

<b>Zeitschrift:</b>	Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerischer Forstverein
<b>Band:</b>	149 (1998)
<b>Heft:</b>	10
<b>Artikel:</b>	Liegendes Totholz : ein wichtiges Strukturmerkmal für die Habitatqualität von Kleinsäugern und kleinen Carnivoren im Wald
<b>Autor:</b>	Suter, Werner / Schielly, Barbara
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-766136">https://doi.org/10.5169/seals-766136</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 06.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Liegendes Totholz: Ein wichtiges Strukturmerkmal für die Habitatqualität von Kleinsäugern und kleinen Carnivoren im Wald<sup>1</sup>**

Von Werner Suter und Barbara Schielly

**Keywords:** Small mammals; rodents; bank vole; *Clethrionomys glareolus*; yellow-necked mouse; *Apodemus flavicollis*; marten; *Martes*; coarse woody debris; dead wood; beech forest; Switzerland.

FDK 146: 151: 181.9

## **Totholzmengen im Natur- und Wirtschaftswald**

Am Boden liegendes Totholz gröserer Stärkeklassen, wie Stämme und dickes Astholz, ist charakteristisch für Bestände, die ungenutzt den ganzen Lebenszyklus durchmachen können. In Mitteleuropa mit seinen durchforsteten Wirtschaftswäldern finden sich solche normalerweise nur in speziell ausgeschiedenen Altholzinseln oder in eigentlichen Waldreservaten. Auch wo frühzeitig abgestorbene oder vom Wind geworfene Bäume nicht weggeräumt werden, kann sich Totholz akkumulieren. Buchen (*Fagus sylvatica*), Eschen (*Fraxinus excelsior*), Fichten (*Picea abies*) oder Weißtannen (*Abies alba*) beginnen in der Regel erst im Alter von 200 bis 300 Jahren abzusterben (Korpel, 1995; Brändli, 1996). In den schweizerischen Mittellandwäldern sind jedoch nur rund 7% der Bestände über 120 Jahre alt und nur etwa 1% über 160 Jahre (Brändli, 1988). Entsprechend gering sind die Vorräte an stärkerem Totholz, welche etwa 1,1% des Holzvorrates oder 4,9 m<sup>3</sup>/ha entsprechen (stehendes und liegendes Totholz; Ergebnisse des 2. Landesforstinventars, U.-B. Brändli und U. Ulmer, in Vorbereitung). Werte von unter 10 m<sup>3</sup>/ha sind in mitteleuropäischen Wirtschaftswäldern allgemein üblich. In Waldreservaten oder seit mehreren Jahrzehnten undurchforstet gebliebenen Beständen steigt der Totholzvorrat auf mindestens 40 bis 80 m<sup>3</sup>/ha, wobei der Anteil des liegenden Totholzes meist 50 bis 80% beträgt. Eigentliche «Urwälder»

<sup>1</sup> Nach einem Referat, gehalten am 3. November 1997 im Rahmen der Montagskolloquien der Abteilung für Forstwissenschaften der ETH Zürich.

namentlich in Osteuropa weisen aber noch höhere Vorräte auf, die oft um 100 bis 200 m<sup>3</sup>/ha liegen und kleinflächig 400 m<sup>3</sup>/ha übersteigen können (Quellen in der Übersicht von *Bretz Guby* und *Dobbertin*, 1996, daneben auch *Volk et al.*, 1993; *Prietzl*, 1994; *Korpel*, 1995; *Peterken*, 1996). Die maximal möglichen Totholzmengen hängen von vielen Faktoren ab, zu welchen Vorrat und Artenzusammensetzung im lebenden Bestand, das lokale Verjüngungsmuster oder klimatische Faktoren zählen. Die genannten hohen Werte von >200 m<sup>3</sup> beziehen sich auf montane Tannen-Buchen-Wälder. Da sich Buchen viel schneller als Tannen und Fichten zersetzen (*Prusa*, 1985; *Leibundgut*, 1993), dürften sich die im reinen Buchenwald realisierbaren Totholzmengen im unteren Teil des «Urwaldspektrums» bewegen. In der Ostslowakei wurden in Buchenurwäldern Werte von 60 bis 300 m<sup>3</sup>/ha Gesamttotholz (stehend und liegend) bei Vorräten von 500 bis 900 m<sup>3</sup>/ha ermittelt (*Korpel*, 1995).

Wälder Nordamerikas sind, unter anderem aufgrund anders gearteter Pflege (N. Kuhn persönliche Mitteilung), im Mittel deutlich totholzreicher als vergleichbare europäische Bestände. Allein für die Volumenzahlen von liegendem Totholz («coarse woody debris») nennen die meisten Autoren Werte im Bereich von 30 bis 130 m<sup>3</sup>/ha, worunter auch genutzte Wälder fallen. In Althölzern und erst recht in Primärwäldern erreichen diese Mengen 200 bis 500 m<sup>3</sup>/ha, und zusammen mit abgestorbenen, aber noch aufrechten Stämmen ergeben sich lokal Totholzvorräte von teilweise über 1000 m<sup>3</sup>/ha. Allerdings beziehen sich solche Zahlen auf die extrem vorratsreichen pazifischen Küstenwälder mit sich langsam zersetzenden Koniferen; übliche Werte für die Laubwälder des Ostens bewegen sich in der Spanne von 40 bis 130 m<sup>3</sup>/ha liegenden Totholzes (Übersichten bei *Harmon et al.*, 1986; *McCarthy* und *Bailey*, 1994, und *Bretz Guby* und *Dobbertin*, 1996, daneben auch *Tyrrell* und *Crow*, 1994a, b; *Peterken*, 1996; *Lee et al.*, 1997; *Sturtevant et al.*, 1997).

