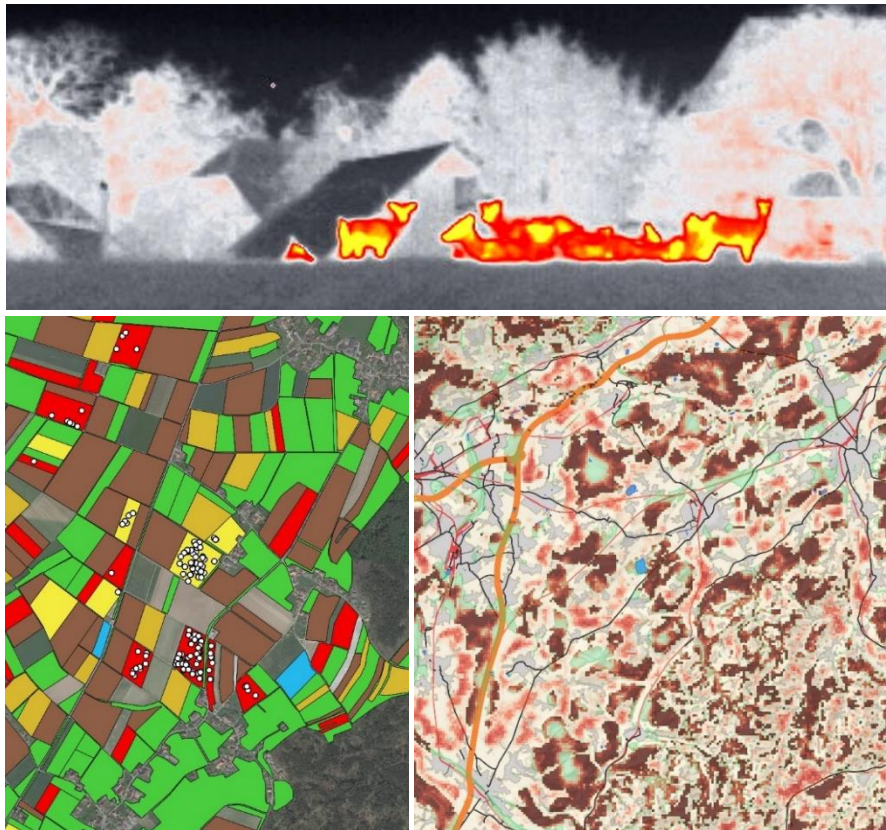


Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland

Schlussbericht

Erstellt im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt und des Kantons Solothurn



C. Willisch, N. Marreros, L. Schaufelberger & S. Pisano

Zentrum für Fisch- und Wildtiermedizin FIWI, Abteilung Wildtiere,
Vetsuisse-Fakultät, Universität Bern,
Länggassstrasse 122, Postfach, 3001 Bern

April 2019

Impressum

Titel	Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland. Schlussbericht.
Autoren	Christian Willisch Nelson Marreros Lara Schaufelberger Simone Pisano
Adresse	Zentrum für Fisch- und Wildtiermedizin FIWI, Abteilung Wildtiere, Vetsuisse-Fakultät, Universität Bern, Länggassstrasse 122, Postfach, 3001 Bern
Auftraggeber	Bundesamt für Umwelt BAFU und Amt für Wald, Jagd und Fischerei des Kantons Solothurn
Titelbilder	Wärmebildaufnahme eines Rothirsch-Rudels vor einem Bauernhof bei Zimmerberg (BE). Tageseinstände von Joba in der Umgebung Oberösch-Ersigen (BE). Rothirsch-Habitatmodell für das Berner und Solothurner Mittelland.
Copyright	© April 2019, FIWI

Dank

Die Untersuchung zur Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland wurde im Auftrag des Bundesamts für Umwelt BAFU und dem Amt für Wald, Jagd und Fischerei des Kantons Solothurn durchgeführt. Es lief in Ergänzung zum Projekt über den Austausch der Rothirsche zwischen dem Mittelland und den Voralpen im Auftrag des Jagdinspektorat des Kantons Bern. Wir möchten an dieser Stelle den Projektverantwortlichen vom BAFU und dem Kanton Solothurn, R. Schnidrig-Petrig, C. Winter, M. Tschan und M. Struch, sowie den Partnern des Kantons Bern, N. Blatter und C. Heeb, für die fortwährende Unterstützung, die gute Zusammenarbeit und die Finanzierung der Projekte danken.

Besonders danken wir all jenen Personen, welche uns bei der Feldarbeit, dem Aufspüren der Rothirsche und den Fängen in den vergangenen Jahren tatkräftig, teils bis tief in die Nacht hinein, unterstützt haben. Für die Organisation und Mithilfe bei den Arbeiten vor Ort bedanken wir uns bei den zuständigen Wildhütern des Kantons Bern U. Bärtschi, F. Dürig, J. Knutti, S. Quinche, P. Sommer, T. Schwarzenbach, P. Siegenthaler, Hansjörg von Allmen und R. Zbinden, wie auch M. Struch und M. Tschan vom Kanton Solothurn. Gedankt sei ebenso den freiwilligen Jagdaufsehern des Kantons Bern, vor allem Oskar Habegger, und den Rothirsch-Verantwortlichen und Jägern der Solothurner Jagdreviere für ihre Mithilfe.

Danken möchten wir ebenfalls unseren aktuellen und ehemaligen Arbeitskollegen, welche das Projekt insbesondere beim Einfang der Rothirsche unterstützten. Dies sind K. Bieri Willisch, A. Boldt, S. Hummel, G. Gelormini, I. Marti, F. Mavrot, R. Meier, M. Pewsner, M.-P. Ryser-Degiorgis und S. Signer.

A. Ryser vom KORA danken dafür, dass wir ihren «Gameboy» für den Einfang der Rothirsche ausleihen durften.

Auch danken wir den Behörden und den Jägern des Kantons Aargau für den Informationsaustausch zu den Rothirschen im Bereich Rothrist-Murgenthal und die Rücksendung des GPS-Halsbands.

Gedankt sei ebenso B. Magun und L. Mathys für ihre Unterstützung bei der Bereitstellung der GIS-Grundlagendaten.

Bedanken möchten wir uns letztlich auch bei jenen Personen, welche für den Einfang der Rothirsche in den Voralpen der Kantone Bern, Freiburg und Waadt, die hier als Vergleich dienten, verantwortlich waren. Darunter den Vertretern der kantonalen Jagdbehörden und insbesondere den zuständigen Wildhütern, welche ebenfalls unzählige Stunden für den Einfang der Rothirsche aufgebracht haben.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	1
1. Hintergrund der Studie	3
Ausbreitung der Rothirsche: Vom Berggebiet ins Mittelland	3
Erkenntnisse aus Berggebieten nicht direkt übertragbar auf das Mittelland	4
Konsequenzen eines angepassten Verhaltens	5
Ziel und Fragen	5
2. Habitatwahl beim Rothirsch – Was ist bekannt?	6
Grundlagen zur Habitatwahl	6
Habitatwahl beim Rothirsch	6
Aktuelle Studie zur Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland	7
3. Methode	7
Untersuchungsgebiete	7
Lokalisationen GPS-besonderter Rothirsche	8
Habitatwahl in Abhängigkeit von der Tageszeit und Jahreszeit	12
Landwirtschaftliches Kulturland	12
Habitatvariablen	12
Statistische Analysen	14
Bildung eines Habitatmodells	15
4. Resultate	15
Habitatwahl mittels Selection Ratio Analyse	15
Habitatwahl mittels K-Select Analyse	17
Bedeutung der Offenlandschaft im Mittelland	28
Änderungen der Habitatwahl abhängig von Region und Siedlungsdichte	31
Habitatmodelle für das Mittelland	34
5. Diskussion	37
Habitatwahl	37
Habitatmodelle	39
Fazit	39
6. Literatur	41
7. Anhang	43

Zusammenfassung

Der Rothirsch breitet sich in der Schweiz zunehmend aus den Berggebieten ins Flachland aus. So auch im Bereich des zentralen Schweizer Mittellands, wo sich in den vergangenen 10-15 Jahren mehrere lokale Rothirsch-Vorkommen gebildet haben. Die Frage stellt sich, wie der Rothirsch das schafft. Schliesslich hat man bis vor kurzem noch gedacht, dass diese Tiere in einer dicht-besiedelten, stark fragmentierten und intensiv vom Menschen genutzten Landschaft keine geeigneten Lebensräume vorfinden, die ihnen einen dauerhaften Aufenthalt erlauben könnten. Um das Auftreten und Verhalten der Rothirsche im Schweizer Mittelland besser zu verstehen, sollten weiterführende Grundlagen zu ihrem Raumnutzungsverhalten geschaffen werden.

In der vorliegenden Untersuchung wurde daher die Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland eingehender untersucht. Dazu wurden GPS-Lokalisationen von 7 Rothirschen im Mittelland herangezogen und statistisch ausgewertet. Um Unterschiede im Verhalten zu Rothirschen in Berggebieten zu erkennen, wurden vergleichbare Analysen für 8 weitere Rothirsche aus den westlichen Schweizer Voralpen durchgeführt. Schliesslich wurde basierend auf diesen Erkenntnissen die Eignung des Mittellands als Lebensraum für den Rothirsch modelliert.

Die Auswertungen hinsichtlich der Habitatwahl ergab, dass sich die Rothirsche im Mittelland teils in wesentlichen Aspekten von jenen der Voralpen-Rothirsche unterschied. Zwar bevorzugten Rothirsche tagsüber generell Standorte im Wald als Einstand, und sie mieden jene im Offenland, die Habitatwahl-Analysen zeigten jedoch auf, dass dies zumindest während des Sommers und Herbstes nicht für alle Tier galt. Demnach gab es im Mittelland Rothirsche, welche den Wald tagsüber nicht mehr als Rückzugsort aufsuchten. Stattdessen versteckten sie sich zu dieser Tageszeit in hochwüchsigen landwirtschaftlichen Kulturen, wie dem Raps und dem Mais. Hinzu kam, dass die Rothirsche im Mittelland den Menschen generell kaum noch grossräumig auswichen, wie sie dies in den Bergen normalerweise tun. So konnten sie sich während des Tages durchaus in unmittelbarer Nähe zu Siedlungen oder auch Wegen aufhalten. Alles in allem suchten die Rothirsche im Mittelland also nicht besonders abgelegene, schwer zugänglich Standorte auf, um den Tag dort zu verbringen, sondern sie nutzten offensichtlich vielmehr besonders geeignete Kleinstrukturen, die guten Sichtschutz boten. In der Nacht schliesslich nutzten sowohl die Mittelland- wie auch die Voralpen-Rothirsche zu einem grossen Teil auch das Offenland, um in diesem auf Nahrungssuche zu gehen. Grundsätzlich zeichneten sich bei allen Rothirschen saisonale Unterschiede ab, wobei v.a. bei den Mittelland-Rothirschen eine grosse Bandbreite an unterschiedlichem Verhalten erkennbar war. Gesamthaft gesehen, konnte eine grosse Vielfalt an individuellen Habitatwahl-Mustern aufgedeckt werden. Die Rothirsche im Mittelland haben ihr Verhalten hinsichtlich der Auswahl von Einständen gegenüber ihren Artgenossen in den Bergen teils vehement angepasst.

Nimmt man diese Erkenntnisse als Grundlage, so zeigt sich, dass entgegen den ursprünglichen Annahmen, geeigneter Lebensraum für Rothirsche in weiteren Teilen des Mittellands vorhanden ist. Besonders relevant diesbezüglich ist, dass tagsüber auf einmal nicht mehr nur bewaldete Gebiete als Rückzugsort in Frage kommen, sondern, sofern hochwüchsige Kulturpflanzen angebaut werden, auch offene Landwirtschaftsflächen. Zusammen mit der Feststellung, wonach Rothirsche Menschen im dicht-besiedelten Mittelland aus dem Weg gehen, indem sie bloss kleinräumig guten Sichtschutz suchen, eröffnet das dem Rothirsch in der Tat die Möglichkeit weite Gebiete im schweizerischen Mittelland für sich als Lebensraum zu erschliessen. Schliesslich nutzt der Rothirsch den natürlichen Lebensraum im Mittelland während der Nacht praktisch flächig.

Die vorliegende Studie zeigt also auf, dass geeignete Lebensräume für Rothirsche wohl in weiten Teil des schweizerischen Mittellands vorhanden sind. Es sind aber immer noch Fragen offen, die es zu klären gilt, will man die ökologischen Ansprüche der Rothirsche im Mittelland hinreichend verstehen. Weiterführende Arbeiten sind nötig, um diese Lücken zu schliessen.

1. Hintergrund der Studie

Ausbreitung der Rothirsche: Vom Berggebiet ins Mittelland

Der Rothirsch (*Cervus elaphus*) ist die grösste freilebende Wildhuftierart der Schweiz. Einst landesweit ausgerottet, breitete er sich seit seiner Rückkehr gegen Ende des 19. Jahrhunderts wieder allmählich im ganzen Land aus (Righetti 1995). Seine Hauptverbreitungsgebiete liegen aktuell in den Alpen und Voralpen und im südlichen Jura. Die Gründe, weshalb er v.a. in den Bergregionen der Schweiz zu finden ist, sind vielschichtig. Von Bedeutung ist sicherlich, dass die Wiederbesiedlung der Schweiz entlang der alpinen und voralpinen Bergketten erfolgte bzw. in diesen Regionen durch Aussetzungen initiiert/unterstützt wurde (Righetti & Huber 1983; Haller 2002; Signer et al. 2019). Zudem fand der Rothirsch in diesen Lebensräumen gleichzeitig ausgesprochen gute Rückzugsorte, die ihm das langfristige Überleben überhaupt erst ermöglichten. Dazu zählen die zahlreichen eidgenössischen und kantonalen Schutzgebiete, welche im 20. Jahrhundert in den Bergregionen zum Schutz der einheimischen Huftiere eingerichtet wurden (Haller 2002; Ruhlé & Juesy 2006). Im Gegenzug bremste vielerorts die anhaltende und intensive Bejagung die Ausbreitung der Rothirsche aber ebenso entscheidend ab. Wo der Rothirsch bereits beim Erscheinen der ersten Exemplare intensiv bejagt wurde, ging die Rückeroberung freier Lebensräume entsprechend schleppend voran. Das Bremsen oder gänzliche Verhindern einer fortschreitenden Ausbreitung des Rothirsches war schliesslich oftmals gerade das Ziel der konsequenten Bejagung (Ruhlé & Juesy 2006).

Damit, dass Rothirsche dereinst auch das schweizerische Mittelland besiedeln würden, hat lange Zeit kaum jemand gerechnet (Ruhlé & Juesy 2006; Odermatt & Rüegg 2010). Schliesslich erachtete man den dicht-besiedelten und von zahlreichen Verkehrsträgern durchzogenen Flachland-Bereich als eher ungeeignetes Habitat für Rothirsche (Righetti 1995). Dies nicht zuletzt auch deshalb, weil Rothirsche generell sehr empfindlich auf die Anwesenheit von Menschen reagieren (Sibbald et al. 2011; Thiel et al. 2018). So sind sie dafür bekannt, dass sie dem Menschen sowohl tageszeitlich, wie auch räumlich möglichst aus dem Weg gehen (Reimoser et al. 2015). Mehr noch als andere Huftiere, suchen Rothirsche in den Berggebieten tagsüber nämlich die relativ ruhigen und abgelegenen Stellen im Waldesinnern auf. Orte also, an denen die Gefahr auf Menschen zu treffen minimal ist (Willisch et al. 2015). Zumal solch abgeschiedene und schwer zugänglich Stellen im Flachland weitgehend fehlen, hat sich die Frage, ob sich Rothirsche je im Mittelland ansiedeln könnten, lange Zeit nicht gestellt.

Tatsache ist, dass bereits seit mehreren Jahren an verschiedenen Orten im Schweizer Mittelland Rothirsche anzutreffen sind. Aber nicht überall, wo Rothirsche auftreten, kann bereits von einem eigenständigen Rothirsch-Vorkommen gesprochen werden. Typischerweise sind es zunächst nämlich meist die männlichen Tiere, die auf der Suche nach neuem Lebensraum weit umherstreifen und so in neue Gebiete vordringen (Righetti & Huber 1983). Bis sich solche Tiere niederlassen, können Jahre vergehen. Schliesslich handelt es sich in der Anfangsphase einer Neubesiedlung sehr oft auch um Individuen, welche zwischen ihrer Ursprungspopulation und dem neuen Lebensraum hin und her wechseln. Weibliche Tiere erschliessen diese neuen Gebiete typischerweise erst in einer späteren Phase. Sind die Bedingungen aber gegeben, dann werden die Rothirsche vermehrt auch ganzjährig in der Region verbleiben, und sie werden sich dort auch fortpflanzen (Righetti & Huber 1983).

Eine Population mit Rothirschen, welche ganzjährig im Mittelland verbleiben und sich ebenfalls dort fortpflanzen, hat sich ab etwa 2004/05 im Grenzgebiet zwischen den Kantonen Bern und Solothurn etabliert. Stiere als erste Vorboten wurden aber schon Jahre davor festgestellt. Spätestens ab dem Winter 2009/10 hielten sich in der Region zwischen Kirchberg / Burgdorf (BE) und Härkingen (SO) alljährlich um die 15-20 Hirsche auf. Weibliche Tiere mit Jungtieren konnten in diesen Jahren um die

10 Stück festgestellt werden. Hinzu kamen jeweils um die 5-10 Stiere unterschiedlichen Alters. Ein Teil dieser Rothirsche steht zudem im aktiven Austausch mit den Ursprungseinständen in den Voralpen bzw. im Emmental (Willisch et al. 2019). Mehr oder weniger angrenzend an dieses Vorkommen, haben sich mittlerweile auch Rothirsche im benachbarten Kanton Aargau niedergelassen. Im Bereich zwischen Murgenthal und Rothrist hielten sich im Winter 2017/18 gemäss unseren Erkenntnissen zeitweilig um die 10-15 Tiere auf, wobei ein Teil davon im Verlauf des Jahres wiederum abwanderte (Willisch et al. 2019). Schliesslich hat sich in den vergangenen Jahren ebenfalls südwestlich von Kirchberg / Oberburg (BE) ein weiteres Rothirsch-Vorkommen etabliert. Diese Hirsche stossen bis in die Ebene bei Hindelbank/Lyssach vor, halten sich teilweise aber ebenso im unteren bis mittleren Emmental auf. Offenbar stehen diese Rothirsche über saisonal migrierende Individuen nach wie vor mit der Ursprungspopulation in den Voralpen weiter südlich Kontakt. Gesamthaft scheinen sich im Raum Kirchberg / Oberburg und südlich davon um 20 bis 25 Rothirsche aufzuhalten, darunter weibliche Tiere mit ihren Jungen, sowie Stiere unterschiedlichen Alters (Willisch et al. 2019).

Auch wenn speziell günstige Gegebenheiten dazu beigetragen haben, dass sich diese lokalen Rothirsch-Bestände an den jeweiligen Standorten ausgebildet haben, so ist bereits jetzt schon klar, dass sich vergleichbare Entwicklungen ebenso in anderen intensiv vom Menschen beanspruchten Landschaften abspielen werden. So zum Beispiel hat sich auch im Westen der Schweiz im Genfersee-Becken nahe der Stadt Genf ein ansehnliches Vorkommen von Rothirschen ausgebildet, während in der östlichen Zentralschweiz Rothirsche entlang der Albiskette bis auf die Höhe der Stadt Zürich vordringen (Signer et al. 2019). Die Ausbreitung der Rothirsche in die dicht besiedelten Regionen der Schweiz wird in den nächsten Jahren also weiter fortschreiten.

Erkenntnisse aus Berggebieten nicht direkt übertragbar auf das Mittelland

Eine erste exemplarische Studie zum Raumverhalten und zur Habitatnutzung der Rothirsche im Berner und Solothurner Mittelland hat ergeben, dass sich die dortigen Tiere offenbar nicht immer so verhalten, wie dies aufgrund der Erfahrungen aus den Berggebieten zu erwarten gewesen wäre (Willisch et al. 2015). Und dies in wesentlichen Punkten.

So dachte man beispielsweise, dass sich die Rothirsche gerade im Mittelland, wo Menschen praktisch allgegenwärtig sind, der Lebensraum gespickt ist mit Siedlungen, zerschnitten von Verkehrsträgern und Wegen, sowie praktisch flächendeckend land- und forstwirtschaftlich genutzt wird, in die entlegensten Winkel der Wälder zurückziehen würden, um Begegnungen mit dem Menschen zu entgehen. Der Lebensraum würde sich entsprechend auf wenige geeignete Wälder und Stellen im Wald reduzieren, wo der Rothirsch tagsüber Zuflucht finden könnte. Nicht gerechnet hat man damit, dass er durchaus auch relativ gut zugängliche Waldbereiche zum Überdauern des Tages nutzen könnte, geschweige denn Einstände, die sich in unmittelbarer Nähe von Siedlungen, Wald- und Feldwegen befinden. Aber gerade das wurde in dieser Studie festgestellt. Und mehr noch: So konnte ebenfalls nachgewiesen werden, dass ein Teil der Rothirsche im Mittelland während des Sommers und Herbstes gezielt Tageseinstände ausserhalb des Waldes aufsuchte und somit überhaupt nicht mehr an den Wald als Zufluchtsort gebunden war. Der Wald wurde in dieser Zeit zugunsten hochwüchsiger landwirtschaftlicher Kulturen gar gemieden. Schliesslich zeigten sich ebenfalls Unterschiede in den räumlichen Verschiebungen. So wiesen Rothirsche im Mittelland generell ein unsteteres Raumnutzungsverhalten auf als ihre Artgenossen in den Berggebieten, was sich in häufigeren und grossräumigeren Wechseln ihrer Tageseinstände und Nachtaustritte bemerkbar machte (Willisch et al. 2015).

Konsequenzen eines angepassten Verhaltens

Alles in allem scheinen die Rothirsche im Mittelland von ihrem bekannten Verhaltensmuster also deutlich abzuweichen. Dieses Abweichen von bisher Bekanntem widerspiegelt letzten Endes das vorhandene Potenzial der Rothirsche, sich durch Anpassung ihres Verhaltens in verschiedensten Lebensräumen zurechtzufinden (Willisch 2016a). Mit Blick auf eine fortschreitende Ausbreitung der Rothirsche eröffnet sich ihnen dadurch die Möglichkeit, inskünftig weite Bereiche des Mittellands zu besiedeln, von denen man lange Zeit gedacht hatte, dass sie eher ungeeignet sind für diese Huftierart (Ruhlé & Juesy 2006; Odermatt & Rüegg 2010). Für das Management heisst dies gleichzeitig aber auch, dass die Bedeutung und der Umgang mit Rothirschen in dicht vom Menschen besiedelten Gebieten überdacht werden muss.

