

**Beeinflussung von
Vegetationsschluss und Erosion
im Bereich alpiner Rasen durch
Alpensteinbock (*Capra ibex* L.),
Gemse (*Rupicapra rupicapra* L.)
und Rothirsch (*Cervus elaphus* L.)**

**Ein Beispiel aus dem
Schweizerischen Nationalpark**

**Ethologie & Wildforschung
Universität Zürich-Irchel
Winterthurerstrasse 190
CH-8057 Zürich**



**Marco Brandt
Diplomarbeit 1992**

**Abteilung Ethologie und Wildforschung
Zoologisches Institut, Universität Zürich**

Leitung: PD Dr. B. Nievergelt

47.13.48

1. Einleitung	1
2. Problemanalyse und Fragestellungen	3
2.1. Huftierbestände im Schweizerischen Nationalpark	3
2.2. Huftiere, Vegetationsschluss, Boden und Erosion	5
2.3. Fragestellungen	8
3. Untersuchungsgebiet	11
3.1. Lage und Relief	11
3.2. Geologie und Tektonik	12
3.3. Klima	12
3.4. Vegetation	12
3.5. Huftiere	14
3.6. Nutzungsgeschichte	14
4. Methoden	17
4.1. Beobachtungsbedingungen während der Feldarbeit	17
4.2. Verteilungsmuster, Aktivität und Habitatpräferenzen	17
4.3. Erosive Verhaltensweisen, Düngung und Tritteinwirkung	19
4.4. Landschaftsveränderungen zwischen 1938 und 1989	23
5. Beeinflussung von Vegetationsschluss und Boden durch das Verhalten der Huftiere (Resultate und Diskussion)	25
5.1. Erosive Verhaltensweisen, Düngung und Tritteinwirkung	25
5.2. Aktivität und Habitatpräferenzen	36
6. Einfluss der hohen Huftierbestände auf Landschaftsveränderungen in der Val Müschauns zwischen 1938 und 1989 (Resultate und Diskussion)	41
6.1. Veränderungen des Vegetationsschlusses im Bereich alpiner Rasen	45
6.2. Veränderungen im Bereich der künstlichen Salzlecke und der Wasserstelle	49
6.3. Neuentstehung von Erdflecken und Veränderung der Wildwechsel	51
6.4. Veränderung von Einzelbäumen, Baumgruppen, Legföhrengbüschen	55
7. Folgerungen zur Problematik der "Ueberpopulation"	59
8. Zusammenfassung	63
9. Literatur	65
10. Anhang	71
10.1. Tabellen	71
10.2. Analyse nach Habitatpräferenzen	74
10.3. Hauptkomponentenanalyse und multiple Regression	76
10.4. Empfehlungen für weiterführende Forschungsarbeiten	83
10.5. Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen	84

Danksagung

Folgenden Personen und Institutionen danke ich an dieser Stelle für ihre Beiträge zum Gelingen dieser Arbeit:

- PD Dr. B. Nievergelt für die Leitung der Arbeit; sein Vertrauen in meine Fähigkeiten, das Ganze selbständig anzupacken; die wertvollen Ratschläge und die anregenden Diskussionen bei Besprechungen früherer Fassungen der Arbeit; insbesondere aber für das Verständnis, welches er speziellen Anliegen in Zusammenhang mit meinem Werkstudium entgegenbrachte
- Der Wissenschaftlichen Nationalparkkommission (WNPK) und der Abteilung Ethologie und Wildforschung der Universität Zürich für die Gewährung von Unkostenbeiträgen
- Dem langjährigen Parkdirektor Dr. R. Schloeth und seinem Nachfolger Dr. K. Robin für die Bewilligung im Park zu forschen
- Den Parkwächtern Reto Mösele, Göri und Dario Clavuot, Simon Luzi, Mario Negri und Alfons à Porta für die hervorragende Einführung ins Gebiet Trupchun und die Eigenheiten des Schweizerischen Nationalparks; insbesondere auch für die erlebnisreiche und gute Zusammenarbeit
- Dem Ingenieurbüro Scherrer (Nesslau) und dem Geographischen Institut der Universität Zürich für das gewährte Gastrecht im Rahmen der Luftbild- und Fotoauswertung
- Pius Hauenstein (Ingenieurbüro Scherrer) für die Einführung in die Luftbilddauswertung und seine wertvollen Tips zur Erstellung von stereoskopisch auswertbaren Geländefotografien
- Prof. Dr. K. Graf (Geographisches Institut der Universität Zürich) für seine Ueberprüfung der Arbeit in bezug auf geographische Belange und seine diesbezüglichen Präzisierungsvorschläge
- Dr. Beat Wechsler (Abteilung Ethologie und Wildforschung der Universität Zürich) für seine Verbesserungsvorschläge in bezug auf das Ethogramm
- Meinem Studienkollegen Dani Wirz (Thalwil) für seine Unterstützung bei der Datenauswertung, bei EDV-Problemen, für seine fruchtbaren Ideen sowie Anregungen zur Strukturierung der Arbeit
- Meinen StudienkollegInnen Flurin Filli (Ardez), Edith Madl (Bern), Dani Wirz (Thalwil) und Barbara Zimmermann (Feldmeilen), welche keine Mühe scheuten, frühere Fassungen konstruktiv zu kritisieren
- allen FreundInnen und "guten Seelen", welche stets ein offenes Ohr für Fragen im Zusammenhang mit dieser Arbeit hatten bzw. zahlreiche Hilfeleistungen erbrachten.

Ausserdem danke ich Charlotte Schütt für die redaktionelle Ueberarbeitung meiner Arbeit sowie ihre stete moralische Unterstützung.

1. Einleitung

Ausgangspunkt für die vorliegende Arbeit war die Befürchtung, die hohen Huftierbestände im Schweizerischen Nationalpark würden die Bodenerosion verstärken, weil sie den Vegetationsschluss (Bodenbedeckungsgrad) der alpinen Rasen reduzierten. Dabei werden der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) und der Rothirsch (*Cervus elaphus* L.) als Hauptverursacher vermutet, in geringerem Masse auch die Gemse (*Rupicapra rupicapra* L.).

Derartige durch wildlebende Huftiere verursachte Auswirkungen auf den Lebensraum sind einerseits aus Reservaten in afrikanischen Graslandökosystemen bekannt, andererseits von Inseln, auf denen man Huftierarten aussetzte, die das Gebiet ursprünglich nicht besiedelten. In diesen Fällen wird die Zerstörung der Vegetationsdecke durch die Huftiere meist als ein Zeichen für "Ueberpopulation" beziehungsweise für "Ueberschreiten der Lebensraumkapazität" gedeutet, ohne dass letztere jedoch bekannt ist (CAUGHLEY, 1981; SINCLAIR, 1981).

Aus dem Alpenraum ist mir ein einziger ähnlicher Fall bekannt, welcher wildlebende Huftiere betrifft. Es handelt sich um die an den Schweizerischen Nationalpark anschliessende Steinbockkolonie am Piz Albris. Sie wird verdächtigt, Erosionsprozesse in einem Teil ihres Lebensraumes stark beschleunigt beziehungsweise auch direkt ausgelöst zu haben (CAMPELL, 1958; HOLTMEIER, 1968).

Alpwirtschaftliche Untersuchungen zeigen, dass sowohl Ueber- als auch Unterbeweidung mit Nutztieren die Vegetation derart verändern kann, dass Erosionsprozesse vermehrt ausgelöst beziehungsweise beschleunigt werden (u.a. BLECHSCHMIDT, 1989).

Diese recht unterschiedliche Beurteilung der Einwirkung von Huftieren auf den Boden und die Bodenvegetation sowie die eingangs erwähnte Befürchtung führten mich auf folgende Grundfragen:

- (i) Durch welche Verhalten fördern Steinbock, Gemse und Rothirsch die Erosion?
- (ii) Welches Ausmass können auf (i) zurückzuführende Landschaftveränderungen annehmen?

Aspekte dieser Fragen versuchte ich am Beispiel eines Teilgebiets des Schweizerischen Nationalparks, das seit vielen Jahren sehr hohe Huftierdichten aufweist und mehrheitlich im Bereich der alpinen Rasen liegt, zu beantworten. Ich stützte mich dabei auf Direktbeobachtungen im Feld sowie auf Auswertungen von Geländefotografien und Luftbildern früherer Jahre.

2. Problemanalyse und Fragestellungen

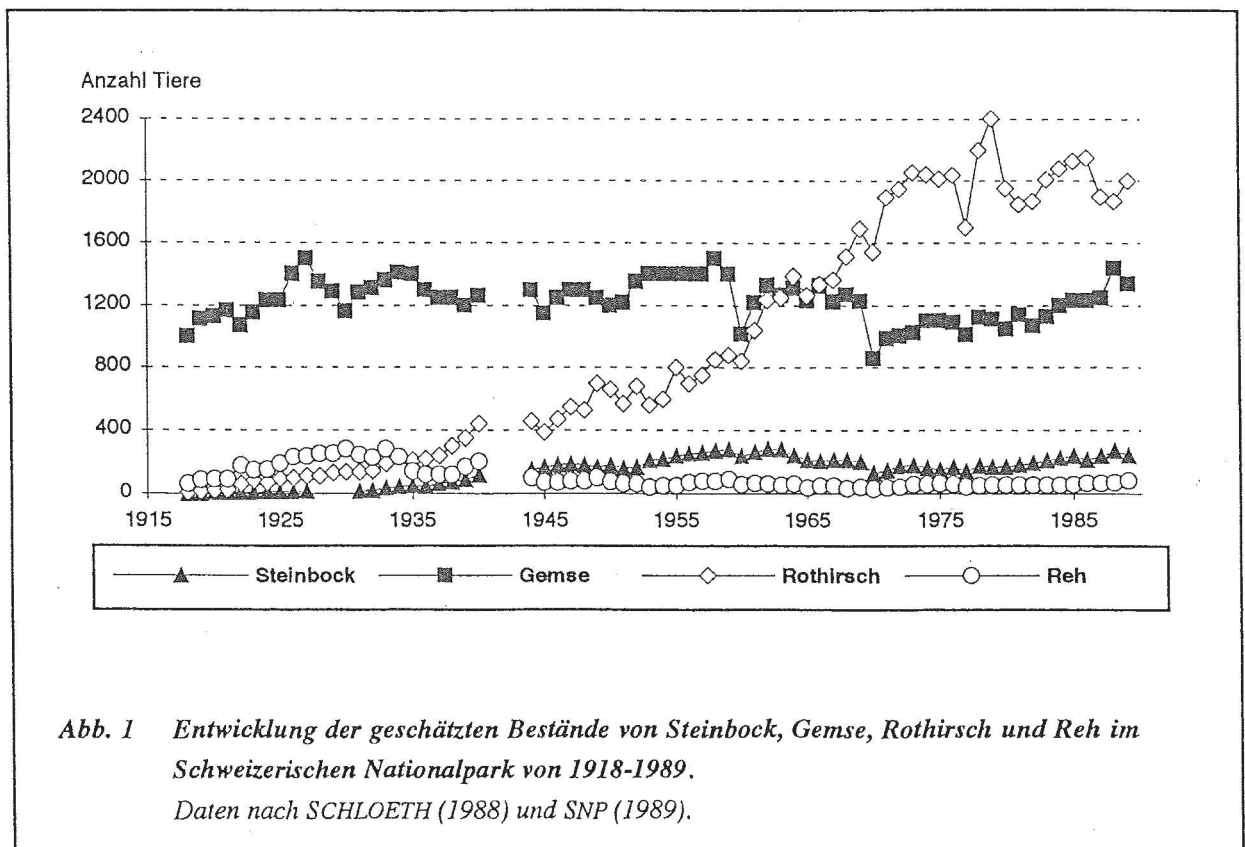
2.1. Huftierbestände im Schweizerischen Nationalpark

Entwicklung der Huftierbestände

Im Schweizerischen Nationalpark stieg die geschätzte Huftierdichte von 1918 bis 1990 um ca. das Dreifache an (1918: 7.3 Tiere/km²; 1990: 22.3 Tiere/km²). Die Bestände der einzelnen Arten entwickelten sich aber unterschiedlich (Abb. 1) (Berechnungen und Angaben nach BURCKHARDT, 1964; SCHLOETH, 1988; SNP, 1989).

Der Bestand des *Rothirschs* hat am augenfälligsten zugenommen. Diese Art wurde im Laufe des vorigen Jahrhunderts in der ganzen Schweiz ausgerottet. Erst nach der Jahrhundertwende wanderten aus dem benachbarten Vorarlberg und Tirol wieder Rothirsche ins Unterengadin ein. Im Jahre 1918 wurden dann erstmals Rothirsche im Nationalpark gesichtet. Seither nahm ihr Bestand fast kontinuierlich zu, bis er sich anfangs der 70er Jahre auf der Höhe von ca. 2'000 Tieren zu stabilisieren begann. Abgesehen von einzelnen Tieren überwintern die "Parkhirsche" jedoch ausserhalb des Nationalparks (Angaben nach BLANKENHORN et al., 1979).

Beim *Steinbock* ist eine ähnliche, wenn auch abgeschwächte Entwicklung zu beobachten. Anfangs des 17. Jahrhunderts galt er im Kanton Graubünden als ausgerottet (BÄCHLER, 1935). Die Wiederbesiedlung der Region gelang nur dank Aussetzungen. Im Park erfolgten diese mehrheitlich zwischen 1920 und 1934 (NIEVERGELT, 1966). In den darauf folgenden Jahren



wuchs der Bestand stark an. Seit den 50er Jahren schwankt er im Sommer zwischen 200 und 250 Tieren. Der Winterbestand wird heute auf ca. 500 Individuen geschätzt (SNP, 1990).

Bei der *Gemse* pendelt der geschätzte Sommer- und Winterbestand seit 1918 um 1'200 Tiere. Somit hat diese Art bestandesmässig eher leicht abgenommen, da in der Zwischenzeit das Parkgebiet mehrmals vergrössert wurde (SCHLOETH, 1988).

Der Bestand des *Rehs* (*Capreolus capreolus* L.) nahm seit den Gründungsjahren des Parks deutlich ab. In den letzten Jahren scheint er sich aber bei mindestens 50-100 Individuen zu stabilisieren¹.

Die Bestände der freilebenden Huftiere sind jedoch seit der Jahrhundertwende nicht nur im Nationalpark, sondern in der ganzen Schweiz angewachsen. Diese Entwicklung wird hauptsächlich auf verbesserte Schutzbestimmungen für Wildtiere und Wald sowie auf eine gezielte Förderung der Huftiere zurückgeführt (BLANKENHORN et al., 1979). Die Ausrottung der Grossraubtiere Wolf (*Canis lupus* L.), Braunbär (*Ursus arctos* L.) und Luchs (*Lynx lynx* L.) in früheren Jahrhunderten hat diese Zunahme sicher noch begünstigt.

Die hohen Huftierbestände im Nationalpark gehen aber nicht alleine auf diese gesamtschweizerischen Ursachen zurück. Sie beruhen vielmehr auf strengen, das gesamte Parkgebiet betreffende Schutzbestimmungen. Im wesentlichen sind dies: der Verzicht auf jegliche land- und forstwirtschaftliche Nutzung, das generelle Jagdverbot sowie das strikte Weggebot für die Parkbesucher. Daraus resultiert die wichtigste Attraktion des Parkes für die Huftiere: eine geringe, für die Tiere gut berechenbare Beunruhigung durch den Menschen. In den angrenzenden Gebieten des Parks finden sie hingegen weniger Ruhe und zum Teil auch weniger Nahrung, weil der Mensch diese Lebensräume für Land- und Forstwirtschaft, für Freizeit- und Tourismusaktivitäten sowie für die Jagd beansprucht. Die Huftiere sind in diesen Gebieten denn auch deutlich seltener und lassen sich ungestört nur schwer beobachten.

Folgen der hohen Huftierbestände

Schon früh in der Parkgeschichte traten "negativ bewertete Folgen" der hohen Huftierbestände auf. So kam es in verschiedenen Wintern zu Massensterben von Rothirschen (BURCKHARDT, 1957). Ebenso wurden bei der gleichen Art geringe Konditions- und Konstitutionswerte ermittelt (BUCHLI, 1979). Ausserhalb des Parkes stellte man vermehrt land- und forstwirtschaftliche Schäden fest, die grösstenteils durch den Rothirsch verursacht wurden (KURTH, WEIDMANN & THOMMEN, 1960; NÄSCHER, 1979; VOSER, 1987). Zudem wurde auch innerhalb des Parks der Einfluss von Rothirsch und Steinbock an vielen Orten unübersehbar. In der Folge begannen Begriffe wie "Ueberpopulation", "angemessene Huftierbelastung" und "tragbare Schadenhöhe" die Diskussionen um den Nationalpark zu prägen.

Die hohen Huftierbestände zeigen aber auch "positive" Folgen. Insbesondere wirken sie als Promotoren für den mit dem Park zusammenhängenden Tourismus. Dieser basiert nämlich nicht

¹ Auf das Reh wird im weiteren nicht eingegangen, da diese Art im engeren Untersuchungsgebiet äusserst selten zu beobachten ist. Der Begriff "Huftiere" ist somit in der vorliegenden Arbeit ohne Einbezug des Rehs zu verstehen, falls er in direktem Zusammenhang mit dem Schweizerischen Nationalpark verwendet wird.

nur auf der landschaftlichen Schönheit - er beruht auch wesentlich auf dem Erlebnis, Rothirsch, Steinbock und Gemse tagsüber, aus geringer Distanz und mit grosser Wahrscheinlichkeit beobachten zu können. Aus diesem "Parktourismus" resultiert letztlich ein grosser gesamtwirtschaftlicher Nutzen für die Region (vgl. MÜLLER & SCHEURER, 1992; SCHLEGEL, 1983).

Die beschriebenen Effekte und ihre Bewertung als Folgen der hohen Huftierbestände geben seit einigen Jahren in der Regionalpolitik Anlass zu heftigen Diskussionen. Als Konsequenz davon fliessen denn auch politische Momente in das Huftiermanagement des Parks ein.

Forschungskonzept "Entwicklung alpiner Oekosysteme mit hohen Huftierdichten"

Die Huftiersituation des Parks muss demnach als Zustand angesehen werden, der auf vielfältige direkte und indirekte Einflüsse des Menschen in der Region zurückzuführen ist. Die Entwicklung der Oekosysteme des Nationalparks kann somit nicht als rein "natürlich" bezeichnet werden. Aufgrund dieser Situation stellten sich den verantwortlichen Parkgremien folgende Fragen: (i) Ist die beobachtete Entwicklung mit den Parkzielen vereinbar? (ii) Sind allenfalls lenkende Eingriffe in die Huftierpopulationen vorzunehmen? Das Nationalparkgesetz bildet dabei die Entscheidungsgrundlage. Es legt fest, dass "...die gesamte Tier- und Pflanzenwelt ihrer natürlichen Entwicklung überlassen..." werden sollte und Eingriffe nur gestattet sind, wenn sie "...unmittelbar der Erhaltung des Parks dienen..." (§1). Davon ausgehend einigten sich die verantwortlichen Gremien darauf, dass das Gebiet des Nationalparks nicht mehrheitlich durch den Huftiereinfluss geprägt sein sollte (ENPK & WNPk, 1989). Die Wissenschaftliche Nationalparkkommission entwarf gleichzeitig ein Forschungskonzept, in welchem dem Thema "Entwicklung alpiner Oekosysteme mit hohen Huftierdichten" grosse Priorität beigemessen wird (WNPk, 1990).

Im Rahmen dieses Konzeptes sind eine Reihe von Diplomarbeiten entstanden. Wildbiologische Aspekte beinhalten, nebst der vorliegenden Arbeit, auch BONFILS (1989), FAHNER (in Vorb.), FILLI (1990), HEMMI (1990), MADL (1991), NIEDERBERGER (in Vorb.), SCHATANEK (1992), STAUFFER (1988), WIRZ (1991), ZIMMERMANN (1990).

2.2. Huftiere, Vegetationsschluss, Boden und Erosion

Die Thematik dieser Arbeit tangiert verschiedenste Fachrichtungen. Die folgenden Ausführungen sollen helfen eine gemeinsame Basis für das weitere Verständnis zu schaffen und wesentliche Wechselwirkungen der Huftier-Erosion-Problematik zu beleuchten.

Der Begriff **Erosion** bezeichnet im allgemeinen die Ablösung und den Abtransport von Bodenteilchen durch Luft oder Wasser (nach HARTGE & HORN, 1991, S. 255). In der vorliegenden Arbeit hingegen ist unter Erosion auch der Bodenabtrag durch Pflanzen und Tiere zu verstehen, wie dies in der Biogeomorphologie vorgeschlagen wird. Dabei fallen unter diese Definition nicht nur direkt erodierende, sondern auch indirekte, lediglich die Erosion fördernde Wirkungen der Lebewesen (vgl. VILES, 1990). Zudem schliesse ich unter dem Begriff Erosion die Denudation mit ein, welche den flächenhaften Massentransport mittels Schwerkraft beinhaltet.

Somit ist Erosion als ein natürlicher, ständig ablaufender Prozess zu verstehen, dessen Ausmass an jedem Ort durch eine spezifische Kombination von biotischen und abiotischen Faktoren bestimmt wird (vgl. Abb. 2). Aufgrund dieser Faktoren resultieren letztlich auch die verschiedenen Erosionsformen, wobei im engeren Untersuchungsgebiet dieser Arbeit v.a. Bodenabspülung durch Wasser, Lawinen- und Schneeschurf, Bodenfließen (= Solifluktion), Erdbeben in Form von Bläken, Steinschlag und Schuttströme von Bedeutung sind.

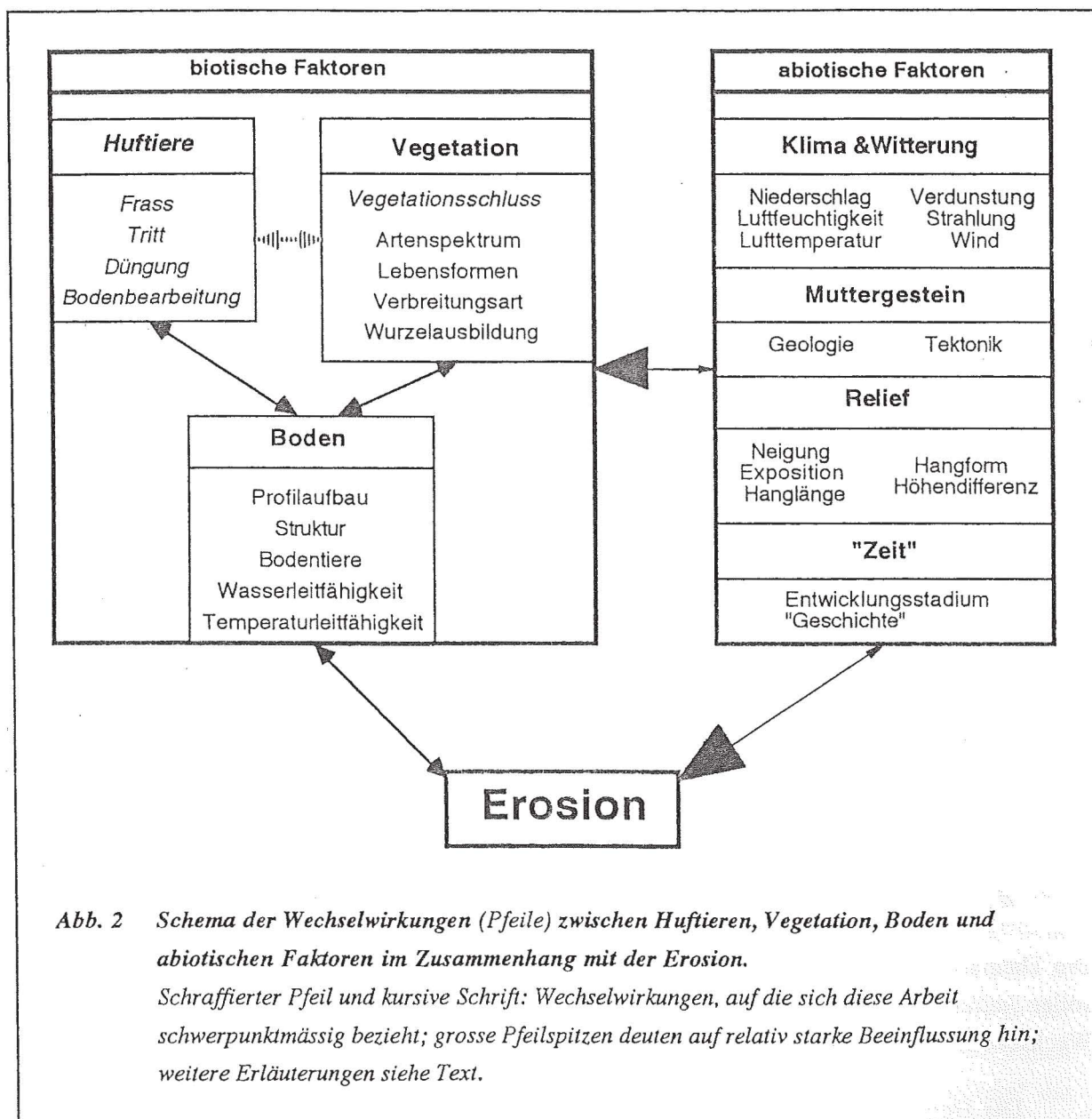


Abb. 2 Schema der Wechselwirkungen (Pfeile) zwischen Huftieren, Vegetation, Boden und abiotischen Faktoren im Zusammenhang mit der Erosion.

Schraffierter Pfeil und kursive Schrift: Wechselwirkungen, auf die sich diese Arbeit schwerpunktmässig bezieht; grosse Pfeilspitzen deuten auf relativ starke Beeinflussung hin; weitere Erläuterungen siehe Text.

Insbesondere die Solifluktion spielt eine entscheidende Rolle, da sie im vorherrschenden Vegetationstyp der Blaigrashalden (*Seslerieten*) in Kombination mit der Steilheit der Hänge die Ausbildung einer vollständig geschlossenen Vegetationsdecke verhindert. Frostwechsel und Bodennässe nach der Schneeschmelze wie auch bei intensiven Niederschlägen sorgen dafür, dass immer wieder einzelne Rasenstückchen abrutschen und nackten Boden freigeben (ELLENBERG,

1986, S. 547). Im Nationalpark treten Solifluktsformen allerdings erst ab 2000 m ü. M. höhenwärts auf (mündl. Mitt. Prof. Dr. K. Graf, Universität Zürich). Somit ist im Höhenbereich des Untersuchungsgebiets der vorliegenden Arbeit von lückigem Vegetationsschluss nicht unbedingt auf hohe Huftiereinwirkung zu schliessen.

Im weiteren stellen sogenannte Blaiken eine der auffälligeren Erosionsformen im engeren Untersuchungsgebiet dar. Sie entstehen durch Gleiten oder Rutschen einer geschlossenen Vegetationsdecke samt Wurzelschicht und Erdreich. Die Mächtigkeit der ganzen Rutschschicht beträgt dabei etwa 20 - 40 cm und entblösst den Boden auf einer Fläche von ca. 2 - 200 m² (SCHAUER, 1975). Ausgelöst wird dieser Prozess durch Schneegleiten (= Gleiten der Schneedecke auf der Boden- und Vegetationsunterlage) und Lawinenschurf. Dabei bietet das Feinrelief durch hervorstehende Steine, starre Grashorste, Baumstrünke und Jungbäume mehr oder weniger Widerstand, weshalb aufgrund der Scherwirkung der Schneemassen 1 - 20 m lange, quer zum Hang verlaufende Zugrisse entstehen (vgl. LAATSCH, 1974; SCHAUER, 1975). Letztere können auch durch Massenselbstbewegungen und nicht alleine durch Schneegleitvorgänge verursacht werden (BUNZA et al., 1976). In der Folge unterspülen Niederschläge oder Schmelzwasser den Wurzelhorizont, und die Vegetationsscholle gleitet schliesslich talwärts. Schneerutsche oder Lawinen können das Abgleiten fördern, wobei in diesen Fällen die Blaiken eine langgestreckte Form erhalten. Somit sind Blaiken als Nivationsformen (= Formen von Schnee-Erosion) zu betrachten.

Einzig die sogenannten Narbenversatz-Blaiken stellen eine Ausnahme der geschilderten Art der Blaikenbildung dar. Sie entstehen nämlich nicht an Orten mit Zugrissen, sondern an Stellen, wo eine stark aufgelöste Grasnarbe (= Narbenversatz) mit grosser Hangneigung und hoher Bodenfeuchte zusammentrifft. Dabei ist der starke Narbenversatz eindeutig auf die Tritteinwirkung der Huftiere zurückzuführen. In bezug auf die gesamte Blaikendynamik eines Gebiets sind Narbenversatz-Blaiken jedoch unbedeutend, da derartige trittempfindliche Standorte nur beschränkt auftreten (vgl. BISCHOFBERGER, 1982; KÖRNER, 1980; LAATSCH, 1974; V. WYL, MERCIER & TROXLER, 1985).

Somit kann generell von folgenden, die Blaikenbildung fördernden Faktoren ausgegangen werden (vgl. BLECHSCHMIDT, 1989): zunehmende Hangneigung, mächtige Nassschneedecke, grosse Wuchshöhe von breitblättrigen Gräsern und Kräutern (verstärktes Schneegleiten), geringe Durchwurzelungstiefe der Pflanzen, viele erhöhte Einzelstrukturen innerhalb eines homogenen Feinreliefs (Angriffspunkte für Scherkräfte des Schneegleitens), hohe Bodenfeuchte durch Schmelzwasser und sommerliche Starkniederschläge bzw. durch geringe Bodenaustrocknung aufgrund eines dichten Filzes von abgestorbenem Pflanzenmaterial, hoher Schluffanteil des Bodens (bessere Gleitbahn der Vegetationsdecke) sowie auf der Bodenstruktur beruhende, generell erhöhte Erosionsanfälligkeit des Bodens.

Aus diesen Schilderungen wird klar, dass der wirkungsvollste Schutz vor übermässiger Erosion eine möglichst geschlossene Vegetationsdecke (= hoher **Vegetationsschluss**) ist (BUNZA, 1989; MACHATSCHEK, 1973, S. 48). Sie verhindert namentlich die Menge der Regentropfen, die auf den Boden fallen, und deren Aufprallenergie. Zudem bremst sie die abtragende Wirkung des Windes, reduziert den Bodenfrost, fördert den Zusammenhalt der Bodenteilchen und schützt vor Verdichtung des Bodens (STICHER, 1988). Diese schützende Wirkung der Vegetation variiert jedoch im Jahresverlauf, entsprechend der saisonalen Aenderung des Vegetationsschlusses.

Das Ausmass der Erosion hängt abgesehen von der Vegetation und den abiotischen Faktoren auch wesentlich vom Zustand des **Bodens** ab (vgl. BUNZA, 1989). Bei steinigem Boden, bzw. Boden mit grossem Porenvolumen ist das Erosionsausmass relativ gering, da Oberflächenwasser rasch versickert (THORNES, 1990). Verdichteter Boden, das heisst solcher mit wenigen grossen Poren, nimmt hingegen kaum Wasser auf, sondern lässt dieses vermehrt oberflächlich abfliessen (HORN, 1985). Abgesehen vom Porenvolumen sind aber noch weitere Bodeneigenschaften für das Ausmass des Oberflächenabflusses und des Materialabtrages entscheidend, wie beispielsweise Bodenfeuchtigkeit, Stauschichten, Neigung zu Oberflächenverschlus durch kleine Bodenbestandteile sowie Luftinklusionen (BUNZA, 1989).

Schliesslich sei noch auf die Rolle der **Huftiere** eingegangen. Sie wirken einerseits direkt durch Tritt und bodenbearbeitende Verhaltensweisen erodierend, andererseits auch indirekt, indem sie durch Frass, Tritt, Düngung und bodenbearbeitende Verhaltensweisen den Bodenzustand, die Vegetation und somit auch den Vegetationsschluss beeinflussen.

Der Boden wird beispielsweise durch Tritt verdichtet, was jedoch nur bei fehlender Vegetationsdecke von Bedeutung ist. Letztere dämpft nämlich die Tritteinwirkung nahezu vollständig ab (HORN, 1985).

In bezug auf die Vegetation verursacht alleine schon die mechanische Beschädigung der Pflanzen durch Frass und Tritt vielfältige Veränderungen, einmal abgesehen von Düngung. Für die einzelne Pflanze wirken sich derartige Effekte u. a. auf die Photosynthese, die Respiration, das Wachstum, die Nährstoffspeicherung, die Verbreitungsart sowie allgemein auf die Phänologie aus. Auf dem Niveau der Pflanzengesellschaft verändern sich dadurch die Konkurrenzverhältnisse (v.a. Zunahme der Licht- und Raumkonkurrenz) und damit die ganze Zusammensetzung und Struktur der Gesellschaft (vgl. BORNKAMM & MEYER, 1977; SPEIDEL, 1967; TAPPEINER & CERNUSCA, 1989). Das Ausmass all dieser Huftiereinwirkungen hängt im allgemeinen von der Beweidungsintensität und der Jahreszeit der Beweidung ab (vgl. PETRAK, 1989). Dabei variiert erstere je nach Huftierart, kleinräumiger Huftierdichte, Pflanzengesellschaft sowie örtlicher Kombination abiotischer Faktoren. Im Hinblick auf die Erosion, können Huftiere somit je nach Situation einen erosionsfördernden bzw. -hemmenden Einfluss haben. Das analoge gilt auch für ihre Beeinflussung des Vegetationsschlusses. (Ausführungen zum Huftiereinfluss weitgehend nach PUTMAN, 1988, S. 133ff).

2.3. Fragestellungen

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, gehe ich bei der vorliegenden Arbeit von den folgenden zwei Grundfragen aus:

- (i) Durch welche Verhalten beeinflussen Steinbock, Gemse und Rothirsch die Erosion?
- (ii) Welches Ausmass können auf (i) zurückzuführende Landschaftsveränderungen annehmen?

Von diesen beiden Grundfragen leitete ich die detaillierten, im Rahmen dieser Studie behandelten Forschungsfragen ab.

Primär wollte ich das "erosive" Verhalten analysieren, da die Grundfrage (i) auf unmittelbar beobachtbare Einwirkungen der drei Huftierarten auf den Vegetationsschluss zielt. Dieser Problembereich wird mit den Fragen 1-3 des nachfolgenden Fragenkataloges angesprochen. Sekundär ging es mir auch darum, die drei Arten sowohl in bezug auf ihre insgesamt Einwirkung zu vergleichen als auch bezüglich ihrer Einwirkung auf die verschiedenen Schlussgrade (Fragen 6,7). Für letzteren Zweck beabsichtigte ich einerseits die Resultate der detaillierten Verhaltensaufzeichnungen im Rahmen der Fragen 1-3 zu verwenden, anderseits das generelle Aktivitäts- und Raummuster miteinzubeziehen (Fragen 4, 5). Die Resultate und die Diskussion zu diesem Teil der Arbeit - damit zu den Fragen 1 bis 7 - sind in Kapitel 5 dargestellt.

Die Grundfrage (ii) betont vor allem den langfristigen Aspekt der Huftiereinwirkung auf die Landschaft. Dabei stand methodisch ein Vergleich von Fotografien im Vordergrund (Fragen 8, 9). Die Ergebnisse und die Interpretation zu diesem Teil der Arbeit sind in Kapitel 6 beschrieben.