## **Die Bedeutung von liegendem Totholz für bodenlebende Kleinsäuger – eine kurze Übersicht**

Die Gemeinschaften von bodenlebenden Kleinsäugern im Wald sind nicht nur durch die Waldgesellschaft und Bestandsstruktur, sondern oft in stärkerem Masse durch kleinräumig differenzierte Mikrostrukturen des Waldbodens bestimmt (*Dueser* und *Shugart*, 1978; *Geuse*, 1985; *Chętnicki* und *Mazurkiewicz*, 1994; *Rosenberg et al.*, 1994). Liegendes Totholz ist ein Habitatelement, das besonders aus der für Kleinsäuger geltenden Perspektive eine enorme Strukturierung am Waldboden bewirken kann. Es bietet den Tieren ein günstiges feuchtes Mikroklima, Wechsel, Deckung, Höhlungen und Nahrung in Form von Pilzen, Pflanzen und Invertebraten (*Harmon et al.*, 1986; *Carey* und *Johnson*, 1995).

Deshalb unterscheiden sich Kleinsäugergemeinschaften der Waldböden in den totholzreichen Althölzern von jenen totholzarmer, jüngerer Bestände

gleicher Waldgesellschaft. Die Unterschiede können sowohl die Artenzusammensetzung als auch die Individuenhäufigkeit betreffen oder sich in populationsdynamischen Merkmalen, zum Beispiel der Fortpflanzungsrate, ausdrücken. Untersuchungen solcher Zusammenhänge wurden vor allem in Nordamerika durchgeführt. Da der Unterwuchs als Deckungsspender ebenfalls ein wichtiges Habitatemelement für viele Kleinsäuger ist (Carey und Johnson 1995), zeigte sich der Einfluss des Totholzes nicht in allen Arbeiten gleich deutlich, und einzelne Kleinsäugerarten zogen sogar totholzärmere und offenere Flächen vor. Arten mit positiver Reaktion auf Totholz (höhere Abundanzen, höherer Anteil geschlechtlich aktiver Individuen) waren vorab die Wühlmäuse *Clethrionomys californicus* und *C. gapperi* sowie verschiedene Spitzmäuse (*Sorex trowbridgii*, *S. monticolus*), daneben auch einige weitere Nager- und Insektivorenarten (Nordyke und Buskirk, 1988; Rosenberg et al., 1994; Tallmon und Mills, 1994; Carey und Johnson, 1995; Lee, 1995). Auf verschiedene Arten wirkte sich liegendes Totholz in jüngeren Beständen (Holzreste von früheren Kahlschlägen) stärker fördernd aus als in Altholzbeständen, in welchen auch andere Habitatmerkmale mit positiven Qualitäten vorhanden waren (Carey und Johnson, 1995).

Auch in europäischen Untersuchungen zeigte es sich, dass Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus*) und Gelbhalsmäuse (*Apodemus flavicollis*) Präferenzen für Flächen mit Reisig, Fallholz und Baumstümpfen zeigten, wobei auch hier das Angebot an deckungsbietendem Unterwuchs die Habitatwahl mitbeeinflusste (Geuse, 1985; Schlund und Scharfe, 1993, 1995; Mazurkiewicz, 1994).

### **Eine Untersuchung im Sihlwald**

Wirkt sich der Mangel an starkem Totholz in unseren Wirtschaftswäldern demnach limitierend auf am Waldboden lebende Kleinsäugerpopulationen aus? Oder anders gefragt, beeinflusst das Totholzangebot die Kleinsäugergemeinschaften bezüglich Artenzusammensetzung, Individuendichte, Fortpflanzungsleistung und Aktivität? Solchen Fragen gingen wir in einer Diplomarbeit nach (Schielly, 1996). Wir wählten dazu den Sihlwald vor den Toren Zürichs, der mit seinen dominierenden Buchenwaldgesellschaften im grossen ganzen die typische Waldvegetation des schweizerischen Mittellandes repräsentiert. In der Baumartenzusammensetzung ist der Wald jedoch naturbelassener als üblich; zudem werden seit einigen Jahren im Rahmen des Projekts «Naturlandschaft Sihlwald» (Speich, 1988) grosse Flächen aus der Nutzung entlassen. Deshalb gibt es bereits heute Bereiche mit grösseren Mengen liegenden Totholzes.

Die Erhebung der Kleinsäuger geschah durch Lebendfang in 96 Fallen des Typs «Longworth» vom 10. Juni bis 17. August 1996. Bei 5 Fangperioden mit je 192 Fallennächten in 2wöchigem Abstand ergaben sich total 960 Fallennächte, in welchen die Fallen jedoch zweimal kontrolliert wurden (abends

und morgens). Die gefangenen Tiere wurden bestimmt, gewogen, zum Teil vermessen, mit Ohrmarken («*fish tags*») individuell gekennzeichnet und sofort wieder freigelassen. Unsere Versuchsanordnung bestand aus 96 Fallen, von denen jeweils 16 in einer Doppelreihe von 2x8 auf 6 Probeflächen von je 900 m<sup>2</sup> aufgestellt wurden. Der Abstand zwischen den einzelnen Fallen betrug 5 m, jener zwischen den beiden Reihen 10 m.

Die 6 Probeflächen befanden sich alle in älteren Buchenmischbeständen, und wir achteten darauf, dass sie sich bezüglich der «Makrovariablen» (Bestandstyp und -struktur, Kronenschluss, Exposition usw.) möglichst ähnlich waren. Hingegen unterschieden sie sich bezüglich des Totholzvorrats (liegendes Totholz ab 7,5 cm Durchmesser) und unvermeidlicherweise auch bezüglich Krautschicht und Jungwuchs. Drei Flächen waren totholzarm und lagen mit <1 m<sup>3</sup> Totholzgesamtvolumen auf 900 m<sup>2</sup> (entspräche extrapoliert <11 m<sup>3</sup>/ha) im Normalbereich schweizerischer Wirtschaftswälder, während die drei totholzreichen Flächen mit 2,5 bis 14 m<sup>3</sup> (extrapoliert 28 bis 156 m<sup>3</sup>/ha) im oberen Bereich dieses Spektrums bereits osteuropäischen Urwäldern nahe kamen. Doch muss bedacht werden, dass es sich dabei im Sihlwald erst um einige kleine «Inseln» (<<1 ha) und nicht um flächige Vorkommen handelt. Die Probeflächen wurden zudem so gewählt, dass der sie umgebende Bestand auf einer Fläche einheitlich war, die mindestens der *Home range*-Grösse der mobilsten Art (knapp 8000 m<sup>2</sup> bei Gelbhalsmäusen; *Kucera*, 1970) entsprach. Die Flächen hatten weiter einen Mindestabstand von 300 m, was etwa der maximalen Reichweite einer Rötelmaus entspricht (*Andrzejewski* und *Babinska-Werka*, 1986).

