

Die Entwicklung der Wälder auf der Schwägalp im 20. Jahrhundert und ihre Bedeutung für den Lebensraum des Auerhuhns (*Tetrao urogallus* L.)¹ (reviewed paper)

BEAT FRITSCH, KURT BOLLMANN, ROLAND F. GRAF UND HARALD BUGMANN

Keywords: *Tetrao urogallus*; habitat suitability; habitat loss; logistic regression; Pre-Alps; Switzerland. FDK 151 : 907.1 : (494)

Abstract: Die Bestände des Auerhuhns in der Schweiz haben im 20. Jahrhundert stark abgenommen. Als Hauptursache für diesen Rückgang gilt der Verlust geeigneter Habitats. Auf der Schwägalp wurden diese Habitatveränderungen mit Luftbildern und einem statistischen Modell quantifiziert. Trotz einer Zunahme der Waldfläche konnten wir einen Verlust an geeigneten Habitaten nachweisen. Dieser Verlust allein kann den starken Bestandesrückgang des Auerhuhns nicht erklären.

Abstract: Capercaillie populations in Switzerland declined significantly during the 20th century. The loss of suitable habitats is considered to be the main reason for this decline. For the Pre-Alpine region of the Schwägalp, aerial photographs and a statistic model were used to quantify changes in the availability and distribution of capercaillie habitat. We detected a loss of suitable habitats. However, this loss alone cannot explain the extensive decline in the population of this endangered species.

1. Einleitung

1.1. Vielfältige Ansprüche an den Lebensraum

Das Auerhuhn (*Tetrao urogallus* L.) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt im Norden Europas von Skandinavien ostwärts bis nach Sibirien und besiedelt dort Nadel- und Nadelmischwälder, welche aufgrund der Standortverhältnisse licht und reich strukturiert sind (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973; KLAUS *et al.* 1989). In Mitteleuropa mit den vergleichsweise wüchsigeren Waldgesellschaften besiedelt das Auerhuhn grundsätzlich ausgedehnte, lichte und reich strukturierte Bergwälder.

Entscheidend für das Vorkommen der Art sind Verteilung und Qualität des Lebensraumes auf drei Raumskalen (STORCH 1997): Landschaft, Bestandesmosaik und Waldbestand. Auf der Landschaftsebene ist entscheidend, wie sich Wald und Offenland verteilen (GRAF 2005). Je höher der Waldanteil am Landschaftsmosaik ist und je besser die Waldflächen miteinander vernetzt sind, umso günstiger sind die Bedingungen für das Auerhuhn. Das Mosaik von verschiedenen Waldbeständen bestimmt die Raumwahl der Auerhühner im Jahresverlauf. Die Bedürfnisse während der verschiedenen Jahreszeiten müssen auf möglichst kleinem Raum befriedigt werden können (STORCH 1993a; STORCH 1993b). Je grösser, näher beieinander und besser vernetzt die Waldbestände hoher Habitatqualität sind, umso kleiner ist das jährliche Streifgebiet der Auerhühner und damit das Risiko der Prädation (GJERDE 1991; STORCH 1995). Der einzelne Waldbestand beeinflusst die tägliche Habitatnutzung und Raumwahl der Individuen. Für die Habitatqualität auf dieser Raumskala sind verschiedene Faktoren verantwortlich. Der Deckungsgrad – Anteil einer Bestandesfläche mit Überdeckung durch senkrechte Kronenprojektion – ist dabei von entscheidender Bedeutung. In verschiedenen Untersuchungen wurde ein idealer Wert von 30 bis 60% nachgewiesen (STORCH 1993a; STORCH 1993b; SCHROTH 1994; BOLLMANN *et al.* 2005). Nur in Beständen mit einem tiefen Deckungsgrad finden Auerhühner ausreichend Flugraum, tief bestete Bäume als Ruheplatz und Nahrungsquelle im Winter sowie eine Bodenvegetation, die im Sommer sowohl ausreichend Deckung als auch qualitativ gute Nahrung bietet (EIBERLE 1976; GJERDE 1991; PICOZZI *et al.* 1992; STORCH 1993a; STORCH 1993b; SCHROTH 1994). Die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.) gilt als wichtigster Bestandteil der Sommernahrung des Auerhuhns (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973; KLAUS *et al.* 1989; STORCH 1993a; SCHROTH 1994). Im Winter besteht die Nahrung der Auerhühner fast ausschliesslich aus Koniferennadeln

(GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973). Die Baumartenzusammensetzung ist deshalb ein weiterer wichtiger Faktor auf der Ebene des Waldbestandes. Bestände mit Weisstanne (*Abies alba* Miller) und Föhre (*Pinus sylvestris* L.) werden dabei reinen Fichtenbeständen (*Picea abies* L. Karst.) vorgezogen (GJERDE 1991; STORCH 1993b). Auerhühner können aber auch dort vorkommen, wo die Fichte die Hauptbaumart darstellt (KLAUS *et al.* 1989).

In verschiedenen Untersuchungen konnte eine Präferenz für stufte Bestände (EIBERLE 1976) und Altholzbestände (EIBERLE 1976; STORCH 1993b; VON HESSBERG & BEIERKUHNLEIN 2000) nachgewiesen werden. Dabei scheint ausschlaggebend zu sein, dass solche Bestände im Mittel einen tieferen Deckungsgrad aufweisen als gleichförmige bzw. jüngere Bestände (STORCH 1993b; SCHROTH 1994). Auerhuhnwälder müssen jedoch nicht unbedingt alt und stufig sein. Solange Bäume mit stabilen Ästen, die das Auerhuhn tragen, vorhanden sind, spielen Alter und Stufigkeit eine untergeordnete Rolle (STORCH 1997).

Bei Grenzlinien treffen zwei unterschiedliche Lebensräume aufeinander. In solchen Zonen können die vielfältigen Ansprüche des Auerhuhns auf engstem Raum befriedigt werden (STEIN 1974; KLAUS *et al.* 1989; VON HESSBERG & BEIERKUHNLEIN 2000). Insbesondere Grenzlinien zwischen Wald- und Moorflächen sind für Auerhühner günstig, weil Ökotope ein reiches Angebot an proteinhaltigen Insekten bieten (OTTO 1994; FLÜCKIGER 1999), was für die Aufzucht der Küken essenziell ist (SPIDSØ & STUEN 1988; PICOZZI *et al.* 1999).

1.2. Bestand und Gefährdung des Auerhuhns

Nach einem Bestandeshoch zu Beginn des 20. Jahrhunderts haben die Auerhuhnpopulationen in Mitteleuropa in fast allen Regionen abgenommen (STORCH 2000; ZEILER 2001). In der Schweiz hat sich der Bestand allein zwischen 1968/71 und 2001 etwa halbiert und umfasst heute nur noch 450 bis 500 territoriale Hähne (MOLLET *et al.* 2003). Entsprechend gehört das Auerhuhn zu den stark gefährdeten Brutvogelarten der Schweiz (KELLER *et al.* 2001) und den prioritären Vogelarten für Artenförderungsprogramme (BOLLMANN *et al.* 2002).

¹ Der vorliegende Aufsatz basiert auf der Diplomarbeit von Beat Fritsch, dipl. Forsting. ETH. Die Diplomarbeit entstand im Jahr 2004 an der ETH Zürich (Professur Waldökologie) und der WSL Birmensdorf (Programm Wald-Wild-Kulturlandschaft).

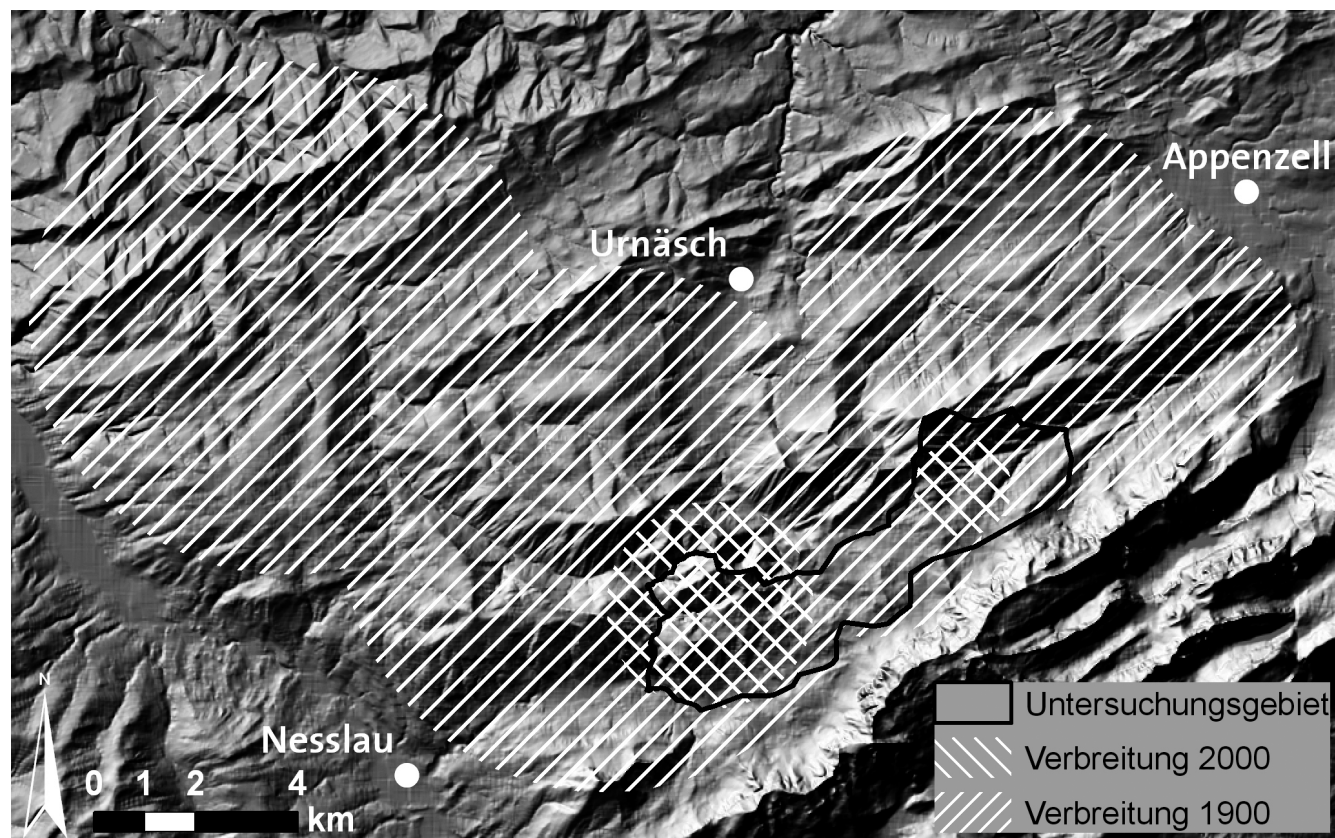


Abbildung 1: Untersuchungsgebiet auf der Schwägalp und Entwicklung der Auerhuhnverbreitung im Norden des Alpsteins.