Fragenkatalog

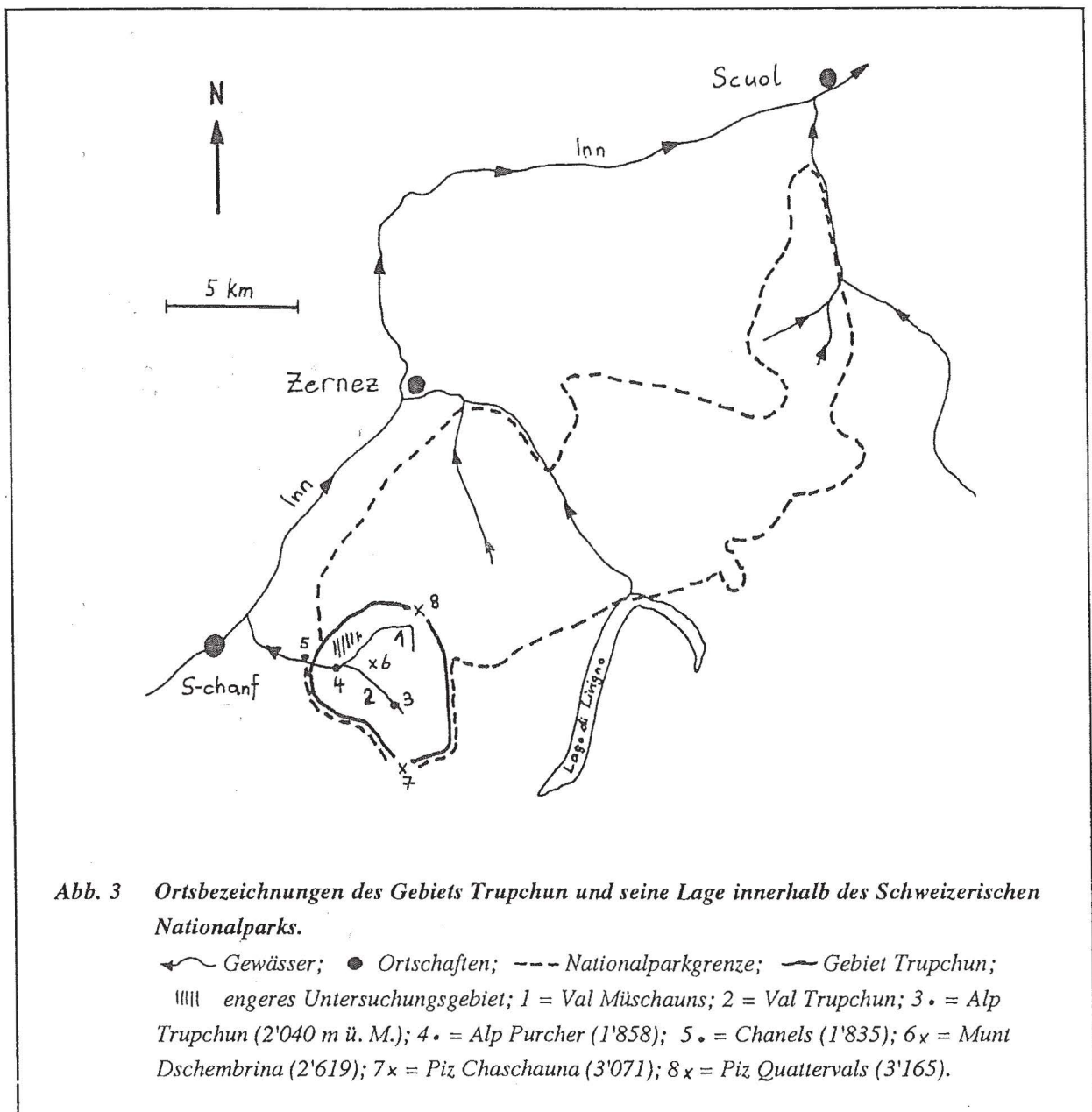
- 1) Durch welche Verhaltensweisen beeinflussen die drei Arten direkt den Vegetationsschluss und die Bodenstruktur im Bereich der alpinen Rasen?
(vgl. Methoden 4.3., S. 19; Verhaltensweisen: vgl. Tab. 3, S. 20)
- 2) Wie häufig werden derartige Verhaltensweisen ausgeführt?
(vgl. Methoden 4.3., S. 19)
- 3) Welche Standortfaktoren bestimmen massgeblich die Auftretenshäufigkeit dieser Verhaltensweisen?
(vgl. Methoden 4.3., S. 19)
- 4) Welche Anteile an der gesamten Aktivitätszeit der drei Huftierarten haben die Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen?
(vgl. Methoden 4.2., S. 17)
- 5) Welche Habitatpräferenzen bezüglich Vegetationsschluss zeigen die drei Arten für die obengenannten Aktivitäten?
(vgl. Methoden 4.2., S. 17)
- 6) Wie gross ist die Einwirkung eines Steinbocks relativ zu derjenigen einer Gemse oder eines Rothirsches im Untersuchungsgebiet Müschauns?
- 7) Variiert die Einwirkung einer Art je nach Vegetationsschluss?
- 8) Wie und in welchem Ausmass veränderte sich die Landschaft im Bereich alpiner Rasen über die vergangenen Jahrzehnte innerhalb des Untersuchungsgebiets Müschauns?
(vgl. Methoden 4.4., S. 23)
- 9) Besteht ein Zusammenhang sowohl zwischen diesen Landschaftsveränderungen und den Verteilungsmustern der Huftiere als auch deren Bestandesentwicklung?
(vgl. Methoden 4.2. und 4.4., S. 17, 23)

3. Untersuchungsgebiet

3.1. Lage und Relief

Das in dieser Arbeit behandelte Gebiet umfasst einen Teil der Val Trupchun und deren grösstes Seitental, die Val Müschauns. Seine Lage innerhalb des Schweizerischen Nationalparks sowie die wichtigsten Ortsbezeichnungen zeigt *Abbildung 3*.

Das engere Untersuchungsgebiet befindet sich am Eingang zur Val Müschauns (*Abb. 4*, S. 13). Es weist eine Fläche von circa 52 Hektaren auf und erstreckt sich zwischen 2'000 und 2'570 m ü. M. Seine Hänge sind grösstenteils süd- bis südostexponiert und sehr steil ($35-45^\circ$).



3.2. Geologie und Tektonik

Die Val Trupchun und der südlichste Teil der Val Müschauns werden hauptsächlich aus der Ortler-Einheit des Oberostalpins aufgebaut. Graue Kalke und Mergel aus der Allgäu-Formation herrschen vor. Im engeren Untersuchungsgebiet trifft dies für diejenigen Bereiche zu, die tiefer als das markante Felsband am Eingang zur Val Müschauns liegen (vgl. Pfeil in Abb. 4, S. 13). Im Bereich dieses Felsbandes stossen die Schichten Blais-Radiolarit und Chansels-Formation mit Radiolariten, Kieselschiefern, Mergelkalken und Mergelschiefern an die Oberfläche. Diese Schuppe ist von der geringmächtigen Raibler-Formation überdeckt, welche aus Dolomit, Tonschiefer, Sandstein und Breccien mit Lumachellen besteht. Sie bildet annähernd die Höhengrenze des engeren Untersuchungsgebiets und wird von verschiedenen Decken aus Dolomit überlagert. Letzteres gilt auch für die gesamte Allgäu-Formation in der Val Trupchun. In den tiefergelegenen Gebieten beider Täler sind Moränenmaterial und Gehängeschutt des Quartärs anzutreffen. Im engeren Untersuchungsgebiet bildet dieses Material auch die Unterlage des Hanges oberhalb des erwähnten Felsbandes (alle Angaben nach DÖSSEGER, 1987).

3.3. Klima

Das Klima des Gebiets Trupchun ist kontinental geprägt, da es im Bereich des inneralpinen Trockental Engadin liegt. Niederschlagsarmut, extreme Schwankungen der Temperaturen im Tages- und Jahresverlauf, hohe Sonneneinstrahlung und lange Sonnenscheindauer sind charakteristisch. In der Folge ist die Luftfeuchtigkeit gering und speziell an südexponierten Steilhängen herrschen trockene Verhältnisse vor. Diese Hänge sind auch im Winterhalbjahr während der grössten Zeit schneefrei, weshalb Boden und Vegetation extremen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind (nach LANDOLT, 1984). Diese Faktoren fördern die physikalische Verwitterung von Boden und Muttergestein sowie die Solifluktion (STICHER, 1988). Dennoch dürfte das Ausmass der Erosion im Untersuchungsgebiet gering sein, da das Engadin nicht in einem eigentlichen Starkregengebiet liegt. (GEIGER, ZELLER & RÖTHLISERGER, 1991).

3.4. Vegetation

Alpiner Rasen bildet mehrheitlich die Vegetation des engeren Untersuchungsgebiets. Er setzt sich aus verschiedenen Varianten der Blaugrashalde (*Seslerio-Caricetum- sempervirentis*) zusammen. Entlang der feuchten bis nassen Runsenstandorte findet sich die Pestwurz-Schuttflur (*Petasition paradoxii*). Im weiteren sind Felsfluren mit Schweizer Mannsschild (*Androsacion helveticae*) und Polsterseggen-Rasen (*Caricetum firmae*) anzutreffen. Die aufgelockerte Waldgrenze wird durch den Schneeheide-Bergföhrenwald (*Erico-Mugetum caricetosum humilis*) gebildet, ausser im Einmündungsbereich in die Val Trupchun, wo subalpiner Fichtenwald (*Picetum subalpinum*) vorherrscht (alle Angaben nach MADL, 1991).

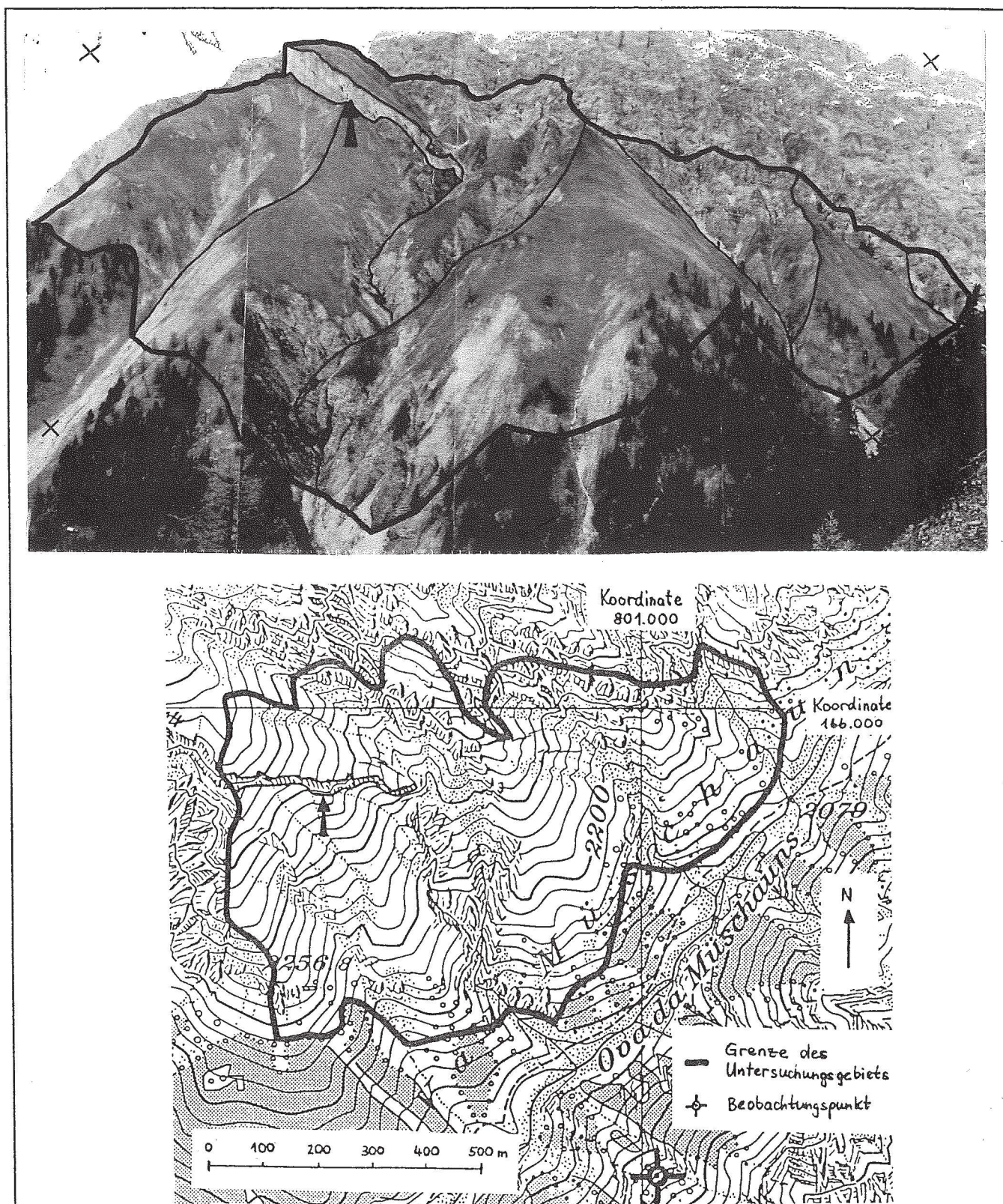


Abb. 4 Foto und Kartenausschnitt des engeren Untersuchungsgebiets Müschauns.

Oben: Foto vom Beobachtungspunkt aus; Unten: nach einer Vergrößerung der Landeskarte 1:25'000 (Nr. 1238, Piz Quattervals); Umrahmung (fett): Grenze des engeren Untersuchungs-gebiets; Umrahmung (fein): Gebietsunterteilung entsprechend den Abb. 8, 9, 10 (S. 46, 52, 56); Kreuze im Foto: Passpunkte für die Verwendung des Fotos als Hintergrund bei den Abb. 6a, b (S. 42, 43); Pfeil: im Text erwähntes markantes Felsband am Eingang in die Val Müschauns.
(Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 23.6.92).

3.5. Huftiere

Im Gebiet Trupchun lebt die Mehrzahl der Steinböcke des Nationalparks. Die Hänge von Chanels und Müschauns stellen zudem den bedeutendsten Wintereinstand für diese Art innerhalb des ganzen Parkgebietes dar. Auch für den Rothirsch ist es im Sommer einer der wichtigsten Lebensräume des Parks. Gamsen hingegen sind im Trupchun nicht ausgesprochen häufig (Angaben nach mündl. Mitt. der Parkwächter; SNP, 1989).

Welche Arten das engere Untersuchungsgebiet im Sommer 1989 nutzten, ist in *Tabelle 1* dargestellt. Insgesamt beobachtete ich hier von Juni bis Oktober hauptsächlich Steinböcke. Gamsen und Rothirsche erfasste ich 3-4mal seltener.

Tab. 1 Anzahl der im Untersuchungsgebiet Müschauns von Juni-Oktober 1989 beobachteten Steinböcke, Gamsen und Rothirsche, aufgeschlüsselt nach Alters- und Geschlechtsklassen. Angegeben sind die summierten Beobachtungshäufigkeiten der Scan-sample (vgl. Methoden, S. 17). W = weibliche Tiere; M = männliche; a = alte; m = mittelalte; j = junge; ? = zur genauen Bestimmung ungenügend sichtbare Tiere (Klassendefinitionen vgl. Tab. 11, S. 71).

Alters- / Geschlechtsklasse	Adulte (W)	Adulte (M)			Adulte (?)	Jahrtiere		Kitze / Kälber	?	Summe
		a	m	j		W	M			
Steinbock	1626	0	8	76	-	524		518	50	2802
Gemse	210		36		350	10		142	0	748
Rothirsch	239	0	135	109	-	72	132	181	0	868

Beim Steinbock handelte es sich mehrheitlich um Steingeissen, Kitze und Jährlinge. Böcke beobachtete ich sehr selten, alte Böcke nie.

Bei der Gemse hielten sich vor allem Geissen mit Kitzen im Untersuchungsgebiet Müschauns auf, denn ein grosser Teil der nicht nach Geschlecht klassifizierten adulten Gamsen waren höchstwahrscheinlich ebenfalls Geissen. Jährlinge konnte ich äusserst selten beobachten. Dies interpretiere ich als Folge der Gamsblindheit (*Infektiöse Keratoconjunctivitis*), die im Winter und Frühjahr 1988/89 in der Parkregion auftrat.

Beim Rothirsch nutzten Kühe, Schmaltiere und Kälber das Untersuchungsgebiet Müschauns insgesamt häufiger als männliche Tiere. Alte Stiere fehlten.

3.6. Nutzungsgeschichte

Das Gebiet Trupchun wurde vor seiner Integration in den Nationalpark alp- und forstwirtschaftlich intensiv genutzt. Dabei kann davon ausgegangen werden, dass die Hänge des engeren Untersuchungsgebiets aufgrund ihrer Steilheit mit Schafen bestossen wurden und nur in den flacheren Bereichen der Val Trupchun und in den Talböden der Val Müschauns auch Grossvieh geweidet wurde. In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts sömmerte man alljährlich auf den

Alpen Purcher und Trupchun insgesamt gegen 100 Kühe und etwas Jungvieh. Im folgenden Jahrhundert war eine entsprechende Beweidung mit maximal 300 Schafen, 40 Kühen und 60 Stück Jungvieh erlaubt. Bei entsprechender Reduktion des Grossviehs waren sogar bis zu 600 Schafe zugelassen. Im Jahre 1911 integrierte man Teile der Alpen Trupchun und Purcher, insbesondere auch das engere Untersuchungsgebiet, in den Nationalpark. Aufgrund des Parkgesetzes wurden dadurch diese Gebiete jeglicher alp- und forstwirtschaftlichen Nutzung entzogen. Die noch nicht in den Park eingeschlossenen Bereiche der beiden Alpen wurden weiterhin intensiv bestossen, bis man 1932 die Alp Trupchun und 1962 die Alp Purcher vollständig in den Nationalpark integrierte.

Somit standen das engere Untersuchungsgebiet und weitere Teile des Gebiets Trupchun über mindestens anderthalb Jahrhunderte unter intensiver Schafbeweidung (alle Angaben nach PAROLINI, BISCHOFF & SCHLOETH, in Vorb.).

4. Methoden

4.1. Beobachtungsbedingungen während der Feldarbeit

Die Witterung im Winter vor der Untersuchungsperiode zeichnete sich, relativ zu den langjährigen Mittelwerten, durch wenig Niederschlag und hohe Temperaturen aus. In der Folge blieb der grösste Teil der sonnenexponierten Steilhänge im Gebiet Trupchun fast den ganzen Winter über schneefrei. Während der Feldarbeit von Juni bis Oktober 1989 wichen die Verhältnisse ebenfalls deutlich von den langjährigen Mittelwerten ab. So war der Juni deutlich kühler und niederschlagsreicher; August, September und Oktober dagegen viel wärmer und trockener als die entsprechenden Monate früherer Jahre (Vergleiche nach SMA, 1988/89). Trotz der allgemeinen Wärme und Trockenheit fiel im Untersuchungsgebiet aber mindestens einmal pro Monat Schnee. Eigentliche Starkregen wurden von Juli bis August 1989 nicht registriert (BONFILS, 1989).

4.2. Verteilungsmuster, Aktivität und Habitatpräferenzen

Feldaufnahmen

Von einem fixen, am Gegenhang gelegenen Beobachtungspunkt aus (vgl. Abb. 4, S. 13), suchte ich das engere Untersuchungsgebiet in festgelegten Zeitintervallen mit Feldstecher (10x40) und Fernrohr (30x75) systematisch nach Huftieren ab (**Scan-sample** Methode; MARTIN & BATESON, 1986). Von jedem erspähten Tier zeichnete ich den Beobachtungsort auf eine Geländefoto und protokollierte Art, Alters- und Geschlechtsklasse (Klassendefinitionen vgl. Tab. 11, S. 71) sowie seine Aktivität, welche es während der möglichst raschen Alters- und Geschlechtsansprache (<5 Sek.) am längsten zeigte (instantaneous sampling; MARTIN & BATESON, 1986). Die unterschiedenen Aktivitätsklassen sind in *Tabelle 2* aufgeführt.

Tab. 2 Definition der Aktivitätsklassen.

Aktivität	Definition (D) und Bemerkungen (B)
Aesen	D: Abfressen von Bodenvegetation. B: Kopf wird dabei unter der Körperlängsachse gehalten; mit oder ohne Fortbewegung; ohne Einbezug von Tieren, die Salz lecken oder Wasser trinken.
Lokomotion	D: Fortbewegung, ohne zu Aesen. B: Kopf wird dabei über der Körperachse gehalten.
Stehen	D: Verweilen am gleichen Ort, ohne zu Aesen oder zu Liegen. B: inklusive Tiere, die Salzlecken oder Wasser trinken.
Liegen	D: Liegen auf der Körperflanke oder auf dem Bauch.

Von der Morgendämmerung bis zum Einbruch der Nacht nahm ich alle 3 Stunden ein Sample auf, wozu ich jeweils 30-70 Minuten benötigte. Das erste Scan-sample eines Tages erhob ich, sobald die Lichtverhältnisse es erlaubten, die Tiere einwandfrei zu identifizieren. Nur bei Nebel und dichtem Schneetreiben konnte ich einzelne Samples nicht durchführen. Auf diese Weise machte ich jeden Monat über eine 10tägige Periode hinweg alle zwei Tage Aufnahmen. Diesen Zweitagesrhythmus wählte ich, da die Huftiere bei konstanten Wetterlagen von einem Tag zum andern kaum Unterschiede im Raum-Zeit-Muster zeigten und ich bestrebt war, die Abhängigkeiten zwischen den erfassten Mustern zu reduzieren. Die Zehntagesperiode ergab sich aus der Koordination mit botanischen Diplomarbeiten. In deren Rahmen wurde das engere Untersuchungsgebiet anschliessend an die wildbiologische Datenaufnahme ebenfalls über zehn Tage bearbeitet. Durch die botanischen Aufnahmen veränderte sich das Verteilungsmuster der Huftiere kleinräumig. Solche Effekte, die meine Aufnahmen potentiell verfälschen könnten, versuchte ich zu eliminieren, indem ich erst zehn Tage nach Abschluss der botanischen Arbeiten wiederbegann, Scan-samples zu erheben. Vom 26. Juni bis 24. Oktober 1989 resultierten auf diese Weise insgesamt 112 Scan-samples.

Auswertung

Um das **Verteilungsmuster** der drei Huftierarten im Untersuchungsgebiet Müschauns beschreiben zu können, legte ich einen 5x5Millimeter-Raster über das schon für die Feldaufnahmen verwendete Geländefoto. Die Rastergrösse ergab sich als Kompromiss zwischen der grösstmöglichen Detailerfassung bei der Auswertung und der Genauigkeit, mit welcher die Orte der beobachteten Tiere im Feld erfasst worden waren. Die Seitenlängen der Rasterquadrate entsprechen im Feld je nach Distanz und Winkel vom Beobachtungspunkt minimal etwa 5, maximal etwa 20 Meter. Pro Rasterquadrat fasste ich alle beobachteten Tiere, aufgeschlüsselt nach Art, Alters- und Geschlechtsklasse sowie Aktivität, zusammen.

Durch Summierung dieser Rasterhäufigkeiten berechnete ich schliesslich die **Anteile der einzelnen Aktivitäten an der geschätzten Aktivitätszeit einer Art**. Die Werte stellen dabei den Durchschnitt der ganzen Feldperiode dar und wurden ohne die Häufigkeiten des Rasterquadrats mit der Salzlecke berechnet. An diesem Ort zeigen die Tiere ein vom übrigen Gebiet stark abweichendes Aktivitätsmuster, welches die Gesamtergebnisse verfälscht hätte. Auf den Sonderfall Salzlecke wird deshalb in einem separaten Kapitel eingegangen (Kap. 6.2., S. 49).

Als nächstes berechnete ich die **Habitatpräferenzen** bezüglich Vegetationsschluss für die einzelnen Aktivitäten. In einem ersten Schritt ordnete ich den Rasterquadraten einen Wert für den Vegetationsschluss zu. Dieses Vorgehen basierte auf einer Kartierung des Gebietes nach Vegetationsschlussklassen. Dazu hatte ich den Vegetationsschluss vom Gegenhang aus mit dem Fernrohr geschätzt. Ich unterschied folgende Klassen (Schlussgrade):

- 0 = offener Vegetationsschluss (0-33% Vegetationsanteil)
- 1 = halboffener Vegetationsschluss (34-66% Vegetationsanteil)
- 2 = aufgelockerter Vegetationsschluss (67-95% Vegetationsanteil)
- 3 = geschlossener Vegetationsschluss (96-100% Vegetationsanteil)

Im folgenden berechnete ich die Beobachtungshäufigkeiten je Schlussgrad und schätzte den effektiven Anteil der Vegetationsschlussklassen im engeren Untersuchungsgebiet. Dieser Anteil

wird fortan als *Angebot* bezeichnet. Anschliessend prüfte ich, ob einzelne Schlussgrade für gewisse Hauptaktivitäten bevorzugt oder gemieden wurden. Dabei beziehen sich Bevorzugung (positive Präferenz) und Meidung (negative Präferenz) auf den Erwartungswert, bei dem die Nutzung dem Angebot der einzelnen Schlussgrade entspricht. Statistisch erfolgte die Auswertung durch eine Kombination von Chi-Quadrat-Test und Vertrauensintervallen nach Bonferroni. Dieses Verfahren nach NEU, BYERS & PEEK (1974) ist im Anhang (S. 74) detaillierter beschrieben.

4.3. Erosive Verhaltensweisen, Düngung und Tritteinwirkung

Feldaufnahmen

Vom gleichen Beobachtungspunkt aus wie bei der Aufnahme der Scan-Samples und mit Hilfe von Fernrohr (30x75) sowie Tonband protokollierte ich das Verhalten von ausgewählten Tieren jeweils über 2 Minuten nach der **Focus-Tier Methode** (ALTMANN, 1974). Die Auswahl der Tiere erfolgte regelmässig nach Tierart, Schlussgrad der Vegetation und nach grösstmöglicher Aufenthaltswahrscheinlichkeit im gleichen Schlussgrad während einer Aufnahme. Mit den ersten zwei Kriterien beabsichtigte ich ähnliche Stichprobengrössen bezüglich dieser beiden wichtigsten Parameter zu erhalten. Die dritte Bedingung wählte ich, um Verhaltensmuster auszuschliessen, die möglicherweise nur in der speziellen Situation des Uebergangs von einem Schlussgrad zum andern auftreten. Von liegenden Tieren machte ich prinzipiell keine Aufnahmen, da sie in diesem Zustand nicht aktiv auf den Boden und die Bodenvegetation einwirken. Aus dem gleichen Grund bezog ich Aufnahmen, bei welchen sich das Focus-Tier hinlegte oder die ganze Zeit nur ruhig herumstand, nicht in die Auswertung mit ein. Auch das Verhalten von Rothirschkalbern, Stein- und Gemskitzen wurde grundsätzlich nicht protokolliert. Ihr häufiges ungestümes Herumtollen konnte ich nämlich mit der gewählten Methode nicht zuverlässig erfassen. Die Aufnahmedauer beschränkte ich auf zwei Minuten, da bei längerer Beobachtung die Protokollierung zusehends unpräziser wurde (Ermüdung der Augen).

Während solchen Focus-Tier-Aufnahmen protokollierte ich das Auftreten der in *Tabelle 3* (S. 20) aufgeführten Verhaltensweisen. Von denjenigen, die einen Verhaltenszustand beschreiben, wurde dabei stets der Beginn erfasst. Zusätzlich erfasste ich bei jeder Aufnahme die Distanz, die das Focus-Tier während einer Aufnahme zurücklegte und verschiedene *unabhängige Variablen*. Letztere bezeichnen die Alters- und Geschlechtsklasse des Focus-Tieres, seine Bewegungsrichtung, seine Nachbarschaft zu anderen Individuen, als auch den Vegetationsschluss, die Vegetation, die Witterung und die Jahreszeit. Diese unabhängigen Variablen sind in *Tabelle 12* (S. 72) detailliert aufgeführt.

Auf diese Weise machte ich im engeren Untersuchungsgebiet Müschauns an 37 Tagen insgesamt 855 Focus-Tier-Aufnahmen, verteilt über die Monate Juni bis Oktober 1989. Zudem führte ich bei der Alp Trupchun an 2 weiteren Tagen total 85 Aufnahmen durch.

Tab. 3 Definition der bei den Focus-Tier-Aufnahmen protokollierten Verhaltensweisen.

Verhaltensweisen		Definition (D) und Bemerkungen (B)
Körperstellungen	Stehen	D: Stehen ohne sichtbare Bewegung der Beine. B: ohne gleichzeitiges Aesen.
	Liegen	D: Liegen auf der Körperflanke oder auf dem Bauch.
Fortbewegung	Tritt	D: Versetzen 1 Beines. B: ohne gleichzeitiges Aesen.
	Ziehen	D: ruhige Fortbewegung in deutlich erkennbare Richtung. B: Versetzen der Beine der einen Seite und dann der anderen Seite (=1 Schrittabfolge); ohne gleichzeitiges Aesen
	Traben	D: schnelle Fortbewegung, ohne dass beide Vorderhufe gleichzeitig abheben. B: ein Vorderbein und das Hinterbein der Gegenseite werden $\pm$ gleichzeitig nach vorne bewegt, gefolgt von den beiden anderen Beinen.
	Springen	D: Hochschnellen des Vorderkörpers bei gleichzeitigem Abheben der Vorderhufe. B: mit oder ohne Ortsverschiebung.
Futteraufnahme	Aesen	D: Abfressen von Bodenvegetation. B: wird akzessorisch zu Stehen, Tritt und Ziehen ausgeführt.
	Stehen-Aesen	D: Stehen bei gleichzeitigem Aesen.
	Tritt-Aesen	D: Tritt bei gleichzeitigem Aesen.
	Ziehen-Aesen	D: Ziehen bei gleichzeitigem Aesen.
Exkretion	Koten	D: Ausscheiden von Kot.
	Urinieren	D: Ausscheiden von Urin.
Bodenbearbeitung	Scharren	D: Scharren am Boden- und/oder der Bodenvegetation. B: ein Vorderbein wird nach vorne versetzt und anschliessend nach hinten gezogen, wobei der Huf beim Rückwärtsziehen auf die Unterlage gepresst wird.
	Seitenreiben	D: langsames Hin- und Herbewegen der Körperseite am Boden und/oder der Bodenvegetation. B: entspricht "Seitenreiben" beim Steinbock in WIRZ (1991).
	Bodenhornen	D: Hin- und Herbewegen des Kopfes mit Kontakt der Hornbasis zum Boden und/oder zur Bodenvegetation. B: entspricht "Bodenhornen" beim Steinbock in WIRZ (1991).
	Bodenforkeln	D: Hin- und Herbewegen von Hals und Kopf, wobei mit den Enden des Geweihs im Boden und/oder der Bodenvegetation gewühlt wird. B: Benennung in Anlehnung an MÜLLER (1984) und SCHLOETH (1968).
	Steinelösen	D: Loslösen von Steinen und/oder grösseren Bodenbestandteilen. B: kann akzessorisch zu allen anderen Verhaltensweisen auftreten.

Auswertung

Grundsätzlich wirkt sich jede Verhaltensweise von Huftieren zumindest indirekt auf den Boden und die Bodenvegetation aus. Ich beschränkte mich jedoch auf diejenigen, welche ich aufgrund ihrer geschätzten qualitativen Auswirkung auf Boden und Bodenvegetation als bedeutend für die Thematik dieser Arbeit einstufte. Dabei gruppierte ich diese Verhaltensweisen folgendermassen (vgl. dazu *Tab. 3*):

- (i) "erosive Verhaltensweisen" (meist direkt erodierende Wirkung, seltenes Auftreten): alle Verhaltensweisen der Kategorie Bodenbearbeitung und der schnelleren Fortbewegung (Traben, Springen).
- (ii) Düngung (örtlich konzentrierte, indirekte Wirkung auf Boden und Vegetation): Verhaltensweisen Urinieren und Koten.
- (iii) Tritteinwirkung (meist diffus verteilte, indirekte Wirkung auf Boden und Vegetation, sehr häufiges Auftreten): Verhaltensweisen Tritt und Ziehen.

Anhand der abhängigen Variable Auftreten (vgl. *Tab. 4*) berechnete ich nun für die erosiven und düngenden Verhaltensweisen die **Auftretenshäufigkeiten**. Letztere geben für jede Verhaltensweise die relative Häufigkeit von Focus-Tier-Aufnahmen einer Art an, während denen die Verhaltensweise mindestens einmal aufgetreten ist.

Um die Tritteinwirkung der einzelnen Arten zu beurteilen, schien mir die **Trittrate** das wichtigste Mass, abgesehen von der **zurückgelegten Distanz** und der **mittleren Trittwerte** (vgl. *Tab. 4*). Die letzteren beiden abhängigen Variablen wählte ich lediglich, um die Tritteinwirkung in Abhängigkeit des Vegetationsschlussgrades zu charakterisieren.

Tab. 4 Definition der abhängigen Variablen.

Alle Werte beziehen sich auf eine zweiminütige Focus-Tier-Aufnahme.

abhängige Variable	Masseinheit	Definition
Auftreten	(ja/nein)	Auftreten einer Verhaltensweise
Trittrate (T)	Anzahl	Anzahl Tritte
Distanz (D)	Meter	Strecke, die zwischen Anfangs- und Endpunkt einer Aufnahme zurückgelegt wurde
Trittwerte (D/T)	Meter	Mittlere Strecke, die mit einem Tritt zurückgelegt wurde

Dabei berechnet sich die Trittrate als Summe der Häufigkeiten, mit welchen die Verhaltensweisen Tritt, Tritt-Aesen, Ziehen und Ziehen-Aesen während einer Focus-Tier-Aufnahme auftraten. Die Häufigkeiten von Ziehen und Ziehen-Aesen wurden dabei je vierfach gezählt, weil sie eine vollständige Schrittabfolge, also vier Tritte beinhalten.

Die zurückgelegte Distanz hatte ich im Feld anhand von Rumpflängen der Tiere geschätzt, wobei unter einer Rumpflänge (RL) der Abstand vom Halsansatz bei der Brust bis zum Schwanzansatz,

parallel zur Rückenlinie gemessen, zu verstehen ist. Deshalb musste ich die Distanzen anhand der folgenden Beziehungen in Meter umrechnen: Steinbock Jährling $1 \text{ RL} \approx 0.7 \text{ m}$, Steingeiss 0.85, junger Bock 0.9, mittelalter Bock 1.0; Gemse: Jährling 0.65, Adulte 0.8; Rothirsch: Spiesser und Schmaltiere 1.1, Kühe 1.2, junge Stiere 1.3, mittelalte Stiere 1.4. Diese Beziehungen ermittelte ich mit Hilfe von Literaturangaben über Körperlängen und Schulterhöhen sowie geeigneten Fotografien (Körpermasse aus: BAUMANN, 1949; BUCHLI, 1979; GIACOMETTI, 1988; KNAUS & SCHRÖDER, 1975).

Um die Tritteinwirkung der einzelnen Arten vergleichen zu können, bestimmte ich schliesslich die Mediane der drei entsprechenden abhängigen Variablen. Dabei wählte ich den Median und nicht das arithmetische Mittel, da nach SACHS (1988) bei Abweichungen von der Normalverteilung der Median vorzuziehen ist. Bei statistischen Vergleichen wurden folglich nichtparametrische Tests angewandt, mit welchen ich immer zweiseitig testete (SIEGEL, 1985).

Als nächstes galt es, die Beziehungen zwischen der wichtigsten abhängigen Variablen, der Trittrate, und den unabhängigen Variablen zu ermitteln. Diese Auswertung führte ich anhand von zwei multivariaten Verfahren durch: der Hauptkomponentenanalyse und der multiplen Regression. Die kombinierte Anwendung der Verfahren und die notwendigen Datentransformationen sind im Anhang (S. 76) beschrieben.

4.4. Landschaftsveränderungen zwischen 1938 und 1989

Die mutmasslich älteste vorhandene Stereofotografie des Untersuchungsgebiets diente mir als Vergleichsbasis zur Situation von 1989. Sie stammt aus dem Jahre 1938 und wurde vom Mt. Dschembrina aus aufgenommen (vgl. Abb. 3, S. 11). 1989 wiederholte ich diese Aufnahme bei möglichst analoger Wahl der Aufnahmeparameter. Folglich konnten die Fotografien beider Jahre gleich ausgewertet werden. Lediglich die geringere Auflösung der Aufnahme von 1989, bedingt durch das kleinere Negativformat, schränkte die Vergleichbarkeit geringfügig ein.

Die Fotografien untersuchte ich mit Hilfe von Stereoskoplupen (WILD-Aviopret). Ich benutzte dazu zwei Geräte simultan, damit ich jeweils von 1938 und 1989 den gleichen Bildausschnitt einstellen und direkt vergleichen konnte. In einem ersten Arbeitsschritt kartierte ich Stellen und Flächen, deren Grasnarbe vollständig aufgelöst war oder stark ausgedünnt erschien, sowie Abflussrinnen, Fels, Schutthalden, "Erdflecken", "Wildwechsel", Einzelbäume, Baumgruppen und Legföhrengebüsche (*Pinus mugo*). In einem zweiten Schritt bewertete ich die so ausgeschiedenen Stellen und Flächen nach ihrer Veränderung seit 1938. Deutliche Veränderungen versuchte ich zeitlich näher einzugrenzen, indem ich Luftbilder von 1956, 1962 und 1973 beizog. Der kleinere Abbildungsmassstab und der andere Blickwinkel liessen dies jedoch nur vereinzelt zu (vgl. Tab.13, S. 73, für weitere Angaben zu den verwendeten Aufnahmen).

