

Aus der Orniplan AG, Zürich

## Angebot und Besetzung natürlicher Nisthöhlen in einem Buchenmischwald

Martin Weggler und Beat Aschwanden

**Availability and occupation of natural tree holes in a beech-dominated woodland.** – Between 1990 and 1996, we monitored all natural tree holes and recorded their occupation by hole-nesting birds in a 156 ha woodland dominated by beech trees *Fagus sylvatica* on the Swiss Plateau. Each year, 347–363 tree holes were available, equivalent to a mean density of 2.3 tree holes/ha and 1.4 trees containing natural cavities/ha. 10 % of the tree holes were presumably excavated by Black Woodpeckers *Dryocopus martius*, most of the rest by Woodpeckers of the genus *Dendrocopos* and *Picus*. Black Woodpecker cavities were concentrated in only few trees, which made them especially vulnerable to forest management. Overall, the number of new cavities was roughly in balance with the number of losses. On average, 6 % of the tree holes were lost annually; without new holes, the stock of tree holes would have been reduced by 50 % in 11 years. Two thirds of losses were due to natural causes. Tree holes in dead wood were lost more frequently than those in live parts of trees. However, holes in live parts of trees have been lost more frequently to forest management measures than tree holes in dead wood. Population size of cavity-nesting birds did not seem to be limited by the availability of tree holes. Annually, 17–51 % of cavities of woodpeckers from the genus *Dendrocopos* and *Picus* were occupied by hole-nesting birds and 18–71 % of cavities of Black Woodpeckers, respectively. These rates refer to a subset of tree holes that have been occupied at least once during the time they were under control. The following implications for the protection of natural tree holes were formulated: (1) Protection of Black Woodpecker cavities, which are used by endangered secondary cavity-nesters (Stock Dove *Columba oenas* and Jackdaw *Corvus monedula*) should have first priority, (2) conservation measures should focus on cavities in live trees because such holes are most vulnerable to forest management measures and are less likely to be lost to natural causes, (3) conservation measures should focus on areas where tree hole availability limits the population of secondary cavity-nesters. In central Europe, this applies most likely to forests where population density of breeding Starlings *Sturnus vulgaris* is high, i.e. to areas below 800 m a.s.l., to forest edges and to orchards and hedges.

Key words: tree holes, occupation rate of natural cavities, secondary cavity-nester, population limitation, *Dryocopus martius*, *Dendrocopos* sp., *Picus* sp., forest management.

Dr. Martin Weggler, Orniplan AG, Wiedingstrasse 78, CH–8045 Zürich (Korrespondenzadresse); e-mail: martin.weggler@orniplan.ch; Beat Aschwanden, Oberteufenerstrasse 67, CH–8428 Teufen

Baumhöhlen sind in Mitteleuropa für mindestens 15 ausschliesslich höhlenbrütende Vogelarten lebenswichtige Requisiten. Darüber hinaus werden sie häufig von Hautflüglern, verschiedenen Fledermausarten und anderen Säugetieren genutzt. Das Angebot an natürlichen Baumhöhlen ist abhängig von der Baumartenzusammensetzung des Walds (Waters et al. 1990), vom Alter des Baumbestands (van Balen et al. 1982) und vom Angebot an Dürholz (Land et al. 1989) – drei Faktoren, die stark von der Art der Waldbewirtschaftung mitbestimmt werden (Haapanen 1965, Zarnowitz & Manuwal 1985). Die Bestandsdichte der höh-

lenbrütenden Vogelarten ist folglich im allgemeinen höher in Laubwäldern als in Nadelwäldern (Christen 1983), höher in älteren Baumbeständen als in jüngeren (van Balen et al. 1982, Christen 1983, Muller 1985) und höher in Wäldern mit grossem Dürholzangebot als in solchen mit wenig Dürholz (Luder et al. 1983, Land et al. 1989). Im übrigen kann durch das Anbringen von Nistkästen die Bestandsdichte von Kohlmeise *Parus major* (East & Perrins 1988), Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* (von Haartman 1971, Enemar & Sjöstrand 1972) und weiteren obligaten Höhlenbrütern (Newton 1994) mitbeeinflusst werden.

In der Beziehung zwischen Baumhöhlen und Höhlenbrütern gibt es neben quantitativen aber auch zahlreiche qualitative Aspekte zu berücksichtigen, weil nicht jede Baumhöhle als Nisthöhle gleich gut geeignet ist. Je nach Grösse und Exposition des Einschluflochs, Dimension verschiedener Höhlenmasse, Feuchtigkeit in der Höhle, Auffüllung durch Nistmaterial und Parasitenbefall variiert der Eignungsgrad einer natürlichen Baumhöhle als Niststätte von völlig ungeeignet bis zu sehr gut geeignet (van Balen et al. 1982, Wesolowski 1989, Oppliger et al. 1994, Günther & Hellmann 1995). Zudem können geeignete Nisthöhlen unbenutzbar sein, wenn sie sich im Revier eines Artgenossen befinden oder wenn sie von dominanten Höhlenkonkurrenten beansprucht werden. Als dominante Konkurrenten von höhlenbrütenden Gartenrotschwänzen *Phoenicurus phoenicurus*, Fliegenschnäppern und Meisen treten in Mitteleuropa hauptsächlich der Star *Sturnus vulgaris* und der Kleiber *Sitta europaea* auf (Löhrl 1956, van Balen et al. 1982).

Das Angebot an natürlichen Nisthöhlen in einem Baumbestand ist einer zeitlichen und räumlichen Dynamik unterworfen (Sedgwick & Knopf 1992, Günther & Hellmann 1995). Neue Nisthöhlen werden von primären Höhlenbrütern (in Mitteleuropa: Spechte, Mönchsmeise) gezimmert oder entstehen seltener auch neu, wenn Astabbrüche ausfallen. Andererseits verschwinden bestehende Nisthöhlen auf natürliche Weise, wenn der höhlentragende Baum oder Ast abbricht (Günther & Hellmann 1995) oder der Höhleneingang von der Baumrinde überwachsen wird (Sedgwick & Knopf 1991, Wesolowski 1995). Weitere Verluste entstehen durch menschliche Eingriffe, wenn der Baum entfernt oder sein Umfeld so umgestaltet wird, dass die Höhle wegen verändertem Mikroklima oder erhöhtem Prädationsrisiko ungeeignet wird (Lang & Rost 1990).

Sieben Jahre lang wurden Zu- und Abgänge im Bestand von natürlichen Baumhöhlen und deren Ursachen in einem Buchenmischwald im Schweizer Mittelland quantifiziert. Wir erfassen die Besetzungshäufigkeit der natürlichen Baumhöhlen durch Höhlenbrüter, um zu prüfen, ob das Angebot an natürlichen Nisthöhlen für sekundäre Höhlenbrüter bestandslimitie-

rend sein könnte. Die vorliegende Untersuchung fand in einem Wirtschaftswald statt, wegen die meisten ähnlichen Untersuchungen in Mitteleuropa in nicht oder in nicht mehr genutzten Baumbeständen durchgeführt wurden, die ein aussergewöhnlich hohes Angebot an natürlichen Nisthöhlen aufweisen (van Balen et al. 1982, Günther & Hellmann 1995, 1997, Frank 1997).