Mit Blick auf die zentrale Frage, wo sich dereinst Rothirsche niederlassen können, müssen also solide Grundlagen zum Raumverhalten und insbesondere auch zur Habitatwahl geschaffen werden. Denn nur wenn man weiss, wie Rothirsche ihren Lebensraum nutzen und wie sich darin bewegen, lassen sich auch realistische Habitatmodelle für diese Lebensräume erstellen.

Ziel und Fragen

Die Ziele und Fragen des vorliegenden Projektes orientieren sich an den Bedürfnissen des Bundes und der Kantone mehr über die Ökologie und Verbreitung der Rothirsche im Mittelland zu erfahren.

Zumal für den Bund die Wiederbesiedlung freier Lebensräume durch den Rothirsch unbestritten ist (Baumann & Imesch 2010), stellt sich aus nationaler und auch kantonaler Sicht die Frage, wie eine künftige Verbreitung des Rothirsches im schweizerischen Mittelland dereinst einmal aussehen könnte. Schliesslich sind fundierte Grundlagen zum Raumverhalten und zur Habitatwahl von Rothirschen generell unerlässlich, um ein räumlich angepasstes, ziel-orientiertes Management dieser Huftierart zu ermöglichen (Baumann & Imesch 2010). Aus ökologischer Sicht spielt das Mittelland zudem eine zentrale Rolle, wenn es um die Vernetzung der Rothirsch-Vorkommen in den Voralpen/Alpen mit jenen des Juras geht (Willisch et al. 2019). Die vorliegende Studie hat zum Ziel entsprechende Grundlagen in Bezug auf die Habitatwahl der Rothirsche im Berner und Solothurner Mittelland zu liefern.

Konkret sollten durch die Arbeit folgende Projektfragen geklärt werden:

- Nach welchen Kriterien wählen Rothirsche ihr Habitat tagsüber, nachts und im Verlauf des Jahres im Mittelland aus? Was für Habitatwahl-Muster lassen sich erkennen?
- Wodurch unterscheiden sich die Rothirsche im Mittelland in ihrer Habitatwahl von Rothirschen in den südlich angrenzenden Gebieten und den Voralpen?
- Wie werden die verschiedenen Habitatstrukturen (z.B. Wälder, landwirtschaftliche Kulturen) von den Rothirschen genutzt?
- Wie geeignet ist der Lebensraum im Berner und Solothurner Mittelland basierend auf den neu erarbeiteten Grundlagen (Bildung eines Habitatmodells).

2. Habitatwahl beim Rothirsch – Was ist bekannt?

Grundlagen zur Habitatwahl

Lebensräume von Wildtieren sind heterogen. Die verschiedenen Strukturen und Ressourcen sind nicht gleichmässig im Raum vorhanden und verteilt. Wildtiere nutzen diejenigen Lebensraumstrukturen bevorzugt, welche ihren Bedürfnissen am besten entsprechen (Manly et al. 2002). Bei vielen terrestrischen Arten sind die räumlichen Bewegungen und die Nutzung der vorhandenen Habitate geprägt durch die Verfügbarkeit von Nahrung (Quantität und Qualität) und die Verfügbarkeit von Schutz gegenüber Feinden / Prädatoren und Umwelteinflüssen (Godvik et al. 2009).

Habitatwahl beim Rothirsch

Der Rothirsch wird heutzutage als Huftierart wahrgenommen, welche eine starke Bindung an den Wald aufweist (Haller 2002; Baumann et al. 2012). Aufgrund von Körperbau und Sozialverhalten ist jedoch davon auszugehen, dass er ursprünglich vor allem in offenen oder halb-offenen Landschaften im Übergangsbereich von Wald zu Grasland ansässig war (Haller 2002; Mattioli 2011). Studien zur aktuellen Situation belegen, dass Rothirsche in weiten Teilen ihres kontinental-europäischen Verbreitungsgebietes vor allem tagsüber bewaldete Gebiete bevorzugen. In der Nacht hingegen suchen sie offene Landschaften auf, die quantitativ und qualitativ hochwertige Nahrung bieten (Godvik et al. 2009; Zweifel-Schielly et al. 2009; Allen et al. 2014). Sofern die Bedingungen gegeben sind, können sie sich aber durchaus auch tagsüber ausserhalb des Waldes aufhalten. Wo geeignete Einstände vorhanden sind, besteht die Möglichkeit, dass sie im alpinen Gelände oberhalb der Baumgrenze überwintern (Haller 2002). Zudem sei erwähnt, dass Rothirsche ebenso baumlose Regionen besiedeln. Beleg hierfür sind die grossen Bestände an Rothirschen im schottischen Hochland (Pérez-Espona et al. 2008) und den vorgelagerten Inseln (Clutton-Brock et al. 1982).

In von Menschen genutzten Landschaften wird immer wieder die Störungsempfindlichkeit der Rothirsche gegenüber dem Mensch hervorgehoben (Haller 2002; Jayakody et al. 2008, 2011; Zweifel-Schielly et al. 2009; Baumann & Imesch 2010; Baumann et al. 2012). Sein Verhalten in diesen Regionen wird zu einem grossen Teil als Anpassung an die menschliche Nutzung des Lebensraums und die Jagd angesehen. Zum Ausdruck kommen diese Anpassungen beispielsweise in einer erhöhten Wachsamkeit (Jayakody et al. 2008) oder auch in der Verlagerung der Aktivität auf die Nachtstunden (Georgii 1981; Jeppesen 1987), wie auch im Ausweichen in ungestörte Einstände (Sibbald et al. 2011). Betont wird immer wieder die Bedeutung des Waldes als Rückzugsort für die Rothirsche während des Tages (Georgii 1980; Godvik et al. 2009; Baumann et al. 2012).

Wie also kann es sein, dass sich in einer stark fragmentierten und durch anthropogene Nutzung geprägten Landschaft wie dem Berner und Solothurner Mittelland ein lokales Vorkommen an Rothirschen ausbilden kann? Erste spannende Indizien, wie sich die Rothirsche in einer solchen Region zurechtfinden, wurden im Rahmen des Rothirsch-Mittelland Projektes 2011-15 erarbeitet (Willisch et al. 2015). Hierbei stellte man mit Überraschung fest, dass die Rothirsche dem Menschen offenbar überhaupt nicht so grossräumig aus dem Weg gehen, wie dies zunächst gedacht wurde. So zogen sich die Rothirsche nicht zwingend in entlegene Waldbereiche zurück, um den Tag dort zu überdauern. Im Gegenteil, sie konnten sich durchaus jeweils relativ nahe an Siedlungen, Strassen und Wegen aufhalten, sofern die Deckung offenbar gut war (Hummel et al. 2014; Willisch et al. 2015). Schliesslich stellte man im Rahmen dieser exemplarischen Untersuchung ebenfalls fest, dass es

Rothirsche gab, die sich tagsüber anstatt in Wäldern in hochwüchsigen landwirtschaftlichen Kulturf Flächen zurückzogen, wobei v.a. der Raps und später der Mais hierbei eine besondere Rolle spielen.

Aktuelle Studie zur Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland

In der vorliegenden Untersuchung wurden nun die bereits bestehenden Erkenntnisse zur Habitatwahl der Rothirsche im Berner und Solothurner Mittelland weiter ausgebaut. Dazu wurden die Daten von weiteren Rothirsch-Individuen herangezogen, welche sich im Bereich des Mittellands aufhielten und dort besendert werden konnten. Die Daten der Mittelland-Rothirsche wurden dann schliesslich mit Daten von Rothirschen aus den Voralpen und Alpen verglichen.

3. Methode

Untersuchungsgebiete

Das primäre Untersuchungsgebiet umfasste das zentrale Schweizer Mittellands zwischen Bern, Solothurn und Rothrist sowie den unmittelbar südlich angrenzenden Hügellgebieten des Emmentals bis hin zu den ersten Voralpenketten nördlich des Brienzer- und Thunersees. Als Vergleichsregionen dienten Gebiete in den östlichen und westlichen Berner Voralpen/Alpen, als auch solche in den Kantonen Freiburg und Waadt (Abb. 1).

Gegenüber den anderen Regionen zeichnet sich das Mittelland durch eine besonders hohe Siedlungsdichte aus. Zwischen den städtischen Siedlungszentren kommen in den ländlichen Regionen zahllose kleinere bis mittelgrosse Dörfer zu liegen. In deren Umgebung dominieren landwirtschaftlich intensiv genutzte Flächen das Landschaftsbild, wobei der Ackerbau gebietsweise vorherrschend ist. Dazwischen finden sich mehr oder weniger grosse, isolierte Waldgebiete, welche generell stark forstwirtschaftlich genutzt werden. Die Landschaft ist zudem stark durch Verkehrsträger wie Strassen und Bahnlinien zerschnitten (Hummel et al. 2014). Von besonderer Bedeutung ist die Autobahn A1, welche das Untersuchungsgebiet von Süden nach Norden über die gesamte Länge durchzieht bzw. seitlich begrenzt. Die ländlichen Teile des Mittellands sind schliesslich von zahlreichen, zumeist befahrbaren Feld- und Waldwegen durchzogen. Insgesamt führen Siedlungen und Verkehrsträger dazu, dass der Lebensraum im Mittelland besonders stark mosaikartig fragmentiert ist. Praktisch sämtliche Orte im Mittelland sind gut erschlossen und weisen eine intensive land- und forstwirtschaftliche Nutzung auf. Der natürliche Lebensraum wird von den Menschen zudem in hohem Mass auch als Naherholungsgebiet genutzt, wie auch zur Ausübung verschiedenster Freizeitaktivitäten und im Herbst zur Jagd.

Die dem Mittelland südlich vorgelagerten Hügellgebiete des Emmentals bis hin zu den ersten Bergketten nördlich des Brienzer- und Thunersees sind durch ausgedehnte Weide- und Waldgebiete geprägt. Die Tallagen und die flacheren Gebiete sind in der Regel unbewaldet, während Wälder vielfach die Talflanken und steilen Abhänge säumen. Die land- und forstwirtschaftliche Nutzung des natürlichen Lebensraums ist auch in dieser Region als intensiv zu bezeichnen. Neben den Dörfern mit einer jeweils zusammenhängenden Siedlungsfläche, sind die Hügellgebiete des Emmentals gespickt mit einer Vielzahl kleiner Höfe und umliegendem Weideland. Entsprechend gut ausgebaut ist auch in diesem Abschnitt noch das Verkehrsnetz. Neben wichtigen Verbindungsstrassen in den Tälern,

durchziehen unzählige Zubringerstrassen praktisch das gesamte Hügelland des Emmentals. Nur gerade in der eigentlichen Napfregion und den höher gelegenen Gebieten der südlichsten Bergketten ist die Zugänglichkeit nicht überall und in jeder Jahreszeit gegeben. Diese Gebiete sind sehr häufig aber durch ein gutes Wanderwegnetz erschlossen. Die natürlichen Lebensräume werden ebenfalls im Emmental zur Ausübung verschiedenster Freizeitaktivitäten und der Jagd genutzt.

Die Vergleichsgebiete in den Voralpen zeichnen sich rein topographisch durch besonders grosse Höhenunterschiede aus. Das Landschaftsbild wird durch die grossen Gebirgszüge und die dazugehörigen Talschaften geprägt. Wälder säumen die steilen Talflanken. Vielerorts haben sie Schutzfunktion vor Naturgefahren, wie Lawinen (Ruhlé & Juesy 2006). Die Siedlungsdichte in den Berggebieten ist generell viel geringer als im Mittelland oder dem Emmental. Die Dörfer befinden sich zumeist in den Tälern oder besonders geeigneten Lagen mit geringer Steigung und guter Exposition. Auch sind permanent bewohnte Gehöfte ausserhalb der Dörfer seltener. Andererseits wird in diesen Regionen in höheren Lagen Alpwirtschaft betrieben. Diese Alpen sind dann zumindest im Sommerhalbjahr zeitweise bewohnt. Die weitaus wichtigste landwirtschaftliche Nutzungsform ist die Weidewirtschaft. Die Forstwirtschaft ist vielerorts auf den Erhalt der Schutzfunktion der Gebirgswälder ausgerichtet. Das Verkehrsnetz in den Berggebieten ist viel weniger dicht als im Mittelland und im Emmental, wenn gleich auch viele Berghänge mit Alp- und Forststrassen erschlossen sind. Je nach Region verfügen die Berggebiete aber über besonders weitläufige Wanderwegnetze. Regional gibt es grosse Unterschiede in der Nutzung der natürlichen Lebensräume durch den Menschen. Die Ausübung von Freizeitaktivitäten kann demnach in touristisch gut erschlossenen Gebieten sehr intensiv sein, während sie andernorts aufgrund der Unzugänglichkeit praktisch ausgeschlossen werden kann. Im Gegensatz zum Mittelland und Emmental beherbergt das Voralpengebiet noch grössere ungestörte Lebensräume, welche wenn überhaupt nur selten von Menschen begangen werden. Neben den Freizeitaktivitäten spielt die Jagd auch in den Bergen im Herbst eine bedeutende Rolle.

Lokalisationen GPS-besonderter Rothirsche

Datengrundlage für die vorliegende Untersuchung bildeten die GPS-Lokalisationen von 15 Rothirschen. 7 dieser Rothirsche wurden zwischen 2011 und 2017 im Mittelland-Bereich sowie dem südlich angrenzenden Emmental gefangen, die übrigen 8 in den nordwestlichen Schweizer Voralpen in den Jahren 2009 bis 2013.

Der Einfang sämtlicher Rothirsche erfolgte mittels Distanzimmobilisation. Dazu wurden sie im Winter/Frühjahr mit künstlichen Futterquellen (wie Futterrüben, Heu) an für den Einfang geeignete Orte gelockt. Weil die Rothirsche im Rahmen verschiedener Projekte eingefangen wurden, kamen verschiedene Methoden und Materialien zum Einsatz. Generell wurden aber alle Tiere aus kurzer Distanz beschossen. Zur Anwendung kamen entweder Kaltgas-Narkosegewehre als auch das MICS (Ryser et al. 2005). Die verwendeten Narkosemittel variierten ebenfalls. Eingesetzt wurden folgende Substanzen: Xylazin-Zoletil, Xylazin-Ketamin und Equisedan-Zoletil. Details zum Einfang können verschiedenen Berichten entnommen werden (Willisch et al. 2011a, b, 2013, Willisch 2016b, 2017).

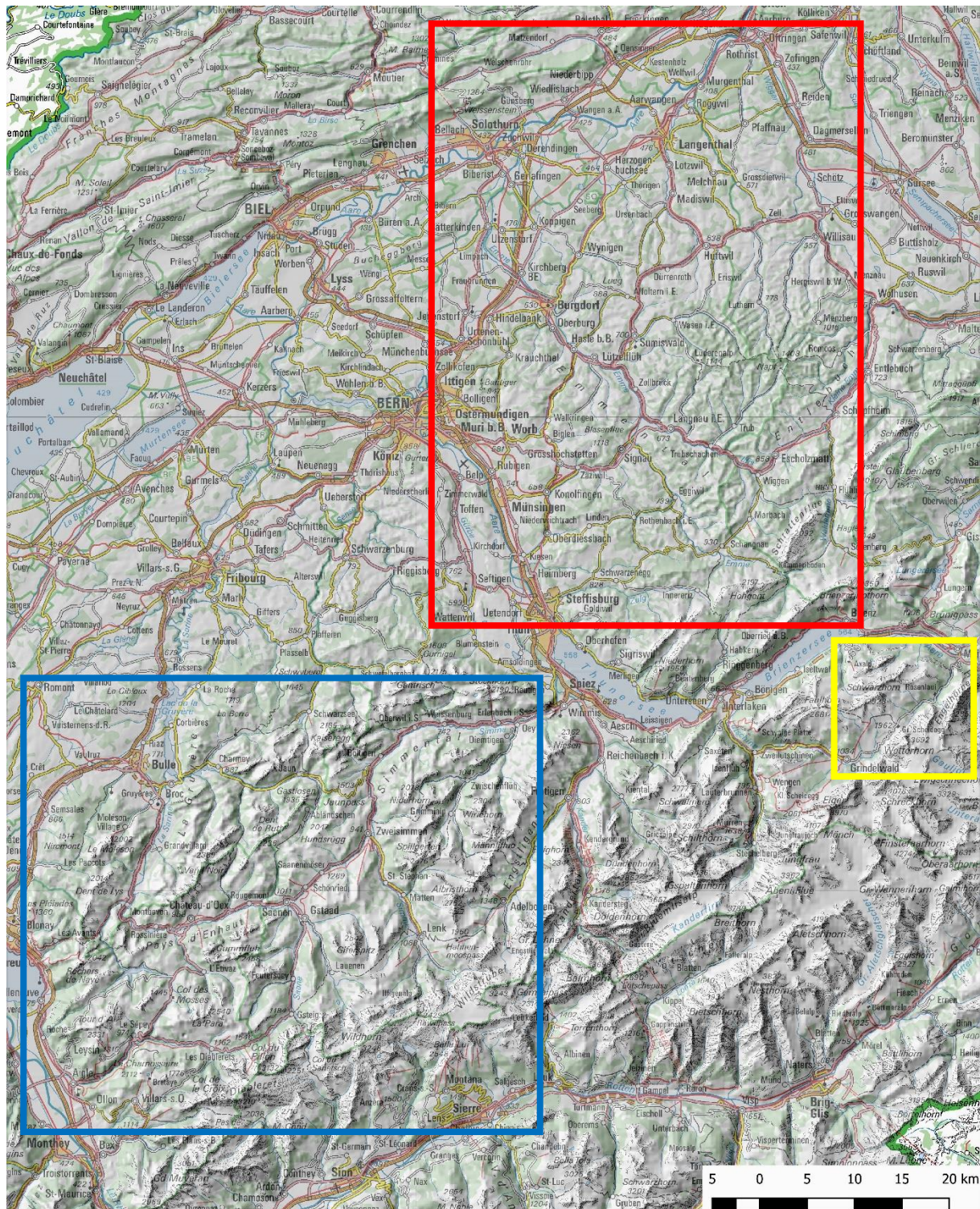


Abb. 1. Die Karte zeigt die Lage der Lebensräume der Rothirsche, deren Positionsdaten für die vorliegende Untersuchung verwendet wurden. Das prioritäre Untersuchungsgebiet, mit 7 Rothirschen, welche sich zumindest zeitweise im Mittelland aufhielten, erstreckt sich vom Flachland-Bereich der Kantone Bern, Solothurn und Aargau bis hin zu den ersten Gebirgszügen nördlich des Briener- und Thunersees im Kanton Bern (rot). Die Vergleichsdaten stammen von 8 Rothirschen, welche in den nordwestlichen Schweizer Voralpen lebten. Davon hielten sich 7 Hirsche im Grenzgebiet der Kantone Bern, Freiburg und Waad (blau) auf, während 1 weiteres Tier seinen Lebensraum im östlichen Berner Oberland hatte (gelb). (Kartengrundlage © Swisstopo)

Alle Rothirsche wurden mit GPS-Halsbändern der Firma Vectronic ausgerüstet (Typen: *GPS Pro light-3* und *GPS Pro light-4*, *Vertex Plus*). Ein Überblick über den Zeitraum und die Menge der erhobenen Daten, sowie Informationen zur Genauigkeit der GPS-Lokalisationen ist für jeden Rothirsch in der Tabelle 1 zusammengestellt. Prinzipiell wurden für jedes Individuum sämtliche GPS-Lokalisationen unabhängig ihrer Genauigkeit für die Analysen verwendet, wobei durch ein vorgängiges Daten-Screening offensichtlich fehlerhafte Lokalisationen zuvor bereits eliminiert worden waren (Stache et al. 2012). Mit zunehmenden DOP (englisch: *dilution of precision*) schwindet die Genauigkeit. Der mittlere DOP der verwendeten Lokalisationen liegt für alle Tiere zwischen 3.0 und 5.5. Der maximale DOP bei welchem noch Koordinaten errechnet wurden beträgt 25.0. Gemäss dem Hersteller Vectronic liegt die Präzision bei einem DOP-Wert <10 unter 5 m. Je nach Tier trifft dies auf 89.4 % (Scotch) bis 99.7 % (Sipe) der Lokalisationen pro Individuum zu. In einer Evaluationsstudie zur Präzision von GPS-Halsbändern desselben Herstellers zeigten (Stache et al. 2012), dass die mittlere Abweichung der erhaltenen Lokalisationen vom tatsächlichen Standort in bewaldeten Habitaten bei rund 16 ± 26 m liegen dürfte. Im Offenland wird sie deutlich tiefer sein. Angesichts der generell hohen Mobilität von Rothirschen und der bestehenden Fragestellungen kann davon ausgegangen werden, dass die Genauigkeit der ermittelten Lokalisationsdaten im Rahmen dieser Studie gesamthaft hinreichend genau ist.

Tab.1: Informationen zu den GPS-Lokalisationen der 15 Rothirsche nach Region gegliedert (ML: Mittelland, VA: Voralpen). Angegeben sind Zeitraum, Laufdauer (in Tagen) und Anzahl der verwendeten GPS-Lokalisationen, sowie Angaben zu deren mittleren Präzision (DOP) in Abhängigkeit der Tagesperiode (Tag vs. Nacht) und zusammengefasst für den gesamten Datensatz (Gesamt).