Die so kartierten Veränderungen prüfte ich schliesslich auf allfällige Zusammenhänge mit den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 sowie mit Verteilungsmustern und Bestandesangaben früherer Jahre. Dabei war sogar beim Vergleich mit den Verteilungsmustern von 1989 nur eine semiquantitative Beurteilung möglich, da sich die Blickwinkel ins engere Untersuchungsgebiet bei den beiden als Kartierungsgrundlage dienenden Geländefotografien zu stark unterschieden.

5. Beeinflussung von Vegetationsschluss und Boden durch das Verhalten der Huftiere (Resultate und Diskussion)

5.1. Erosive Verhaltensweisen, Düngung und Tritteinwirkung

Erosive Verhaltensweisen

Die Auftretenshäufigkeiten erosiver Verhaltensweisen während den Focus-Tier-Aufnahmen sind in *Tabelle 5* dargestellt. Traben, Springen, Scharren, Seitenreiben und Bodenhornen/-forkeln wurden bei allen drei Arten selten beobachtet. Steinelösen trat hingegen häufig auf.

Zwischen den Arten ergaben sich klare Unterschiede: ausschliesslich der Steinbock zeigte Seitenreiben; einzig bei der Gemse trat Bodenhornen (-forkeln) nicht auf; Steinelösen war beim Steinbock am häufigsten, gefolgt vom Rothirsch und der Gemse.

Tab. 5 Auftretenshäufigkeiten von erosiven und düngenden Verhaltensweisen.

Angegeben ist der Prozentsatz von Focus-Tier-Aufnahmen einer Art (N), während denen die Verhaltensweise mindestens einmal aufgetreten ist.

Verhaltensweisen	Steinbock N=368	Gemse N=268	Rothirsch N=219
Traben	3.0	3.0	2.3
Springen	4.6	3.7	1.4
Scharren	2.7	0.7	0.9
Seitenreiben	3.8	0	0
Bodenhornen/-forkeln	1.1	0	0.9
Steinelösen	20.9	6.3	14.1
Koten	1.9	0.4	3.2
Urinieren	3.3	2.2	1.4

Die Abhängigkeit der Auftretenshäufigkeiten vom Vegetationsschluss konnte nur für die Verhaltensweise Steinlösen ermittelt werden. Die anderen Verhaltensweisen traten für eine sinnvolle Auswertung zu selten auf.

Tabelle 6 zeigt, dass bei allen drei Arten Steinlösen in geringem Vegetationsschluss häufiger zu beobachten war als in hohem Vegetationsschluss. Dies erstaunt nicht, liegt doch bei abnehmender Bodenbedeckung mehr Material herum, welches durch die Huftiere direkt erodiert werden kann. Bemerkenswert ist hingegen, dass bei geringem Vegetationsschluss (<2) der Steinbock am häufigsten Material loslöste, gefolgt vom Rothirsch und schliesslich der Gemse.

Tab. 6 *Auftretenshäufigkeit der Verhaltensweise Steinlösen in Abhängigkeit vom Vegetationsschluss. Angegeben ist der Prozentsatz von Focus-Tier-Aufnahmen je Schlussgrad und Art (N), während denen Steinlösen mindestens einmal aufgetreten ist; Schlussgrade: 0 = offene, 1 = halboffene, 2 = aufgelockerte, 3 = geschlossene Vegetationsdecke (genauere Definitionen vgl. S. 18); bei der Gemse und beim Rothirsch wurden die Häufigkeiten der Schlussgrade 0 und 1 zusammengefasst.*

Schlussgrad	0		1		2		3	
	%	(N)	%	(N)	%	(N)	%	(N)
Steinbock	55.7	(87)	27.4	(84)	5.9	(85)	0	(112)
Gemse		18.6 (70)			5.3	(76)	0	(122)
Rothirsch		51.8 (56)			1.8	(57)	0.9	(106)

Diskussion

Um abzuschätzen, in welchem Ausmass die drei Arten durch erosive Verhaltensweisen auf den Boden und den Vegetationsschluss einwirken, ist einerseits die Auftretenshäufigkeit solcher Verhalten ausschlaggebend, andererseits auch die relative Einwirkungsstärke beim Einzelereignis. So kann insgesamt auch eine häufig auftretende, schwach "schädigende" Verhaltensweise eine starke Einwirkung haben, wie dies für eine selten auftretende, dafür aber "zerstörerische" Verhaltensweise offensichtlich ist. Gemäss meinem qualitativen Eindruck lassen sich die erosiven Verhaltensweisen folgendermassen in abnehmender Stärke ihrer Einwirkung einreihen: Bodenforkeln > Scharren > Traben $\approx$ Springen > Seitenreiben > Bodenhornen.

Zieht man, abgesehen von den Auftretenshäufigkeiten dieser Verhaltensweisen, auch noch die Häufigkeiten von Steinlösen in die Schätzung mit ein, so resultiert, bezogen auf ein hypothetisches Durchschnittsindividuum einer Art, folgende Reihenfolge der abnehmenden Einwirkungsstärke im Untersuchungsgebiet Müschauns: Steinbock > Rothirsch > Gemse. Diese Einschätzung gilt jedoch nur für die spezifische Huftiersituation im Sommerhalbjahr 1989. Die Einwirkung im Winter, zum Beispiel, und in der Nacht (Rothirsch) wurde nämlich in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht.

Männliche Rothirsche wirken höchstwahrscheinlich stärker auf den Lebensraum ein als weibliche Tiere, da nur Stiere Bodenforkeln zeigen. Aus den Beobachtungen von SCHLOETH (1968) ist ferner abzuleiten, dass diese Verhaltensweise in anderen Gebieten häufiger auftreten dürfte als in der Val Mütschans. Denn abgesehen von der Brunft beobachtete er Bodenforkeln auch beim Fegen des Bastgeweihs. Letzteres konnte ich im Untersuchungsgebiet Mütschans nie feststellen. Ähnlich wie beim Rothirsch schätze ich die Situation beim Steinbock ein, da Böcke häufiger springen und bodenhornen als Geissen (pers. Beobachtung; D. Wirz, Thalwil, pers. Mitt.).

Düngung

Koten und Urinieren traten während den Focus-Tier-Aufnahmen bei allen drei Arten ähnlich selten auf (Tab. 5, S. 25).

Diskussion

Nach den Auswahlkriterien für die Focus-Tiere (vgl. Methoden, S. 19) und den Resultaten zu schliessen koten und urinieren die drei Huftierarten selten während sie äsen oder sich fortbewegen. Ich folgere deshalb, dass die Tiere eher im Zusammenhang mit längeren Perioden von Stehen und Liegen Exkremeinte ausscheiden. Darauf weisen auch die grossen Kotansammlungen im Bereich von beliebten Liegeplätzen hin (pers. Beobachtung; MADL, 1991).

Diese ungleichmässige Verteilung fördert einerseits die Diversität des Lebensraumes, führt andererseits aber in weiten Teilen alpiner Rasen zu einer negativen Nährstoffbilanz. Der erste Effekt wurde kleinräumig in nordamerikanischen Grasslandgesellschaften durch experimentelle Abgabe von Rinderurin nachgewiesen und dürfte analog auch für alpine Rasen zutreffen (JARAMILLO & DETLING, 1992a, b). Grossräumig ist er auch anhand der Vegetationskartierung von MADL (1991) für das Untersuchungsgebiet Mütschans abzuleiten. Der erwähnte Effekt bezüglich Nährstoffbilanz konnte STÜSSI (1970) auf zwei Dauerbeobachtungsflächen innerhalb des Nationalparks feststellen. Er verfolgte über 30 Jahre hinweg die Entwicklung einer *Deschampsia*-Lägerflur und einer *Phleum*-Fettwiese in Richtung Borstgrasrasen (*Nardetum*). Diese Sukzession führt STÜSSI auf eine Substratvermagerung als Folge der intensiven Rothirsch-Beweidung zurück.

Abschliessend sei noch auf ein anderes Erosionsphänomen im Zusammenhang mit Exkretion hingewiesen. An Orten, wo Menschen urinierten, scharren Huftiere gerne die Vegetationsdecke und den Oberboden auf und lecken darauf an den freigelegten, urinhaltigen Bodenbestandteilen. Auf diese Art entstandene Lücken in der Vegetationsdecke, können im Nationalpark entlang der Wanderwege (bevorzugt an sichtgeschützten Stellen) und bei Rastplätzen festgestellt werden. Aufgrund der Tätigkeit von ForscherInnen und Parkaufsicht treten sie aber auch im übrigen Gebiet auf. Dies sollte bei Diskussionen über die Entstehung einzelner Erosionsstellen mitberücksichtigt werden. Letztlich stellt sich noch die Frage, ob alle drei Huftierarten in ähnlichem Ausmass derartige Vegetationsveränderungen verursachen. Nach meinen Beobachtungen dürften im Gebiet Trupchun vorwiegend männliche Steinböcke dafür verantwortlich sein. In einem nordamerikanischen Nationalpark scheint die entsprechende Rolle

entlang der Wanderwege der Schneeziege (*Oreamnos americanus*) zuzufallen (HUTCHINS & STEVENS, 1981, zit. in ROBINSON & BOLEN, 1989, S. 237).

Tritteinwirkung

a) Trittraten je Art

Von allen zweiminütigen Focus-Tier-Aufnahmen einer Art (N) ermittelte ich für das Untersuchungsgebiet Müschauns folgende Mediane der Trittraten: Steinbock 38.5 Tritte/2 Min. (N=368), Gemse 22 (N=268), Rothirsch 25 (N=219). Die Unterschiede zwischen den Arten sind signifikant (U-Test paarweise, alle $p < 0.05$). Dies bedeutet, dass der Steinbock pro zwei Minuten ca. 1.8mal so viele Tritte machte wie die Gemse und ca. 1.5mal so viele wie der Rothirsch.

Beim Rothirsch unterscheidet sich zudem der obengenannte Median, der an insgesamt 31 Beobachtungstagen ermittelt wurde, nicht signifikant vom entsprechenden Wert, der aus Vergleichsaufnahmen an 2 Tagen bei der Alp Trupchun resultierte (Median: 22 Tritte/2 Min., N=75; U-Test, $p > 0.05$). Ähnliche Vergleichsstichproben für Steinbock und Gemse wiesen einen zu kleinen Umfang für eine statistische Auswertung auf.

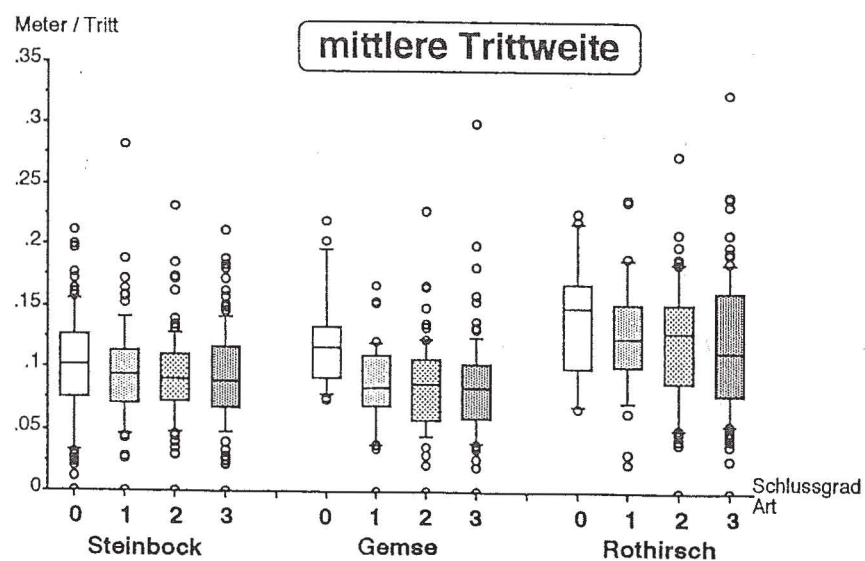
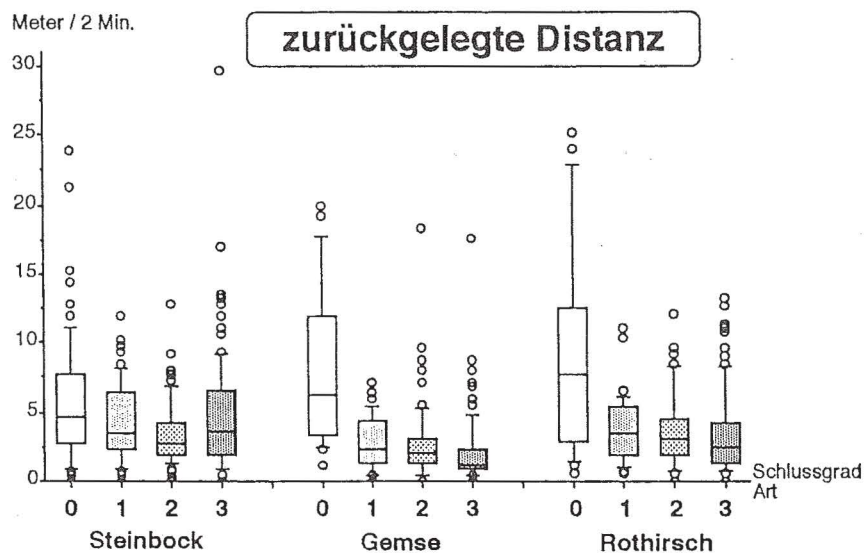
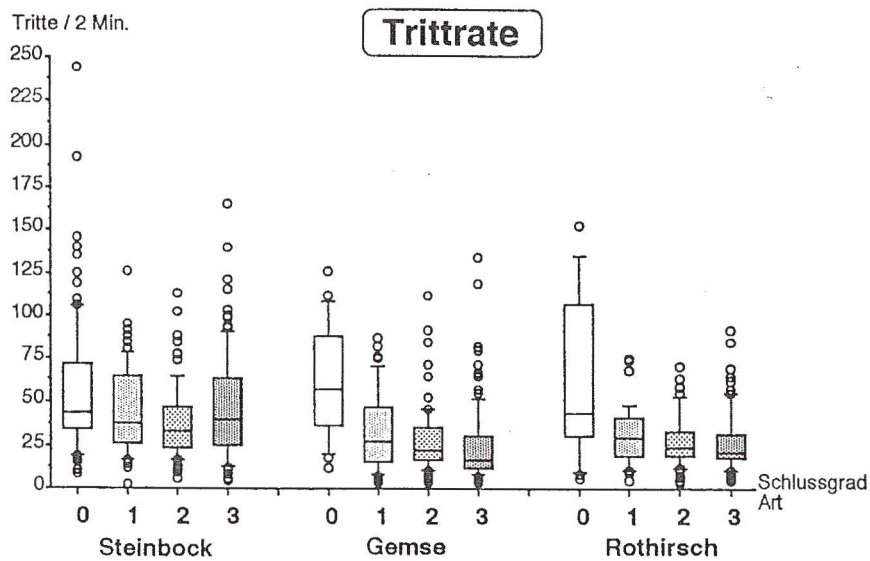
b) Trittrate, zurückgelegte Distanz und mittlere Trittweite je Schlussgrad

Die Trittrate und die zurückgelegte Distanz waren bei allen drei Arten in Schlussgrad 0 grösser als in Schlussgrad 1 (Abb. 5; U-Test, alle $p < 0.05$). Zwischen den Schlussgraden 1, 2 und 3 hingegen unterschieden sich diese zwei Variablen beim Steinbock und beim Rothirsch nicht voneinander (alle $p > 0.05$). Auch bei der Gemse zeigten sich zwischen den Schlussgraden 1 und 2 keine diesbezüglichen Unterschiede (alle $p > 0.05$). Hingegen war bei ihr in Schlussgrad 2 gegenüber 3 die Trittrate signifikant höher ($p < 0.05$) und die zurückgelegte Distanz zumindest tendenziell höher ($p = 0.054$).

Bezüglich der mittleren Trittweite ergaben sich beim Steinbock und Rothirsch in allen Schlussgraden ähnliche Werte (Kruskal-Wallis, beide $p > 0.05$). Nur bei der Gemse war diese Variable in Schlussgrad 0 grösser als in 1 (U-Test, $p < 0.001$). Zwischen den übrigen Schlussgraden zeigten sich jedoch auch bei ihr keine Unterschiede (U-Test paarweise, alle $p > 0.05$).

Abb. 5 Trittrate, zurückgelegte Distanz und mittlere Trittweite in Abhängigkeit des Vegetationsschlusses.

Der horizontale Strich innerhalb einer Box stellt jeweils den Median dar. Ausserhalb der oberen und unteren Begrenzung einer Box liegen je 25% der Werte, ausserhalb der horizontalen Begrenzungen des senkrechten Strichs je 10% der Werte. Datenpunkte der Bereiche $< 10\%$ und $> 90\%$ sind als Kreise gekennzeichnet. Zudem sind die Boxen durch ein einheitliches Punktemuster je Schlussgrad charakterisiert. Für die Definition der mit 0 bis 3 bezeichneten Schlussgrade vergleiche S. 18. (Abbildung siehe nächste Seite).



c) Abhängigkeit der Trittraten von den unabhängigen Variablen

In den Tabellen 7a, b, c sind die Beziehungen zwischen der Trittrate und den Faktoren, welche diese massgeblich beeinflussen, dargestellt. Für jede Tierart rechnete ich dabei zwei multivariate Analysen: einmal mit Berücksichtigung der Focus-Tier-Aufnahmen im Juni (mit Juni), aber ohne die Variablen Nachbarn, Richtung und Vegetationsverteilung; ein zweites Mal ohne die Aufnahmen im Juni (ohne Juni), aber mit Berücksichtigung der drei erwähnten Variablen. Dies war nötig, da ich diese Variablen erst aufgrund der Erfahrungen im Juni für die weitere Beobachtungszeit erfasste. Beide Analysen stimmen in den Ergebnissen jedoch prinzipiell überein (vgl. die vollständigen Auswertungen im Anhang, S. 77ff).

Bei allen drei Arten hängt die Trittrate stark von der Witterung ab. Der Faktor "schwülwarmes Sommerwetter" korreliert nämlich bei allen Analysen positiv mit der Trittrate. Er ist jeweils aus ähnlichen Variablen zusammengesetzt. Dabei fliessen die Variablen Lichtstunden, Temperatur und Bewölkung positiv ein; die Variable Tag mit Reif hingegen negativ. Zudem ist die Trittrate bei allen drei Arten auch in irgendeiner Form vom Vegetationsschluss abhängig. Es gilt dabei stets die Beziehung, wonach die Trittrate bei abnehmendem Vegetationsschluss ansteigt. Dies entspricht den Ergebnissen der univariaten Auswertung, die im obigen Abschnitt b) dargestellt wurden.

Beim Steinbock (Tab. 7a) zeigt sich die Abhängigkeit vom Vegetationsschluss in folgenden Faktoren: (1) Die Trittrate ist positiv mit dem Faktor "Felsbereich" korreliert, in welchem der Vegetationsschluss sicher gering ist; (2) Die Trittrate korreliert positiv mit dem Faktor "Absenz vom Hang oberhalb des Felsbandes" (vgl. Analyse mit Juni). Die Trittrate ist also höher, wenn sich die Tiere nicht in diesem Hang mit hohem Vegetationsschluss befinden; (3) Der Faktor "Absenz von Sonne" ist ebenfalls positiv mit der Trittrate korreliert (vgl. Analyse ohne Juni). Er steht analog zu (1) mit der Variablen "Hang oberhalb des markanten Felsbandes" in negativer Beziehung. Zusätzlich fließt die Variable Beschattung negativ ein. Keine Beschattung heisst, dass die Sonne gar nicht schien, was morgens und abends sowie bei schlechter Witterung möglich ist. Die Steinböcke hielten sich in diesen Tageszeiten und bei solchen Witterungsbedingungen im allgemeinen selten in den hochgelegenen Teilen des engeren Untersuchungsgebietes auf, die den "Hang oberhalb des markanten Felsbandes" miteinbeziehen. Der Faktor "Absenz von Sonne" entspricht also weitgehend dem Faktor "Absenz vom Hang oberhalb des markanten Felsbandes" (vgl. (1)).

Letztlich bestimmt beim Steinbock auch die Richtung der Ortsverschiebung während einer Focus-Tier-Aufnahme die Trittrate. Die Anzahl Tritte pro 2 Minuten ist nämlich positiv korreliert mit dem Faktor "Ortsverschiebung talwärts" und negativ korreliert mit dem Faktor "Ortsverschiebung hangparallel".

Bei der Gemse (Tab. 7b) zeigt sich die erwähnte Beziehung zwischen Trittrate und Vegetationsschluss anhand der positiven Korrelation der Trittrate mit dem Faktor "geringer Vegetationsschluss" sowie anhand der negativen Korrelation der Trittrate mit dem Faktor "Hangrücken". In letzteren fließt die Variable Vegetationsschluss positiv ein und die Variable "Runsen und Schutthänge" (L.typ 7) negativ.

Zudem ist bei der Gemse die Trittrate positiv mit dem Faktor "Geiss" korreliert. In diesen Faktor sind bei beiden Analysen die Variable Geiss positiv und die Variable Adulte negativ eingeflossen.

Anders ausgedrückt: Geissen zeigen eine höhere Trittrate als Tiere der Klasse Adulte. Schliesslich weist die Gemse auch bei Regen und Schneefall eine höhere Trittrate auf.

Für den Rothirsch (Tab. 7c) ist das Modell der multiplen Regression nicht zutreffend (vgl. p ANOVA). Tendenziell scheinen dennoch ähnliche Faktoren wie bei den anderen Arten die Trittrate mitzubestimmen (jahreszeitliche Witterung, Vegetationsschluss, Richtung der Ortsverschiebung während einer Focus-Tier-Aufnahme, Alters- und Geschlechtsklasse).

Tab. 7a Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate des Steinbocks massgeblich beeinflussen. Angegeben sind die wichtigsten Kennwerte der Faktoren, die aus der Hauptkomponentenanalyse hervorgingen und in der anschliessenden multiplen Regression signifikant mit der Trittrate korrelierten. Vorzeichen der Regressionskoeffizienten: + = positive, - = negative Korrelation; Signifikanzen des t-Tests: +++/--- = $p \leq 0.001$, ++ = $0.01 \geq p > 0.001$, +/- = $0.05 \geq p > 0.01$; "Mit und ohne Juni": vgl. Text S. 30; Bezeichnung der Variablen: vgl. Tab. 12, S. 72.

Hauptkomponenten-Analyse: mit Juni					
Factor "Name"	1 "Schwülwarmes Sommerwetter"	9 "Felsbereich"	6 "Absenz vom Hang Hang oberhalb des Felsbandes"		
Factor Loadings	Lichtstunden + 0.879 Temperatur + 0.772 Bewölkung + 0.687 Tag mit Reif - 0.698	L.typ 10 (Felsbereich) + 0.914	L.typ 13 (Hang oberhalb des markanten Felsbandes) - 0.765		
Beitrag zur Gesamt- varianz	13.9%	6.1%	7.0%		
Multiple Regression: mit Juni					
Vorzeichen des Koeffi- zienten und p des t-Tests	+++	++	+++		
p ANOVA	0.0001				
Hauptkomponenten-Analyse: ohne Juni					
Factor "Name"	1 "Schwülwarmes Sommerwetter"	12 "Felsbereich"	10 "Absenz von Sonne"	9 "Ortsverschiebung talwärts"	5 "Ortsverschiebung hangparallel"
Factor Loadings	Lichtstunden + 0.920 Temperatur + 0.790 Bewölkung + 0.707 Tag mit Reif - 0.658 LuftdruckA - 0.463	L.typ 10 (Felsbereich) + 0.795 Vegetat.vertel- lung homogen + 0.460	Beschattung - 0.786 L.typ 13 (Hang oberhalb des markanten Felsbandes) - 0.472	R.talwärts + 0.843	R.hang- parallel + 0.892 R.bergwärts - 0.873
Beitrag zur Gesamt- varianz	11.7%	5.8%	6.0%	5.8%	7.5%
Multiple Regression: ohne Juni					
Vorzeichen des Koeffi- zienten und p des t-Tests	+++	++	+	++	-
p ANOVA	0.0001				

Tab. 7b Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate der Gemse massgeblich beeinflussen.
Erläuterungen vgl. Tab. 7a (S. 31).

Hauptkomponenten-Analyse: mit Juni				
Factor "Name"	1 "Schwülwarmes Sommerwetter"	3 "Geiss"	4 "Hangrücken"	
Factor Loadings	Lichtstunden + 0.840 Temperatur + 0.750 Bewölkung + 0.721 Tag mit Reif - 0.895	Geiss + 0.782 Besonnung + 0.521 Adulte - 0.810 Beschattung - 0.541	Vegetat.schluss + 0.660 L.typ7 (Runsen und Schutthänge) - 0.869	
Beitrag zur Gesamtvarianz	17.1%	11.7%	7.9%	
Multiple Regression: mit Juni				
Vorzeichen des Koeffizienten und p des t-Tests	+++	+++	---	
p ANOVA	0.0001			
Hauptkomponenten-Analyse: ohne Juni				
Factor "Name"	1 "Schwülwarmes Sommerwetter"	4 "Geiss"	2 "Geringer Vegetationsschluss"	7 "Regen und Schneefall"
Factor Loadings	Lichtstunden + 0.802 Bewölkung + 0.687 Temperatur + 0.628 Tag mit Reif - 0.891 Besonnung - 0.527	Geiss + 0.824 Besonnung + 0.484 Adulte - 0.850	Vegetat.vertellung aggregiert + 0.842 L.typ 12 (Felsbereich) + 0.620 Vegetat.schluss - 0.818	Niederschlag + 0.768
Beitrag zur Gesamtvarianz	14.4%	10.7%	8.8%	6.3%
Multiple Regression: ohne Juni				
Vorzeichen des Koeffizienten und p des t-Tests	+++	+++	++	+
p ANOVA	0.0001			

Tab. 7c Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate des Rothirschs massgeblich beeinflussen.
 Erläuterungen vgl. Tab. 7a (S. 31).

Hauptkomponenten-Analyse: mit Juni				
Factor "Name"	1 "Schwülwarmes Sommerwetter"	8 "Schuttrunse, Bachbett"		
Factor Loadings	Lichtstunden + 0.855 Temperatur + 0.770 Bewölkung + 0.720 Tag mit Reif - 0.785	L.typ 15 (Schuttrunsen, Bachbett) + 0.714 LuftdruckM + 0.559 Vegetat.schluss - 0.580		
Beitrag zur Gesamtvarianz	14.3%	7.7%		
Multiple Regression: mit Juni				
Vorzeichen des Koeffizienten und p des t-Tests	+	+		
p ANOVA	0.0932			
Hauptkomponenten-Analyse: ohne Juni				
Factor "Name"		2 "Geringer Vegetationsschluss"	3 "Ortsverschiebung bergwärts"	9 "Kühe"
Factor Loadings		Vegetat.verteilung aggregiert + 0.868 L.typ7 (Runsen und Schutthänge) + 0.471 Vegetat.schluss - 0.912	R.bergwärts + 0.892 R.hangparallel - 0.706	Kühe + 0.724 Spiesser - 0.873
Beitrag zur Gesamtvarianz		10.8%	6.7%	6.6%
Multiple Regression: ohne Juni				
Vorzeichen des Koeffizienten und p des t-Tests		+	+	+
p ANOVA	0.0824			

Diskussion

a) Trittraten je Art

Beinahe während ihrer ganzen Aktivitätszeit wirken die Huftiere durch Tritt auf den Boden und die Bodenvegetation ein. Folglich bedeutet auch ein zahlenmässig kleiner Unterschied zwischen den Trittraten zweier Arten, dass ihre Tritteinwirkungen stark voneinander abweichen. Somit ergibt sich anhand der Trittraten die folgende abnehmende Klassierung der drei Arten in bezug auf die mittlere Tritteinwirkung eines hypothetischen Durchschnittsindividuums im Untersuchungsgebiet Müschauns: Steinbock >> Rothirsch > Gemse.

Dabei wird jedoch vorausgesetzt, dass die Einwirkung eines Trittes bei allen Arten gleich ist. Dies dürfte zumindest in steilem Gelände nicht der Fall sein. Die Hufe werden hier nicht mehr flach auf die Unterlage aufgesetzt, sondern eher "punktuell" auf die bergseitige Hufkante. Unter solchen Umständen bestimmt hauptsächlich das Körpergewicht der Tiere, wie stark sich Tritte auf die Unterlage auswirken. Folglich ist die oben aufgeführte, stark unterschiedliche Tritteinwirkung zwischen Steinbock und dem schwereren Rothirsch in bezug auf steile Hänge zu relativieren.

b) Trittrate, zurückgelegte Distanz und mittlere Trittweite je Schlussgrad

Die Resultate zeigen bei allen Arten eine grössere Trittrate in hohem Vegetationsschluss als in offenem Vegetationsschluss. Um das Ausmass der Tritteinwirkung in den verschiedenen Schlussgraden abzuschätzen, dürfen jedoch nicht alleine die Trittraten der Schlussgrade miteinander verglichen werden. Eine relativ hohe Trittrate könnte nämlich auf eine hohe Fortbewegungsgeschwindigkeit hinweisen, wodurch sich die mittlere Verweilzeit in einem bestimmten Schlussgrad reduziert und somit auch die Tritteinwirkung. Im weiteren könnten die Tiere die Fortbewegungsgeschwindigkeit, abgesehen von der Trittrate, auch durch längere mittlere Trittweiten erhöhen.

Anhand der Variable "zurückgelegte Distanz" als Schätzung der Fortbewegungsgeschwindigkeit kann man bei allen drei Arten auf eine relativ kurze Verweilzeit in tiefem Vegetationsschluss schliessen, wobei einzig die Gemse die Geschwindigkeit zu steigern scheint, indem sie zusätzlich zur Trittrate auch die mittlere Trittweite erhöht. Diese Folgerung bezüglich Verweilzeit deckt sich auch mit der Auswertung nach Habitatpräferenzen (vgl. S. 37ff).

Weshalb bewegen sich aber die drei Huftierarten mit abnehmendem Vegetationsschluss stets schneller fort? Den Grund dafür vermute ich bei der parallel zum Vegetationsschluss sinkenden Nahrungskonzentration. Anknüpfend an die obengenannten Ueberlegungen bedeutet dies, dass letztlich die Habitatwahl der Tiere hauptsächlich auf eine von einem Umweltgradienten (in diesem Fall die Nahrungskonzentration) abhängige Fortbewegungsgeschwindigkeit zurückzuführen ist. Dieses Modell der Habitatwahl wird auch in KREBS (1985, S. 58) aufgrund von Angaben nach FRÄNKEL & GUNN (1940) beschrieben. Es besticht durch seine Einfachheit und seinen hohen Erklärungswert für das beobachtete Verhalten der drei Huftierarten. Im weiteren möchte ich auf S. 38 der vorliegenden Arbeit verweisen, wo weitere Aspekte der Habitatwahl diskutiert werden.

Gemäss den Ueberlegungen zu Beginn dieses Abschnittes wäre somit die Tritteinwirkung durch die drei Arten in allen Schlussgraden ähnlich einzuschätzen. Dies muss jedoch nicht unbedingt der Fall sein. Die obige Einschätzung beruht nämlich auf der Annahme, dass sich ein

Tritt in jedem Schlussgrad ähnlich auswirkt. Meiner Meinung nach ist dies aber nur in Habitaten der Fall, wo Tritt schon seit sehr langer Zeit die Struktur und Zusammensetzung der Vegetation prägt, wie zum Beispiel im Nationalpark (vgl. Nutzungsgeschichte, S. 14). Der Boden und die Bodenvegetation, gleich welchen Schlussgrades, dürften sich nämlich über all die Jahre hinweg auf ein bestimmtes Mass der Tritteinwirkung angepasst haben. Letztere Aussage impliziert aber auch, dass Boden und Vegetation ohne Beweidung und Tritt sicher anders aussehen würden (vgl. S. 60).

c) Abhängigkeit der Trittraten von den unabhängigen Variablen

Der Faktor "schwülwarmes Sommerwetter" bestätigt, dass die auf umfangreichen mathematischen Berechnungen basierenden Resultate mit dem im Feld erhaltenen, qualitativen Eindruck übereinstimmen. Ich protokollierte nämlich an gewitterhaften Tagen eine ausgesprochene "Hektik" der Tiere. Dieser schwer fassbare Eindruck erscheint schliesslich in den Resultaten als positive Korrelation der Trittrate mit dem obengenannten Faktor.

Zudem zeigt der Faktor "Hang oberhalb des markanten Felsbandes" bei den Analysen des Steinbocks, dass die Trittrate nicht nur von der Nahrungsquantität abhängt, sondern auch von der Selektivität der Tiere für bestimmte Nahrungspflanzen. Ich vermute dies aufgrund folgender Ueberlegungen: MADL (1991) beschreibt die Vegetation dieses Hanges als stark beweidete, für das engere Untersuchungsgebiet einmalige Nacktried-Variante (*Elyna myosuroides*) der Blaugrashalde. Folglich ist das Nahrungsangebot dieses Hanges trotz hohem Vegetationsschluss als gering einzustufen, was gemäss der Diskussion des vorherigen Abschnitts b) eine hohe Trittrate erwarten liesse. Die Resultate zeigen aber das Gegenteil. Ich vermute deshalb, dass die Tiere lange Zeit am gleichen Ort verbringen, um alle noch so kurzen Sprosse des Nacktrieds abzuäsen. Denn nach ZIMMERMANN (1990) stellt das Nacktried die mit Abstand beliebteste Aesungspflanze des Müschauns dar.

Bei der Gemse und beim Rothirsch fällt die positive Korrelation zwischen Trittrate und weiblichen adulten Tieren auf. Diese Abhängigkeit ist vermutlich auf laktierende Tiere zurückzuführen. Aufgrund des hohen Anteils von Jungtieren bei den beiden Arten im engeren Untersuchungsgebiet ist die Wahrscheinlichkeit, bei Focus-Tier-Aufnahmen laktierende Tiere zu erfassen, besonders hoch. So waren gemäss den Beobachtungshäufigkeiten der Scan-Sample schätzungsweise 68% der im Untersuchungsgebiet Müschauns beobachteten Gemsgeissen und 76% der Rothirschkühe laktierend (vgl. Tab. 1, S. 14: Verhältnis Kitze bzw. Kälber zu weiblichen adulten Tieren). Die höhere Trittrate der laktierenden Tiere darf wohl durch eine gesteigerte Nahrungsaufnahme erklärt werden, welche ihrerseits auf einem laktationsbedingten höheren Nahrungsbedarf beruht. Darauf weisen CLUTTON-BROCK et al. (1982) beim Rothirsch hin, da bei ihren Untersuchungen der Anteil Aesen an der gesamten Aktivitätszeit bei laktierenden Tieren höher ausfiel als bei nicht laktierenden. Höchstwahrscheinlich treffen diese Ueberlegungen auch bei der Gemse zu.

5.2. Aktivität und Habitatpräferenzen

Anteile verschiedener Aktivitäten an der geschätzten Aktivitätszeit

Die in der *Tabelle 8* dargestellten durchschnittlichen Anteile der vier Aktivitäten beziehen sich auf die Zeit zwischen Morgen- und Abenddämmerung während der Periode von Juni bis Oktober 1989. Bei Steinbock und Gemse kann die Summe der Werte von Aesen, Lokomotion und Stehen als Mass für die Aktivitätszeit betrachtet werden, weil beide Arten tagaktiv sind (vgl. GEORGII, 1978; HAMR & CZAKERT, 1986). Der Rothirsch hingegen ist zusätzlich nachtaktiv, weshalb die Aktivitätszeit nicht aus den angeführten Werten abgeleitet werden kann (vgl. GEORGII, 1981).

Tab. 8 Durchschnittliche Anteile der Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen der drei Huftierarten an der Lichtzeit von Juni bis Oktober 1989.

Angegeben sind die Prozentanteile von Tieren in den verschiedenen Aktivitäten, relativ zu allen mittels Scan-Samples erfassten Tieren einer Art (N).

Aktivitäten	Aesen	Lokomotion	Stehen	Liegen
Steinbock N=2257	59.1	14.4	11.4	15.0
Gemse N=748	63.9	5.5	13.6	17.0
Rothirsch N=861	42.4	6.6	10.8	40.2

Diskussion

Liegende Huftiere beeinflussen den Boden und die Bodenvegetation relativ wenig, weshalb bei der Schätzung der potentiellen Einwirkung der Arten auch die Aktivitätszeit miteinbezogen werden sollte. Somit ist zumindest im Sommerhalbjahr die potentielle Einwirkung einer Gemse und eines Steinbocks im Untersuchungsgebiet Müschauns ähnlich einzuschätzen, wenn die Aktivitätszeit als Vergleichsmass verwendet wird.