Maximale Verbreitung um 1900 (grafische Darstellung der Beschreibung im Abschnitt 1.3) und heutige Verbreitung (Auerhuhninventar WSL). Digitale Daten aus der Landeskarte der Schweiz: DHM 25, 2004. Reproduziert mit Bewilligung von Swisstopo, DVO 33594.

Figure 1: Study area at the Schwägalp and development of the capercaillie distribution to the north of the Alpstein.

Maximal distribution in 1900 (graphical illustration of the description in section 1.3) and current distribution (capercaillie inventory WSL). Reproduced with permission from Swisstopo.

Für den Rückgang der Auerhuhnpopulationen in Europa werden verschiedene Faktoren verantwortlich gemacht, wobei die Bedeutung der einzelnen Faktoren regional unterschiedlich beurteilt wird: Der Verlust und die Fragmentierung des Lebensraumes in Skandinavien und Mitteleuropa (ROLSTAD & WEGGE 1989; STORCH 1997; KURKI *et al.* 2000; SACHOT *et al.* 2002); die Zunahme von menschlichen Störungen in Skandinavien und im Jura (RAETY 1979; LECLERCQ 1987a) und Prädation in Skandinavien, Schottland und Mitteleuropa (MARSTRÖM *et al.* 1988; KURKI *et al.* 1997; STORCH 2001; SUMMERS *et al.* 2004) sowie die Veränderung des Klimas in Schottland (MOSS *et al.* 2001). Als wichtigster Faktor, insbesondere auch im Alpenraum, wird der Verlust an geeignetem Lebensraum vermutet (MOLLET *et al.* 2003). Geeignete Auerhuhnlebensräume in Mitteleuropa boten ursprünglich lückige bis offene Flächen, wie sie nach Sturm- oder Lawinenereignissen entstehen, geringwüchsige und oft auch vernässte Standorte sowie Flächen der natürlichen Zerfallsphase (KLAUS *et al.* 1989). Wilde Huftiere könnten die Entwicklung von solchen Waldbeständen mit ihrem Äsungsverhalten verzögert haben, was sich positiv auf die Lebensraumqualität für das Auerhuhn auswirkte. Während des 18. und 19. Jahrhunderts erreichte die Bewirtschaftung der Wälder in den nördlichen Voralpen, insbesondere auch in der Ostschweiz, eine bislang noch nie erreichte Intensität (BÜTLER 2003; RUDMANN 2003): Die grosse Nachfrage nach dem Brenn- und Baustoff Holz liess die forstliche Nutzung stark ansteigen, viele Waldflächen wurden zudem beweidet und zur Gewinnung von Laubstreue für Viehställe genutzt (SCHULER 1998). Diese intensive Bewirtschaftung förderte vorratsarme und lichte Wälder, welche dem Auerhuhn neue Sekundärlebensräume boten (MOLLET *et al.* 2003). Während der letzten 150 Jahre hat sich die Waldwirtschaft in der Schweiz

stark verändert: Bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts waren Streunutzung und Waldweide aus weiten Teilen der Wälder verschwunden, die holzwirtschaftliche Nutzung liess ebenfalls nach (BÜRGI 1997). Mit dem Rückgang der Bewirtschaftungsintensität veränderte sich auch die Struktur der Wälder. Der Holzvorrat hat im 20. Jahrhundert stark zugenommen, was meist eine Verdichtung und Verdunkelung der Bestände bewirkte (BRASSEL & BRÄNDLI 1999). Das Auerhuhn hat so einen grossen Teil des Sekundärlebensraumes, welcher durch die intensive Waldnutzung entstanden ist, wieder verloren. Gleichzeitig haben Qualität und Quantität der Primärlebensräume Mitteleuropas stark abgenommen wegen des zunehmenden menschlichen Einflusses auf Wald und Landschaft wie Erschliessung, Unterbindung der natürlichen Zerfallsphasen im Wald sowie Entwässerung und Aufforstung von Mooren (RUDMANN 2001; MOLLET *et al.* 2003). Untersuchungen, welche diese Veränderungen quantitativ analysieren, fehlen noch weitgehend.

1.3. Die Entwicklung des Auerhuhnbestandes in der Ostschweiz

Der Rückgang des Auerhuhnbestandes und des besiedelten Gebietes ist auch in der Ostschweiz, auf dem Gebiet der Kantone Appenzell Innerrhoden und Ausserrhoden sowie St. Gallen zu beobachten (Abbildung 1). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts waren noch weite Teile dieses Gebietes vom Auerhuhn besiedelt: Der Hirschberg, der Kronberg, die Wälder bei Gonten und Urnäsch sowie das Gebiet von Stockberg bis Wildhaus im Toggenburg (BÄCHLER 1915). Bis zum Zweiten Weltkrieg besiedelte das Auerhuhn die Wälder rund um den Alpstein und die Churfürsten. Im Appenzellerland reichte die

Verbreitung bis Schwende/Weissbad, Gonten, Hundwilder Höhi, Hochhamm, im Toggenburg bis Wilket, Neutoggenburg, auf der linken Thurseite bis zur Storcheneegg, Iddaburg und in das angrenzende stark bewaldete Einzugsgebiet der Töss (RUDMANN 2001). Heute bestehen regelmässig nachgewiesene Lokaltvorkommen nur noch auf dem Gebiet der Schwägalp, in den Gemeinden Grabs und Wildhaus sowie entlang des Hügels Churfürsten-Speer bis Regelstein (RUDMANN 2003).

Lebensraumveränderungen gelten als Hauptursache für den Rückgang des Auerhuhnbestandes. Trotzdem wurden diese Veränderungen bisher kaum untersucht. Im Rahmen der vorliegenden Fallstudie analysierten wir darum die Veränderungen von auerhuhnrelevanten Landschafts- und Waldfaktoren im Gebiet der Schwägalp während des 20. Jahrhunderts. Nach einem umfassenden Arealverlust in der Umgebung ist dieses Gebiet heute noch teilweise vom Auerhuhn besiedelt (*Abbildung 1*). Folgende Fragen standen bei der Analyse im Vordergrund: Wie haben sich die Flächenanteile von Wald und Offenland verändert? Wie haben sich ausgewählte, für die Qualität des Auerhuhnlebensraumes relevante Waldstrukturvariablen verändert? Wie haben sich Quantität und Qualität der Grenzlinien verändert? Lässt sich die Entwicklung der Auerhuhnpopulation mit Veränderungen des Lebensraumes erklären?

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Geländekammer zwischen Säntismassiv und Hochalp bzw. Kronbergkamm und erstreckt sich in west-östlicher Richtung von der Seebensäge auf St. Galler Gebiet über den Appenzell Ausserrhoder Teil der Schwägalp bis zum Ahorn auf Innerrhoder Boden (*Abbildung 1*). Die Fläche umfasst rund 18 Quadratkilometer und liegt zwischen 940 bis 1650 m ü.M. in der montanen und der subalpinen Stufe (MEIER 1996). Die Wald- und Offenlandflächen sind eng verzahnt, auf waldfreien Flächen sind häufig Flach- oder Hochmoore anzutreffen. Die Wälder werden in den tieferen Lagen durch Tannen-Buchenwälder, in höheren Lagen durch Fichten-Tannenwälder und reine Fichtenwälder dominiert (RUDMANN 2001). Das Gebiet der Schwägalp wird vom Menschen intensiv genutzt. Neben Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Jagd, welche schon seit Jahrhunderten betrieben werden, sind im Verlaufe des 20. Jahrhunderts die touristische und die militärische Nutzung dazu gekommen (MEIER 1996).

Die Entwicklung des Auerhuhnbestandes im Untersuchungsgebiet ist seit 1975 gut dokumentiert (RUDMANN 2001; RUDMANN *et al.* 2001). 1975 war das gesamte Untersuchungsgebiet locker besiedelt, heute beschränkt sich der Kernlebensraum auf ein kleines Gebiet im St. Galler Teil der Schwägalp. 95% der in der Auerhuhndatenbank der WSL dokumentierten Nachweise im Untersuchungsgebiet (siehe unten) zwischen 1990 und 2003 wurden in diesem Gebiet erbracht. Die übrigen Waldflächen werden, wenn überhaupt, nur noch vorübergehend vom Auerhuhn genutzt.

2.2. Luftbildanalyse

Um die Veränderungen im Lebensraum des Auerhuhns auf der Schwägalp zu untersuchen, analysierten wir drei Luftbildserien (Swisstopo, DVO 33373) von 1932/35 (16 Luftbilder, schwarz-weiss), 1960 (vier Luftbilder, schwarz-weiss) und 1999 (drei Luftbilder, farbig). Die Luftbilder wurden mit der Software Erdas Imagine Orthobase 8.6 unter Verwendung eines digitalen Höhenmodells (DHM 25 2004, Swisstopo, DVO 33594) entzerrt und georeferenziert (Monoplotting).

Für die Entzerrung der alten Luftbilder benötigten wir Passpunkte, welche wir auf den aktuellen Orthobildern identifizierten.

Wir erhoben anhand der Luftbilder von 1932/35, 1960 und 1999 ein Set von sieben Landschafts- und Waldstrukturparametern, welche für das Auerhuhn relevant sind (*Tabelle 1*). Diese Variablen entsprechen den standardisierten und weit verbreiteten Variablen des Schweizerischen Landesforstinventars (BRASSEL & BRÄNDLI 1999): Die Variable Landschaftselement LAE gibt an, ob eine Fläche mit Wald bestockt ist oder ob sie eine Lücke bildet, und liefert damit die quantitative Entwicklung des wichtigsten Elements im Auerhuhnhabitat. Die Beschreibung der Entwicklungsstufen ES beschränkt sich auf vier verschiedene Klassen, da eine feinere Einteilung anhand des Luftbildes nicht möglich ist. Beim Deckungsgrad wird neben dem totalen Deckungsgrad DT auch derjenige der Verjüngung DV und der Baumschicht DB beschrieben. Diese Unterscheidung ist bei zweischichtigen Beständen nötig, damit beide sichtbaren Schichten bewertet werden können. Die Variable Rottenstruktur RS beschreibt die horizontale Verteilung der Bäume. Mit der Variablen Struktur STR wird festgehalten, ob ein Waldbestand einschichtig oder mehrschichtig ist, bzw. ob er Stufigkeit aufweist.