Individuen	Geschlecht	Region	Start	Ende	Dauer	Anzahl Positionen			DOP			Anteil DOP < 10
						Tag	Nacht	Gesamt	Tag	Nacht	Gesamt	
Ardy	M	ML	27.02.2011	24.10.2011	239	4005	4840	8845	4.1 ± 2.2	3.9 ± 2.1	4.0 ± 2.2	98.6%
Bajo	M	ML	07.03.2016	03.04.2017	392	5746	9132	14878	3.2 ± 1.5	3.0 ± 1.6	3.1 ± 1.5	99.6%
Joba	F	ML	14.03.2016	27.08.2018	896	9579	14911	24490	3.0 ± 1.5	2.9 ± 1.6	3.0 ± 1.5	99.6%
Kaja	F	ML	05.02.2017	26.08.2018	567	6205	10092	16297	3.8 ± 1.8	3.6 ± 1.6	3.7 ± 1.6	99.6%
Sipe	M	ML	03.03.2017	29.08.2018	544	7733	11559	19292	3.7 ± 1.6	3.3 ± 1.5	3.4 ± 1.5	99.7%
Wika	F	ML	08.03.2013	12.10.2014	583	6445	9798	16243	4.0 ± 2.2	3.5 ± 1.9	3.7 ± 2.1	98.8%
Yano	M	ML	20.02.2013	08.07.2013	138	2473	2790	5263	4.0 ± 2.7	3.8 ± 2.3	3.9 ± 2.5	97.4%
Hota	F	VA	14.03.2011	06.09.2012	542	4725	7789	12514	4.9 ± 3.0	4.6 ± 2.7	4.7 ± 2.8	95.9%
Kata	F	VA	04.03.2009	22.01.2012	1054	6782	11979	18761	5.4 ± 3.5	4.8 ± 3.0	5.0 ± 3.2	93.7%
Lola	F	VA	24.02.2010	06.02.2013	1078	8544	15725	24269	4.5 ± 2.5	4.1 ± 2.3	4.2 ± 2.4	97.7%
Luna	F	VA	16.03.2011	20.11.2012	615	5197	8766	13963	4.9 ± 2.8	4.6 ± 2.6	4.7 ± 2.7	96.2%
Regina	F	VA	28.02.2013	01.05.2014	427	3008	4785	7793	4.9 ± 3.1	4.3 ± 2.5	4.5 ± 2.8	96.3%
Rowa	F	VA	16.03.2010	02.03.2013	1082	8566	15788	24354	4.4 ± 2.5	3.8 ± 2.0	4.0 ± 2.2	98.3%
Scotch	M	VA	19.08.2009	10.03.2010	203	713	967	1680	5.7 ± 4.1	5.4 ± 3.8	5.5 ± 3.9	89.4%
Zaja	F	VA	19.02.2010	17.09.2011	575	4991	8413	13404	4.9 ± 2.9	4.2 ± 2.3	4.4 ± 2.6	96.9%
MW					596	5647	9156	14803	4.4	4.0	4.1	97.2%
± SD					± 309	± 2457	± 4497	± 6921	± 0.8	± 0.7	± 0.7	± 2.8%

Habitatwahl in Abhängigkeit von der Tageszeit und Jahreszeit

Die Daten der Rothirsche wurden für die Analysen in ein Tag- und ein Nacht-Datenset aufgesplittet, um tageszeitliche Muster in der Habitatwahl aufzudecken. Für die Zuordnung der Daten zum Tag- respektive Nacht-Datenset wurde der Zeitpunkt des Sonnenaufgangs respektive -untergangs berücksichtigt. Zur Berechnung dieser Zeiten wurde als Referenzstandort die Stadt Bern genommen.

Um jahreszeitliche Unterschiede in der Habitatwahl sichtbar zu machen, wurden die Analysen des Weiteren für jede Jahreszeit einzeln berechnet.

Landwirtschaftliches Kulturland

Die Bedeutung des landwirtschaftlichen Kulturlandes, welches im Mittelland einen Grossteil an den Offenlandflächen ausmacht, wurde für die Regionen Kirchberg-Koppigen und Wangen a. A. - Kestenholz exemplarisch anhand der Aufenthaltsorte der drei GPS-besenderten Tiere Wika, Joba und Bajo evaluiert. Zum einen wurde die Nutzung der Tageseinstände auf den Feldern und im Wald genauer betrachtet. Hierbei interessierte insbesondere, inwiefern die hochwüchsigen Kulturpflanzen als alternative Rückzugsorte gegenüber dem Wald genutzt werden. Zum anderen wurde aber ebenso untersucht, auf welchen Feldern sich die Rothirsche während der Nacht aufhielten.

Habitatvariablen

Zur Evaluation der Habitatwahl wurden verschiedene räumliche Grundlagen herangezogen. Für die grossflächigen Analysen, in denen die Habitatwahl von Rothirschen im Mittelland gegenüber jenen in den Voralpen untersucht werden, berücksichtigten wir diverse vorhandene Geodatenätze (u.a. dhm25, swissTLM, STATPOP). Diese Daten wurden schliesslich weiterverarbeitet, um an die für uns wesentlichen Parameter zu gelangen. Die nachfolgende Zusammenstellung gibt einen Überblick zu diesen Daten:

- Höhe (m ü M.) und Hangneigung (in Grad),
- Bodenbedeckung (Wald, Offenland, Fels/Lockergestein, Gewässer),
- Abstand zum nächsten Waldrand (positive Werte: Abstand ausserhalb des Waldes; negative Werte: Abstand gegen das Waldinnere)
- Abstand zur nächsten Siedlung,
- Abstand zum nächsten Verkehrsträger (Bahn, fahrbare Strasse),
- Abstand zu Wegen,
- Siedlungsdichte (Siedlungsfläche im Umkreis von 1 km²),
- Verkehrsträgerdichte (Länge der Verkehrsträger im Umkreis von 1 km²),
- Unzugänglichkeit während des Tages, als Mass für Störungswahrscheinlichkeit am Tag (tiefe Werte: leichte Zugänglichkeit und hohe Störungswahrscheinlichkeit, hohe Werte: erschwerte Zugänglichkeit und tiefe Störungswahrscheinlichkeit) und je nach Saison (Sommerhalbjahr: für Frühjahr und Sommer, Winterhalbjahr: für Herbst und Winter).
- Unzugänglichkeit während der Nacht, als Mass für Störungswahrscheinlichkeit in der Nacht und je nach Saison (Sommerhalbjahr: für Frühjahr und Sommer, Winterhalbjahr: für Herbst und Winter).

Für die Analysen sind sämtliche Kartenrundlagen als Rasterdaten (Pixelgrösse 100m x 100m) aufgearbeitet worden (Abb. 2).

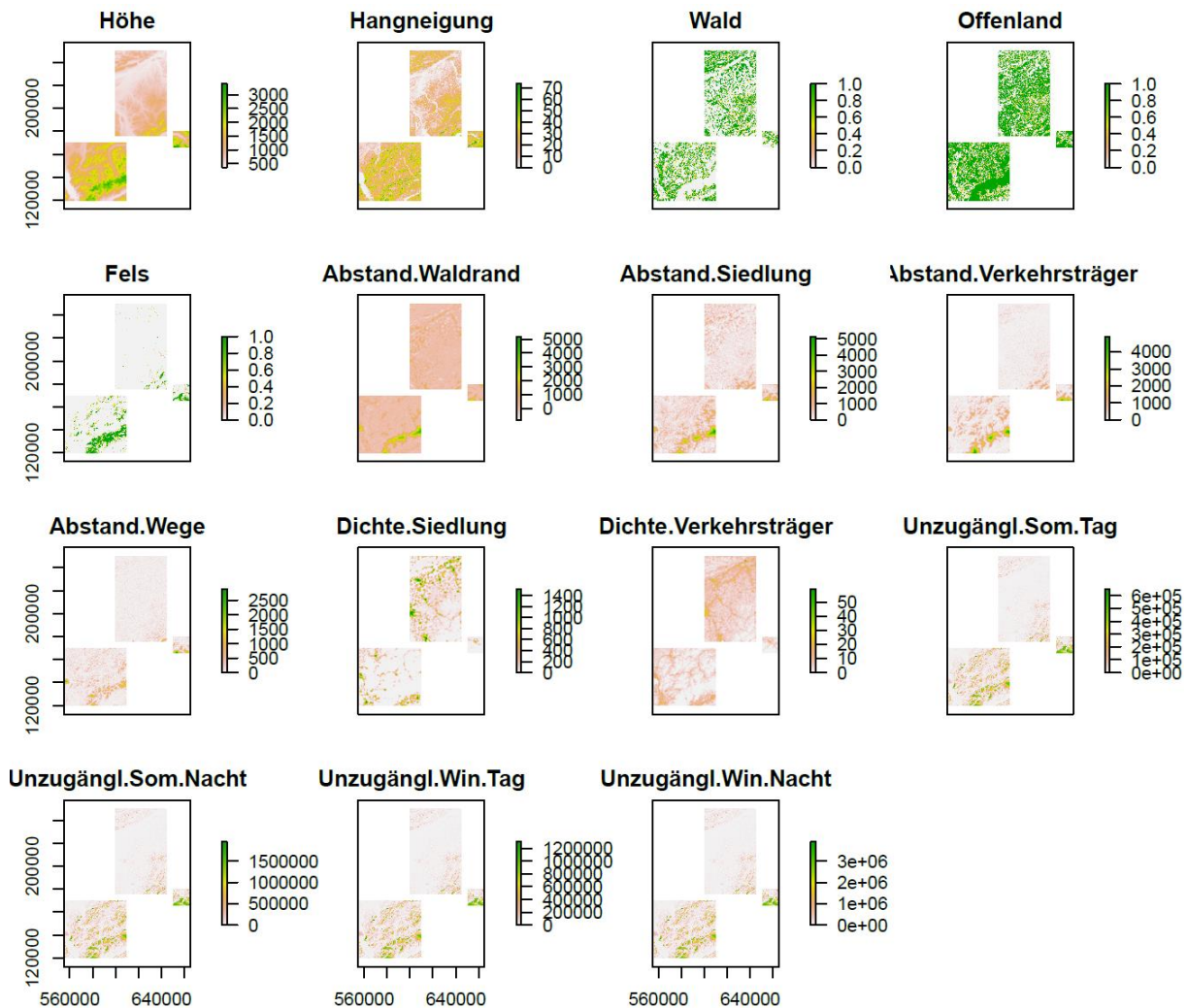


Abb. 2. Kartographische Darstellung der verwendeten Habitatvariablen.

Um die Nutzung des offenen Kulturlands in den beiden Mittelland-Regionen, Kirchberg-Koppigen und Wangen a. A.-Kestenholz für den Tag und die Nacht anhand der drei Individuen Wika, Joba und Bajo etwas genauer zu untersuchen, wurden zusätzliche Erhebungen im Feld durchgeführt. Im Sommer 2013 und 2014, als die GPS-Lokalisationen von Wika vorlagen, sind hierzu in der Region Kirchberg-Koppigen alle Raps-, Mais- und Sonnenblumenfelder kartiert worden. In den Sommern 2016 und 2017 wurden schliesslich auch in den Aufenthaltsgebieten von Joba und Bajo entsprechende Feldaufnahmen gemacht (Abb. A1-A3 im Anhang). Hierbei wurden nach Möglichkeit alle Offenlandflächen erhoben. Neben den drei genannten Kulturpflanzen Raps, Mais und Sonnenblumen sind ebenfalls weitere Feldfrüchte oder anderweitige Vegetationsflächen registriert worden. Die Erhebungen erfolgten möglichst detailliert. Es wurden die folgenden Kategorien unterschieden: Gras, Weide (eingezäunt), Buntbrache, Acker brach, Acker angesät, Mais, Raps, Sonnenblume, Getreide, Hafer, Kartoffel, Rüben, Bohnen, Erbsen, Karotten, Lauch, Zwiebeln, Gemüse allgemein, Himbeere, Kräuter, anderes. Im Rahmen dieser umfangreichen Erhebungen der Jahre 2016 und 2017 wurden 1885 respektive 874 Offenlandflächen bestimmt. Für die Analysen wurden die erhobenen Offenlandtypen teilweise zusammengefasst.

Statistische Analysen

Für die Habitatwahl-Analysen wurden verschiedene Methoden verwendet. Alle entsprachen einem Typ-III Design (Manly et al. 2002). So wurde die Wahl eines Habitats demnach in Abhängigkeit der Verfügbarkeit an Habitaten für jedes Individuum separat betrachtet. Zur räumlichen Eingrenzung wurden für jedes Individuum ihre jahreszeitlichen Minimum-Konvex-Polygone herangezogen. Innerhalb dieser wurde die Wahl der verschiedenen Habitate mit deren Verfügbarkeit verglichen.

Die Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen wurde in einem ersten Schritt mittels Selection Ratio Methode (Manly et al. 2002; Walter & Fischer 2016) analysiert. Hierbei wurde ausschliesslich die Bodenbedeckung berücksichtigt. Dabei wurde verglichen, wie gross der Flächenanteil eines bestimmten Bodenbedeckungstyps innerhalb eines Rothirsch-Lebensraums war und wie dieser von diesem Individuum verhältnismässig genutzt wurde. Die Resultate dieser Analysen wurden vergleichend für die Rothirsche im Mittelland und jenen in den Voralpen zusammengestellt.

In einem weiteren Schritt erfolgte dann die Habitatwahl der Rothirsche mittels der K-Select-Methode (Calenge et al. 2005). Diese Methode basiert auf dem Konzept der ökologischen Nische. Im Grundsatz entspricht sie einer Hauptkomponenten-Analyse. Sie fokussiert auf die Unterschiede zwischen verfügbaren und genutzten Habitaten – der Marginalität. Die Methode hatte für uns verschiedene Vorteile. Erstens konnte eine Vielzahl verschiedenster Habitatfaktoren gleichzeitig in das Modell integriert werden. Dies ist bei anderen Methoden (z.B. selection ratio analysis Manly et al. 2002), compositional analysis: Aebischer et al. 1993) oftmals nicht möglich. Zweitens basierte die Habitatanalyse auf Ebene der Individuen. Das heisst, dass Berechnungen nicht bloss auf der Gesamtheit der Individuen erfolgten und einen Durchschnittswert angaben, sondern, dass diese Werte für jedes Tier separat ermittelt und dargestellt werden konnten. Das war von Bedeutung, da hierdurch die Eigenheiten einzelner Tiere in ihrer Habitatwahl aufgezeigt werden konnten (Calenge et al. 2005). Im vorliegenden Fall gab uns diese Methode also Aufschluss darüber, wo Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen den Rothirschen im Mittelland und denjenigen in den Voralpen bestanden. Für jedes Datenset wurde schliesslich ein sogenannter Randomisationstest ($n = 10'000$) durchgeführt. Dieser wurde verwendet, um zu prüfen, inwiefern der erste Eigenwert der Analyse von einer rein zufälligen Habitatwahl abwich. Fällt er signifikant aus, so heisst das, dass es zumindest eine Gruppe mehrerer Individuen gab, die alle eine Ähnlichkeit in Bezug auf ihre Habitatwahl hatten (Calenge et al. 2005).

Schliesslich erfolgte eine deskriptive Evaluation der Nutzung der Offenlandschaft dreier ausgewählter Rothirsche im Mittelland. Konkret wurde die Nutzung landwirtschaftlicher Felder als Tageseinstände gegenüber bewaldeten Standorten näher betrachtet, als auch der nächtliche Aufenthalt der Rothirsche in den verschiedenen Landwirtschaftsflächen untersucht.

Zuletzt wurden die Lokalisationsdaten der Rothirsche mittels logistischer Regression untersucht (Manly et al. 2002; Walter & Fischer 2016). Dabei wurde abgeklärt, inwiefern die Wahl der Aufenthaltsorte von Rothirschen unter Berücksichtigung der vorhandenen Wege, Strassen und Siedlungen sich zwischen den Lebensräumen (Mittelland vs. Voralpen) als auch in Bezug auf die Siedlungsdichte änderte. Es sollte dabei gezielt der Frage nachgegangen werden, ob sich Rothirsche im Mittelland oder generell in Regionen mit hoher Siedlungsdichte anders verhalten als jene in den Voralpen oder in Gebieten mit geringer Siedlungsdichte. Dabei waren verschiedene Szenarien denkbar. Erstens, die Rothirsche wählten ihre Aufenthaltsorte überall gleich aus. Somit sollte man keine Unterschiede in Bezug auf die Region oder Siedlungsdichte sehen. Zweitens, die Rothirsche wurden mit steigender Präsenz des Menschen zunehmend vorsichtig und nutzten unter diesen

Bedingungen vermehrt Einstände die noch weiter weg waren von Wegen, Strassen oder Siedlungen. Oder drittens, die Rothirsche machten quasi einen Verhaltensswitch und zeigten im Mittelland bzw. in Regionen mit höherer Siedlungsdichte eine verminderte Präferenz für entlegene und vermeintlich ruhige Gebiete fernab von Wegen, Strassen und Siedlungen.

Für die Habitatwahl-Analysen wurde die Software R (Version 3.1) mit dem package *adehabitats* (Calenge 2006, 2011) verwendet.

Bildung eines Habitatmodells

Um sich ein Bild der potenziellen Verbreitung der Rothirsche basierend auf den aktuellen Daten zu machen, wurde schliesslich ein Habitatmodell erstellt. Mittels der *mahasuhab-Funktion* des packages *adehabitats* (Calenge 2006, 2011) wurden unter Berücksichtigung der oben erwähnten räumlichen Faktoren die Wahrscheinlichkeit errechnet, dass ein Rothirsch einen bestimmten Ort im Mittelland nutzte.

4. Resultate

Habitatwahl mittels Selection Ratio Analyse

Aufenthaltssorte am Tag

Die Selection Ratio Analyse des verfügbaren und des genutzten Habitats ergab sowohl für die Rothirsche im Mittelland wie auch jene in den Voralpen während des Tages eine starke Präferenz für bewaldete Standorte. Bei beiden Gruppen lagen durchschnittlich rund 86% bzw. 88% der Positionen im Wald, obwohl der Wald gerade mal 39% respektive 47% der Lebensräume der Rothirsche im Mittelland bzw. in den Voralpen ausmacht (Abb. 3). Das Offenland wurde demgegenüber stark gemieden. Bei einer Verfügbarkeit von durchschnittlich 53% im Mittelland und 46% in den Voralpen, lagen gerade mal 14% bzw. 11% der Rothirsch-Positionen in diesen Bereichen. Die übrigen Kategorien (Siedlungen, Felsen und Gewässer) machen jeweils nur einen kleinen Anteil der Lebensraum-Fläche aus, sie wurden aber allesamt gemieden (Abb. 3). Der Overall Manly's Selection Ratio Test war denn auch signifikant ($K_{hi2L} = 44836.1$, $df = 35.0$, $p < 0.0001$), auch die Tests für alle Individuen einzeln waren signifikant (für alle $p < 0.0001$).

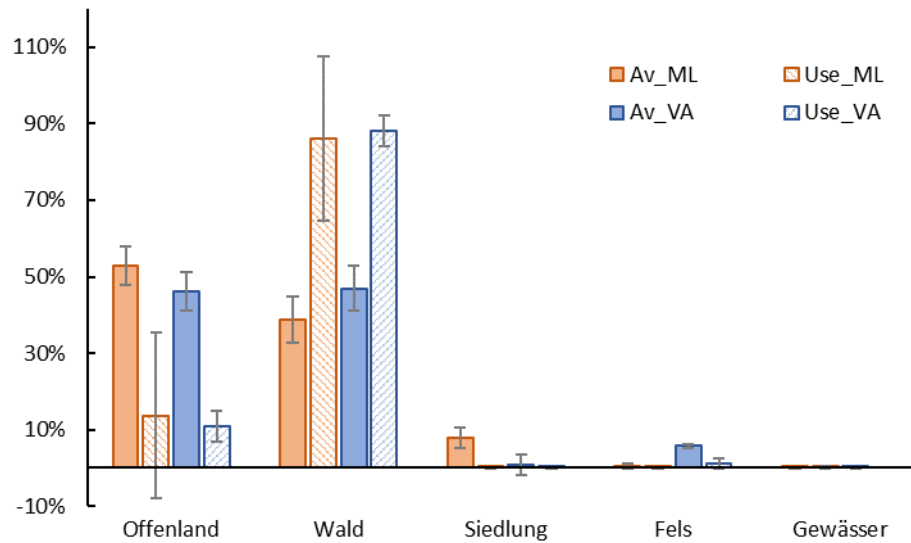


Abb. 3. Durchschnittlicher Flächenanteil (MW \pm SD) am verfügbaren Habitat und durchschnittlicher Anteil der Lokalisationen (MW \pm SD) pro Individuum im jeweiligen Habitat während des Tages für die Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen.

Aufenthaltssorte in der Nacht

Bezogen auf die Habitatwahl während der Nachtstunden zeigte sich, dass Rothirsche die vorhandenen Lebensräume Wald und Offenland etwas gleichmässiger nutzten. In den Voralpen entsprach die mittlere Nutzung des Offenlands mit 49% sogar genau der mittleren Verfügbarkeit dieses Habitattyps, während im Mittelland die Nutzung mit rund 45% immer noch unter der Verfügbarkeit von 54% lag (Abb. 4). Waldflächen wurden in beiden Regionen auch während der Nacht noch bevorzugt, wenn auch nicht mehr so stark wie am Tag. So lag die mittlere Nutzung im Mittelland bei rund 54%, während der Waldanteil dort 39% ausmachte. Für das Voralpengebiet betrug die Nutzung 50% gegenüber einer Verfügbarkeit von 44%. Nicht überraschend wiesen die Siedlungen in beiden Regionen auch während der Nacht eine im Vergleich zur Verfügbarkeit unterdurchschnittliche Nutzung auf (Abb. 4). Obwohl die Unterschiede zwischen verfügbarem Habitat und dessen Nutzung während der Nacht kleiner ausfielen als am Tag, so war der Overall Manly's Selection Ratio Test trotzdem signifikant ($\text{Khi}^2_{2L} = 15081.8$, $df = 50.0$, $p < 0.0001$). Ebenfalls signifikant waren die Tests für die einzelnen Individuen (für alle $p < 0.0001$).

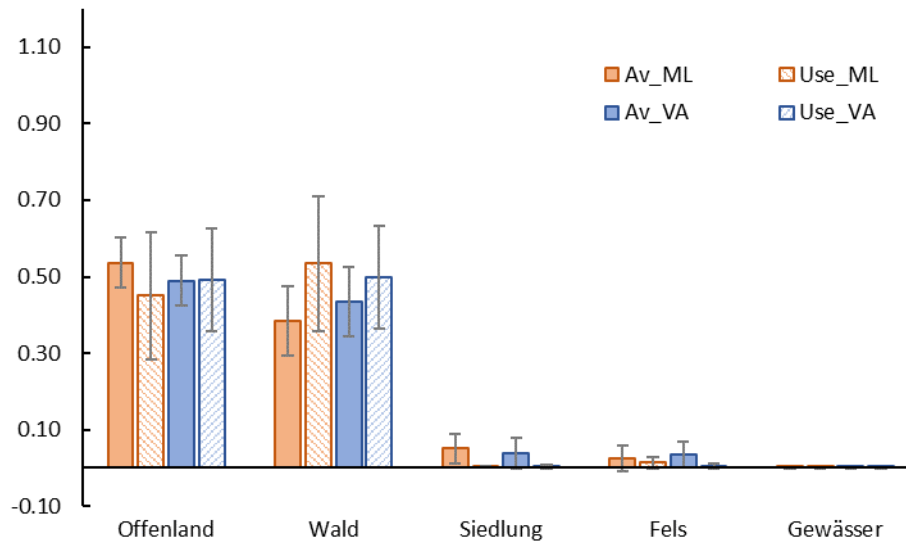


Abb. 4. Durchschnittlicher Flächenanteil ($MW \pm SD$) am verfügbaren Habitat und durchschnittlicher Anteil der Lokalisationen ($MW \pm SD$) pro Individuum im jeweiligen Habitat während der Nacht für die Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen.