GEORGII (1981) ermittelte in den Bayerischen Alpen durch Telemetrie das 24stündige Aktivitätsmuster weiblicher Rothirsche. Aufgrund seiner Ergebnisse schätze ich die Aktivitätszeit für den Rothirsch auf 13-14 Std. (Durchschnitt von Juni - Oktober). Beim Steinbock und der Gemse erhalte ich aufgrund meiner Beobachtungen eine gesamte Aktivitätszeit von 12-12.5 Std. Bei dieser Schätzung gehe ich von einer mittleren Lichtzeit von 13.3 Std. aus und addiere zur errechneten Aktivitätszeit eine Stunde, da beide Arten auch vor bzw. nach der Morgen- und Abenddämmerung äsend zu beobachten waren (pers. Beobachtung; HEMMI, 1990). Damit ergibt sich aufgrund der Aktivitätszeit als Vergleichsbasis, dass die potentielle Einwirkung eines Rothirsches im Untersuchungsgebiet Müschauns höher einzuschätzen ist als diejenige von

Steinbock und Gemse. Bei dieser Beurteilung wird jedoch von der unsicheren Annahme ausgegangen, dass Rothirsche im Schweizerischen Nationalpark eine ähnliche Anzahl Stunden pro Tag aktiv sind wie solche in den Bayerischen Alpen. Dies muss aber nicht unbedingt der Fall sein, da sich die beiden Lebensräume v. a. in bezug auf anthropogen bedingte Störungen und die Huftierdichte unterscheiden dürften (vgl. Problemanalyse S. 4).

Habitatpräferenzen

Insgesamt (Tab. 9, Spalte Total) wurde offener Vegetationsschluss (0) von allen drei Arten gemieden und geschlossene Vegetation (3) bevorzugt (statistische Auswertung vgl. Anhang, S. 74, 75). Der Steinbock bevorzugte insgesamt aber auch halboffene Vegetation (1) und mied aufgelockerte (2). Gemse und Rothirsch hingegen mieden diesbezüglich auch halboffene Vegetation (1).

Tab. 9 Präferenzen bezüglich Vegetationsschluss, aufgeführt für die Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen sowie für alle Aktivitäten summiert.

+ = Bevorzugung eines Schlussgrades; - = Meidung; ≈ = Nutzung entsprechend dem Angebot;
Definition der Schlussgrade vergleiche (S. 18).

	Vegetations- schlussgrad	Aesen	Lokomotion	Stehen	Liegen	Total
Steinbock	0	-	≈	≈	≈	-
	1	-	+	≈	+	+
	2	-	≈	≈	-	-
	3	+	-	≈	≈	+
Gemse	0	-	≈	-	-	-
	1	≈	≈	≈	≈	-
	2	≈	≈	≈	≈	≈
	3	+	≈	+	+	+
Rothirsch	0	-	-	≈	≈	-
	1	≈	-	-	-	-
	2	≈	-	≈	-	≈
	3	+	+	≈	+	+

Für die Aktivität Aesen bevorzugten alle drei Arten geschlossene Vegetation (3) und mieden offene (0). Der Steinbock mied diesbezüglich auch die Schlussgrade 1 und 2.

Für Lokomotion nutzte der Steinbock halboffene Vegetation (1) bevorzugt und mied geschlossene (3). Der Rothirsch bevorzugte für diese Aktivität Schlussgrad 3, mied hingegen alle anderen Schlussgrade. Als einzige Art nutzte die Gemse für Lokomotion die Vegetationsschlussgrade entsprechend deren Angebot.

Für Stehen wurden die Schlussgrade von allen drei Arten weitgehend dem Angebot entsprechend genutzt, abgesehen von der Gemse, die wiederum geschlossene Vegetation bevorzugte und offenen Vegetationsschluss (0) mied.

Zum Liegen nutzte der Steinbock als einzige Art halboffene Vegetation (1) bevorzugt, mied hingegen aufgelockerte Vegetation (2). Die Gemse zeigte für Liegen das gleiche Muster wie bei den Aktivitäten Stehen und Aesen. Der Rothirsch bevorzugte zum Liegen einzig Schlussgrad 3, mied hingegen für diese Aktivität die Schlussgrade 1 und 2.

Diskussion

a) Allgemeine Habitatwahl

Generell zeigen die Resultate das für herbivore Tiere erwartete Muster: offener Vegetationsschluss wurde gemieden, hoher Vegetationsschluss bevorzugt.

Diese Aussage trifft ausnahmslos für die Gemse zu, beim Rothirsch erstaunt einzig die relativ hohe Nutzung von offener Vegetation für Liegen. Letztere resultiert höchstwahrscheinlich aus der Bevorzugung von schattigen Liegeplätzen am Fuss von Felsstufen an heissen Sommertagen.

Beim Steinbock hingegen erfordern etliche Aspekte seiner Habitatwahl eine Erklärung. Er lokomotierte und lag über Erwarten häufig in halboffener, etwas abgeschwächter auch in offener Vegetation. Beide Resultate sind vermutlich auf das räumlich klar getrennte Aktivitätsmuster der Steingeissen-Jungtiergruppen zurückzuführen. Ein Grossteil der Tiere pflegte nämlich etliche Stunden pro Tag in spärlich bewachsenen Schutthängen zu ruhen, sei es nun im Salzleckenbereich oder in anderen Hangeinschnitten. Während diesen Ruheperioden der Adulten tollten die Jungtiere meist in deren Umgebung herum. Schliesslich begannen die Tiere spätnachmittags auf den dicht bewachsenen Hangrücken allmählich zu äsen, wozu sie vorgängig schuttreiche Hangeinschnitte durchqueren mussten. Fröhlmorgens wanderten sie dann jeweils wieder in die entgegengesetzte Richtung (vgl. auch HEMMI, 1990).

Eine ähnlich klare räumliche Trennung der Aktivitäten in bezug auf den Vegetationsschluss konnte ich bei den anderen beiden Arten nicht beobachten, abgesehen von den oben erwähnten Ausnahmetagen beim Rothirsch. Dieser Unterschied könnte auf eine Konkurrenz-Vermeidungsstrategie des Steinbocks hinweisen oder aber lediglich auf der "Salzsucht" der meisten Steingeissen des engeren Untersuchungsgebiets beruhen.

Dies deutet denn auch auf die vielen möglichen Faktoren hin, welche die Habitatwahl der drei untersuchten Arten, vom Vegetationsschluss einmal abgesehen, mitbestimmen. Zu nennen wären beispielsweise Relief, Klima, Witterung, Konkurrenz, menschliche Störung sowie Alter und

Geschlecht eines Tieres, sein physiologischer Zustand, sein Fortpflanzungsstatus etc. (vgl. v. ELSNER-SCHACK, 1985; GORDON, 1989). Diese Faktoren wirken sich sicherlich auf die grossräumige Habitatwahl aus. Kleinräumig dürfte jedoch das Nahrungsangebot und somit auch der Vegetationsschluss für die Habitatwahl entscheidend sein, denn es ist anzunehmen, dass die drei untersuchten Arten als Herbivore primär eine Strategie der maximalen Nahrungsaufnahme verfolgen (vgl. ATZLER & GEORGII, 1983; GORDON, 1989). Vermutlich spielen sekundär auch qualitative Aspekte des Nahrungsangebotes eine Rolle (ILLIUS, CLARK & HODGSON, 1992).

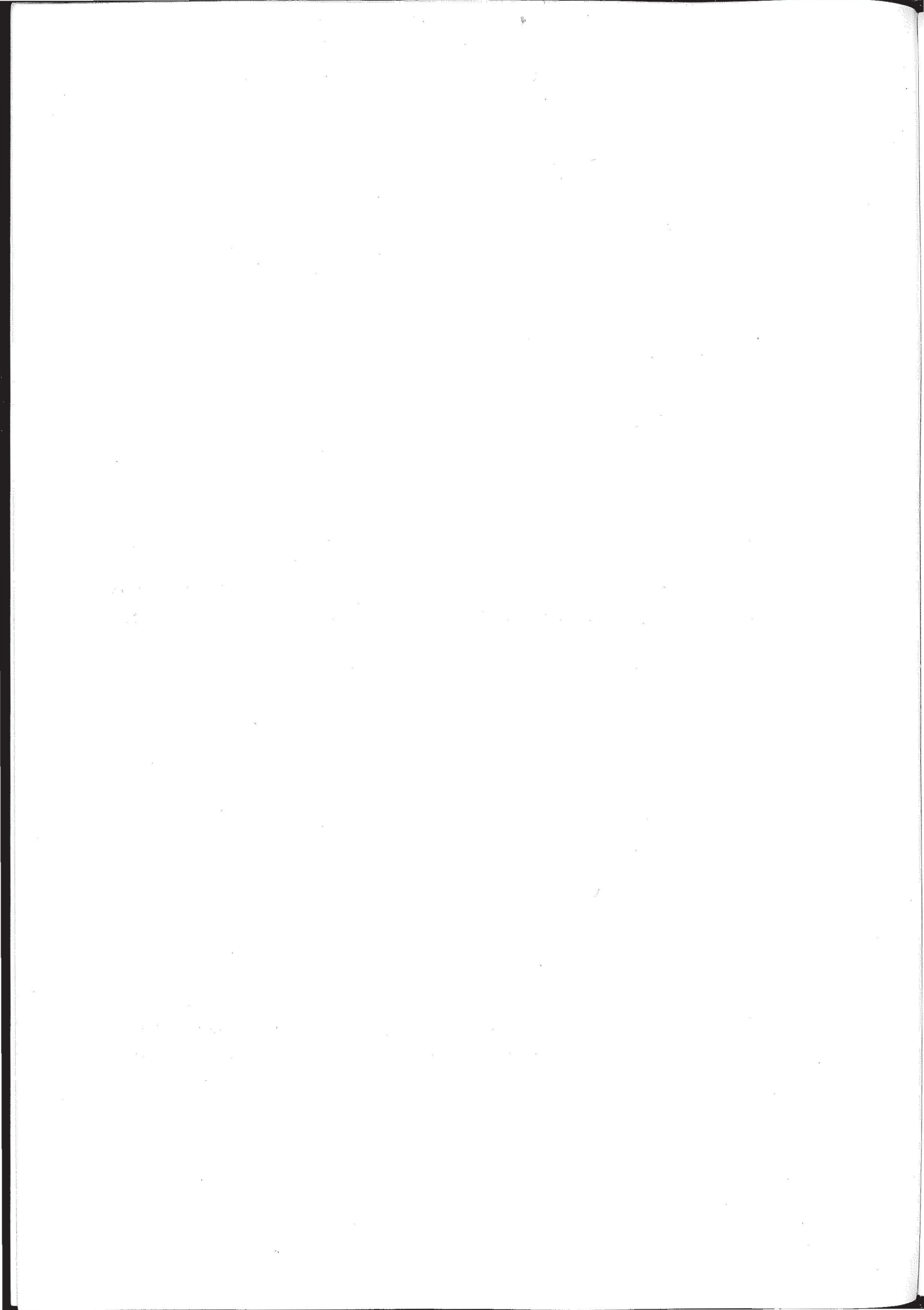
b) Einwirkung der Tiere in den verschiedenen Schlussgraden

Die potentielle Einwirkung einer Art in den verschiedenen Schlussgraden lässt sich vor allem anhand der Vegetationsschlusspräferenzen bezüglich Aesen und Lokomotion abschätzen, denn stehende und liegende Tiere dürften verhältnismässig gering einwirken.

Bezüglich Aesen ergibt sich somit für alle Arten eine "Schonung" der offenen Vegetation und eine verstärkte potentielle Einwirkung in geschlossener Vegetation.

Diese Einschätzung verstärken zumindest bei Rothirsch und Gemse auch die Ergebnisse bezüglich Lokomotion. Beim Steinbock hingegen ist anhand letzterer Aktivität eine Schonung von geschlossener Vegetation und eine verstärkte Einwirkung in halboffener Vegetation abzuleiten. Anhand seiner Aktivität, welche einen viel grösseren Anteil Aesen verglichen mit Lokomotion aufweist, überwiegt aber höchstwahrscheinlich die Einwirkung von Aesen diejenige von Lokomotion. Folglich dürfte insgesamt auch für den Steinbock das obige für Aesen beschriebene Muster zutreffen: hohe Einwirkung in geschlossener Vegetation, geringe Einwirkung in offener Vegetation.

Gemäss der Diskussion im vorausgegangenen Kapitel dürfte jedoch die Tritteinwirkung im Untersuchungsgebiet Müschauns in allen Schlussgraden ähnlich ausfallen. Deshalb vermute ich, dass eine unterschiedliche Einwirkung in den Schlussgraden primär auf Effekten beruhen müsste, die durch das eigentliche Abäsen der Bodenvegetation hervorgerufen werden und nicht trittbedingt sind.



6. Einfluss der hohen Huftierbestände auf Landschaftsveränderungen in der Val Müschauns zwischen 1938 und 1989 (Resultate und Diskussion)

In diesem Kapitel versuche ich am Beispiel eines Teilgebiets des Nationalparks die Frage zu klären, ob die seit der Parkgründung stark angestiegenen Huftierbestände den Bereich der alpinen Rasen nachhaltig verändert haben. In erster Linie stellte ich dabei das gesamte Ausmass der Veränderungen fest, um dann in einem zweiten Schritt den huftierbedingten Anteil zu eruieren. Schliesslich interessierte mich auch der diesbezügliche Einfluss der einzelnen Arten.

Um diese Fragen beantworten zu können, sollten über Jahrzehnte hinweg Veränderungen der Landschaft als auch der Huftiersituation dokumentiert sein. Ersteres ist für das Untersuchungsgebiet Müschauns durch Fotografien und Luftbilder früherer Jahre der Fall. Die Huftiersituation hingegen ist nur durch Verteilungsmuster der Jahre 1961-63 (NIEVERGELT, 1966) und 1986 (STAUFFER, 1988) beschrieben. Zudem liegen, abgesehen von NIEVERGELT (1966), keine Angaben über die Situation im Winter vor. Aufgrund dieser Umstände orientierte ich mich für die Diskussion des Huftiereinflusses auf Landschaftsveränderungen in der Val Müschauns vor allem an den in der vorliegenden Arbeit erhobenen Sommerverteilungsmustern von 1989 und den Angaben zur Bestandesentwicklung im Gebiet Trupchun. Diese Informationen bilden die Diskussionsbasis für die nachfolgenden Kapitel, weshalb sie diesen vorangestellt sind.

Verteilungsmuster des Sommerhalbjahres 1989

Die Abbildungen 6a und 6b zeigen die im Sommer 1989 registrierte Verteilung der drei Huftierarten im Untersuchungsgebiet Müschauns und geben somit auch Hinweise auf das räumliche Muster der potentiellen Einwirkungen.

Danach suchten die Huftiere im Sommerhalbjahr 1989 die Bereiche um die Salzlecke und um die Wasserstelle sowie den Hang oberhalb des markanten Felsbandes insgesamt am häufigsten auf. Innerhalb des erwähnten Hanges nutzten sie vor allem den höher gelegenen Abschnitt intensiv (Abb. 6a oben). Dafür sind hauptsächlich Gemse und Steinbock verantwortlich, denn der Rothirsch war in diesem Hang nicht häufiger zu beobachten als in anderen Bereichen des Untersuchungsgebiets Müschauns (Abb. 6a unten, b).

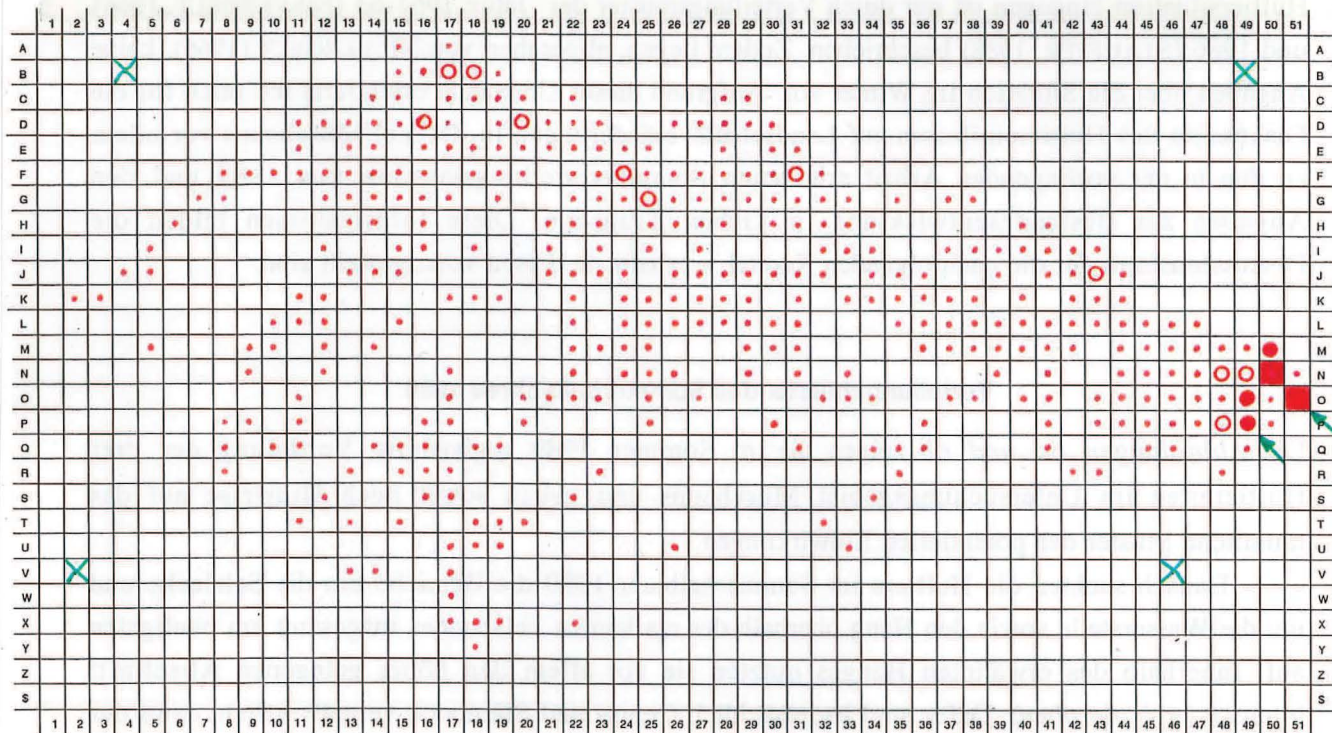
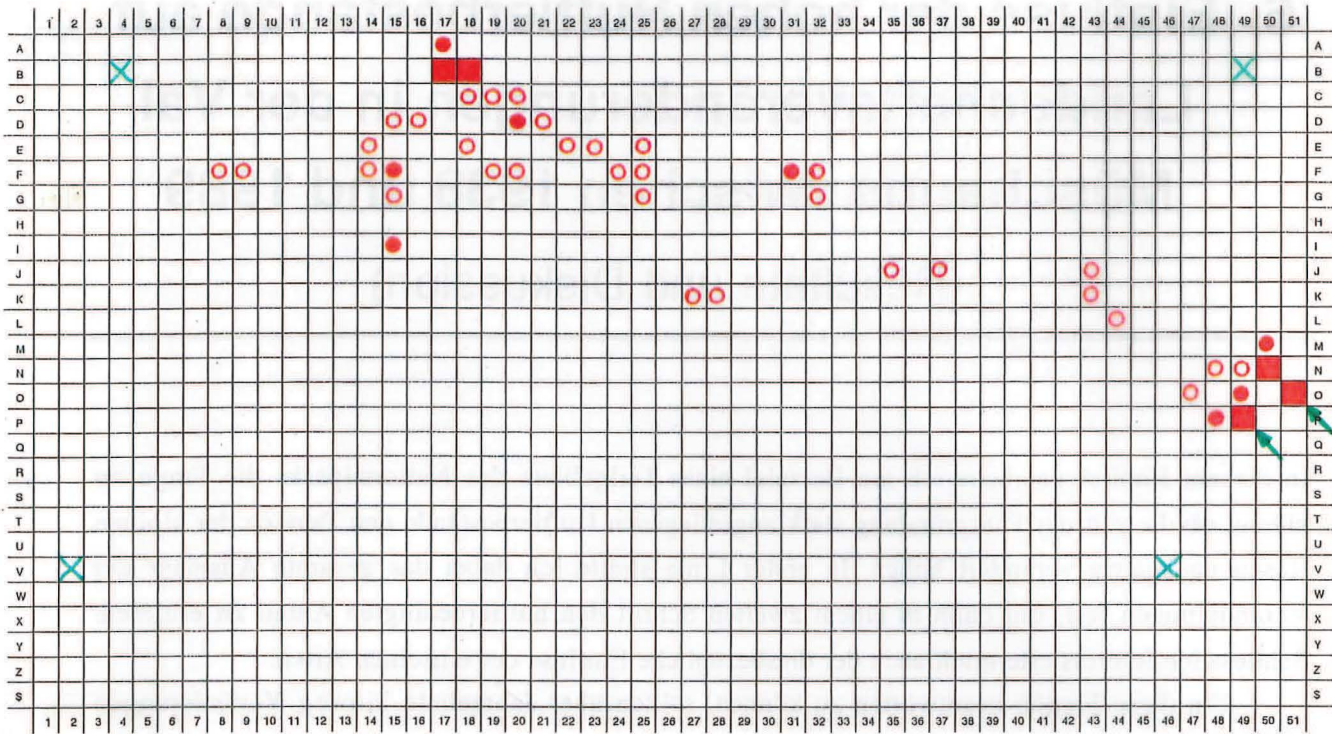


Abb. 6a Verteilungsmuster der Huftiere insgesamt (oben) und des Steinbocks (unten), summiert von Juni-Oktober 1989.

Rot: Häufigkeiten der beobachteten Tiere pro Rasterquadrat (• ≤ 20 ; ○ 21-40; ■ 41-60; ■ > 60); bei der oberen Abbildung wurden die Häufigkeiten ≤ 20 zur übersichtlicheren Darstellung weggelassen. Grüne Pfeile heben das Rasterquadrat mit der künstlichen Salzlecke hervor (O51) und dasjenige mit der Wasserstelle (P49). Als Geländebezug dient das Foto der Abb. 4 (S. 13), welches sich anhand der grünen Kreuze einpassen lässt.

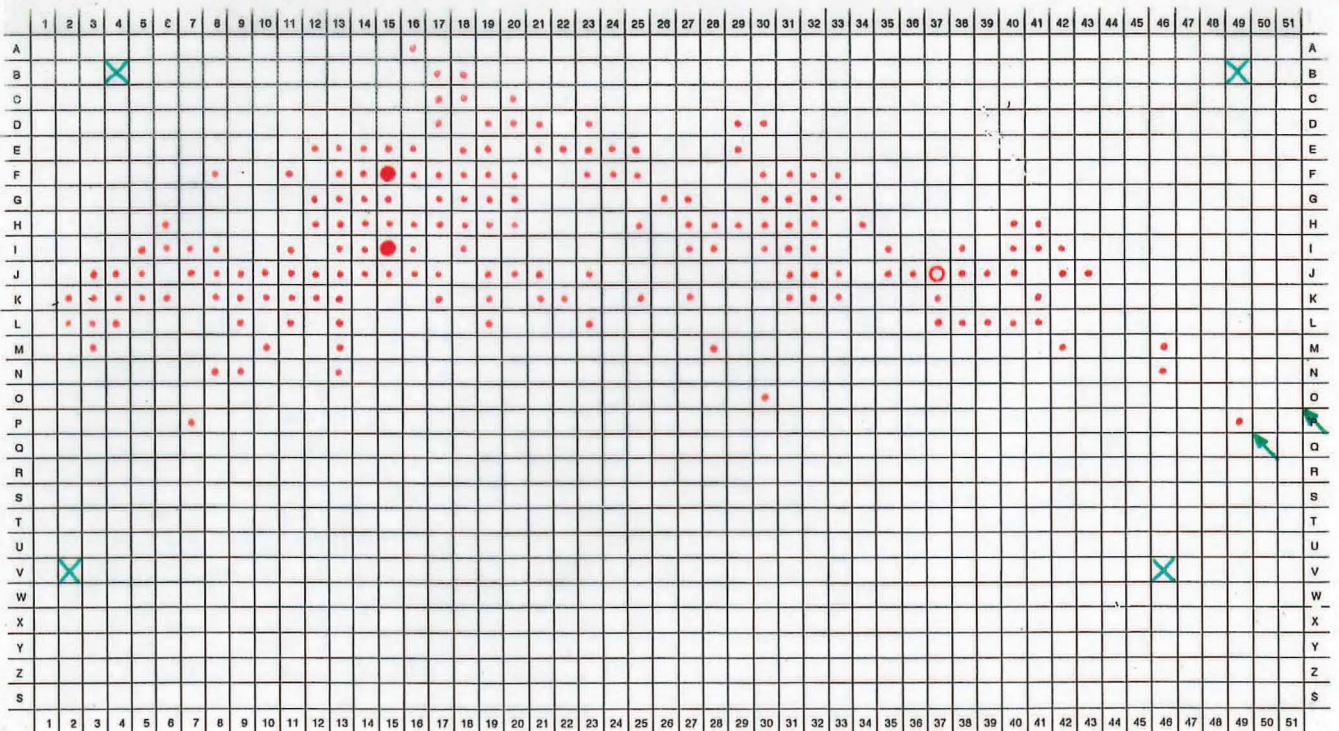
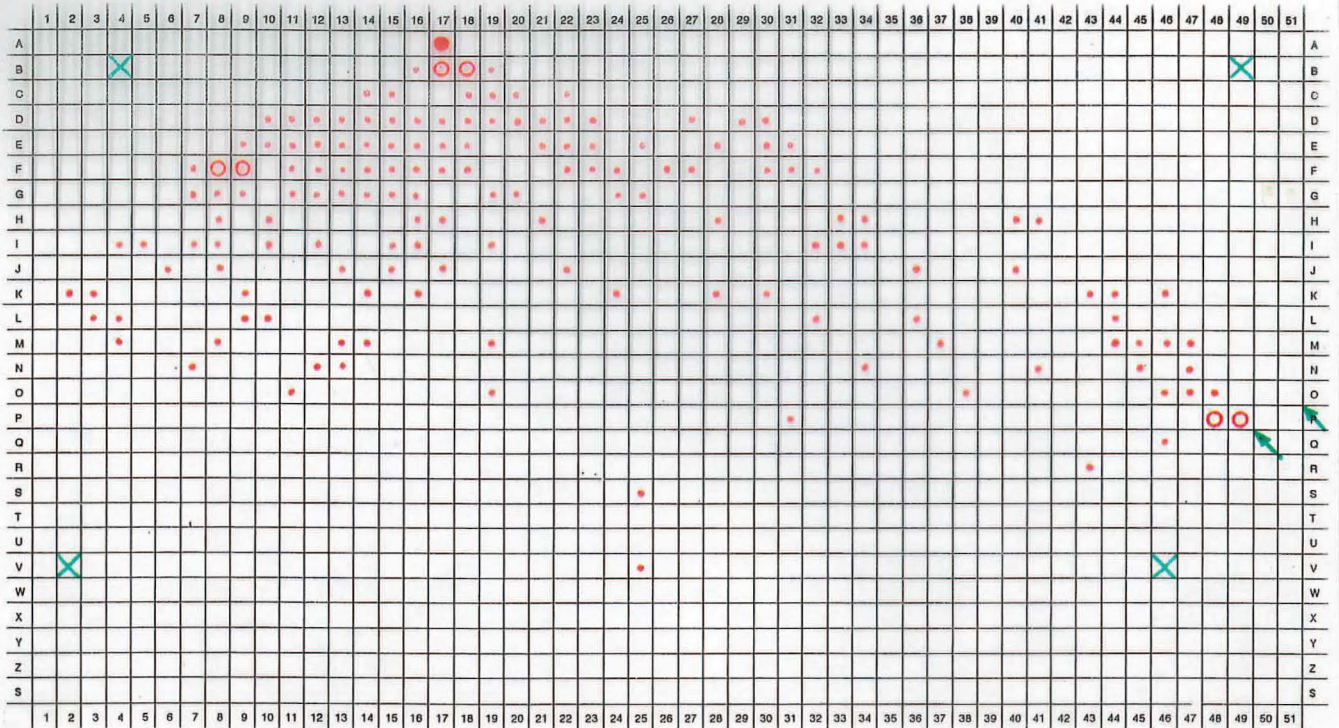


Abb. 6b Verteilungsmuster der Gemse (oben) und des Rothirschs (unten), summiert von Juni-Oktober 1989.
Legende vgl. Abb. 6a.

Bestandesentwicklung der Huftiere im Gebiet Trupchun

Im Gebiet Trupchun nahm die Gesamtdichte von Steinbock, Gemse und Rothirsch von 1936 bis 1989 doppelt so stark zu wie im übrigen Parkgebiet: Gebiet Trupchun 1936 = 8.6 Tiere/km², 1989 = 34.9; übriges Parkgebiet 1936 = 9.4, 1989 = 19.1 (Berechnungen nach BURCKHARDT, 1964; SNP, 1936 & 1989). Die Bestandesentwicklung der einzelnen Arten verlief im Trupchun während dieser Zeitperiode unterschiedlich (Abb. 7). Die dargestellte Entwicklung dürfte in ihren Relationen auch für die Val Müschauns zutreffen, weshalb ich das Ausmass des potentiellen Huftiereinflusses im engeren Untersuchungsgebiet während der Jahre 1938-1989 anhand der *Abbildung 7* schätzte. Diese Schätzung ist jedoch ein sehr unscharfes Mass, weil von ihr keine Hinweise auf das Verteilungsmuster der Tiere und somit auf das Raummuster der potentiellen Einwirkungen abgeleitet werden können.

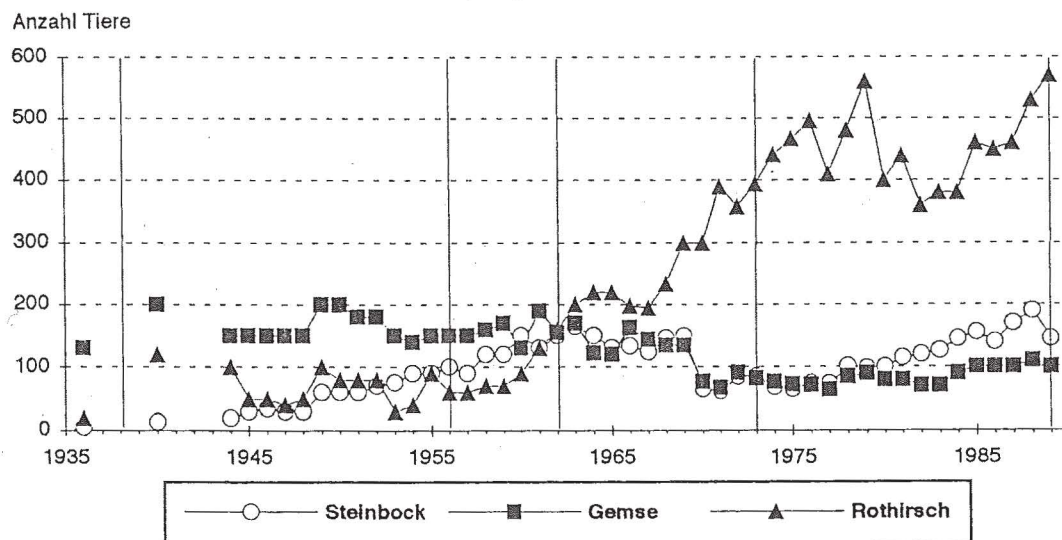


Abb. 7 Entwicklung der geschätzten Bestände von Steinbock, Gemse und Rothirsch im Gebiet Trupchun von 1936-1989.

Die senkrechten Striche heben die Jahre hervor, von denen Fotografien und Luftbilder in bezug auf Landschaftsveränderungen ausgewertet wurden. Daten nach SCHLOETH (1988) und SNP (1936-1959, 1989, 1990).

6.1. Veränderungen des Vegetationsschlusses im Bereich alpiner Rasen

Die Veränderungen des Vegetationsschlusses im Bereich der alpinen Rasen, die ich durch den Vergleich der Fotografien feststellte, sind in *Abbildung 8* dargestellt. Sie beziehen sich auf die Zeit zwischen 1938 und 1989.

Fels, Schutthalden und Abflussrinnen fasste ich zusammen, da sie auf den Fotografien allesamt vegetationslos erschienen (*Abb. 8*, braun). Der Vergleich zwischen den beiden Jahren zeigt, dass sich die Schutthalden und Abflussrinnen im Laufe der 51 Jahre generell in Richtung der bewachsenen Hangrücken ausdehnten.

In bezug auf den Huftiereinfluss interessierten mich vor allem jene Stellen und Flächen von alpinen Rasen, die ich anhand der Fotografien als vegetationslos oder als Orte mit stark aufgelockertem Vegetationsschluss klassieren konnte. Diese werden im folgenden als "Erosionsstellen" zusammengefasst.

Erosionsstellen, welche sich von 1938-89 flächenmässig vergrösserten oder deren Vegetationsschluss geringer wurde, kommen im Untersuchungsgebiet Müschauns am häufigsten vor und treten nicht aggregiert auf (*Abb. 8*, grün).

Seit 1938 unveränderte Stellen sind am zweithäufigsten (*Abb. 8*, blau). Sie treten ebenfalls nicht geklumpt auf.

Relativ selten sind dichter eingewachsene, flächenmässig verkleinerte Stellen (*Abb. 8*, gelb). Sie häufen sich am Hangrücken talauswärts der Wasserstelle (links davon in *Abb. 8*).

Neue Erosionsstellen entstanden ebenfalls selten, einmal abgesehen vom Hang oberhalb des markanten Felsbandes am Eingang zur Val Müschauns (*Abb. 8*, rot). Bei der Auswertung mit der Stereoskoplupе erhielt ich den Eindruck, dass sie meistens an Orten mit vorstehendem Gestein, Anrissen in der Rasendecke und bei umgestürzten oder entwurzelten Bäumen entstanden waren. Die ersten beiden Strukturen konnte ich auch im oberen Abschnitt des erwähnten Hanges, wo sich der Rasen am augenfälligsten auflöste, feststellen. In diesem Bereich notierte ich schon im Luftbild von 1956 Anrisse und eigentliche Blaiken. Deren allmähliche Zunahme in Anzahl und Ausdehnung liess sich anhand der Luftbilder späterer Jahre verfolgen.

Bemerkenswert finde ich im weiteren, dass Neuentstehung, Verdichtung, Vergrösserung sowie Konstanz von Erosionsstellen kleinräumig nebeneinander vorkommen und, von den zwei beschriebenen Fällen abgesehen, recht gleichmässig über das ganze Gebiet verteilt sind.

Zwischen den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 und dem Raummuster der Vegetationsschlussveränderungen besteht nur für den höhergelegenen Abschnitt des Hanges oberhalb des markanten Felsbandes eine augenfällige Uebereinstimmung. In diesem Teil des Untersuchungsgebiets kommen gemäss den Verteilungsmustern Steinbock und Gemse als "Mitverursacher" der Erosionsstellen in Frage.