Da manche ökologischen Einflussgrössen ausgesprochen massstabsabhängig sind (siehe etwa *Schneider*, 1994), wurden je 11 bis 17 Habitatparameter (zu Totholzmenge und -verteilung, Baumdichte, Bedeckungsgrad verschiedener Schichten usw.) auf drei verschiedenen Skalen erhoben: 900 m<sup>2</sup> (die Probeflächen, N=6), 100 m<sup>2</sup> (die weitere Umgebung um die einzelnen Fallen, mit Überlappungen, n=96), und 1 m<sup>2</sup> (die nächste Umgebung der einzelnen Fallen, ohne Überlappungen, n=96).

Offenbar war 1996 im Raum Zürich ein gutes Mäusejahr. Wir hatten weit überdurchschnittlichen Fangerfolg und fingen 905 Kleinsäuger. Damit ergab sich für die nächtliche Fallenöffnungszeit die ungewöhnlich hohe Fallenbelegung von 71%, und selbst zwischen Morgen- und Abendkontrolle (bei einzelnen Fallen erst nach Einbruch der Dämmerung) errechnet sich noch immer eine Belegung von 23%. Ausser einer Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) waren es ausschliesslich Rötelmäuse und Waldmäuse (*Apodemus* sp.). Unter den Waldmäusen befanden sich neben der Gelbhalsmaus wohl auch Feld-Waldmäuse (*A. sylvaticus*), doch sind sich die Arten im Untersuchungsgebiet in Zeichnung und Körpermassen derart ähnlich, dass wir sie anhand der im Feld erhobenen Merkmale nicht einmal diskriminanzanalytisch sauber auseinanderhalten konnten. Die Fänge ergaben 380 verschiedene Individuen

(247 Wald-, 133 Rötelmäuse); knapp 60% aller Fänge waren demnach Wiederfänge bereits markierter Tiere (303 Wald-, 221 Rötelmäuse).

Die folgenden Auswertungen betreffen zunächst Unterschiede auf der grössten Massstabsebene ( $900 \text{ m}^2$ ) zwischen den beiden Kategorien «totholzreich» und «totholzarm» (für Einzelheiten zur Auswertemethodik siehe Schielly, 1996). Bei der Anzahl der gefangenen Individuen ergaben sich keine statistisch signifikanten Unterschiede. Hingegen war bei Rötel- und noch stärker bei Waldmäusen die Zahl der Wiederfänge auf den totholzreichen Flächen signifikant höher (Abbildung 1). Die Zahl der Rötelmausfänge variierte zwischen den einzelnen Flächen unabhängig vom Einfluss des Totholzes stärker als die der Waldmäuse. Die zeitliche Verteilung der Wiederfänge offenbarte bei beiden Arten auf den totholzreichen Flächen einen höheren Anteil von langen Mindestaufenthaltsdauern (>30 Tage). Entweder hatten die Tiere auf den totholzarmen Flächen eine geringere Lebenserwartung, oder sie verließen diese häufiger, um sich anderswo anzusiedeln. Dafür spricht, dass die Wiederfangraten bei beiden Arten auf den totholzreichen Flächen schneller zur Sättigung strebten als auf den totholzarmen Flächen, obwohl sich die Zahlen gefangener Individuen nicht unterschieden (Abbildung 2). Bei den Waldmäusen betraf auf den totholzreichen Flächen auch ein signifikant höherer Anteil der Fänge Jungtiere (Abbildung 3). Ob dies eine höhere Reproduktionsrate der Weibchen oder eine höhere Bewegungsaktivität der Jungtiere auf den totholzreichen Flächen widerspiegelt, könnte wie die Fragen zu Mortalität und Umsiedlung nur durch umfangreichere Untersuchungen geklärt werden.

Nun unterschieden sich nicht nur die Probeflächen in ihrem Totholzreichtum voneinander. Auch innerhalb der Flächen gab es Unterschiede im Angebot an Kleinstrukturen rund um die 96 Fallen, und entsprechend waren Unterschiede in der Fanghäufigkeit für die einzelnen Fallen zu erwarten. Wir trafen die vereinfachende Annahme, dass die einzelnen Fallen einander in der Fanghäufigkeit nicht beeinflussten. Die Bedeutung des Totholzes für Kleinsäuger

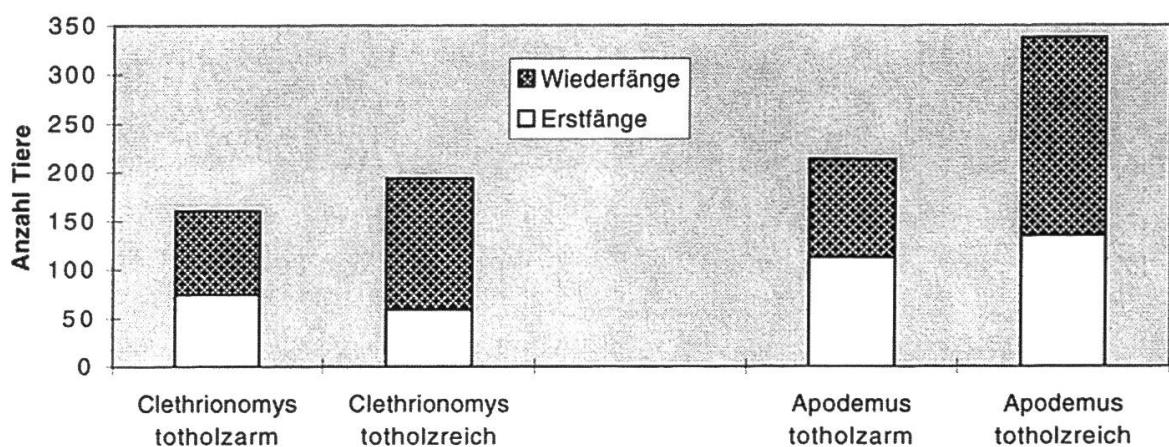


Abbildung 1. Fänge der Rötelmaus (links) und von Waldmäusen (rechts) auf totholzarmen und -reichen Flächen.