Habitatwahl mittels K-Select Analyse

Gesamtjahres Habitatwahl am Tag

Die Charakterisierung des verfügbaren Rothirsch-Habitats über das ganze Jahr und unter Berücksichtigung der Tag-Positionen entlang der ersten beiden Hauptachsen ist im linken Teil der Abbildung 5 dargestellt (Bemerkung: Die Werte entsprechen der Ladungsmatrix für die ersten beiden Achsen einer Hauptkomponenten-Analyse). Wir sehen, bestimmende Faktoren für das Habitat sind entlang der ersten Achse (x-Achse) der Wald, der Abstand zum Waldrand und das Offenland. Entlang der zweiten Achse (y-Achse) sind der Abstand zu den Siedlungen und die Siedlungsdichte, wie auch die Unzugänglichkeit im Sommer und die Hangneigung, sowie in geringerem Masse der Abstand zu Wegen ausschlaggebend.

Die mittlere Grafik der Abbildung 5 visualisiert die Habitat-Selektion der einzelnen Individuen entlang dieser ersten beiden Hauptachsen. Es ist gut zu erkennen, dass die Voralpen-Rothirsche sowohl was das verfügbare Habitat (Startpunkt des Pfeils) anbelangt, vor allem aber die Richtung (Endpunkt der Pfeils im Vergleich zu Startpunkt) und Stärke der Selektion (Pfeillänge) betreffend deutlich clustern. Einzig Luna stach hier heraus. Sie wies jedoch nur eine geringe Selektion auf. Von den Mittelland-Rothirschen waren Yano, Sipe und Kaja in Bezug auf Selektionsrichtung und –stärke vergleichbar mit den Voralpen-Rothirschen. Ardy, Wika, Joba und Bajo wichen von diesem Muster ab, indem sie bezüglich der zweiten Achse in die entgegengesetzte Richtung selektierten.

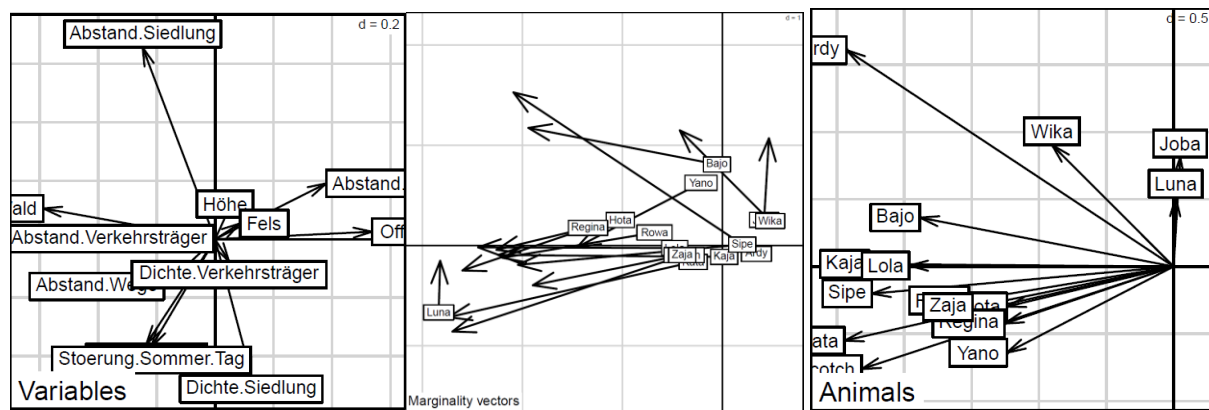


Abb. 5. Resultate der K-Select-Analyse für die Habitatwahl der Rothirsche während des ganzen Jahres am Tag: Von links nach rechts: Ladung der Habitatvariablen entlang der ersten zwei Achsen; Projektion der Marginalitätsvektoren aller Individuen entlang der beiden Hauptachsen; Richtung und Stärke der Selektion relativ zum individuell verfügbaren Habitat. Startpunkt des Pfeils = verfügbares Habitat; Pfeilrichtung = Richtung der Selektion; Pfeillänge = Stärke der Selektion.

Die Resultate des Randomisationstests sind für die Habitatwahl basierend auf dem Gesamtjahres-Datensatz für den Tag in Tabelle 2 zusammengefasst. Der erste Eigenwert ($\lambda_1 = 2.88$) ist signifikant grösser, als unter einer zufälligen Habitatwahl erwartet würde ($p < 0.0001$). Das heisst, dass die Habitatwahl mehrerer Rothirsche einem bestimmten, nicht zufälligen Muster folgte. Die beiden Hauptachsen erklären zusammen 85.0% der Habitatwahl (1. Achse: 75.8 %, 2. Achse: 9.2%).

Tab. 2. Ergebnisse der Randomisationstests basierend auf der K-Select-Analyse für die Habitatwahl der Rothirsche am Tag in Abhängigkeit der Jahreszeit.

	Varianz			Randomisationstest	
	1. Achse	2. Achse	1. & 2. Achse	Erster Eigenwert λ_1	p-Wert
Tag					
Ganzes Jahr	75.8 %	9.2 %	85.0 %	2.88	< 0.0001
Frühling	78.2 %	12.9 %	91.9 %	2.93	< 0.0001
Sommer	62.2 %	23.3 %	85.5 %	1.32	< 0.0001
Herbst	73.8 %	10.6 %	84.3 %	3.06	< 0.0001
Winter	74.9 %	12.5 %	87.5 %	2.24	< 0.0001
Nacht					
Ganzes Jahr	44.5 %	26.1 %	70.6 %	0.49	< 0.0001
Frühling	46.7 %	26.0 %	72.8 %	0.40	< 0.0001
Sommer	46.5 %	32.5 %	78.9 %	0.62	< 0.0001
Herbst	45.1 %	25.3 %	70.4 %	0.51	< 0.0001
Winter	42.6 %	27.4 %	70.0 %	0.43	< 0.0001

Wie stark die einzelnen Rothirsche für die verschiedenen Habitatfaktoren selektierten ist in Tabelle 3 im Detail zusammengestellt. Darin wird ersichtlich, dass Rothirsche sowohl im Mittelland wie auch in den Voralpen während des Tages eine starke Bevorzugung für den Wald aufwiesen, während sie das Offenland stark mieden. Die beiden Ausnahmen diesbezüglich bildeten Joba und Luna. Bei Luna galt diesbezüglich jedoch zu beachten, dass der Waldanteil in ihrem Lebensraum bereits ausgesprochen hoch war, und sie daher nur noch eine geringe Selektivität bezüglich dieses Habitattyps aufwies. Denn auch ihre Aufenthaltsorte lagen tagsüber i.d.R. innerhalb des Walds. Demgegenüber hielt sich Joba im Mittelland aber effektiv deutlich weniger als andere Rothirsche im Wald auf. Ihre geringe

Selektivität für den Wald beruhte auf der Tatsache, dass sie teilweise über längere Zeit, das Offenland dem Wald vorgezogen hat (siehe weiter unten). Weiter wird ersichtlich, dass die übrigen Rothirsche im Jahresverlauf meist Standorte tief im Waldesinnern, weit weg vom Waldrand aufsuchten. Die Voralpen-Rothirsche schienen schliesslich v.a. Einstände weit weg von Wegen, in steilem Gelände mit einer hohen Unzugänglichkeit für Menschen zu bevorzugen. Die Mittelland-Rothirsche mieden demgegenüber Regionen mit einer hohen Siedlungsdichte, während der Abstand zu Wegen und v.a. auch die Unzugänglichkeit eine vergleichsweise untergeordnete Rolle bei der Standortwahl spielten.

In der Gesamtheit zeigt die Tabelle 3 auf, dass es zwischen den Rothirschen im Mittelland und jenen der Voralpen beachtliche Unterschiede in der Habitatwahl gab. Es bestanden jedoch ebenfalls relevante Unterschiede zwischen den Individuen beider Regionen.

Tab. 3. Selektion der Habitatvariablen für jedes Individuum und jede Variable (Mittelwert_{genutztes Habitat} – Mittelwert_{verfügbares Habitat}) während des Tages und in der Nacht (grün: positive Werte, rot: negative Werte) basierend auf der K-Select-Analyse.

		Höhe	Hangneigung	Wald	Offenland	Fels	Abstand.Waldrand	Abstand.Siedlung	Abstand.Verkehrsträger	Abstand.Wege	Dichte.Siedlung	Dichte.Verkehrsträger	Unzugängl.Som
Tag	Ardy	-0.16	-0.31	1.42	-1.18	-0.01	-1.18	1.89	0.00	-0.01	-0.84	0.04	0.04
	Bajo	0.02	0.12	1.17	-1.06	-0.02	-1.01	0.62	0.03	0.13	-0.29	0.13	0.03
	Joba	0.04	-0.08	0.18	0.04	-0.02	0.91	0.52	0.01	0.11	-0.53	-0.32	0.02
	Kaja	0.52	0.93	1.30	-1.15	-0.01	-1.04	0.45	0.06	0.27	-0.49	-0.14	0.25
	Sipe	-0.14	0.96	1.32	-1.17	0.02	-0.85	0.36	0.28	0.48	-0.31	-0.16	0.30
	Wika	-0.01	-0.14	0.68	-0.47	-0.01	0.02	0.75	0.10	0.08	-0.64	-0.19	0.01
	Yano	0.05	0.25	1.10	-0.92	-0.02	-0.58	-0.30	0.01	-0.05	0.67	0.37	0.01
	Hota	-0.49	0.39	0.76	-0.73	-0.02	-0.33	0.11	0.06	0.42	-0.02	0.17	0.32
	Kata	0.06	0.83	1.19	-1.13	-0.28	-0.80	0.55	0.33	0.56	-0.17	-0.47	1.56
	Lola	-0.35	0.23	1.21	-1.15	-0.47	-0.71	0.46	-0.31	0.33	-0.10	-0.03	0.33
	Luna	0.46	-0.01	0.10	-0.10	-0.28	-0.01	0.18	-0.08	-0.12	-0.06	-0.21	-0.84
	Regina	-0.19	0.46	0.64	-0.65	0.06	-0.25	0.21	-0.14	0.70	0.02	0.06	0.73
	Rowa	-0.11	0.43	0.99	-0.96	-0.21	-0.36	0.10	-0.08	0.32	-0.01	-0.14	0.33
	Scotch	-0.61	0.49	1.24	-1.22	-0.68	-0.98	0.15	-0.54	0.60	0.02	0.09	1.09
	Zaja	-0.12	0.16	0.94	-0.90	-0.58	-0.65	-0.04	-0.46	0.52	-0.05	0.02	0.18
Nacht	Ardy	-0.16	-0.21	0.42	-0.20	0.05	-0.44	1.16	0.00	0.01	-0.69	0.01	0.01
	Bajo	0.02	0.03	0.31	-0.21	0.13	-0.54	0.24	0.02	0.09	-0.22	0.05	0.02
	Joba	0.02	0.00	0.00	0.22	0.27	0.47	0.41	0.04	0.02	-0.61	-0.23	0.01
	Kaja	0.55	0.74	1.11	-0.96	-0.02	-0.89	0.44	0.03	0.06	-0.50	-0.11	0.14
	Sipe	-0.09	0.38	0.33	-0.19	0.00	-0.40	0.19	0.16	0.25	-0.27	-0.17	0.11
	Wika	-0.04	-0.14	0.06	0.14	-0.02	0.35	0.55	0.06	0.06	-0.50	-0.17	0.01
	Yano	0.02	0.15	0.19	-0.02	-0.02	-0.22	-0.04	0.00	-0.02	0.10	0.15	0.00
	Hota	-0.49	0.04	0.19	-0.17	-0.05	-0.07	-0.11	0.02	0.13	-0.03	0.15	-0.02
	Kata	-0.11	0.14	0.34	-0.30	-0.36	-0.42	0.02	0.01	0.02	-0.16	-0.35	0.38
	Lola	-0.58	-0.10	0.38	-0.35	-0.52	-0.44	0.00	-0.59	-0.09	-0.06	0.02	-0.20
	Luna	0.44	0.02	0.11	-0.09	-0.30	-0.03	-0.05	-0.19	-0.08	-0.16	-0.35	-0.66
	Regina	-0.26	-0.25	0.00	0.00	-0.16	-0.03	-0.36	-0.31	-0.37	0.02	0.09	-0.61
	Rowa	-0.05	-0.06	0.10	-0.09	-0.19	-0.06	-0.33	-0.12	0.00	-0.06	-0.17	-0.05
	Scotch	-0.80	-0.22	0.39	-0.38	-0.66	-0.54	-0.22	-0.60	-0.12	0.07	0.19	0.08
	Zaja	-0.24	-0.25	0.04	-0.03	-0.59	-0.29	-0.37	-0.40	-0.11	-0.03	0.00	-0.40

Gesamtjahres Habitatwahl während der Nacht

Die Charakterisierung des Ganzjahreshabitats entlang der zwei ersten Achsen für die Nacht ist basierend auf der K-Select-Analyse und die Selektion der einzelnen Rothirsche entlang dieser beiden ersten Achsen sind in Abbildung 6 dargestellt. Die wichtigsten Faktoren für die 1. Hauptachse sind

der Wald, der Abstand zum Waldrand sowie das Offenland. Entlang der 2. Hauptachse sind es v.a. die Siedlungsdichte und der Abstand zu Siedlungen, Felsen, Abstand zu Verkehrsträgern und die Höhe. Auffallend ist, dass die Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen nicht bloss hinsichtlich ihres Ausgangshabitats clustern, sondern wiederum auch in Bezug auf ihre Selektionsrichtung.

Der Randomisationstest für das Gesamtjahres-Datenset bestätigt ebenfalls für die Nacht, dass die Habitatwahl der Rothirsche nicht einem zufälligen Prozess entspricht (Tab. 2; $\lambda_1 = 0.49$, $p < 0.0001$). Die beiden ersten Achsen erklären gemeinsam 70.6% (1. Achse: 44.5%, 2. Achse: 26.1%).

Aus der Tabelle 3 wird zudem ersichtlich, dass mit Ausnahme von Yano die Rothirsche im Mittelland anders als ihre Artgenossen in den Bergen während der Nacht gezielt für Standorte mit einer geringen Siedlungsdichte und einem entsprechend grossen Abstand zu Siedlungen selektierten. Der Abstand zu Verkehrsträgern und Wegen hatte kaum noch Auswirkungen auf den Aufenthaltsort der Rothirsche im Mittelland. Demgegenüber spielte für Rothirsche in den Voralpen die Siedlungsdichte während der Nacht praktisch keine Rolle mehr, manche Individuen suchten nun gar gezielt Bereiche nahe von menschlichen Behausungen auf. Die Rothirsche in den Berggebieten mieden nachts felsige Gebiete und die meisten von ihnen zeigen eine Präferenz für tiefergelegene Einstände. Gerade unter den Voralpen-Rothirsche nutzten nachts nun einige Individuen bevorzugt auch Bereiche mit relativ guter Zugänglichkeit für den Menschen, die nahe an Verkehrsträgern lagen, während dem Abstand zu Wegen keine besondere Bedeutung mehr zukam. Generell wurde das Offenland gemessen an seiner Verfügbarkeit nicht mehr so stark gemieden wie tagsüber, während der Wald gleichzeitig weniger stark bevorzugt wurde.

Zusammenfassend schienen Rothirsche im Mittelland menschliche Siedlungen nachts tendenziell also zu meiden, während Verkehrsträger und Wege kaum noch beachtet wurden. In den Voralpen dagegen suchten die Rothirsche des nachts demgegenüber anscheinend bevorzugt Siedlungsnähe Gebiete auf, wie auch Bereiche nahe an Verkehrsträgern, wobei dies dann häufig ebenfalls mit für Menschen relativ gut zugänglichen Gebieten zusammenfiel.

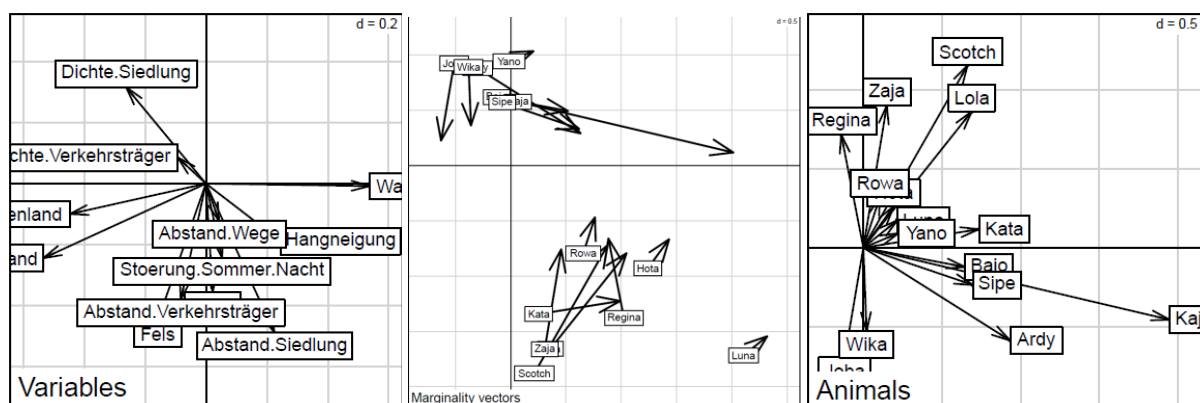


Abb. 6. Resultate der K-Select-Analyse für die Habitatwahl der Rothirsche während des ganzen Jahres in der Nacht. Von links nach rechts: Ladung der Habitatvariablen entlang der ersten zwei Achsen; Projektion der Marginalitätsvektoren aller Individuen entlang der beiden Hauptachsen; Richtung und Stärke der Selektion relativ zum individuell verfügbaren Habitat.

Saisonale Habitatwahl während dem Tag

Der saisonale Verlauf der Habitatwahl der Rothirsche am Tag wird hiernach zusammenfassend erläutert. Die Charakterisierung der ersten beiden Achsen basierend auf den K-Select-Analysen ist für

die vier Jahreszeiten in den Teilgrafiken der Abbildung 7 dargestellt. Wir sehen, dass zu den ganzjährig bestimmenden Faktoren der 1. und 2. Achse immer Wald, Abstand Waldrand und Offenland gehören. Die Bedeutung der übrigen Faktoren wie der Unzugänglichkeit, den Abständen zu Wegen, Verkehrsträgern und Siedlungen, wie auch deren Dichten ist demgegenüber je nach Saison unterschiedlich. Mit Blick auf die Verfügbarkeit der Habitate aber auch der Selektion entlang der ersten zwei Achsen kann zu allen vier Jahreszeiten ein Clustern der Voralpen-Rothirsche gegenüber den Rothirschen im Mittelland festgestellt werden, wobei trotz allem auch individuelle Unterschiede innerhalb der Regionen deutlich zu Tage treten.

Die erwähnten Unterschiede in den Selektionsmustern der Rothirsche zeichnen sich ebenfalls in der erklärten Varianz durch die beiden ersten Hauptachsen der Analysen ab. Diese liegt für alle Jahreszeiten bei relativ hohen Werten von über 84%. Die Resultate der Randomisationstests bestätigen, dass die Habitatwahl der Rothirsche zu den verschiedenen Jahreszeiten nicht zufällig sondern nach einem bestimmten Muster erfolgt, dass jeweils für mehrere Rothirsche Gültigkeit hat (für alle Saisons: $p < 0.0001$, Tab. 2).

In der Tabelle 4 ist der Einfluss der einzelnen Faktoren auf die Habitatwahl der Rothirsche im Jahresverlauf zusammengestellt. Ungeachtet der Jahreszeit ist für die meisten Rothirsche die Bevorzugung des Waldes gegenüber dem Offenland für die Wahl der Tageseinstände besonders deutlich zu erkennen, wobei Standorte tief im Innern des Waldes typischerweise denjenigen im Waldrandbereich vorgezogen wurden. Wesentliche Ausnahmen diesbezüglich bildeten die beiden Mittelland-Rothirsche Joba und Wika. Sie bevorzugten im Sommer (Joba) respektive Herbst (Joba und Wika) das Offenland als Tageseinstand, der Wald wurde gleichzeitig gemieden. In diesen Jahreszeiten wiesen sie auch entsprechend positive Werte für den Abstand zum Waldrand auf. Keine besondere Selektion für Wald und gegen das Offenland war schliesslich ebenfalls zu vereinzelt Zeiten im Jahr bei Scotch, Luna (beides Voralpen-Rothirsche) und Kaja (Mittelland-Rothirsch) festzustellen. Dabei muss beachtet werden, dass bei allen dreien zur jeweiligen Saison der Wald den weitaus grössten Anteil am Lebensraum ausgemacht hatte, und sie diesen entsprechend ihrer hohen Verfügbarkeit nutzten. Scotch und Kaja hielten sich dann jeweils praktisch ausschliesslich im Wald auf.

Mit Blick auf die topographischen Geländeeigenschaften wird ersichtlich, dass die steilen Partien im Lebensraum der Rothirsche v.a. in den Voralpen während allen Jahreszeiten tagsüber bevorzugt wurden, wobei dies im Sommerhalbjahr etwas ausgeprägter war. Insbesondere im Winter wurden in den Voralpen schliesslich die tieferliegenden Einstände als Aufenthaltsort ausgewählt. Von den Mittelland-Rothirschen nutzten insbesondere Kaja und Sipe eher die steilen Partien in ihrem Lebensraum, die Höhe spielte kaum eine wesentliche Rolle.

Hinsichtlich der Faktoren, welche in Zusammenhang mit der menschlichen Präsenz stehen, zeichnet sich schliesslich folgendes Bild ab. Dicht-besiedelte Gebiete wurden v.a. von den Mittelland-Rothirschen gemieden, dies vom Herbst bis ins Frühjahr hinein. Dies drückte sich auch in den positiven Werten für Abstände zu Siedlungen aus. Eine überraschende Ausnahme bildete aber Yano, der von Winter bis Sommer gar Standorte in Siedlungsnähe bevorzugt nutzte. Bei den Voralpen-Rothirsche wurden demgegenüber Siedlungen v.a. im Herbst gemieden, während in den übrigen Jahreszeiten kein einheitliches Muster zu erkennen war.

