

## Wie beeinflussen Lebensraumangebot und -fragmentierung die Verbreitung von Lokalpopulationen beim Auerhuhn?

Kurt Bollmann und Roland F. Graf



BOLLMANN, K. & R. F. GRAF (2008): How do habitat availability and fragmentation influence the distribution of local populations in Western Capercaillie? Ornithol. Beob. 105: 45–52.

The size and spatial arrangement of habitat patches are important predictors of the persistence of threatened species living in fragmented habitats. If conservation biology succeeds to accurately quantify these predictors, we can use them to identify priority areas for conservation. To study the large-scale relationship between the distribution of distinct habitat patches and the occurrence of the threatened Western Capercaillie *Tetrao urogallus*, we developed a patch occupancy model for the species in the Swiss Alps. Thereto, we first confirmed the existence of a local population for 55 % of the patches in the field. Logistic regression was then used to predict patch occupancy as a function of patch area, isolation, connectivity, relative altitude and biogeographic region. The probability of a patch being occupied increased with patch size and increasing altitude, and decreased with increasing distance to the next occupied patch. A sensitivity analysis revealed that patch size and isolation were the most and second most important predictors of the model, respectively. The model is a useful tool to designate priority areas, additional smaller patches with a high probability of being inhabited and stepping stones within a regional network designed to conserve Capercaillie in a landscape with fragmented habitat.

Kurt Bollmann und Roland F. Graf<sup>1</sup>, Eidg. Forschungsanstalt WSL, FE Biodiversität und Naturschutzbiologie, Zürcherstrasse 111, CH–8903 Birmensdorf, E-Mail kurt.bollmann@wsl.ch; <sup>1</sup> aktuelle Adresse: Zürcher Hochschule für Angewandte Wissenschaften, WILMA, Grüental, Postfach 335, CH–8820 Wädenswil

In einer einzelnen Region besiedelt das Auerhuhn nur bestimmte Lebensräume eines Wald-ökosystems, welche die Anforderungen der Vogelart an die Struktur und die Zusammensetzung des Waldes erfüllen. Diese Lebensraumflächen werden auch «Patches» genannt. Das hat zur Folge, dass das Auerhuhn in der Schweiz unregelmässig verbreitet ist und sich eine Regionalpopulation oft aus verschiedenen, räumlich getrennten Teilpopulationen zusammensetzt. Je nach Distanz zwischen den Teilpopulationen und deren Dichte besteht ein gewisser Austausch von Individuen. Ein solches

System von räumlich getrennten Teilpopulationen ist typisch für gefährdete Arten und wird Metapopulation genannt (Hanski 1999). Resultate aus genetischen Studien lassen vermuten, dass dies auch auf das Auerhuhn in Mitteleuropa und im Alpenraum zutrifft (Storch & Segelbacher 2000, Segelbacher & Storch 2002).

Bei seltenen und gefährdeten Arten sind aber oft nicht alle Patches von Teilpopulationen besiedelt. Anzahl, Grösse, Lage und Qualität sowie die Kolonisierung von benachbarten Patches durch umherziehende Individuen beeinflussen das Verhältnis von besiedelten zu unbe-

siedelten Patches. Deshalb sind die Grösse und Verteilung der Patches in der Landschaft zwei wichtige Schlüsselgrössen zum Verständnis der Metapopulationsstruktur und deren Dynamik (Hanski 1994a). Diese Erkenntnis hat auch die naturschutzbiologische Forschung beeinflusst. So werden heute zunehmend Modelle eingesetzt, um die aktuelle und zukünftige Verbreitung von Organismen unter bestimmten Umweltbedingungen zu prognostizieren (Morrison et al. 1998, Scott et al. 2002).

Wir haben uns zum Ziel gesetzt, mit einem einfachen statistischen Modell die Beziehung zwischen der Grösse und Lage von Patches und dem Vorkommen des Auerhuhns bzw. der Verbreitung von Teilpopulationen zu untersuchen. Denn die beschränkten personellen und finanziellen Mittel für die Auerhuhnförderung erfordern einen wirkungsvollen Einsatz der Ressourcen, der das Lebensraumpotenzial und die Vorkommenswahrscheinlichkeit von Teilpopulationen berücksichtigt (s. auch Bollmann et al. 2008).