Aus den direkt erfassten Variablen wurden weitere auerhuhnrelevante Daten abgeleitet (*Tabelle 1*): Die Grenzlinienlänge L_GL zwischen Lücken und Wald sowie zwischen verschiedenen Bestandestypen und die Distanz zum nächsten Waldaussenrand DWR. Als Mass für die Vielfalt des Auerhuhnlebensraumes ermittelten wir die Variabilität des Deckungsgrades VAR_DG und der Entwicklungsstufe VAR_ES. Dabei wurde für jede Fläche in einem Flächenraster von 10 mal 10 Meter berechnet, wie viele verschiedene Deckungsgradklassen bzw. Entwicklungsstufen in einem Kreis mit einem Radius von 150 Meter um den Flächenmittelpunkt vorkommen. Für die gleiche Fläche ermittelten wir auch den mittleren Deckungsgrad DG_MEAN. Der Umkreis von 150 Meter deckt eine Fläche von rund 7 ha ab. Die Betrachtung dieser Fläche ermöglicht eine einfache Habitatbewertung auf der Raumskala des Bestandesmosaiks. Als Mass für die Geländebeschaffenheit floss die Hangneigung SLOPE in Grad in die Analyse ein, die mit dem digitalen Höhenmodell DHM 25 berechnet wurde.

Die Datenerhebung erfolgte digital mit dem Programm ArcViewGIS 3.3 im Massstab 1:3500 in drei Schritten:

1. Unterteilung des Untersuchungsgebietes in Teilflächen: Pro Luftbildserie wurde das Untersuchungsgebiet im GIS in Polygone aufgeteilt. In jedem der ausgeschiedenen Polygone mussten die zu erfassenden Variablen wie Landschaftselement, Entwicklungsstufe, Deckungsgrad, Rottenstruktur und Struktur einheitlich klassiert werden können (*Tabelle 1*). Wenn eine der Variablen nicht auf der ganzen Polygonfläche konstant war, wurde diese Fläche in mehrere Polygone aufgeteilt.
2. Klassieren der Teilflächen: Für jedes ausgeschiedene Polygon schätzten wir die direkt zu erfassenden Variablen (*Tabelle 1*).
3. Berechnungen: Um quantitative Aussagen über die Entwicklung der Habitatqualität machen zu können, wurden die Flächen der Polygone berechnet und aus dem totalen Deckungsgrad und der Entwicklungsstufe mit ArcView Gis 3.3 und ArcInfo 8.3 die weiteren Variablen abgeleitet (*Tabelle 1*).

Zur Standardisierung der Methode haben wir zuerst zwei Gebiete auf der Schwägalp (Chräzerenwald/Bruggerenwald) von je rund 60 ha anhand der Luftbilder von 1999 wie beschrieben interpretiert und mit Feldkartierungen verifiziert.

Tabelle 1: Liste der mittels Luftbildern erhobenen und daraus abgeleiteten Variablen mit Ausprägung.

Table 1: List of variables from aerial survey and derived variables with specification.

Direkt erfasste Variablen	Abkürzung	Datentyp	Ausprägung
Landschaftselement	LAE	kategorial	1 Wald (bestockt, $DT \geq 2/10$, Fläche $F \geq 400 \text{ m}^2$) 2 Lücke mit Einzelbäumen ($DT < 2/10$, $F \geq 400 \text{ m}^2$) 3 Lücke ohne Einzelbäume (unbestockt, $F \geq 400 \text{ m}^2$)
Entwicklungsstufe	ES	kategorial	1 Jungwuchs-Stangenholz I ($\varnothing$ 1 bis 20 cm) 2 Stangenholz II-Baumholz I ($\varnothing$ 20 bis 40 cm) 3 Baumholz II-Baumholz III ($\varnothing > 40 \text{ cm}$) 4 Gemischt (mehrschichtig / stufig)
Deckungsgrad: Total	DT	metrisch	In 1/10 der Gesamtdeckung (1 bis 10)
Baumschicht	DB	metrisch	In 1/10 der Gesamtdeckung (1 bis 10)
Sichtbare Verjüngung	DV	metrisch	In 1/10 der Gesamtdeckung (1 bis 10)
Rottenstruktur	RS	kategorial	1 Keine Gruppen 2 gruppiert normal 3 gruppiert gedrängt
Struktur	STR	kategorial	1 einschichtig 2 mehrschichtig 3 stufig
Abgeleitete Variablen	Abkürzung	Datentyp	Ausprägung
Grenzlinienlänge	L_GL	metrisch	Länge verschiedener Grenzlinien: – Wald-Offenland – Altholz-Schwachholz – Dichte-lückige Bestände – Stufige-einschichtige Bestände
Variabilität Deckungsgrad	VAR_DG	metrisch	Anzahl verschiedene Deckungsgrade im Umkreis von 150 Meter (Fläche = 7,07 ha)
Variabilität Entwicklungsstufe	VAR_ES	metrisch	Anzahl verschiedene Entwicklungsstufen im Umkreis von 150 Meter (Fläche = 7,07 ha)
Mittlerer Deckungsgrad	DG_MEAN	metrisch	Mittlerer Deckungsgrad im Umkreis von 150 Meter (Fläche = 7,07 ha)
Distanz Waldrand	DWR	metrisch	Distanz zum nächstgelegenen Waldaussenrand
Hangneigung	SLOPE	metrisch	Hangneigung in Grad

2.3. Auerhuhndaten

Die Daten über das Vorkommen des Auerhuhns im Untersuchungsgebiet stammen aus der Auerhuhndatenbank der WSL. Diese enthält Artnachweise (i) der Spurentaxationen, die im Rahmen des Auerhuhnprojekts der WSL in den Jahren 2000, 2001 und 2003 im Untersuchungsgebiet durchgeführt wurden und (ii) aus dem regionalen Auerhuhninventar Toggenburg-Schwägalp (RUDMANN 2001; RUDMANN *et al.* 2001). Während der Spurentaxationen wurde das Gebiet im Spätwinter/Frühling systematisch auf direkte (Sichtbeobachtungen) und indirekte (Losung, Fussabdrücke, Federn) Nachweise des Auerhuhns untersucht. Zur Methode siehe BOLLMANN *et al.* (2005) und GRAF (2005). Dieses Vorgehen ist grundsätzlich mit den Erhebungen für das regionale Inventar vergleichbar und wurde auch im Kanton Schwyz angewendet (HESS 1997). Weil für die Kantone Appenzell Ausserrhoden und Innerrhoden kein regionales Inventar besteht, ist die Datenlage im Untersuchungsgebiet inhomogen und nicht direkt vergleichbar. Deshalb verwendeten wir für die Kalibrierung des logistischen Regressionsmodells (siehe nächster Abschnitt) nur den St. Galler Teil des Untersuchungsgebiets. Die Daten aus dem kantonalen Auerhuhninventar des Kantons Schwyz (HESS 1997) dienten der Validierung des Regressionsmodells.

2.4. Statistische Auswertung

Die Veränderungen in den auerhuhnrelevanten Variablen wurden mit deskriptiven Statistiken ausgewertet. Mit einer

logistischen Regression wurden anschliessend Präsenz bzw. Absenz des Auerhuhns in Beziehung zu den beschriebenen Landschafts- und Waldvariablen gesetzt und ein Modell berechnet, das die Vorkommenswahrscheinlichkeit des Auerhuhns für einen bestimmten Punkt im Untersuchungsgebiet vorhersagt. Die Nachweise von 1990 bis 2003, welche im Auerhuhninventar der WSL erfasst sind, flossen als Präsenzpunkte in das Modell ein. Aus diesen Daten wählten wir 74 Präsenzpunkte, welche einen Abstand von mindestens 50 Meter aufweisen. Die 148 zufällig ausgewählten Absenzzpunkte liegen auf einem 100 mal 100 Meter-Raster und sind mindestens 250 Meter von Präsenzpunkten entfernt. Damit berücksichtigten wir einerseits eine gewisse Ungenauigkeit der Lokalisation und andererseits reduzierten wir damit die Wahrscheinlichkeit für falsche Absenzzpunkte. Die Wahrscheinlichkeit, dass der Waldbestand in der näheren Umgebung von Präsenzpunkten ebenfalls vom Auerhuhn genutzt wird, ist gross, auch wenn das Auerhuhn dort nicht direkt nachgewiesen werden konnte. Den insgesamt 222 Punkten ordneten wir die abhängige Variable (Präsenz/Absenz) und sieben unabhängige Variablen zu (aus Tabelle 1): Entwicklungsstufe, Deckungsgrad total, Variabilität Deckungsgrad, Variabilität Entwicklungsstufe, mittlerer Deckungsgrad, Hangneigung und Distanz Waldrand. Die Variable Rottenstruktur floss nicht in die Modellberechnung ein, weil auf dem St. Galler Teil des Untersuchungsgebiets keine Rottenstrukturen vorhanden sind. Die Variable Struktur wurde ebenfalls vernachlässigt, weil die Stufigkeit schon mit

der Variable Entwicklungsstufe abgedeckt ist und mehrschichtige Bestände mit den Luftbildern nur unbefriedigend erfasst werden konnten. Bezüglich Waldrand verwendeten wir nur die Variable Distanz Waldrand.

Das logistische Regressionsmodell wurde im Programm SPSS 11.5 mit dem rückwärts schrittweisen Verfahren berechnet. Als Signifikanzniveau für den Ausschluss einer Variablen verwendeten wir einen Wert von 0,10 (HOSMER & LEMESHOW 2000).

Für die Bewertung der Vorhersage mit dem logistischen Regressionsmodell können verschiedene Gütekriterien verwendet werden: Das R^2 nach Nagelkerke (R^2_N) liegt zwischen 0 und 1 und ist ein Mass für die durch das Modell erklärte Varianz (BACKHAUS *et al.* 1996). Ein hoher Wert von R^2_N zeigt eine gute Abbildung von Präsenz bzw. Absenz durch das Modell an. Das Gütemass «Area under the Curve» (AUC) wird von verschiedenen Autoren für die Modelldiskriminierung empfohlen (HOSMER & LEMESHOW 2000; SCHRÖDER 2000). Der AUC-Wert liegt zwischen 0 und 1. Je grösser der Wert ist, umso besser ist die Vorhersagequalität des Modells. AUC-Werte bis 0,5 sind nicht besser als eine zufällige Zuordnung von Präsenz bzw. Absenz. Bei Werten ab 0,7 kann von einer akzeptablen Modelldiskriminierung ausgegangen werden, zwischen 0,8 und 0,9 ist die Diskriminierung gut und bei Werten > 0,9 sehr gut (FIELDING & BELL 1997; HOSMER & LEMESHOW 2000). Cohen's Kappa (κ) erlaubt ein Urteil darüber, ob das Modell tatsächlich besser als der Zufall klassifiziert (FIELDING & BELL 1997). Dazu wird die Anzahl korrekter Präsenz- und Absenzprognosen der Anzahl übereinstimmender Urteile gegenübergestellt, die rein zufällig zu erwarten wären (SACHS 1999). Kappa κ kann Werte zwischen -1 (keine Übereinstimmung) und 1 (maximale Übereinstimmung) annehmen. Ab 0,4 spricht man von deutlicher, ab 0,6 von starker Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Prognose (BOYCE *et al.* 2002).