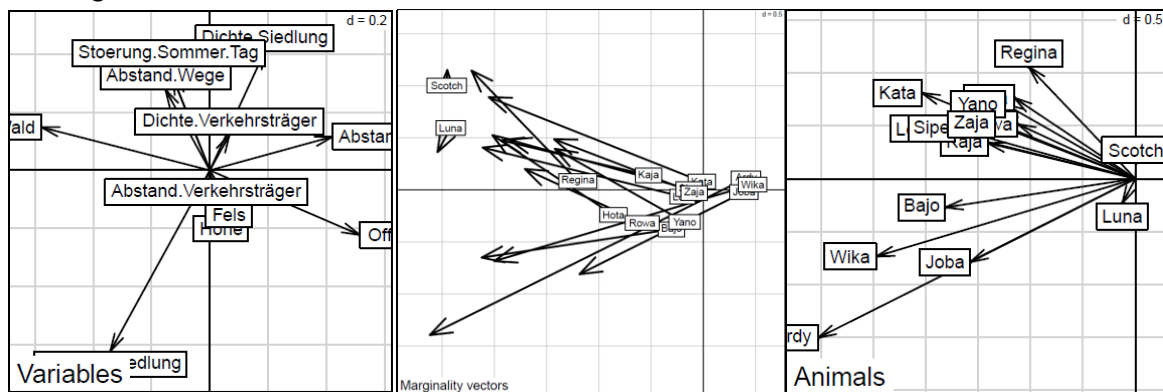
Verkehrsträger beeinflussten die Standortwahl der Rothirsche im Mittelland am ehesten im Winter und Frühjahr, wobei Einstände mit einer hohen Verkehrsträgerdichte häufig gemieden wurden. Interessant ist allerdings, dass die Rothirsche in den übrigen Jahreszeiten sich kaum von diesen beeinflussen liessen. So spielte der Abstand zu Strassen und Bahnlinien in der Standortwahl offensichtlich nur eine untergeordnete Rolle. Ein gemischtes Bild zeigt sich diesbezüglich bei den

Voralpen-Rothirschen. So mieden einige Individuen Verkehrsträger in manchen Jahreszeiten, während andere ihre Tageseinstände teilweise bevorzugt in deren Nähe hatten.

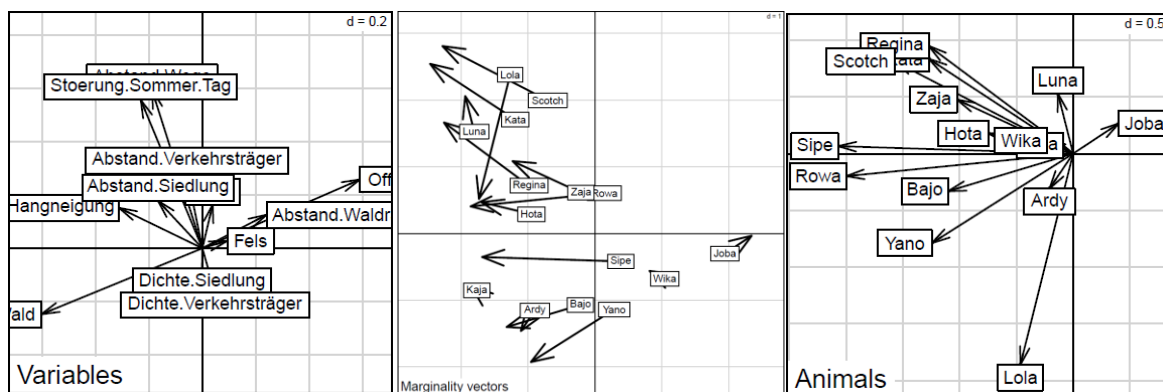
Wesentliche Unterschiede in der Wahl des Tageseinstandes ergaben sich zwischen Mittelland und Voralpen-Rothirschen schliesslich in Bezug auf den Abstand zu Wegen. Die Voralpen-Rothirsche schienen demnach wegnähe Standorte generell zu meiden, wobei dies besonders ausgeprägt im Herbst zu beobachten war. Bei den Mittelland-Rothirschen spielte der Abstand zu Wegen v.a. während des Winters eine Rolle. Zu dieser Zeit mieden alle Rothirsche wegnähe Bereiche in ihrem Lebensraum. In den übrigen Jahreszeiten ergab sich aber ein uneinheitliches Bild, wobei gleich mehrere Tiere den Abständen zu Wegen keine Beachtung schenkten.

Letztlich liessen sich die eben beschriebenen Unterschiede bezüglich der Wege zwischen den Rothirschen in den Voralpen und jenen im Mittelland ebenfalls mit Blick auf die Zugänglichkeit für den Menschen wiedererkennen. So war dieser Faktor v.a. bei der Wahl der Tageseinstände in den Voralpen von grosser Bedeutung. Die dortigen Rothirsche bevorzugten als Standort demnach meist die schwer zugänglichen Bereiche, wo ein Auftreten des Menschen relativ unwahrscheinlich ist. Besonders stark wurde dieser Faktor in den Voralpen im Herbst gewichtet. Die Mittelland-Rothirsche hingegen schenken der Zugänglichkeit eines Standorts bei der Wahl eines Tageseinstands praktisch keine Bedeutung. Einzig Sipe liess das Jahr über eine Bevorzugung für unzugängliche Standorte erkennen.

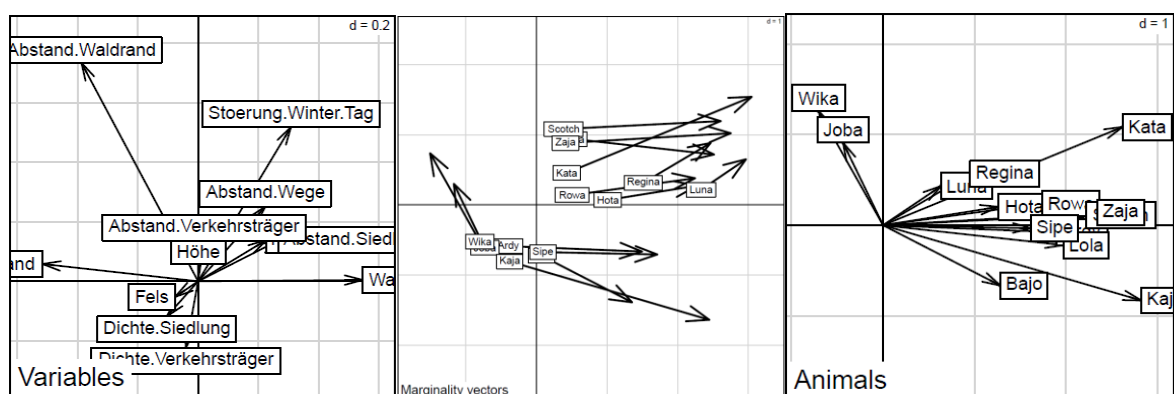
Frühling



Sommer



Herbst



Winter

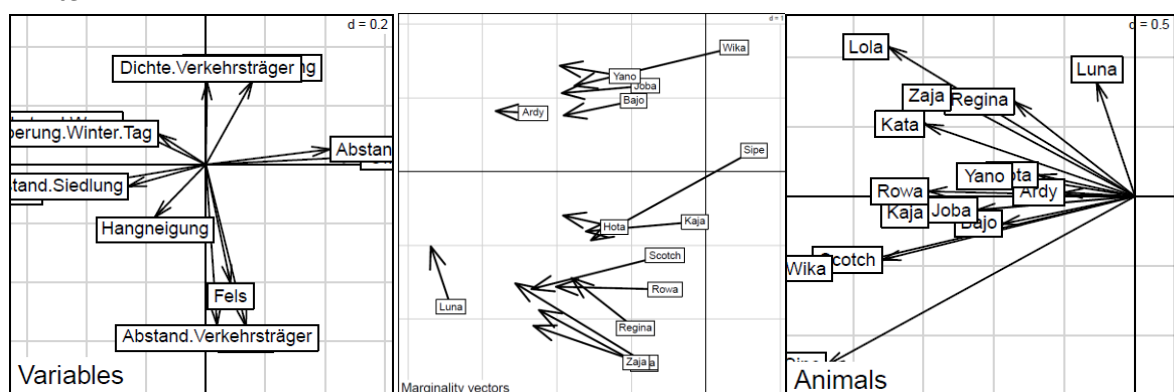


Abb. 7. Resultate der K-Select-Analyse für die Habitatwahl der Rothirsche während den verschiedenen Jahreszeiten am Tag. Dargestellt sind von links nach rechts: Ladung der Habitatvariablen entlang der ersten zwei Achsen; Projektion der Marginalitätsvektoren aller Individuen entlang der beiden Hauptachsen; Richtung und Stärke der Selektion relativ zum individuell verfügbaren Habitat.

Tab. 4. Selektion der Habitatvariablen für jedes Individuum und jede Variable ($\text{Mittelwert}_{\text{genutztes Habitat}} - \text{Mittelwert}_{\text{verfügbares Habitat}}$) während des Tages für die verschiedenen Jahreszeiten (grün: positive Werte, rot: negative Werte) basierend auf der K-Select-Analyse.

		Höhe	Hangneigung	Wald	Offenland	Fels	Abstand.Waldrand	Abstand.Siedlung	Abstand.Verkehrsträger	Abstand.Wege	Dichte.Siedlung	Dichte.Verkehrsträger	Unzugängl.Tag
Frühling	Ardy	-0.06	-0.13	1.39	-1.14	-0.02	-1.67	2.18	-0.01	0.04	-0.97	-0.06	0.03
	Bajo	0.02	0.04	1.05	-0.92	-0.07	-0.82	0.75	0.07	0.26	-0.42	-0.01	0.04
	Joba	0.12	0.09	0.84	-0.63	-0.01	-0.48	1.06	0.05	0.07	-0.79	-0.46	0.03
	Kaja	0.02	0.32	0.95	-0.91	-0.03	-0.56	0.21	-0.08	0.19	-0.12	0.30	0.13
	Sipe	-0.01	0.61	1.12	-1.04	-0.01	-0.60	0.27	0.26	0.38	-0.10	-0.14	0.20
	Wika	0.02	-0.05	1.37	-1.14	-0.01	-1.24	1.07	0.17	0.10	-0.87	-0.35	0.03
	Yano	0.04	0.18	1.13	-0.96	-0.02	-0.62	-0.19	0.01	-0.05	0.49	0.30	0.01
	Hota	-0.67	0.34	0.78	-0.77	-0.02	-0.37	-0.06	0.15	0.46	0.01	0.17	0.33
	Kata	0.01	0.66	1.07	-1.02	-0.16	-0.79	0.35	0.21	0.70	-0.18	-0.43	1.25
	Lola	-0.32	0.32	1.12	-1.07	-0.43	-0.68	0.50	-0.17	0.50	-0.11	-0.10	0.49
	Luna	0.17	-0.03	0.21	-0.20	-0.11	-0.01	0.03	-0.19	-0.14	-0.01	-0.03	-0.63
	Regina	-0.36	0.58	0.59	-0.62	0.06	-0.24	-0.10	-0.17	0.65	0.07	0.15	0.93
	Rowa	-0.12	0.25	0.84	-0.80	-0.24	-0.34	-0.06	-0.12	0.15	-0.01	-0.03	0.15
	Scotch	0.00	0.01	0.01	-0.01	-0.03	-0.04	-0.17	0.06	0.19	-0.01	0.06	-0.06
	Zaja	-0.09	0.14	0.89	-0.86	-0.50	-0.66	-0.06	-0.38	0.39	-0.06	0.01	0.04
Sommer	Ardy	-0.01	-0.04	0.32	-0.33	0.00	0.35	-0.24	-0.10	-0.12	-0.05	0.24	0.00
	Bajo	-0.01	0.25	0.72	-0.71	-0.29	-0.41	0.22	0.03	0.01	-0.08	0.08	0.02
	Joba	-0.02	-0.12	-0.16	0.30	0.00	0.54	0.04	0.04	0.14	0.03	0.00	0.01
	Kaja	0.05	0.04	0.01	-0.01	0.00	-0.16	0.00	0.10	0.09	0.00	0.05	0.02
	Sipe	-0.14	0.73	1.26	-1.21	-0.01	-0.50	0.23	0.40	0.57	0.00	0.00	0.31
	Wika	0.01	-0.04	0.30	-0.11	0.00	0.30	0.25	0.07	0.07	-0.63	-0.14	0.01
	Yano	0.05	0.37	1.03	-0.86	0.00	-0.48	-0.47	-0.01	-0.06	1.40	0.56	0.00
	Hota	-0.12	0.33	0.39	-0.39	0.13	-0.14	0.23	0.04	0.31	0.01	0.13	0.26
	Kata	0.21	0.42	0.54	-0.54	-0.40	-0.17	0.46	0.43	0.32	-0.02	-0.31	1.08
	Lola	-0.26	-0.22	0.78	-0.77	-0.16	-0.25	-0.11	-0.52	-1.11	-0.03	0.19	-0.90
	Luna	0.10	0.04	-0.02	0.02	0.02	0.06	0.01	0.06	0.51	0.00	-0.01	0.30
	Regina	0.19	0.52	0.52	-0.50	0.15	-0.13	0.92	0.18	0.71	-0.03	-0.13	0.82
	Rowa	-0.27	0.62	1.22	-1.22	-0.26	-0.43	0.38	-0.24	0.23	-0.01	-0.20	0.47
	Scotch	-0.40	0.41	0.73	-0.73	0.00	-0.28	-0.08	-0.89	1.18	0.05	0.31	1.52
	Zaja	0.36	0.32	0.57	-0.50	-0.24	-0.20	0.10	0.12	0.63	-0.32	-0.44	0.26
Herbst	Ardy	0.44	0.40	1.19	-1.02	-0.01	-0.70	0.74	0.24	0.06	-0.70	-0.44	0.15
	Bajo	-0.02	0.06	0.93	-0.83	0.14	-0.85	0.03	0.02	0.00	-0.13	0.10	0.00
	Joba	0.02	-0.09	-0.01	0.23	-0.01	1.09	0.26	-0.04	0.10	-0.31	-0.05	0.01
	Kaja	0.18	0.41	1.45	-1.25	-0.01	-1.71	1.72	0.03	0.15	-0.90	0.27	0.19
	Sipe	-0.09	0.70	1.04	-0.97	0.00	-0.42	0.24	0.09	0.42	0.04	0.23	0.26
	Wika	0.02	-0.08	-0.14	0.32	-0.01	1.50	0.23	0.04	-0.01	-0.64	-0.17	0.00
	Yano												
	Hota	-0.51	0.46	0.76	-0.74	-0.03	-0.30	-0.15	0.29	0.55	0.04	0.03	0.54
	Kata	0.24	0.82	1.17	-1.13	-0.19	-0.58	0.72	0.42	0.67	-0.14	-0.44	1.91
	Lola	-0.35	0.29	1.23	-1.19	-0.43	-0.70	0.26	-0.39	0.55	-0.07	0.11	0.41
	Luna	0.16	0.10	0.18	-0.17	-0.02	-0.09	0.46	0.18	0.45	-0.01	-0.07	0.52
	Regina	0.18	0.22	0.32	-0.29	0.14	-0.08	0.85	0.14	0.74	-0.05	-0.11	0.50
	Rowa	-0.09	0.50	1.05	-1.01	-0.12	-0.37	0.40	0.08	0.48	-0.13	-0.29	0.45
	Scotch	-0.25	0.43	1.23	-1.21	-0.61	-0.76	0.14	-0.29	0.71	0.01	0.01	0.98
	Zaja	-0.26	0.40	1.28	-1.25	-0.52	-0.77	0.22	-0.41	1.10	-0.08	0.00	0.85
Winter	Ardy	-0.02	0.22	0.06	-0.06	0.00	-0.38	0.40	0.13	0.47	-0.01	0.42	0.05
	Bajo	0.01	-0.08	0.55	-0.54	-0.03	-0.62	0.12	0.14	0.23	-0.14	-0.11	0.02
	Joba	0.02	-0.06	0.71	-0.68	-0.17	-0.56	0.19	0.09	0.20	-0.24	0.17	0.02
	Kaja	0.15	0.51	0.90	-0.88	-0.03	-0.63	0.11	-0.22	0.25	-0.27	0.29	0.18
	Sipe	0.20	0.96	1.28	-1.13	0.37	-0.89	0.66	0.62	0.51	-0.52	-0.57	0.30
	Wika	0.00	-0.10	1.25	-1.10	-0.03	-1.09	0.83	0.08	0.28	-0.96	-0.04	0.03
	Yano	0.03	-0.10	0.63	-0.64	-0.09	-0.71	-0.14	0.11	0.16	0.62	0.26	0.02
	Hota	-0.22	0.23	0.37	-0.36	0.05	-0.13	0.08	-0.03	0.42	-0.05	0.24	0.20
	Kata	-0.67	0.17	0.78	-0.78	-0.34	-0.62	0.38	-0.27	0.31	-0.03	-0.05	0.33
	Lola	-0.84	0.12	0.81	-0.81	-0.53	-0.76	0.70	-0.86	0.43	0.00	0.16	0.37
	Luna	-0.54	-0.12	0.19	-0.19	-0.67	-0.07	-0.43	-0.02	0.19	0.07	0.60	0.02
	Regina	-0.62	0.28	0.49	-0.54	-0.01	-0.25	-0.49	-0.39	0.64	0.08	0.32	0.15
	Rowa	-0.27	0.36	0.76	-0.76	-0.13	-0.33	0.39	0.20	0.84	-0.01	-0.05	0.46
	Scotch	-0.04	0.75	0.80	-0.78	-0.02	-0.74	0.59	0.36	0.74	-0.20	-0.37	0.77
	Zaja	-0.44	0.12	0.60	-0.60	-0.50	-0.38	0.17	-0.35	0.98	0.03	0.08	0.40

Saisonale Habitatwahl während der Nacht

Der saisonale Verlauf der Habitatwahl der Rothirsche wird basierend auf den K-Select-Analysen graphisch in der Abbildung 8 wiedergegeben. Anders als während dem Tag, ändern die bestimmenden Faktoren für die 1. und 2. Achse zwischen den vier Jahreszeiten nun erheblich. Entsprechend wird daher darauf verzichtet, sie in jedem einzelnen Fall zu benennen.

Basierend auf der Abbildung 8 wird ersichtlich, dass die saisonale Habitatwahl der Rothirsche während den Nachtstunden zwischen den Regionen und auch den einzelnen Individuen nicht sonderlich geordnet erfolgte. So bestanden doch erhebliche individuelle Unterschiede in Selektionsrichtung und -stärke, wenn man die Rothirsche im Mittelland und jene in den Voralpen betrachtete. Nicht wenige Individuen schienen während der Nacht innerhalb ihres Lebensraumes bestimmte Habitattypen nur noch leicht zu bevorzugen oder zu meiden.

Dennoch, erfolgte die nächtliche Habitatwahl in allen vier Jahreszeiten nicht zufällig. Die ersten beiden Hauptachsen erklären demnach zwischen 70-79% der bestehenden Varianz. Entsprechend fallen die Randomisationstests für alle Jahreszeiten signifikant aus (für alle Saisons: $p < 0.0001$, Tab. 2)

Tabelle 5 listet den Einfluss der verschiedenen Standortfaktoren auf die Habitatwahl der Rothirsche während der Nacht in Abhängigkeit der Jahreszeit auf. Bezugnehmend auf die beiden Hauptfaktoren Wald und Offenland, welche für die Habitatwahl am Tag massgebend sind, ist festzustellen, dass eine generelle Bevorzugung des Waldes bei gleichzeitiger Meidung des Offenlandes während der Nacht nicht mehr generell beobachtbar war. Oftmals nutzten die Rothirsche den Wald und das Offenland gemäss deren Verfügbarkeit, oder aber sie zeigten nur eine schwache Bevorzugung bzw. Meidung des einen oder anderen Faktors. Eine leichte Tendenz zur Bevorzugung des Walds bei gleichzeitiger Meidung des Offenlands zeigten Rothirsche im Mittelland am ehesten im Winter und Frühjahr, während dies bei den Voralpen-Rothirschen eher im Sommer und Herbst der Fall war.

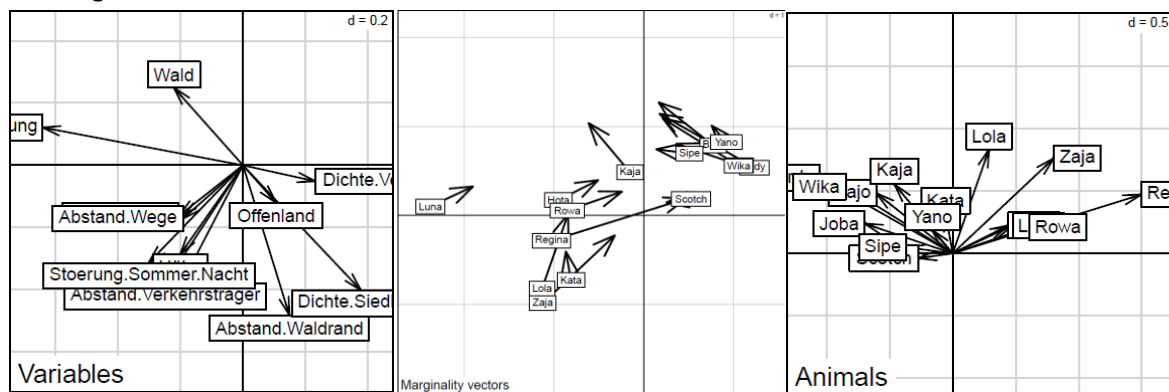
Bei den Rothirschen in den Voralpen fällt auf, dass sie im Winter und Frühjahr nachts vermehrt tiefer gelegene und flachere Bereiche aufsuchten.

Die Habitatwahl der Mittelland-Rothirsche war nachts demgegenüber vor allem durch die Siedlungsdichte und den Abstand zu Siedlungen geprägt. So wurden Siedlungen bzw. dicht-besiedelte Gebiete von Mittelland-Rothirschen v.a. vom Herbst bis ins Frühjahr vermehrt gemieden, wobei es auch Ausnahmen gab. So bevorzugte Yano beispielsweise im Sommer und Winter Bereiche in Siedlungsnähe.