## 1. Untersuchungsgebiet, Methode

### 1.1. Untersuchungsgebiet

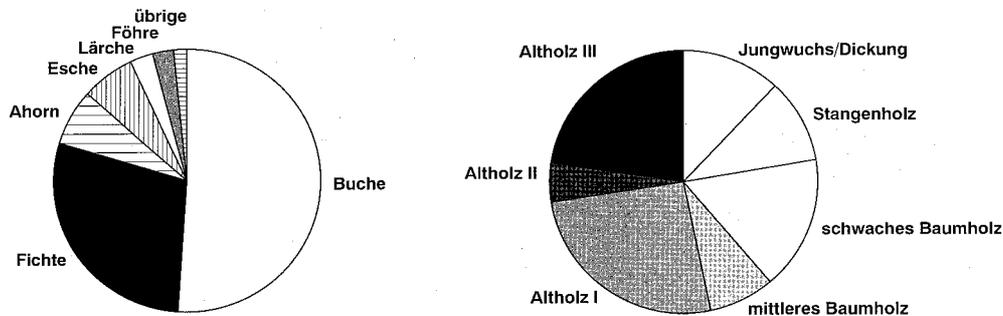
Die Untersuchung fand von Januar 1990 bis Juli 1996 in einer 156 ha grossen Waldfläche im Staatswald Freienstein-Teufen (47°33' N/8°35' E) im Kanton Zürich statt. Sie liegt zwischen 490 und 650 m ü.M. und umfasst den Waldbestand an den Süd und Nord exponierten Talflanken des Junkerntals. Sie ist Teil des ca. 10 km<sup>2</sup> grossen Waldgebiets auf dem Irchel-Höhenzug. Die Grenzlinie zum Kulturland misst 1200 m. Hauptbaumart ist die Buche *Fagus sylvatica*, rund 1/4 wird von der Fichte *Picea abies* beherrscht (Abb. 1). Mehr als die Hälfte der Untersuchungsfläche ist forstwirtschaftlich betrachtet «Altholz», d.h. der Baumbestand ist älter als 80 Jahre; Bestände mit über 120 Jahre alten Bäumen (Altholz III) nehmen rund ein Viertel der Fläche ein (Abb. 1).

Im Untersuchungsgebiet unterhielt der lokale Natur- und Vogelschutzverein während der gesamten Untersuchungszeit einen Nistkastenpark von 25 Meisenkästen (alle entlang des Waldrands zum Kulturland aufgehängt) und 20 speziellen Dohlen-Nistkästen, die im Winter 1993/94 in Buchen-Altholzbeständen im Waldesinnern angebracht worden sind. Bis zum Ende dieser Untersuchung gab es aber keine Bruten von Dohlen *Corvus monedula* oder Hohltauben *Columba oenas* in Nistkästen.

### 1.2. Methode

#### 1.2.1. Baumhöhlenkartierung

Zur Baumhöhlenkartierung wurde die Untersuchungsfläche in 50 Quadrate aufgeteilt, in denen zwischen Januar 1990 und Juli 1996 mit



**Abb. 1.** Links: Hauptbaumarten auf der 156 ha grossen Untersuchungsfläche entsprechend ihrer flächenmässigen Vorkommen (gemäss forstwirtschaftlicher Bestandstabelle vom Jahr 1988). Rechts: Flächenmässiger Anteil verschiedener Wald-Altersklassen: Jungwuchs/Dickung (0–20 Jahre), Stangenholz (20–40 Jahre), schwaches Baumholz (40–60 Jahre), mittleres Baumholz (60–80 Jahre), Altholz I (80–100 Jahre), Altholz II (100–120 Jahre) und Altholz III (über 120 Jahre). – *Left: Proportion of surface of the study plot (total 156 ha) dominated by the main tree species. Right: Proportion of surface of the study plot dominated by wood of different age-classes.*

zwei verschiedenen Methoden Baumhöhlen gesucht wurden. In der Zeit unbelaubter Bäume zwischen November und März wurden die Bäume in jedem Quadrat mindestens einmal jährlich nach Baumhöhlen abgesucht. Die meisten Quadrate wurden wiederholt bei verschiedenen Lichtverhältnissen bearbeitet. Das Absuchen der Bäume erfolgte vom Boden aus; der Aufwand für diese Höhlensuche im Winterhalbjahr betrug je nach Alter und topographischer Lage des Bestands zwischen 10 und 60 min pro Jahr und Hektar. Im letzten Winter 1995/96 blieb diese Höhlensuche unvollständig. Eine zweite Suche erfolgte jährlich im Mai/Juni, also in der Zeit, wenn Bettelrufe der Jungspechte gut hörbar sind.

Als Baumhöhlen bezeichnet wurden Löcher und Spalten, deren minimales Einschluflmass auf 25 mm geschätzt wurde und die so tief waren, dass bei Inspektion mit dem Fernglas vom Boden aus die innere Höhlenwand nicht gesehen werden konnte. Es sind zwei verschiedene Entstehungstypen von Baumhöhlen unterschieden worden: Baumhöhlen mit einem ovalen Einschluflloch und einer minimalen Weite des Einschlufllochs von 6 cm, die höchstwahrscheinlich vom Schwarzspecht *Dryocopus martius* gezimmert worden sind (= Schwarzspechthöhle); alle anders gestalteten Höhlen sind als «*Dendrocopos/Picus*-Höhlen» katego-

risiert worden. Der Buntspecht *Dendrocopos major*, die weitaus häufigste Spechtart im Untersuchungsgebiet, dürfte die allermeisten dieser *Dendrocopos/Picus*-Höhlen gezimmert haben. Weil die Höhlen nicht näher inspiziert wurden, blieb die Zahl der Baumhöhlen, die nicht von Spechten ausgehöhlt wurden, sondern durch Ausfaulen entstanden, unbestimmt. Etwa  $\frac{1}{3}$  der als *Dendrocopos/Picus*-Höhlen angesprochenen Höhlen könnten möglicherweise Fäulnishöhlen gewesen sein.

Für jede kartierte Höhle wurde geschätzt, in welcher Höhe über Boden sie sich befindet. Es wurde notiert, in welchem Baumteil (Stamm, Ast) die Höhle liegt; zudem wurde die Vitalität des Baumhöhlensubstrats festgehalten (lebend oder dürr). Bäume mit Höhlen wurden am Stamm auf Brusthöhe mit einem blauen Punkt bemalt, auf Schrittgenauigkeit eingemessen und in einem Plan eingezeichnet.