Das logistische Regressionsmodell wurde an einem Datensatz aus einem räumlich unabhängigen Auerhuhngebiet mit ähnlichen topografischen Eigenschaften und vergleichbarer Höhenlage validiert. Das Gebiet liegt in der Umgebung von Alpthal im Kanton Schwyz und umfasst eine Fläche von vier Quadratkilometer (2 km mal 2 km). Das validierte Modell wurde anschliessend auf das ganze Untersuchungsgebiet für die drei Luftbilddauswertungen von 1932/35, 1960 und 1999 angewendet.

3. Resultate

3.1. Entwicklung einzelner Waldvariablen

Die Waldfläche im Untersuchungsgebiet hat von 1932/35 bis 1999 um 7% zugenommen: 1932/35 waren rund 820 ha (45% der Fläche) bewaldet, 1960 rund 880 ha (48%) und 1999 rund 950 ha (52%). Die Flächenanteile der verschiedenen Entwicklungsstufen haben sich im Untersuchungsgebiet während der vergangenen 70 Jahre stark verändert: Im Jahr 1932/35 wurde der Wald durch mittlere Entwicklungsstufen dominiert (BHD < 20 cm 20%; BHD 20 bis 40 cm 43%; BHD > 40 cm 12%). 1960 dominierten die starken Entwicklungsstufen (BHD < 20 cm 16%; BHD 20 bis 40 cm 22%; BHD > 40 cm 41%), und bis 1999 verstärkte sich diese Entwicklung weiter (BHD < 20 cm 5%; BHD 20 bis 40 cm 21%; BHD > 40 cm 48%). Der Anteil gemischter Bestände – stufige und mehrschichtige Bestände – hat sich zwischen 1932/35 und 1999 nicht entscheidend verändert und macht heute rund einen Viertel der Waldfläche aus.

Beim Deckungsgrad konnten wir leichte Veränderungen feststellen: Die Fläche sehr lückiger Bestände mit einem Deckungsgrad von 20 bis 50% hat sich von 1932/35 bis 1999 um 26% von 148 ha auf 110 ha verkleinert. Im Gegensatz dazu sind Bestände mit einem Deckungsgrad von 60% und mehr im

Jahr 1999 um 23% häufiger als 1932/35. Eine Ausnahme bilden Bestände mit einem Deckungsgrad von 90%, die 1960 am häufigsten vorkamen. Insgesamt machen die hohen Deckungsgrade von 80 bis 100% bei allen drei untersuchten Luftbilddjahrgängen knapp die Hälfte der Fläche aus.

Die summierte Dichte aller ausgeschiedenen Grenzlinientypen in Meter pro Hektare, bezogen auf die Waldfläche, hat von 1932/35 bis 1999 um 18% abgenommen. Dabei ist die Abnahme der Dichte der Grenzlinien zwischen Wald und Lücken zu einem grossen Teil für diese Entwicklung verantwortlich. Die Dichte dieses Grenzlinientyps verkleinerte sich um 20% von durchschnittlich 299 auf 237 Meter/ha. Die Veränderung der Dichte weiterer ausgeschiedener Grenzlinien (Starkholz-Schwachholz, stufig-nichtstufig, lückig-dicht) war weniger stark ausgeprägt.

3.2. Logistisches Regressionsmodell

Drei der sieben berücksichtigten Variablen lieferten einen signifikanten Beitrag zum logistischen Regressionsmodell (Tabelle 2): Die Variabilität des Deckungsgrades, der mittlere Deckungsgrad und die Hangneigung. Das Modell ordnet 83,8% der Absenz- und 59,5% der Präsenzflächen im Untersuchungsgebiet richtig zu. Insgesamt werden 75,7% der Beobachtungen korrekt zugeordnet. Das R^2 nach Nagelkerke beträgt 0,395 ($R^2_N = 0,395$).

Bei der Validierung des Regressionsmodells am Datensatz aus dem Kanton Schwyz wurden insgesamt 69% der Punkte (72 von 104) im Gebiet Präsenz bzw. Absenz richtig zugeordnet. Die falsch-positiven Prognosen – Anteil der Punkte, für die an den beobachteten Absenzpunkten fälschlicherweise Präsenz prognostiziert wurde – machen 40% (28 von 70) aus. Dementsprechend klassifiziert das Modell relativ grosse Bereiche aktueller Absenzfläche als Präsenzgebiete. Die falsch-negativen Prognosen – Anteil der Punkte, für die im Modell an den beobachteten Präsenzpunkten fälschlicherweise Absenz prognostiziert wurde – machen 12% (4 von 34 Punkten) aus: Nur wenige aktuelle Präsenzflächen wurden im Modell als Absenzflächen klassiert (Abbildung 2).

Für die Bewertung des Modells sind die Gütekriterien der Modellvalidierung im Testgebiet interessant. Der AUC-Wert zeigt mit 0,858 eine gute Modelldiskriminierung an. Cohen's Kappa κ nimmt einen Wert von 0,408 an, was einer deutlichen Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Prognose entspricht.

Die Vorkommenswahrscheinlichkeit p des Auerhuhns an einem beliebigen Punkt im Untersuchungsgebiet lässt sich mit den β -Werten aus Tabelle 2 und den aufgenommenen Variablen wie folgt berechnen:

$$p(\gamma = 1) = \frac{1}{1 + e^{-(4.586 + 1.130 \cdot \text{VAR_DG} - 1.198 \cdot \text{DG_MEAN} - 0.051 \cdot \text{SLOPE})}}$$

Tabelle 2: Variablen im logistischen Regressionsmodell.

β : Regressionskoeffizient; Sig.: Signifikanz der Variable im Modell (nach Likelihood-Ratio-Test).

Table 2: Variables in the logistic regression model.

β : Regression coefficient; Sig: Significance of the variable in the model (Likelihood-Ratio-Test).

Variable	β	Standardfehler	Sig.
Variabilität Deckungsgrad	1,130	0,210	0,000
Mittlerer Deckungsgrad	-1,198	0,229	0,000
Hangneigung	-0,051	0,018	0,004
Konstante	4,586	1,562	0,003

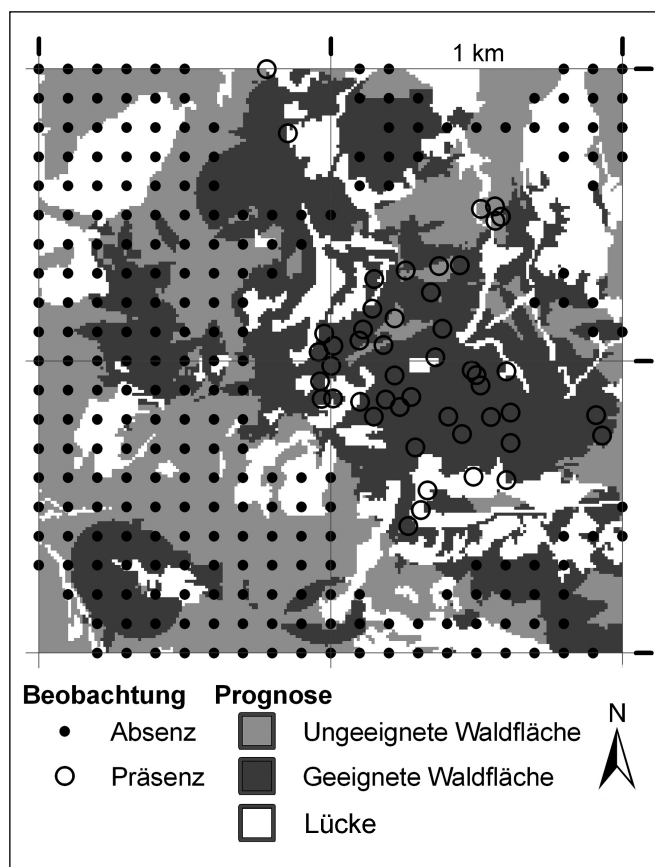


Abbildung 2: Modellvalidierung am Testgebiet (4 km²) im Kanton Schwyz, Alptal.

Vergleich der indirekten Auerhuhnnachweise (Kreise) mit den Resultaten des Regressionsmodells (graue Flächen). Auf eine genaue Angabe der Koordinaten der Fläche wurde bewusst verzichtet, um zusätzliche menschliche Störungen zu vermeiden.

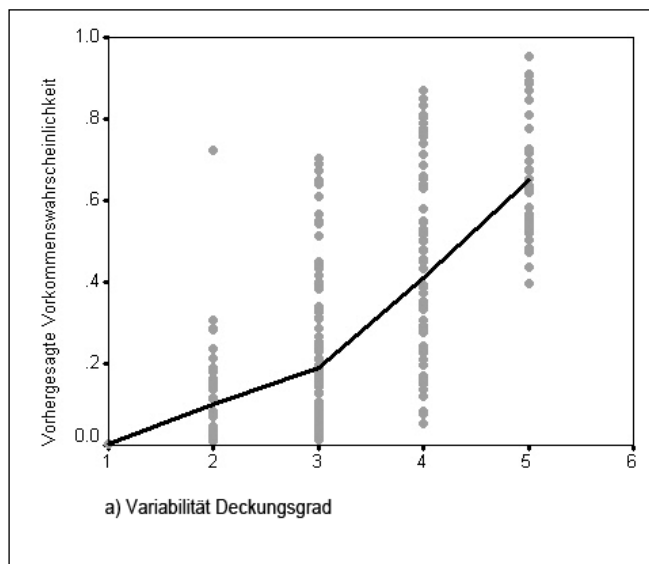
Figure 2: Model validation of the test area (4 km²) in the Alptal, Canton Schwyz.

Comparison between indirect evidence of capercaillie (circles) and the results of the regression model (dark-grey: suitable areas; light-grey: unsuitable areas). We did not specify the coordinates of the validation area to avoid further human disturbances at the site.

