

Ansprüche des Auerhuhns an die Landschaft und das Waldbestandsmosaik

Roland F. Graf und Kurt Bollmann



GRAF, R. F. & K. BOLLMANN (2008): Western Capercaillie habitat at different spatial scales. *Ornithol. Beob.* 105: 33–43.

Past actions to stop the decline of Western Capercaillie *Tetrao urogallus* may have failed because they concentrated on improving forest structure in single stands. Important population processes, however, act at much larger scales. We investigated Capercaillie habitat at different spatial and temporal scales, with the main aim to identify the factors that affect Capercaillie populations at the larger scales of forest stand mosaics and entire landscapes. At the landscape scale, we developed a habitat model that identified presently and historically occupied habitats successfully. This model has then been used for spatial priority setting in the Swiss Capercaillie action plan and as a spatial basis for analyzing large-scale (meta-)population dynamics. At the scale of forest stand mosaics, we found a clear positive relationship between Capercaillie population trend and the amount of open forest: the more open forest, the higher the chance for finding a stable population. Therefore, actions for habitat improvement have to be coordinated also at the scale of stand mosaics. Information on forest structure derived from new remote sensing data may help to assess and monitor habitat suitability on large enough areas in the future. Our results emphasize the importance of the large spatial scales for the development of Capercaillie populations. Also, we provide methods and tools that allow to incorporate multi-scale habitat requirements of Capercaillie in conservation concepts.

Roland F. Graf, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH–8903 Birmensdorf; gegenwärtige Adresse: Zürcher Hochschule für Angewandte Wissenschaften ZHAW, WILMA, Grüental, Postfach 335, CH–8820 Wädenswil, E-mail: roland.graf@alumni.ethz.ch; Kurt Bollmann, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH–8903 Birmensdorf, E-Mail kurt.bollmann@wsl.ch

Der Lebensraumverlust ist weltweit der wichtigste Faktor für das Aussterben von Tierarten. Auch beim Auerhuhn gilt der Verlust an geeignetem Lebensraum als Hauptursache für den Rückgang in Mitteleuropa. Das Auerhuhn ist ein Lebensraumspezialist mit hohen Ansprüchen. Es benötigt lichte, lückige Nadel- oder Nadelmischwälder mit üppiger Krautschicht, die im idealen Fall von Beersträuchern dominiert ist. Solche Wälder sind in Mitteleuropa selten geworden. Entsprechend konzentrierten

sich frühere Projekte zur Förderung des Auerhuhns weitgehend auf die forstliche Aufwertung von Waldflächen. Diese Förderungsmassnahmen konnten den Rückgang des Auerhuhns jedoch nicht stoppen, möglicherweise weil sie zu kleinräumig und nicht räumlich koordiniert erfolgten.

Traditionell galten die Auerhühner als sehr ortstreu mit beschränkten Raumansprüchen (Müller 1974, Storch 1997). Telemetriestudien in Skandinavien und in Mitteleuropa haben je-

doch gezeigt, dass jedes Individuum ein jährliches Streifgebiet von 1 bis 10 km² nutzt (z.B. Wegge & Larsen 1987, Storch 1995, Thiel 2007) – eine Fläche, die in der Regel ein Mosaik von Waldbeständen umfasst. Das Auerhuhn ist also eine Art, die hohe Ansprüche an die Qualität des Lebensraums stellt und gleichzeitig einen grossen Raumbedarf hat. Um solche Arten effizient zu fördern, ist ein multi-skalares Habitatkonzept notwendig (Storch 1997). Was heisst das? Am Beispiel des Auerhuhns werden die Lebensraumsprüche auf drei räumlichen Ebenen beschrieben (Storch 2003b): Auf der Ebene des Waldbestandes braucht es eine günstige Waldstruktur – lichte, lückige Nadel- oder von Nadelbäumen dominierte Mischwälder mit einer üppigen Krautschicht (z.B. Schroth 1992, Storch 1993, Bollmann et al. 2008). Solche Strukturen müssen auf der Ebene eines Streifgebietes (Waldbestandsmosaik) in genügender Häufigkeit vorkommen (Storch 2003a, b). Schliesslich muss die Landschaft möglichst grossflächig zusammenhängende Waldgebiete aufweisen, die einer langfristig überlebensfähigen Population Platz bieten (Storch 1999; Suchant 2002). Die Ansprüche des Auerhuhns

auf der Ebene Waldstruktur wurden in der Vergangenheit intensiv erforscht, eher wenig wurde bisher auf den Ebenen des Bestandsmosaiks und der Landschaft investiert. Entsprechend konzentrierten wir uns vorwiegend auf die Raumskalen Landschaft und Bestandsmosaik (Graf 2005). Unsere Arbeit hatte zum Ziel, diejenigen Faktoren zu identifizieren und zu quantifizieren, welche das Vorkommen des Auerhuhns auf den verschiedenen räumlichen Ebenen beeinflussen. Wir fragten uns, wie günstiges Habitat auf den verschiedenen Ebenen mit möglichst geringem Aufwand erfasst werden kann. Zudem interessierten uns die Konsequenzen für die Auerhuhnförderung in der Praxis.

Ebene Landschaft: Lebensraumpotenzial in der Schweiz

Für die nationale und kantonale Koordination der Auerhuhnförderung ist es wichtig, jene Flächen zu kennen, die als Habitat für das Auerhuhn in Frage kommen. Deshalb untersuchten wir, wie potenziell geeignetes Auerhuhnhabitat über ein Set von landschaftsökologischen Variablen bestimmt werden kann.

Mit statistischen Habitatmodellen studierten wir die Beziehung zwischen dem Vorkommen des Auerhuhns und der Landschaftsstruktur. Um einheitliche Resultate für die ganze Schweiz zu bekommen, nutzten wir ein Set von 30 Landschaftsvariablen im Rasterformat, welche alle von flächendeckend verfügbaren GIS-Datensätzen abgeleitet wurden. Als abhängige Variable verwendeten wir Präsenz-Absenz-Daten des Auerhuhns aus den nordöstlichen Vor-alpen und dem Kanton Graubünden. Um die Raumsprüche des Auerhuhns in den Modellen zu berücksichtigen, bereiteten wir alle Variablen mit der «moving window»-Technik für verschiedene räumliche Ebenen (Fenstergrößen) auf (Graf et al. 2005). Für die Variable der Waldverfügbarkeit beispielsweise heisst das, dass wir für jede Rasterzelle den Anteil Wald im Umkreis von verschiedenen Radien berechneten (Radien von 100 bis 1900 m). Aufgrund von univariaten Analysen ermittelten wir dann die am besten erklärende Fenstergrösse und verwendeten diese für das multivariate Modell.