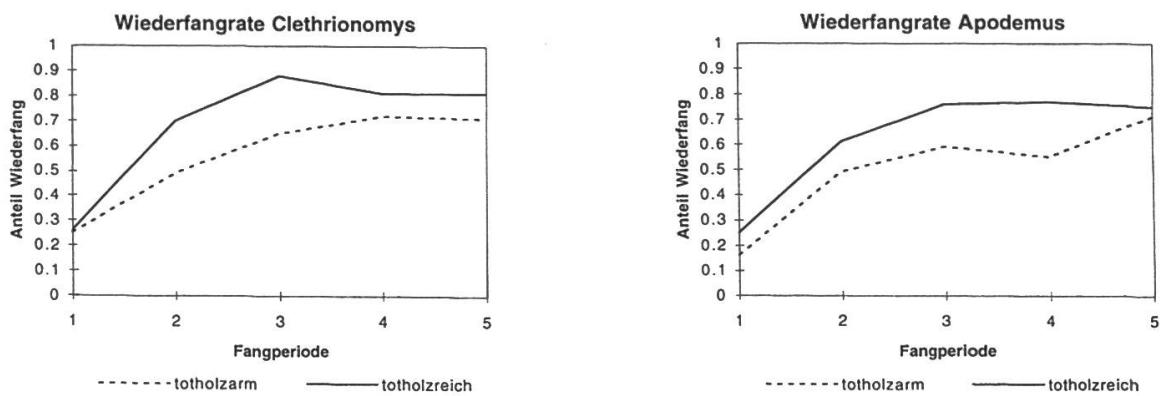


Abbildung 2. Wiederfangraten der Rötelmaus (links) und von Waldmäusen (rechts) auf totholzarmen und -reichen Flächen.

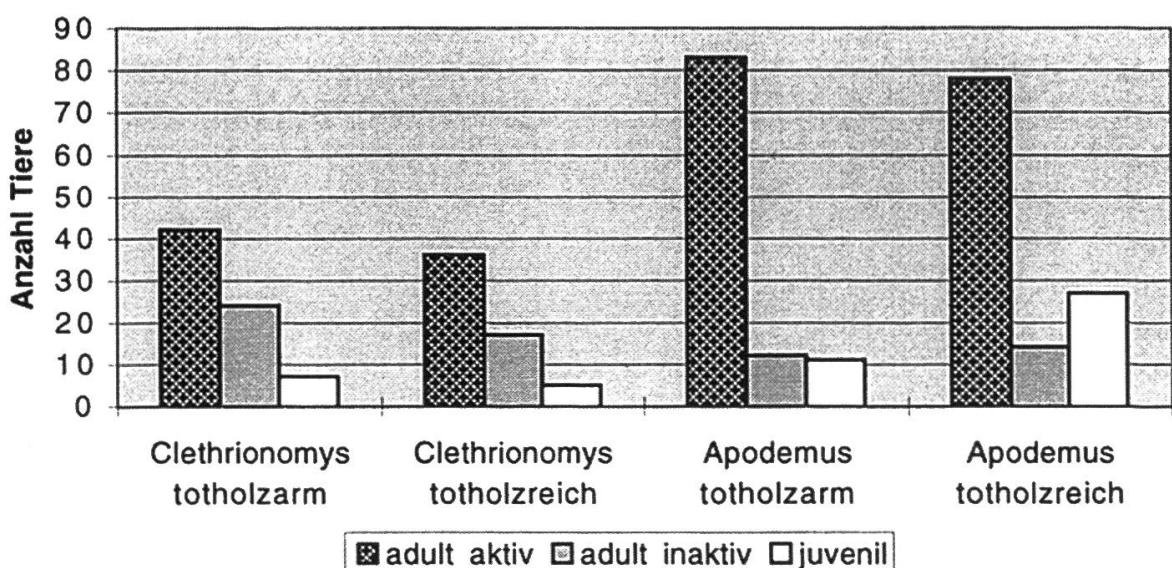


Abbildung 3. Sexuelle Aktivität der Rötelmaus (links) und von Waldmäusen (rechts) auf totholzarmen und -reichen Flächen.

bestätigte sich, wenn die Fanghäufigkeiten in einer multiplen Regression auf den Zusammenhang mit Totholzvorrat und Bodenbedeckung auf dem Skalen-niveau 100 m<sup>2</sup> geprüft wurden. Wiederum fanden wir einen deutlichen positiven Einfluss des starken Totholzes auf die Waldmausfänge, während die Rötel-mäuse eher auf schwächeres, zahlreich vorhandenes Totholz und dichten Strauchbewuchs positiv reagierten. Zudem waren Stellen mit einer gut deckenden Beschirmung durch mindestens 2 m hohe Jungbuchen beliebt. Bei beiden Arten waren die Einflussfaktoren im wesentlichen gleich, ob Erst- oder Wie-derfänge betrachtet wurden. Hingegen spielte der Massstab der Betrachtung eine Rolle. Wurden nur Strukturen in der nächsten Fallenumgebung (Skalen-ebene 1 m<sup>2</sup>) in die Auswertung einbezogen, so erwiesen sich auch Moos- und Laubbedeckung für die Waldmäuse förderlich, während die Rötelmäuse Laubbedeckung eher mieden, niedrigen Strauchbewuchs jedoch vorzogen.