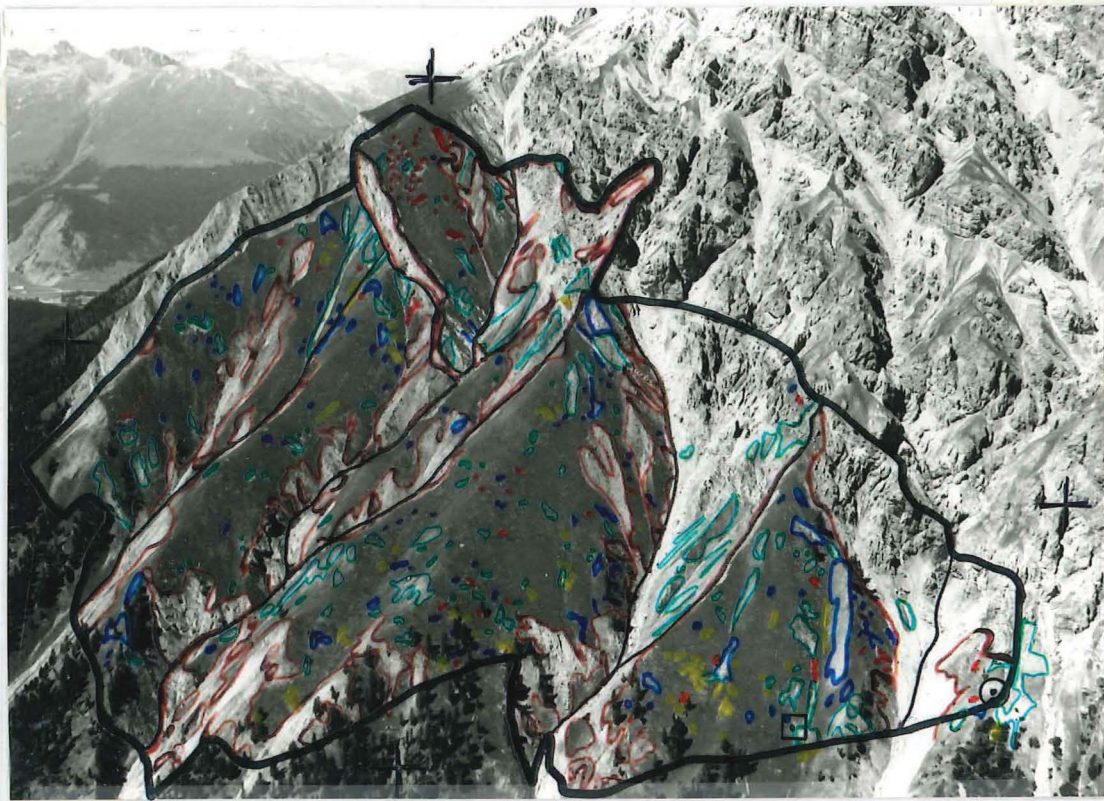


Abb. 8 Veränderung des Vegetationsschlusses im Bereich der alpinen Rasen zwischen 1938 und 1989.

schwarz: Grenze des Untersuchungsgebiets Müschauns (fett); Gebietsunterteilung (fein) entsprechend der Fotografie in Abb. 4 (S. 13);

□ Wasserstelle, ⊙ künstliche Salzlecke, + Passpunkte der Fotoauswertung.

Braun: Grenzlinien von Fels, Schutthalden, Abflussrinnen.

Rot: Erosionsstellen/-flächen, die nach 1938 neu entstanden sind.

Grün: Erosionsstellen/-flächen, die sich nach 1938 flächenmässig vergrößert haben oder deren Vegetationsschluss geringer geworden ist.

Blau: Erosionsstellen/-flächen, die seit 1938 mehr oder weniger unverändert geblieben sind.

Gelb: Erosionsstellen/-flächen, die sich nach 1938 flächenmässig verkleinert haben oder deren Vegetationsschluss dichter geworden ist.

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, dass im erwähnten Hang die meisten Blaiken vor 1956 entstanden sind. Der Rothirschbestand war damals noch sehr gering, ebenso derjenige des Steinbocks (Abb. 7, S. 44). Der Gamsbestand bewegte sich über die gleiche Zeit annähernd auf dem Niveau der Jahre vor 1938, als noch keine Erosionsstellen erkennbar waren. Folglich ist anzunehmen, dass die Huftiereinwirkung auf den erwähnten Hang zwischen 1938 und 1956 nicht merklich zugenommen hat. Die Mitwirkung der drei Huftierarten bei der Entstehung der Blaiken, die vor

1956 entstanden sind, ist somit unwahrscheinlich. Ebenso lassen dies die Verteilungsmuster von 1961-63 vermuten, da der Hang auch noch in diesen Jahren kaum von den Huftieren genutzt wurde (NIEVERGELT, 1966).

Diese Einschätzung deckt sich mit den Ergebnissen zahlreicher Untersuchungen zur Blaikenbildung auf Alpweiden. Von wenigen Spezialstandorten abgesehen wurde festgestellt, dass bei Beweidung Blaiken seltener entstehen (BLECHSCHMIDT, 1989; ERDIN, 1984; MÖSSMER, 1985; HOUWELING, 1986; KARL, 1961; RUF, 1982; SCHAUER, 1975). Auch bezüglich des grossräumigen Erosionsausmasses wird der Effekt von Beweidung analog eingeschätzt (BISCHOFBERGER, 1982; DIETL, 1982; V. WYL et al. 1985). Dabei soll Beweidung die Entstehung von Blaiken aus folgenden Gründen reduzieren (vgl. auch Problemanalyse, S. 7): (1) Hochwachsende und breitblättrige Gräser und Kräuter werden abgefressen, wodurch sich das Schneegleiten insgesamt reduziert. (2) Durch Beäsung sind weniger hochgewachsene, starre Grashorste vorhanden, womit die Angriffsfläche für Schneeschurf verringert wird. (3) Die Bodenfeuchtigkeit ist geringer, da die Wasserverdunstung nicht durch grosse Mengen von abgestorbenem Pflanzenmaterial behindert wird. (4) In den oberen Hangbereichen, wo am häufigsten Lawinen und Schneebretter losbrechen, stabilisieren Vieh- bzw. Wildwechsel die Schneedecke. In der Folge vermindert sich der Bodenabtrag durch Lawinen- und Schneeschurf in den darunterliegenden Bereichen. Liegen die Wechsel hingegen in der unteren Hälfte eines Hanges, erhöht sich der Bodenabtrag durch Lawinen, bedingt durch das rauhere Feinrelief. (5) Durch Tritteinwirkung der Huftiere werden kleinere Anrisse in der Rasendecke wieder geschlossen, weshalb abfliessendes Oberflächenwasser nicht oder nur erschwert eindringen kann (KARL, 1983; SCHAUER, 1975).

Worauf ist nun aber die Entstehung der Blaiken im Hang oberhalb des markanten Felsbandes zurückzuführen? Zwei Aspekte sind hier zu bedenken:

Erstens weist dieser Hang eine Kombination von Standortfaktoren auf, welche gemäss den Studien von BLECHSCHMIDT, MÖSSMER und SCHAUER die Blaikenentstehung begünstigt. Im Detail sind dies: Neigung von über 30°, Südost- bis Südexposition (Ausbildung der für das Schneegleiten wichtigen Nassschneedecke), Unebenheiten innerhalb der geschlossenen Rasendecke (vorstehendes Gestein) sowie instabile Unterlage. Letztere Eigenschaft vermute ich, da einzig dieser Hang des höher gelegenen Bereichs des Untersuchungsgebiets Müschauns aus Gehängeschutt des Quartärs besteht (vgl. Geologie und Tektonik, S. 12).

Zweitens müssen auch vermehrt Witterungsverhältnisse aufgetreten sein, welche die Blaikenentstehung begünstigten. Ein Hinweis in diese Richtung liefern die häufigeren Extremwerte von Starkniederschlägen in der Periode 1939-1955 verglichen mit derjenigen von 1910-1938 (vgl. 1-Monat-, 3-Monate-, 1-Jahr Extremwerte in ZELLER, GEIGER & RÖTHLISBERGER, 1976). Letztlich dürfte aber auch die sehr geringe Beweidungsintensität von 1911 bis mindestens 1963 die Blaikenbildung verstärkt haben. Denn gemäss dem ersten Abschnitt der Diskussion dieses Kapitels ist anzunehmen, dass der Hang vor 1911 durch Schafe intensiv beweidet wurde, und dass erst nach 1963 Steinbock und Gemse die entsprechende Funktion übernommen haben.

Bei der festgestellten, flächenmässigen Ausdehnung der Blaiken, Schutthalden und Abflussrinnen könnten gemäss den Huftierverteilungsmuster der späten 80er Jahre Steinbock und

Gemse mitgewirkt haben (Abb. 6a und b, S. 42, 43; STAUFFER, 1988). Nach meinen qualitativen Beobachtungen führen die Tiere die Verhaltensweisen Seitenreiben, Scharren und Bodenhornen gerne an ausgeprägten Vegetationsstufen bzw. Runsen- und Blaikenränder aus. Dabei werden meist auch Bodenmaterial und/oder Vegetationsteile losgelöst. Insgesamt schätze ich aber den Einfluss der Huftiere bei der Ausdehnung der Blaiken als gering ein. Wichtiger scheint mir, dass vegetationslose Flächen in einem solch steilen Hang ohnehin in hohem Ausmass erodieren. Dies beruht sicherlich auf dem äusserst langsam fortschreitenden Wiedereinwachsen von vegetationslosen Stellen in der alpinen Zone. So schätzt MOSIMANN (1982) aufgrund seiner Untersuchungen bei Skipistenplanierungen die Regenerationswahrscheinlichkeit oberhalb 2'200 m ü. M. generell als sehr minim und in der Höhenstufe von 1'600-2'200 m ü. M. standortabhängig als beschränkt ein. Die Ursache vermutet er bei der oberhalb von 2'000 m ü. M. gemessenen, viel stärkeren Erosionsaktivität, verglichen mit derjenigen in tieferen Lagen. Zudem dürfte die geringe Regenerationsfähigkeit auch darauf beruhen, dass sich die erosionshemmenden Grashorste sehr langsam ausbreiten. So soll sich zum Beispiel das Rhizom der Krummsegge (*Carex curvula*) um lediglich 9 mm in zehn Jahren ausbreiten (GRABHERR, 1982)!

Im weiteren scheint sich auch die generelle Dynamik der Blaikenerosion im Untersuchungsgebiet Müschauns, abgesehen vom besprochenen Hang, nicht auffallend von derjenigen in anderen Gebieten der Alpen zu unterscheiden. Bei zahlreichen Studien wurden Blaiken, die sich flächenmässig ausdehnten, ebenfalls klar am häufigsten festgestellt. Das entsprechende gilt sowohl für die unveränderten Blaiken (der zweithäufigste Fall), als auch für die eher seltenen neuentstandenen und wiedereingewachsenen (vgl. BLECHSCHMIDT, 1989; ERDIN, 1984; GRUNDER & KIENHOLZ, 1986; RUF, 1982). Diese unterschiedliche Entwicklung der Blaiken deckt sich auch mit den Beobachtungen von GRAF (1991) zur kleinräumigen Dynamik des Vegetationsschlusses an anderen Orten des Schweizerischen Nationalparks. Ueber 18 Jahre hinweg konnte er keinen einheitlichen Trend feststellen.

Abschliessend beurteilt ist somit der Einfluss wildlebender Huftiere auf den Vegetationsschluss im Untersuchungsgebiet Müschauns als insgesamt eher gering einzuschätzen, obwohl die Huftierbestände im Gebiet seit ca. 20 Jahren ausgesprochen hoch sind! Diese Resistenz der betrachteten alpinen Rasen in bezug auf den neu aufgetretenen Faktor "starke Beweidung durch wildlebende Huftiere" erklärt sich meiner Meinung nach dadurch, dass sich das System unter intensiver Schafbeweidung entwickelt und stabilisiert hat. Steinbock, Gemse und Rothirsch scheinen darin gleichsam die Funktion der Schafe übernommen zu haben.

6.2. Veränderungen im Bereich der künstlichen Salzlecke und der Wasserstelle

Künstliche Salzlecke

Die "künstliche Salzlecke" besteht aus einem Wurzelstock, an dem seit Anfang der 70er Jahre bis in die zweite Hälfte der 80er Jahre Salzsteine befestigt wurden. Im Sommerhalbjahr 1989 wies der Raum um diese Salzlecke die stärkste Nutzung durch Huftiere innerhalb des ganzen engeren Untersuchungsgebiets auf (Abb. 6a, b, S. 42, 43). Mehr als 12% (= 535) aller Huftierbeobachtungen der Scan-Samples entfielen auf dieses Rasterquadrat! Dabei handelte es sich ausschliesslich um Steinböcke, dessen Alters- und Geschlechtsklassen mit folgenden Anteilen vertreten waren: Steingeissen = 62%, Kitze = 16%, Jährlinge = 11%, junge Böcke = 8%, mittelalte Böcke = 0.4%, alte Böcke = keine Beobachtungen. Von diesem Rasterquadrat mit der Salzlecke abgesehen, nutzte der Steinbock auch die nähere Umgebung ausgesprochen häufig (Abb. 6a unten, S. 42).

Ausserdem zeigte er an der künstlichen Salzlecke ein ganz anderes Aktivitätsmuster als im übrigen Untersuchungsgebiet Müschauns (Tab. 10). Anstatt mit Aesen verbrachte er an diesem Ort die meiste Zeit mit Stehen, wobei letztere Aktivität auch das eigentliche Salzlecken umfasst (vgl. Tab. 2, S. 17). Lokomotion konnte ich insgesamt selten beobachten (Tab. 10). Kennzeichnenderweise entfielen aber 41% der Beobachtungen dieser Aktivität auf Kitze. Dieser Anteil ist proportional deutlich höher als der Kitzanteil an allen Beobachtungen des Rasterquadrats mit der Salzlecke (16%).

Aufgrund dieser Ausführungen muss im Salzleckenbereich mit einer extrem hohen Huftiereinwirkung seit den 70er Jahren gerechnet werden. Sie ist vor allem auf den Steinbock und im besonderen auf "herumstehende" Steingeissen und ihre "spielenden" Jungtiere zurückzuführen.

Erwartungsgemäss hat sich denn auch der geringe Vegetationsschluss von 1938 stark vermindert (Abb. 8, S. 46). Dies ist vor allem talauswärts der Fall (links der Salzlecke in Abb. 8). Zusätzlich zeigt die Auswertung, dass sich die Veränderungen auf den unmittelbaren Salzleckenbereich beschränken.

Tab. 10 Durchschnittliche Anteile der Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen des Steinbocks an der Lichtzeit von Juni bis Oktober 1989 im Bereich der künstlichen Salzlecke, an der Wasserstelle und im übrigen Untersuchungsgebiet Müschauns.

Angegeben sind die Prozentanteile von Tieren in den verschiedenen Aktivitäten, relativ zu allen mittels Scan-Samples erfassten Tieren in den aufgeführten Teilgebieten (N).

Aktivitäten	Aesen	Stehen	Lokomotion	Liegen
künstliche Salzlecke N=535	0.6	77.2	6.4	15.9
übriges Gebiet N=2203	59.9	10.4	14.7	15.0
Wasserstelle N=54	29.6	51.9	1.9	16.7

Wasserstelle

In diesem Bereich treten äusserst geringe Mengen Wasser an zwei Orten aus der Bodenschicht aus. Im Sommerhalbjahr 1989 wies das Rasterquadrat, welches diese Wasserstelle beinhaltet, am zweitmeisten Huftierbeobachtungen innerhalb des ganzen Untersuchungsgebiets auf, jedoch immer noch deutlich weniger als das Rasterquadrat mit der Salzlecke. Von diesen 79 Beobachtungen fielen 68% auf den Steinbock, 29% auf die Gemse und 3% auf den Rothirsch.

Insgesamt zeigten die Tiere dabei folgende Aktivitäten: Aesen = 24%, Stehen = 61%, Lokomotion = 1%, Liegen = 14%.

In *Tabelle 10* (S. 49) ist die Aktivität des Steinbocks aufgezeigt. Die Anteile von Stehen und Lokomotion liegen demnach an der Wasserstelle zwischen den entsprechenden Anteilen der künstlichen Salzlecke und demjenigen des übrigen Gebietes.

Aufgrund dieser Ausführungen muss im Wasserstellenbereich mit einer hohen Huftiereinwirkung gerechnet werden. Sie ist jedoch geringer als diejenige an der künstlichen Salzlecke und wird abgesehen von "herumstehenden" Steingeissen-Jungtiergruppen auch von Gemen verursacht.

In Bezug auf den Vegetationsschluss konnte ich nur geringe Veränderungen seit 1938 feststellen (*Abb. 8*, S. 46): talaufwärts erschien die Vegetation 1989 eher aufgelockerter (rechts der Wasserstelle in *Abb. 8*); im Bereich unterhalb der Wasserstelle, wo heute eine lägerartige Hochstaudenflur wächst, hat sich die Vegetation hingegen verdichtet.

Diskussion

Die Situationen bei der Wasserstelle und bei der künstlichen Salzlecke stellen Beispiele für sehr hohe Huftiereinwirkung auf Boden und Bodenvegetation dar. Dabei wirken die Tiere sicher auch verstärkt auf die Umgebung dieser Orte ein. Deshalb erstaunt umso mehr, dass sich krasse Veränderungen des Vegetationsschlusses auf die Kernbereiche der Salzlecke und der Wasserstelle beschränken. Anscheinend benötigt es bei den angetroffenen Standortbedingungen extrem viele Huftiere, die sich auf sehr kleinem Raum aufhalten und die meiste Zeit stehen oder häufig herumtollen, um drastische Veränderungen des Vegetationsschlusses von alpinen Rasen herbeizuführen. Ebenso zeigen die beiden Fälle, dass eine derart hohe Einwirkung sogar über zwei Jahrzehnte hinweg nicht imstande ist, die Umgebung massgeblich zu verändern.

Diese Einwirkung im Bereich der alpinen Rasen stimmt mit Ergebnissen in von Rindern beweideten Grünlandgesellschaften (*Arrhenatheretum*, *Trisetum*) überein (SPEIDEL, 1967). Stark lückiger Trittrasen wurde nämlich nur im unmittelbaren Bereich des Weidetores festgestellt. So betrug der Anteil von Vegetationslücken bis zu 1 m Entfernung vom Weidetor 59%, im Bereich von 1-2 m noch 14% und in 2-3 m lediglich noch 4%. Dieses Einwirkungsmuster ist nach der Ansicht von ROBINSON & BOLEN (1989), S. 249, generell für den Bereich von Wasserstellen und Salzlecken zutreffend.

Abgesehen von diesen räumlich begrenzten, gut sichtbaren Auswirkungen haben die Salzlecke und die Wasserstelle auch weiträumige, subtilere Effekte auf die Landschaft. Insbesondere dürften sie den Verlauf der Wildwechsel beeinflussen und indirekt zum Absterben von einzelnen Legföhrengbüschen beitragen. Diese Landschaftsveränderungen stehen nämlich

in engem Zusammenhang mit dem langjährigen Raummuster der Steingeissen, welches offensichtlich durch die künstliche Salzlecke mitbestimmt wird (vgl. dazu auch S. 54/55, 57; HEMMI, 1990; NIEDERBERGER, in Vorb.).

An dieser Stelle scheint es mir wichtig, auch auf Auswirkungen der Salzlecken hinzuweisen, welche die Tiere selbst betreffen. Eine Funktion der Salzlecken ist sicher die Deckung des Salzbedürfnisses der Tiere. Zudem dürften Salzlecken und Wasserstellen auch eine wichtige Rolle als soziale Treffpunkte spielen. Als eindeutig negative Folgen der Salzlecken werden in der Literatur zum Beispiel häufigere Maulentzündungen, erhöhter Parasitenbefall, gesteigerter Prädations- bzw. Jagddruck, hohe Jungtiersterblichkeit aufgrund langer Wanderungen sowie allgemein erhöhte Sterblichkeit bedingt durch das Ueberqueren von starkfrequentierten Verkehrswegen aufgeführt (vgl. ROBINSON & BOLEN, 1989, S. 236ff).

Ein gesteigerter Energiebedarf von Salzlecken besuchenden Tieren ist ebenfalls nicht auszuschliessen. Darauf weist der grosse Anteil Stehen der Tiere bei der Salzlecke hin. Die Energiekosten von Schneeziegen (*Oreamnos americanus*) und Dickhornschafen (*Ovis canadensis*) sind nämlich bei inaktivem Stehen um 23-29% höher bzw. sogar um 86% höher, wenn im Stehen noch zusätzlich Kopf oder Beine bewegt werden, verglichen mit denjenigen bei ruhigem Liegen (DAILEY & HOBBS, 1989).

Aufgrund all dieser Erkenntnisse ist die 1989 erfolgte Aufhebung der künstlichen Salzabgabe im Nationalpark positiv zu beurteilen. Es wäre sogar zu überlegen, ob die Reste der Salzlecken nicht künstlich entfernt oder zumindest deren Attraktion vermindert werden sollte. Denn meiner Meinung nach stellen sie eindeutig anthropogene Standortfaktoren dar, welche die beabsichtigte, möglichst natürliche Entwicklung der Tier- und Pflanzenwelt krass verfälschen.

6.3. Neuentstehung von Erdflecken und Veränderung der Wildwechsel

Erdflecken

Als "Erdflecken" bezeichne ich annähernd kreisrunde, vegetationsfreie Stellen im sonst geschlossenen alpinen Rasen. Die Vegetationsdecke ist dabei bis auf die obersten Bodenschichten entfernt. Ihr Durchmesser beträgt in der Val Mütschuns zwischen 0.8 und 1.5 m. Sie befinden sich an Orten, wo gute Ueberblickbarkeit des Gebiets mit kleinräumig flacher Neigung kombiniert ist.

1989 konnte ich auf den Fotografien mindestens 10 Erdflecken erkennen (Abb. 9, S. 52, grüne Symbole). 1938 waren noch keine Erdflecken sichtbar. Auf den Luftbildern von 1956, 1962 und 1973 konnte ich ebenfalls keine entdecken. Folglich sind die Erdflecken erst nach 1973 entstanden.

Ein genereller räumlicher Zusammenhang zwischen den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 (Abb. 6a, b, S. 42, 43) und dem Muster der Erdflecken konnte ich nicht feststellen. Nur bei zwei Rasterquadraten mit Erdflecken beobachtete ich relativ häufig Tiere (Quadrat I15 = 52 Tiere; K27 = 23). Beim einen hielten sich fast ausschliesslich Rothirsche auf,

die ich hauptsächlich liegend beobachtete (I15 = 50 Rothirsche, davon 33 liegend). Beim anderen handelte es sich mehrheitlich um Steinböcke, die ästen und lokomotierten, sowie um liegende Rothirsche (K27: = 18 Steinböcke, davon 13 äsend, 5 lokomotierend; 5 liegende Rothirsche).

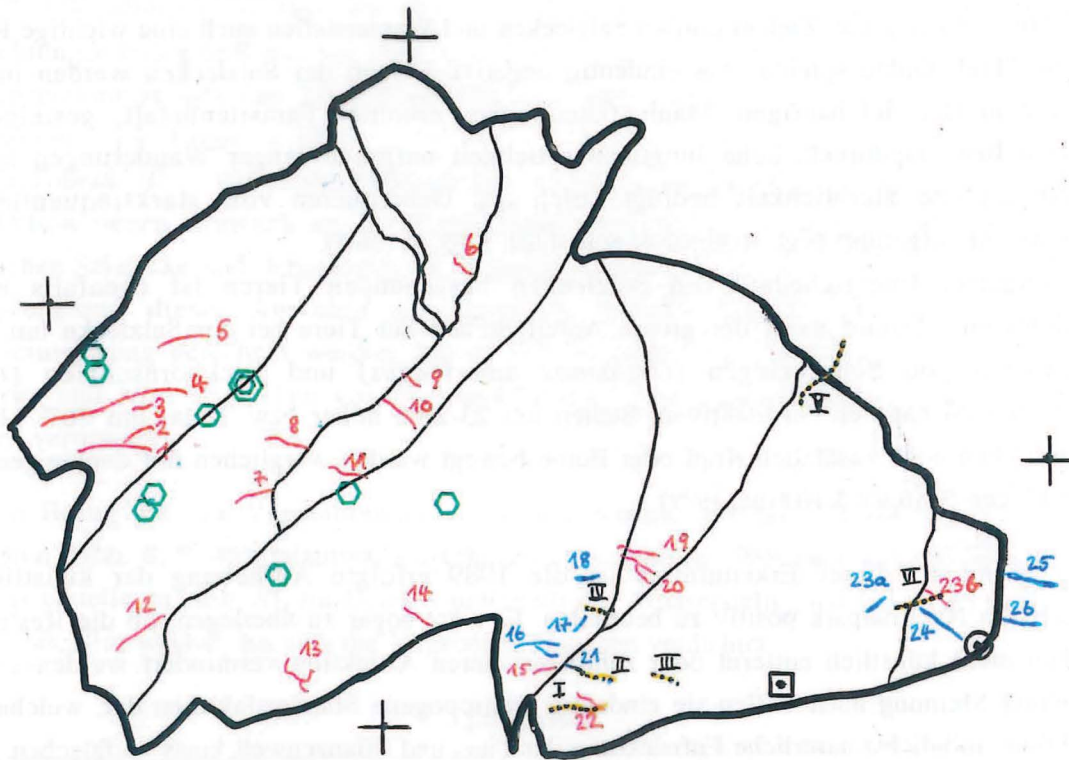


Abb. 9 Entstehung von Erdflecken und Veränderung der Wildwechsel in der Zeit von 1938-1989.

Als Geländebezug ist das Foto der Abb. 8 (S. 46) anhand der Kreuze einzupassen.
schwarz: Grenze des Untersuchungsgebiets Müschauns (fett); Gebietsunterteilung (fein)
entsprechend der Fotografie in Abb. 4 (S. 13);

□ Wasserstelle, ⊙ künstliche Salzlecke, + Passpunkte der Fotoauswertung.

Grüne Symbole: Erdflecken

Rote Linien: Wildwechsel, die seit 1938 neu entstanden sind.

Blaue Linien: Wildwechsel, die seit 1938 bestehen.

Gelbe Linien (punktiert): Wildwechsel, die 1938 existierten und 1989 nicht mehr sichtbar waren.

Ziffern 1-26: fortlaufende Nummerierung der 1989 sichtbaren Wildwechsel.

Ziffern I-VI: fortlaufende Nummerierung der 1938 sichtbaren Wildwechsel.

Wildwechsel

Als "Wildwechsel" bezeichne ich im Gelände deutlich sichtbare Pfade, die von Huftieren oft begangen werden. In ihrem Bereich ist die Vegetationsdecke grösstenteils aufgelöst. Auf den untersuchten Fotografien sind solche Wechsel deutlich als vegetationsfreie Linien erkennbar. Sie verlaufen annähernd hangparallel.

1938 konnte ich insgesamt 11 Wechsel erkennen (*Abb. 9*, blaue und gelbe Linien). Sie liegen alle im talaufwärts gelegenen Drittel des Untersuchungsgebiets Müschauns (rechter Drittel der

Abb. 9). Tendenziell verlaufen sie in Richtung der Wasserstelle. 1989 bestanden von diesen Wechseln noch 5 vollständig und 3 als Teilstücke (*Abb. 9*, blaue Linien). Die übrigen 4 Wildwechsel sowie 2 Teilstücke wuchsen in der Zwischenzeit vollständig ein (*Abb. 9*, gelbe Linien).

Auf der Fotografie von 1989 erkannte ich total 26 Wechsel (*Abb. 9*, rote und blaue Linien). Sie verteilen sich über die tiefergelegene Hälfte des Untersuchungsgebiets, wobei die meisten der 18 vollständig neuen Wechsel in der talauswärts gelegenen Hälfte liegen (linke Hälfte der *Abb. 9*).

In welcher Zeitspanne diese Wechsel entstanden sind, konnte ich wegen des relativ kleinen Abbildungsmassstabs der Luftbilder nur in zwei Fällen eruieren. Die heute stark ausgetretenen Wechsel am Eingang zur Val Müschauns waren im Luftbild von 1962 noch nicht, in demjenigen von 1973 hingegen schwach sichtbar (*Abb. 9*, rote Linien 4 und 5). Folglich müssen diese zwei Wechsel in der zweiten Hälfte der Periode 1962-1973 entstanden sein.

Zwischen den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 (*Abb. 6a, b*, S. 42, 43) und dem Verteilungsmuster der Wildwechsel ist folgender räumlicher Zusammenhang ersichtlich: die Wechsel mit den Nummern 1-5, 7 und 8 liegen in Rasterquadraten in denen ich mehrheitlich Rothirsche beobachtete; die Wechsel mit den Nummern ≥ 9 decken sich am ehesten mit dem Verteilungsmuster des Steinbocks; keinerlei Uebereinstimmung ist bei der Gemse ersichtlich.

Diskussion

Die beschriebenen Erdflecken im Untersuchungsgebiet Müschauns sind mit grosser Sicherheit auf den Rothirsch zurückzuführen. Folgende Hinweise sprechen dafür: (1) Einzig der Rothirschbestand stieg in der Entstehungszeit der Erdflecken (1973-1989) auf ein höheres Niveau an als all die Jahre zuvor. (2) Hohe Gems- und Steinbockbestände verursachten vor 1973 keine Erdflecken. Weshalb sollten sie dies plötzlich nach 1973 tun? (3) Die Verhaltensweise Bodenforkeln zeigen nur Rothirschtiere. Bei den beiden anderen Arten konnte ich keine Verhaltensweise feststellen, die die Grasnarbe annähernd so stark auflöst. (4) Bestehende Erdflecken wachsen nicht wieder zu, weil der Rothirsch sie gerne als Liegeplätze aufsucht und dabei vor dem Abliegen oft mit den Vorderhufen am Boden scharrt. Steinbock und Gemse hingegen scheinen zumindest im Sommerhalbjahr die Erdflecken nicht bevorzugt zu nutzen.

Aufgrund obiger Erkenntnisse muss davon ausgegangen werden, dass Erdflecken zahlen- und flächenmässig mit steigender Rothirschpopulation zunehmen. Tatsächlich stellte MADL (1991) am benachbarten Mt. Dschembrina häufiger Erdflecken fest als im Untersuchungsgebiet

Müschauns und konstatierte teilweise ein grösseres Ausmass sowie keine spezifisch rundliche Form ². Dies stimmt mit der obigen Erwartung überein, da STAUFFER (1988) für Dschembrina eine höhere Rothirschdichte als für Müschauns ermittelte.

Ein Teil der Erdflecken von Dschembrina sind wahrscheinlich auch auf die frühere Schafbeweidung zurückzuführen. Denn nach DIETL (1982) werden durch Schafe besonders Kuppen und höhere Lagen übernutzt. Von der Form her ähnliche Landschaftsveränderungen, jedoch in weit grösserem Ausmass, sind übrigens auch von anderen Huftierarten bekannt: so beispielsweise von der Schneeziege auf Olympic Peninsula (U.S.A.) und von Rentieren (*Rangifer tarandus*) auf South Georgia Island (ROBINSON & BOLEN, 1989, S. 395ff; LEADER-WILLIAMS, 1988, S. 215ff).

Im weiteren beschreibt MADL die Vegetation in der Umgebung der Erdflecken als meistens stark abgeäst. Diese hohe Aesungsintensität scheint den Vegetationsschluss jedoch nicht zu verringern, da das Verteilungsmuster der Erdflecken keinen räumlichen Zusammenhang mit demjenigen der Erosionsstellen erkennen lässt (Abb. 8, 9, S. 46, 52).

Abschliessend betrachtet ist der Anteil der Erdflecken am gesamten Erosionsausmass im untersuchten Bereich der Val Müschauns vernachlässigbar klein. Einerseits befinden sie sich an relativ flachen Orten, andererseits ist ihre Anzahl sowie ihr Flächenausmass gering.

Die Wildwechsel von 1938 gehen höchstwahrscheinlich auf die frühere, intensive Schafbeweidung zurück (vgl. Nutzungsgeschichte, S. 14). Rothirsch und Steinbock traten 1938 nämlich nur ganz vereinzelt im Gebiet Trupchun auf und die Gemse nutzte ziemlich sicher das Untersuchungsgebiet Müschauns in der Zeit vor 1938 ebenso gering wie heute (vgl. Abb. 7, S. 44).

Der Verlauf der alten Wechsel lässt somit Bereiche erkennen, welche die Schafe häufig genutzt haben. Denn selten begangene Wechsel sind im Gelände kaum sichtbar, geschweige denn auf einer Fotografie. Folglich nutzten bereits die Schafe den Wasserstellenbereich häufiger als andere Bereiche des engeren Untersuchungsgebiets.

Die vielen nach 1938 entstandenen Wechsel bildeten sich mit Sicherheit unter der Einwirkung von Steinbock und Rothirsch aus. Denn im Gegensatz zur Gemse wuchsen ihre Bestände seit 1938 um ein Vielfaches an (Abb. 7, S. 44). Dabei sind die Wechsel am Eingang zur Val Müschauns (Nr. 1-5 in Abb. 9, S. 52) höchstwahrscheinlich auf den Rothirsch zurückzuführen. Dafür spricht einerseits die Ueberlappung der Rothirschverteilungsmuster im Sommerhalbjahr 1989 mit dem Verlauf der Wechsel, andererseits die Entstehungszeit von zwei dieser Wechsel (Nr. 4, 5), in welcher die Rothirschpopulation des Gebiets Trupchun annähernd exponentiell anstieg (Abb. 7, S. 44).

Die Wechsel in der taleinwärts gelegenen Hälfte des Untersuchungsgebiets Müschauns (Nr. ≥ 9) entstanden ziemlich sicher durch den Steinbock. Ihr Verlauf tendenziell in Richtung Salzlecke sowie ihre Ueberlappung mit dem Sommergebietsmuster des Steinbocks lassen diesen Schluss zu.

² Erdflecken werden von MADL als "Brunftplätze" bezeichnet.

Die Wechsel von 1938, die heute nicht mehr sichtbar sind, zeigen auf, in welcher Zeit stark trittbelastete Orte wieder einwachsen können. Aufgrund der Bestandesentwicklung und den Verteilungsmustern von 1961-63 gehe ich davon aus, dass die alten Wechsel zwischen 1938-1963 relativ wenig von den Tieren begangen wurden (*Abb. 7*, S. 44; NIEVERGELT, 1966). Spätestens seit der Anlage der Salzlecke (ca. Mitte 60er Jahre) war dies sicher nicht mehr der Fall. Folglich dürften unter den gegebenen Standortbedingungen drei Jahrzehnte genügen, bis Wildwechsel vollständig eingewachsen sind.

Obwohl Wildwechsel zweifelsfrei Einwirkungen von Huftieren auf die Vegetation darstellen, sind sie als stabilisierende Strukturen in bezug auf die Erosion zu betrachten (vgl. aber auch Ausführungen auf S. 47). Ihr hangparalleler Verlauf hemmt den Abfluss des Oberflächenwassers, ein grosser Teil kann dadurch versickern, womit sich die erosive Wirkung reduziert. Dies stellte BUNZA (1989) bei Beregnungsversuchen in verschiedensten Bereichen der Alpen fest. Bei Flächen mit ähnlichem Vegetationschluss wiesen steilere Flächen mit Viehwechseln einen deutlich geringeren Oberflächenabfluss auf als kaum geneigte Flächen ohne Viehwechsel! Letztlich dürften Wildwechsel auch ein flacheres Aufsetzen der Hufe auf den Boden bewirken, wodurch in steilen Hängen die Scherwirkung durch Tritt entfällt.

6.4. Veränderung von Einzelbäumen, Baumgruppen, Legföhrengebüsch

Einzelbäume und Baumgruppen

Den Waldgrenzenbereich des Untersuchungsgebiets Müschauns bilden lockere Ansammlungen von Baumgruppen und Einzelbäumen. Das "Schicksal" dieser Bäume (v.a. Lärchen und Föhren) konnte ich anhand der Fotoauswertung für die Periode von 1938 bis 1989 verfolgen.

Die 1938 sichtbaren Bäume existieren mehrheitlich auch noch 1989 (*Abb. 10*, S. 56, blaue Punkte und Flächen).

Gleichzeitig verschwanden aber viele Einzelbäume, und etliche Baumgruppen verkleinerten sich (*Abb. 10*, rote Punkte und Flächen). Besonders der Bereich knapp oberhalb der heutigen diffusen Waldgrenze ist davon betroffen. Zudem ist auf der Fotografie von 1989 sichtbar, dass an zahlreichen Orten, wo früher ein Baum stand, heute eine Lücke in der Grasnarbe klafft.

Im Jahre 1989 existierende Bäume, welche ich auf der Aufnahme von 1938 noch nicht erkennen konnte, sind äusserst selten. Diese Kategorie ist jedoch nur unvollständig erfasst, da die Fotografie von 1989, im Gegensatz zu derjenigen von 1938, wegen der geringeren Auflösung keine Kartierung von kleinen Bäumen zulässt.

Von den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 überlappt nur dasjenige des Steinbocks den Bereich der Waldgrenze, wo auch in den letzten 51 Jahren mehrheitlich Bäume verschwunden sind (*Abb. 6a, b*, S. 42, 43).