Jede kartierte Baumhöhle wurde nach ihrem Fund jährlich zwischen März und Juni mindestens einmal auf Vorhandensein/Fehlen überprüft, und die Ursache jedes Höhlenabgangs wurde erfasst. Für die Berechnung der Verlustrate  $r$  der Baumhöhlen gingen wir davon aus, dass die Verluste der Baumhöhlen den Gesetzmässigkeiten eines exponentiellen Wachstums folgen (Sedgwick & Knopf 1992); die relative Verlustrate  $r$  der Baumhöhlen berechneten wir

**Tab. 1.** Anzahl kartierter Baumhöhlen 1990–1996 sowie Zu- und Abgänge im Vergleich zum Vorjahresbestand. Stichdatum war jeweils der 15. Juli eines Jahres. – *Number of tree holes found 1990–1996 and changes in number in comparison to previous year. Data relate to the situation on July 15th each year.*

Jahr	Anzahl unter Kontrolle			Veränderung zum Vorjahr		
	Schwarzspechthöhle	<i>Dendrocopos/Picus</i> -Höhle	total	Abgänge	Neufunde und -bauten	total Veränderung
1990	40	132	172			
1991	40	217	257	0	85	+ 85
1992	41	309	350	1	94	+ 93
1993	41	322	363	29	42	+ 13
1994	42	317	359	25	21	– 4
1995	43	312	355	22	18	– 4
1996	43	304	347	8	?	?

nach  $r = [\ln \text{Baumhöhlenzahl}(t) - \ln \text{Baumhöhlenzahl}(0)]/t$ . Als Ausgangsbestand (0) benutzten wir den Baumhöhlenbestand zum Ende der Brutzeit 1992, als Baumhöhlenzahl (t) die Zahl der davon noch intakten Baumhöhlen Ende der Brutzeit 1996, wodurch  $t = 4$  ist.

Die Zahl der neuen Höhlen setzt sich zusammen aus neu gefundenen und neu entstandenen Höhlen, wobei die Zahl der neu gefundenen Höhlen, die bisher vermutlich übersehen worden waren, nach 1992, dem dritten Jahr der Untersuchung, praktisch gleich null gewesen sein dürfte. Um die beobachtete Zahl der neu entstandenen Baumhöhlen im Vergleich zur Bestandsdichte der höhlenbauenden Spechte (die Mönchsmeise kam im Untersuchungsgebiet nicht vor) besser beurteilen zu können, erfassten wir den Brutbestand der Spechte mit zwei Methoden. Erstens wurde zwischen 1992 und 1995 jährlich eine Revierkartierung der Spechte durchgeführt. Aufgrund von fünf Feldbegehungen zwischen Ende Februar und Ende

Mai wurden alle Spechtbeobachtungen der Kategorien sicheres, wahrscheinliches und mögliches Brüten (Schifferli et al. 1980) kartiert. Die Anzahl Brutpaare wurde aus der Anzahl räumlich verschiedener, sicherer und wahrscheinlicher Bruthinweise ermittelt. Zweitens wurde unabhängig davon der ganze Wald zur Zeit der Bettelrufe der Jungen nach aktiven Spechthöhlen abgesucht (s. oben).

#### 1.2.2. Nutzungskartierung und Eignungstyp der Baumhöhlen

Alle bekannten Höhlen wurden jährlich zwischen März und Juni mindestens einmal auf brütende Vögel kontrolliert. Bei jeder Höhle wurde während mindestens 15 min, oder bis ein Ein- oder Abflug festgestellt wurde, angesessen. Das Verschwinden in bzw. das Verlassen einer Baumhöhle, das Eintragen von Nistmaterial oder Futter sowie Bettelrufe von Jungvögeln galten als Nachweis dafür, dass die

**Tab. 2.** Bestand der verschiedenen Spechtarten in den kontrollierten Höhlen von 1990 bis 1996. In Klammern beigelegt ist die Paarzahl, die aufgrund der Revierkartierung ermittelt worden ist. – *Number of Woodpeckers breeding in the tree holes that have been under control. In brackets number of territories revealed by mapping of territorial birds.*

Art	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
Grauspecht <i>Picus canus</i>	0	0	0 (1)	0 (1)	0 (1–2)	2 (2)	0
Grünspecht <i>Picus viridis</i>	0	0	0 (0)	0 (1)	1 (1)	0 (1)	0
Schwarzspecht <i>Dryocopus martius</i>	1	1	1 (2)	1 (1)	1 (1–3)	1 (1)	2
Buntspecht <i>Dendrocopos major</i>	10	8	9 (16)	15 (12)	5 (10)	4 (8)	11

Baumhöhle von der betreffenden Art als Bruthöhle genutzt wurde. Wenn keine dieser Beobachtungen gemacht wurde, kontrollierten wir die Höhle nach frühestens 14 Tagen nochmals. Höhlen wurden dann als unbenutzt taxiert, wenn nach drei Kontrollen keine der obigen Beobachtungen gelang.

Aufgrund der Nutzungsgeschichte sind die Baumhöhlen zwei verschiedenen Eignungstypen zugeteilt worden. Als *benutzte Nisthöhle* eingestuft wurden alle Baumhöhlen, die während der Zeit, in der sie unter Kontrolle standen, mindestens einmal von einem primären oder sekundären Höhlenbrüter genutzt worden sind; als *unbenutzte Baumhöhle* wurden alle jene Baumhöhlen bezeichnet, die nie als Nisthöhle genutzt worden sind.

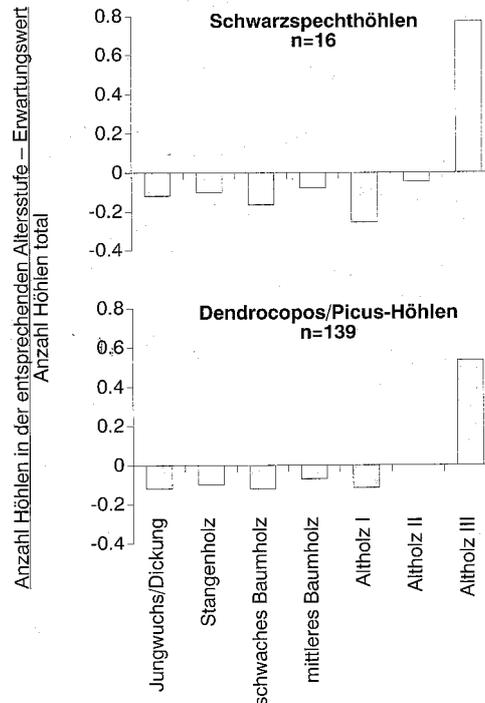
## 2. Ergebnisse

### 2.1. Anzahl und Standort von Baumhöhlen

Es sind insgesamt 432 Baumhöhlen in 271 verschiedenen Bäumen gefunden worden. Die Zahl der kartierten Baumhöhlen stieg im Verlaufe der ersten drei Jahre an und erreichte danach einen Plateauwert von rund 350 Höhlen (Tab. 1). Der anfängliche Anstieg dürfte methodisch bedingt sein und zeigt, dass im geschlossenen Wald viele Höhlen auch bei intensiver Suche schwierig zu entdecken sind. Die maximale Baumhöhlenzahl lag bei 363 im Jahr 1993. Die Höhlen verteilten sich in diesem Jahr auf 219 verschiedene Bäume. Dies entspricht einem Dichtewert von 2,3 Baumhöhlen/ha bzw. 1,4 Höhlenbäumen/ha.

