtórnych, w których zwykle są rabowane gniazda z jajami. Wyniki te potwierdzają tezę (Tomiałojć et al. 1984), że – podobnie jak w tropikach – silna presja drapieżnictwa stanowi immanentną cechę pierwotnego lasu strefy umiarkowanej. Tak więc drapieżnictwo i jego unikanie powinny być poważnie brane pod uwagę przy próbach wyjaśnienia biologii i przystosowań ptaków leśnych tej strefy. Niska produktywność ptaków białowieskich może prowadzić do niskich liczebności ptaków lęgowych i niewysycenia siedlisk (patrz wyżej). Podobnie, duże terytoria odnotowane u wielu gatunków w BPN mogą być ewolucyjnym sposobem na rozproszenie gniazd w przestrzeni i tym samym zmniejszenie szansy ich zniszczenia przez drapieżnika.

Literatur

- BALEN, J. H. VAN (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143–164.
- BALEN, J. H. VAN, C. J. H. BOOY, J. A. VAN FRANKEK & E. R. OSIECK (1982): Studies of hole-nesting birds in natural nest sites 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea* 70: 1–24.
- BEJER, M. & M. RUDEMO (1985): Fluctuations of tits (Paridae) in Denmark and their relations to winter food and climate. *Ornis Scand.* 16: 29–37.
- BOROWSKI, S., Z. LEWARTOWSKI, M. PIOTROWSKA & K. WOŁK (1985): Wyniki inwentaryzacji gniazd bociana białego w Puszczy Białowieskiej w latach 1976–1979. *Studia Naturae* 28: 71–76.
- BOROWSKI, S. & C. OKOŁÓW (1988): The Birds of the Białowieża forest. *Acta Zool. Cracov.* 31: 65–114.
- BROWN, J. L. (1969): Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81: 293–329.
- CAWTHORNE, R. A. & J. H. MARCHANT (1980): The effects of the 1978/1979 winter on British bird populations. *Bird Study* 27: 163–172.
- CISAKOWSKI, R. (1988): Częstość karmienia piskląt i wkład rodzicielski u świstunki leśnej (*Phylloscopus sibilatrix*) w dwóch różnych biotopach Białowieskiego Parku Narodowego. Unveröff. MSc. thesis, Wrocław University.
- DACEVITSCH, V. A. (1971): Ornithofauna Belovezhskoj Puschtschi i yeye okresnostey. *Belov. Pustscha Issled.* 5: 184–222 (russisch).
- DEMIANCHIK, W. T. (1990): Raspredeleniye i tschislenost borodatoy neyasyti *Strix nebulosa* v zapadnoy tschasti Belarusi. *Ochr. Zhivot. Belor. Ser.* 87.27.07: 9–18 (russisch).
- DOMASZEWICZ, A. (1993): Sowy Puszczy Białowieskiej. *Vervielf. Mskr.* 52 S. (polnisch).
- DYRCZ, A., J. OKULEWICZ, J. WITKOWSKI, J. JESIONOWSKI, P. NAWROCKI & A. WINIECKI (1984): Ptaki torfowisk niskich Kotliny Biebrzańskiej. Opracowanie faunistyczne. *Acta orn.* 20: 1–108. (polnisch)
- ENOKSSON, B. (1988): Survival in the nuthatch (*Sitta europaea*) – variation with season, age, sex and autumn food supply. In: Prospective resource defence and its consequences in the nuthatch (*Sitta europaea*) L. Ph.D. Thesis, Uppsala University.
- ENOKSSON, B. & S. G. NILSSON (1983): Territory size and population density in relation to food supply in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves). *J. Anim. Ecol.* 52: 927–935.
- FALIŃSKI, J. B. (1968): Park narodowy w Puszczy Białowieskiej. Warszawa (polnisch). – (1986): Vegetation dynamics in temperate forests (Ecological studies in Białowieża forest). Dordrecht.
- FISCHER, W. (1961): Ornithologische Beobachtungen in der Bialowiezer Heide und in der Pilica-Niederung bei Smardzewice. *Falke* 8: 320–323, 418–421.