### Methoden

Die intensiven und grossräumigen Feldarbeiten im WSL-Auerhuhnprojekt in den Jahren 2000–2003 lieferten die Grundlage für die Entwicklung eines Patch-Besetzungsmodells für die Alpen. In den zentralen und östlichen Voralpen sowie den östlichen Zentralalpen und dem Engadin/Münstertal haben wir die Verbreitung des Auerhuhns mit einem standardisierten Vorgehen erfasst. Es beruht auf dem Prinzip der stratifizierten Plot-Stichprobe von indirekten Nachweisen der Art (stratified plot sampling for indirect evidences of the species' presence; Thompson et al. 1992, Ratti & Garton 1994). Die Stratifizierung eines Gebiets basierte auf (1) dem Vorwissen über das Vorkommen der Art in den letzten 30 Jahren, (2) der Topographie und dem Waldtyp sowie (3) dem Waldbestand. So wurden nur Gebiete bearbeitet, die in mindestens einem der nationalen Inventare von 1968/71 (Glutz von Blotzheim et al. 1973) und 1985 (Marti 1986) als Auerhuhngebiete ausgewiesen oder in einem der kantonalen Inventare festgehalten sind (potenzielle Auerhuhngebiete). Innerhalb dieser Gebiete be-

schränkten sich die Erhebungen auf Nadel- und Nadelmischwälder. Im einzelnen Waldbestand wurden dann typische Lebensraumelemente des Auerhuhns (Schlafbaum, Äsungsbaum, Deckungsbaum, Baumstrunk, Wurzelteller, schneefreie sandige Bodenstelle, austreibende Zwergsträucher und innere Waldränder) gezielt angelaufen und auf indirekte Nachweise wie Losung, Federn, Trittsiegel oder Sandbäder abgesucht. Diese Spurentaxation wird vorzugsweise zwischen März und Ende Mai durchgeführt, also im Spätwinter, wenn Schnee liegt und die Auerhühner am stärksten räumlich aggregiert sind. Unsere Aufnahmen umfassten die potenziellen Auerhuhngebiete der Kantone Glarus, Luzern, Obwalden, Schwyz, St. Gallen und angrenzendes Appenzell, Zug und Zürich sowie ausgewählte Regionen des Kantons Graubünden. Zudem nutzten wir die Angaben der unpublizierten regionalen Inventare der Kantone Glarus, Graubünden, Schwyz und Zug und des dritten nationalen Auerhuhninventars (Mollet et al. 2003), um unsere eigenen Erhebungen zu überprüfen oder zu ergänzen.

Um das Angebot und die Verteilung von potenziellem Lebensraum im Untersuchungsgebiet zu bestimmen, entwickelten Graf et al. (2005, 2006) ein Lebensraummodell für den Alpenraum. Die vom Modell als geeignet beurteilten Flächen (Wahrscheinlichkeit für Auerhuhnpräsenz  $> 0,8$ ) wurden über einen räumlichen «Glättungs-Prozess» (smoothing) vereinfacht, um eine übersichtliche Anzahl von räumlich eigenständigen Patches zu erhalten. Der Status eines Patch wurde als 1 definiert, wenn darin ein Vorkommen einer Lokalpopulation bzw. ein aktiver Balzplatz nachgewiesen war. Ansonsten hatte ein Patch den Status 0.

Die Beziehung zwischen der Besetzung eines Patch und dessen Eigenschaften ermittelten wir mit einer logistischen Regression (Hosmer & Lemeshow 2000). Dabei benützten wir fünf unabhängige Variablen (Prädiktoren): Patchgrösse  $A_i$ , minimale Distanz  $d_{ij}$  zum nächsten besiedelten Patch  $j$  (Patchdistanz); Patchverbund  $S_i$  (Connectivity nach Hanski 1994b), Zuordnung zu einer biogeographischen Region (Voralpen vs. Zentralalpen) und relative Höhe ü.M. ( $d_{alt}$ : Abweichung vom Median der Höhe ü.M. aller Patches einer biogeographischen Re-

gion). In unserer Studie war  $S_i$  das Angebot an nutzbarem Lebensraum um einen Patch im Bereich einer Dispersionsdistanz von 5 km.