Tab. 1. Variablen im multivariaten Habitatmodell (Graf et al. 2005). Der Typ der Beziehung zwischen der Auerhuhn-Präsenz und den Variablen ist angegeben als positiv (steigende Wahrscheinlichkeit für Auerhuhn-Präsenz mit steigendem Variablenwert), negativ (steigende Wahrscheinlichkeit mit sinkendem Variablenwert) und unimodal (optimaler Bereich). Im unimodalen Fall (Mittlere Junitemperatur) wurde auch die quadrierte Variable ins Modell integriert, was zu einer typischen Optimumskurve führte (s. Abb. 1). – *Variables included in the multivariate habitat model (Graf et al. 2005). The response type is given as positive, negative and unimodal. We simulated a unimodal relation by including also the squared term of the variable.*

Variable	Beste Skala (ha)	p	Beziehung
Waldverfügbarkeit	253	<0,001	positiv
Mittlere Junitemperatur	1	<0,001	unimodal
Topographie	1	<0,001	positiv
Neigung	13	<0,001	negativ
Moorverfügbarkeit	529	<0,001	positiv
Nadelwald	1	0,033	positiv

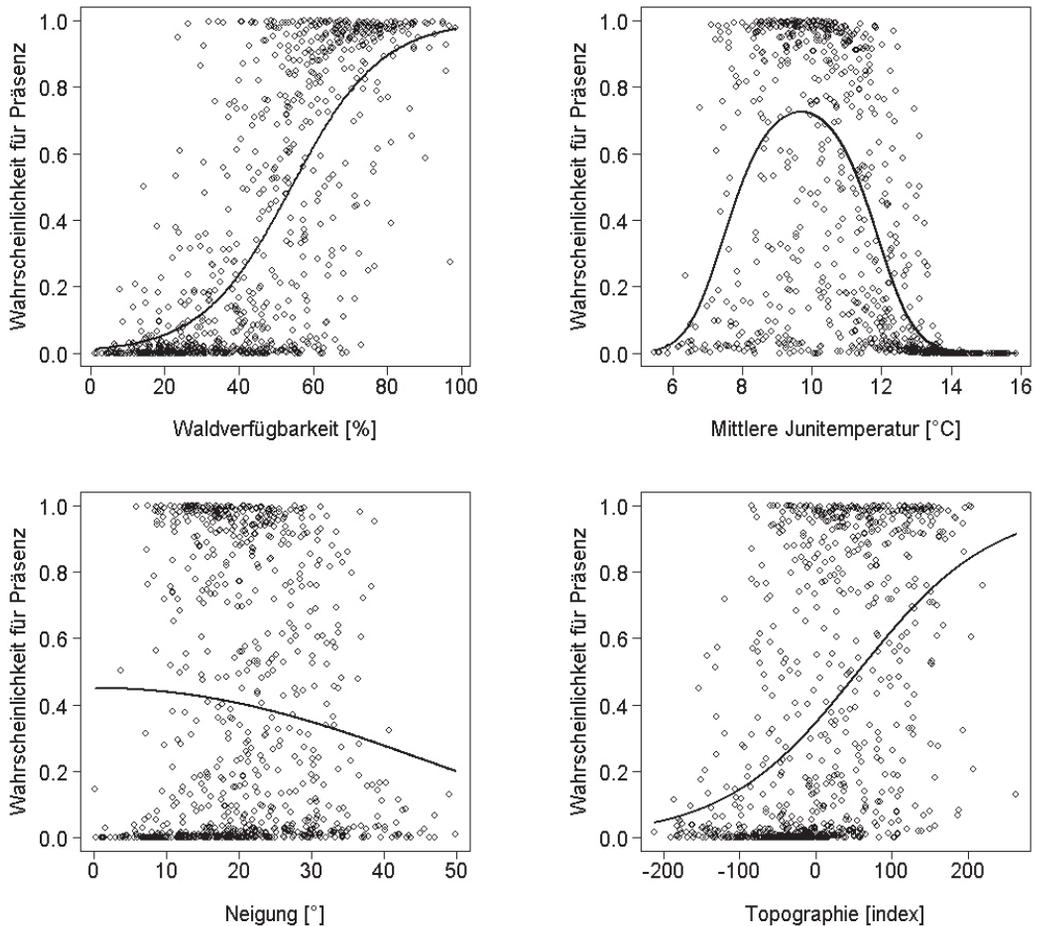


Abb. 1. Beziehung der Wahrscheinlichkeit für Auerhuhn-Präsenz mit ausgewählten wichtigen Landschaftsvariablen. Die Punktwolke basiert auf dem multivariaten Habitatmodell, bei dem jede Variable auf einer bestimmten räumlichen Ebene eingeflossen ist (Graf et al. 2005). Die Kurven repräsentieren die Beziehungen der Auerhuhn-Präsenz mit den einzelnen Variablen gemäss dem univariaten logistischen Regressionsmodell. – *Relation of Capercaillie presence to important landscape variables. The points are based on the multivariate habitat model that included each variable at a specific spatial scale (Graf et al. 2005). The curves represent the relation of Capercaillie presence to the variables as simulated by the univariate logistic regression model.*

Über einen Kollinearitätstest, Variablenselektion und einen Plausibilitätstest reduzierten wir das Variablenset, so dass ein übersichtliches Habitatmodell mit sechs Variablen resultierte (Tab. 1). Diese Methoden sind in Graf (2005) und Graf et al. (2005, 2006) ausführlich beschrieben.

Das Habitatmodell beschreibt die Beziehung des Auerhuhnvorkommens (Wahrscheinlichkeit für Auerhuhn-Präsenz) mit den Land-

schaftsvariablen und kann für einzelne Variablen graphisch dargestellt werden (Abb. 1). Je mehr Wald vorhanden ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen des Auerhuhns. Auf dem Gradienten der mittleren Junitemperatur liegt das Optimum des Auerhuhns bei etwa 10 °C. Sehr steile Flächen sind weniger oft besiedelt als flachere. Oberhänge, Kreten und Rücken (Topographie-Index positiv; Abb. 1) sind mit grösserer Wahrscheinlich-

keit besiedelt als Tallagen, Mulden und Senken (Topographie-Index negativ).

Im GIS wendeten wir das Habitatmodell auf die ganze Fläche der Schweiz an und testeten es mit unabhängigen Daten aus dem Jura. Zur vereinfachten Darstellung wurden die Vorhersagewerte in zwei Kategorien eingeteilt: vorhergesagte Präsenz (Wahrscheinlichkeit $\geq 0,5$) und Absenz (Wahrscheinlichkeit $< 0,5$). Daraus resultiert eine Karte mit dem potenziellen Habitat für das Auerhuhn (Abb. 2), welche die aktuellen und historischen (ca. 1970) Vorkommen des Auerhuhns sehr gut abbildet.