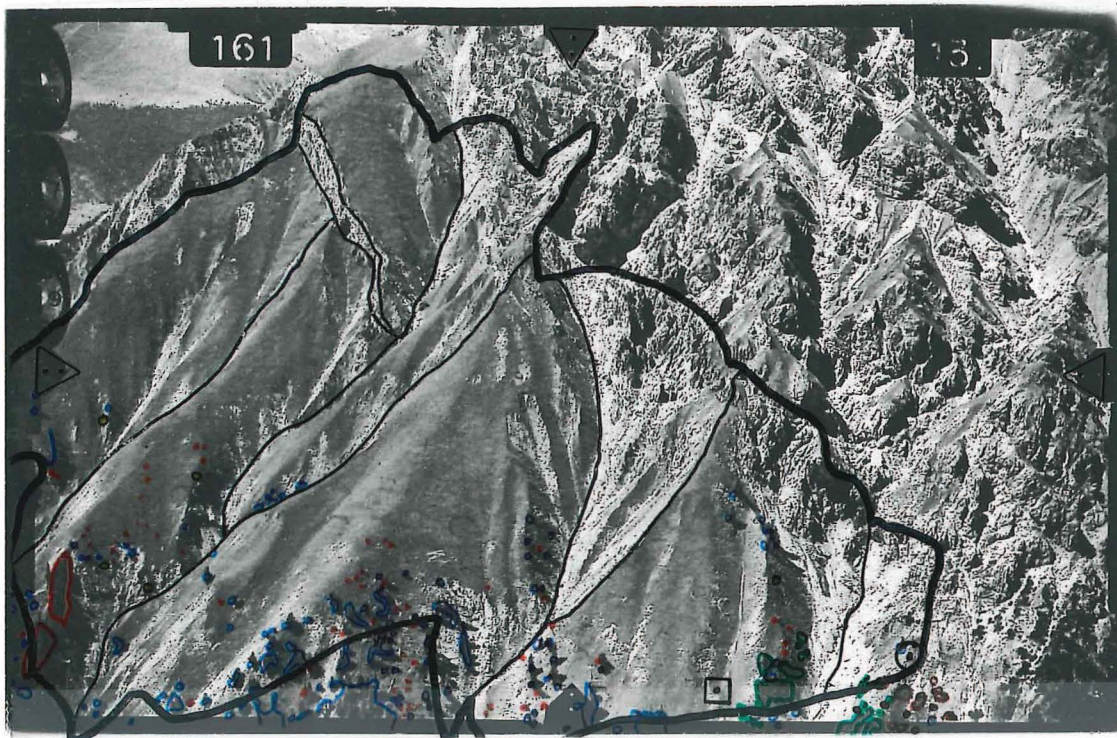


Abb. 10 Veränderung von Einzelbäumen, Baumgruppen und Legföhrengebüsch in der Zeit von 1938-1989 (dargestellt auf der Fotografie von 1938).

Schwarz: Grenze des Untersuchungsgebiets Müschauns (fett); Gebietsunterteilung (fein) entsprechend der Fotografie in Abb. 4 (S. 13);

□ Wasserstelle, ⊙ künstliche Salzlecke, △ Passpunkte der Fotoauswertung.

Rot: Einzelbäume (Punkte) und Baumgruppen (Flächen), die nach 1938 abstarben oder sich flächenmässig verkleinert haben.

Blau: Einzelbäume (Punkte) und Baumgruppen (Flächen), die schon 1938 existierten und 1989 noch bestanden.

Gelb: Einzelbäume (Punkte), die nach 1938 neu hinzugekommen sind.

Grün: Legföhrengebüsche, die nach 1938 abstarben.

Braun: Legföhrengebüsche, die schon 1938 existierten und 1989 noch bestanden oder sich flächenmässig sogar ausdehnt haben.

Legföhrengebüsche

1938 existierte auf dem Hangrücken zwischen der Salzlecke und der Wasserstelle ein ausgedehntes Legföhrengebüsch (Abb. 10, grün). Auf den Luftbildern von 1956 und 1962 ist es noch deutlich zu erkennen. Auf demjenigen von 1973 waren nur noch abgestorbene Teile sichtbar. Folglich ist dieses Legföhrengebüsch in der Zeit zwischen 1963 und 1973 abgestorben.

Im Gegensatz dazu breiteten sich die Legföhren talaufwärts der künstlichen Salzlecke zwischen 1938 und 1989 sogar noch aus (braun, rechts davon in Abb. 10). Nur die kleineren

Gebüsche unmittelbar unterhalb der künstlichen Salzlecke und die talauswärts gelegenen starben ab (grün, links davon in *Abb. 10*).

Von den Huftierverteilungsmustern des Sommerhalbjahres 1989 überlappt einzig dasjenige des Steinbocks die Orte, wo Legföhrengebüsche abstarben (*Abb. 6a, b*, S. 42, 43).

Diskussion

Einige der Erosionsstellen, die seit 1938 neu entstanden sind, befinden sich an Orten, wo Bäume seit 1938 oder schon früher umgestürzt sind (vgl. S. 45). Durch den Sturz eines Baumes wird meist auch die geschlossene Vegetationsdecke in dessen Wurzelbereich aufgerissen. An solchen Orten mit rauherem Feinrelief ist denn auch die Blaikenbildung begünstigt (vgl. Problemanalyse, S. 7; ERDIN, 1984; LAATSCH, 1974). Vom steilen Relief einmal abgesehen wachsen im Untersuchungsgebiet Müschauns solche entblösten Stellen sicherlich auch unter dem Einfluss des Steinbocks nur verzögert wieder ein. Ich konnte oft beobachten, wie Jungtiere um Wurzelstöcke und liegende Baumstämme herumtollten. Zudem hielt sich der Steinbock im Sommerhalbjahr 1989 als einzige Art gerne im Waldgrenzenbereich auf. Im Winter scheint er diesen Bereich sogar noch häufiger zu nutzen (NIEVERGELT, 1966).

Den vermutlich grössten Einfluss üben die Huftiere auf die Waldverjüngung aus. Die vielen kleinen Bäume, die auf der Fotografie von 1938 sichtbar sind, kamen sehr wahrscheinlich nach dem Ende der Schafbeweidung (1911) auf. Denn BRAUN-BLANQUET (1931) konstatierte in anderen Teilen des Nationalparks einen Trend zur Wiederbewaldung ehemals beweideter Gebiete zu Beginn der Parkära. Als die Bestandesdichten von Steinbock und Rothirsch markant anstiegen, waren diese Bäume dem stärksten Huftiereinfluss bereits entwachsen. Deshalb existieren die meisten auch noch 1989. Im untersuchten Waldgrenzenbereich hat der gesamte Baumbestand von 1938-1989 jedoch kaum zugenommen. Vermutlich konnte sich der nach 1938 aufkommende Jungwuchs nicht bis in die heutige Zeit halten, was höchstwahrscheinlich auf den wachsenden Einfluss von Rothirsch und Steinbock zurückzuführen ist. Denn MADL (1991) stuft diesen Bereich des Müschauns aufgrund der üppigen, sogar eher subalpinen Vegetationsverhältnisse eindeutig als waldfähig ein.

Das Absterben des Legföhrengebüsches zwischen der Salzlecke und der Wasserstelle ist sicher auf Steingeissen-Jungtiergruppen zurückzuführen. Der Steinbock hält sich nämlich als einzige der drei Arten häufig an diesem Ort auf (*Abb. 6a, b*, S. 42, 43). Dies war 1961-63, als das Gebüsch noch bestand und keine künstliche Salzlecke existierte, nicht der Fall (NIEVERGELT, 1966). Nach dem Einrichten der Salzlecke (ca. Mitte 60er Jahre) kam das Legföhrengebüsch jedoch zwischen zwei ausserordentliche Attraktionspunkte des Steinbocklebensraumes zu liegen. Abgeleitet vom heutigen Raummuster dürften sich die Tiere schon damals auf dem Hangrücken mit dem Legföhrengebüsch ausgeruht haben, nachdem sie den Morgen an der Salzlecke verbracht hatten und bevor sie nachmittags die Wasserstelle aufsuchten. Während diesen Ruheperioden der adulten Tiere tollten die Jungtiere auf den Legföhren herum, wie sie es heute noch auf deren toten Ueberresten zu tun pflegen. Schliesslich starb das Gebüsch unter derart starker Einwirkung rasch ab (vor 1973). Krankheiten oder klimatische Einflüsse als Verursacher

halte ich in diesem Falle für unwahrscheinlich, da sich ganz in der Nähe die Legföhrengebüsche ausdehnten. Folglich ist dieses Beispiel als Sonderfall im Untersuchungsgebiet Müschauns einzustufen.

7. Folgerungen zur Problematik der "Ueberpopulation"

Wie in der Einleitung (S. 1) erwähnt, wird in einem Gebiet mit hohen Huftierbeständen verstärkte Erosion bzw. die Verringerung des Vegetationsschlusses meist als ein Zeichen für "Ueberpopulation" gewertet. Dies gilt speziell auch für die Diskussion um die "richtige" Höhe der Huftierbestände des Schweizerischen Nationalparks. Der "Sollbestand", auf den sich der Begriff Ueberpopulation letztlich bezieht, wird jedoch selten alleine aufgrund naturwissenschaftlicher Argumente festgelegt. Stets spielen auch Wertvorstellungen eine entscheidende Rolle (vgl. dazu auch CAUGHLEY, 1981; NIEVERGELT, 1991; SCHROEDER, 1985; WIRZ, 1991).

In Anlehnung an WIRZ (1991) sei an dieser Stelle die Situation im Nationalpark aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und im Sinne der vier nachstehend aufgeführten Klassen von Ueberpopulationen nach CAUGHLEY (1981) diskutiert:

Klasse 1: Die Tiere gefährden menschliches Leben oder Schaffen.

Klasse 2: Die Tiere reduzieren die Dichte von Tier- oder Pflanzenarten, welche vom Menschen auf irgendeine Weise bevorzugt werden.

Klasse 3: Die Tiere sind zu zahlreich für ihr eigenes Wohlbefinden.

Klasse 4: Das System der Pflanzen und Tiere befindet sich nicht im Gleichgewicht.

Von einer Ueberpopulation im Sinne der Klasse 1 könnte dann gesprochen werden, wenn die Bodenerosion im Nationalpark ein derartiges Ausmass annähme, dass Erdrutsche, Murgänge und erhöhter Geschiebetransport das an den Park angrenzende, bewohnte und bewirtschaftete Gebiet gefährdeten. Mit diesem Argument wird beispielsweise in Neuseeland die Bestandesreduktion der dort eingeführten Huftierarten begründet (vgl. CAUGHLEY, 1981; NELSON, 1979).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen jedoch, dass sich der Vegetationsschluss im untersuchten Gebiet in den letzten 51 Jahren kaum vermindert hat, obwohl der Huftierbestand in der gleichen Periode exponentiell angewachsen ist. Somit ist der erosionsfördernde Beitrag der Huftiere im Bereich der alpinen Rasen als verhältnismässig gering einzustufen. Meiner Meinung nach trifft dies für die gesamte entsprechende Vegetationsstufe im Nationalpark zu, da das gewählte Untersuchungsgebiet eine der höchsten Huftierdichten des Parkes aufweisen dürfte. Deshalb kann im Schweizerischen Nationalpark keinesfalls von Ueberpopulation im Sinne der Klasse 1 gesprochen werden.

Auch ist eine Ueberpopulation gemäss Klasse 4 unwahrscheinlich, da das geringe Ausmass an Landschaftsveränderungen nicht auf ein positiv rückgekoppeltes System jenseits eines Gleichgewichts schliessen lässt. Vielmehr scheint sich die Situation im Bereich der alpinen Rasen

durch grosse Stabilität auszuzeichnen. Darauf weist auch die Bestandesentwicklung der Huftiere hin. Die Bestände von Gemse und Steinbock pendeln seit Jahrzehnten um ein ähnliches Niveau. Beim Rothirsch ist dies seit ungefähr einem Jahrzehnt der Fall (vgl. Abb. 7, S. 44).

Ueberpopulation nach CAUGHLEY'S Klasse 3 erscheint mit Blick auf die Parkziele nicht relevant. Maximale Kondition und Konstitution der Huftiere, geringer Parasitenbefall, hohe Nachwuchsrate etc. sind nämlich keine erklärten Parkziele (vgl. NIEVERGELT, 1992; WIRZ, 1991). Vielmehr sind sie als Zeichen einer funktionierenden Selbstregulation des Systems aufzufassen.

Gemäss Definition der Klasse 2 kann - je nach persönlicher Wertschätzung einzelner Tier- und Pflanzenarten - von Ueberpopulation im Nationalpark gesprochen werden. Liegen jemandem zum Beispiel die Schutt- oder Schneetälchenvegetation bzw. Flechten, Moose, breitblättrige Gräser und gewisse Kräuter besonders am Herzen, so wertet er/sie die heutige Huftiersituation im Park sicher als Ueberpopulation. Denn die angeführten Vegetationstypen und Pflanzengruppen gedeihen aufgrund ihrer Trittempfindlichkeit bestimmt weniger üppig als dies ohne bzw. bei geringer Beweidung der Fall wäre (BELL & BLISS, 1973; GRABHERR, 1982). Legt man hingegen Wert auf gross- und kleinräumige Heterogenität des Lebensraumes, auf ein geringes Erosionsausmass (vgl. dazu die Ergebnisse dieser Arbeit) sowie auf eine grosse Diversität an Pflanzenarten (vgl. DIETL, 1982; WEIS & SPATZ, 1982), so ist die heutige Huftiersituation eher positiv zu bewerten.

Meiner Meinung nach besteht also kein hinreichender Grund, von einer Ueberpopulation der Huftiere im Bereich alpiner Rasen des Schweizerischen Nationalparks zu sprechen. Was den Bereich des Waldes betrifft, könnte eher von Ueberpopulation gesprochen werden, da in einigen Gebieten des Parks kaum noch Jungwuchs aufkommt. Bevor jedoch das Ökosystem Nationalpark - insbesondere auch die Walddynamik - nicht besser verstanden wird, lassen sich menschliche Eingriffe, z. B. in Form von direkten Bestandesreduktionen der Huftiere, kaum stichhaltig begründen. Aufgrund dieser Unwissenheit sind auch die Auswirkungen solcher Massnahmen, v. a. unerwünschte Begleiterscheinungen, nicht abzuschätzen. Deshalb scheint mir das Risiko zu gross, durch derartige Eingriffe ungewollt die einmalige Situation im Park zu zerstören. In welchem anderen Gebiet Europas können nämlich Rothirsche, Steinböcke und Gemen tagsüber, zusammen und aus relativ geringer Distanz beobachtet werden? (vgl. dazu auch die detaillierte Diskussion von möglichen Eingriffen und deren Auswirkungen in WIRZ, 1991).

Eher drängt sich eine Beeinflussung des heutigen Raum-Zeit-Musters der Huftiere in dem Sinne auf, dass die drei untersuchten Arten in solche Areale zurückgedrängt werden, welche sie bei Anwesenheit der ursprünglich im Gebiet vorkommenden Grossraubtiere besiedeln würden (z. B. Vertreibung der Steinböcke aus dem Wald). Eine derartige Veränderung könnte sicherlich durch menschliche Eingriffe bewirkt werden. In Anbetracht ihrer vielen unbekannten Nebenwirkungen, scheint es mir aber sinnvoller, den Weg über "natürlichere" Regulatoren wie sie z. B. die Grossraubtiere darstellen zu beschreiten. Durch gezielte Information sollte die

diesbezügliche Akzeptanz der Bevölkerung raschmöglichst gefördert werden (vgl. dazu auch die detaillierteren Ausführungen in WIRZ, 1991).³

³ An dieser Stelle sei auch auf die Empfehlungen für weiterführende Forschungsarbeiten im Anhang (S. 83) verwiesen.

8. Zusammenfassung

Ausgangspunkt für die vorliegende Arbeit war die Befürchtung, die hohen Huftierbestände im Schweizerischen Nationalpark würden die Bodenerosion verstärken, weil sie den Vegetationsschluss der alpinen Rasen reduzierten. Träfe diese Situation zu, würde sie meist als ein Zeichen der "Ueberpopulation" an Huftieren gedeutet.

Am Beispiel eines begrenzten Gebietes des Nationalparks, das seit vielen Jahren sehr hohe Huftierdichten aufweist und mehrheitlich im Bereich der alpinen Rasen liegt, wurden folgende grundsätzlichen Fragen der angesprochenen Thematik untersucht:

- (i) Durch welche Aspekte ihres Verhaltens und in welchem Ausmass wirken Steinbock, Rothirsch und Gemse direkt erodierend bzw. beeinflussen sie Erosionsprozesse indirekt, indem sie auf den Boden und die Bodenvegetation einwirken?
- (ii) Welche langfristigen Landschaftsveränderungen sind auf die Einwirkung der Huftiere zurückzuführen und in welchem Ausmass treten sie im Untersuchungsgebiet auf?

Zur Beantwortung des ersten Fragenkomplexes wurden von Juni bis Oktober 1989 das Verteilungs- sowie das Aktivitätsmuster der drei Arten aufgenommen und über die selbe Zeit mittels zahlreicher, detaillierter Aufzeichnungen (Focus-Tier-Aufnahmen) ihr erosives Verhalten erfasst. Beim zweiten Fragenkomplex stand ein Vergleich von Geländefotografien der Jahre 1938 und 1989 im Vordergrund. Dabei sollte der huftierbedingte Teil an den Landschaftsveränderungen aufgrund der Huftierverteilungsmuster des Sommerhalbjahres 1989, der Verteilungsmuster früherer Jahre und der generellen Bestandesentwicklung der Huftiere abgeschätzt werden.

Verhaltensweisen, die als Einzelereignis meist direkt erodierend wirken, traten bei den drei Arten während den Focus-Tier-Aufnahmen äusserst selten auf (Verhaltensweisen Traben, Springen, Scharren, Seitenreiben, Bodenhornen/-forkeln). Zudem ergaben sich klare Unterschiede zwischen den Arten. Auf der Basis dieser Verhaltensweisen ist die Einwirkung des Steinbocks im Untersuchungsgebiet während den erfassten Monaten am grössten einzuschätzen, gefolgt vom Rothirsch und schliesslich der Gemse.

Der Steinbock machte ca. 1.5mal so viele Tritte pro 2 Minuten (Trittrate) wie der Rothirsch, welcher wiederum signifikant mehr Tritte ausführte als die Gemse. Folglich ist die Tritteinwirkung eines Steinbocks im Untersuchungsgebiet während den erfassten Monaten grösser einzuschätzen als diejenige eines Rothirschs und einer Gemse. Da aber der Rothirsch vermutlich die längste tägliche Aktivitätszeit (= Anzahl Stunden pro Tag ohne zu liegen) aufweist, erhöht sich seine Einwirkung wiederum relativ zum Steinbock und der Gemse. Im weiteren scheint die Trittrate bei allen drei Arten hauptsächlich mit der jahreszeitlichen Witterung und dem Vegetationsschluss zu variieren.

Die Habitatwahl der untersuchten Arten lässt vermuten, dass geschlossene Vegetation relativ stark beansprucht, offene Vegetation hingegen eher "geschont" wird. Dabei dürfte diese unterschiedliche Einwirkung auf die Vegetationsschlussgrade v. a. auf Effekten beruhen, welche

mit der Beäsung der Bodenvegetation zusammenhängen. Das Ausmass der Tritteinwirkung ist nämlich gemäss der Interpretation der Resultate in allen Schlussgraden ungefähr gleich einzuschätzen.

Der Vergleich von Geländefotografien und Luftbildern zwischen den Jahren 1938 und 1989 zeigt auf, dass sich über diese Zeitperiode hinweg der Vegetationsschluss des alpinen Rasens im untersuchten Gebiet sehr unterschiedlich entwickelt hat, ohne sich aber insgesamt stark zu vermindern. Diese Entwicklung war möglich, obschon die Huftierbestände in dieser Zeit um das Vierfache angestiegen sind. Einzig an einer künstlich angelegten Salzlecke und an einer Wasserstelle reduzierte sich der Vegetationsschluss eindeutig aufgrund der Einwirkungen von Huftieren. Daneben ist noch die Neuentstehung von einigen Wildwechsellern und Erdflecken sowie das Absterben eines Legföhrengebüsches eindeutig auf Huftiereinfluss zurückzuführen. Die auffälligste Verminderung des Vegetationsschlusses - die Entstehung von Blaiken (Erosionsformen, bei denen die geschlossene Vegetationsdecke abgerutscht ist) in einem heute von den Huftieren stark genutzten Hang - lässt sich hingegen eher durch die geringe Beweidungsintensität im untersuchten Gebiet bis Mitte der 60er Jahre erklären.

Somit ist der erosionsfördernde Beitrag der Huftiere im Bereich der alpinen Rasen des untersuchten Gebiets als verhältnismässig gering einzustufen, obwohl die Tiere offensichtlich erosives Verhalten zeigen. Die Regenerationsfähigkeit der Vegetation und die Huftiereinwirkung hielten sich bis anhin die Waage. Die eingangs erwähnte Befürchtung, die hohen Huftierbestände verstärkten massgeblich die Erosion, trifft nicht zu. Diese Einschätzung kann meiner Meinung nach auf die alpine Stufe des gesamten Nationalparks übertragen werden, da das gewählte Untersuchungsgebiet eine der höchsten Huftierdichten des Parkes aufweisen dürfte. Folglich gibt die Erosionssituation im Bereich der alpinen Rasen keinen Anlass, von einer "Ueberpopulation" der Huftiere im Schweizerischen Nationalpark zu sprechen. Wie die Situation im Wald einzuschätzen ist, lässt sich jedoch aufgrund dieser Studie nicht beurteilen.

9. Literatur

- ALTMANN, J. (1974): Observational Study of Behavior: Sampling Methods. Behaviour, 49: 227-265.
- ATZLER, R. & GEORGII, B. (1983): Schwankungen der Qualität der Bodenvegetation und Wanderverhalten des Rothirsches in den Bayerischen Alpen. XVI. Congress of the International Union of Game Biologists, Vysoké Tatry, CSSR. Hell, P. (Hrsg.). S. 61-64.
- BÄCHLER, E. (1935): Der Stand der Steinwildkolonien in den Schweizeralpen. Sonderdruck J. buch der St. Gallischen Naturwiss. Gesell., 67, 105 S.
- BAUMANN, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Verlag Hans Huber, Bern, 492 S.
- BELL, K.L. & BLISS, L.C. (1973): Alpine disturbance studies: Olympic National Park, U.S.A.. Biol. Conserv., 5: 25-32.
- BISCHOFBERGER, P. (1982): Schafbeweidung und Hangabtragung auf Alpweiden, am Beispiel der Bourgoalp. Diplomarbeit, Institut Géographique Université Fribourg.
- BLANKENHORN, H.J., BUCHLI, C., VOSER, P., BERGER, C. (1979): Bericht zum Hirschproblem im Engadin und im Münstertal. Format, Zürich, 160 S.
- BLECHSCHMIDT, G. (1989): Ursachen und Ausmass der Blaikenerosion im Karwendel. Dissertation, Geographisches Institut der Technischen Universität München.
- BONFILS, P. (1989): Einfluss der Trittbelastung von Huftieren auf die Erosionsgefährdung von Böden im Schweizerischen Nationalpark. Diplomarbeit, Institut für Wald- und Holzforschung, ETH Zürich.
- BORNKAMM, R. & MEYER, G. (1977): Ökologische Untersuchungen an Pflanzengesellschaften unterschiedlicher Trittbelastung mit Hilfe der Gradientenanalyse. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., 19/20: 225-240.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1931): Vegetationsentwicklung im Schweizer. Nationalpark - Ergebnisse der Untersuchung von Dauerbeobachtungsflächen I. Dokumente zur Erforschung des Schweiz. Nationalparkes, 82 S.
- BUCHLI, C. (1979): Zur Populationsdynamik, Kondition und Konstitution des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im und um den Schweizerischen Nationalpark. Dissertation, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- BUNZA, G. (1989): Oberflächenabfluss und Bodenabtrag in der alpinen Grasheide der Hohen Tauern an der Grossglockner-Hochalpenstrasse. In: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Cernusca, A. (Hrsg.). Veröffentlichungen des österreichischen MaB-Programms, Band 13, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck, S. 155-199.
- BUNZA, G., KARL, J., MANGELSDORF, J. & SIMMERSBACH, P. (1976): Geologisch-morphologische Grundlagen der Wildbachkunde. Schriftenreihe des Bayer. Landesamtes f. Wasserwirtschaft, Heft 17, 2. Aufl., München.
- BURCKHARDT, D. (1957): Ueber das Wintersterben der Hirsche in der Umgebung des Nationalparkes. Schweizer Naturschutz, 23(1): 1-5.
- BURCKHARDT, D. (1964): Für den Schweizerischen Nationalpark - Für den Schutz der Aarelandschaft Thun-Bern. Heimat- und Naturschutz und die schweizerische Wirtschaft, Zürich, S. 3-14.
- CAMPELL, E. (1958): Steinwild im Engadin. Bündner Wald, 11: 287-294.
- CAUGHLEY, G. (1981): Overpopulation. In: Problems in Management of locally abundant wild mammals. Jewell, P.A. & Holl, S. (Hrsg.). Academic Press, New York, S. 7-19.
- CLUTTON-BROCK, T.H., IASON, G.R., ALBON, S.D., GUINNESS, F.E. (1982): Effects of lactation on feeding behavior and habitat use in wild Red deer hinds. J. Zool. Lond., 198: 227-236.
- DAILEY, T.W. & HOBBS, N.T. (1989): Travel in alpine terrain: energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. Can. J. Zool., 67: 2368-2375.
- DIETL, W. (1982): Schafweiden im Alpsteingebiet (Ostschweizer Kalkalpen). Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 49: 108-117.
- DÖSSEGGER, R. (1987): Geologische Karte des Schweizerischen Nationalparks 1:50'000. Geologische Spezialkarte Nr. 122, Schweizerische Geologische Kommission, Wissenschaftliche Nationalparkkommission.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart, 989 S.

- v. ELSNER-SCHACK, I. (1985): What is good chamois habitat? In: The biology and management of mountain ungulates. Lovari, S. (Hrsg.). Croom Helm, London, S. 71-76.
- ENPK & WNPK (1989): Schweizerischer Nationalpark - Leitlinien zur Gewährleistung der Parkziele. Eidgenössische & Wissenschaftliche Nationalparkkommission (Hrsg.). Stiftung Schweizerischer Nationalpark, c/o BUWAL, Bern.
- ERDIN, C. (1984): Prozesse und Dynamik der Erosionsentwicklung auf brachgelegten Bergwiesen im Kanton Graubünden. Diplomarbeit, Geographisches Institut, Universität Zürich.
- FAHNER, S. (in Vorb.): Schlagverhalten des Rothirsches während der Brunft (prov. Arbeitstitel). Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- FILLI, F. (1990): Rothirsch und Gemse in einem Sommereinstandsgebiet im Schweizerischen Nationalpark: Verteilung, Aktivitätsmuster, Nahrungsangebot und Auswirkungen eines Reduktionsabschlusses. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- FRÄNKEL, G. & GUNN, D.L. (1940): The Orientation of Animals: Kinesis, Taxes and Compass Reactions. Oxford University Press, New York.
- FREY, D.F. & PIMENTEL, R.A. (1978): Principal component analysis and factor analysis. In: Quantitative ethology, Colgan, P.W. (Hrsg.). Wiley & Sons, New York, S. 219-247.
- GEIGER, H., ZELLER, J. & RÖTHLISBERGER, G. (1991): Starkniederschläge des schweizerischen Alpen- und Alpenrandgebietes, Band 7, Grundlagen. WSL, Birmensdorf.
- GEORGII, B. (1978): Aktivitätsmuster eines jungen Steinbocks (*Capra ibex* L.). 3. Intern. Gamswild-Symposium, Mayrhofen. Onderschenka, K. & Gossow, H. (Hrsg.). Forschungsinstitut für Wildtierkunde der Veterinärmedizinischen Universität Wien, S. 35-38.
- GEORGII, B. (1981): Activity patterns of female Red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, 49: 127-136.
- GIACOMETTI, M. (1988): Zur Bewirtschaftung der Steinbockbestände (*Capra i. ibex* L.). Mit einem geschichtlichen Abriss der Steinbockkolonien im Kanton Graubünden. Dissertation, Veterinär-Medizinische Fakultät, Universität Zürich.
- GORDON, I.J. (1989): Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. III. Determinants of vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology*, 26: 65-79.
- GRABHERR, G. (1982): The impacts of trampling by tourists on a high altitudinal grassland in the Tyrolean Alps. *Vegetatio*, 48: 209-217.
- GRAF, K. (1991): Oekologische Studien auf alpinen Matten in der weiteren Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. In: Beiträge zur Geographie Graubündens. Elsasser, H. & Boesch, M. (Hrsg.). S. 50-58.
- GRUNDER, M. & KIENHOLZ, H. (1986): Gefahrenkartierung. In: Der Naturraum und dessen Nutzung im alpinen Tourismusgebiet von Davos - Ergebnisse des MAB-Projektes Davos. Wildi, O. & Ewald, K. (Hrsg.). EAFV, Birmensdorf, S. 67-86.
- HAMR, J. & CZAKERT, H. (1986): Circadian activity rhythms of chamois in Northern Tirol, Austria. Proc. Fifth Bienn. Symp. North. Wild Sheep and Goat Council, Missoula, Montana, U.S.A.. Joslin, G. (Hrsg.). Northern Wild Sheep and Goat Council, Helena, Montana, U.S.A., S. 178-192.
- HARTGE, K.H. & HORN, R. (1991): Einführung in die Bodenphysik. 2. Aufl., Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 303 S.
- HEMMI, M. (1990): Aesverhalten und Aesungsdruck von Steinbock, Rothirsch und Gemse auf einer alpinen Weide im Schweizerischen Nationalpark. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- HINDENLANG, K. (1992): Analyse und Beurteilung der Landschaft im Kanton Zürich anhand der Verbreitung ausgewählter einheimischer Wildtierarten. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- HOLTMEIER, F.K. (1968): Ergänzende Beobachtungen in der Steinwildkolonie am Schafberg und Piz Albris bei Pontresina. *Bündner Wald*, 21: 244-249.
- HORN, R. (1985): Die Bedeutung der Trittvverdichtung durch Tiere auf physikalische Eigenschaften Alpiner Böden. *Z. f. Kulturtechnik und Flurbereinigung*, 26: 42-51.
- HOUWELING, M. (1986): Gefahren- und Schadenentwicklung auf brachgelegten Bergwiesen - Analyse und Beurteilung am Fallbeispiel Samnaun. Diplomarbeit, Geographisches Institut, Universität Zürich.
- HUTCHINS, M. & STEVENS, V. (1981): Olympic mountain goats. *Nat. Hist.*, 90: 58-69.

- ILLIUS, A.W., CLARK, D.A., HODGSON, J. (1992): Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology*, 61: 183-194.
- JARAMILLO, V. & DETLING, J. (1992a): Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland. I. Tillering, N uptake and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, 29: 1-8.
- JARAMILLO, V. & DETLING, J. (1992b): Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland. II. Cattle grazing of simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, 29: 9-13.
- KARL, J. (1961): Blaikenbildung auf Allgäuer Blumenbergen. *Jb. d. Vereins zum Schutz der Alpenpflanzen und -tiere*, 26: 54-63.
- KARL, J. (1983): Zur Erosionsgefährdung von brachgelegten Wiesen und Weiden im Berggebiet. *Geographica Helvetica*, 38(4): 161-165.
- KNAUS, W. & SCHRÖDER, W. (1975): Das Gamswild: Naturgeschichte, Verhalten, Oekologie, Hege und Jagd, Krankheiten. 2. Aufl., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 234 S.
- KÖRNER, C. (1980): Oekologische Untersuchungen in Schafweiden im Zentralkaukasus. *Alm- und Bergbauer*, 30(5): 151-161.
- KREBS, C.J. (1985): *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row, New York, 800 S.
- KURTH, A., WEIDMANN, A. & THOMMEN, F. (1960): Beiträge zur Kenntnis der Waldverhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. *Mitt. der Schweiz. Anstalt für das forstl. Versuchswesen*, 36(4): 219-378.
- LAATSCH, W. (1974): Hangabtrag durch Schnee in den oberbayerischen Alpen und seine Begünstigung durch unpflegliche Almwirtschaft und Wildverbiss. *Forstw. Cbl.*, 93(1): 23-34.
- LANDOLT, E. (1984): *Unsere Alpenflora*. 5. Aufl., Verlag Schweizer Alpen-Club, Bern, 318 S.
- LEADER-WILLIAMS, N. (1988): *Reindeer on South Georgia - The ecology of an introduced population*. Cambridge University Press, Cambridge, 319 S.
- LESMARCUM, C. & LOFTSGAARDEN, D.O. (1980): A nonmapping technique for studying habitat preferences. *J. Wildl. Manage.*, 44(4): 963-968.
- MACHATSCHKE, F. (1973): *Geomorphologie*. 10. Aufl., B.G. Teubner, Stuttgart, 256 S.
- MADL, E. (1991): Die Vegetation der alpinen Stufe von Dschembrina und von Teilen des Val Mütschuns (Val Trupchun, Schweizerischer Nationalpark). Lizentiatsarbeit, Systematisch-Geobotanisches Institut, Universität Bern.
- MARTIN, P. & BATESON, P. (1986): *Measuring behaviour - an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge, 200 S.
- MORETTI, M. (1991): Saisonale Raumverteilung, Habitatnutzung und Standortwahl des Wildschweines (*Sus scrofa* L.) in einem Berggebiet auf der Alpenseite der Schweiz (Malcantone, Tessin). Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Oekologie, Universität Zürich.
- MOSIMANN, T. (1982): Das Stabilitätspotential alpiner Geoökosysteme gegenüber Bodenstörungen durch Skipistenbau. *Verhandlungen der Gesellschaft für Oekologie*, Bern. Hegg, O. (Hrsg.), S. 167-176.
- MÖSSMER, E.M. (1985): Blaikenbildung auf beweideten und unbeweideten Almen. *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt*, 50: 79-93.
- MÜLLER, F. (1984): *Wildbiologische Informationen für den Jäger. Jagd + Hege Ausbildungsbuch VII. Jagd + Hege*. Verlag, St. Gallen, 198 S.
- MÜLLER, J. & SCHEURER, T. (1992): Besucher und Besucherfrequenzen des Schweizerischen Nationalparks - Ergebnisse der Besucherzählung und -befragung vom 9. und 10. August 1991. *Wissenschaftliche Nationalparkkommission, Nationalparkdirektion (Hrsg.). Arbeitsberichte zur Nationalparkforschung. Sekretariat Wissenschaftliche Nationalparkkommission, c/o Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich*.
- NÄSCHER, F.A. (1979): Zur waldbaulichen Bedeutung des Rothirschverbisses in der Waldgesellschaft des subalpinen Fichtenwaldes in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. Dissertation Nr. 6373, Institut für Waldbau, ETH Zürich.
- NELSON, R. (1979): Deer and resulting devastation in New Zealand - a review of the concern and evidence presented over the last 100 years. *Royal Forest and Bird Protection Society of New Zealand Inc.*, Wellington, 71 S.
- NEU, C.W., BYERS, C.R., PEEK, J.M. (1974): A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.*, 38(3): 541-545.