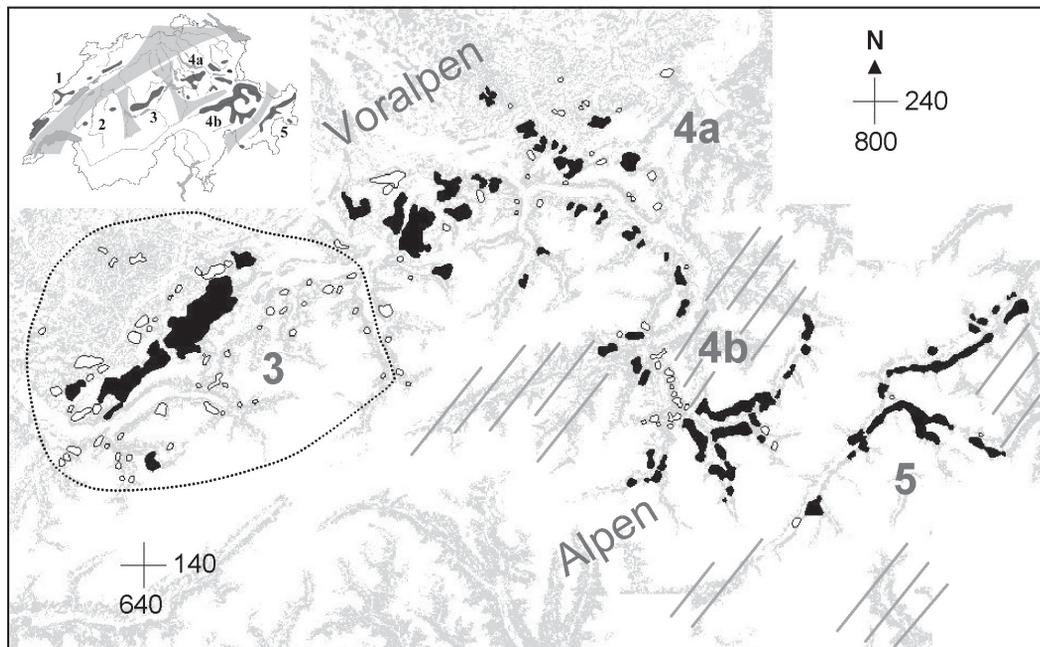
Wir haben unser Modell an einem Datensatz der östlichen Vor- und Zentralalpen geeicht ( $n = 114$ ) und an einem Datensatz der zentralen Voralpen überprüft ( $n = 60$ ; Abb. 1). Das beste Modell wurde mit dem Akaike Informationskriterium (Burnham & Anderson 2002) ermittelt.

### Ergebnisse

Die grossflächig zusammenhängenden Wälder der Moorlandschaften der Voralpen und der inneren alpinen Täler Graubündens erwie-

sen sich als die bedeutendsten Kerngebiete der Auerhuhnpopulation im Untersuchungsgebiet. 55 % der Patches waren vom Auerhuhn besiedelt (Abb. 1). Wir wiesen für 90 % ( $n = 49$ ) der mindestens 300 ha grossen Patches und für 96 % ( $n = 25$ ) der Patches von mindestens 600 ha Fläche eine Lokalpopulation nach. Dabei waren alle zehn Patches mit einer Fläche von mehr als 1350 ha besiedelt.

Im besten Patch-Besetzungsmodell steigt die Wahrscheinlichkeit eines Auerhuhnvorkommens in einem Patch mit dessen Grösse (Abb. 2) und relativen Höhe, und sie sinkt mit zunehmender Distanz zum nächsten besiedelten Patch. Das Modell erzielt für das Untersuchungsgebiet eine korrekte Klassifikationsrate



**Abb. 1.** Untersuchungsgebiet und Verteilung der potenziellen Auerhuhnlebensräume (Patches): schwarz = besiedelte Patches, weiss = unbesiedelte Patches, grau = Wald. Das Patch-Besetzungsmodell wurde mit Daten der Auerhuhnregionen 4a, 4b und 5 entwickelt und mit Daten der Region 3 überprüft. Schraffierte Gebiete konnten in unseren Untersuchungen nicht berücksichtigt werden. Kleine Graphik nach Mollet et al. (2003): Verbreitung des Auerhuhns in der Schweiz (dunkelgrau); Unterteilung in die Auerhuhnregionen 1 bis 5 durch landschaftliche Barrieren (hellgrau). – Study area and configuration of patch occupancy by Capercaillie: black = occupied patches, white = unoccupied patches, grey = forest area. The northwestern (3, 4a) and south-eastern parts (4b, 5) of the study area belong to the Pre-Alpine and Alpine mountain ranges, respectively. The patch occupancy model was calibrated with data from the regions 4a, 4b and 5. Areas indicated with dashed lines were not covered by the study. The validation region 3 is indicated by a dotted line. Inset: Distribution of Capercaillie in Switzerland (dark shading). Barriers assumed to divide the Swiss Capercaillie population into six more or less independent populations are shown with light shading (inset from Mollet et al. 2003).