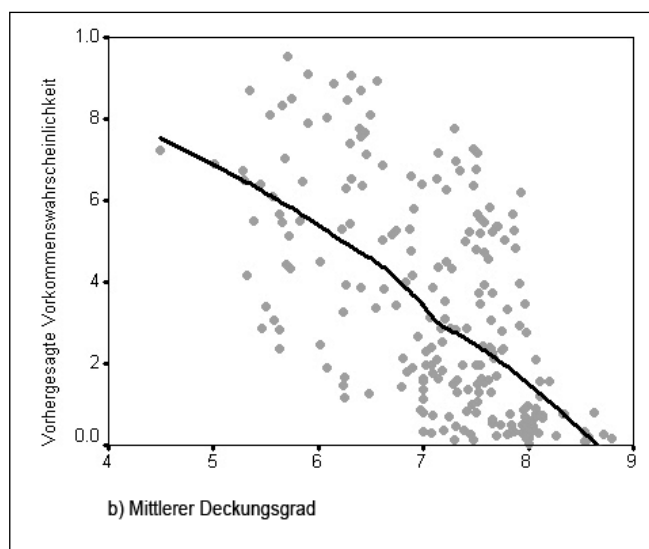
Anhand des Vorzeichens von β lässt sich abschätzen, welchen Einfluss die Variablen im logistischen Regressionsmodell auf die Vorkommenswahrscheinlichkeit des Auerhuhns ausüben:

- VAR_DG, $\beta = 1,130$: Je grösser die Variabilität des Deckungsgrades in der Umgebung eines Punktes ist, umso höher ist die vorhergesagte Vorkommenswahrscheinlichkeit des Auerhuhns an diesem Punkt (Abbildung 3a).
- DG_MEAN, $\beta = -1,198$: Je grösser der mittlere Deckungsgrad in der Umgebung eines Punktes ist, umso kleiner ist die vorhergesagte Vorkommenswahrscheinlichkeit des Auerhuhns an diesem Punkt (Abbildung 3b).
- SLOPE, $\beta = -0,051$: Je grösser die Hangneigung an einem Punkt ist, umso kleiner ist die vorhergesagte Vorkommenswahrscheinlichkeit des Auerhuhns an diesem Punkt (Abbildung 3c).

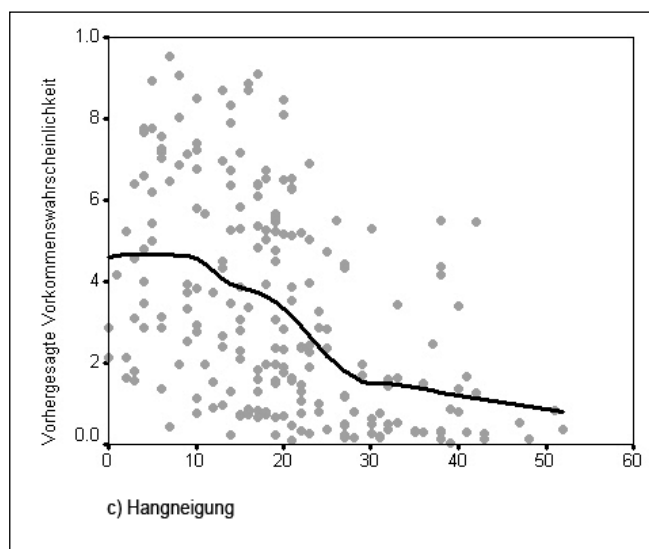
Für die Differenzierung in vorhergesagte Präsenz bzw. Absenz im Untersuchungsgebiet wählten wir einen Schwellenwert der Vorkommenswahrscheinlichkeit p von 0,5: Flächen mit Werten $p \geq 0,5$ gelten als geeignete Habitate, Flächen mit Werten $p < 0,5$ als ungeeignete Habitate. Unter Berücksichtigung dieser Annahme hat die geeignete Habitatfläche zwischen 1932/35 und 1960 um 55 ha (18 %) zugenommen und zwischen 1960 und 1999 um rund 70 ha (19 %) abgenommen



a) Variabilität Deckungsgrad



b) Mittlerer Deckungsgrad



c) Hangneigung

Abbildung 3: Einfluss der erklärenden Variablen im Regressionsmodell auf die vorhergesagten Vorkommenswahrscheinlichkeiten des Auerhuhns im Untersuchungsgebiet (Linien mit der Lowess-Methode gefittet).

a) Variabilität des Deckungsgrades (VAR_DG); b) Mittlerer Deckungsgrad (DG_MEAN); c) Hangneigung (SLOPE).

Figure 3: Influence of the explanatory variables in the regression model on the predicted probability of presence of capercaillie in the study area (lines fitted with Lowess method): a) variability of canopy cover (VAR_DG); b) mean canopy cover; (DG_MEAN); c) slope (SLOPE).

(Abbildung 4). Die Illustration der Resultate des Regressionsmodells (Abbildung 5) zeigt, dass sich die Habitataignung räumlich und zeitlich stark veränderte: Sowohl zwischen 1932/35 und 1960 als auch zwischen 1960 und 1999 haben grössere Waldflächen ihre Habitataignung für das Auerhuhn verloren. Zwischen 1932/35 und 1960 sind umfangreiche, neue geeignete Habitatflächen entstanden, von 1960 bis 1999 nur noch wenige kleine.

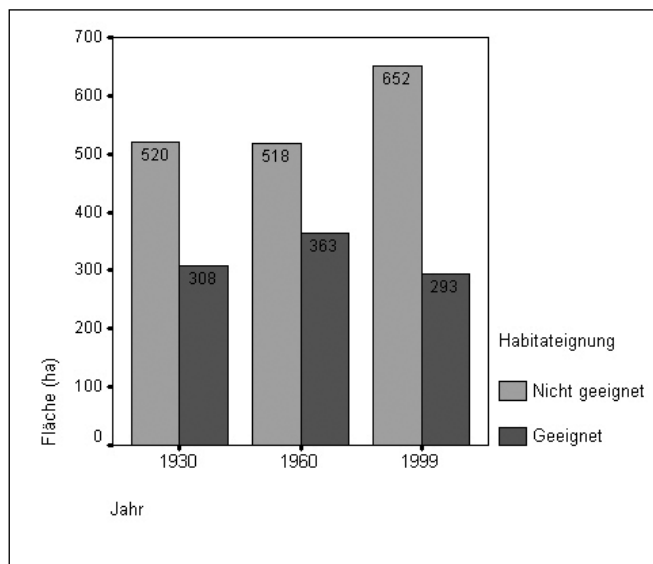


Abbildung 4: Zeitliche Entwicklung der geeigneten und nicht geeigneten Habitatflächen im Untersuchungsgebiet nach dem logistischen Regressionsmodell.

Figure 4: Temporal development of suitable (dark-grey) and unsuitable (light-grey) habitat areas in the study area according to the regression model.

4. Diskussion und Folgerungen

4.1. Gute Prognose der Präsenzflächen mit dem Regressionsmodell

Die Validierung am Testgebiet im Kanton Schwyz zeigte, dass nur wenige Auerhuhnnachweise der Spurentaxation ausserhalb der vom Modell als geeignet klassierten Waldflächen erbracht wurden (Anteil falsch-negative Prognosen 12%). Das Modell bildet damit die aktuell besiedelten Flächen in voralpinen Wäldern gut ab. Es klassiert aber eine grössere Fläche als geeignetes Habitat als vom Auerhuhn aktuell besiedelt ist (Anteil falsch-positive Prognosen 40%). In diesen Gebieten sind vermutlich Faktoren für die Absenz verantwortlich, welche in dieser Untersuchung nicht berücksichtigt werden konnten. Dazu gehören wohl neben der Zusammensetzung und Ausprägung der Bodenvegetation menschliche Störungen und die geringe Siedlungsdichte des Auerhuhns. Der Umstand, dass die Spurentaxationen im Winter durchgeführt wurden, wenn die Auerhühner das saisonal kleinste Streifgebiet nutzen (STORCH 1995), könnte diesen Effekt noch verstärkt haben. Denn im Sommer werden vermutlich noch weitere, vom Modell als geeignet klassierte Waldflächen genutzt.

Nach dem logistischen Regressionsmodell sind der mittlere Deckungsgrad, die Variabilität des Deckungsgrades und die Hangneigung für die Verbreitung des Auerhuhns im Untersuchungsgebiet verantwortlich. Die Präferenz für Wälder mit mittlerem Deckungsgrad wurde schon mehrfach nachgewiesen (EIBERLE 1976; GJERDE 1991; PICOZZI *et al.* 1992; STORCH 1993a; STORCH 1993b; SCHROTH 1994; BOLLMANN *et al.* 2005). Waldflächen mit mittlerem Deckungsgrad bieten den Auer-

hühnern bezüglich Nahrung und Deckung ideale Habitate: Hier sind Einzelbäume und Baumgruppen mit tiefen Kronenansätzen und starken Ästen (BOLLMANN *et al.* 2005) sowie eine durchgehende, üppige Bodenvegetation (EIBERLE 1976; PICOZZI *et al.* 1992; SCHROTH 1994) überdurchschnittlich vertreten. Ist der mittlere Deckungsgrad der rund sieben Hektar ($r = 150$ Meter) umfassenden Umgebung eines Standorts in einem Bereich von 40 bis 70 %, so ist eine relativ grosse Fläche mit hoher Habitatqualität vorhanden, und die Ansprüche des Auerhuhns können auf kleiner Fläche erfüllt werden (GJERDE 1991; STORCH 1993a; STORCH 1993b).

Die Variabilität des Deckungsgrades gibt an, wie viele verschiedene Deckungsgradstufen in der Umgebung eines Standorts vorhanden sind und kann als Indikator für die Strukturvielfalt der Fläche interpretiert werden: Bei hoher Variabilität des Deckungsgrades wechseln die Lichtverhältnisse am Boden kleinräumig. Je nach Lichteinfall und Bodentyp sind es andere Pflanzen, welche den Aspekt der Kraut- und Strauchvegetation bestimmen. Aufgrund der unterschiedlichen Ansprüche der Baumarten variieren auch Zusammensetzung und Ausprägung der Verjüngung je nach Lichteinfall. Je grösser diese Variabilität des Deckungsgrades ist, umso struktureicher ist die untersuchte Fläche. In einer struktureichen Fläche findet ein Auerhuhn Deckung (z.B. Jungwuchs in einem Altbestand) und Nahrung (z.B. Krautschicht in einem Bestand mit höherem Deckungsgrad und zu geringem Lichteinfall für eine Baumverjüngung, welche die Krautschicht verdrängen könnte) auf kleinstem Raum. Bei Untersuchungen in Südostnorwegen und Süddeutschland wurde beobachtet, dass Hennen im Vergleich zu Hähnen Präferenzen für dichtere Bestände zeigten (GJERDE 1991; STORCH 1993b). Ein Gebiet mit einer hohen Variabilität des Deckungsgrades kann solche geschlechterspezifischen Ansprüche erfüllen. Die positive Wirkung einer hohen Diversität beim Deckungsgrad sollte, bevor allgemeingültige Aussagen gemacht werden, mit weiteren Analysen erhärtet werden.

Das Auerhuhn besiedelt im Untersuchungsgebiet vor allem ebene und schwach geneigte Flächen. Gebiete mit Hangneigungen von mehr als 15° werden gemieden. Dieses Resultat steht im Einklang mit anderen Untersuchungen (EIBERLE 1976; STORCH 1993a; STORCH 1993b). Als Gründe dafür werden die beschränkte Begehrbarkeit steiler Lagen und das seltenere Vorkommen der Heidelbeere gegenüber Bergrücken und Hangkanten genannt (STORCH 1993b). Die bevorzugten Bergrücken und Hangkanten zeichnen sich wegen der Verlustlage bezüglich Wasser und Nährstoffen häufig durch natürlich lückigere Waldbestände aus (STEIGER 1994).