Die favorisierten Habitatemelente bieten alle guten Deckungsschutz gegen Feinde, vor allem gegen Angriffe von oben, wie sie von Mäusebussard (*Buteo buteo*) und Waldkauz (*Strix aluco*) zu erwarten sind. Der Waldkauz wurde in einer polnischen Untersuchung als der wichtigste Fressfeind von Rötel- und Waldmäusen identifiziert (Jędrzejewski und Jędrzejewska, 1993). Die feineren Unterschiede in den Ansprüchen von Rötel- und Waldmäusen entsprechen deren Lebensweise: Die flinken und gut springenden Waldmäuse bewegen sich schnell auf den grösseren, liegenden Stämmen und entziehen sich Feinden durch rasche Flucht, während die kürzerbeinigen Rötelmäuse, die zwar gut klettern können, bei Gefahr eher niedrige Deckung suchen. Beiden Ansprüchen kommt ein reiches Angebot von liegendem Totholz entgegen. *Clethrionomys californicus*, eine nahverwandte Art der Rötelmaus, bewegt sich bevorzugt entlang von liegenden Stämmen und nutzt vor allem die seitlichen Räume darunter (Hayes und Cross, 1987; Tallmon und Mills, 1994). Die omnivoren Waldmäuse (etwas weniger die Rötelmäuse) profitieren vom starken Totholz wohl auch durch die darin vorhandene Totholzfauna. Die Ergebnisse aus dem Sihlwald bestätigen zudem den Befund, dass gerade von der nicht nur nachtaktiven Rötelmaus auch niedriger Jungwuchs favorisiert wird (Scharfe und Schlund, 1992; Chętnicki und Mazurkiewicz, 1994; Mazurkiewicz, 1994).

### **Sind auch kleinere Raubtiere an totholzreiche Lebensräume angepasst?**

Zu den wichtigsten Prädatoren der bodenlebenden Kleinsäuger im Wald gehört natürlicherweise auch der Edelmarder (*Martes martes*). Zirkumboreal kommen mit Zobel (*M. zibellina*), Japanmarder (*M. melampus*) und Fichtenmarder (*M. americana*) drei weitere nahverwandte Arten vor, deren Habitat-anforderungen grosse Gemeinsamkeiten aufweisen (Buskirk et al., 1996). Vor allem der nordamerikanische Fichtenmarder ist diesbezüglich gut untersucht (Übersichten bei Bissonette et al., 1991; Buskirk und Ruggiero, 1994; Buskirk und Powell, 1994). Alle Arten benötigen grössere Waldungen oder Waldkomplexe mit einem genügenden Angebot an Altholzflächen (siehe Gautschi, 1981, für den Edelmarder in der Schweiz). Isolierte Waldreste, grosse Kahlschläge und intensiv durchforstete jüngere Bestände werden weitgehend gemieden (Storch et al., 1990). Die Rolle eines geschlossenen Kronendachs (Bissonette et al., 1991) scheint hingegen überschätzt worden zu sein; vielmehr ist vertikaler und horizontaler Strukturreichtum, besonders in Bodennähe, von grosser Bedeutung (Brainerd et al., 1994; Buskirk und Ruggiero, 1994; Chapin et al., 1997). Drei Bedürfnisse werden damit abgedeckt: Deckung vor Prädatoren, winterliche Jagdräume unter der Schneedecke, und thermisch günstige Schneehöhlen bei tiefen Temperaturen. Vor allem liegendes Totholz grösserer Dimensionen erfüllt diese Anforderungen optimal. Schneehöhlen unter liegenden Stämmen waren die bestisolierten Schlafplätze für Fichten-

marder (*Buskirk et al.*, 1989), und auch Edelmarder wechselten bei tiefen Temperaturen ( $<-5^{\circ}\text{C}$ ) von Baumnestern zu Höhlungen unter der Schnee- oder Erdoberfläche (*Brainerd et al.*, 1995). *Buskirk* und *Ruggiero* (1994) schlossen deshalb, dass ein Mangel an starkem Totholz die Qualität von Marderhabitaten stark abwertet. Es bleibt zu prüfen, wie weit diese Aussage auch für Mittellandhabitare des Edelmarders zutrifft, wo hohe Schneedecken und tiefe Wintertemperaturen nicht häufig sind.

## Ausblick

Eine reichhaltige strukturelle Ausstattung des Waldbodens mit liegendem Totholz kommt verschiedenen kleinen Säugern entgegen. Erhöhte Dichten von Mäusen werden unter waldbaulichen Gesichtspunkten zwar eher mit Frassschäden von Wühlmäusen als mit einem zu fördernden Naturzustand assoziiert (*Bäumler*, 1986). Allerdings gehen solche Probleme wohl häufiger auf die Erdmaus (*Microtus agrestis*) als auf die Rötelmaus zurück (*Commarmot*, 1981), und treten vor allem in Aufforstungsflächen in Erscheinung (*Gärtner*, 1991), kaum jedoch in stufigen Beständen mit reicher struktureller Vielfalt. Zudem greift die Betrachtung ausschliesslich negativer Effekte von Kleinsäugern zu kurz, sind diese doch wichtige Verbreiter nicht nur von Samen, sondern auch von Sporen der für die Bäume existentiellen Mykorrhizapilze, besonders der unterirdisch fruktifizierenden (*Maser et al.*, 1978, *Ayer* und *Egli*, 1991). Andererseits ist ein reiches Totholzangebot auch kleinen Carnivoren förderlich, welche als Prädatoren der Mäuse deren Dichte senken können, auch wenn es ihnen offenbar nicht gelingt, auf die Muster der Bestandschwankungen (Gradationen) selber Einfluss zu nehmen (*Jędrzejewski* und *Jędrzejewska*, 1996). Totholz ist Ausgangspunkt wesentlicher waldökologischer Zusammenhänge und Prozesse (vergleiche *Schiegg*, 1998, in diesem Heft), die erst in Ansätzen erforscht sind. Eine bedeutende zukünftige Forschungsfrage wird deshalb sein, wie sich strukturelle Merkmale im Wald über die Habitatqualität schliesslich auf Prozesse zwischen Räuber- und Beutepopulationen auswirken.