**Tab. 1.** Kennwerte der potenziellen Lebensraumflächen (Patches) für das Auerhuhn geordnet nach ihrem Status (besiedelt = mit Lokalpopulation oder Balzplatz; unbesiedelt = ohne Lokalpopulation oder nur mit sporadischem Vorkommen der Art). Unabhängige Variablen:  $A_i$  = Grösse eines Patch  $i$ ,  $d_{ij}$  = Distanz zum nächsten besiedelten Patch  $j$  (nearest-neighbour distance),  $S_i$  = Konnektivität (Mass für das Angebot an nutzbarem Auerhuhnlebensraum innerhalb einer Dispersionsdistanz von 5 km),  $d_{alt_i}$  = Abweichung der mittleren Höhe ü.M. eines Patch  $i$  vom regionalen Median (Voralpen oder Alpen). – *Metrics of Capercaillie habitat patches categorised by status of occupancy. Independent variables:  $A_i$  = area of patch  $i$ ,  $d_{ij}$  = nearest-neighbour distance to the next occupied patch  $j$ ,  $S_i$  = connectivity measure calculated with a buffer of 5 km,  $d_{alt_i}$  = deviation of the mean altitude  $m$  a.s.l. of a patch  $i$  from the regional median (Alps or Prealps, respectively). Mittelwert = mean.*

Unabhängige Variablen		Minimum	Maximum	Mittelwert	Median
<i>Alle Patches (114)</i>					
Grösse eines Patch $i$	$A_i$ (ha)	50	4960	558	243
Distanz zum nächsten besiedelten Patch $j$	$d_{ij}$ (m)	112	16467	2822	1608
Konnektivität	$S_i$ (ha)	0	5160	942	734
Abweichung vom regionalen Höhenmedian	$d_{alt_i}$ (m)	-596	329		0
<i>Besiedelte Patches (63)</i>					
Grösse eines Patch $i$	$A_i$ (ha)	54	4960	862	504
Distanz zum nächsten besiedelten Patch $j$	$d_{ij}$ (m)	112	10092	1772	1040
Konnektivität	$S_i$ (ha)	0	5160	1216	1002
Abweichung vom regionalen Höhenmedian	$d_{alt_i}$ (m)	-596	329		29
<i>Unbesiedelte Patches (51)</i>					
Grösse eines Patch $i$	$A_i$ (ha)	50	1345	181	117
Distanz zum nächsten besiedelten Patch $j$	$d_{ij}$ (m)	440	16467	4120	2986
Konnektivität	$S_i$ (ha)	0	2033	603	505
Abweichung vom regionalen Höhenmedian	$d_{alt_i}$ (m)	-390	291		-34

von 0,87 und für die unabhängige Testregion der zentralen Voralpen einen Wert von 0,73. Die AUC-Werte («area under the ROC-curve») für die Kalibrierungs- und Validierungsregion sind 0,94 resp. 0,92. Das kleinste besiedelte Patch war 54 ha, das grösste 4960 ha gross (Tab. 1). Die entsprechenden Werte für Patches ohne Auerhuhnvorkommen sind 50 und 1345 ha. Im Vergleich mit unbesiedelten Patches hatten besiedelte Patches grössere Werte für  $S_i$  und  $d_{alt}$  und kleinere für  $d_{ij}$ .