Die Resultate der vorliegenden Arbeit basieren auf der Analyse von Luftbildern. Diese Methode ermöglicht eine grobe Bewertung der Habitatqualität und ist insbesondere für ein grossflächiges Monitoring der Habitatsituation geeignet. An ihre Grenzen stösst die Methode, wenn kleine oder wegen des Kronendachs nicht sichtbare Lebensraumelemente betrachtet werden. Wir beabsichtigten zuerst, wie in vergleichbaren Untersuchungen (REIMOSER *et al.* 2003), die Häufigkeit und Verteilung solcher Lebensraumelemente aus Wirtschaftsplanen und Vegetationskartierungen zu erheben. Aufgrund des sehr heterogenen Materials (Vegetationskartierung) der drei am Untersuchungsgebiet beteiligten Kantone bzw. unzureichender Auflösung der Daten (Wirtschaftsplanen) musste von einer solchen Ergänzung abgesehen werden. Für eigene Feldaufnahmen im Rahmen der Diplomarbeit reichte die Zeit nicht aus. So konnten wir keine Angaben über die Struktur und Zusammensetzung der Bodenvegetation machen, welche wichtige Elemente im Auerhuhnhabitat darstellen.

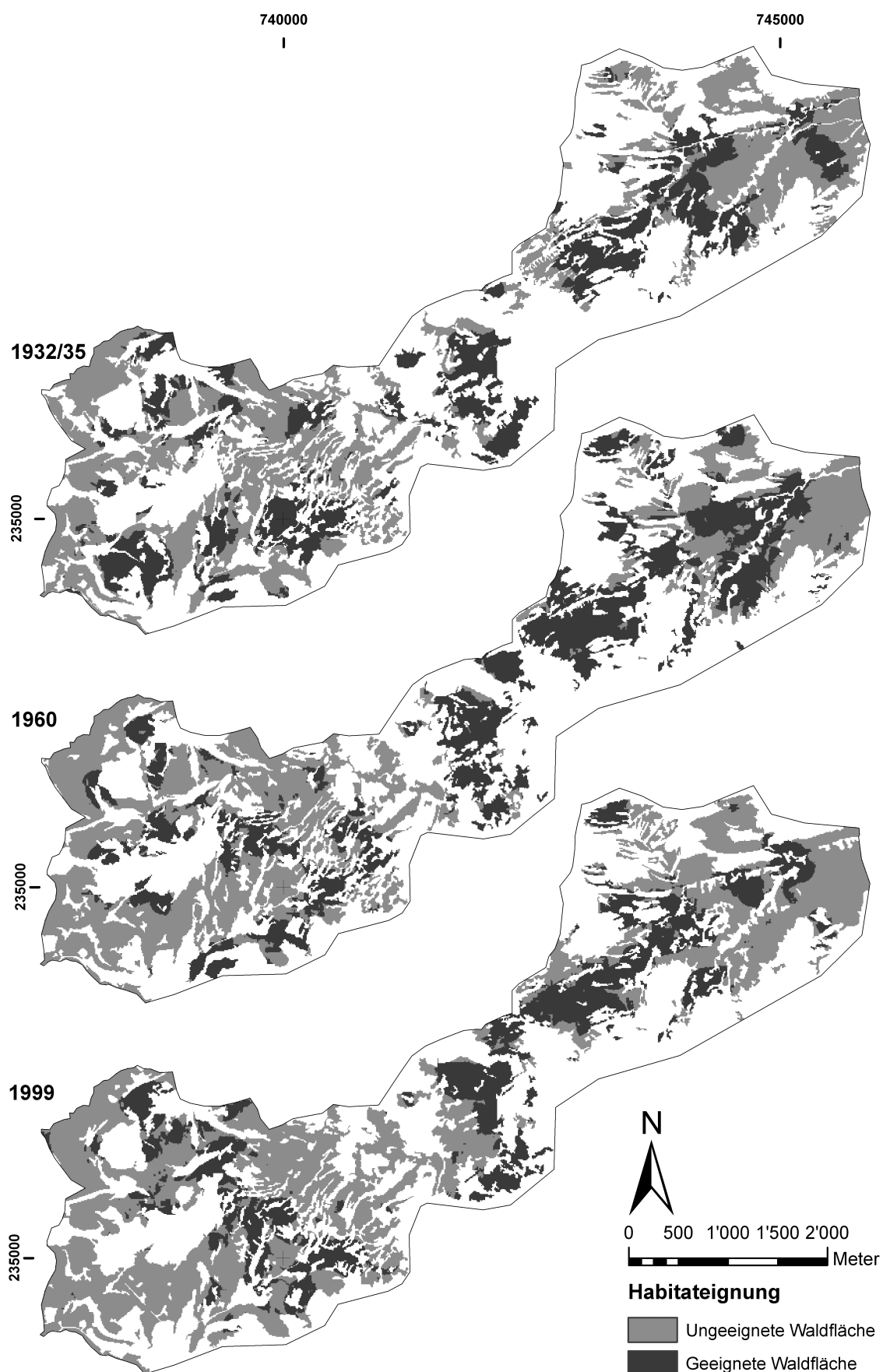


Abbildung 5: Entwicklung der Habitatqualität von 1932/35 bis 1999. Illustration der Resultate des logistischen Regressionsmodells mit Schwellenwert von $p = 0,5$.

Figure 5: Development of habitat quality between 1932/35 and 1999. Illustration of the results of the logistic regression model with threshold $p = 0,5$: suitable areas: dark-grey; unsuitable areas: light-grey.

4.2. Mehrere Faktoren beeinflussen die Auerhuhnverbreitung

Die geeignete Habitatfläche auf der Schwägalp hat sich gemäss unserem Modell über den gesamten Untersuchungszeitraum nur schwach verändert. Die leichte Abnahme alleine kann den sehr starken Rückgang des Auerhuhnbestandes nicht erklären. Faktoren, welche in dieser Untersuchung nicht berücksichtigt werden konnten, haben sich ebenfalls negativ auf den Auerhuhnbestand ausgewirkt. Vermutlich ist im Gebiet der Schwägalp eine Kombination der drei Faktoren Habitatverlust, Störungen und Prädation für den Rückgang der Auerhuhnpopulation verantwortlich (RUDMANN *et al.* 2001). Nur ein kleiner Teil der Fläche, die vom Regressionsmodell für 1999 als geeignet klassiert wurde, ist gegenwärtig vom Auerhuhn besiedelt. Wir vermuten, dass dieser hohe Anteil falsch-positiver Fläche heute viel grösser ist als zu den beiden früheren Zeitpunkten. In diesen prognostizierten Präsenzflächen könnten lokal wirkende Faktoren die Absenz bewirkt haben, wie z.B. die intensiv auftretenden menschlichen Störungen.

Die menschlichen Aktivitäten und die damit verbundenen Störungen der Wildtierpopulationen haben auf dem Gebiet der Schwägalp im vergangenen Jahrhundert stark zugenommen (MEIER 1996; RUDMANN 2001). Es handelt sich dabei einerseits um räumlich und zeitlich regelmässig auftretende Störungen wie z.B. Wandern. Mit einer gezielten Anlage des Wegnetzes können empfindliche Gebiete gemieden werden. Andererseits spielen auch schwierig vorhersagbare, vom Wegnetz unabhängig auftretende Störungen wie Schneeschuhlaufen auf der Schwägalp eine Rolle (WOLF 2003). Besonders im Sommer werden die Wälder um die Talstation der Säntisbahn touristisch intensiv genutzt. Untersuchungen im Französischen und Schweizer Jura zeigten, dass das Auerhuhn bei grosser Störungsfrequenz und -intensität trotz günstiger Habitatsituation aus solchen Wäldern verschwinden kann (LECLERCQ 1987b; LABIGAND & MUNIER 1989). Aus dem Vergleich von Landeskartenausgaben verschiedener Zeitpunkte im 20. Jahrhundert geht hervor, dass die Erschliessungsdichte zwischen 1930 und 1999 auch im Gebiet der Schwägalp stark zugenommen hat. Detaillierte Untersuchungen zum Einfluss dieser Zunahme auf die Verbreitung des Auerhuhns sind nicht vorhanden. Nach Beobachtungen von RUDMANN (2001) ist das Auerhuhn aus den meisten Gebieten auf der Schwägalp, in denen ein dichtes Wegnetz erstellt wurde und die damit menschlichen Störungen zugänglich sind, innerhalb weniger Jahre verschwunden.

Die Rolle der Prädation beim Bestandesrückgang ist unklar: Steinadler (*Aquila chrysaetos* L.), Habicht (*Accipiter gentilis* L.), Marder (*Martes martes*, *M. foina* Erxleben) und Fuchs (*Vulpes vulpes* L.) erbeuten manchmal Auerhühner. Die genannten Greifvögel (HALLER 1996; SCHMID *et al.* 1998) und der Fuchs (BREITENMOSER *et al.* 2000; GLOOR *et al.* 2001) konnten in der Schweiz in den letzten Jahrzehnten von einem ausgeprägten (Wieder-)Anstieg der Bestände profitieren. Entsprechend könnte der Verlust von Adultvögeln und von Gelegen in einigen Regionen der Schweiz zu einem zusätzlichen Problem für bodenbrütende Vogelarten wie das Auerhuhn geworden sein. Besonders in den stark fragmentierten und nährstoffreichen Landschaften der Voralpen, wo der Fuchs als eigentlicher Kulturfollower beste Lebensbedingungen vorfindet, ist möglicherweise die Prädation zu einem entscheidenden Faktor geworden (RUDMANN *et al.* 2001).

Aufgrund der Waldflächenzunahme von sieben Prozent steht dem Auerhuhn im Untersuchungsgebiet gegenwärtig mehr potenzieller Lebensraum zur Verfügung als zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Rund 30 ha der totalen Zunahme von 130 ha entfallen auf Moorflächen, welche entwässert und auf-

geforstet wurden. In solchen Fällen hat die Waldzunahme einen deutlich negativen Einfluss auf die Habitatqualität. Unberührte, lückig bestockte Moorflächen sind qualitativ wichtige Lebensraumelemente des Auerhuhns. Insbesondere spielen sie eine bedeutende Rolle bei der Jungenaufzucht (STEIN 1974; KLAUS *et al.* 1989). Entsprechend dürfte die Negativwirkung der Bewaldung der offenen Moorflächen für den Gesamtlebensraum des Auerhuhns weitaus grösser sein als der quantitative Anteil dieser Fläche (3% der Waldfläche 1999) im Untersuchungsgebiet.