Die grossflächige Verteilung des potenziellen Habitats erklärt teilweise die Populationsentwicklung des Auerhuhns in der Schweiz. Grosse Flächen mit potenziellem Habitat, die

mit anderen potenziell günstigen Habitaten vernetzt sind, weisen heute eher eine lokale Auerhuhn-Population auf als kleine, fragmentierte potenzielle Habitate (Graf 2005, Bollmann & Graf 2008). Im Jura (Region 1) befinden sich die grossflächig zusammenhängenden Habitate im Westen, wo heute noch die besten Populationen zu finden sind (Mollet et al. 2003). Im Osten des Juras sind die potenziellen Habitate fragmentiert und die Bestände sind in den letzten Jahrzehnten stark zurückgegangen. In den westlichen Voralpen (Region 2) befinden sich die grossen Potenzialgebiete nahe beim Mittelland, so dass die Gebiete stark durch Freizeitaktivitäten beansprucht sind – möglicherweise einer der Gründe für den starken Populationsrückgang in diesen Gebieten. Im Gegensatz

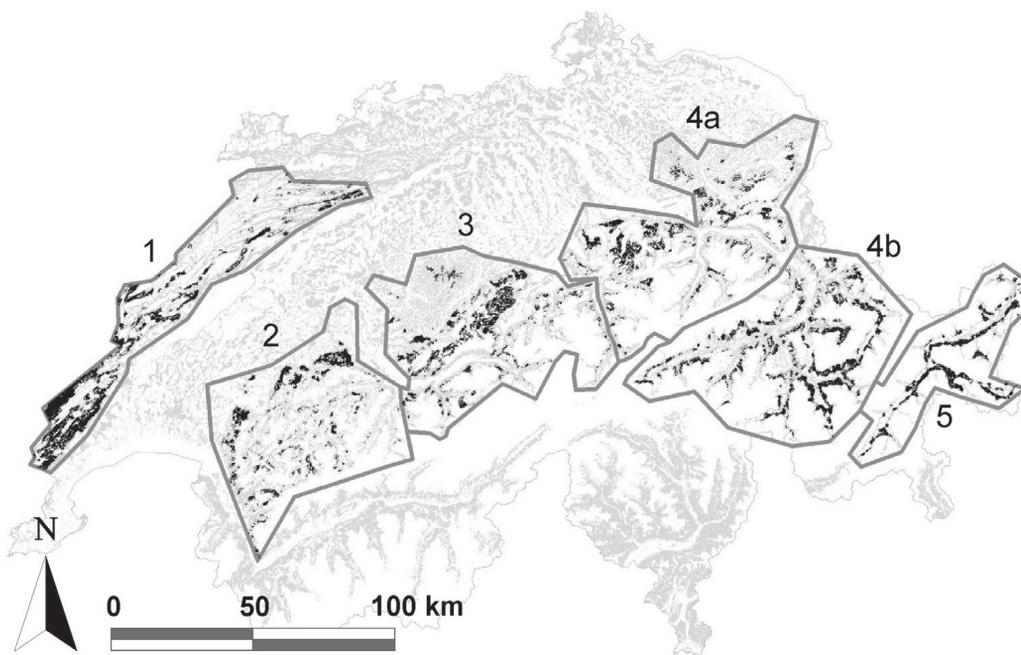


Abb. 2. Verteilung des potenziellen Auerhuhnlebensraums (schwarz) in den fünf Auerhuhn-Regionen der Schweiz (Mollet et al. 2003); der potenzielle Lebensraum ist definiert als diejenigen Flächen, die im multivariaten statistischen Habitatmodell einen Eignungswert von mindestens 0,5 aufweisen. Die übrigen Waldflächen haben eine Eignung unter 0,5 und werden als ungeeignet angesehen (hellgrau). Das Modell sagte auch für die Gebiete ausserhalb der Auerhuhnregionen einen gewissen Anteil an Lebensraumpotenzial für das Auerhuhn voraus (z.B. für Jura, Wallis, Nordtessin, Bündner Südtäler; Flächen nicht eingefärbt). Tatsächlich weisen diese Flächen für das Auerhuhn günstigen Lebensraum aus; dass Wallis und Nordtessin heute nicht besiedelt sind, hängt jedoch mit der grossräumigen Populationsentwicklung zusammen. – *Distribution of potential Capercaillie habitat (black) and other forests (light grey) within the five Capercaillie regions of Switzerland; potential habitat was defined as pixels with a predicted probability of Capercaillie presence of at least 0.5.*

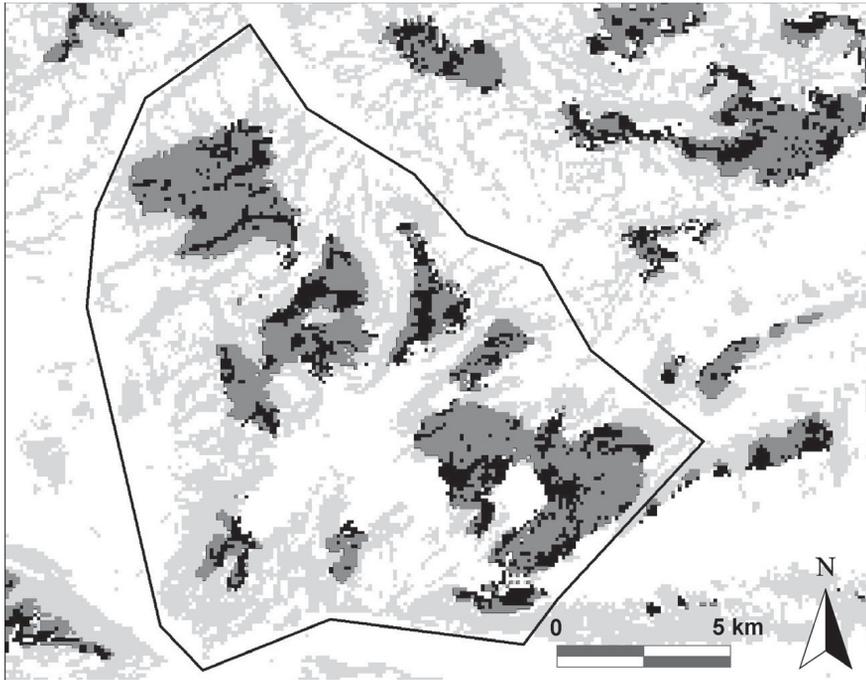


Abb. 3. Verteilung von potenziell für das Auerhuhn geeigneten Flächen innerhalb (dunkelgrau) und ausserhalb (schwarz) des Waldes in einem ausgewählten Gebiet der Voralpen (Kanton St. Gallen, Speer und Umgebung). Die potenziell geeigneten Flächen ausserhalb des Waldes machen 9 % der gesamten Fläche aus und entsprechen der Hälfte der potenziell geeigneten Waldfläche. Diese Flächen könnten im Zuge von Landnutzungs- und Klimaänderungen für die zukünftige Förderung des Auerhuhns interessant werden. – *Distribution of potential Capercaillie habitat within (dark grey) and outside (black) the forest in a representative area of the northern Pre-Alps. The potential Capercaillie habitat outside forests account for 9 % of the entire area and for about 50 % of the potentially suitable forest area.*