In einer Sensitivitätsanalyse zeigte sich, dass Patchgrösse und Distanz zum nächsten besiedelten Patch die wichtigsten unabhängigen Variablen im Modell sind. Dabei reagiert das Modell am stärksten auf Veränderungen in der Patchgrösse (Tab. 2). So steigt z.B. die Wahrscheinlichkeit eines Auerhuhnvorkommens bei einer Distanz  $d_{ij}$  von 5000 m für die Patchgrössen 100, 500 und 1000 ha bei der Referenzhöhe A (1052 m) von 0,007 über 0,152 auf 0,913, also um den Faktor 130. Die Verringerung der Distanz von 10000 auf 1000 m bei konstanter

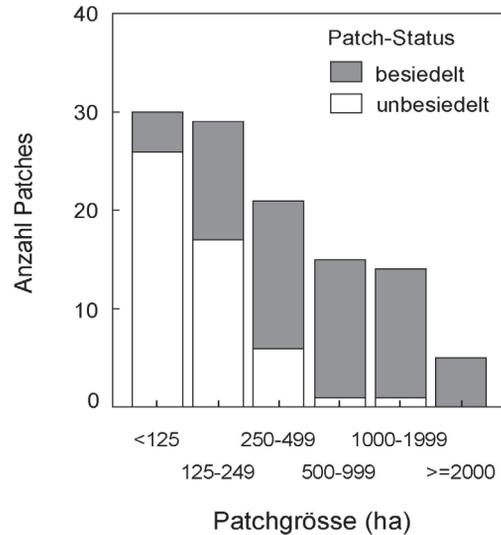
Patchgrösse von 500 ha erhöht die Wahrscheinlichkeit eines Vorkommens um den Faktor 51. Dieser Einfluss von Patchgrösse und Patchdistanz auf die Vorkommenswahrscheinlichkeit ist auf der Referenzhöhe A besonders ausgeprägt. Es handelt sich dabei um die minimale Höhe aller besiedelten Patches. In höheren Lagen bleibt die Art und relative Stärke der Beziehung gleich, das Ausmass der Unterschiede nimmt jedoch ab. So vergrössert sich z.B. die Vorkommenswahrscheinlichkeit für die Patchdistanz 5000 m und die Patchgrössen 100 bzw. 1000 ha um den Faktor 10 (0,097 gegenüber 0,994) für die Referenzhöhe B (Median der Höhe aller besiedelten Patches). Der entsprechende Wert für die Patchgrösse 500 ha und die Distanzen 1000 bzw. 10000 m beträgt 6 (0,960 gegenüber 0,157).

## Diskussion

Ressourcen zur Förderung von Prioritätsarten sollten primär dort eingesetzt werden, wo auf-

grund des Angebots an Lebensraum und dessen räumlicher Verteilung eine hohe Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen von Teilpopulationen besteht. Dieser Grundsatz berücksichtigt das populationsbiologische Prinzip, dass eine Bestandsstabilisierung und -erholung am wahrscheinlichsten ist, wenn die Tragfähigkeit der aktuell besiedelten Patches erhöht wird. Dies sollte sich positiv auf den Fortpflanzungserfolg von Adultvögeln auswirken und bei sich erholenden Beständen und Populationsdichten die Abwanderung von Jungvögeln begünstigen.

Unsere Untersuchung zeigt, dass die Grösse eines Patch und dessen Distanz zum nächsten besiedelten Patch die bestimmenden Faktoren für das Vorkommen einer Lokalpopulation sind. Unbesiedelte Patches waren signifikant kleiner und weiter entfernt von den nächsten besiedelten Patches, die potenzielle Quellen für zuwandernde Auerhühner sein können. So war beispielsweise kein besiedeltes Patch mehr als 10,1 km vom nächsten besiedelten Patch entfernt (Max. für unbesiedelte Patches: 16,5 km). Damit entsprechen unsere Resultate einem bekannten Muster in der Metapopulationsbiologie, das typisch für Arten ist, die in fragmentierten Lebensräumen vorkommen (Hanski 1998). Daneben wurde in verschiedenen Studien gezeigt, dass neben Patchgrösse und Isolation auch die Qualität eines Patch ein



**Abb. 2.** Anzahl der vom Auerhuhn besiedelten und unbesiedelten Patches ( $n = 114$ ) nach Grössenklassen geordnet. – Numbers (Anzahl) of occupied (grey) and unoccupied (white) patches ( $n = 114$ ) by Capercaillie according to six size categories.

wichtiger Faktor für dessen Besiedlung ist. In unserer Studie haben wir die Lebensraumqualität eines Patch nicht direkt berücksichtigt. Hingegen zeigte die relative Höhe über Meer eines Patch ( $d_{alt}$ ) eine positive Beziehung