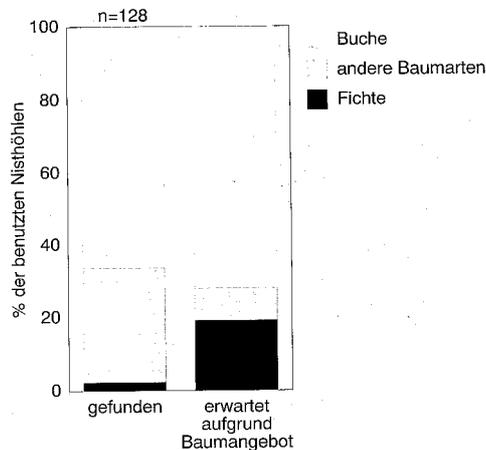
Die 43 kontrollierten Schwarzspechthöhlen befanden sich in 15 verschiedenen Bäumen. Pro Baum mit mindestens einer Schwarzspechthöhle fanden wir 1–12 (im Mittel 2,9) Schwarzspechthöhlen. Alle Schwarzspechthöhlen befanden sich im Stamm von lebenden Buchen in einer Höhe von durchschnittlich  $10,6 \pm 3,2$  m.

*Dendrocopos/Picus*-Höhlen treten weniger häufig kumuliert am gleichen Baum auf als Schwarzspechthöhlen: die 389 *Dendrocopos/Picus*-Höhlen befanden sich an total 257 Bäumen (ein Baum enthielt sowohl eine *Dendrocopos/Picus*- als auch eine Schwarzspecht-



**Abb. 2.** Vergleich zwischen der effektiven und der erwarteten Anzahl Baumhöhlen (oben Schwarzspechthöhlen, unten «Buntspechthöhlen») in Bezug auf die Altersstufe des Waldbestands. Der Wert kann von +1 bis -1 schwanken, negative Werte zeigen unterproportionales Vorkommen, positive überproportionales. Miteinbezogen wurden nur Höhlen, die in den Untersuchungsjahren mindestens einmal von einer nistenden Vogelart benutzt wurden (benutzte Nisthöhlen). Der Erwartungswert berechnet sich als flächenmässiger Anteil einer Altersklasse am Gesamtwald multipliziert mit der Gesamtzahl der Höhlen. – Comparison between the actual and the expected distribution of tree holes in relation to the age of the wood stand. The value can range from +1 to -1, negative values indicating that tree holes occurred in this age-class of wood less frequently, positive values more frequently than expected. Statistic relates only to tree holes that have been occupied at least once by a cavity-nesting bird.

höhle), was einer durchschnittlichen Zahl von 1,5 *Dendrocopos/Picus*-Höhlen/Höhlenbaum entspricht. *Dendrocopos/Picus*-Höhlen lagen praktisch auf gleicher Höhe wie Schwarzspechthöhlen ( $10,0 \pm 4,8$  m), zu 62 % in Buchen, zu 16 % in Eichen, zu 13 % in anderen



**Abb. 3.** Verteilung der benutzten Nisthöhlen in Altholz-III-Flächen in Bezug auf die Art des Höhlenbaums. Links gefundene Verteilung, rechts erwartete Verteilung aufgrund der Baumartenzusammensetzung in Altholz-III-Flächen. Die Verteilungen sind signifikant verschieden ( $\chi^2_{1,255} = 34,0$ ,  $p < 0,001$ ). – *Distribution of used tree holes in old stands (>120 years) in relation to tree species. Distribution found on the left, distribution expected from tree species composition of old wood stands on the right. Distributions are significantly different.*

Laub- bzw. zu 9 % in Nadelbäumen. 79 % der *Dendrocopos/Picus*-Höhlen befanden sich im Stamm; das Substrat der Höhle war in 32 % der Fälle Tot- oder Dürholz.

Bäume mit benutzten Nisthöhlen lagen überdurchschnittlich häufig in über 120 Jahre alten Altholzbeständen (Altholz III, Abb. 2). Die 128 benutzten Nisthöhlen, die wir in Altholz-III-Flächen ausfindig machen konnten, befanden sich überproportional häufig in «anderen Baumarten», namentlich Eichen, Ahorn und Eschen, und unterproportional häufig in Fichten. In Buchen fanden wir benutzte Nisthöhlen etwa so häufig, wie aufgrund des Baumangebots in dieser Altersklasse erwartet werden konnte (Abb. 3).

## 2.2. Zeitliche Dynamik im Baumhöhlenbestand

Weil *Dendrocopos/Picus*-Höhlen leicht übersehen werden können, steigt die Zahl der gefundenen Höhlen mit dem Suchaufwand. Die

Anzahl «neuer» Höhlen war bis 1993 recht hoch und flachte erst danach ab (Tab. 1). Es ist deshalb anzunehmen, dass erst nach dem Jahr 1992 praktisch alle bestehenden Höhlenbäume entdeckt worden sind und dass sich die Zahlen somit ab 1993 für die Quantifizierung von Neubauten und Abgängen eignen: Die Höhlenzahl blieb in den vier Erfassungsjahren 1993–1996 sehr konstant und schwankte um weniger als  $\pm 3$  % um den Mittelwert der Jahre 1993–1996; die Zahl aller Baumhöhlen variierte von 347 bis 363, jene der Schwarzspechthöhlen zwischen 41 und 43.

Der jährliche Baumhöhlenverlust schwankte von 1993 bis 1996 zwischen 8 und 29 (durchschnittlich  $21,5 \pm 9,0$ ); den stärksten Verlust registrierten wir 1993 mit über 8 %. Von den 350 kartierten Baumhöhlen Ende der Brutzeit 1992 waren Ende der Brutzeit 1996 noch 272 intakt; die (negative) Wachstumsrate betrug somit  $r = -0,063$ . Alle 87 beobachteten Höhlenverluste betreffen *Dendrocopos/Picus*-Höhlen. Natürliche Prozesse (Fäulnisabbruch, Windbruch) verursachten genau  $\frac{2}{3}$  der Abgänge,  $\frac{1}{3}$  der Verluste gehen auf forstliche Eingriffe zurück. 64 von 121 Baumhöhlen (53 %), die sich in dürrem Substrat befanden, gingen im Untersuchungszeitraum verloren; die Verlustwahrscheinlichkeit von Höhlen in lebendem Substrat ist mit 8 % signifikant kleiner (23 von 311 Höhlen,  $\chi^2_{1,431} = 112,1$ ,  $p < 0,001$ ).