Grenzlinien gelten als wichtige Strukturen in Auerhuhnhabitaten (STEIN 1974; KLAUS *et al.* 1989). Insbesondere Übergangszonen zwischen Wald und Mooren sowie zwischen Althölzern und Verjüngung bieten beste Lebensbedingungen, weil hier die Biotopansprüche auf kleinstem Raum erfüllt sind (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973; STEIN 1974; KLAUS *et al.* 1989). Die durchschnittliche Grenzlinienlänge pro Hektar hat im Untersuchungsgebiet von 1932/35 bis 1999 um 17% auf 296 Meter/ha abgenommen, wobei die grösste Änderung bei der Grenze Wald-Lücke zu verzeichnen ist. MÜLLER (1974) wies im Schwarzwald in besiedelten Gebieten Werte von mindestens 200 Meter/ha nach, macht aber keine Angaben über die Erhebungsmethode. Dadurch sind die Daten nicht direkt vergleichbar. Der Rückgang der Grenzlinienlänge dürfte aber mindestens für einen Teil des Bestandsrückgangs verantwortlich sein.

Die besondere Bedeutung von stufigen Beständen und lückigen Althölzern im Lebensraum des Auerhuhns (EIBERLE 1976; STORCH 1993b; SCHROTH 1994) konnte im Rahmen dieser Untersuchung nicht bestätigt werden. Der Anteil von Altbeständen und stufigen Beständen mit einem mittleren Deckungsgrad (40 bis 70%) hat auf der Schwägalp von 1932/35 bis 1999 zugenommen. Geeigneter Lebensraum wäre damit, gemessen an der Fläche solcher Bestände, häufiger geworden. In der gleichen Zeitspanne ist die Auerhuhnpopulation zusammengebrochen. Mit dem logistischen Regressionsmodell konnte keine Präferenz für die ältesten Bestandesklassen nachgewiesen werden. Der vermutete Zusammenhang zwischen dem Deckungsgrad eines einzelnen Bestandes und der Entwicklungsstufe konnte aber bestätigt werden (Korrelation nach Pearson: $p < 0,01$): Baum- und Althölzer weisen im Untersuchungsgebiet einen tieferen Deckungsgrad auf als jüngere Bestände. Bei den ausgeschiedenen Altbeständen im Untersuchungsgebiet handelt es sich nicht um Flächen der natürlichen Zerfallsphase, sondern mehrheitlich um rund 150-jährige Aufforstungen. Für die Schweizer Kulturlandschaft sind das relativ alte Waldentwicklungsphasen, für das Auerhuhn stellen diese Altbestände aber erst dann hochwertige Lebensräume dar, wenn das Kronendach durch forstliche Eingriffe oder während der natürlichen Zerfallsphase aufgelöst wird. Eine Präferenz für Althölzer im Untersuchungsgebiet erwarten wir darum in 100 bis 200 Jahren, wenn die Bestände mit 250 bis 300 Jahren im Laufe der natürlichen Waldentwicklung die Zerfallsphase erreicht haben.

4.3. Das Auerhuhn auf der Schwägalp: Heute und morgen

Auf der Schwägalp befindet sich nach dem Regressionsmodell mehr potenziell geeigneter Lebensraum für das Auerhuhn als gegenwärtig besiedelt ist. Für eine längerfristig überlebensfähige Population müssen neben dem aktuellen Kernlebensraum weitere Waldflächen dauerhaft besiedelt werden. Um dies zu ermöglichen, sind intensive Bestrebungen zur Förderung des Auerhuhnbestandes notwendig. Dazu gehören Massnahmen, welche die Qualität des besiedelten Lebensraumes erhalten oder verbessern: Lückige Waldstrukturen

sind zu erhalten oder, wo dichte Bestände dominieren, zu fördern. Der vermutete Einfluss von Störungen und Prädation sollte genauer geprüft werden. Falls sich dieser Einfluss bestätigt, sind auch Massnahmen zur Begrenzung dieser Faktoren zu treffen. Wegegebote machen in jedem Fall Sinn, weil damit der Einfluss der Störungen für viele empfindliche Arten reduziert werden kann. Für das Auerhuhn ist eine Besucherlenkung vor allem in Zeiten mit erhöhter Störungsempfindlichkeit sehr wichtig – im Frühjahr und Sommer während der Balz- und Brutzeit und im Winter. Die entsprechenden Bemühungen im Zusammenhang mit der Nutzung der Moorlandschaft Schwägalp (MEIER & RUDMANN 1999; WOLF 2003) sind sehr zu begrüßen.

Zusammenfassung

Die Bestände des Auerhuhns (*Tetrao urogallus* L.) haben in der Schweiz im Laufe des 20. Jahrhunderts stark abgenommen. Als wichtigste Ursache für diese Entwicklung gilt der Verlust geeigneter Habitats im hochmontanen und subalpinen Wald. Mit der Analyse von Luftbildern der Jahre 1932/35, 1960 und 1999 wurden die Veränderungen des Auerhuhnhabitats im Gebiet der Schwägalp (Gebiet nördlich des Säntis, Kantone AI, AR und SG) untersucht. Erfasst wurden die Entwicklungen der Waldfläche und auerhuhnrelevanter Waldstrukturvariablen. Eine Ergänzung mit Daten der Vegetationskartierungen bzw. von Wirtschaftsplänen war zwar vorgesehen, aufgrund der unterschiedlichen Datenquellen und der unzureichenden Auflösung der Daten aber nicht möglich. Die Variablen Deckungsgrad, Variabilität im Deckungsgrad und Hangneigung erklärten einen signifikanten Anteil der Varianz im Habitatmodell. Auerhuhn nachweise waren besonders häufig in Waldbeständen mit mittlerem Deckungsgrad, einer hohen Variabilität im Deckungsgrad und geringer Hangneigung. Zudem stellten wir eine Zunahme der Waldfläche und eine leichte Abnahme der potenziell geeigneten Habitatfläche fest. Diese Abnahme allein kann den Rückgang der Auerhuhnpopulation nicht erklären. Andere Faktoren, welche in dieser Untersuchung nicht quantifiziert wurden, müssen ebenfalls für den ausgeprägten Bestandsrückgang verantwortlich sein. Wir vermuten, dass im Gebiet der Schwägalp eine Kombination der drei Faktoren Habitatverlust, menschliche Störungen und Prädation den Rückgang der Auerhuhnpopulation bewirkt hat.

Résumé

Influence du développement des forêts à la Schwägalp au 20^e siècle sur l'habitat du grand tétras (*Tetrao urogallus* L.)

Les effectifs de grand tétras ont fortement diminué en Suisse au cours du 20^e siècle. La perte d'habitats appropriés dans les forêts de l'étage montagnard supérieur et subalpin est considérée comme la cause principale de ce déclin. Nous avons étudié les modifications de l'habitat du grand tétras dans la région de la Schwägalp (au nord du Säntis, cantons d'Appenzell Rhodes intérieures et extérieures et de Saint-Gall) en analysant des photographies aériennes des années 1932/1935, 1960 et 1999. Nos recherches se sont concentrées sur l'évolution de la surface forestière ainsi que sur les variables de la structure forestière ayant des répercussions sur le grand tétras. Il était certes prévu de compléter l'analyse à l'aide de données émanant de cartes de végétation et de plans de gestion, mais cela s'est révélé impossible en raison des sources de données disparates et de la résolution insuffisante des données. Le degré de

recouvrement, la variabilité du degré de recouvrement et la déclinivité expliquent une part significative de la variance dans notre modèle d'habitat. Les preuves de la présence de grands tétras étaient particulièrement fréquentes dans les peuplements forestiers caractérisés par un degré de recouvrement moyen, une grande variabilité du degré de recouvrement et une faible déclinivité. En outre, nous avons constaté une extension de la surface forestière et une légère réduction des surfaces constituant un habitat potentiellement adéquat. Cette réduction ne peut pas, à elle seule, expliquer le déclin observé de la population de grands tétras. D'autres facteurs, qui n'ont pas été analysés quantitativement dans cette étude, doivent également en être la cause. Nous supposons que dans la région de la Schwägalp, une combinaison des trois facteurs que représentent la perte d'habitat, les dérangements et la prédation expliquent le déclin des populations.

Traduction: JACQUES DOUTAZ

Summary

Forest development on the Schwägalp in the 20th century and its significance for the habitat of capercaillie (*Tetrao urogallus* L.)

Capercaillie populations declined significantly during the 20th century. The loss of suitable habitats in montane and subalpine forests is considered the main reason for this negative trend. Aerial photographs of 1932/35, 1960 and 1999 and a statistical model were used to analyse the changes in capercaillie habitat at the Schwägalp (a region north of the Säntis, cantons of AI, AR and SG). From these data sources we extracted information on changes in forest area and forest structure variables relevant for capercaillie. To supplement our study, we intended to use data from vegetation maps and forest management plans. Such data, however, were inconsistent or not available at the required small scale. The parameters degree of canopy cover, variability of canopy cover and slope explained a significant part of the variance in our habitat model. Evidence of the occurrence of capercaillie was frequent in forest stands with intermediate canopy cover, high variability of canopy cover and moderate slopes. We also found an increase in forest area and a slight loss of suitable habitat. This loss, however, cannot alone explain the decline of the capercaillie population at the Schwägalp. Other factors – not taken into account in this study – must have adversely affected the population. We suggest that the decline of capercaillie population has multifactorial causes and was driven by the loss of suitable habitats and increased incidences of human disturbances and predation.