**Tab. 2.** Wahrscheinlichkeiten für das Vorkommen einer Auerhuhn-Teilpopulation für verschiedene Beziehungen zwischen Patchgrösse  $A_i$  und Distanz zum nächsten besiedelten Patch  $d_j$ . Die Werte wurden mit dem besten Patch-Besetzungsmodell aus einer Auswahl von 31 getesteten Modellen für das Auerhuhn in den Alpen ermittelt (Bollmann et al. submitted). Dabei haben wir in der Modellgleichung die Höhe ü.M. für zwei Referenzhöhen konstant gehalten. Höhe A = 1052 m (minimale Höhe aller besiedelten Patches), Höhe B = 1541 m (Median der Höhe aller besiedelten Patches). – Predicted probabilities of patch occupancy for Capercaillie in the Alps for various combinations of patch size (Patchgrösse) and distance to the next occupied patch (Patchdistanz). The predictions stem from the best out of 31 candidate models (AIC-criteria selection). As the deviation from the regional median of absolute altitude ( $m$  a.s.l.) of a patch is a significant predictor in the model, the predicted probabilities are shown for two altitudes of reference (Höhe) (A = 1052 m, the minimum altitude of all occupied patches; B = 1541 m, the median altitude of all occupied patches).

Patchdistanz (m)	Höhe A: Patchgrösse (ha)			Höhe B: Patchgrösse (ha)		
	100	500	1000	100	500	1000
1000	0,057	0,608	0,989	0,483	0,960	0,999
5000	0,007	0,152	0,913	0,097	0,736	0,994
10000	0,001	0,012	0,412	0,007	0,157	0,916

zum Vorkommen einer Lokalpopulation. Dieser Effekt dürfte eine Folge der sich ändernden Wuchsbedingungen für Bäume in unterschiedlichen Höhenlagen im Untersuchungsgebiet sein. So weisen Waldbestände in höheren Lagen generell geringere Baumdichten auf und sind von durchschnittlich höherem Alter (Brassel & Brändli 1999). Entsprechend ist der vom Auerhuhn bevorzugte mittlere Kronenschlussgrad in höheren Lagen häufiger anzutreffen (Graf 2005, Graf et al. 2007), und Primärhabitat ist dort generell verbreiteter. Wir vermuten, dass sich dies positiv auf die Nachwuch- und Überlebensrate von Individuen in Lokalpopulationen auswirken und den Anteil der besetzten Patches und die Dispersionsrate erhöhen könnte.

Mit dem grossräumigen Lebensraummodell von Graf et al. (2005, 2006) war es uns möglich, für die Alpen jene Gebiete zu bestimmen, die ein hohes landschaftsökologisches Potenzial für das Auerhuhn aufweisen. Diese Informationen in Kombination mit den Angaben zur aktuellen und historischen Verbreitung von Lokalpopulationen lieferten die entscheidenden Grundlagen zur Ausscheidung von Förderungsgebieten erster und zweiter Bedeutung in den Regionaldossiers des nationalen Aktionsplans Auerhuhn (Mollet et al. 2008, Stadler et al. 2008, vgl. auch Graf et al. 2004). Mit den Resultaten des hier vorgestellten Modells können wir nun die Förderungsgebiete noch weiter klassieren, indem sie gemäss ihrer Grösse und Lage im Raum nach der Vorkommenswahrscheinlichkeit einer Lokalpopulation beurteilt werden. So haben wir in der Originalpublikation (Bollmann et al. submitted) Schwellenwerte berechnet, gemäss welchen die nationalen und kantonalen Förderungsmittel noch differenzierter nach populationsbiologischen Kriterien eingesetzt werden können. So sollte ein erheblicher Teil der Mittel für die grössten Patches pro Region verwendet werden, weil sie mit hoher Wahrscheinlichkeit Quellpopulationen (source populations) aufweisen (Alderman et al. 2005). Diese Patches müssen mindestens 1350 ha gross sein. Ein weiterer Teil der Mittel sollte in mittelgrosse Patches (350–1350 ha) investiert werden, die eine gute Vernetzung mit anderen Patches aufweisen. Der dritte Teil

der Mittel ist für Patches zu verwenden, die eine Trittstein- oder Vernetzungsfunktion im Lebensraumverbund zwischen Grossregionen haben. Dabei sollten Patchgrösse und Patchdistanz von untergeordneter Bedeutung sein und die geographische Lage des Patch im interregionalen Netzwerk von besiedelten Patches als wesentliches Entscheidungskriterium dienen.