- NIEDERBERGER, J. (in Vorb.): Salzlecken als Attraktionspunkte für Steinböcke (prov. Arbeitstitel). Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- NIEVERGELT, B. (1966): Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum: ein ökologischer Vergleich. *Mammalia depicta*, Herre, W. & Röhrs, M. (Hrsg.). Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 85 S.
- NIEVERGELT, B. (1981): Ibexes in an African environment. *Ecological Studies*. Billings, W.D. et al. (Hrsg.). Vol. 40. Springer-Verlag, Berlin, 189 S.
- NIEVERGELT, B. (1991): Forschungsziele und Forschungskonzept für den Schweizerischen Nationalpark. Referat vom 20.11.91 an der Nationalpark-Informationstagung in Salzburg; erscheint in der Schriftenreihe der Universität Salzburg (im Druck).
- PAROLINI, J.D., BISCHOFF, N., SCHLOETH, R. (in Vorb.): Zur Nutzungsgeschichte im Gebiet des heutigen Schweizerischen Nationalparks; erscheint in: *Erg. wiss. Unters. im Schweiz. NP*.
- PETRAK, M. (1989): Beäsung als Standortfaktor aus pflanzensoziologischer Sicht. *Z. Jagdwiss.*, 35: 198-204.
- PORTER, W.F. & CHURCH, K.E. (1987): Effects of enviromental pattern on habitat preference analysis. *J. Wildl. Manage.*, 51(3): 681-685.
- PUTMAN, R. (1988): *The Natural History of Deer*. Christopher Helm, London, 191 S.
- ROBINSON, W.L. & BOLEN, E.G. (1989): *Wildlife Ecology and Management*. 2. Aufl., Macmillan Publishers, London, 574 S.
- RUF, M. (1982): Ursachen und Auswirkungen der Brachlegung von Kulturland im Schanfigg. Diplomarbeit, Geographisches Institut, Universität Zürich.
- SACHS, L. (1988): *Statistische Methoden: Planung und Auswertung*. 6. Aufl., Springer-Verlag, Berlin, 298 S.
- SCHATANEK, V. (1992): Heuschrecken und Laufkäfer im Schweizerischen Nationalpark: Ein Vergleich von durch Huftiere beästen und unbeästen alpinen Rasen. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- SCHAUER, T. (1975): Die Blaikenbildung in den Alpen. *Schriftenreihe Bayer. Landesamt f. Wasserwirtschaft*, Heft 1, München, 29 S.
- SCHLEGEL, H. (1983): Der Tourismus im Schweizerischen Nationalpark und seine wirtschaftliche Bedeutung für Zernez. Diplomarbeit, Geographisches Institut, Universität Zürich.
- SCHLOETH, R. (1968): Analyse des Fegens und des Schlagens von Rothirschen (*Cervus elaphus* L.) in einem alpinen Lebensraum (Schweizerischer Nationalpark). *Erg. wiss. Unters. im Schweiz. NP*, XI(59): 45-75.
- SCHLOETH, R. (1988): Bestandeszahlen von Hirsch, Gemse, Reh und Steinbock seit 1918 (total) und seit 1961 (Teilgebiete): Stand 1987. In: *Arbeitsberichte zur Nationalparkforschung*, "Methodisches Vorgehen zur Forschungsfrage: Reaktion alpiner Oekosysteme auf hohe Huftierdichten", Wissenschaftliche Nationalparkkommission.
- SCHROEDER, W. (1985): Management of Mountain Ungulates. In: *The biology and Management of Mountain Ungulates*. Lovari, S. (Hrsg.). Croom Helm, London, S. 179-196.
- SIEGEL, S. (1985): Nichtparametrische statistische Methoden: Mit einem Vorwort und Flussdiagramm zur deutschen Ausgabe von W. Schüle. 2. Aufl., Fachbuchhandlung für Psychologie, Verlagsabteilung, Eschborn bei Frankfurt am Main, 320 S.
- SINCLAIR, A.R.E. (1981): Environmental Carrying Capacity and the Evidence for Overabundance. In: *Problems in Management of locally abundant wild mammals*. Jewell, P.A. & Holl, S. (Hrsg.). Academic Press, New York, S. 247-257.
- SMA (1988/89): Witterungsberichte für jeden Monat. Schweizerische Meteorologische Anstalt, Zürich.
- SNP (1936-1959, 1989, 1990): Schweizerischer Nationalpark - Jahresberichte. Stiftung Schweizerischer Nationalpark, c/o BUWAL, Bern.
- SPEIDEL, B. (1967): Spezifischer Einfluss von Mahd und Weidegang auf die Bestandesentwicklung von Grünland-Gesellschaften. *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*, Rinteln. Tüxen R. & Sommer, W.H. (Hrsg.). J. Cramer, Vaduz (1979), S. 323-337.
- STAUFFER, C. (1988): Verteilung, Koexistenz und Äsungsdruck von Rothirsch, Alpensteinbock und Gemse im Val Trupchun, Schweizerischer Nationalpark. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.
- STICHER, H. (1988): *Allgemeine Bodenkunde (Autographie zur Vorlesung)*. Ausgabe 1988/89, ETH Zürich, 272 S.

STÜSSI, B. (1970): Vegetationsdynamik in Dauerbeobachtung - Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizerischen Nationalpark während der Reservatsperiode 1939-1965. Erg. wiss. Unters. im Schweiz. NP, XIII(61): 1-385.

TAPPEINER, U. & CERNUSCA, A. (1989): Veränderung der Bestandesstruktur und der Lichtausnützung nach dem Brachfallen einer Almweide. In: Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Cernusca, A. (Hrsg.). Universitätsverlag Wagner, Innsbruck, S.531-547.

THORNES, J.B. (1990): The Interaction of Erosional and Vegetational Dynamics in Land Degredation: Spatial Outcomes. In: Vegetation and Erosion: Processes and Environments. Thornes, J.B. (Hrsg.). John Wiley & Sons, Chichester, S. 41-53.

VILES, H.A. (1990): 'The Agency of Organic Beings': A Selective Review of Recent Work in Biogeomorphology. In: Vegetation and Erosion: Processes and Environments. Thornes, J.B. (Hrsg.). John Wiley & Sons, Chichester, S. 5-24.

VOSER, P. (1987): Einflüsse hoher Rothirschbestände auf die Vegetation im Unterengadin und im Münstertal, Kanton Graubünden. Erg. wiss. Unters. im Schweiz. NP, XVI(82): 143-220.

WEIS, G.B. & SPATZ, G. (1982): Der Einfluss von Beweidung und Düngung auf die Vielfalt der Alpenpflanzen. Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt, 47: 143-157.

WIRZ, D. (1991): Das Fegeverhalten des Alpensteinbockes (*Capra ibex* L.). Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Abteilung Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.

WNPK (1990): Forschungskonzept Nationalpark-Grundsätze und Leitlinien zur Nationalparkforschung. Wissenschaftliche Nationalparkkommission (Hrsg.). Arbeitsberichte zur Nationalparkforschung. Sekretariat Wissenschaftliche Nationalparkkommission, c/o Ethologie und Wildforschung, Universität Zürich.

v. WYL, A., MERCIER, A. & TROXLER, J. (1985): L'exploitation ovine en altitude. Schlussber. Schweiz. MAB-Programm Nr. 10. Bundesamt für Umweltschutz, Bern, 148 S.

ZELLER, J., GEIGER, H. & RÖTHLISBERGER, G. (1976): Starkniederschläge des schweizerischen Alpen- und Alpenrandgebietes; Intensitäten und Häufigkeiten; ausgewertete Periode 1901-1970, Band 1, Kanton Graubünden. EAFV Birmensdorf.

ZIMMERMANN, B. (1990): Wechselwirkungen zwischen alpinen Rasen und freilebenden Huftieren im Schweizerischen Nationalpark: Produktion, Konsumation, Selektivität. Diplomarbeit, Institut für Systematische Botanik, Universität Zürich.

10. Anhang

10.1. Tabellen

Tab. 11 Definition der Alters- und Geschlechtsklassen.

Zoologische Artbezeichnung	Alters- / Geschlechtsklasse	Definition
Steinbock	Geissen/Steingeissen	weibliche Tiere, >1-jährig
	Kitze/Steinkitze	Jungtiere beiderlei Geschlechts, im Beobachtungsjahr geboren, 0-jährig
	Jährlinge/Jahrtiere	Jungtiere beiderlei Geschlechts, im Beobachtungsjahr 1-jährig
	junge Böcke	männliche Tiere, nach dem Gehörn geschätzt zwischen 2- und 5-jährig
	mittelalte Böcke	männliche Tiere, nach dem Gehörn geschätzt zwischen 6- und 12-jährig
	alte Böcke	männliche Tiere, nach dem Gehörn geschätzt >12-jährig
	?	zur genauen Bestimmung ungenügend sichtbare Tiere
Gemse	Geissen/Gemsgeissen	weibliche Tiere, >1-jährig
	Kitze/Gemskitze	Jungtiere beiderlei Geschlechts, im Beobachtungsjahr geboren, 0-jährig
	Jährlinge/Jahrtiere	Jungtiere beiderlei Geschlechts, im Beobachtungsjahr 1-jährig
	Böcke	männliche Tiere, >1-jährig
	Adulte (?)	Tiere beiderlei Geschlechts, >1-jährig
	Adulte*	Zusammenfassung der Klassen "Böcke" und "Adulte (?)"
Rothirsch	Kühe	weibliche Tiere, >1-jährig
	Kälber	Jungtiere beiderlei Geschlechts, im Beobachtungsjahr geboren, 0-jährig
	Schmaltiere	weibliche Tiere, im Beobachtungsjahr 1-jährig
	Spiesser	männliche Tiere, im Beobachtungsjahr 1-jährig
	junge Stiere	männliche Tiere, nach dem allgemeinen Habitus geschätzt zwischen 2- und 5-jährig
	mittelalte Stiere	männliche Tiere, nach dem allgemeinen Habitus geschätzt zwischen 6- und 12-jährig
	alte Stiere	männliche Tiere, nach dem allgemeinen Habitus geschätzt >12-jährig

Tab. 12 Definition der bei den Focus-Tier-Aufnahmen verwendeten unabhängigen Variablen.

(Klassen, die aus methodischen Gründen nicht als Dummyvariablen bezeichnet wurden, sind mit einem * markiert; für Einzelheiten vgl. Anhang, S. 76).

Variable	Einheiten/Klassen	Definition, Bemerkungen
Alters-/Geschlechtsklasse	Steinbock: * ? - Geiss - Jährling - Bock Gemse: * Jährling - Geiss - Adulte* Rothirsch: * ? - Kuh - Schmaltier - Splieser - Stier	nicht protokolliert Definition siehe Tab.11, S. 71 dito dito; Zusammenfassung der drei Klassen "Böcke" Definition siehe Tab.11, S. 71 dito dito nicht protokolliert Definition siehe Tab.11, S. 71 dito dito dito; Zusammenfassung der drei Klassen "Stiere"
Nachbarn	- Maximale Anzahl Huftiere im geschätzten Umkreis von 2 Rumpflängen um den Körperschwerpunkt des Focus-Tieres	
Richtung	* 0 - hangparallel - bergwärts - talwärts	Anfangs- und Endpunkt der Focus-Aufnahme < 1 Rumpflänge des Focus-Tieres auseinander Richtung der geschätzten Gerade zwischen Anfangs- und Endpunkt der Focus-Aufnahme
Vegetations-schluss	Klassen - 0 (0-33%) - 1 (34-66%) - 2 (67-95%) - 3 (96-100%)	Vegetationsdecke: offen halboffen aufgelockert geschlossen %-Anteil der Vegetation im geschätzten Umkreis von 1 Rumpflänge um den Körperschwerpunkt des Focus-Tieres (für die multivariate Analyse wurden die Klassen 2 & 3 zusammengefasst und der Vegetationsschluss als metrisch skalierte Variable aufgefasst)
Vegetations-verteilung	* 0 - homogen - aggregiert	Vegetationsschluss $\geq$ Klasse 2 Verteilungsmuster der Vegetation bei Vegetationsschluss < Klasse 2 im geschätzten Umkreis von 1 Rumpflänge um den Körperschwerpunkt des Focus-Tieres
Landschaftstyp	Klassen nach MADL (1991) * 0 - 1 - 2 - 4 - 5 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 - 11 - 12 - 13 - 15	nachträgliche Erfassung gemäss Angaben von MADL (1991) und ihrer schriftlichen Mitteilung andere Typen als unten aufgeführt, d.h. sehr selten vorgekommen Hangrücken mit Elyna-Variante des Seslerietums Hangflanken Exposition Ost/Südost, Briza media-Variante des Seslerietums Hangflanken Exposition Ost/Südost, Carex sempervirens-Variante des Seslerietums Hangflanken Exposition Ost/Südost, Festuca quadriflora-Variante des Seslerietums Runsenränder Exposition Ost, Dryas-Variante des Seslerietums Runsenränder, Schutthänge, Exposition West/Südwest, normale Variante des Festucetums Runsenränder, Schuttfächen der Exposit. Ost/Südwest, Trisetum distich.-Var. des Festucetums Schuttfur, Petasilon paradoxil Felsflur, Androsacion helveticae Felsflur in Sätteln, Caricetum firmiae Felsbereich, Festuca quadriflora-Variante des Elynetums Elynetum-Variante (beschränkt auf den Hang oberhalb des markanten Felsbandes) Vegetationsloser Schutt
Sonneneinstrahlung	* 0 - Beschattung - Besonnung	kein Sonnenschein Focus-Tier beschattet Focus-Tier besonnt
Niederschlag	* 0 - Niederschlag	(Beim Rothirsch in der Auswertung nicht berücksichtigt, da von Juli-Okt. in keiner Aufnahme Niederschlag vorkam) kein Regen oder Schneefall während einer Focus-Aufnahme Regen oder Schneefall während einer Focus-Aufnahme
Luftdruck aktuell	- Luftdruck um 12:40 h (MEZ) bei der Messstation "Samedan-St.Moritz" der Schweiz. Meteorologischen Anstalt (SMA)	
Luftdruck morgen	- Differenz zu Luftdruck am Folgetag der Focus-Aufnahme (+ Zunahme am Folgetag, - Abnahme am Folgetag)	
Temperatur	- Lufttemperatur (24stündiges Tagesmittel) bei der Messstation "Buffalora Ofenpass" der SMA	
Bewölkung	- Angabe in Achtel bei der Messstation "Buffalora Ofenpass" der SMA; Messwert 07:30 h (MEZ) für Focus-Aufnahmen vor 10:29 h (MEZ), dito 13:30 h für 10:30-16:29 h, dito 19:30 h für nach 16:30 h	
Wetterablauf	* 0 - Tag mit Regen - Tag mit Schneefall - Tag mit Reif	Tag ohne Niederschlag bei der Messstation "Buffalora Ofenpass" der SMA alle bei der Messstation "Buffalora Ofenpass" der SMA
Lichtstunden	- Anzahl Tagesstunden mit genügend Helligkeit zum einwandfreien Ansprechen eines Tieres; als Kennzeichnung des Monats (Juni 15.9 Std., Juli 15.0, Aug. 13.8, Sept. 12.2, Okt. 10.8)	

Tab. 13 Verzeichnis der verwendeten Luftbilder und Fotografien.

Jahr (Datum)	Fluglinie-Nr./ Stations-Nr.	Bild-Nr.	Art der Aufnahmen; Herstellung	Bemerkungen
1938	4386	267; 269	Gegenhang-Stereofotografien; Bundesamt für Landestopografie	Aufnahmestandort: Mt. Dschembrina Pt. 2'619.1; Instrument WILD Nr.13; Original-Bildplatte aus Glas; Auswertung anhand von Positiv-Kopien; hervorragende Auflösung
1956	191	276; 277	Schwarzweiss-Luftbilder; Bundesamt für Landestopografie	geringere Auflösung als Aufnahme von 1938
1962	25	3180; 3181	Schwarzweiss-Luftbilder; Bundesamt für Landestopografie	geringere Auflösung als Aufnahme von 1938
1973	5	9950; 9951	Schwarzweiss-Luftbilder; Bundesamt für Landestopografie	geringere Auflösung als Aufnahme von 1938
1989 (19. Aug.)			Gegenhang-Fotografien; Autor	Aufnahmestandort: eine Aufnahme Mt. Dschembrina (Pkt. 2'619.1), die zweite Aufnahme ca. 200m Richtung Nordost entlang des Bergrates; Spiegelreflexkamera NIKON FA mit Objektiv NIKKOR-ZOOM 35-200 mm; Auswertung anhand von Positiv-Kopien im Format 10x15 cm; geringere Auflösung als Aufnahme von 1938

10.2. Analyse nach Habitatpräferenzen

Das in der vorliegenden Arbeit angewendete Verfahren stützt sich auf NEU et al. (1974). Es dient der Prüfung, ob einzelne Habitattypen bevorzugt (positive Präferenz) oder gemieden (negative Präferenz) werden. Dabei stellen bei meiner Arbeit die Vegetationsschlussgrade die Habitattypen dar.

In einem ersten Schritt prüfte ich mit dem Chi-Quadrat-Test, ob die Beobachtungshäufigkeiten in den Schlussgraden den Erwartungshäufigkeiten in bezug auf das Angebot entsprechen (zum Begriff "Angebot" vgl. Methoden, S. 19). Ein nicht signifikantes Ergebnis besagt, dass keinerlei Präferenz für einzelne Schlussgrade zu beobachten ist, beziehungsweise die Schlussgrade zufällig, das heisst dem Angebot entsprechend genutzt werden. Ein signifikantes Ergebnis weist hingegen auf Präferenzen für einzelne Schlussgrade hin. Es sagt jedoch nichts darüber aus, welche Schlussgrade bevorzugt oder gemieden werden. Zu solchen Aussagen verhilft die Prüfung anhand von Vertrauensintervallen nach Bonferroni. Dazu müssen vorerst die Vertrauensintervalle für jeden Schlussgrad aufgrund der Beobachtungshäufigkeiten berechnet werden. Ihre Grenzen bestimmen sich nach der folgenden Formel:

$$p_i \pm \left(z_{(1-\alpha/2k)} \cdot \sqrt{\frac{p_i(1-p_i)}{n}} \right)$$

Hierbei bedeuten:

p_i : relative Beobachtungshäufigkeiten an Tieren im Schlussgrad i
 n : Gesamtzahl aller beobachteten Tiere
 α : Signifikanzniveau (wählbar)

k : Anzahl der Schlussgradklassen
 z : tabellarischer z-Wert für das Konfidenzniveau $(1-\alpha/2k)$

Liegt nun die Erwartungshäufigkeit in bezug auf das Angebot innerhalb dieser Grenzen, wird der Schlussgrad dem Angebot entsprechend genutzt; liegt sie unterhalb, wird der entsprechende Schlussgrad bevorzugt; liegt sie oberhalb, wird er gemieden.

Die Bedingungen zur Anwendung dieses Verfahrens entsprechen weitgehend denjenigen für den Chi-Quadrat-Test. NEU et al. zählen folgende auf: (1) Unabhängigkeit der Beobachtungen; (2) Das Verteilungsmuster der Habitattypen sollte allen Tieren im Untersuchungsgebiet die Wahl, bzw. Erreichbarkeit dieser Typen ermöglichen; (3) Die Gesamtzahl der beobachteten Tiere muss so gross sein, dass eine Annäherung an eine Normalverteilung angenommen werden kann. Letzteres trifft annähernd zu, wenn die konservative Faustregel $np_i \geq 5$ und $n(1-p_i) \geq 5$ erfüllt ist. Die Bedingungen (2) und (3) sind bei der vorliegenden Arbeit ohne weiteres erfüllt, die Bedingung (1) zumindest annähernd, da die Scan-samples in dreistündigen Zeitintervallen erhoben wurden. Im weiteren betonen NEU et al. die Konservativität der Bonferroni-Intervalle. Anwendungen und weitere Erläuterungen zu diesem Verfahren der Habitatanalyse sind unter anderem in LES MARCUM & LOFTSGAARDEN (1980), MORETTI (1991) und PORTER & CHURCH (1987) zu finden.

Tab. 14 Vollständige Auswertung nach Präferenzen für Vegetationsschlussgrade.

*Vegetationsschlussgrade: Definition vgl. Methoden, S. 18; N = Gesamtzahl der beobachteten Tiere pro Aktivität oder Art, bzw. Gesamtzahl der Rasterquadrate, die für die Bestimmung des Angebots verwendet wurden (vgl. Methoden, S. 19); V.I.B. = Vertrauensintervalle nach Bonferroni, berechnet mit Signifikanzniveau $\alpha = 5\%$; Signifikanzen der Chi-Quadrat Tests mit FG = 3: * = $0.05 \geq p > 0.01$, *** = $p \leq 0.001$, n.s. = nicht signifikant; Präferenzen: + = Bevorzugung, - = Meidung, $\approx$ = Nutzung entsprechend dem Angebot (Tabelle: siehe nächste Seite)*

Aktivität			Aesen				Lokomotion				Stehen				Liegen				Total			
	Vegetations- schlusses- grad	Erwartung (E): Nutzung gemäss relativem Angebot	Beobachtete relative Nutzung (B)	B=E (≈) B>E (+) B<E (-)	obere Grenze V.I.B.	untere Grenze V.I.B.	Beobachtete relative Nutzung (B)	B=E (≈) B>E (+) B<E (-)	obere Grenze V.I.B.	untere Grenze V.I.B.	Beobachtete relative Nutzung (B)	B=E (≈) B>E (+) B<E (-)	obere Grenze V.I.B.	untere Grenze V.I.B.	Beobachtete relative Nutzung (B)	B=E (≈) B>E (+) B<E (-)	obere Grenze V.I.B.	untere Grenze V.I.B.	Beobachtete relative Nutzung (B)	B=E (≈) B>E (+) B<E (-)	obere Grenze V.I.B.	untere Grenze V.I.B.
Steinbock		(N=740)	(N=1335)				(N=325)				(N=258)				(N=325)				(N=2257)			
	0	0.354	0.236	-	0.269	0.203	0.326	≈	0.399	0.253	0.287	≈	0.366	0.208	0.310	≈	0.382	0.238	0.266	-	0.292	0.240
	1	0.135	0.101	-	0.124	0.078	0.258	+	0.327	0.190	0.190	≈	0.258	0.121	0.295	+	0.366	0.224	0.163	+	0.185	0.141
	2	0.085	0.064	-	0.083	0.046	0.065	≈	0.103	0.026	0.120	≈	0.177	0.063	0.041	-	0.072	0.010	0.067	-	0.082	0.053
	3	0.426	0.599	+	0.636	0.561	0.351	-	0.425	0.276	0.403	≈	0.489	0.317	0.354	≈	0.428	0.280	0.504	+	0.533	0.474
	Chi-Quadrat		58.1	***			24.7	***			9.1	*			42.6	***			27.3	***		
Gemse		(N=740)	(N=478)				(N=41)				(N=102)				(N=127)				(N=748)			
	0	0.354	0.109	-	0.149	0.069	0.244				0.137	-	0.233	0.042	0.079	-	0.146	0.012	0.115	-	0.148	0.082
	1	0.135	0.098	≈	0.137	0.060	0.122				0.069	≈	0.139	-0.002	0.094	≈	0.167	0.022	0.095	-	0.125	0.065
	2	0.085	0.059	≈	0.089	0.028	0.073				0.078	≈	0.153	0.004	0.063	≈	0.124	0.002	0.063	≈	0.088	0.038
	3	0.426	0.734	+	0.791	0.678	0.561				0.716	+	0.841	0.590	0.764	+	0.870	0.658	0.727	+	0.773	0.682
	Chi-Quadrat		124.4	***			3.1	n.s.			32.4	***			54.3	***			157.3	***		
Rothirsch		(N=740)	(N=365)				(N=57)				(N=93)				(N=346)				(N=861)			
	0	0.354	0.211	-	0.271	0.151	0.123	-	0.245	0.001	0.355	≈	0.494	0.216	0.295	≈	0.364	0.226	0.254	-	0.296	0.213
	1	0.135	0.107	≈	0.152	0.061	0.035	-	0.103	-0.033	0.022	-	0.064	-0.021	0.055	-	0.089	0.021	0.072	-	0.097	0.047
	2	0.085	0.132	≈	0.181	0.082	0.018	-	0.066	-0.031	0.066	≈	0.168	0.004	0.035	-	0.062	0.007	0.080	≈	0.106	0.054
	3	0.426	0.551	+	0.624	0.478	0.825	+	0.966	0.683	0.538	≈	0.683	0.393	0.616	+	0.689	0.542	0.593	+	0.640	0.547
	Chi-Quadrat		31.3	***			34.1	***			11.1	*			42.5	***			50.7	***		

10.3. Hauptkomponentenanalyse und multiple Regression

Eine Voraussetzung für beide Verfahren ist metrische Skalierung. Da sich binäre Variablen generell wie metrische behandeln lassen, transformierte ich diejenigen unabhängigen Variablen, die ich auf nominalem Niveau gemessen hatte, in binäre Variablen, sogenannte Dummyvariablen (vgl. NIEVERGELT, 1981). Für jede transformierte unabhängige Variable erscheint dabei eine Klasse nicht als Dummyvariable, da sie durch die anderen Dummyvariablen schon bestimmt ist. Diese Klasse sollte nach Möglichkeit die biologisch unwichtigste sein. Sie wurde bei der Beschreibung der unabhängigen Variablen speziell gekennzeichnet (Tab. 12, S. 72).

Die so transformierten unabhängigen Variablen unterzog ich einer **Hauptkomponentenanalyse**. Ihr Zweck liegt darin, aus einer grossen Zahl von teilweise miteinander korrelierten Originalvariablen eine kleinere Anzahl voneinander unabhängiger Faktoren zu bilden, welche die Originalvariablen ersetzen. Diese Faktoren gehen durch lineare Transformation aus den Originalvariablen hervor. Grundlage der Berechnung ist dabei eine Pearson-Korrelationsmatrix der standardisierten Originalvariablen. Aufgrund des resultierenden Faktoren-Systems werden schliesslich die Originaldaten der unabhängigen Variablen zu sogenannten "Factor-Scores" transformiert. Auf eine Normalisierung der Originaldaten kann beim ganzen Verfahren verzichtet werden, da die Hauptkomponentenanalyse gegenüber Abweichungen von der Normalverteilung sehr robust ist (FREY & PIMENTEL, 1978, zit. in HINDENLANG, 1992).

Bei der rechnerischen Durchführung stehen verschiedene Optionen zur Wahl, wobei ich mich auf die Erfahrungen von HINDENLANG (1992) und WIRZ (1991) abstützte. Ich wählte die Option, die nur Hauptkomponenten mit einem Eigenwert >1 berücksichtigt und unterzog die resultierende Faktoren/Variablen-Matrix einer Varimax-Rotation⁴. Durch diese Rotation wird eine eindeutigere Beziehung der Faktoren zu den Originalvariablen erreicht. Dabei wählte ich die Lösung mit rechtwinkligen Koordinatenachsen, womit die Unabhängigkeit der Faktoren gewährleistet bleibt⁵. Im daraus resultierenden Faktoren-System geben die sogenannten "Factor-Loadings" den Zusammenhang zwischen den Faktoren und den Originalvariablen an. Die Loadings dienten auch als Basis zur Benennung der Faktoren, wodurch die Interpretation der Faktoren erleichtert wurde. Für diese Namensgebung berücksichtigte ich jeweils nur Factor-Loadings ≥ 0.45 .

Mit der anschliessenden **multiplen Regression** bestimmte ich die Korrelationen zwischen der Trittrate und den aus der Hauptkomponentenanalyse hervorgegangenen Factor-Scores. Vorgängig hatte ich die Trittrate logarithmiert, um eine bessere Angleichung an eine Normalverteilung zu erreichen. Diejenigen Faktoren, die mit der Trittrate signifikant korrelierten, versah ich schliesslich mit "sprechenden" Namen. Dies basierte auf den oben beschriebenen Factor-Loadings.

Die Berechnung der Hauptkomponentenanalyse führte ich mit dem Modul "Factor Analysis" und die multiple Regression mit dem Modul "Regression" des Programms StatView II auf APPLE-Macintosh durch.

Die wichtigsten Auszüge dieser Auswertung folgen auf den nächsten Seiten.

⁴ Option "roots greater than one" im Modul "Factor Analysis" des Programms StatView II.

⁵ Option "Orthotran (Orthogonal) Solution" im Modul "Factor Analysis" des Programms StatView II.

a) Steinbock mit Juni

Factor Analysis for S-Hpt.komp./Mult.Regr.: X1 ... X26

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	13

Orthogonal Factor Scores: Columns 63 - 75

Orthogonal
Direct

Factor 1	.139
Factor 2	.085
Factor 3	.099
Factor 4	.101
Factor 5	.077
Factor 6	.07
Factor 7	.076
Factor 8	.067
Factor 9	.061
Factor 10	.058
Factor 11	.056
Factor 12	.058
Factor 13	.053

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12	Factor 13
Geiss	.021	.052	.963	.043	.016	.043	-.004	-.016	.023	-.055	-.018	-.043	.01
Jährling	-.074	-.004	-.954	-.012	.029	.003	-.004	-.037	.015	-.042	.014	.007	-.01
Bock	.051	-.246	-.106	-.021	-.156	-.237	.191	-.158	-.187	.364	.021	.11	-.008
V.schluss	-.004	.668	.042	.09	.047	-.092	.497	-.203	-.257	.023	.132	.01	-.089
L.typ1	.034	.203	-.013	.052	.019	.121	.174	-.905	-.073	.084	.007	.068	-.016
L.typ2	-.065	.154	.074	.452	.023	-.097	-.008	.212	.074	-.021	.55	-.18	.086
L.typ4	.06	.4	.054	-.12	.001	.327	.381	.515	-.212	.21	-.084	.219	-.098
L.typ5	.048	-.005	-.015	-.053	-.124	.006	.104	.084	-.079	-.893	.024	.089	-.015
L.typ7	.062	.058	.007	-.102	-.043	.075	-.922	.093	-.078	.071	.005	.101	-.04
L.typ8	-.085	-.899	-.026	-.004	.059	.12	.158	.057	-.101	.068	.043	.009	-.027
L.typ10	.024	-.001	.004	-.014	-.005	.029	.026	.026	.914	.037	-.032	-.001	-.018
L.typ11	-.045	.055	.059	.17	-.039	-.07	-.017	.093	.059	.006	-.781	-.067	.037
L.typ12	.08	-.013	.045	-.157	-.11	-.018	.093	.033	.017	.05	.007	-.841	-.061
L.typ13	-.159	.179	-.017	-.054	.08	-.765	.064	.059	-.056	.063	-.051	-.049	.041
L.typ15	.039	-.017	.019	-.043	-.035	-.013	.017	-.001	-.016	.013	-.004	.048	.968
Beschatt...	-.033	-.121	-.042	-.273	-.383	-.4	.18	.062	.212	-.067	.081	.328	-.152
Besonnung	-.178	.086	.09	-.119	.793	.182	.027	.101	.038	.131	.093	.08	-.016
Niedersch...	-.024	.053	.049	.702	-.15	.016	-.064	-.046	-.053	.113	.187	.084	-.069
LuftdruckA	-.445	-.026	.048	-.407	-.225	.061	.09	.053	.192	.257	.148	.227	.05
LuftdruckM	.255	-.021	-.089	.534	.217	.021	.134	.075	.103	-.092	-.126	.062	.079
Temperat...	.772	.063	.092	-.166	-.09	.061	.054	.051	.201	.056	.111	.191	.017
Bewölkung	.687	.019	.051	.294	-.089	.335	.069	-.058	-.055	-.028	-.042	-.239	.092
Tag mit R...	.068	-.042	.066	.705	-.103	.105	.122	-.123	-.03	.016	-.221	.079	-.045
Tag mit S...	.03	-.13	-.104	-.009	.761	-.263	.048	-.109	-.023	-.042	.011	.057	-.046
Tag mit R...	-.698	.08	-.019	-.047	.099	.326	.181	.077	.135	-.031	.026	-.006	.056
Lichtstd.	.879	.086	.006	.129	.03	.223	-.001	.032	.022	-.064	-.004	-.118	.036

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Tritrate 13 X variables

Count:	R:	R-squared:	Adj. R-squared:	RMS Residual:
368	.477	.227	.199	.255

Source	DF:	Sum Squares:	Mean Square:	F-test:
REGRESSION	13	6.782	.522	8.002
RESIDUAL	354	23.081	.065	p = .0001
TOTAL	367	29.863		

Residual Information Table

SS[e(i)-e(i-1)]: e ≥ 0:	e < 0:	DW test:
47.751	178	190
		2.069

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Tritrate 13 X variables

Beta Coefficient Table

Variable:	Coefficient:	Std. Err.:	Std. Coeff.:	t-Value:	Probability:
INTERCEPT	1.579				
Factor 1	.106	.013	.37	7.92	.0001
Factor 2	-.024	.013	-.085	1.82	.0696
Factor 3	-.013	.013	-.045	.964	.3357
Factor 4	.009	.013	.033	.696	.4867
Factor 5	-.01	.013	-.035	.743	.4582
Factor 6	.061	.013	.215	4.604	.0001
Factor 7	-.011	.013	-.037	.793	.4285
Factor 8	.005	.013	.017	.366	.7148
Factor 9	.042	.013	.146	3.128	.0019
Factor 10	-.009	.013	-.032	.679	.4976
Factor 11	.008	.013	.028	.592	.5543
Factor 12	.018	.013	.062	1.333	.1835
Factor 13	.017	.013	.061	1.299	.195

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Tritrate 13 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable:	95% Lower:	95% Upper:	90% Lower:	90% Upper:	Partial F:
INTERCEPT					
Factor 1	.079	.132	.084	.128	62.721
Factor 2	-.05	.002	-.046	-.002	3.312
Factor 3	-.039	.013	-.035	.009	.929
Factor 4	-.017	.035	-.013	.031	.485
Factor 5	-.036	.016	-.032	.012	.551
Factor 6	.035	.088	.039	.083	21.2
Factor 7	-.037	.016	-.033	.011	.628
Factor 8	-.021	.031	-.017	.027	.134
Factor 9	.015	.068	.02	.064	9.787
Factor 10	-.035	.017	-.031	.013	.461
Factor 11	-.018	.034	-.014	.03	.35
Factor 12	-.008	.044	-.004	.04	1.776
Factor 13	-.009	.044	-.005	.039	1.686

b) Steinbock ohne Juni

Factor Analysis for S-Hpt.komp./Mat.Regr.: X1 ... X32

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	15

Orthogonal Factor Scores: Columns 63 - 77

	Orthogonal
	Direct
Factor 1	.117
Factor 2	.104
Factor 3	.082
Factor 4	.073
Factor 5	.075
Factor 6	.051
Factor 7	.064
Factor 8	.048
Factor 9	.058
Factor 10	.06
Factor 11	.055
Factor 12	.058
Factor 13	.061
Factor 14	.047
Factor 15	.048

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12	Factor 13	Factor 14	Factor 15
Geiss	.082	.006	.954	.031	.029	-.148	-.035	.041	-.032	.017	.055	.007	-.03	.021	.025
Jährling	-.099	.014	-.956	-.003	-.008	-.069	.046	-.006	.02	-.045	-.054	.001	.031	-.013	-.015
Bock	-.011	.06	-.088	-.026	-.054	.76	-.039	-.052	.08	-.041	.055	-.109	.034	-2.58E-4	.001
Nachbarn	.003	-.084	-.058	.002	-.063	.234	-.143	-.229	.289	.025	.056	.222	-.101	.416	-.437
R.hangpa...	.042	.038	.028	.011	.892	-.065	.055	-.05	-.236	.011	.023	-.066	.035	.073	-.088
R.bergwä...	.045	.1	-.02	-.041	-.873	.001	-.055	.021	-.313	.097	-.065	.121	.012	-.038	-.091
R.talwärts	.04	.039	-.047	.038	-.015	.12	.024	.054	.843	-.104	-.011	-.044	-.027	-.04	.22
V.schlüsse	.04	.833	-.011	.05	.037	-.06	.023	.038	-.006	-.004	.166	-.231	-.341	.012	-.038
V.homogen	-.085	.036	.192	-.049	.208	.459	.031	.09	.03	.194	-.252	.46	.302	-.101	-.154
V.aggregl...	.053	-.863	-.03	-.022	-.14	-.205	.004	-.045	-.016	-.117	-.033	.012	.132	.063	.107
L.typ1	.034	.516	-.042	.061	-.048	-.318	.03	-.224	.296	.105	-.52	-.124	-.077	-.033	-.122
L.typ2	-.097	-.037	-.049	.381	.001	.103	.031	.317	-.059	.209	.203	.171	-.419	.036	.149
L.typ4	.053	.279	.121	-.098	.037	-.007	-.05	-.131	.059	.048	.813	-.098	-.042	-.046	-.089
L.typ5	.084	.081	.05	-.09	-.047	-.064	-.069	.833	.062	-.079	-.085	-.093	.023	.006	-.07
L.typ7	.039	-.668	.054	-.103	.035	.017	-.076	-.129	.088	.146	-.164	-.238	-.418	-.115	-.228
L.typ8	-.082	-.295	-.086	.079	-.002	.1	.049	.045	-.019	.063	.017	-.023	.845	-.013	.014
L.typ10	.093	-.108	-.023	-.015	-.162	-.127	-.01	-.108	-.044	-.12	-.036	.795	-.061	.023	.002
L.typ11	-.007	.01	.041	-.054	.083	-.044	-.013	.035	-.052	.031	-.031	-.027	.007	.908	.056
L.typ12	.156	.002	-.015	-.108	.323	.115	-.201	.06	-.194	.134	-.206	.167	-.092	-.072	.074
L.typ13	-.208	.198	.017	-.049	-.019	.286	.141	-.166	-.407	-.472	-.129	-.099	-.176	-.033	.251
L.typ15	.064	-.08	.028	-.041	-.001	.016	-.052	-.09	.227	.08	-.037	.023	-.021	.065	.783
Beschätt...	-.042	-.084	-.057	-.106	.056	-.033	-.145	.109	.15	-.786	.044	.145	.019	-.05	-.124
Besonnung	-.125	.03	.081	-.122	.053	-.048	.635	-.116	.053	.405	.202	.107	-.054	-.052	-.073
Niederse...	-.028	-.031	-.027	.697	.007	-.026	-.124	-.01	.018	.056	-.078	-.108	-.094	-.05	-.046
LuftdruckA	-.463	-.02	.01	-.419	.03	-.026	-.283	-.167	.155	-.007	.159	.202	.088	-.182	.077
LuftdruckM	6.874E-6	.069	.071	.606	.047	-.011	.387	.071	.082	-.111	.017	.236	.06	-.101	.122
Temperat...	.79	-.024	.099	-.085	.009	-.071	-.022	-.012	.089	-.113	.13	.198	-.043	-.082	-.003
Bewölkung	.707	.12	.089	.224	.07	-.075	-.219	.009	-.021	.317	-.039	.013	.153	-.035	.115
Tag mit R...	.143	.141	.047	.652	-.021	-.038	-.126	-.242	.027	.086	-.01	-.016	.22	.034	-.076
Tag mit S...	.033	.017	-.128	-.017	.025	-.009	.828	-.011	-.031	-.016	-.136	-.07	.059	-.006	.012
Tag mit R...	-.658	.161	.005	-.092	-.002	-.156	-.01	.085	.063	.278	.152	.251	.068	-.089	.013
Lichtstd.	.92	.018	.064	-.052	-.001	-.038	.049	.109	.065	.166	.05	.067	-.029	.007	.026