## Zusammenfassung

Stehendes und liegendes Totholz grösserer Stärkeklassen (Stämme und dicke Äste) ist in den schweizerischen Mittellandwäldern ein seltenes Gut. Mit knapp  $5\text{ m}^3/\text{ha}$  entspricht der Vorrat zwar mitteleuropäischen Verhältnissen, ist dabei aber etwa 10 bis 20mal geringer als in ungenutzten, urwald-ähnlichen Beständen, wie sie vor allem aus Osteuropa bekannt sind. Auch vergleichbare nordamerikanische Wälder bleiben bei der dort üblichen Nutzungsart im Mittel totholzreicher. Liegendes Totholz bewirkt eine starke Habitatstrukturierung am Waldboden und wird von vielen Kleinsäugern (Wühlmäuse der Gattung *Clethrionomys*, Langschwanzmäuse *Apodemus*, Spitzmäuse *Soricidae*

u.a.) intensiv genutzt. Auch für mehrere Marderarten (*Martes*), unter ihnen der Edelmarder (*M. martes*), spielt ein gutes Totholzangebot eine wichtige Rolle für die Habitatqualität. Die Arbeit gibt einen kurzen Literaturüberblick und stellt eine eigene Studie vor.

Wir prüften in älteren Buchenmischbeständen im Sihlwald bei Zürich von Juni bis August 1996 mittels Lebendfangfallen, ob sich unterschiedlicher Totholzreichtum auf die Zusammensetzung und Dichte von Kleinsäugerpopulationen auswirkte. Es wurden zusammen 904 Röteln- (*Clethrionomys glareolus*) und Gelbhals-/Feld-Waldmäuse (*Apodemus flavicollis/sylvaticus*) gefangen, die sich auf 380 Individuen verteilten. Die Zahl gefangener Individuen unterschied sich bei beiden Arten zwischen den drei totholzarmen und drei totholzreichen Probeflächen ( $900 \text{ m}^2$ ) nicht, doch wurden die selben Tiere auf totholzreichen Flächen signifikant häufiger und teilweise auch über eine längere Periode wiedergefangen. Der Einfluss des Totholzangebots war zudem massstababhängig und manifestierte sich vor allem kleinräumig: Fallen mit mehr Totholz in ihrer engeren Umgebung (auf  $100 \text{ m}^2$  oder  $1 \text{ m}^2$ ) waren signifikant stärker belegt, wobei Waldmäuse eher bei stärkerem, Rötelmäuse eher bei schwächerem Totholz vorkamen. Je nach Massstab spielte auch Buchenjungwuchs oder niedrige Strauchbedeckung eine Rolle. Die Ergebnisse werden im Hinblick auf den Bedarf an Deckung und die Fortbewegungsweise der beiden Mausarten diskutiert.

## Résumé

### **Le bois mort au sol améliore la qualité de l'habitat des petits mammifères et des petits carnivores en forêt**

Le bois mort de dimensions supérieures (troncs et branches épaisses), gisant ou sur l'arbre (chicots), est un élément rare dans les forêts du Plateau suisse. On en compte  $5 \text{ m}^3/\text{ha}$ , un volume normal pour l'Europe centrale, mais tout de même 10 à 20 fois inférieur à celui existant dans certaines forêts pratiquement vierges comme on en trouve à l'est de l'Europe notamment. En Amérique du Nord également, le bois mort est généralement plus abondant dans les forêts écologiquement comparables aux nôtres. Le bois mort en forêt renforce la structuration de l'habitat de nombreux petits mammifères (campagnols du genre *Clethrionomys*; muridés *Apodemus*; musaraignes *Soricidae* et autres) et petits carnivores, comme certaines espèces de martres (*M. martes*).

Cet article présente les principaux résultats de notre étude ainsi qu'un aperçu des références bibliographiques. Les recherches ont été réalisées dans une futaie mixte de hêtre située dans le Sihlwald près de Zurich entre juin et août 1996. L'objectif consistait à vérifier l'hypothèse selon laquelle l'abondance de bois mort influencerait la composition et la densité des populations de petits mammifères. Après avoir choisi dans l'aire d'essai six parcelles de  $900 \text{ m}^2$  chacune, nous y avons posé des trappes du type Longworth au moyen desquelles les animaux ont été piégés vivants. Un total de 904 animaux ont été capturés. Il s'agit de campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) et de mulots à collier/sylvestres (*Apodemus flavicollis/sylvaticus*). Ce chiffre représente effectivement 380 individus si l'on déduit le nombre d'animaux capturés plusieurs fois. Bien que trois parcelles étaient plus riches en bois mort que

les trois autres, elles n'ont pas attiré un plus grand nombre d'individus. Toutefois, les mêmes animaux y ont été piégés beaucoup plus souvent et ils y sont restés plus longtemps. L'abondance de bois mort autour des pièges modifie le résultat notamment sur les espaces réduits: les pièges à proximité desquels le bois mort était plus abondant (sur un rayon de 100 m<sup>2</sup> ou de 1 m<sup>2</sup>) comptaient un nombre nettement supérieur de captures. Le diamètre du bois mort joue également un certain rôle: les mulots sylvestres étaient plus nombreux à proximité des bois de plus grandes dimensions à l'inverse des campagnols roussâtres qui semblent préférer les diamètres plus faibles. L'existence de recrûs de hêtres ou d'une basse strate arbustive a également une influence positive sur le nombre de rongeurs capturés. Ces deux paramètres varient en fonction de l'échelle du modèle. Cet article s'accompagne d'une discussion sur la fonction du bois mort en tant que couvert de refuge à ces deux espèces de rongeurs, un élément qui fut considéré en relation avec le mode de locomotion de ces deux animaux.