In der Naturschutzbiologie ist die Überprüfung von Modellergebnissen ein bedeutender Bestandteil zur Beurteilung der Resultate. Dies ist wichtig, um den Gültigkeitsbereich der entwickelten Modelle zu kennen und weil die Resultate für konzeptionelle Entscheide und verbindliche Massnahmen verwendet werden können (Fielding & Haworth 1995, Schröder & Reineking 2003). Für unser Patch-Besetzungsmodell haben wir unterschiedliche Gütemasse berechnet, die allesamt gute bis exzellente Werte haben. Entsprechend gehen wir davon aus, dass die Ergebnisse für die Priorisierung von Auerhuhn-Förderungsgebieten verwendet werden können.

Trotzdem ist uns bewusst, dass es sich beim Patch-Besetzungsmodell um ein relativ simples statisches Modell handelt, das die populationspezifische und witterungsbedingte Dynamik im Populationsverbund (Metapopulation) nur indirekt berücksichtigt. Dafür sind für das Modell nur wenige unabhängige Variablen notwendig, die in einem nationalen und kantonalen Monitoringprogramm mit relativ wenig Aufwand aktualisiert werden können. Solange uns im Alpenraum verlässliche demographische Angaben wie Bestandsgrössen und -aufbau, Nachwuchs- und Überlebensraten sowie Zu- und Abwanderungsraten fehlen, sind Patch-Besetzungsmodelle die nächst beste Wahl, um die Naturschutzplanung räumlich konkret und effektiv zu gestalten.

**Dank.** Wir danken den kantonalen Ämtern für Jagd und Fischerei sowie Wald für ihre Unterstützung und die Möglichkeit, die kantonalen und regionalen Inventare einzusehen. Pierre Mollet von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, Ruedi Hess, Franz Rudmann und Bruno Badilatti stellten ihre Daten zur Verbreitung des Auerhuhns zur Verfügung. Für einen Teil der Feldarbeiten waren uns Ueli Rehsteiner und Dominik Thiel behilflich. Werner Suter, Harald Bugmann und Volker Grimm haben wertvolle Kommentare zur Originalpublikation beigesteuert.

Der Schweizerische Nationalfonds SNF (No. 3100–065199) und das Bundesamt für Umwelt (BAFU) unterstützten die Studie finanziell.

### Zusammenfassung

Auerhühner sind Habitatspezialisten. Sie besiedeln nur Lebensraumflächen (Patches), welche die Anforderungen der Art an die Struktur und Zusammensetzung des Waldes erfüllen. Folglich ist die Art unregelmässig verbreitet, und eine Regionalpopulation setzt sich aus räumlich getrennten Lokalpopulationen zusammen. Die Anzahl, Grösse und Lage der Lebensraumpatches sind Schlüsselfaktoren für die Überlebensfähigkeit von solchen Populationen. Um die grossflächige Beziehung zwischen diesen Faktoren und dem Vorkommen des Auerhuhns in den Alpen zu untersuchen, haben wir an der WSL ein Patch-Besetzungsmodell entwickelt. Das Modell wurde mit Daten der östlichen Vor- und Zentralalpen geeicht und mit räumlich unabhängigen Daten der zentralen Voralpen überprüft. Wir wiesen für 55 % der Patches eine Lokalpopulation nach. Die grossflächig zusammenhängenden Wälder der Moorlandschaften der Voralpen und der inneren alpinen Täler Graubündens waren die bedeutendsten Kerngebiete der Auerhuhnpopulation im Untersuchungsgebiet. Die Wahrscheinlichkeit einer Lokalpopulation in einem Patch steigt mit dessen Grösse und relativen Höhe ü.M., und sinkt mit zunehmender Distanz zum nächsten besiedelten Patch. Eine Sensitivitätsanalyse zeigte, dass Patchgrösse und Isolation die wichtigsten Faktoren im Patch-Besetzungsmodell waren. So wiesen beispielsweise alle Patches mit einer Fläche von mehr als 1350 ha unabhängig von ihrer Distanz zum nächsten besiedelten Patch mindestens eine Lokalpopulation auf. Unser Patch-Besetzungsmodell ist ein nützliches Instrument für die Naturschutzplanung, indem potenzielle Förderungsgebiete für das Auerhuhn gemäss ihrer Grösse und Lage im Raum nach der Vorkommenswahrscheinlichkeit einer Lokalpopulation beurteilt werden können.