dazu weisen die zentralen und östlichen Voralpen (Regionen 3 und 4a) grosse Potenzialgebiete mit vergleichsweise grossen Vorkommen auf, die wenigstens teilweise gegen das Mittelland gepuffert sind (z.B. Napfgebiet als Puffer für den Kanton Obwalden). In den östlichen Zentralalpen (Regionen 4b und 5) sind grossflächig zusammenhängende Potenzialgebiete vorhanden, wo die Auerhuhnbestände teilweise stabil geblieben sind. Kombiniert mit Daten zur aktuellen und historischen Verbreitung diene diese Karte als räumlich explizite Basis für die Regionaldossiers im Aktionsplan (Mollet et al. 2008).

Grossflächige Habitatmodelle ermöglichen zudem, potenziell geeignete Habitate zu identifizieren, welche heute nicht mit Wald bestockt sind. Besonders in den Voralpen liegen grosse

Flächen mit Habitatpotenzial ausserhalb des Waldes (Abb. 3). Solche Flächen können aus zwei Gründen für das Auerhuhn wichtig sein: Erstens nutzen Auerhühner während der Jungenaufzucht, aber auch später, offene, an Wald grenzende Flächen, welche ein gutes Insektenangebot oder nahrhafte Blüten, Beeren und Samen aufweisen. Zweitens können offene Flächen im Zuge sich verändernder Landnutzung für das Auerhuhn bedeutend werden. Heute alpwirtschaftlich genutzte Flächen bedecken grosse Gebiete, welche aufgrund der Topographie, Höhenlage und Bodeneigenschaften für das Auerhuhn optimal geeignet wären (Abb. 3). Entsprechend sollten sich Bestrebungen zur Förderung des Auerhuhns nicht nur auf das heutige Waldgebiet beschränken.

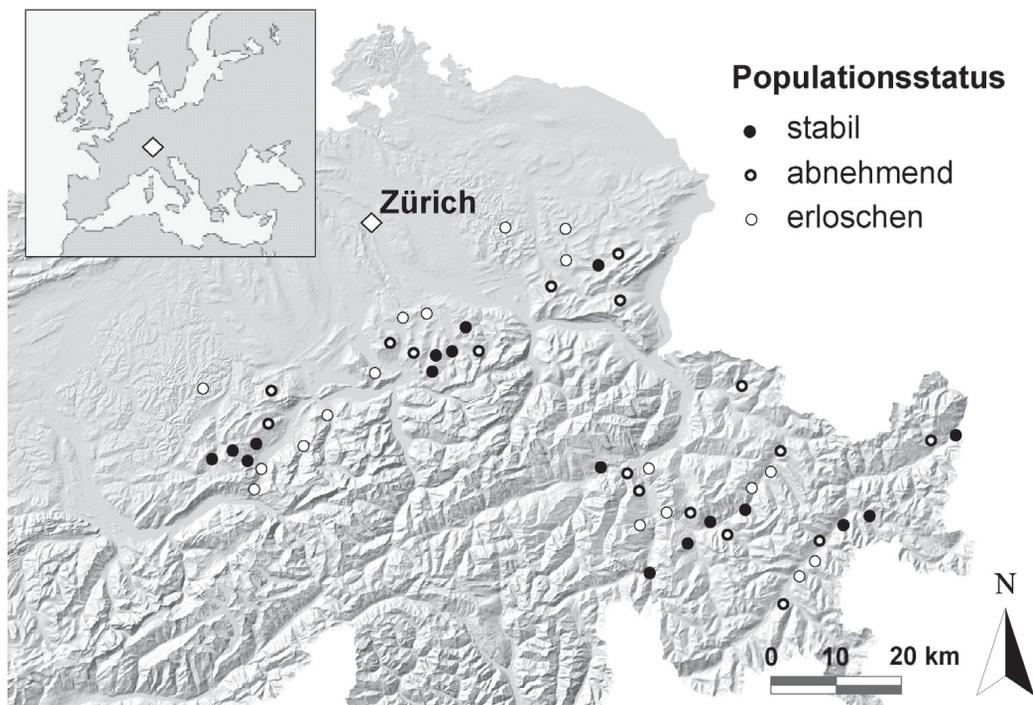


Abb. 4. Lokalisierung der 52 Untersuchungsgebiete à 5 km² in den nördlichen Voralpen sowie den östlichen Zentralalpen (Kanton Graubünden). Jedes Gebiet repräsentiert eine der Kategorien stabil, abnehmend und erloschen (resp. ohne gesicherte Reproduktionshinweise) gemäss dem Bestandestrend der lokalen Auerhuhnpopulation. Als Datengrundlage dienten die drei nationalen Inventare von 1970, 1985 und 2001 (Mollet et al. 2003). – *Map with the 52 study plots in the northern Pre-alps and the eastern Central Alps. The plots represent the three population trends stable, declining and extinct. We identified the population trend by using the three national Capercaillie inventories of 1970, 1985 and 2001.*

Ebene Waldbestandsmosaik

Die im vorherigen Kapitel beschriebenen grossräumigen Modelle schliessen den Faktor der Waldstruktur nicht ein. Entsprechend stellen sie ein grobes Mass für die generelle potenzielle Eignung des Lebensraums dar, ohne Information über die aktuelle strukturelle Eignung. Für die Entwicklung einer lokalen Population und für die Individuen ist es jedoch wichtig, wie gross der Anteil an aktuell günstigen Waldpartien ist und wie diese im Raum angeordnet sind. Je besser der Lebensraum, desto kleiner die Streifgebiete (Storch 1995), und kleine Streifgebiete können die Überlebensrate und den Fortpflanzungserfolg erhöhen.

Wir quantifizierten deshalb die Beziehung

zwischen der Entwicklung von lokalen Auerhuhnpopulationen und dem Waldbestandsmosaik (Graf et al. 2007a) und befassten uns mit folgenden Fragen: Wie viel Lebensraum ist für eine stabile lokale Population nötig? Können lokale Aussterbeereignisse über das Waldbestandsmosaik erklärt werden?