In den sieben Untersuchungsjahren sind drei Schwarzspechthöhlen neu gebaut worden (+ 8 % des Anfangbestands von 40 Schwarzspechthöhlen). Die konstante Anzahl der verfügbaren *Dendrocopos/Picus*-Höhlen nach 1993 (Tab. 1) ist ein Hinweis dafür, dass bei diesem Höhlentyp Abgänge durch Neubauten weitgehend kompensiert worden sind, was bedeutet, dass rund 20 Höhlen vom Typ *Dendrocopos/Picus* (ca. 6 % des Bestands) jährlich neu entstanden sein müssen. Die Brutpaarzahl von Bunt-, Grau- und Grünspecht im Untersuchungsgebiet wurde je nach Bestandserhebung und Jahr auf zwischen 5 und 15 geschätzt (Tab. 2). Unter der Annahme, dass Höhlen vom Typ *Dendrocopos/Picus*-Höhlen einzig durch höhlenbauende Bunt-, Grau- und Grünspechte und nicht auch durch Astabbrüche entstanden sind, müsste jedes Brutpaar dieser drei

**Tab. 3.** Anzahl der Höhlen, die nach ihrem Fundjahr mindestens einmal (= benutzte Nisthöhle) bzw. nie von Vögeln als Nisthöhle benutzt worden sind (= unbenutzte Baumhöhle) in Abhängigkeit der Anzahl Jahre, während derer die Baumhöhle unter Kontrolle stand. – *Number of tree holes that have been used by cavity-nesting birds at least once (= benutzte Nisthöhle) vs. never used tree holes (= unbenutzte Baumhöhle) in relation to the number of years the cavity was under control.*

Höhlentyp	Anzahl Jahre unter Kontrolle	Anzahl Jahre von höhlenbrütenden Vögeln besetzt							
		0	1	2	3	4	5	6	7
Schwarzspecht	1	0	0	–	–	–	–	–	–
	2	0	1	0	–	–	–	–	–
	3	0	1	0	0	–	–	–	–
	4	0	0	0	0	0	–	–	–
	5	0	0	1	0	0	0	–	–
	6	0	0	0	0	0	0	0	–
	7	27	2	3	3	1	3	1	0
<i>Dendrocopos/Picus</i>	1	1	0	–	–	–	–	–	–
	2	22	19	0	–	–	–	–	–
	3	53	6	1	0	–	–	–	–
	4	35	10	4	2	1	–	–	–
	5	46	15	5	1	2	1	–	–
	6	38	4	7	3	2	1	2	–
	7	55	21	13	8	6	4	1	0
unbenutzte Baumhöhlen		277							
benutzte Nisthöhlen (total 155)			79	34	17	12	9	4	0

Arten somit jährlich zwischen 1,5 und 5 Höhlen neu gebaut haben.

### 2.3. Nutzung der Baumhöhlen durch Höhlenbrüter

Von den 432 kartierten Baumhöhlen sind 155 (36 %) mindestens in einem der Jahre, in denen sie unter Kontrolle standen, von Vögeln als Niststätte benutzt worden (Tab. 3). Unter den Schwarzspechthöhlen befanden sich ebenso viele benutzte Nisthöhlen wie unter den *Dendrocopos/Picus*-Höhlen ( $\chi^2_{1,431} = 0,037$ ,  $p > 0,8$ ). Baumhöhlen in dürrem Holz konnten ebenso häufig als benutzte Nisthöhlen eingestuft werden wie Baumhöhlen in lebendem Holz ( $\chi^2_{1,431} = 2,05$ ,  $p > 0,1$ ).

Die Besetzungshäufigkeit der benutzten Nisthöhlen schwankte von Jahr zu Jahr bei *Dendrocopos/Picus*-Höhlen zwischen 17 und 51 % und bei Schwarzspechthöhlen zwischen 18 und 71 % (Tab. 4). Es traten 4 primäre und 10 sekundäre Höhlenbrüter auf. Der Kleiber war mit Abstand häufigster Brutvogel in den

benutzten Nisthöhlen; nach ihm folgten in der Häufigkeit des Auftretens Buntspecht und Kohlmeise. Alle übrigen Arten traten deutlich seltener auf; der Trauerschnäpper fehlte als Brutvogel in den kontrollierten Nisthöhlen.

### 2.4. Veränderung der Nisthöhlenattraktivität durch deren Benutzung

Die Besiedlungswahrscheinlichkeit einer Nisthöhle veränderte sich durch deren Besetzung in früheren Jahren nicht. Dies geht hervor aus zwei Analysen der Besetzungsreihen von 66 benutzten Nisthöhlen, die über alle sieben Jahre verfügbar waren. Für beide Analysen wurde für jede der 66 benutzten Nisthöhlen nur je ein Stichjahr zufällig ausgewählt: Die Wahrscheinlichkeit, dass eine dieser Nisthöhlen belegt wurde, war unabhängig von ihrer Besetzung im Vorjahr (Tab. 5). Belegte Nisthöhlen waren zudem in den drei vorangegangenen Jahren nicht seltener benutzt als unbelegte Höhlen (Wilcoxon-Test,  $z = 1,1$ ,  $p > 0,2$ ).

**Tab. 4.** Belegung von Höhlen des Typs «Schwarzspecht» bzw. «Buntspecht» durch verschiedene primäre und sekundäre Höhlenbewohner in den Jahren 1990–1996. Die Statistik bezieht sich auf eine Teilmenge von 155 Baumhöhlen, die alle mindestens einmal als Nisthöhle genutzt worden sind (benutzte Nisthöhlen). – *Occupation by cavity-nesting birds of tree holes built by Black Woodpecker (Schwarzspecht) and other tree holes between 1990–1996. Statistics refers to a subset of 155 tree holes that have been occupied at least once during the time they have been under control.*

Jahr	Höhletyp <i>Dendrocopos/Picus</i>										Höhletyp Schwarzspecht										Gesamttotal
	Höhletyp <i>Dendrocopos/Picus</i>										Höhletyp Schwarzspecht										
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	total	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	total					
<i>Benutzer</i>																					
Hohltaube	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	4	4	15					
Grauspecht	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
Grünspecht	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1					
Schwarzspecht	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	7					
Buntspecht	10	8	9	14	5	4	10	60	0	0	0	1	0	0	1	62					
Sumpfmehse	0	0	2	0	0	1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	4					
Haubenmeise	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2					
Tannenmeise	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2					
Blaumeise	0	0	0	6	1	4	2	13	0	0	0	0	0	0	0	13					
Kohlmeise	3	5	6	9	3	3	14	43	0	0	0	1	0	0	1	45					
Kleiber	7	12	25	28	6	18	19	115	0	1	1	1	0	0	1	119					
Gartenbaumläufer	0	0	0	2	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	3					
Dohle	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	1	6					
Star	1	1	1	4	4	1	2	14	0	0	0	0	0	0	0	14					
Hautflügler	1	0	1	2	1	5	1	11	1	0	1	0	1	1	0	15					
Fledermäuse	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2					
Eichhörnchen	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1					
unbenutzt	40	59	70	59	101	90	72	491	8	8	7	4	8	8	4	538					
Anzahl benutzte Nisthöhlen von Vögeln genutzt verfügbar	21	26	43	64	21	35	49	259	2	3	4	8	4	5	10	36	295				
Besetzungshäufigkeit durch Vögel (%)	62	85	114	126	125	130	122	764	11	11	12	12	13	14	14	87	851				
	34	31	38	51	17	27	40	34	18	27	33	67	31	36	71	41	35				

### 3. Diskussion

#### 3.1. Allgemeine Diskussion

Die vorliegende Untersuchung ergab ein Angebot von 1,4 Höhlenbäumen/ha bzw. 2,3 Baumhöhlen/ha in einem forstwirtschaftlich genutzten Buchenmischwald. Neubauten und Verluste von Baumhöhlen hielten sich die Waage;  $\frac{2}{3}$  aller Verluste sind auf natürliche Ereignisse zurückzuführen. Baumhöhlen, die sich in dürem Holz befinden, gehen deutlich häufiger verloren als solche in lebenden Baumteilen. Die jährliche Belegungsziffer benutzter Nisthöhlen lag bei Höhlen vom Typ «Schwarzspecht» zwischen 18 und 71 %, beim Höhlentyp «*Dendrocopos/Picus*» zwischen 17 und 51 %. Eine Attraktivitätsminderung der Nisthöhlen durch ihre Benutzung in bis zu drei vorangegangenen Jahren konnte nicht festgestellt werden.