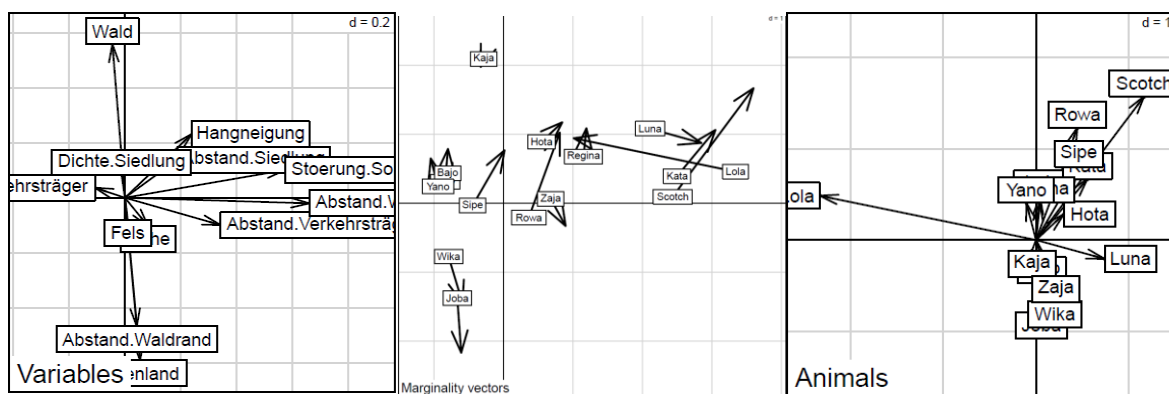
Die Voralpen-Rothirsche selektierten im Winter und Frühling vermehrt Standorte in der Nähe zu Siedlungen aber auch zu Verkehrsträgern und Wegen. Im Mittelland wurden Gebiete mit hohen Verkehrsdichten besonders im Frühling gemieden. Die Distanz zu Wegen war für die Mittelland-Rothirsche während der Nacht hingegen zu keiner Jahreszeit ein bestimmender Faktor.

Letztlich ist zu erwähnen, dass die Unzugänglichkeit eines Standortes für die nächtliche Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland nahezu irrelevant war. In den Voralpen andererseits wurden vor allem im Frühling teils aber auch zu anderen Jahreszeiten leicht zugängliche Bereiche vermehrt aufgesucht, das Gegenteil war teils im Sommer der Fall.

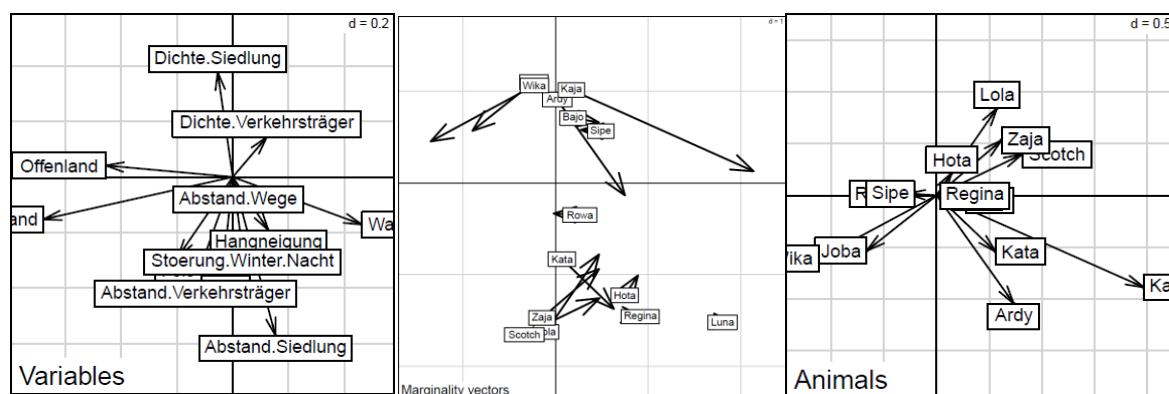
Frühling:



Sommer:



Herbst:



Winter:

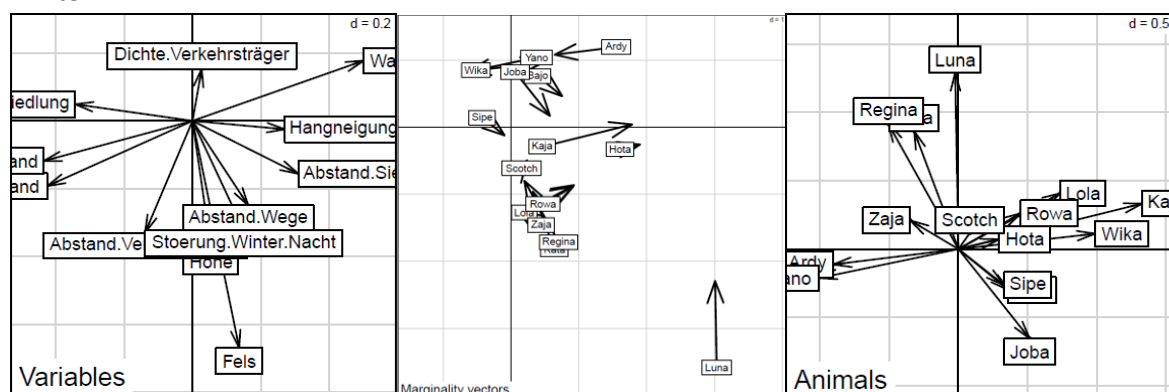


Abb. 8. Resultate der K-Select-Analyse für die Habitatwahl der Rothirsche während den verschiedenen Jahreszeiten in der Nacht. Dargestellt sind von links nach rechts: Ladung der Habitatvariablen entlang der ersten zwei Achsen; Projektion der Marginalitätsvektoren aller Individuen entlang der beiden Hauptachsen; Richtung und Stärke der Selektion relativ zum individuell verfügbaren Habitat.

Tab. 5. Selektion der Habitatvariablen für jedes Individuum und jede Variable ($\text{Mittelwert}_{\text{genutztes Habitat}} - \text{Mittelwert}_{\text{verfügbares Habitat}}$) während der Nacht für die verschiedenen Jahreszeiten (grün: positive Werte, rot: negative Werte) basierend auf der K-Select-Analyse.

		Höhe	Hangneigung	Wald	Offenland	Fels	Abstand.Waldrand	Abstand.Siedlung	Abstand.Verkehrsträger	Abstand.Wege	Dichte.Siedlung	Dichte.Verkehrsträger	Unzugängl.Nacht
Frühling	Ardy	-0.02	-0.01	0.10	0.15	0.07	-0.33	0.88	0.03	0.06	-0.90	-0.27	0.02
	Bajo	0.02	0.03	0.31	-0.18	0.01	-0.53	0.35	0.03	0.12	-0.34	-0.15	0.02
	Joba	0.07	0.13	0.11	0.06	0.03	0.09	0.51	0.03	-0.01	-0.62	-0.31	0.01
	Kaja	0.06	0.18	0.69	-0.65	-0.04	-0.45	0.28	-0.08	-0.09	-0.15	0.30	0.01
	Sipe	0.01	0.13	0.15	-0.07	-0.01	-0.18	0.14	0.17	0.21	-0.09	-0.20	0.07
	Wika	-0.01	-0.08	0.18	0.01	0.00	-0.36	0.69	0.07	0.03	-0.59	-0.34	0.01
	Yano	0.02	0.12	0.20	-0.04	-0.02	-0.24	0.09	0.00	-0.03	-0.07	0.11	0.01
	Hota	-0.65	-0.03	0.03	-0.02	-0.08	-0.03	-0.34	0.00	0.00	0.00	0.23	-0.10
	Kata	-0.09	-0.02	0.05	-0.01	-0.18	-0.32	-0.15	-0.12	-0.02	-0.16	-0.29	0.18
	Lola	-0.41	-0.15	0.22	-0.19	-0.45	-0.35	-0.03	-0.48	-0.11	-0.05	0.01	-0.22
	Luna	0.25	-0.18	-0.06	0.05	-0.10	0.17	-0.20	-0.22	-0.19	-0.01	-0.06	-0.75
	Regina	-0.55	-0.50	-0.34	0.34	-0.19	0.15	-0.80	-0.53	-0.49	0.13	0.40	-0.79
	Rowa	-0.19	-0.23	-0.13	0.12	-0.19	0.04	-0.42	-0.21	-0.20	0.01	0.08	-0.20
	Scotch	-0.03	-0.10	-0.04	0.16	0.00	0.04	0.24	0.13	0.30	-0.16	-0.08	0.03
	Zaja	-0.20	-0.28	-0.11	0.10	-0.55	-0.32	-0.43	-0.48	-0.31	-0.03	0.08	-0.51
Sommer	Ardy	-0.01	-0.01	0.35	-0.26	0.00	-0.24	0.28	0.03	0.02	-0.28	0.03	0.01
	Bajo	-0.01	0.05	-0.17	0.20	-0.21	-0.01	-0.09	0.04	0.08	0.07	0.12	0.01
	Joba	-0.02	-0.08	-0.25	0.35	0.00	0.92	0.00	0.03	0.00	-0.01	0.02	0.00
	Kaja	0.06	-0.35	0.01	-0.01	0.00	0.01	-0.05	0.18	0.00	0.00	-0.07	-0.04
	Sipe	-0.14	0.44	0.51	-0.47	-0.01	-0.24	0.15	0.22	0.34	0.01	-0.01	0.17
	Wika	0.00	-0.01	-0.24	0.42	0.00	0.51	0.08	0.10	0.08	-0.51	-0.32	0.01
	Yano	0.03	0.27	0.27	-0.14	0.00	-0.15	-0.38	0.00	-0.02	1.00	0.43	0.00
	Hota	0.06	0.05	0.19	-0.19	-0.04	-0.04	0.26	0.07	0.26	-0.03	0.04	0.11
	Kata	0.12	0.13	0.40	-0.39	-0.60	-0.14	0.25	0.16	0.11	0.00	-0.14	0.65
	Lola	-0.23	-0.47	0.45	-0.45	-0.17	-0.20	-0.31	-0.88	-1.52	-0.03	0.19	-1.32
	Luna	0.09	-0.10	-0.15	0.15	0.01	0.06	0.22	0.12	0.76	0.00	-0.02	0.26
	Regina	0.06	0.03	0.26	-0.25	0.10	-0.08	0.56	-0.09	-0.03	0.00	-0.01	0.00
	Rowa	-0.13	0.44	0.76	-0.77	-0.06	-0.31	0.32	-0.13	0.30	-0.01	-0.16	0.37
	Scotch	-0.25	0.44	0.90	-0.90	0.00	-0.30	0.15	-0.50	0.28	0.04	0.11	2.01
	Zaja	0.48	-0.08	-0.16	0.23	-0.26	0.07	-0.09	0.19	0.21	-0.29	-0.54	-0.13
Herbst	Ardy	0.54	0.58	0.49	-0.30	0.00	-0.43	0.53	0.12	-0.04	-0.69	-0.64	0.07
	Bajo	-0.01	0.01	0.10	0.04	0.22	-0.41	-0.05	0.03	0.05	-0.17	0.09	0.01
	Joba	0.01	-0.02	-0.15	0.38	0.31	0.62	0.32	0.04	0.04	-0.49	-0.08	0.01
	Kaja	0.11	0.21	1.11	-0.91	-0.01	-1.10	1.06	-0.04	-0.05	-0.58	0.54	0.07
	Sipe	-0.01	-0.08	-0.18	0.25	0.00	0.01	0.00	0.11	0.33	0.02	0.10	0.05
	Wika	0.02	-0.05	-0.24	0.45	-0.01	1.24	0.37	0.09	0.07	-0.54	-0.23	0.01
	Yano												
	Hota	-0.44	0.01	0.13	-0.12	-0.08	-0.04	-0.19	0.11	0.16	-0.01	0.04	0.00
	Kata	0.19	0.32	0.35	-0.32	-0.28	-0.27	0.20	0.20	0.27	-0.16	-0.45	0.54
	Lola	-0.45	-0.06	0.19	-0.17	-0.56	-0.35	-0.28	-0.69	-0.06	-0.03	0.09	-0.30
	Luna	0.13	-0.08	0.15	-0.15	-0.04	-0.01	0.00	-0.03	0.02	-0.01	-0.03	-0.13
	Regina	-0.01	-0.10	0.02	-0.01	-0.04	0.01	0.22	-0.08	-0.25	-0.01	-0.02	-0.24
	Rowa	0.22	-0.12	-0.17	0.19	-0.04	0.04	-0.23	0.04	-0.04	-0.14	-0.36	-0.05
	Scotch	-0.21	0.09	0.35	-0.34	-0.65	-0.48	-0.15	-0.35	0.06	-0.04	-0.05	0.13
	Zaja	-0.27	-0.01	0.29	-0.27	-0.55	-0.36	-0.31	-0.34	0.42	-0.04	-0.08	-0.07
Winter	Ardy	-0.01	-0.02	-0.39	0.40	0.00	0.68	-0.79	-0.01	0.02	-0.01	-0.08	-0.01
	Bajo	0.03	-0.01	0.16	-0.08	0.35	-0.18	0.09	0.08	0.13	-0.25	-0.17	0.01
	Joba	0.04	0.01	0.18	-0.08	0.99	-0.17	0.14	0.07	0.02	-0.39	0.17	0.01
	Kaja	0.22	0.47	0.78	-0.74	-0.04	-0.61	0.15	-0.30	0.11	-0.26	0.36	0.13
	Sipe	0.13	0.30	0.05	0.05	0.04	-0.23	0.14	0.20	0.17	-0.25	-0.32	0.06
	Wika	-0.02	0.02	0.51	-0.36	-0.05	-0.51	0.47	0.05	0.11	-0.58	0.02	0.02
	Yano	0.00	-0.01	-0.63	0.69	0.02	0.34	-0.59	0.03	0.08	0.23	0.08	0.00
	Hota	-0.34	0.20	0.19	-0.18	0.13	0.00	0.00	-0.05	0.26	-0.01	0.21	0.05
	Kata	-0.68	-0.34	-0.05	0.06	-0.32	-0.06	-0.10	-0.25	-0.58	-0.08	0.10	-0.44
	Lola	-0.21	0.27	0.31	-0.25	-0.30	-0.38	0.44	-0.38	0.04	-0.28	-0.24	0.03
	Luna	-0.52	0.13	0.31	-0.30	-0.57	-0.11	-0.69	-0.40	-0.26	0.08	0.75	-0.51
	Regina	-0.21	-0.30	-0.03	0.04	-0.45	0.05	-0.39	-0.20	-0.41	0.01	0.10	-0.92
	Rowa	-0.19	0.05	0.35	-0.35	-0.10	-0.14	0.02	-0.20	0.13	-0.04	-0.14	0.09
	Scotch	-0.29	0.05	0.01	0.05	-0.11	-0.16	0.04	0.06	0.02	-0.12	-0.18	0.04
	Zaja	-0.11	-0.17	-0.11	0.12	-0.28	0.07	-0.10	0.24	-0.03	0.03	-0.01	-0.26

Bedeutung der Offenlandschaft im Mittelland

Tageseinstandswahl im Sommer und Herbst

Obige Analyse zur Wahl der Tageseinstände zeigte auf, dass es im Mittelland Individuen gibt, welche während des Sommers und Herbstes das Offenland dem Wald als Rückzugsort vorziehen. Es stellte sich heraus, dass manche Rothirsche zu diesen Jahreszeiten tagsüber Zuflucht in hochwüchsigen landwirtschaftlichen Kulturflächen suchten. Die Nutzung solcher Flächen wurde anhand der drei Individuen Wika, Joba und Bajo im nachfolgenden genauer betrachtet.

Wie die Abbildung 9 für Joba für den Sommer/Herbst 2016 beispielhaft illustriert, wurden zur Überdauerung des Tages in den untersuchten Regionen in der Regel Raps-, Mais- und Sonnenblumenflächen aufgesucht. In einem Fall (Joba, Sommer 2017) wurde ebenfalls ein Getreidefeld dazu genutzt. Insbesondere Wika und Joba wählten im Verlauf des Sommers bis in den Herbst hinein diese Kulturen als Alternative zum Wald. Bajo hielt sich hingegen nur in einzelnen Fällen während des Tages in den Feldern auf. Im zeitlichen Verlauf wurden ab Mai/Juni von Joba und Wika zunächst Rapsflächen und dann ab Juli zunehmend Maisflächen als Tageseinstände aufgesucht. Gelegentlich konnte es ab dem Juli auch mal ein Sonnenblumenfeld sein (Abb. 10).

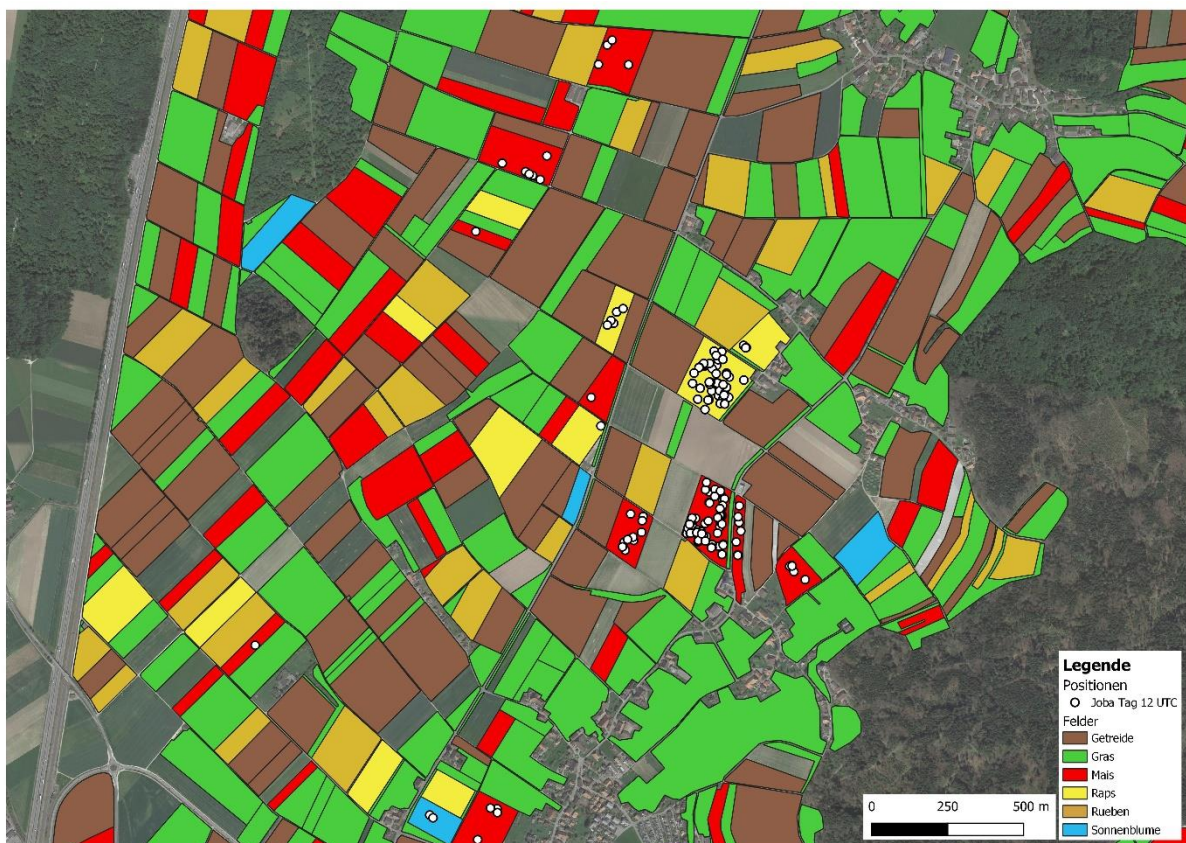


Abb. 9. Exemplarischer Luftbildausschnitt mit den Aufenthaltsorten von Joba während des Tages (1 Punkt entspricht 1 Position am Mittag, 12 Uhr UTC) auf den Feldern ausserhalb des Walds im Sommer/Herbst 2016 im Raum Ersigen, Oberösch und Niederösch. Farblich hervorgehoben sind die landwirtschaftlichen Kulturflächen. (Kartengrundlage: Google Satellite)



Abb. 10. Zeitlicher Verlauf der Tageseinstandswahl (Tage pro Monat in %) im Wald und in landwirtschaftlichen Kulturfleichen für die Rothirsche Wika (2013-14), Joba (2016-17) und Bajo (2016) jeweils ab Mai bis November. Bemerkung: Für Wika 2014 liegen nur Daten bis September vor.

Wie in der Abbildung 10 gut zu erkennen ist, hatten landwirtschaftliche Felder als Tageseinstand für die drei untersuchten Individuen unterschiedliche Bedeutung. Joba verlagerte bereits ab etwa Mitte Mai ihre Tageseinstände relativ konsequent auf die Felder. Bei Wika setzte diese Verlagerung demnach erst ab Juni/Juli ein. Ab August hielten sich sowohl Joba als auch Wika während über 85% aller Tage auf den Feldern auf. Beide reduzierten den Anteil der Tage, welche sie auf dem Feld verbrachten erst im Verlauf des Oktobers bzw. zu Beginn des Novembers. Bajo nutzte demgegenüber nur wenige Male im September und Oktober (gesamthaft 6 Mal) die Felder als Tageseinstand.

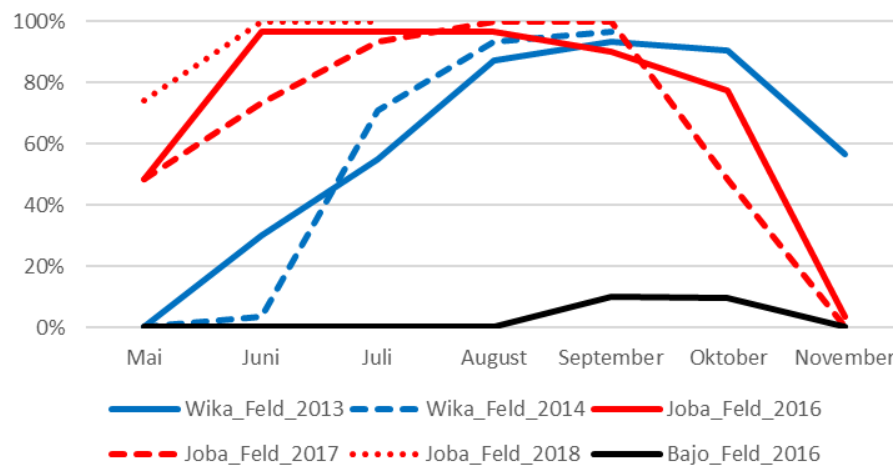


Abb. 10. Zeitlicher Verlauf der Tageseinstandswahl (Tage pro Monat in %) auf Feldern ausserhalb des Walds für Wika (2013-14), Joba (2016-18) und Bajo (2016) jeweils ab Mai bis November. Bemerkung: Für Wika 2014 liegen nur Daten bis September vor, für Joba 2018 nur solche bis Juli.

Die zeitliche Staffelung in der Nutzung der Raps- und Maisflächen ging bei Joba und Wika im Grossen und Ganzen mit dem Wachstum und der Ernte dieser Kulturen einher. Rapsfelder wurden demnach als erstes genutzt, weil diese bereits im Mai/Juni hochwüchsig waren. Der Mais erreichte in der Region erst im Juli die notwendige Höhe. Zur selben Zeit wurden dann aber die Rapsfelder fortlaufend geerntet. Schliesslich hatte es dann praktisch nur noch Maisfelder und einige Sonnenblumenfelder. Ab Oktober wurden dann viele der Maisfelder nach und nach abgeerntet. Die letzten Flächen verschwanden schliesslich im November. Anschliessend existierten keine hochwüchsigen Kulturflächen mehr in der Region, und die Rothirsche mussten ihre Einstände tagsüber zwangsläufig wieder in den Wald verlegen.