Um diese Fragen zu beantworten, untersuchten wir das Waldbestandsmosaik in 52 Untersuchungsgebieten à je 5 km² in den östlichen Voralpen und im Kanton Graubünden (Abb. 4) für die Zeitpunkte 1960 und 2000. Die Untersuchungsgebiete repräsentierten drei verschiedene Bestandstrends der lokalen Populationen: stabil, abnehmend oder erloschen (resp. ohne gesicherte Reproduktionsnachweise). Für die Bestimmung der Populationstrends dienten uns

die drei nationalen Auerhuhn-Inventare von 1970, 1985 und 2001 (Mollet et al. 2003). In allen Untersuchungsgebieten erfassten wir im GIS einheitliche Waldbestände direkt ab digitalisierten und georeferenzierten Luftbildern (Abb. 5) und klassierten die Bestände bezüglich Deckungsgrad, Entwicklungsstufe und Stufigkeit.

Aktuelles Waldbestandsmosaik erklärt vergangene Populationsentwicklung

Die Flächen mit stabilem Auerhuhnbestand wiesen die höchsten Werte für den Anteil an lichtem Wald und den Anteil an mehrschichtigem Wald auf, die Flächen mit erloschenem Bestand die tiefsten Werte (Abb. 6). Die Flächen mit abnehmendem Bestand zeigten intermediäre Werte. Dieses Muster war in den Voralpen ähnlich wie in den Alpen, jedoch unterschieden sich die absoluten Werte. Der Anteil

an lichtem, mehrschichtigem Wald erwies sich also als ein guter Indikator für die Entwicklung von lokalen Auerhuhnpopulationen.

In den Voralpen war der Anteil befahrbarer Strassen in den Flächen mit Auerhühnern niedriger als in den Flächen ohne Auerhühner (Abb. 6). Dies könnte eine zusätzliche Erklärung für lokale Aussterbeprozesse sein. Die Voralpengebiete sind von den Zentren des Mittellandes aus für eintägige Ausflüge zu erreichen. Entsprechend werden vorhandene Strassen und Forststrassen stark für diverse Freizeitaktivitäten genutzt. In den Alpen mag dieser Effekt geringer sein, mit Ausnahme von Flächen in und um die touristischen Zentren.

Historische Veränderungen des Waldbestandsmosaiks

In denselben 52 Flächen à 5 km² untersuchten wir auch die Veränderung der Habitateignung

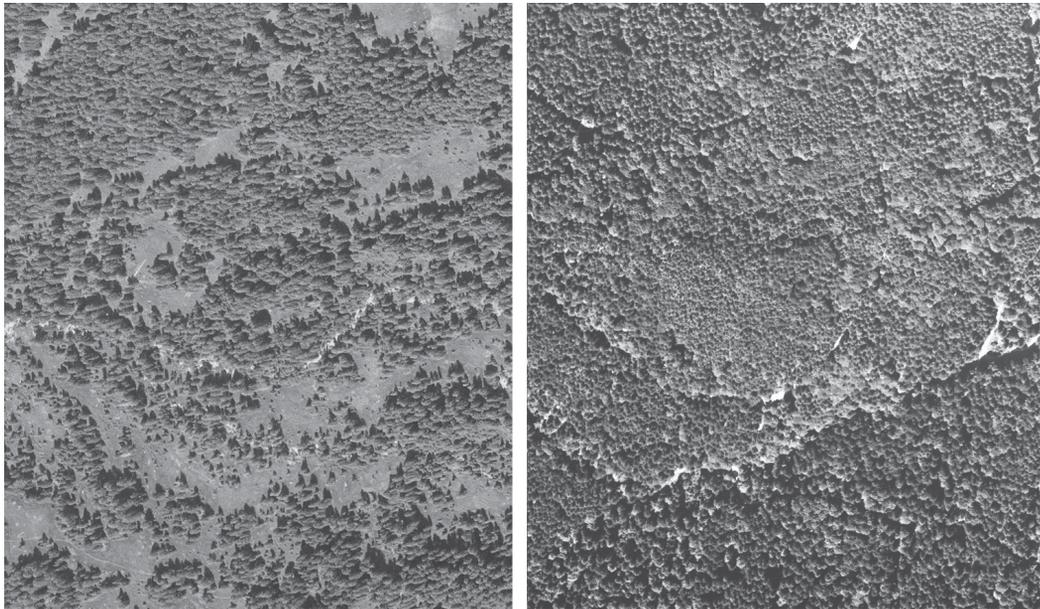


Abb. 5. Luftbilder eignen sich für eine grobe und grossflächige Beurteilung der Lebensraumeignung für das Auerhuhn. Ein Mosaik von lichten, reich strukturierten Waldgebieten mit eingestreuten Lichtungen bietet optimale Bedingungen (Bild links). Grossflächig dichte und einschichtige Bestände (Bild rechts) meidet das Auerhuhn weitgehend. Reproduziert mit Bewilligung von swisstopo (BA081059). – *Aerial photographs are useful for roughly qualifying habitat suitability for Capercaillie on large areas. Capercaillie find optimal conditions in a mosaic of open, diversely structured forest patches interspersed with little openings (left). Dense and uniform forest stands covering large areas are unsuitable (right).*