Die hier gefundene Dichte von 2,3 Baumhöhlen/ha liegt im untersten Bereich der in der Literatur beschriebenen Baumhöhlendichten, die von 1 bis 60 Baumhöhlen/ha reichen (Schiermann 1934, Löhr 1958, Kneitz 1961, Edington & Edington 1972, Ludescher 1973, van Balen et al. 1982, Günther & Hellmann 1995, Hohlfeld 1995, Frank 1997, Carlson et al. 1998). Die von uns vorgefundene Baumhöhlendichte markiert wohl eher die obere Grenze des natürlichen Höhlenangebots, das in den buchendominierten Wirtschaftswäldern im Schweizer Mittelland zur Verfügung steht, weil unsere Untersuchungsfläche relativ grosse, forstwirtschaftliche Altholz-Flächen aufwies. In der Literatur dominieren aber Angaben von aussergewöhnlichen Baumhöhlendichten, weil solche Spezialflächen häufig zur Effizienzverbesserung der Untersuchung gezielt ausgewählt worden sind (van Balen et al. 1982, Günther & Hellmann 1995, Frank 1997).

Für höhlenbrütende Singvögel dürfte in unserem Untersuchungsgebiet das Nistplatzangebot in keinem Jahr bestandslimitierend gewirkt haben. Im Durchschnitt waren jährlich 65 % aller mindestens einmal benutzten Nisthöhlen leer und somit grundsätzlich verfügbar. Der niedrigste jährliche Leerbestand lag bei 29 % in Schwarzspecht- und bei 49 % in Höhlen vom Typ *Dendrocopos/Picus*. Weil Nistkästen

**Tab. 5.** Häufigkeit, mit der geeignete Baumhöhlen als Bruthöhlen genutzt werden, in Abhängigkeit davon, ob sie im Vorjahr bereits belegt waren ( $\chi^2_{1,65} = 0,56$ ,  $p > 0,4$ ). – *Occupation frequency of natural tree holes suitable for nesting (= at least occupied once in seven years) in dependence of their occupation in the previous year.*

	aktuell belegt	
	ja	nein
Im Vorjahr belegt	18	15
Im Vorjahr nicht belegt	21	12

in unserem Untersuchungsgebiet nur randlich verfügbar waren, kann diese Belegungsstatistik nur geringfügig durch das Nistkastenvorkommen verfälscht worden sein. Methodisch bedingt, stellen die von uns gefundenen benutzten Nisthöhlen zudem nur eine Teilmenge des tatsächlich verfügbaren Angebots an geeigneten Nisthöhlen dar, womit der effektive Leerbestand an Baumhöhlen möglicherweise noch grösser wäre. Andererseits blieben wahrscheinlich einige Brutnester, die in einem frühen Stadium verloren gingen, von uns unentdeckt, so dass deren Höhle fälschlicherweise als «leer» eingestuft wurde. Trotz dieser Fehlerquellen glauben wir, dass unsere Zahlen das Angebot an jährlich verfügbaren, geeigneten aber leeren Naturhöhlen eher unterschätzen. Bereits Günther & Hellmann (1997) haben darauf hingewiesen, dass die Bedeutung des Angebots an Buntspechthöhlen für Nachnutzer möglicherweise überschätzt wird. Andererseits konnte Hohlfeld (1995) aufgrund von Nutzungsspuren (Federn, Kot) nachweisen, dass Naturhöhlen, die nicht als Nistplätze genutzt werden, häufig als Schlafhöhlen dienen. Wie einschnürend das Angebot an Schlafhöhlen für den Bestand von Höhlenbrütern ist, wurde bislang aber noch nie untersucht.

Die Besetzungshäufigkeit von Baumhöhlen schwankt sehr stark zwischen verschiedenen Untersuchungsgebieten: Baumhöhlen in Alleebäumen und kleineren Gehölzen in Holland waren jährlich zu 54–93 % belegt (van Balen et al. 1982), in einem Stieleichen-Rotbuchenwald in Giessen/Hessen D jährlich zu 28–39 % (Frank 1997), im Białowieża-Urwald in Po-

len zu 55–100 % (Wesolowski 1989), in einem Eichen-Mischwald in Südschweden jährlich zu 5–10 % (Carlson et al. 1998), in einem naturnahen Eichenwald im Harz D zu 60–80 % (Günther & Hellmann 1997), im Schwarzwald D in einem buchendominierten Bannwald zu 31 % bzw. zu 23 % in einem benachbarten, ähnlich zusammengesetzten Wirtschaftswald (Hohlfeld 1995), in einem Tiefland-Pappelwald in Colorado USA zu 71–86 % (Sedgwick & Knopf 1992) bzw. zu 74 % (Brush 1983) und in Pappel- und Nadelwäldern in British Columbia in Kanada zu 57 % (Peterson & Gauthier 1985).

Der auffallendste Unterschied zwischen jenen Untersuchungen in Europa, die hohe bzw. geringe Besetzungshäufigkeit von Naturhöhlen nachgewiesen haben, besteht darin, wie häufig der Star Höhlen besetzt: Während in unserem Untersuchungsgebiet nur gerade 5 % aller Höhlenbelegungen durch den Star erfolgten, waren es in den erwähnten Vergleichsuntersuchungen mit hoher Belegungsrate im Harz D bzw. in Holland und Polen bis zu 58 %. Van Balen (1982) konnte durch experimentelle Verkleinerung der Einschluflöcher zeigen, dass das Angebot an natürlichen Nisthöhlen für Meisen und andere Höhlenbrüter bestandslimitierend wirkt, solange der Star Buntspechthöhlen erfolgreich monopolisieren kann. Es ist zu vermuten, dass der geringe Populationsdruck des Stars in unserem geschlossenen Waldgebiet dazu führt, dass keine grosse interspezifische Konkurrenz um natürliche Baumhöhlen herrschte. Die Konkurrenzsituation dürfte in den meisten grösseren Waldflächen im Schweizer Mittelland ähnlich sein; in Waldrandnähe, in Obstgärten und in Bäumen im offenen Kulturland ist die Höhlenkonkurrenz des Stars aber vermutlich bedeutend grösser.

In Wäldern, in denen natürliche Prozesse die meisten Höhlenverluste verursachen, scheint die Geschwindigkeit des Höhlenverlusts vor allem davon abzuhängen, wie witterungsbeständig das Holz ist, in das die Höhlen hauptsächlich gebaut werden: In einem nicht mehr genutzten Traubeneichen-Altholz (*Quercus petraea*) in Sachsen-Anhalt halbiert sich die Zahl der Baumhöhlen – wenn keine neuen Höhlen dazukommen – innerhalb von 81 Jahren (be-

rechnet nach Angaben in Günther & Hellmann 1995), in unserem Buchenmischwald in 11 Jahren und in einem Pappelwald (*Populus sargentii*) in Colorado/U.S.A. in nur 3 Jahren (Sedgwick & Knopf 1992). Die Witterungsbeständigkeit von Buchenholz nimmt eine Mittelstellung zwischen dem sehr witterungsbeständigen Holz der Traubeneiche und den Weichhölzern (*Populus*, *Salix*, etc.) ein. Wir haben keine Angaben dazu, mit welcher Geschwindigkeit unsere Baumhöhlen auch dadurch verlustig gehen, dass der Höhleneingang von der Baumrinde überwachsen wird (Sedgwick & Knopf 1991, Wesolowski 1995).