- FRETWELL, S. D. (1972): Populations in a seasonal environment. Princeton.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1980): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 9. Wiesbaden. – (1991): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 12. Wiesbaden.
- HAARTMAN, L. VON (1971): Population dynamics. In: D. S. Farner & J. R. King (eds.). *Avian biology*. Vol. 1., New York: 391–459. – (1973): Talgmespopulationen i Lemsjoholm. *Lintumies* 8: 7–9.
- HILDÉN, O. (1982): Winter ecology and partial migration of the Goldcrest *Regulus regulus* in Finland. *Ornis Fenn.* 59: 99–122.
- HOLMES, R. T., T. W. SHERRY & F. W. STURGES (1986): Bird community dynamics in a temperate deciduous

- forest: long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monogr.* 56: 201–220.
- JENNI, L. (1979): Ökologische und morphologische Unterschiede zwischen Buntspecht und Mittelspecht (*Dendrocopos major pinetorum* und *D. medius*). Unveröff. Diplomarbeit, Univ. Basel.
- JĘDRZEJEWSKI, W. & B. JĘDRZEJEWSKA (1993): Predation on rodents in Białowieża primeval forest, Poland. *Ecography* 16: 47–64.
- KÄLLÄNDER, H. & J. KARLSSON (1981): Population fluctuations of some North European bird species in relation to winter temperatures. *Proc. 2nd Nordic Congr. Orn.* 1979, 111–117.
- KUHN, N. (1987): Distribution, general ecology and characteristics of European riparian forests. In: E. IMBODEN (Hrsg.): *Riverine forests in Europe – Status and Conservation*. ICBP, Cambridge, S. 7–15.
- LACK D. (1966): *Population studies of Birds*. Oxford. – (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. London. – (1971): *Ecological isolation in Birds*. Oxford.
- MACARTHUR, R. H. (1972): *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York.
- MARCHANT, J. H., R. HUDSON, S. P. CARTER & P. WHITTINGTON (1990): *Population trends in British breeding birds*. British Trust for Ornithology, Tring.
- MATTHYSEN, E. (1989): Nuthatch *Sitta europaea* demography, beech mast, and territoriality. *Ornis Scand.* 20: 278–282.
- NICE, M. M. (1957): Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305–319.
- NEWTON, I. (1972): *Finches*. London.
- NILSSON, S. G. (1986): Density-independence and density-dependence in the population dynamics of the Wren *Troglodytes troglodytes* and the Goldcrest *Regulus regulus*. *Vår Fågelvärld* 11: 155–160. – (1987): Limitation and regulation of population density in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities. *J. Anim. Ecol.* 56: 921–937.
- PERRINS, C. M. (1979): *British tits*. London.
- 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.
- PUCEK, Z. (1978): Mammals as plant pests. In: J. BOCZEK & J. J. LIPA (Hrsg.): *Biological methods of controlling plant pests*. PWN, Warszawa. (polnisch)
- PUCEK, Z., W. JĘDRZEJEWSKI, B. JĘDRZEJEWSKA & M. PUCEK (1993): Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop and predation. *Acta theriologica* 38: 199–232.
- PUGACEWICZ, E. (1990): Wędrówki orlika krzykliwego (*Aquila pomarina*) w rejonie Puszczy Białowieskiej. *Not. orn.* 31: 21–28. (polnisch)
- REICHENOW, A. (1918): *Die Vogelfauna des Urwaldes von Bialowies*. W: *Bialowies in deutscher Verwaltung*. Berlin 3: 172–191.
- RICKLEFS, R. E. (1969): An analysis of nesting mortality in birds. *Smith. Contrib. Zool.* 9: 1–48.
- SLAGSVOLD, T. (1975): Critical period for regulation of Great Tit (*Parus major* L.) populations. *Norw. J. Zool.* 23: 51–72.
- SVENSSON, S. (1981): Population fluctuations in tits *Parus*, Nuthatch *Sitta europaea*, and Treecreeper *Certhia familiaris* in South Sweden. *Proc. 2nd Nordic Congr. Orn.* 1979: 9–18.