Traduction: *Monique Dousse*

## Summary

### **Coarse Woody Debris is an Important Structural Element Adding to Habitat Quality for Small Mammals and Smaller Carnivores in Forests**

Coarse woody debris (CWD), i.e. standing dead trees (snags) and fallen logs are rare elements in managed forests of the Swiss lowlands. Mean CWD abundance is 5 m<sup>3</sup>/ha, which is similar to many central European managed forests but 10–20 times lower compared to unused, virgin-like forests mainly known from eastern Europe. North American forests also have on average higher abundances of CWD than their European counterparts, apparently as a result of different utilization schemes by forestry. CWD strongly shapes forest floor microhabitat and is important for the habitat quality of many small mammals (e.g. voles *Clethrionomys*, mice *Apodemus*, shrews *Soricidae*, and others), but also smaller carnivores such as several species of marten (*Martes*). This paper briefly reviews the pertinent literature and reports findings of an own study.

Using live-traps in a beech-dominated forest (Sihlwald, near Zurich, Switzerland) from June to August 1996, we tested the hypothesis that abundance of CWD would influence densities and community composition of small mammals. We caught 904 bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and yellow-necked/wood mice (*Apodemus flavicollis/sylvaticus*) represented by 380 individuals. Numbers of trapped individuals did not differ between 3 study plots (900 m<sup>2</sup>) rich in CWD and 3 plots with little CWD, but retraps were significantly more common on the richer plots, and the proportion of individuals whose minimum stay on the plots was >30 days was higher on the richer plots. The effects of CWD were also scale-dependent and were manifest more strongly on small scales: traps having more CWD nearby (models using 100 m<sup>2</sup> and 1 m<sup>2</sup>, respectively, around the traps) caught significantly more voles and mice, although mice seemed to prefer thick CWD while voles preferred thin CWD. Depending on scale, young beech growth and low shrubs also had an influence. The results are discussed with respect to cover requirements and type of locomotion of the two rodent species.

## Literatur

- Andrzejewski, R.; Babinska-Werka, J. (1986). Bank vole populations: are their densities really high and individual home ranges small? *Acta Theriol.*, 31: 407–420.
- Ayer, F.; Egli, S. (1991). Les champignons, source importante de nourriture pour des petits mammifères forestiers. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 142: 979–982.
- Bäumler, W. (1986): Populationsentwicklung kleiner Säugetiere in verschiedenen Waldgebieten Bayerns in den Jahren 1977–1985. *Schr.reihe Bayer. Landesamt Umweltschutz*, Heft 73: 7–14.
- Bissonette, J.A.; Fredrickson, R.J.; Tucker, B.J. (1991): American marten: a case for landscape-level management. In: Rodiek, J.E., Bolen, E.G. (Hrsg.), *Wildlife and habitats in managed landscapes*. Island Press, Washington D.C., 115–134.
- Brainerd, S.M.; Helldin, J.-O.; Lindström, E.; Rolstad, J. (1994): Eurasian pine martens and old industrial forest in southern boreal Scandinavia. In: Buskirk, S.W., Harestad, A.S., Raphael, M.G., Powell, R.A. (Hrsg.), *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, 343–354.
- Brainerd, S.M.; Helldin, J.-O.; Lindström, E.; Rolstad, J.; Storch, I. (1995). Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forests. *Ann. Zool. Fenn.*, 32: 151–157.
- Brändli, U.-B. (1988): In: *Schweizerisches Landesforstinventar*, Ergebnisse der Erstaufnahme 1982–1986. Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., 305: 260–281.
- Brändli, U.-B. (1996): Die häufigsten Waldbäume der Schweiz. Ber. Eidg. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch., 342.
- Bretz Guby, N.A.; Dobbertin, M. (1996): Quantitative estimates of coarse woody debris and standing dead trees in selected Swiss forests. *Global Ecol. and Biogeogr. Letters*, 5: 327–341.
- Buskirk, S.W.; Forrest, S.C.; Raphael, M.G.; Harlow, J.H. (1989): Winter resting site ecology of marten in the central Rocky Mountains. *J. Wildl. Manage.*, 53: 191–196.
- Buskirk, S.W.; Powell, R.A. (1994): Habitat ecology of fishers and American martens. In: Buskirk, S.W., Harestad, A.S., Raphael, M.G., Powell, R.A. (Hrsg.), *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, 283–296.
- Buskirk, S.W.; Ruggiero, L.F. (1994). American marten. In: Ruggiero, L.F., Aubry, K.B., Buskirk, S.W., Lyon, L.J., Zielinski, W.J. (Hrsg.), *American marten, fisher, lynx and wolverine in the Western United States*. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. RM-254: 7–37.
- Buskirk, S.W.; Ma, Y.; Xu, L.; Jiang, Z. (1996): Winter habitat ecology of sables (*Martes zibellina*) in relation to forest management in China. *Ecol. Appl.*, 6: 318–325.
- Carey, A.B.; Johnson, M.L. (1995): Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecol. Appl.*, 5: 336–352.
- Chapin, T.G.; Harrison, D.J.; Phillips, D.M. (1997): Seasonal habitat selection by marten in an untrapped forest reserve. *J. Wildl. Manage.*, 61: 707–713.
- Chętnicki, W.; Mazurkiewicz, M. (1994): Dispersion of the bank vole in fine- and coarse-grained mosaics of deciduous and mixed coniferous forests. *Acta Theriol.*, 39: 127–142.
- Commarmot, B. (1981): Untersuchung über das Ausmass der Erdmausschäden in verschiedenen Waldgesellschaften des Lehrwaldes Albisriederberg der ETH Zürich. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 132: 99–106.
- Dueser, R.D.; Shugart, H.H. Jr. (1978): Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology*, 59: 1: 89–98.
- Gärtner, S. (1991): Baumartengefährdung durch Schäden von Erdmäusen (*Microtus agrestis* L.) und Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus* [sic] SCHR.). *Beitr. Forstwirtschaft*, 25: 79–82.
- Gautschi, A. (1981): Über die Biotopansprüche des Edelmarders (*Martes martes* L.). *Schweiz. Z. Forstwes.*, 132: 965–976.
- Geuse, P. (1985): Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium. *Acta Zool. Fennica*, 173: 61–64.
- Harmon, M.E. et al. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133–302.
- Hayes, J.P.; Cross, S.P. (1987): Characteristics of logs used by western red-backed voles, *Clethrionomys californicus*, and deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Canad. Field-Nat.* 101: 543–546.
- Jędrzejewski, W.; Jędrzejewska, B. (1993): Predation on rodents in Białowieża primeval forest, Poland. *Ecography*, 16: 47–64.