Trotz der beachtlichen Verlustrate konnte sich der Höhlenbestand in unserem Untersuchungsgebiet dank Neubauten im wesentlichen halten. Weil kaum verlässliche Angaben dazu vorliegen, wieviele Brut- und Schlafhöhlen ein Bunt-, Grün- oder Grauspecht im Mittel pro Jahr baut (Glutz & Bauer 1980), ist es schwierig abzuschätzen, ob die Neubautätigkeit dieser Spechte alleine genügt hat, um die Bilanz zwischen Verlusten und Neubauten ausgeglichen zu gestalten, oder ob viele Höhlen auch durch Ausfallen von Astlöchern neu entstanden sind.

Aus unserer Belegungsstatistik geht nicht hervor, dass natürliche Baumhöhlen durch eine Belegung im Laufe der Zeit an Attraktivität verlieren. Zwar ist es naheliegend, dass sich eine Baumhöhle durch jahrelange Benutzung allmählich mit Nistmaterial anfüllt (Günther & Hellmann 1995) oder durch Parasitenbefall irgendwann unattraktiv wird (Oppliger et al. 1994, Rytönen et al. 1998), doch scheint dieser Prozess sehr langsam fortzuschreiten. Ferner trifft es für unser Untersuchungsgebiet nicht zu, dass Baumhöhlen in dürem Holz seltener als Nisthöhlen benutzt werden als solche in lebendem Holz, wie Günther & Hellmann (1997) für Buntspechthöhlen im Harz D nachgewiesen haben.

Rund 10 % der Baumhöhlen sind höchstwahrscheinlich vom Schwarzspecht gebaut worden. Seine Höhlen sind im Unterschied zu Höhlen vom Typ *Dendrocopos/Picus* auf nur wenige Bäume verteilt (bis zu 12 Schwarzspechthöhlen an einem einzigen Baum), wodurch ihr Bestand gegenüber forstlichen Eingriffen sehr verletzbar ist. Andererseits liegen

sie ausschliesslich im Stamm von lebenden Buchen, wodurch das Risiko eines Verlusts durch ein natürliches Ereignis (Windbruch, Bruch an Fäulnisstelle) im Vergleich zu Höhlen vom Typ *Dendrocopos/Picus*, die häufiger in dünnen Ästen liegen, gering ist. Dohle und Hohлтаube, zwei sekundäre Höhlenbrüter, die auf der Roten Liste der Schweiz (Duelli 1994) stehen, brüteten in unserem Untersuchungsgebiet ausschliesslich in Schwarzspechthöhlen.

### 3.2. Folgerungen für den Schutz von natürlichen Baumhöhlen

Aufgrund unserer Ergebnisse leiten wir folgende Empfehlungen zum Schutz von natürlichen Baumhöhlen in Wirtschaftswäldern im Schweizer Mittelland ab:

(1) Bei allfälligen Schutzmassnahmen sollten Altholzbestände mit Höhlenbäumen des Schwarzspechts erste Priorität haben, weil diese von bedrohten Arten (Dohle und Hohлтаube) gebraucht werden.

(2) Der Schutz von einzelnen Baumhöhlen in Nutzwäldern sollte sich besonders auf Höhlen in lebenden Baumstämmen und -ästen konzentrieren, weil diese einerseits häufig forstlichen Eingriffen zum Opfer fallen und andererseits eine längere natürliche Lebenserwartung haben. Totholz oder Bäume mit Dürholz sollten aber unter keinen Umständen durch forstliche Eingriffe selektiv entfernt werden, weil dadurch eine Vielzahl an Höhlen verloren gingen.

(3) Der Baumhöhlenschutz sollte in erster Priorität in Baumbeständen betrieben werden, in denen das Angebot an natürlichen Nisthöhlen für sekundäre Höhlenbrüter bestandslimitierend wirkt. Dies betrifft besonders Baumbestände, in denen der Star als Höhlenkonkurrent häufig auftritt, d.h. in Lagen unterhalb 800 m ü.M., eher in Waldrandnähe als im Waldesinnern und verstärkt in Obstgärten, Feldgehölzen und Alleebäumen.

**Dank.** Wir danken Dr. André Hofmann, Fachstelle Naturschutz Kanton Zürich, Walter Leimbacher, Kreisforstmeister, Hermann Sturzenegger, Revierförster, Louis Trachsel, Forstwart, und Gian Schorta für ihre Unterstützung des Projekts und ihre Hilfe bei den Feldarbeiten. Dr. Jacques Burnand, Daniel Brefin, Marcel Hatt, Peter Rüegg und Samuel Wag-

niere leisteten wichtige Arbeiten im Feld und bei der Datenaufbereitung. Michael Widmer steuerte zahlreiche Anregungen bei. Gilberto Pasinelli und einem anonymen Begutachter verdanken wir zahlreiche Verbesserungen. Die Untersuchung konnte durchgeführt werden dank finanzieller Unterstützung durch das Amt für Landschaft und Natur des Kantons Zürich, Fachstelle Naturschutz.

### Zusammenfassung

Wir erfassten das Angebot, die Zahl von Verlusten und Neubauten sowie die Besetzungshäufigkeit von natürlichen Nisthöhlen während sieben Jahren in einem 156 ha grossen, forstwirtschaftlich genutzten Buchenmischwald im Schweizer Mittelland. Aus der Untersuchung sollte hervorgehen, ob das Angebot an Nisthöhlen für Höhlenbrüter limitiert ist und welche Schutzmassnahmen empfohlen werden können. Jährlich standen 347–363 Baumhöhlen zur Verfügung, was einer Dichte von 2,3 Baumhöhlen/ha bzw. 1,4 Höhlenbäumen/ha entsprach. Rund 10 % der Höhlen sind vom Schwarzspecht gebaut worden, die anderen von Spechten der Gattung *Dendrocopos* und *Picus*. Schwarzspechthöhlen findet man im Unterschied zu *Dendrocopos/Picus*-Höhlen konzentriert an einzelnen Bäumen. Sie sind deshalb gegenüber forstlichen Eingriffen verletzbarer. Neubauten und Verluste von Baumhöhlen waren im Verlaufe des Untersuchungszeitraums im Gleichgewicht. 6 % der Baumhöhlen gingen jährlich verloren; beim Fehlen von Neubauten würde der Höhlenbestand innerhalb von 11 Jahren halbiert. Zwei Drittel aller Baumhöhlenverluste erfolgten durch natürliche Ereignisse; Baumhöhlen in dürrer Holz gingen signifikant häufiger verloren als Baumhöhlen in lebenden Baumteilen. Baumhöhlen in lebenden Baumteilen wurden allerdings häufiger das Opfer von forstlichen Eingriffen als Baumhöhlen in Dürr- und Totholz. Als Nisthöhlen mindestens einmal benutzte *Dendrocopos/Picus*-Höhlen waren jährlich zu 17–51 %, mindestens einmal benutzte Schwarzspechthöhlen zu 18–71 % besetzt. Hohлтаube und Dohle, zwei gefährdete Arten, brüteten nur in Schwarzspechthöhlen. Das Nisthöhlenangebot wirkte für kaum eine Höhlenbrüterart bestandslimitierend, weil der Leerbestand geeigneter Baumhöhlen im Schnitt jährlich 65 % betrug. Aus den Ergebnissen folgern wir, dass (1) speziell Schwarzspechthöhlen geschützt werden sollten, (2) dass Baumhöhlenschutz verstärkt bei Höhlen in lebenden Bäumen und lebenden Baumteilen ansetzen sollte, ohne dass Totholz-Bäume selektiv entfernt werden dürfen, und (3) dass sich der Schutz von Baumhöhlen auf Gebiete konzentrieren sollte, in denen das Höhlenangebot für sekundäre Höhlenbrüter bestandslimitierend wirkt (Baumbestände mit geringem Angebot an natürlichen Baumhöhlen und/oder Gebiete, in denen der Star häufig auftritt, d.h. in Lagen unter 800 m ü.M., in Waldrandnähe bzw. in Obstgärten, Feldgehölzen und Alleebäumen).