- TISCHLER, F. (1943): *Die Vögel des Urwaldes von Bialowies*. Unveröff. Typoskript, Bibliothek BNP, 37 S.
- TOMIAŁOJC, L. (1980): The impact of predation on urban and rural Woodpigeon (*Columba palumbus* (L.)) populations. *Polish. Ecol. Stud.* 5: 141–220. – (1990): Ptaki Polski – rozmieszczenie i liczebność. PWN, Warszawa (polnisch). – (1991): Characteristics of oldgrowth on the Białowieża Forest, Poland. *Natural Areas J.* 11: 7–18. – (1992): Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primeval forest of Białowieża (Poland). Part I. Breeding numbers, distribution and nest sites. *Acta Orn.* 27: 131–157. – (im Druck): Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primeval forest of Białowieża (Poland). Part II. Reproduction and mortality. *Acta Orn.* 31. – (im Druck): The birds of the Białowieża forest – additional data. *Acta zool. cracov.*
- TOMIAŁOJC, L., W. WALANKIEWICZ & T. WESOŁOWSKI (1977): Methods and preliminary results of the bird census work in primeval forest of Białowieża National Park. *Polish Ecological Studies* 3,4: 215–223.
- TOMIAŁOJC, L. & T. WESOŁOWSKI (1990): Bird communities of the primeval temperate forest of Białowieża, Poland. In: A. KEAST, J. BLONDEL, P. HELLE, J. KIKKAWA, H. W. RECHER & R. T. HOLMES (Hrsg.): *Biogeography and ecology of forest bird communities*. The Hague, S. 141–165. – (1994): Die Stabilität von Vogelgemeinschaften in einem Urwald der gemäßigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark von Białowieża (Polen). *Orn. Beob.* 91: 73–110.
- TOMIAŁOJC, L., T. WESOŁOWSKI & W. WALANKIEWICZ (1984): Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta orn.* 20: 241–310.
- WALANKIEWICZ, W. (1991): Do secondary cavity-nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a primeval deciduous forest? *Natural Areas J.* 11: 203–212.
- WESOŁOWSKI T. (1980): Territorial behaviour and population ecology of Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) in Białowieża National Park. Unveröff. Ph.D. thesis, Wrocław University (polnisch). – (1981): Population restoration after removal of wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in primeval forest. *J. Anim. Ecol.* 50: 809–814. – (1983): The breeding ecology and behaviour of Wrens *Troglodytes troglodytes* living under primeval and secondary conditions. *Ibis* 125: 499–515. – (1985): The breeding ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primeval forest. *Ornis Scand.* 16: 49–60 – (1987a): Riverine forests in Poland and German Democratic Republic – their status and avifauna. In: E. IMBODEN (Hrsg.): *Riverine forests in Europe – Status and Conservation*. ICBP, Cambridge, S. 48–54. – (1987b): Polygyny in three temperate forest passerines (with a

- critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). *Acta orn.* 23: 273–302. – (1989): Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta orn.* 25: 321–351. – (1995). Value of Białowieża forest for the conservation of White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in Poland. *Biol. Conserv.* 71: 69–75. (im Druck): Variation in the numbers of resident birds in a primeval temperate forest: Are winter weather, seed crop, caterpillars and interspecific competition involved? *Limosa*.
- WESOŁOWSKI T. & T. STAWARCZYK (1991): Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primeval temperate forest. *Ornis scand.* 22: 143–154.
- WESOŁOWSKI, T & L. TOMIAŁOJĆ (1986): The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primeval forest – preliminary data. *Acta orn.* 22: 1–22.
- WESOŁOWSKI T., L. TOMIAŁOJĆ & T. STAWARCZYK (1987): Why low numbers of *Parus major* in Białowieża forest – removal experiments. *Acta orn.* 23: 303–316.
- Manuskript eingegangen 18. Juli 1994*
Bereinigte Fassung angenommen 13. Dezember 1994