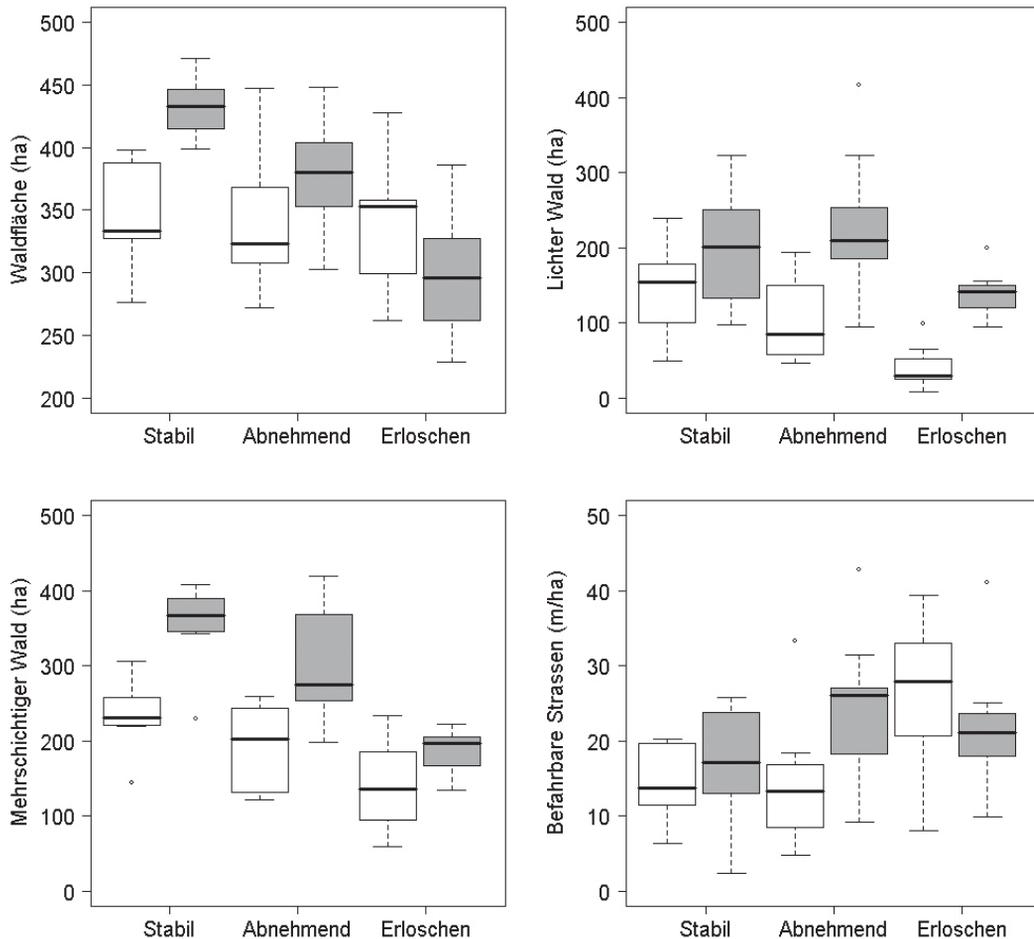


Abb. 6. Beziehung der Trends von lokalen Populationen zu ausgewählten Variablen separat für die Voralpen (weisse Boxplots) und die Alpen (Kanton Graubünden, graue Boxplots). Die Boxplots stellen den Median (fette, horizontale Linie), Quartile (Flächen und senkrechte, gestrichelte Linien) und Ausreisser (Punkte) dar. – Relation of population trend to selected variables; separate clusters for Pre-Alps (white) and Alps (grey). The boxplots show median, quartiles and outliers.

seit 1960. Wir wollten herausfinden, ob sich die Habitataignung für das Auerhuhn in dieser Zeitspanne verschlechtert hatte – speziell in den Gebieten, wo das Auerhuhn seither verschwunden ist.

Die retrospektiven Analysen der Waldstruktur mittels Luftbildern ergab keinen klaren Trend der Habitatverschlechterung seit 1960 (Graf 2005). In einzelnen Fällen wuchsen Lichtungen oder Moorflächen ein oder wurden zugepflanzt, einzelne Waldränder wurden monotoner. Diese Veränderungen schlugen sich

aber nicht in signifikanten Unterschieden der günstigen Habitatfläche zwischen 1960 und 2000 nieder. Wahrscheinlich war die Analyse via Luftbilder zu grob, um die feinen Veränderungen zu erfassen. Aus Feldstudien wissen wir nämlich, dass die Schweizer Wälder im Durchschnitt dichter geworden sind (Brassel & Lischke 2001) und damit an Habitataignung für das Auerhuhn eingebüsst haben dürften.

Grosse und augenfällige Veränderungen passierten jedoch vor 1960 (Fritsche 2004, Fritsche et al. 2006). So waren um 1930 die Anteile

an jungen Sukzessionsstadien weit grösser als 1960 und heute, Althölzer waren entsprechend seltener. Diese Zusammensetzung der Waldbestände hätte für das Auerhuhn eigentlich nachteilig sein müssen. Trotzdem waren die Bestände zu Beginn des 20. Jahrhunderts auf einem sehr hohen Niveau. Auch die Veränderungen des Waldbestandsmosaiks seit 1930 ergeben kein klares Bild, das den drastischen Rückgang des Auerhuhns erklären würde.

Für diese Beobachtung gibt es zwei Erklärungen:

(1) Die entscheidenden Veränderungen fanden auf einer feineren Skala statt als in den vorliegenden Analysen erfasst. Die Luftbildanalyse ermöglichte nur eine grobe Ansprache der Vegetationsstruktur, jedoch keine Angaben über die Zusammensetzung und Qualität der Krautschicht. Anfang des 20. Jahrhunderts waren die Wälder sehr stark genutzt (Brennholznutzung, Streunutzung; Stuber & Bürgi 2001, 2002), entsprechend licht und mit mageren Böden, die oft flächendeckend von Beersträuchern bedeckt waren und wahrscheinlich hohe Insektendichten boten. Diese Bedingungen lieferten ein üppiges Nahrungsangebot für Raufusshühner während der Vegetationszeit und damit ideale Voraussetzungen für die Jungenaufzucht. In den letzten Jahrzehnten wurden die Wälder vergleichsweise nur wenig genutzt, die Krautschicht wurde sowohl innerhalb wie ausserhalb des Waldes aktiv (Düngung in der Landwirtschaft) und passiv (Stickstoffeintrag aus der Luft) gedüngt und bildete sich entsprechend üppig aus (Klaus 1991). Als Folge davon ging die Beerstrauchdeckung vielerorts zurück, und auch das Insektenangebot dürfte heute geringer sein.

(2) Auch die übrigen Rahmenbedingungen haben sich verändert. So waren die Bestände der Hauptprädatoren Fuchs, Habicht und Steinkäse am Anfang des 20. Jahrhunderts deutlich kleiner als heute (Schmid et al. 1998, Breitenmoser-Würsten et al. 2001). Auch Freizeitaktivitäten dürften in den vom Auerhuhn besiedelten Gebieten zugenommen haben und damit für zusätzliche Störungen sorgen, welche sich auf die Physiologie der Tiere nachteilig auswirken (Thiel et al. 2008).