Aufenthaltssorte auf Feldern während der Nacht

Um eine Idee zu erhalten, auf welchen Feldern sich die Rothirsche im Mittelland während der Nacht aufhalten, wurden die Aufenthaltsorte der Rothirsche Joba und Bajo näher angeschaut. Es zeigt sich, dass sich beide Rothirsche, gemessen am Anteil der Positionen zu Beginn des Sommers im Mai/Juni während der Nacht, am häufigsten auf Grasflächen aufhielten (Abb. 11). Bei Bajo machte dieser Vegetationstyp zu jenem Zeitpunkt mehr als 80% der Positionierungen aus, während es bei Joba (im 2016 und 2017) jeweils rund 40-50% waren. Der Anteil an Positionen auf Grasflächen nahm dann bei beiden Individuen während des Sommers ab und stieg dann erst im November wieder an.

Dazwischen hielten sich die Rothirsche ausserhalb des Walds also zunehmend in landwirtschaftlichen Kulturflächen auf. Im Juli hielt sich Bajo öfters mal in Getreide- oder Rübenfeldern auf, ab August dann zunehmend im Mais. Der Peak beim Mais folgte bei Bajo im Oktober mit rund 40% der Positionen. Maisfelder gewannen ebenfalls bei Joba ab August bis Oktober an Bedeutung. Auch bei ihr entfielen im Oktober mehr als 40% ihrer Positionen auf diese Felder. Im Jahr 2017 hatte Joba im Juli mit 40% zudem einen vergleichbaren Peak im Getreide. Ansonsten kamen bei ihr immer rund 20% der Positionen im Getreide zu liegen. Mit Blick auf den Aufenthalt in Rapsfeldern schwand der Anteil an Jobas Positionen in diesen Feldern im Verlaufe des Sommerhalbjahres. Der Aufenthalt in Rübenflächen machte bei Joba immer etwa um die 10% der Positionen aus. Gemüseflächen wurden

indes weder von Joba noch von Bajo oft besucht. So lag der Anteil der festgestellten Aufenthaltsorte in solchen Feldern immer unter 10%.

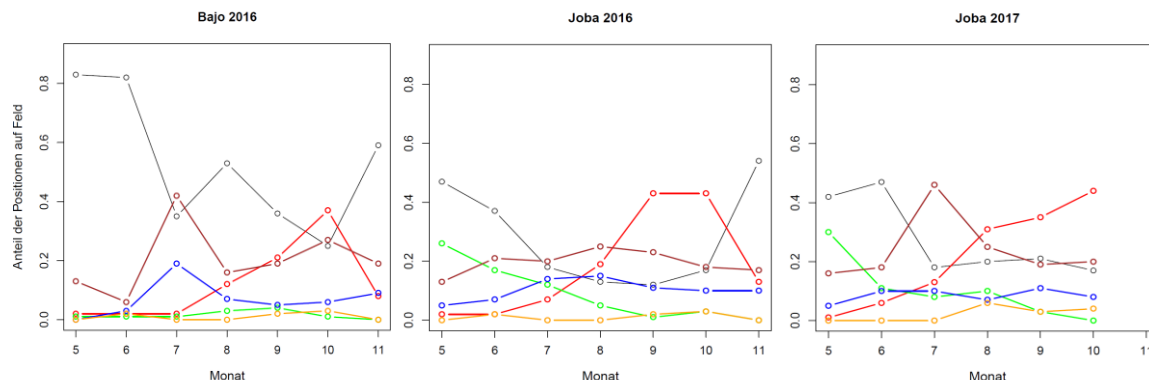


Abb. 11. Monatlicher Anteil der Positionen auf verschiedenen landwirtschaftlichen Kulturflächen ausserhalb des Walds während der Nacht für die Rothirsche Bajo (2016) und Joba (2016-17) (schwarz: Gras, rot: Mais; grün: Raps; braun: Getreide; blau: Rüben; orange: Gemüse).

Änderungen der Habitatwahl abhängig von Region und Siedlungsdichte

Zumal Rothirsche tagsüber in erster Linie bedacht sind, dem Menschen aus dem Weg zu gehen, stellt sich die Frage, wie sie dies konkret anstellen, und ob es abhängig von der Region oder genereller noch der Siedlungsdichte Unterschiede im Verhalten gibt. Dazu wurde untersucht, inwiefern die Nutzung von Tageseinständen durch den Abstand von Wegen, Verkehrsträgern und Siedlungen beeinflusst war und welche Rolle dabei die Region (Voralpen/Mittelland) respektive die Siedlungsdichte spielten. Verhielten sich Rothirsche im Mittelland oder generell in Regionen mit hoher Siedlungsdichte anders als jene in den Voralpen oder in Gebieten mit geringer Siedlungsdichte?

Denkbar sind drei Szenarien. Erstens, die Rothirsche wählen ihre Aufenthaltsorte überall gleich aus. Es wären keine Unterschiede in Bezug auf die Region oder Siedlungsdichte sehen. Der Einfluss vom Abstand zum Waldrand, zu Wegen, Verkehrsträgern und Siedlungen wäre überall gleich. Zweitens, die Rothirsche werden mit steigender Präsenz des Menschen zunehmend vorsichtig und nutzen unter diesen Bedingungen vermehrt Einstände die noch weiter weg sind von Wegen, Strassen oder Siedlungen, und die sich tief im Waldesinnern befinden. Oder drittens, die Rothirsche vollziehen einen Verhaltensswitch und zeigen im Mittelland bzw. in Regionen mit höherer Siedlungsdichte eine erhöhte Wahrscheinlichkeit für die Nutzung weniger entlegene Waldstandorte, wie auch Standorte, die näher zu Wegen, Strassen und Siedlungen liegen.

In einem logistischen mixed effects Modell (mit dem Individuum als random effect) wurden von Rothirschen als Tageseinstand genutzte Standorte mit verfügbaren Standorten in ihrem Lebensraum verglichen. Die Nutzung wurde modelliert in Abhängigkeit der Höhe, Neigung sowie den Distanzen zum Waldrand, zu Wegen, Verkehrsträgern und Siedlungen. Je nach Modell wurden die Region (Mittelland vs. Voralpen) oder die Siedlungsdichte als Interaktion mit den zuvor genannten Abstandsfaktoren einbezogen.

Das finale Modell (Tab. 6) unter Berücksichtigung der Region als interagierender Faktor lieferte dabei im Wesentlichen folgende Erkenntnisse. Die positive Interaktion zwischen Region (ML vs. VA) und

dem Abstand zum Waldrand bedeutet, dass Rothirsche im Mittelland bewaldete Standorte tatsächlich eher zur Überdauerung nutzten, je näher sich diese dem Waldrand befanden respektive auch, dass es umso wahrscheinlicher war, dass auch Standorte ausserhalb des Waldes im Offenland genutzt wurden. Die positive Interaktion der Region mit dem Abstand zu den Wegen bedeutet des Weiteren, dass im Mittelland Standorte nahe von Wegen eher als Tageseinstand verwendet wurden, als dies in den Voralpen der Fall war. Zudem wurden im Mittelland auch Standorte nahe von Verkehrsträgern und dicht besiedelte Gebiete eher genutzt als in den Voralpen.

Tab. 6. Resultate des logistischen mixed effects Modells. Dargestellt ist der Einfluss der verschiedenen Faktoren auf die Nutzung der verfügbaren Standorte im Lebensraum der Rothirsche. Tier-ID wurde als random Faktor berücksichtigt.

Faktor	Estimate	SE	z-Wert	p-Wert
Intercept	-1.128	0.152	-7.41	<0.0001
Neigung	1.470	0.029	51.45	<0.0001
Region (VA vs. ML)	1.285	0.223	5.77	<0.0001
Distanz Waldrand	-1.436	0.015	-94.48	<0.0001
Distanz Verkehr	-0.097	0.006	-15.46	<0.0001
Distanz Wege	0.137	0.005	27.97	<0.0001
Siedlungsdichte	-0.273	0.023	-11.97	<0.0001
Region x Distanz Waldrand	1.342	0.016	85.39	<0.0001
Region x Distanz Verkehr	0.229	0.018	12.78	<0.0001
Region x Distanz Wege	0.238	0.013	18.18	<0.0001
Region x Siedlungsdichte	0.056	0.023	2.41	0.016

Analog dazu, aber etwas genereller betrachtet, indem der Einfluss der Siedlungsdichte auf das Verhalten untersucht wurde (Tab. 7), stellte man fest, dass die Wahrscheinlichkeit, dass Rothirsche Waldstandorte näher zu dessen Rand bzw. auch Standorte ausserhalb des Waldes im Offenland nutzten, stieg, je höher die Siedlungsdichte im entsprechenden Bereich des Lebensraums war (Abb. 12). Zudem erhöhte sich die Wahrscheinlichkeit, dass ein Ort nahe eines Weges als Tageseinstand gewählt wurde ebenfalls mit zunehmender Siedlungsdichte (Abb. 13).

Tab. 7. Resultate des logistischen mixed effects Modells. Dargestellt ist der Einfluss der verschiedenen Faktoren auf die Nutzung der verfügbaren Standorte im Lebensraum der Rothirsche. Tier-ID wurde als random Faktor berücksichtigt.

Faktor	Estimate	SE	z-Wert	p-Wert
(Intercept)	-0.697	0.135	-5.16	<0.0001
Höhe	-0.271	0.007	-36.47	<0.0001
Neigung	1.924	0.027	70.20	<0.0001
Distanz Waldrand	-0.225	0.004	-56.26	<0.0001
Distanz Wege	0.120	0.005	24.74	<0.0001
Siedlungsdichte	-0.289	0.008	-36.68	<0.0001
Distanz Waldrand x Siedlungsdichte	0.075	0.003	24.24	<0.0001
Distanz Wege x Siedlungsdichte	-0.051	0.009	-5.38	<0.0001

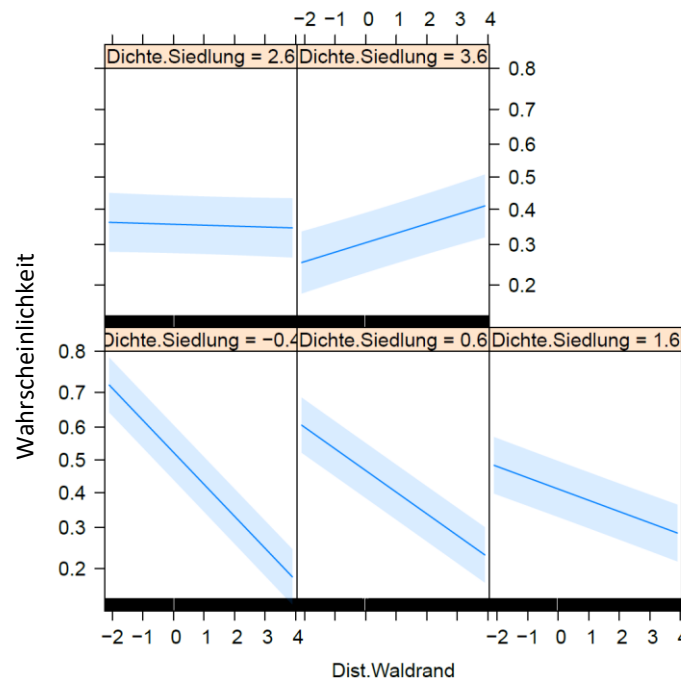


Abb. 12. Interaktionsplot zur Darstellung der Nutzungswahrscheinlichkeit möglicher Tageseinstände von Rothirschen abhängig von der Distanz zum Waldrand für verschiedene Siedlungsdichten. Angegeben sind die transformierten Werte für den Siedlungsflächen-Anteil im Umkreis von 1 km² (Spannbreite: 0-31%) und die Distanz zum Waldrand (Spannbreite: 500 m innerhalb des Waldes bis 1010 m ausserhalb des Waldes).

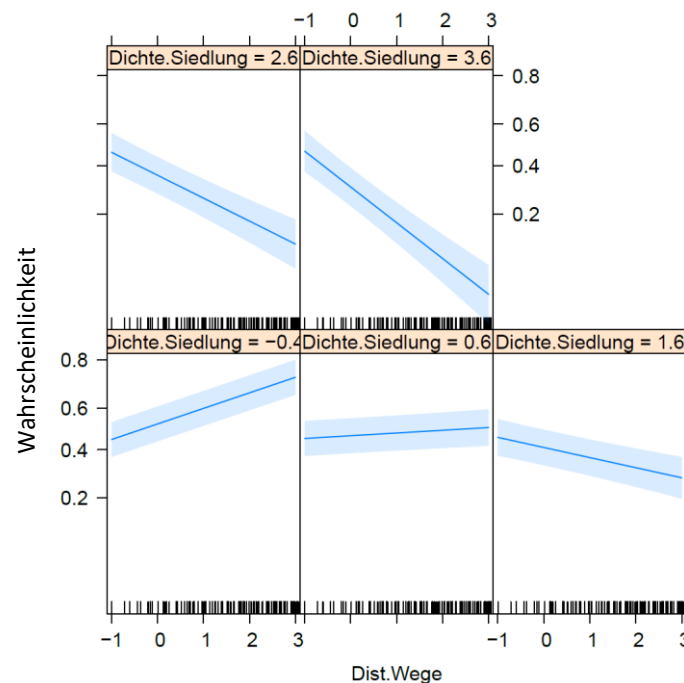


Abb. 13. Interaktionsplot zur Darstellung der Nutzungswahrscheinlichkeit möglicher Tageseinstände von Rothirschen abhängig von der Distanz zu Wegen für verschiedene Siedlungsdichten. Angegeben sind die transformierten Werte für den Siedlungsflächen-Anteil in der Umgebung (Spannbreite: 0-31%) und die Distanz zu den Wegen (Spannbreite: 0-355 m).

Gegenüber den Rothirschen in den Voralpen änderten die Rothirsche im Mittelland ihr Verhalten tagsüber also dahingehend, dass sie eher auch Standorte nutzten, die sich weniger weit im Waldesinnern oder gar im Offenland und ebenso näher zu Wegen befanden. Betrachtete man das Verhalten der Rothirsche noch allgemeiner, nämlich indem nicht Regionen verglichen wurden, sondern die Änderungen generell in Abhängigkeit der Siedlungsdichte evaluiert wurden, dann zeigte sich, dass Rothirsche in ihrer Wahl weniger darauf bedacht waren, sich möglichst tief im Waldesinnern und fernab von Wegen zurückzuziehen, je grösser der Siedlungsbereich in der Gegend war.

Habitatmodelle für das Mittelland

Basierend auf den verschiedenen Lebensraumparametern und den GPS-Daten der Rothirsche, welche für die Habitatwahl-Analysen zur Anwendung kamen, wurden Habitatmodelle erstellt, welche die Eignung des Lebensraums im Mittelland kartographisch visualisieren. Aufgrund der Tatsache, dass die Rothirsche ihren Lebensraum tageszeitlich sehr unterschiedlich nutzten, wurde jeweils ein Habitatmodell für den Tag und eines für die Nacht erstellt. Die bedeutenden tageszeitlichen Unterschiede im Raumnutzungsverhalten der Rothirsche, führten denn auch zu zwei sehr unterschiedlichen Karten. Wie in den Abbildungen 14 und 15 erkenntlich ist, beherbergt das Mittelland sowohl für die Einstandswahl am Tag, wenn sich die Rothirsche an sichtgeschützte Orte zurückziehen, wie auch in der Nacht, wenn sie mehrheitlich auf Nahrungssuche gehen, geeignete Habitate. Im Gegensatz zur Nacht, wo praktisch der gesamte Lebensraum ausser dem erweiterten Siedlungsbereich für die Nutzung durch Rothirsche in Frage kommt, sind die geeigneten Bereiche am Tag, jedoch weniger flächig vorhanden. Es zeigt sich demnach, dass tagsüber besonders gute Einstände in den Wäldern liegen. Aber, die Karte verdeutlicht ebenso, dass einigermaßen gute Flächen im offenen Landwirtschaftsgebiet existieren. Hierbei muss jedoch bedacht werden, dass dies nur unter der Annahme gilt, dass dort hochwüchsige landwirtschaftliche Kulturpflanzen angebaut werden. Ein geeigneter Lebensraum ist im Offenland tagsüber effektiv also nur gegeben, sofern dort Raps, Mais oder Sonnenblumenfelder vorhanden sind, in welche sich die Rothirsche zurückziehen können. Schliesslich wirken sich auch am Tag die Siedlungsbereiche negativ auf die Eignung als Rothirsch-Lebensraum aus.

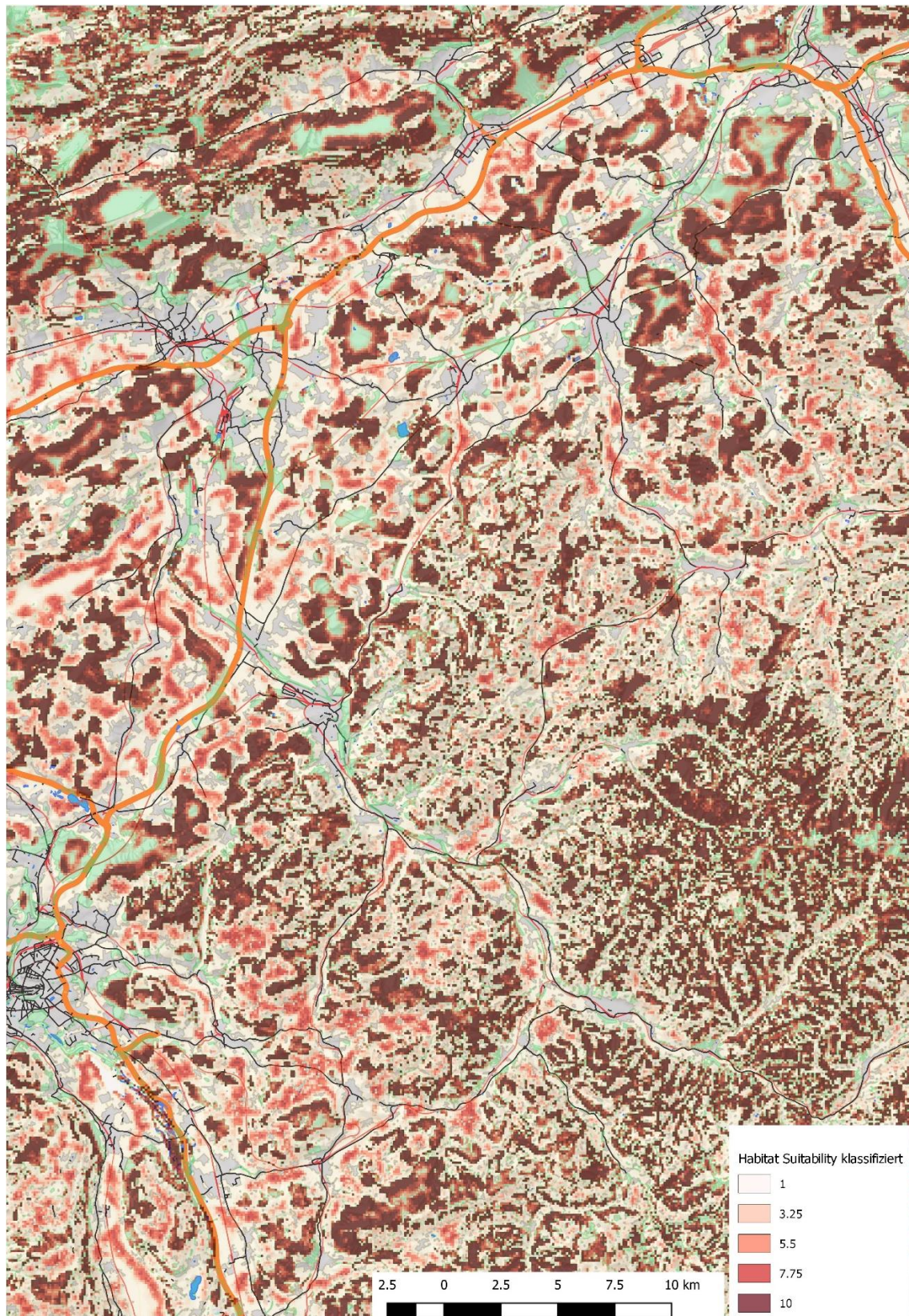


Abb. 14. Kartographische Darstellung der Lebensraum-Eignung für den Rothirsch modelliert basierend auf der Habitatwahl der GPS-besenderten Rothirsche. Das Modell zeigt die Eignung des Habitats für den Rothirsch während des Tages. Je höher der Wert, desto grösser die Wahrscheinlichkeit, dass der Standort von einem Rothirsch als Aufenthaltsort genutzt wird. (Kartengrundlage © Swisstopo)

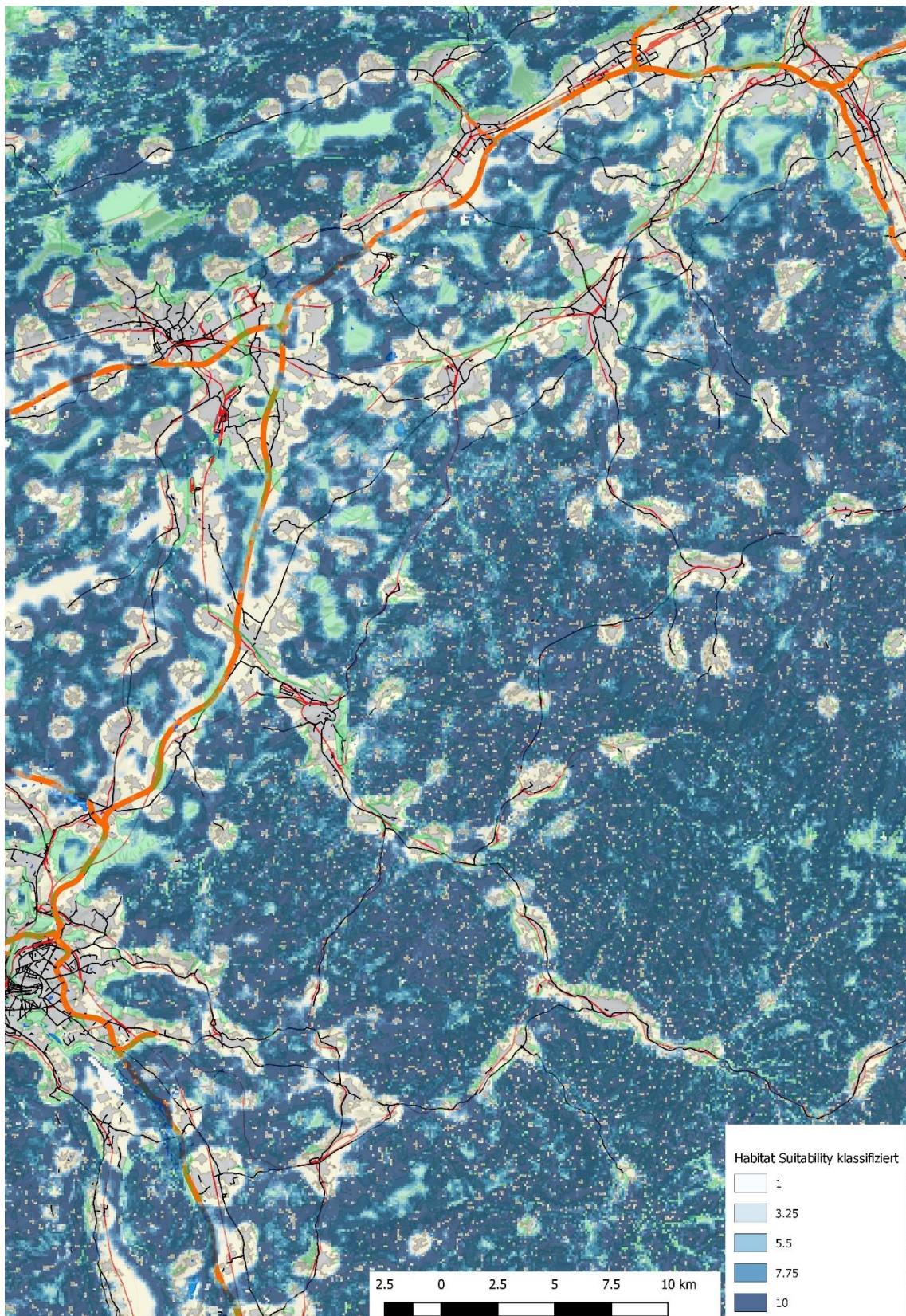


Abb. 15. Kartographische Darstellung der Lebensraum-Eignung für den Rothirsch modelliert basierend auf der Habitatwahl der GPS-besenderten Rothirsche. Das Modell zeigt die Eignung des Habitats für den Rothirsch während der Nacht. Je höher der Wert, desto grösser die Wahrscheinlichkeit, dass der Standort von einem Rothirsch als Aufenthaltsort genutzt wird. (Kartengrundlage © Swisstopo)

5. Diskussion

Habitatwahl

Für den Rothirsch sind Sicherheit und Nahrungsverfügbarkeit für die Wahl ihrer Aufenthaltsorte zwei wesentliche Faktoren (Godvik et al. 2009). So verweisen diverse Studien darauf, dass Rothirsche in von Menschen genutzten Gebieten tagsüber in erster Linie Zuflucht vor menschlichen Störungen suchen und ihre Nahrungsaufnahme zusehends in die Nachtstunden verlegen, während dies in ungestörten Bereichen anders ist (Georgii 1981; Haller 2002). Vor diesem Hintergrund sind ebenfalls die beobachteten Erkenntnisse der vorliegenden Analysen zu betrachten.