Literatur

- BÄCHLER, E. 1915: Die Tierwelt St. Gallens. Städtische Lehrerschaft, St. Gallen, 65 S.
- BACKHAUS, K.; MUGGLESTONE, M.A.; BUCKLAND, S.T. 1996: An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* 33: 339–347.
- BOLLMANN, K.; KELLER, V.; MÜLLER, W.; ZBINDEN, N. 2002: Prioritäre Vogelarten für Artenförderungsprogramme in der Schweiz. *Ornithologischer Beobachter* 99: 301–320.
- BOLLMANN, K.; WEIBEL, P.; GRAF, R.F. 2005: An analysis of central Alpine capercaillie spring habitat at the forest stand scale. *Forest Ecology and Management* 215: 307–318.
- BOYCE, M.S.; VERNIER, P.R.; NIELSEN, S.E.; SCHMIEGELOW, F.K.A. 2002: Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281–300.
- BRASSEL, P.; BRÄNDLI, U.-B. 1999: Schweizerisches Landesforstinventar: Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Eidgenössische

- Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (Buwal), Birmensdorf, Bern, 442 S.
- BREITENMOSER, U.; MÜLLER, U.; KAPPELER, A.; ZANONI, R.G. 2000: Die Endphase der Tollwut in der Schweiz. Schweizer Archiv für Tierheilkunde 142, 8: 447–454.
- BÜRG, M. 1997: Waldentwicklung im 19. und 20. Jahrhundert. Veränderungen in der Nutzung und Bewirtschaftung des Waldes und seiner Eigenschaften als Habitat am Beispiel der öffentlichen Waldungen im Zürcher Unter- und Weinland. Diss. Nr. 12152, ETH Zürich, Zürich, 234 S.
- BÜTLER, L. 2003: Geschichtliche Rückblicke – Der lange Weg zu einer guten Waldwirtschaft im Kanton St. Gallen. Der St. Galler Wald im Wandel – Geschichte und Geschichten. Hrsg. vom St. Galler Forstverein, Buchs: 19–114.
- EIBERLE, K. 1976: Zur Analyse eines Auerwildbiotops im Schweizerischen Mittelland. Forstwiss. Cent.bl. 95: 108–124.
- FIELDING, A.H.; BELL, J.F. 1997: A Review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation 24: 38–49.
- FLÜCKIGER, P.F. 1999: Der Beitrag von Waldrandstrukturen zur regionalen Biodiversität. Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät Universität Basel, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf, Olten, 253 S.
- GJERDE, I. 1991: Cues in winter habitat selection by Capercaillie: I. Habitat characteristics. Ornis Scandinavica 22: 197–204.
- GLOOR, S.; BONTADINA, F.; HEGGLIN, D.; DEPLAZES, P.; BREITENMOSER, U. 2001: The rise of urban fox populations in Switzerland. Mammalian Biology 66, 3: 155–164.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N.; BAUER, K.M.; BEZZEL, E. 1973: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M., 699 S.
- GRAF, R.F. 2005: Analysis of Capercaillie Habitat at the Landscape Scale Using Aerial Photographs and GIS. Diss. ETH No.15999, ETH Zürich, Zürich, 143 S.
- HALLER, H. 1996: Der Steinadler in Graubünden – Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen. Der Ornithologische Beobachter, Beiheft 9: 167 S.
- HESS, R. 1997: Verbreitung des Auerhuhns im Kanton Schwyz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Schweizerische Vogelwarte, Sempach, 13 S.
- HOSMER, D.W.; LEMESHOW, S. 2000: Applied Logistic Regression. Wiley, New York, 375 S.
- KELLER, V.; ZBINDEN, N.; SCHMID, H.; VOLET, B. 2001: Rote Liste der gefährdeten Arten der Schweiz – Brutvögel. Schweizerische Vogelwarte, Bundesamt für Umwelt Wald und Landschaft (Buwal), Sempach, Bern, 57 S.
- KLAUS, S.; ANDREEV, A.V.; BERGMANN, H.-H.; MÜLLER, F.; PORKERT, J.; WIESNER, J. 1989: Die Auerhühner. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 276 S.
- KURKI, S.; HELLE, P.; LINDEN, H.; NIKULA, A. 1997: Breeding success of black grouse and capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. Oikos 79: 301–310.
- KURKI, S.; NIKULA, A.; HELLE, P.; LINDEN, H. 2000: Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. Ecology 81: 1985–1997.
- LABIGAND, G.; MUNIER, M. 1989: Grand Tétrés et tourisme hivernal, Historique d'une place de chant dans les Hautes Vosges. Cionia 13: 19–30.
- LECLERCQ, B. 1987a: Ecologie et dynamique des populations du Grand Tétrés (*Tetrao urogallus* L.) dans le Jura français. Thèse. Université de Bourgogne, Dijon, 85 S.
- LECLERCQ, B. 1987b: Influence des mode de gestion forestière passés sur la gestion actuelle et la structure des forêts de montagne ainsi que sur leurs peuplements en Grand Tétrés. Gibier Faune Sauvage num. spéc.
- MARCSTRÖM, V.; KENWARD, R.E.; ENGREN, E. 1988: The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. Journal of Animal Ecology 57: 859–872.
- MEIER, R. 1996: Landwirtschaft und Tourismus in der Moorlandschaft Schwägalp: Auswirkungen unterschiedlicher Nutzungen auf Flora, Fauna und Landschaft. 222 S.
- MEIER, R.; RUDMANN, F. 1999: Entflechtung ausgewählter Nutzungskonflikte – Fallbeispiel Moorlandschaft Schwägalp. Handbuch Moorschutz in der Schweiz, Buwal, Bern, 14 S.
- MOLLET, P.; BADILATTI, B.; BOLLMANN, K.; GRAF, R.F.; HESS, R.; JENNY, H.; MULHAUSER, B.; PERRENOUD, A.; RUDMANN, F.; SACHOT, S.; STUDER, J. 2003: Verbreitung und Bestand des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz 2001 und ihre Veränderungen im 19. und 20. Jahrhundert. Ornithologischer Beobachter 100: 67–86.
- MOSS, R.; OSWALD, J.; BAINES, D. 2001: Climate change and breeding success: decline of capercaillie in Scotland. Journal of Animal Ecology 70: 47–61.
- MÜLLER, F. 1974: Die wichtigsten Ergebnisse 10jähriger Auerwild-Forschung im hessischen Bergland. Allgemeine Forst Zeitschrift 29: 834–836.
- OTTO, H.-J. 1994: Waldökologie. Ulmer, Stuttgart, 391 S.
- PICOZZI, N.; CATT, D.C.; MOSS, R. 1992: Evaluation of capercaillie habitat. Journal of Applied Ecology 29: 751–762.
- PICOZZI, N.; MOSS, R.; KARTLAND, K. 1999: Diet and survival of capercaillie *Tetrao urogallus* chicks in Scotland. Wildlife Biology 5: 11–23.
- RAETY, M. 1979: Effect of highway traffic on tetraonid densities. Ornis Fennica 56: 169–170.
- REIMOSER, D.; DUSCHER, A.; STERNBACH, E.; ERBER, J. 2003: Digitale Ausscheidung potentieller Auerwildgebiete in den Forst- und Domänenwäldern Südtirols. Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie, Veterinärmedizinische Universität Wien, Landesbetrieb für Forst- und Domänenverwaltung der Autonomen Provinz Bozen, Südtirol, Wien. 86 S.
- ROLSTAD, J.; WEGGE, P. 1989: Capercaillie populations and modern forestry – a case for landscape ecological studies. Finnish Game Research 46: 43–52.
- RUDMANN, F. 2001: 26 Jahre Auerhuhnschutz im Forstkreis Toggenburg, Kanton St. Gallen. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 152, 7: 305–311.
- RUDMANN, F. 2003: Naturschutz und natürliche Abläufe – Das Auerhuhn in der Ostschweiz. Der St. Galler Wald im Wandel – Geschichte und Geschichten. Hrsg. vom St. Galler Forstverein, Buchs: 206–214.
- RUDMANN, F.; MEILE, P.; KNÜSEL, F.; SOMMERHALDER, R. 2001: Raufusshühner im Appenzellerland: Vorkommen, Bestandesentwicklung und Schutzmassnahmen. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 152, 7: 295–304.
- SACHOT, S.; LECLERCQ, B.; MONTADERT, M. 2002: Population trends of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Jura mountains between 1991 and 1999. Biological Conservation 112: 373–382.
- SACHS, L. 1999: Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. Springer, New York, 881 S.
- SCHMID, H.; LUDER, R.; NAEF-DAENZER, B.; GRAF, R.; ZBINDEN, N. 1998: Schweizer Brutvogelatlas: Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach, 547 S.
- SCHRÖDER, B. 2000: Zwischen Naturschutz und Theoretischer Ökologie: Modelle zur Habitateignung und räumlichen Populationsdynamik für Heuschrecken im Niedermoor. PhD-Thesis, Braunschweig, 202 S.
- SCHROTH, K.-E. 1994: Zum Lebensraum des Auerhuhns (*Tetrao urogallus* L.) im Nordschwarzwald. Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg 178: 133.
- SCHULER, A. 1998: Wald- und Forstgeschichte (Skript zur Vorlesung 60–316). Professur Wald- und Forstgeschichte, ETH Zürich, Zürich, 148 S.
- SPIDSSØ, T.K.; STUEN, O.H. 1988: Food selection by capercaillie chicks in southern Norway. Canadian Journal of Zoology 66: 279–283.
- STEIGER, P. 1994: Wälder der Schweiz – Vielfalt der Waldbilder und Waldgesellschaften der Schweiz. Ott Verlag, Thun, 361 S.
- STEIN, J. 1974: Die qualitative Beurteilung westdeutscher Auerhuhnbiootope unter besonderer Berücksichtigung der Grenzlinienwirkung. Allgemeine Forst Zeitschrift 29: 837–839.
- STORCH, I. 1993a: Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important? Oecologia 95: 257–265.
- STORCH, I. 1993b: Patterns in strategies of winter habitat selection in alpine capercaillie. Ecography 16: 351–359.

- STORCH, I. 1995: Annual home ranges and spacing patterns of capercaillie in central Europe. *Journal of Wildlife Management* 59: 392–400.
- STORCH, I. 1997: The importance of scale in habitat conservation for an endangered species: The capercaillie in central Europe. *Wildlife and Landscape ecology: Effects of pattern and scale*. J.A. Bissonette, Springer, New York: 310–330.
- STORCH, I. (Ed.) 2000: Grouse: Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004., WPA/BirdLife/SSC Grouse Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and the World Pheasant Association, Reading, UK. 112 S.
- STORCH, I. 2001: Capercaillie. BWP Update. *The Journal of Birds in the Western Palearctic* 3: 1–24.
- SUMMERS, R.W.; GREEN, R.E.; PROCTOR, R.; DUGAN, D.; LAMBIE, D.; MONCRIEFF, R.; MOSS, R.; BAINES, D. 2004: An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of capercaillie and black grouse. *Journal of Applied Ecology* 41: 513–525.
- VON HESSBERG, A.; BEIERKÜHNLEIN, C. 2000: Vegetationsstrukturen in den Habitaten des Auerhuhns *Tetrao urogallus* im Fichtelgebirge. *Ornithologischer Anzeiger* 39: 159–174.
- WOLF, B. 2003: Runder Feldtisch vom 27. November 2002 in Urnäsch. Arbeitsgemeinschaft für den Wald AfW, Bitsch. 18 S.
- ZEILER, H. 2001: Auerwild – Leben. Lebensraum. Jagd. Österreichischer Jagd- und Fischerei-Verlag, Wien, 236 S.

Autoren

BEAT FRITSCHÉ, dipl. Forsting. ETH, Professur Waldökologie, ETH Zürich, CHN G 76.2, 8092 Zürich. E-Mail: beat.fritsche@env.ethz.ch.

Dr. KURT BOLLMANN, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf. E-Mail: kurt.bollmann@wsl.ch.

Dr. ROLAND F. GRAF, UFZ Umweltforschungszentrum, Departement ökologische Systemanalyse, PF 500135, DE-04301 Leipzig. E-Mail: roland.graf@ufz.de.

Prof. Dr. HARALD BUGMANN, Waldökologie, ETH Zürich, CHN G 76.1, 8092 Zürich. E-Mail: harald.bugmann@env.ethz.ch.