Diskussion

Massnahmen zur Verbesserung des Lebensraums für das Auerhuhn konzentrierten sich in der Vergangenheit vor allem auf wichtige Strukturmerkmale einzelner Waldbestände (siehe dazu auch Bollmann et al. 2008). Die hier vorgestellten Resultate bestätigen jedoch, dass auch die grossen Raumskalen Landschaft und Bestandsmosaik für die Förderung des Auerhuhns von grosser Bedeutung sind und helfen, das multi-skalare Habitatkonzept in der Praxis zu verankern. In unserem grossflächigen Habitatmodell ist beispielsweise die Fläche des Waldes ein guter Prädiktor für das Vorkommen von Auerhühnern. Das Modell bildet den historisch und aktuell vom Auerhuhn besiedelten Raum sehr gut ab und eignet sich deshalb hervorragend, um einen Überblick über die potenziell für das Auerhuhn günstigen Flächen zu bekommen. Entsprechend wird es auch im Nationalen Aktionsplan Auerhuhn in den kantonsübergreifenden Regionaldossiers verwendet (Mollet et al. 2008). Habitatmodelle eignen sich zudem als Grundlage für grossflächige Betrachtungen des Austauschs zwischen Populationen und der Metapopulationsdynamik (Graf et al. 2007b, Bollmann & Graf 2008).

Das aktuelle Waldbestandsmosaik erwies sich als wichtiger Faktor für die Erklärung des Populationstrends der letzten Jahrzehnte: Je höher der Anteil lichter Wald, desto eher ist eine stabile lokale Population vorhanden. Dagegen können historische Veränderungen des Bestandsmosaiks die langfristige Bestandsentwicklung nicht erklären (Graf 2005). Die klassischen Lebensräume des Auerhuhns (lichte Althölzer) waren Anfang des 20. Jahrhunderts eher seltener als heute (Fritsche et al. 2006). Dies scheint auf den ersten Blick ein Widerspruch zu sein, der sich aber wie folgt erklären lässt. Damals war die Prädatorendichte niedrig (Schmid et al. 1998, Breitenmoser-Würsten et al. 2001), und das Insektenangebot für Küken dürfte aufgrund der mageren Böden besser gewesen sein (Klaus 1991). Entsprechend haben sich die Auerhühner damals in den Kerngebieten (welche den heutigen Rückzugsgebieten entsprechen) stark vermehrt und hohe Dichten erreicht. Zudem nutzten die Auerhüh-

ner in diesem «ungefährlichen» Zeitabschnitt wahrscheinlich auch sehr offene Lebensräume sowie junge Sukzessionsstadien, welche nicht dem klassischen Bild des Auerhuhnlebensraums entsprechen, gilt unser grösstes Raufusshuhn doch als als Bewohner der alten Sukzessionsstadien.

Deshalb gilt es, die Kapazität in den heute besiedelten Kerngebieten durch räumlich koordinierte Aufwertung des Lebensraums zu erhöhen, um höhere Populationsdichten zu erreichen. Abwandernde Individuen könnten dann periphere, zur Zeit weniger geeignete Gebiete wiederbesiedeln, welche in zweiter Priorität aufgewertet werden sollten.

In der Praxis der Auerhuhnförderung gilt es, den Anforderungen des Auerhuhns auf allen relevanten räumlichen Ebenen und damit dem multi-skalaren Habitatkonzept gerecht zu werden. Das heisst, dass die vom Auerhuhn aktuell und historisch besiedelten Gebiete mit Landschaftspotenzial identifiziert und planerisch festgehalten sind. Dafür eignet sich die Methode der grossflächigen, GIS-gestützten Habitatmodelle (Graf et al. 2005, Braunisch & Suchant 2007). Innerhalb dieser Räume sollte ein Mosaik aus Waldbeständen vorhanden sein bzw. geschaffen werden, das einen möglichst hohen Anteil günstiger Flächen in guter Vernetzung aufweist (Richtwert: 1 Drittel optimal geeignet, 1 Drittel geeignet; Storch 1999). Um die Auswahl der Waldbestände für forstliche Eingriffe aus der Sicht des Auerhuhns zu optimieren, ist eine flächenscharfe Planung notwendig. Flächendeckende Habitatkartierungen über Feldarbeit bedeuten aber einen immensen finanziellen und personellen Aufwand. In Zukunft könnten moderne Laser-scanner-Daten eine effiziente Lösung darstellen (Graf et al. submitted). Mit dieser Methode lässt sich die detaillierte Waldstruktur auf grosser Fläche und in regelmässigen Abständen einheitlich und kostengünstig erheben, so dass ein Monitoring der Habitateignung auf grosser Fläche möglich würde. Damit erhalten wir die Datengrundlage, um diejenigen Flächen zu bestimmen, welche zurzeit ungünstig sind und nach der Aufwertung den bestmöglichen Nutzen für die lokale Population oder die Vernetzung von Populationen bringen.

Dank. Für die Betreuung und fachliche Unterstützung bedanken wir uns bei Werner Suter, Harald Bugmann, Ilse Storch, Sébastien Sachot und Nik Zimmermann. Bei den Feldarbeiten halfen uns Stefan Imhof, Michael Lanz, Ueli Rehsteiner und Dominik Thiel. Grosse Datenmengen für die Entwicklung und Validierung der Modelle erhielten wir von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, vom Centre de Conservation de la Faune et de la Nature du Canton de Vaud, von Kantonalen Forst- und Jagdämtern sowie von den Auerhuhnexperten Bruno Badilatti, Ruedi Hess und Franz Rudmann. Diese Arbeiten wurden vom Schweizerischen Nationalfonds SNF und vom Bundesamt für Umwelt BAFU finanziell unterstützt.

Zusammenfassung

Bisherige Massnahmen zur Lebensraumaufwertung konnten den Rückgang des Auerhuhns nicht stoppen, möglicherweise weil sie auf kleinen Flächen und nicht räumlich koordiniert stattfanden. Wichtige Populationsprozesse spielen sich jedoch auf viel grösseren Skalen ab. Wir haben die Ansprüche des Auerhuhns an den Lebensraum auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Skalen analysiert und suchten diejenigen Faktoren, welche die Populationen auf den Ebenen eines Waldbestandsmosaiks und der Landschaft beeinflussen. Auf der Landschaftsebene entwickelten wir ein Habitatmodell, das aktuell und historisch vom Auerhuhn besiedelte Flächen erfolgreich identifizierte. Dieses Modell wurde im Nationalen Aktionsplan Auerhuhn verwendet, um Prioritätsflächen grossräumig auszuscheiden und diente als räumlich explizite Grundlage für Metapopulationsanalysen. Auf der Ebene des Waldbestandsmosaiks fanden wir eine positive Beziehung zwischen dem Populationstrend des Auerhuhns und dem Anteil lichten Waldes: Je mehr lichter Wald vorhanden war, desto eher war die Population in den letzten Jahrzehnten stabil geblieben. Die Entwicklung des Bestandsmosaiks im letzten Jahrhundert konnte jedoch den Rückgang des Auerhuhns nicht erklären. Moderne Fernerkundungsmethoden können die Planung und räumliche Koordination von Aufwertungsmaßnahmen sowie das Monitoring des Bestandsmosaiks in Zukunft vereinfachen. Unsere Resultate zeigen die Bedeutung von Lebensraumfaktoren auf grosser Ebene für die Populationen des Auerhuhns. Eine wirksame Artenförderung bedingt, dass die Ansprüche des Auerhuhns auf allen relevanten räumlichen Ebenen erfüllt werden. Hierfür müssen Ziele und Prioritäten grossflächig festgelegt werden, damit das Netz von lokalen Massnahmen möglichst grosse Wirkung erzielt.