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Trittrate 15 X variables

Count:	R:	R-squared:	Adj. R-squared:	RMS Residual
258	.54	.292	.248	.253

Analysis of Variance Table

Source	DF:	Sum Squares:	Mean Square:	F-test:
REGRESSION	15	6.384	.426	6.654
RESIDUAL	242	15.48	.064	p = .0001
TOTAL	257	21.865		

Residual Information Table

SS(e(i)-e(-i)):	e > 0:	e < 0:	DW test:
30.519	129	129	1.971

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Trittrate 15 X variables

Beta Coefficient Table

Variable:	Coefficient:	Std. Err.:	Std. Coeff.:	t-Value:	Probability:
INTERCEPT	1.545				
Factor-1	.121	.016	.415	7.666	.0001
Factor-2	-.012	.016	-.041	.757	.4496
Factor-3	-.024	.016	-.084	1.544	.1238
Factor-4	-.007	.016	-.024	.451	.6524
Factor-5	-.034	.016	-.118	2.179	.0303
Factor-6	-.006	.016	-.019	.359	.7202
Factor-7	-.017	.016	-.059	1.086	.2784
Factor-8	-.003	.016	-.01	.18	.8571
Factor-9	.051	.016	.176	3.261	.0013
Factor-10	.033	.016	.112	2.073	.0392
Factor-11	.02	.016	.068	1.266	.2066
Factor-12	.052	.016	.177	3.268	.0012
Factor-13	.024	.016	.081	1.502	.1345
Factor-14	.019	.016	.067	1.235	.2182
Factor-15	-.014	.016	-.048	.89	.3742

Multiple Regression Y1:log(x) of S-Trittrate 15 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable:	95% Lower:	95% Upper:	90% Lower:	90% Upper:	Partial F:
INTERCEPT					
Factor-1	.09	.152	.095	.147	58.764
Factor-2	-.043	.019	-.038	.014	.573
Factor-3	-.055	.007	-.05	.002	2.385
Factor-4	-.038	.024	-.033	.019	.203
Factor-5	-.065	-.003	-.06	-.008	4.749
Factor-6	-.037	.025	-.032	.02	.129
Factor-7	-.048	.014	-.043	.009	1.18
Factor-8	-.034	.028	-.029	.023	.039
Factor-9	.02	.083	.025	.078	10.637
Factor-10	.002	.064	.007	.059	4.299
Factor-11	-.011	.051	-.006	.046	1.603
Factor-12	.02	.083	.025	.078	10.677
Factor-13	-.007	.055	-.002	.05	2.255
Factor-14	-.012	.051	-.007	.046	1.524
Factor-15	-.045	.017	-.04	.012	.793

c) Gemse mit Juni

Factor Analysis for G-Hpt.komp./Mitt.Regr.: X1 - X25

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	12

Oblique Factor Scores: Columns 47 - 58

Orthogonal

Direct

Factor 1	.171
Factor 2	.086
Factor 3	.117
Factor 4	.079
Factor 5	.082
Factor 6	.073
Factor 7	.083
Factor 8	.069
Factor 9	.061
Factor 10	.06
Factor 11	.061
Factor 12	.059

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12
Geiss	.312	-.06	.782	-.009	-.118	-.024	-.092	.043	-.101	-.067	-.129	-.123
Adulte	-.347	.005	-.81	-.003	.081	.088	.048	-.054	.09	.033	.13	.085
V.schluss	-.038	-.026	-.007	.66	.086	-.165	-.012	-.278	.004	.1	-.355	-.064
L.typ1	.018	-.155	.032	.183	-.006	-.913	.135	-.109	-.058	.109	.018	.105
L.typ2	-.005	-.103	.073	-.062	.658	.082	.016	-.03	-.006	-.104	-.278	-.127
L.typ4	.131	.815	.089	-.03	-.155	.085	.153	-.11	.119	.041	-.015	.066
L.typ5	-.006	-.189	.165	.031	-.176	.123	-.808	-.09	.049	.043	-.037	.065
L.typ7	.052	-.081	-.002	-.869	.019	-.015	.04	-.145	-.056	.099	-.099	.021
L.typ8	-.066	.004	-.002	-.007	-.009	.016	.001	.937	-.003	.04	-.011	.027
L.typ9	.009	-.016	-.097	.044	-.027	.004	-.023	-.033	.889	-.011	-.038	-.026
L.typ10	.024	-.028	.071	.029	.002	.029	.033	-.037	-.006	-.931	.074	.083
L.typ11	.026	-.021	.108	.051	.008	.039	.052	-.027	.012	.079	.095	-.923
L.typ12	.007	-.06	-.077	-.047	-.047	-.011	-.005	-.022	-.019	-.076	.801	-.11
L.typ13	-.12	-.23	-.262	.331	-.007	.582	.214	-.264	-.166	.201	-.004	.162
Beschatt...	-.015	-.145	-.541	.125	-.277	.144	.194	.255	-.141	.06	-.181	6.063E-5
Besonnung	-.409	-.127	.521	.236	.213	.169	.285	.048	.004	.117	.135	.209
Niedersc...	.138	.182	-.178	.113	.584	-.077	-.039	-.095	-.152	.089	.152	.1
LuftdruckA	-.32	-.254	.043	-.068	-.289	.066	.552	-.222	.096	.132	-.01	.136
LuftdruckM	-.078	.264	.035	-.019	.129	-.066	-.448	.006	-.017	.28	.342	.207
Temperat...	.75	-.254	.183	.061	-.153	.166	.276	-.08	-.045	.068	.128	.014
Bewölkung	.721	.202	.188	-.108	.202	-.148	-.246	.04	.132	-.027	-.037	-.009
Tag mit R...	.192	-.099	.107	.033	.578	-.023	.099	.199	.427	.104	.112	.099
Tag mit S...	-.01	.676	-.079	.07	.107	-.004	-.107	.086	-.124	.001	-.021	-.032
Tag mit R...	-.895	-.03	-.003	.054	-.058	.073	-.01	.103	-.028	.056	.026	.032
Lichtstd.	.84	.119	.287	-.005	.162	.021	-.097	.07	-.026	.005	-.007	.007

Multiple Regression Y1:log(x) of G-Triktrate 12 X variables

Count:	R:	R-squared:	Adj. R-squared:	RMS Residual:
268	.549	.301	.268	.294

Analysis of Variance Table

Source	DF	Sum Squares	Mean Square	F-test:
REGRESSION	12	9.503	.792	9.166
RESIDUAL	255	22.033	.086	p = .0001
TOTAL	267	31.536		

Residual Information Table

SS(e(i)-e(i-1)):	e ≥ 0:	e < 0:	DW test:
43.061	141	127	1.954

Multiple Regression Y1:log(x) of G-Triktrate 12 X variables

Beta Coefficient Table

Variable:	Coefficient:	Std. Err.:	Std. Coeff.:	t-Value:	Probability:
INTERCEPT	1.335				
Factor 1	.148	.018	.432	8.246	.0001
Factor 2	.004	.018	.013	.248	.8042
Factor 3	.083	.018	.241	4.6	.0001
Factor 4	-.07	.018	-.203	3.877	.0001
Factor 5	.021	.018	.061	1.157	.2483
Factor 6	.011	.018	.031	.587	.5579
Factor 7	-.017	.018	-.051	.969	.3336
Factor 8	.026	.018	.077	1.471	.1426
Factor 9	-.011	.018	-.033	.634	.5269
Factor 10	-.012	.018	-.034	.654	.5135
Factor 11	-.006	.018	-.017	.33	.7415
Factor 12	.035	.018	.101	1.922	.0557

Multiple Regression Y1:log(x) of G-Triktrate 12 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable:	95% Lower:	95% Upper:	90% Lower:	90% Upper:	Partial F:
INTERCEPT					
Factor 1	.113	.184	.119	.178	67.992
Factor 2	-.031	.04	-.025	.034	.062
Factor 3	.047	.118	.053	.112	21.162
Factor 4	-.105	-.034	-.099	-.04	15.032
Factor 5	-.015	.056	-.009	.051	1.339
Factor 6	-.025	.046	-.019	.04	.344
Factor 7	-.053	.018	-.047	.012	.938
Factor 8	-.009	.062	-.003	.056	2.163
Factor 9	-.047	.024	-.041	.018	.401
Factor 10	-.047	.024	-.041	.018	.428
Factor 11	-.041	.029	-.036	.024	.109
Factor 12	-.001	.07	.005	.064	3.696

d) Gemse ohne Juni

Factor Analysis for G-Hpt.komp./Mult.Regr.: X₁ ... X₃₁

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	13

Orthogonal Factor Scores: Columns 46 - 58

Orthogonal

Factor 1	.144
Factor 2	.088
Factor 3	.073
Factor 4	.107
Factor 5	.08
Factor 6	.069
Factor 7	.063
Factor 8	.064
Factor 9	.061
Factor 10	.073
Factor 11	.065
Factor 12	.062
Factor 13	.051

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12	Factor 13
Geisse	.266	.037	.089	.824	.142	-.018	-.157	.005	.15	-.001	.025	-.089	-.073
Adulte	-.272	-.002	-.019	-.85	-.097	.114	.063	-.02	-.079	-.01	-.041	.033	.046
Nachbar	.096	-.023	.361	.342	-.099	.18	-.097	.029	.102	-.126	.124	-.116	.283
Rhangpa...	.225	-.018	.088	-.052	-.79	-.186	-.195	.105	-.119	-.042	.091	-.044	.157
R.bergwä...	.112	-.018	-.008	.151	.78	.043	-.093	-.06	-.281	.041	-.033	.111	-.081
R.talwärts	-.019	.194	-.036	-.023	.075	.171	.416	-.009	.679	.03	.013	-.069	.044
V.schluss	.046	-.818	-.016	4.777E-4	.072	-.048	-.012	-.219	-.054	.039	.404	-.049	.103
V.homogen	-.097	.013	-.005	-.142	-.003	.03	.018	.424	-.186	-.14	-.614	.056	.08
V.aggregi...	.002	.842	.08	.104	-.113	.063	-.006	-.023	.208	.079	-.088	-.001	-.14
L.typ1	.007	-.178	-.188	.01	-.156	-.771	.163	-.134	-.122	-.208	.136	.001	.112
L.typ2	.106	-.065	.073	.03	.481	-.153	-.11	.171	.08	-.088	.07	-.133	.25
L.typ4	.09	.017	-.112	.045	.003	-.016	-.138	-.101	-.017	.847	.039	-.05	.046
L.typ5	-.07	.046	.799	.052	-.014	-.005	-.084	-.128	-.008	-.101	-.016	-.011	-.033
L.typ7	.124	.174	-.009	-.007	.065	-.044	-.08	-.181	.024	-.003	-.781	-.054	.049
L.typ8	-.174	.068	-.023	.031	-.003	-.037	.019	.847	-.003	.066	-.001	.051	-.024
L.typ9	.014	-.049	.037	-.145	.125	.024	-.162	-.029	.149	.016	.116	.792	-.04
L.typ10	.097	.086	.021	.08	.049	-.02	-.041	.015	-.075	-.089	.096	-.07	-.889
L.typ11	.08	.003	-.006	.153	-.101	-.086	-.117	-.012	.646	-.048	.046	.04	.061
L.typ12	.066	.62	-.001	-.164	.243	-.134	-.012	-.077	-.244	-.065	.308	-.05	.213
L.typ13	-.115	-.168	-.2	-.132	-.035	.773	.122	-.172	-.143	-.238	.173	-.054	.164
Beschatt...	.048	.044	-.169	-.424	-.18	.254	-.224	.4	.062	-.123	.171	-.18	.078
Besonnung	-.527	-.026	-.19	.484	-.09	.111	.313	-.084	-.2	-.082	.112	.064	.094
Niedersch...	.154	-.017	.021	-.095	-.016	-.054	.768	-.008	.032	.061	.051	-.003	.015
Luftdruck...	-.379	.033	-.585	.025	-.047	.096	-.307	-.276	-.049	-.153	-.024	.042	.074
LuftdruckM	-.321	.177	.485	.042	-.024	.038	.141	-.016	-.23	.327	-.01	.119	.092
Temperatur...	.628	.126	-.277	.335	-.268	.22	-.007	-.157	-.025	-.205	.137	.057	.006
Bewölkung	.687	-.054	.133	.195	.141	-.202	.186	-.02	.058	.174	-.139	.245	-.066
Tag mit R...	.159	.064	-.063	.067	-.092	-.068	.158	.075	-.167	-.107	-.104	.752	.103
Tag mit S...	.092	-.02	.112	-.065	.009	.009	.295	.158	-.007	.692	.045	-.035	.014
Tag mit R...	-.891	.008	.044	-.063	-.005	.029	-.024	.14	.021	-.033	.034	-.036	-.026
Lichtstd.	.802	.009	-.021	.38	-.041	.016	.164	-.038	.048	.125	.043	.01	-.054

Multiple Regression Y₁:log(x) of G-Triktrate 13 X variables

Count:	R:	R-squared:	Adj. R-squared:	RMS Residual:
189	.542	.294	.241	.292

Analysis of Variance Table

Source	DF	Sum Squares	Mean Square	F-test:
REGRESSION	13	6.207	.477	5.597
RESIDUAL	175	14.93	.085	p = .0001
TOTAL	188	21.137		

Residual Information Table

SS[e(l)-e(l-1)]: e ≥ 0:	e < 0:	DW test:
28.598	.97	1.915

Multiple Regression Y₁:log(x) of G-Triktrate 13 X variables

Beta Coefficient Table

Variable:	Coefficient:	Std. Err.:	Std. Coeff.:	t-Value:	Probability:
INTERCEPT	1.267				
Factor-1	.125	.021	.372	5.85	.0001
Factor-2	.059	.021	.176	2.764	.0063
Factor-3	.017	.021	.05	.78	.4364
Factor-4	.09	.021	.267	4.209	.0001
Factor-5	.025	.021	.074	1.162	.2467
Factor-6	.007	.021	.022	.341	.7333
Factor-7	.05	.021	.149	2.346	.0201
Factor-8	-.001	.021	-.004	.063	.9501
Factor-9	.038	.021	.114	1.789	.0754
Factor-10	-.005	.021	-.014	.22	.8261
Factor-11	-.016	.021	-.046	.728	.4674
Factor-12	-.004	.021	-.011	.17	.8648
Factor-13	-.028	.021	-.085	1.338	.1828

Multiple Regression Y₁:log(x) of G-Triktrate 13 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable:	95% Lower:	95% Upper:	90% Lower:	90% Upper:	Partial F:
INTERCEPT					
Factor-1	.083	.167	.089	.16	34.22
Factor-2	.017	.101	.024	.094	7.64
Factor-3	-.025	.059	-.019	.052	.609
Factor-4	.048	.132	.054	.125	17.719
Factor-5	-.017	.067	-.01	.06	1.351
Factor-6	-.035	.049	-.028	.043	.116
Factor-7	.008	.092	.015	.085	5.504
Factor-8	-.043	.041	-.037	.034	.004
Factor-9	-.004	.08	.003	.073	3.199
Factor-10	-.047	.037	-.04	.031	.048
Factor-11	-.058	.027	-.051	.02	.531
Factor-12	-.046	.038	-.039	.032	.029
Factor-13	-.071	.014	-.064	.007	1.789

e) Rothirsch mit Juni

Factor Analysis for R-Hpt.komp./Mult.Regr.: X1 ... X27

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	13

Orthogonal Factor Scores: Columns 50 - 62

	Orthogonal
	Direct
Factor 1	.143
Factor 2	.076
Factor 3	.094
Factor 4	.093
Factor 5	.074
Factor 6	.076
Factor 7	.064
Factor 8	.077
Factor 9	.057
Factor 10	.076
Factor 11	.054
Factor 12	.058
Factor 13	.057

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12	Factor 13
Kuh	.03	-.038	-.015	-.829	.294	.112	-.001	-.057	.011	.042	.023	.191	-.235
Schmalz...	-.254	-.051	-.01	.022	.14	-.315	.265	-.151	.396	-.164	.008	-.225	.428
Spießler	-.02	.072	.038	-.003	-.903	-.073	-.001	-.078	-.074	.039	-.103	-.073	.033
Stier	.12	.016	.009	.821	.286	.106	-.141	.196	-.169	.031	.05	-.013	-.014
V.schluss	-.077	-.285	-.194	.153	.071	.086	.055	-.58	.086	.339	-.062	.191	-.081
Ltyp1	-.187	-.144	.381	.151	-.139	.033	.58	-.287	.078	.35	.037	.126	-.243
Ltyp4	-.015	-.176	-.817	-.017	.042	-.047	.1	-.021	-.09	.121	.105	-.134	-.027
Ltyp5	.186	.081	.147	-.088	.394	-.201	-.056	.079	-.251	.261	-.574	-.319	.1
Ltyp6	-.014	.055	.004	-.166	.082	-.176	-.022	.006	-.106	-.057	-.049	.788	.125
Ltyp7	.249	.705	-.01	-.098	-.295	-.033	-.03	.181	-.099	-.037	.041	-.124	.057
Ltyp8	.179	-.088	.105	.076	.021	.1	.059	.066	-.016	-.871	-.04	.074	-.073
Ltyp9	-.001	-.025	.007	.101	-.049	.071	.027	-.072	.01	.072	-.022	.142	.799
Ltyp10	.109	.074	.036	-.032	.173	-.143	-.029	-.011	-.094	.097	.772	-.115	.006
Ltyp11	.119	-.079	.115	-.403	-.086	.331	-.051	.261	-.054	.26	.154	-.027	.235
Ltyp12	.054	.045	.009	-.11	.037	.02	-.07	.053	.859	.043	-.034	-.061	.017
Ltyp13	-.049	-.09	.119	.145	-.042	-.002	-.845	-.176	.085	.12	.026	.058	-.124
Ltyp15	-.191	-.145	-.006	.107	-.035	-.03	.026	.714	.153	.096	-.043	.126	-.139
Beschatt...	-.096	-.004	.129	-.07	-.077	-.794	-.094	.04	-.06	-.052	.137	.035	.041
Besonnung	-.09	.045	.154	-.16	.028	.677	-.122	.01	-.08	-.336	.057	-.19	.131
LuftdruckA	.02	-.398	.593	.088	-.035	.02	.01	.057	-.052	.173	.133	-.03	.089
LuftdruckB	.015	.119	-.094	.196	.301	.073	.139	.559	-.069	-.073	-.037	-.027	-.032
Temperat...	.77	-.154	.289	-.129	-.105	.061	.115	.029	-.025	-.167	.141	-.073	.017
Bewölkung	.72	.075	-.373	.102	.043	.046	-.059	.029	.071	.023	-.135	.087	-.114
Tag mit R...	.167	-.054	-.563	.154	-.068	.16	-.068	.061	.088	.212	-.011	.309	.136
Tag mit S...	.053	.761	.038	.152	.11	.054	.067	-.051	.102	.116	.04	.129	-.065
Tag mit R...	-.785	.147	-.001	.039	-.094	.088	.117	.224	-.09	-.089	.016	-.106	-.011
Lichtstd.	.855	.07	-.069	.105	.033	.082	.045	.037	-.093	-.169	.08	-.114	.031

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 13 X variables

Count:	R:	R-squared:	Adj. R-squared:	RMS Residual
219	.302	.091	.033	.284

Analysis of Variance Table

Source	DF	Sum Squares	Mean Square	F-test:
REGRESSION	13	1.656	.127	1.579
RESIDUAL	205	16.537	.081	p = .0932
TOTAL	218	18.193		

Residual Information Table

SS(e(i)-e(l-1)):	e ≥ 0:	e < 0:	DW test:
32.651	104	115	1.974

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 13 X variables

Beta Coefficient Table

Variable:	Coefficient:	Std. Err.:	Std. Coeff.:	t-Value:	Probability:
INTERCEPT	1.396				
Factor 1	.044	.019	.153	2.298	.0226
Factor 2	-.01	.019	-.036	.538	.591
Factor 3	.026	.019	.089	1.337	.1826
Factor 4	-.025	.019	-.085	1.28	.2021
Factor 5	.025	.019	.086	1.299	.1954
Factor 6	.009	.019	.033	.492	.6236
Factor 7	.013	.019	.043	.651	.5156
Factor 8	.049	.019	.171	2.564	.0111
Factor 9	.004	.019	.013	.2	.842
Factor 10	-.028	.019	-.099	1.481	.1401
Factor 11	-.007	.019	-.025	.382	.7029
Factor 12	.001	.019	.004	.059	.9527
Factor 13	.009	.019	.031	.469	.6398

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 13 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable:	95% Lower:	95% Upper:	90% Lower:	90% Upper:	Partial F:
INTERCEPT					
Factor 1	.006	.082	.012	.076	5.281
Factor 2	-.048	.028	-.042	.021	.29
Factor 3	-.012	.064	-.006	.058	1.788
Factor 4	-.063	.013	-.056	.007	1.638
Factor 5	-.013	.063	-.007	.057	1.687
Factor 6	-.028	.047	-.022	.041	.242
Factor 7	-.025	.05	-.019	.044	.424
Factor 8	.011	.087	.018	.081	6.574
Factor 9	-.034	.042	-.028	.036	.04
Factor 10	-.066	.009	-.06	.003	2.194
Factor 11	-.045	.031	-.039	.024	.146
Factor 12	-.037	.039	-.031	.033	.004
Factor 13	-.029	.047	-.023	.041	.22

f) Rothirsch ohne Juni

Factor Analysis for R-Hpt.komp./Mult.Regr.: X1 ... X33

Proportionate Variance Contributions

Summary Information

Factor Procedure	Principal Component Analysis
Extraction Rule	Roots greater than one
Transformation Method	Orthotran/Varimax
Number of Factors	15

Orthogonal Factor Scores: Columns 49 - 63

Orthogonal

Direct

Factor 1	.125
Factor 2	.108
Factor 3	.067
Factor 4	.062
Factor 5	.054
Factor 6	.069
Factor 7	.069
Factor 8	.059
Factor 9	.066
Factor 10	.054
Factor 11	.065
Factor 12	.06
Factor 13	.051
Factor 14	.045
Factor 15	.048

Orthogonal Transformation Solution-Varimax

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10	Factor 11	Factor 12	Factor 13	Factor 14	Factor 15
Kuh	.268	-.002	.084	.084	.027	-.381	.072	.139	.724	-.176	.134	-.015	-.142	-.119	.018
Schmalz...	-.121	-.029	-.118	.019	-.185	-.094	-.252	-.235	-.01	.657	-.256	-.042	.062	.228	.079
Spieser	.09	.038	.068	-.02	-.044	-.173	.061	.026	-.873	-.206	-.003	.006	-.117	.048	.112
Stier	-.356	-.011	-.056	-.128	.154	.738	.048	.001	-.021	-.063	.017	.043	.243	-.071	-.188
Nachbarn	.122	.078	.153	.031	.292	-.099	-.159	-.664	-.022	.027	.023	-.075	.021	.001	.153
R. hangpa...	.061	-.155	-.706	.054	.125	-.111	-.458	.136	.053	-.02	.062	.127	-.026	.083	-.012
R. bergwä...	.11	.055	.892	-.067	-.028	.014	-.15	-.026	.03	-.006	.03	-.028	.124	.021	-.074
R. talwärts	-.151	.194	-.066	-.219	-.038	-.029	.745	-.135	.018	-.002	-.07	-.027	-.134	-.067	.094
V. schluss	.002	-.912	-.089	.003	-.129	.085	.001	-.027	.001	-.069	.029	-.034	-.093	.067	-.028
V. homogen	.059	.185	.019	.267	.475	-.009	-.125	.207	.119	.471	-.17	-.019	-.156	-.106	.176
V. aggreg...	.014	.868	.059	-.153	-.092	-.047	.033	-.02	-.035	-.113	.047	.094	.163	-.023	-.036
L. typ1	-.226	-.446	.129	-.543	-.011	-.375	-.074	.029	-.09	.013	-.186	-.038	.101	-.271	.208
L. typ4	.007	-.203	-.064	.776	-.007	-.133	-.009	-.067	.008	-.05	-.088	-.055	.057	-.067	-.018
L. typ5	-.044	.008	.065	.027	-.018	-.028	-.106	.041	.075	.006	-.005	-.007	-.06	-.008	-.906
L. typ6	-.023	-.048	.17	-.005	-.007	-.062	.3	.087	.323	-.224	-.235	.142	-.063	.578	.09
L. typ7	-.302	.471	.102	.136	.052	-.065	.05	.185	-.25	.057	-.046	.463	-.331	-.061	.106
L. typ8	.228	.378	-.342	-.146	-.236	-.071	.07	-.489	.126	-.101	.218	-.172	.03	.021	.032
L. typ9	-.400E-4	-.051	-.087	-.054	.023	-.031	-.117	.002	-.222	.155	.1	-.074	.046	.714	-.025
L. typ10	.061	-.003	-.09	-.072	.85	.031	-.016	-.143	.029	-.052	.019	.012	.046	.037	-.016
L. typ11	.18	.198	-.042	-.064	.043	-.093	-.134	.615	.102	-.049	.175	-.174	.087	.069	.116
L. typ12	.069	-.06	.081	-.093	.042	-.051	.266	.057	.063	.684	.158	.045	-.045	-.023	-.085
L. typ13	.15	-.136	.146	-.659E-5	-.07	.831	-.017	.055	.007	-.075	-.02	-.02	-.131	-.035	.174
L. typ15	-.151	.185	.141	.063	.038	.013	-.022	.043	.001	-.039	.007	.024	.772	.035	.059
Beschatt...	-.069	.126	.041	-.002	-.086	.051	-.115	-.063	.012	-.563E-5	-.83	-.088	-.166	.024	.079
Besonnung	-.043	.292	.043	-.045	-.175	.068	-.2	-.024	.123	-.015	.716	-.108	-.246	.064	.147
LuftdruckA	-.02	-.021	-.004	-.215	-.15	.163	-.007	.356	-.091	.069	-.126	-.612	.082	-.07	-.091
LuftdruckM	-.213	.221	.006	.425	-.214	.026	-.042	.051	.191	.074	.104	.225	.372	-.203	.124
Temperat...	.775	.138	.111	-.069	-.034	-.168	-.088	.057	-.034	.008	.086	-.179	-.155	.021	.106
Bewölkung	.722	-.133	-.112	.25	.106	.066	.262	-.011	.003	.029	.029	.191	.128	-.106	.038
Tag mit R...	.157	-.161	.059	.278	-.015	.034	.67	.178	-.027	.089	.089	-.016	.112	.075	.047
Tag mit S...	.067	.092	-.11	-.155	-.083	.112	-.053	.087	-.026	.04	-.046	.788	.129	-.046	-.064
Tag mit R...	-.801	.191	-.089	.088	.006	-.085	-.049	.009	-.094	.005	.132	.032	-.006	-.061	.208
Lichtstd.	.837	.167	-.035	.022	.092	-.042	-.153	-.045	-.001	-.015	.098	.109	-.172	-.012	.129

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 15 X variables

Count	R	R-squared	Adj. R-squared	RMS Residual
160	.377	.142	.053	.283

Analysis of Variance Table

Source	DF	Sum Squares	Mean Square	F-test
REGRESSION	15	1.911	.127	1.593
RESIDUAL	144	11.518	.08	p = .0824
TOTAL	159	13.429		

Residual Information Table

SS(e(i)-e(i-1))	e ≥ 0	e < 0	DW test
22.976	84	76	1.995

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 15 X variables

Beta Coefficient Table

Variable	Coefficient	Std. Err.	Std. Coeff.	t-Value	Probability
INTERCEPT	1.37				
Factor-1	.023	.022	.079	1.025	.307
Factor-2	.046	.022	.16	2.072	.04
Factor-3	.051	.022	.176	2.285	.0238
Factor-4	-.025	.022	-.087	1.132	.2597
Factor-5	.008	.022	.026	.34	.7342
Factor-6	-.033	.022	-.113	1.465	.145
Factor-7	.033	.022	.115	1.49	.1383
Factor-8	-.02	.022	-.068	.887	.3767
Factor-9	.049	.022	.168	2.181	.0308
Factor-10	.008	.022	.026	.341	.7338
Factor-11	.017	.022	.057	.74	.4606
Factor-12	-.013	.022	-.046	.595	.5525
Factor-13	.006	.022	.021	.268	.789
Factor-14	.012	.022	.04	.52	.6038
Factor-15	.018	.022	.063	.814	.4171

Multiple Regression Y1:log(x) of R-Tritrate 15 X variables

Confidence Intervals and Partial F Table

Variable	95% Lower	95% Upper	90% Lower	90% Upper	Partial F
INTERCEPT					
Factor-1	-.021	.067	-.014	.06	1.051
Factor-2	.002	.091	.009	.084	4.294
Factor-3	.007	.096	.014	.088	5.221
Factor-4	-.07	.019	-.063	.012	1.281
Factor-5	-.037	.052	-.03	.045	.116
Factor-6	-.077	.011	-.07	.004	2.148
Factor-7	-.011	.078	-.004	.071	2.221
Factor-8	-.064	.024	-.057	.017	.786
Factor-9	.005	.093	.012	.086	4.755
Factor-10	-.037	.052	-.029	.045	.116
Factor-11	-.028	.061	-.021	.054	.547
Factor-12	-.058	.031	-.05	.024	.354
Factor-13	-.038	.05	-.031	.043	.072
Factor-14	-.033	.056	-.025	.049	.27
Factor-15	-.026	.063	-.019	.055	.662

10.4. Empfehlungen für weiterführende Forschungsarbeiten

Gestützt auf die Erfahrungen bei der vorliegenden Arbeit drängen sich meines Erachtens folgende weiterführende Forschungsarbeiten auf:

- Im Rahmen der Langzeitforschung und von hoher Priorität:
 - Aufnahme der *ganzjährigen* Verteilungsmuster und somit die Erfassung des vollständigen Raum-Zeit-Musters der drei Huftierarten in speziell ausgewählten Gebieten in einem *festen Jahresturnus* (zum Beispiel alle fünf Jahre); methodisch einwandfrei standardisiert sowie u. a. abgestimmt auf die Auswertung im Zusammenhang mit Erosionskartierungen. Diesbezüglich müsste auch dringend eine Methode entwickelt werden, damit das Raum-Zeit-Muster der Huftiere im Wald erfasst werden könnte.
 - Erosionskartierung anhand von Luftbildern (ähnlich wie in dieser Arbeit) im gleichen Jahresturnus, mit ebenfalls standardisierter und auf die Huftierverteilungsmuster abgestimmter Methodik.
 - Analyse der Huftiereinwirkung im Wald und Charakterisierung der Faktoren, welche die Dynamik des Waldes massgeblich bestimmen.
- Im Rahmen von Kurzzeit-Projekten und von geringerer Priorität:
 - Ueberprüfung der Ergebnisse dieser Arbeit in anderen Gebieten des Nationalparks.
 - Experimentelle Ueberprüfung der Tritteinwirkung der Huftiere auf die Vegetation ausgewählter Flächen; z. B. durch Simulation der Tritteinwirkung anhand einer nachgebildeten Huftierextremität oder durch Simulation mittels handaufgezogener Individuen der drei Huftierarten.

Zudem weist die vorliegende Arbeit auf die Wichtigkeit des interdisziplinären Forschungsansatzes hin. Ohne Einbezug von Aspekten der verschiedensten Fachrichtungen hätten beispielsweise die vielfältigen Landschaftsveränderungen kaum befriedigend erklärt werden können.

10.5. Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

- Abb. 1 Entwicklung der geschätzten Bestände von Steinbock, Gemse, Rothirsch und Reh im Schweizerischen Nationalpark von 1918-1989. (S. 3)
- Abb. 2 Schema der Wechselwirkungen (Pfeile) zwischen Huftieren, Vegetation, Boden und abiotischen Faktoren im Zusammenhang mit der Erosion. (S. 6)
- Abb. 3 Ortsbezeichnungen des Gebiets Trupchun und seine Lage innerhalb des Schweizerischen Nationalparks. (S. 11)
- Abb. 4 Foto und Kartenausschnitt des engeren Untersuchungsgebiets Müschauns. (S. 13)
- Abb. 5 Trittrate, zurückgelegte Distanz und mittlere Trittwerte in Abhängigkeit des Vegetationsschlusses. (S. 28, 29)
- Abb. 6a Verteilungsmuster der Huftiere insgesamt (oben) und des Steinbocks (unten), summiert von Juni-Oktober 1989. (S. 42)
- Abb. 6b Verteilungsmuster der Gemse (oben) und des Rothirschs (unten), summiert von Juni-Oktober 1989. (S. 43)
- Abb. 7 Entwicklung der geschätzten Bestände von Steinbock, Gemse und Rothirsch im Gebiet Trupchun von 1936-1989. (S. 44)
- Abb. 8 Veränderung des Vegetationsschlusses im Bereich der alpinen Rasen zwischen 1938 und 1989. (S. 46)
- Abb. 9 Entstehung von Erdflecken und Veränderung der Wildwechsel in der Zeit von 1938-1989. (S. 52)
- Abb. 10 Veränderung von Einzelbäumen, Baumgruppen und Legföhrengebüsch in der Zeit von 1938-1989 (dargestellt auf der Fotografie von 1938). (S. 56)
- Tab. 1 Anzahl der im Untersuchungsgebiet Müschauns von Juni-Oktober 1989 beobachteten Steinböcke, Gemen und Rothirsche, aufgeschlüsselt nach Alters- und Geschlechtsklassen. (S. 14)
- Tab. 2 Definition der Aktivitätsklassen. (S. 17)
- Tab. 3 Definition der bei den Focus-Tier-Aufnahmen protokollierten Verhaltensweisen. (S. 20)
- Tab. 4 Definition der abhängigen Variablen. (S. 21)
- Tab. 5 Auftretenshäufigkeiten von erosiven und düngenden Verhaltensweisen. (S. 25)
- Tab. 6 Auftretenshäufigkeit der Verhaltensweise Steinlösen in Abhängigkeit vom Vegetationsschluss. (S. 26)
- Tab. 7a Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate des Steinbocks massgeblich beeinflussen. (S. 31)
- Tab. 7b Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate der Gemse massgeblich beeinflussen. (S. 32)
- Tab. 7c Zusammenfassung der Faktoren, welche die Trittrate des Rothirschs massgeblich beeinflussen. (S. 33)
- Tab. 8 Durchschnittliche Anteile der Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen der drei Huftierarten an der Lichtzeit von Juni bis Oktober 1989. (S. 36)
- Tab. 9 Präferenzen bezüglich Vegetationsschluss, aufgeführt für die Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen sowie für alle Aktivitäten summiert. (S. 37)
- Tab. 10 Durchschnittliche Anteile der Aktivitäten Aesen, Lokomotion, Stehen und Liegen des Steinbocks an der Lichtzeit von Juni bis Oktober 1989 im Bereich der künstlichen Salzlecke, an der Wasserstelle und im übrigen Untersuchungsgebiet Müschauns. (S. 49)
- Tab. 11 Definition der Alters- und Geschlechtsklassen. (S. 71)
- Tab. 12 Definition der bei den Focus-Tier-Aufnahmen verwendeten unabhängigen Variablen. (S. 72)
- Tab. 13 Verzeichnis der verwendeten Luftbilder und Fotografien. (S. 73)
- Tab. 14 Vollständige Auswertung nach Präferenzen für Vegetationsschlussgrade. (S. 74, 75)