- Jędrzejewski, W.; Jędrzejewska, B.* (1996): Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriol.*, 41: 1–34.
- Korpel, S.* (1995). Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Kucera, J.* (1970). Über den Aktionsraum der Gelbhalsmaus in Zentralböhmen. *Säugetierkundl. Mitt.* 18: 1–6.
- Lee, P.C.; Crites, S.; Nietfeld, M.; Van Nguyen, H.; Stelfox, J.B.* (1997): Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. *Ecol. Appl.* 7, 2: 691–701.
- Lee, S.D.* (1995): Comparison of population characteristics of three species of shrews and the shrew-mole in habitats with different amounts of coarse woody debris. *Acta Theriol.*, 40, 4: 415–424.
- Leibundgut, H.* (1993): Europäische Urwälder. Verlag Paul Haupt, Bern.
- Maser, C.; Trappe, J.M.; Nussbaum, R.A.* (1978): Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology*, 59: 799–809.
- Mazurkiewicz, M.* (1994): Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats. *Acta Theriol.*, 39: 113–126.
- McCarthy, B.C.; Bailey, R.R.* (1994): Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of the central Appalachians. *Can. J. For. Res.* 24: 1317–1329.
- Nordyke, K.A.; Buskirk, S.W.* (1988): Evaluation of small mammals as ecological indicators of old-growth conditions. In: Szaro, R.C., Severson, K.E., Patton, D.R. (Hrsg.), *Management of amphibians, reptiles, and small mammals in North America*. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. RM-16. 353–358.
- Peterken, G.F.* (1996): Natural woodland. *Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prietzl, U.* (1994): Praxisorientiertes Verfahren zur Totholzaufnahme in Wirtschaftswäldern. *Allg. Forst Z. (Münch.)* 49, 2: 96–98.
- Prusa, E.* (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder. Academia: Verlag der tschecholowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag.
- Rosenberg, D.K.; Swindle, K.A.; Anthony, R.G.* (1994): Habitat associations of California red-backed voles in young and old-growth forests in western Oregon. *Northwest Science* 68, 4: 266–272.
- Scharfe, F.; Schlund, W.* (1992): Habitatwahl bodenlebender Kleinsäuger. *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, 67: 431–437.
- Schiegg, K.* (1998): Totholz bringt Leben in den Wirtschaftswald. *Schweiz. Z. Forstwes.* 149, 10: 784–794.
- Schielly, B.* (1996): Totholz als bedeutendes Habitatelement für Kleinsäuger in Buchenbeständen. Diplomarbeit ETH Biol. 47 S.
- Schlund, W.; Scharfe, F.* (1993): Säugetiere der Missen bei Oberreichenbach. *Beih. Veröff. Natur- schutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, 73: 493–506.
- Schlund, W.; Scharfe, F.* (1995): Kleinsäuger in Halbtrockenrasen unterschiedlicher Sukzessions- stadien. *Z. Ökol. Naturschutz* 4: 117–124.
- Schneider, D.C.* (1994): *Quantitative Ecology. Spatial and Temporal Scaling*. Academic Press, San Diego.
- Speich, A.* (1988): Naturlandschaft Sihlwald. *Schweiz. Z. Forstwes.* 139: 415–419.
- Storch, I.; Lindström, E.; de Jounge, J.* (1990). Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriol.*, 35: 311–320.
- Sturtevant, B.R.; Bissonette, J.A.; Long, J.N.; Roberts, D.W.* (1997): Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecol. Appl.* 7, 2: 702–712.
- Tallmon, D.; Mills, L.S.* (1994): Use of logs within home ranges of California red-backed voles on a remnant of forest. *J. Mammal.*, 75: 97–101.
- Tyrrell, L.E.; Crow, T.R.* (1994a): Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology* 75, 2: 370–386.
- Tyrrell, L.E.; Crow, T.R.* (1994b): Dynamics of dead wood in old-growth hemlock-hard-wood forests of northern Wisconsin and northern Michigan. *Can. J. For. Res.*, 24: 1672–1683.
- Volk, H. et al. (Arb.gr. Ökologie in der Landesforstverw. Bad.-Württ.)* (1993): Lebensraum Totholz. *Merkbl. Forstl. Vers. Forsch.anst. Bad.-Württ.* No. 45: 1–13.

### *Dank*

Wir danken J.-P. Müller für umfassende Hilfestellung bei der Vorbereitung der Arbeit, dem Waldamt der Stadt Zürich und besonders den beiden Försterehepaaren Reifler und Rhyner für mannigfache Hilfe an Ort, sowie zahlreichen Helfern und Helferinnen für Assistenz bei den Fangarbeiten. Schliesslich sind wir Friederike Scharfe und W. Schlund für Informationen zur Fangmethodik, Helene Wagner für Hilfe bei der statistischen Auswertung sowie U.-B. Brändli, Brigitte Commarmot, S. Egli und N. Kuhn für Verbesserungen am Manuskript dankbar.

Abbildungen gedruckt mit Unterstützung der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf.

### *Verfasser und Verfasserin:*

Dr. Werner Suter, Professur für Natur- und Landschaftsschutz ETHZ, WSL, Zürcherstr. 111, CH-8903 Birmensdorf.

Barbara Schielly, dipl. natw. ETH, Zaunplatz 4, CH-8750 Glarus.