Literatur

BOLLMANN, K., A. FRIEDRICH, B. FRITSCH, R. F. GRAF, S. IMHOF & P. WEIBEL (2008): Kleinräumige

- Habitatnutzung des Auerhuhns *Tetrao urogallus* im Alpenraum. Ornithol. Beob. 105: 53–61.
- BOLLMANN, K. & R. F. GRAF (2008): Wie beeinflussen Lebensraumangebot und -fragmentierung die Verbreitung von Lokalpopulationen beim Auerhuhn? Ornithol. Beob. 105: 45–52.
- BRASSEL, K. & H. LISCHKE (2001): Swiss National Forest Inventory: Methods and models of the second assessment. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf.
- BRAUNISCH, V. & R. SUCHANT (2007): A model for evaluating the «habitat potential» of a landscape for capercaillie *Tetrao urogallus*: a tool for conservation planning. Wildl. Biol. 13: 21–33.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, C., K. ROBIN, J.-M. LANDRY, S. GLOOR, B. OLSSON, & U. BREITENMOSER (2001): Die Geschichte von Fuchs, Luchs, Bartgeier, Wolf und Braunbär in der Schweiz – ein kurzer Überblick. For. Snow Landsc. Res. 76: 9–21.
- FRITSCHKE, B. (2004): Die Entwicklung der Wälder auf der Schwägalp im 20. Jahrhundert und ihre Bedeutung für den Lebensraum des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*). Dipl.arb. Eidgenössische Technische Hochschule ETH, Zürich.
- FRITSCHKE, B., K. BOLLMANN, R. F. GRAF & H. BUGMANN (2006): Die Entwicklung der Wälder auf der Schwägalp im 20. Jahrhundert und ihre Bedeutung für den Lebensraum des Auerhuhns (*Tetrao urogallus* L.). Schweiz. Z. Forstwes. 157: 135–146.
- GRAF, R. F. (2005): Analysis of capercaillie habitat at the landscape scale using aerial photographs and GIS. Diss. Swiss Federal Institute of Technology, Zürich.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, H. BUGMANN & W. SUTER (2007a): Forest and landscape structure as predictors of capercaillie occurrence. J. Wildl. Manage. 71: 356–365.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, S. SACHOT, W. SUTER & H. BUGMANN (2006): On the generality of habitat distribution models: a case study with capercaillie in three Swiss regions. Ecography 29: 319–328.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, W. SUTER & H. BUGMANN (2005): The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. Landsc. Ecol. 20: 703–717.
- GRAF, R. F., S. KRAMER-SCHADT, N. FERNANDEZ & V. GRIMM (2007b): What you see is where you go? Modelling dispersal in mountainous landscapes. Landsc. Ecol. 22: 853–866.
- GRAF, R. F., L. MATHYS & K. BOLLMANN (submitted): Improving habitat suitability analyses of forest-dwelling species using LiDAR.
- KLAUS, S. (1991): Effects of forestry on grouse populations: case studies from the Thuringian and Bohemian forests, Central Europe. Ornis Scand. 22: 218–223.
- MOLLET, P., B. BADILATTI, K. BOLLMANN, R. F. GRAF, R. HESS, H. JENNY, B. MULHAUSER, A. PERRENOUD, F. RUDMANN, S. SACHOT & J. STUDER (2003): Verbreitung und Bestand des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz 2001 und ihre Veränderungen im 19. und 20. Jahrhundert. Ornithol. Beob. 100: 67–86.
- MOLLET, P., B. STADLER & K. BOLLMANN (2008): Aktionsplan Auerhuhn Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU), Schweizerische Vogelwarte und Schweizer Vogelschutz SVS/BirdLife Schweiz, Bern.
- MÜLLER, F. (1974): Die wichtigsten Ergebnisse 10jähriger Auerwild-Forschung im hessischen Bergland. Allgemeine Forst Zeitschrift 29: 834–836.
- SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SCHROTH, K. E. (1992): Zum Lebensraum des Auerhuhns (*Tetrao urogallus* L.) im Nordschwarzwald. Diss. Univ. München.
- STORCH, I. (1993): Habitat selection by capercaillie in summer and autumn – is bilberry important? Oecologia 95: 257–265. – (1995): Annual home ranges and spacing patterns of capercaillie in Central Europe. J. Wildl. Manage. 59: 392–400. – (1997): The importance of scale in habitat conservation for an endangered species: the capercaillie in Central Europe. S. 310–330 in: J. A. BISSONETTE (ed.): Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale. Springer, New York. – (1999): Auerhuhnschutz – aber wie? Ein Leitfaden. Wildbiologische Gesellschaft München e.V., Ettal. – (2003a): Linking a multiscale habitat concept to species conservation. S. 303–320 in: J. A. BISSONETTE & I. STORCH (eds): Landscape ecology and resource management – linking theory with practice. Island Press, Washington. – (2003b): Raumskalen in Ökologie und Artenschutz: Das Beispiel Auerhuhn. Wildbiologie/Ökologie 10/8, 16 S.
- STUBER, M. & M. BÜRGI (2001): Agrarische Waldnutzungen in der Schweiz 1800–1950. Waldweide, Waldheu, Nadel- und Laubfutter. Schweiz. Z. Forstwes. 152: 490–508. – (2002): Agrarische Waldnutzungen in der Schweiz 1800–1950. Nadel- und Laubstreu. Schweiz. Z. Forstwes. 153: 397–410.
- SUCHANT, R. (2002): Die Entwicklung eines mehrdimensionalen Habitatmodells für Auerhuhnareale (*Tetrao urogallus* L.) als Grundlage für die Integration von Diversität in die Waldbaupraxis. Diss. Univ. Freiburg.
- THIEL, D. (2007): Behavioral and physiological effects in Capercaillie (*Tetrao urogallus*) caused by human disturbance. Diss. Univ. Zürich.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2008): Der Einfluss von Freizeitaktivitäten auf das Fluchtverhalten, die Raumnutzung und die Stressphysiologie des Auerhuhns *Tetrao urogallus*. Ornithol. Beob. 105: 85–96.
- WEGGE, P. & B. B. LARSEN (1987): Spacing of adult and subadult male common capercaillie during the breeding season. Auk 104: 481–490.