## Literatur

- BALEN, J. V. VAN, C. J. H. BOOY, J. A. VAN FRANKER & E. R. OSIECK (1982): Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea* 70: 1–24.
- BRUSH, T. (1983): Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85: 461–466.
- CARLSON, A., U. SANDSTRÖM & K. OLSSON (1998): Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a swedish deciduous forest. *Ardea* 86: 109–119.
- CHRISTEN, W. (1983): Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlicher Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung. *Ornithol. Beob.* 80: 281–291.
- DUELLI, P. (1994): Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz. Hrsg. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL). Bern.
- EAST, M. L. & C. M. PERRINS (1988): The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands. *Ibis* 130: 393–401.
- EDINGTON, J. M. & M. A. EDINGTON (1972): Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331–357.
- ENEMAR, A. & B. SJÖSTRAND (1972): Effects of the introduction of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* on the composition of a passerine bird community. *Ornis Scand.* 3: 79–89.
- FRANK, R. (1997): Zur Dynamik der Nutzung von Baumhöhlen durch ihre Erbauer und Folgenutzer am Beispiel des Philosophenwaldes in Gießen an der Lahn. *Vogel und Umwelt* 9: 59–84.
- GLUTZ VON BLOTZHEIN, U. N. & K. M. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9. Wiesbaden.
- GÜNTHER, E. & M. HELLMANN (1995): Die Entwicklung von Höhlen der Buntspechte (*Picoides*) in naturnahen Laubwäldern des nordöstlichen Harzes (Sachsen-Anhalt). Ergebnisse mehr als zehnjähriger Untersuchungen zur Nutzung natürlicher Baumhöhlen. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum* 13: 27–52. – (1997): Die Höhlen des Buntspechts – haben wir ihre Bedeutung für die Nachnutzer überschätzt? *Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt* 34: 15–24.
- HAAPANEN, A. (1965): Bird fauna of Finnish forests in relation to forest succession. *I. Ann. Zool. Fenn.* 2: 153–196.
- HAARTMAN, L. VON (1971): Population dynamics. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds): *Avian Biology* 1: 391–459.
- HOHLFELD, F. (1995): Untersuchungen zur Siedlungsdichte der Brutvögel eines Bannwaldgebietes unter besonderer Berücksichtigung des Höhlenangebotes für Höhlenbrüter. *Ornithol. Jh. Bad.-Württ.* 11: 1–62.
- KNEITZ, G. (1961): Zur Frage der Verteilung von Spechthöhlen und die Ausrichtung des Fluglochs. *Waldhygiene* 4: 80–120.
- LAND, D., W. R. MARION & T. E. O'MEARA (1989): Snag availability and cavity nesting bird in slash pine plantations. *J. Wildl. Manage.* 53: 1165–1171.
- LANG, E. & R. ROST (1990): Höhlenökologie und Schutz des Schwarzspechtes (*Dryocopus martius*). *Vogelwarte* 35: 177–185.
- LÖHRL, H. (1956): Der Star als Bruthöhlenkonkurrent. *Vogelwelt* 77: 47–50. – (1958): Das Verhalten des Kleibers (*Sitta europaea* Wolf). *Z. Tierpsychol.* 15: 191–252.
- LUDER, R., G. SCHWAGER & H. P. PFISTER (1983): Häufigkeit höhlen- und nischenbrütender Vogelarten auf Wald-Testflächen im Kanton Thurgau und ihre Abhängigkeit von Dürrholzvorkommen. *Ornithol. Beob.* 80: 273–280.
- LUDESCHER, F. B. (1973): Sumpfmehse (*Parus p. palustris*) und Weidenmehse (*Parus montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingarten. *J. Ornithol.* 114: 3–56.
- MULLER, Y. (1985): L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord. Sa place dans le contexte médio-européen. Diss. Univ. Dijon, 318 S.
- NEWTON, I. (1994): Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. *Ibis* 136: 397–411.
- OPPLIGER, A., H. RICHNER & D. CHRISTIE (1994): Effect of an ectoparasite on lay date, nest site choice, desertion and hatching success in the Great Tit. *Behav. Ecol.* 5: 130–134.
- PETERSON, B. & G. GAUTHIER (1985): Nest site use by cavity-nesting birds of the Cariboo Parkland, British Columbia. *Wilson Bull.* 97: 319–331.
- RYTKÖNEN, S., R. LEHTONEN & M. ORELL (1998): Breeding Great Tits *Parus major* avoid nestboxes infested with fleas. *Ibis* 140: 687–690.
- SCHIERMANN, G. (1934): Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet. II. Der brandenburgische Kiefernwald. *J. Ornithol.* 82: 455–486.
- SCHIFFERLI, A., P. GÉROUDET, R. WINKLER, B. JACQUAT, J. C. PRAZ & L. SCHIFFERLI (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Sempach.
- SEDGWICK, J. A. & F. L. KNOPF (1991): The loss of avian cavities by injury compartmentalization. *Condor* 93: 781–783. – (1992): Cavity turnover and equilibrium cavity densities in a cottonwood bottomland. *J. Wildl. Manage.* 56: 477–484.
- WATERS, J. R., B. R. NOON & J. VERNER (1990): Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. *J. Wildl. Manage.* 54: 239–245.
- WESOŁOWSKI, T. (1989): Nest-site of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithol.* 25: 321–351. – (1995): The loss of avian cavities by injury compartmentalization in a primeval european forest. *Condor* 97: 256–257.
- ZARNOWITZ, J. E. & D. A. MANUWAL (1985): The effect of forest management on cavity-nesting birds in northwestern Washington. *J. Wildl. Manage.* 49: 255–263.

Manuskript eingegangen 12. Januar 1999

Bereinigte Fassung angenommen 9. April 1999