### Literatur

- ALDERMAN, J., D. MCCOLLIN, S. A. HINSLEY, P. E. BELLAMY, P. PICTON & R. CROCKETT (2005): Modelling the effects of dispersal and landscape configuration on population distribution and viability in fragmented habitat. *Landsc. Ecol.* 20: 857–870.
- BOLLMANN, K., R. F. GRAF & W. SUTER (submitted): Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats.
- BOLLMANN, K., R. F. GRAF, G. JACOB & D. THIEL (2008): Von der Forschung zur Auerhuhnförderung: eine Projektsynthese. *Ornithol. Beob.* 105: 107–116.
- BRASSEL, P. & U.-B. BRÄNDLI (1999): Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Haupt, Bern.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (2002): Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- FIELDING, A. H. & P. F. HAWORTH (1995): Testing the generality of bird-habitat models. *Conserv. Biol.* 9: 1466–1481.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5, Galliformes und Gruiformes. Akad. Verl.-Ges., Wiesbaden.
- GRAF, R. F. (2005): Analysis of capercaillie habitat at the landscape scale using aerial photographs and GIS. PhD thesis Department of Environmental Sciences. Swiss Federal Institute of Technology ETH, Zürich. 143 S.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, H. BUGMANN & W. SUTER (2007): Forest and landscape structure as predictors of capercaillie occurrence. *J. Wildl. Manage.* 71: 356–365.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, W. SUTER & H. BUGMANN (2004): Using a multi-scale model for identifying priority areas in capercaillie (*Tetrao urogallus*) conservation. S. 84–90 in: R. SMITHERS (ed.): 12<sup>th</sup> annual IALE (UK) conference «Landscape ecology of trees and forests». International Association for Landscape Ecology, UK Region, and Woodland Trust, Cirencester.
- (2005): The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landsc. Ecol.* 20: 703–717.
- (2006): On the generality of habitat suitability models: a case study of capercaillie in three Swiss regions. *Ecography* 29: 319–328.
- HANSKI, I. (1994a): Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 9: 131–135.
- (1994b): A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63: 151–162.
- (1998): Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- (1999): Metapopulation ecology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- HOSMER, D. W. & S. LEMESHOW (2000): Applied logistic regression. Wiley, New York.
- MARTI, C. (1986): Verbreitung und Bestand des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 83: 67–70.
- 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.
- MORRISON, M. L., B. G. MARCOT & R. W. MANNAN (1998): Wildlife-habitat relationships: concepts

- and applications. Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- RATTI, J. T. & E. O. GARTON (1994): Research and experimental design. S. 1–23 in: T. A. BOOKHOUT, (ed.): Research and management techniques for wildlife and habitats. 5<sup>th</sup> ed. Wildlife Society, Bethesda.
- SCHRÖDER, B. & B. REINEKING (2003): Validierung von Habitatmodellen. S. 47–56 in: C. F. DORMANN, T. BLASCHKE, A. LAUSCH, B. SCHRÖDER & D. SÖNDGERATH (Hrsg.): Habitatmodelle – Methodik, Anwendung, Nutzen. UFZ Leipzig, Leipzig.
- SCOTT, J. M., P. J. HEGLUND, M. MORRISON, J. B. HAUFLER & W. A. WALL (eds) (2002): Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale. Island Press, Washington.
- SEGELBACHER, G. & I. STORCH (2002): Capercaillie in the Alps: evidence of metapopulation structure and population decline. *Mol. Ecol.* 11: 1669–1677.
- STADLER, B., R. SCHNIDRIG, P. MOLLET, R. SPAAR, U. REHSTEINER & K. BOLLMANN (2008): Der Aktionsplan Auerhuhn Schweiz – Die nationale Strategie zum Schutz und zur Förderung des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 105: 117–121.
- STORCH, I. & G. SEGELBACHER (2000): Genetic correlates of spatial population structure in central European capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix*: a project in progress. *Wildl. Biol.* 6: 305–310.
- THOMPSON, S. K., F. L. RAMSEY & G. A. F. SEBER (1992): An adaptive procedure for sampling animal populations. *Biometrics* 48: 1195–1199.