Die eingehende Analyse der Aufenthaltsorte GPS-besenderter Rothirsche zeigte, dass dem Wald ungeachtet der Region (Voralpen / Mittelland) bei der Einstandswahl am Tag, wenn der Rothirsch generell versucht, Begegnungen mit dem Menschen zu vermeiden, grundsätzlich eine grosse Bedeutung zukam. Dies entspricht ebenfalls den Erfahrungen aus anderen Populationen, in welchen der Wald und das Offenland den Lebensraum der Rothirsche prägen (Godvik et al. 2009; Zweifel-Schielly et al. 2009). Allerdings existierten je nach Jahreszeit offensichtlich ganz wesentliche Unterschiede zwischen Individuen. Besonders überraschend ist diesbezüglich die Tatsache, dass sich Rothirsche im Mittelland auch tagsüber ausserhalb des Waldes aufhalten konnten. Nämlich dann, wenn in der Region hochwüchsige landwirtschaftliche Kulturf Flächen vorhanden waren. So ist von drei der GPS-besenderten Mittelland-Rothirsche bekannt, dass sie während des Sommers bis spät in den Herbst hinein während mehrerer Tage bis Monate Zuflucht in Raps-, Mais- und Sonnenblumenfeldern gesucht haben. Wenn auch Berichte über die Nutzung landwirtschaftlicher Flächen durch Rothirsche in der Literatur existieren (z.B. Szemethy et al. 2003), so rechnete man in der Schweiz bis anhin nicht damit, dass Rothirsche gar über Wochen und Monate dem Wald fern bleiben könnten.

Für eine künftige Wiederbesiedlung des schweizerischen Mittellandes sind die aktuellen Erkenntnisse von grosser Bedeutung. Denn damit wird nicht bloss die gängige Sicht auf den Rothirsch als stark an den Wald gebundene Art relativiert, sondern es stellt sich unmittelbar die Frage, ob für den Rothirsch geeignete Lebensräume im Mittelland nicht flächiger vorhanden sind, als das bisher angenommen worden ist (siehe unten).

Weiterführende Analysen im Rahmen dieser Studie zeigten auf, dass Rothirsche im Mittelland zudem auch mit menschlicher Präsenz anders umgehen als ihre Artgenossen in den Berggebieten. Aber entgegen den allgemeinen Erwartungen, dass Rothirsche im dicht-besiedelten Gebiet noch verstärkt darauf achten würden, dem Menschen grossräumig aus dem Weg zu gehen, wurde genau das Gegenteil beobachtet. Während nämlich Rothirsche in den Bergen relativ einheitlich Tageeseinstände bevorzugten, welche schwer zugänglich waren, weit entfernt von Wegen und tief im Waldesinnern lagen (Thiel et al. 2018), spielten diese Einflussfaktoren für Rothirsche im Mittelland keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Dies überrascht, zumal Rothirsche auch im Mittelland durchaus Waldstandorte hätten selektieren können, die diese Kombination besser erfüllt hätten, als die Standorte, welche letztlich genutzt wurden. Offenbar war es gar so, dass Rothirsche generell mit steigender Siedlungsdichte, zunehmend Standorte wählten, die sich näher an Wegen befanden. Damit zeichnet sich ab, dass Rothirsche, wenn sie in siedlungsnahen Gebieten vordrangen, einen Verhaltensswitch vollzogen. Sie suchten dann nicht mehr grossräumige Abgeschiedenheit. Vielmehr waren sie unter diesen Bedingungen darauf bedacht, kleinräumige Strukturen zu nutzen, die einen optimalen Sichtschutz boten (siehe dazu Hummel et al. 2014).

Derzeit ist unklar, welches die ursächlichen Gründe sind, dass Rothirsche ihr Verhalten im Mittelland bezogen auf die Standortwahl so dramatisch anpassen. Möglicherweise könnte die räumliche Verfügbarkeit geeigneter Kleinstrukturen, welche ausreichenden Sichtschutz bieten, wie Dickichte und Jungwuchsflächen im Wald (Hummel et al. 2014), dafür mitverantwortlich sein. Schliesslich weist eine Studie daraufhin, dass Rothirsche in ihren Bewegungen während der Nacht erheblich durch Weidezäune und die Immission von Kunstlicht beeinträchtigt wird (Signer et al. 2019). Inwiefern, dass Verhalten der Rothirsche im zentralen Schweizer Mittelland ebenfalls davon betroffen war, konnte im Rahmen der vorliegenden Studie nicht untersucht werden.

Wie dem auch sei, die vorliegende Studie zeigt letztlich eindrücklich auf, dass Rothirsche über eine besonders grosse Anpassungsfähigkeit verfügen. Diese erlaubt es ihnen, Lebensräume für sich zu erschliessen, die ansonsten kaum für einen dauerhaften Verbleib geeignet wären.

Versucht man die beobachteten Verhaltensmuster zu typisieren, so könnte man derzeit hinsichtlich der Nutzung des Walds respektive des Offenlands als Tageseinstand rund vier verschiedene Rothirsch-Verhaltenstypen beschreiben:

- Haupt-Typ: Die Rothirsche halten sich tagsüber im Wald auf. Nachts treten sie aufs Offenland aus, um dort auf Nahrungssuche zu gehen. Die Rothirsche bewegen sich relativ grossflächig. Sie zeigen tagsüber eine klare Selektion für bewaldete Standorte und eine Meidung offener Flächen. Dieser Typ konnte saisonal bis ganzjährig bei vielen Mittelland- und Voralpen-Rothirsche beobachtet werden.
- Alternativer Typ 1: Auch diese Rothirsche bleiben tagsüber im Wald, und suchen nachts das Offenland auf. Sie bewegen sich jedoch relativ kleinräumig, und ihr Lebensraum weist bereits einen sehr hohen Waldanteil auf. Deshalb zeigen sie tagsüber kaum oder nur eine geringe Selektion in Bezug auf die verfügbaren Wald- und Offenlandflächen. Zu den Vertretern dieses Typs konnten je nach Saison die Voralpen-Rothirsche Luna (Frühling, Sommer, Herbst) und Scotch (Frühling) gezählt werden.
- Alternativer Typ 2: Diese Rothirsche bewegen sich nur sehr kleinräumig. Sie bleiben tagsüber und auch nachts im Wald. Weil sich ihr Lebensraum daher fast ausschliesslich aus Wald zusammensetzt zeigen sie praktisch keine Selektion hinsichtlich bewaldeter und offener Flächen. Eine Vertreterin dieses Verhaltenstyps war Kaja (Sommer).
- Alternativer Typ 3: Diese Rothirsche verbleiben während dem Sommer bis in den Herbst hinein tagsüber im Offenland und suchen in hochwüchsigen landwirtschaftlichen Kulturen Deckung. In der Nacht ziehen sie zur Nahrungssuche über die Felder und Weiden. Die Rothirsche meiden den Wald in dieser Phase. Vertreter dieses Verhaltenstyps waren Wika und Joba, tagesweise auch Bajo.

Speziell in Bezug auf die menschliche Präsenz ergeben sich zwei Muster:

- Haupt-Typ: Die Rothirsche meiden Wege, Siedlungen und Gebiete mit hoher Störung tagsüber. Sie weichen diesen grossräumig aus. Besonders ausgeprägt ist dieses Verhalten im Herbst während der Jagd. Beinahe alle Voralpen-Rothirsche zeigten dieses Verhaltensmuster.
- Alternative Typen: Die Rothirsche schenken dem Abstand zu Wegen, Siedlungen und Störungen für die Wahl des Tageseinstands keine wesentliche Beachtung. Die genannten

Landschaftselemente werden nicht grossräumig gemieden. Im Gegenzug nutzen sie Kleinstrukturen mit gutem Sichtschutz als Deckung (z.B. Dickichte, Jungwuchsflächen). Diese Rothirsche vollziehen also einen Verhaltensswitch. Beobachtet wurden diese Muster vor allem bei den Mittelland-Rothirschen: Yano in Bezug auf Siedlungen, in Bezug auf Nutzung von Standorten in Nähe von Wegen und erhöhter Störungswahrscheinlichkeit alle Mittelland-Rothirsche ausser Sipe.

Gemessen an der nach wie vor kleinen Stichprobengrösse, erscheint wahrscheinlich, dass noch weitere Typen existieren können, die bis anhin nicht beobachtet wurden.

Habitatmodelle

In der vorliegenden Arbeit konnten schliesslich zwei empirische Lebensraum-Modelle für die Rothirsche im Mittelland berechnet werden. Sie zeichnen sich gegenüber bisherigen Modellen insbesondere dadurch aus, dass sie erstmals Daten von Rothirschen aus dicht-besiedelten Gebieten verwendeten. Dadurch ergeben sie ein deutlich realistischeres Bild der Lebensraum-Eignung für die Rothirsche.

Wie die kartographische Darstellung der Modelle erkennen lässt, wirken sich v.a. die Einstände während des Tages limitierend auf die Besiedlung des Lebensraums durch Rothirsche aus. In der Nacht findet der Rothirsch demnach im Mittelland, ausser in den Siedlungen, weitgehend überall geeigneten Lebensraum. Tagsüber sind diese Standorte weniger flächig vorhanden und jeweils an bestimmte Habitate geknüpft. Man sieht, dass tagsüber geeignete Lebensräume in den Wäldern liegen. Weil die zugrunde liegenden Datensätzen ebenfalls Rothirsche beinhalteten, welche sich während des Sommerhalbjahres tagsüber auch auf Landwirtschaftsflächen im Offenland aufhielten, erscheinen nun auch Offenland-Bereiche als geeignetes Habitat. Sofern an jenen Standorten hochwüchsige Kulturen, wie Raps, Mais oder Sonnenblumen angebaut werden, können diese in der Tat potenziellen Lebensraum für Rothirsche darstellen.

Basierend auf den ersten aktuellen Habitatmodellen wird ersichtlich, dass geeigneter Lebensraum für Rothirsche wohl in weiten Teilen des schweizerischen Mittellands vorhanden sein könnte. Aufgrund der noch eingeschränkten Datengrundlage (Stichprobe, GIS-Grundlagendaten) sind die Modelle jedoch noch nicht abschliessend.

Fazit

Die Studie konnte nachweisen, dass unter den Rothirschen im Mittelland im Vergleich zu jenen in den Voralpen mit Blick auf ihre Habitatwahl eine grosse Spannweite an individuellen Mustern besteht. In ihrer Gesamtheit widerspiegeln sie das vorhandene Potenzial der Rothirsche sich verschiedensten Situationen und Lebensbedingungen anzupassen. Besonders erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang die Feststellung, wonach sie die Gefahr von Menschen entdeckt zu werden, nicht auf dieselbe Weise minimieren, wie ihre Artgenossen in den Berggebieten. So weichen sie Menschen nicht mehr grossräumig aus, indem sie abgelegene, schwer zugängliche Standorte aufsuchen (Thiel et al. 2018), sondern vielmehr indem sie kleinräumig Strukturen nutzen, die ihnen einen guten Sichtschutz bieten (Hummel et al. 2014). Dabei können die Rothirsche den Tag durchaus in unmittelbarer Nähe zu Siedlungen und Wegen verbringen. Besonders speziell ist, dass manche Rothirsche während dem Sommer bis in den Herbst hinein dem Wald gänzlich fernbleiben, diesen

teils gar meiden. Hierzu nutzen sie hochwüchsige landwirtschaftliche Kulturen, wie Raps und Mais, um sich darin zu verstecken. Die Rothirsche vollführen im Mittelland also einen eigentlichen Verhaltensswitch, was sie gegenüber ihren Artgenossen in den Bergen in ihrem Verhalten markant unterscheidet.

Nimmt man die grosse Spannweite an beobachteten Habitatwahl-Mustern als Grundlage, so wird ersichtlich, dass sich im schweizerischen Mittelland praktisch überall einigermaßen gut geeigneten Lebensraum finden lässt. An Orten, wo während des Sommerhalbjahres hochwüchsige Kulturen wie Mais und Raps angebaut werden, kann sich der Rothirsch tagsüber auch ausserhalb des Walds niederlassen. Während der Nacht steht ihm praktisch der gesamte Lebensraum ausserhalb der Siedlungsgebiete zur Verfügung.

Unklar ist indes noch, welche Faktoren auf kleinräumiger Ebene letztlich dazu beitragen, dass bestimmte Einstände zum Beispiel als Tageslager aufgesucht werden, während andere nicht genutzt werden. In diesem Zusammenhang könnte der räumlichen Verteilung geeigneter Kleinstrukturen (wie Dickichte und Jungwuchsflächen), die einen besonders guten Sichtschutz bieten (Hummel et al. 2014), eine besondere Bedeutung zukommen. Schliesslich deuten neueste Ergebnisse aus der Genferseeregion daraufhin, dass Weidezäune die Bewegungen der Rothirsche während der Nacht lokal massiv beeinträchtigen können, wie auch das Vorhandensein künstlicher Licht-Immission (Signer et al. 2019).

Auch wenn noch weiterer Klärungsbedarf hinsichtlich der Habitatwahl der Rothirsche im dicht-besiedelten Mittelland besteht, so lassen die Erkenntnisse der vorliegenden Studie dennoch vermuten, dass diese Tierart, sofern man sie lässt, dereinst weite Teile des schweizerischen Mittellands zurückerobern dürfte. Die aktuellen Habitatmodelle weisen demnach auch in diesen Lebensräumen geeignete Habitate für die Rothirsche aus.

Um das Auftreten und die Lebensraumansprüche der Rothirsche in der stark vom Menschen geprägten Landschaft im Schweizer Mittelland besser zu verstehen und geeignete Management-Massnahmen ableiten zu können, bedarf es zweifellos weiterführender Arbeiten. Unter der Federführung des Bundesamtes für Umwelt BAFU sollen daher in naher Zukunft die Arbeiten zum Rothirsch im Mittelland weitergeführt werden. Ein entsprechendes Vorprojekt wurde bereits lanciert (Signer et al. 2019).

6. Literatur

- Aebischer NJ, Robertson PA, Kenward RE (1993) Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74:1313–1325.
- Allen AM, Månsson J, Jarnemo A, Bunnefeld N (2014) The impacts of landscape structure on the winter movements and habitat selection of female red deer. *European Journal of Wildlife Research* 60:411–421.
- Baumann M, Imesch N (2010) Jagdplanung bei Reh, Gämse und Rothirsch. In: Bundesamt für Umwelt BAFU (ed) *Wald und Wild - Grundlagen für die Praxis*. pp 123–166
- Baumann M, Muggli J, Thiel D, et al (2012) *Jagen in der Schweiz. Auf dem Weg zur Jagdprüfung*. Salm Verlag, Wohlen/Bern
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516–519.
- Calenge C (2011) Exploratory analysis of the habitat selection by the wildlife in R: the adehabitatHS package.
- Calenge C, Dufour AB, Maillard D (2005) K-select analysis: A new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186:143–153.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) *Red deer. Behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago Press, Chicago
- Georgii B (1981) Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia* 49:127–136.
- Georgii B (1980) Home range patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia* 47:278–285.
- Godvik IMR, Loe LE, Vik JO, et al (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90:699–710.
- Haller H (2002) *Der Rothirsch im Schweizerischen Nationalpark und dessen Umgebung. Eine alpine Population von Cervus elaphus zeitlich und räumlich dokumentiert.*, 91st edn. SANW, Zerne
- Hummel S, Boldt A, Bieri Willisch K, Willisch C (2014) Der Rothirsch kehrt ins Mittelland zurück – Charakterisierung von Tageslagern im Sommereinstandsgebiet. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern* 71:147–169.
- Jayakody S, Sibbald AM, Gordon IJ, Lambin X (2008) Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology* 14:81–91.
- Jayakody S, Sibbald AM, Mayes RW, et al (2011) Effects of human disturbance on the diet composition of wild red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Wildlife Research* 57:939–948.
- Jeppesen JL (1987) Impact of human disturbance on home range, movements and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a danish environment. Game Biology Station, Kalø, DK-8410 Rønde, Denmark
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, et al (2002) *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Mattioli L (2011) Family Cervidae (Deer). In: Wilson DE, Mittermeier RA (eds) *Handbook of the mammals of the world. Vol. 2. Hoofed mammals*. Lynx Edicions, Barcelona,
- Odermatt O, Rüegg D (2010) Hirsch von Anfang an bejagen. *Wald und Holz* 7:29–31.
- Pérez-Espona S, Pérez-Barbería FJ, Mcleod JE, et al (2008) Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology* 17:981–996.
- Reimoser F, Duscher T, Duscher A, et al (2015) Rothirsch im Rätikon. Drei Länder, drei Jagdsysteme, eine Wildart. *Ergebnisse der Rotwildmarkierung im Dreiländereck Vorarlberg, Fürstentum Liechtenstein, Kanton Graubünden*.
- Righetti A (1995) *Cervus elaphus*. In: Hausser J (ed) *Säugetiere der Schweiz. Verbreitung, Biologie, Ökologie*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp 433–439
- Righetti A, Huber W (1983) Ausrottung und Wiedereinwaderung des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im Kanton Bern (Schweiz). *Revue suisse Zool* 90:863–870.

- Ruhlé C, Juesy P (2006) Rothirschkonzept 2006 des Kantons Bern.
- Ryser A, Scholl M, Zwahlen M, et al (2005) A remote-controlled teleinjection system for the low-stress capture of large mammals. *Wildlife Society Bulletin* 33:721–730.
- Sibbald AM, Hooper RJ, McLeod JE, Gordon IJ (2011) Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research* 57:817–825.
- Signer C, Fischer C, Willisch C (2019) Rothirsch im Schweizer Mittelland – Vorstudie zur Aufgleisung eines umfassenden Forschungsprogramms. Erstellt im Auftrag des Bundesamts für Umwelt BAFU.
- Stache A, Löttker P, Heurich M (2012) Red deer telemetry: Dependency of the position acquisition rate and accuracy of GPS collars on the structure of a temperate forest dominated by European beech. *Silva Gabreta* 18:35–48.
- Szemethy L, Mátrai K, Katona K, Orosz S (2003) Seasonal home range shift of red deer hinds, *Cervus elaphus*: Are there feeding reasons? *Folia Zoologica* 52:249–258.
- Thiel D, Signer C, Graf RF, et al (2018) Rothirsch in der Ostschweiz. Abschlussbericht des interkantonalen Forschungsprojekts in der Ostschweiz der Jahre 2014–2017. St. Gallen
- Walter WD, Fischer JW (2016) *Manual of Applied Spatial Ecology*. Pennsylvania
- Willisch C (2016a) Rothirsche im Mittelland – eine Rückkehr mit Überraschungen. *FaunaFocus* 25:1–12.
- Willisch C (2016b) Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland. Tätigkeitsbericht 2016. Bericht zuhanden BAFU & Kanton Solothurn. FIWI, Bern
- Willisch C (2017) Habitatwahl der Rothirsche im Mittelland. Tätigkeitsbericht 2017. Bericht zuhanden BAFU & Kanton Solothurn. FIWI, Bern
- Willisch C, Bieri Willisch K, Magun B, Boldt (2015) Ökologie und Verhalten des Rothirsches im Schweizer Mittelland. Schlussbericht 2015. FaunAlpin, Bern
- Willisch C, Boldt A, Bieri K, Hummel S (2013) Ökologie und Verhalten des Rothirsches im Schweizer Mittelland. Zwischenbericht 2013. Zwischenbericht zuhanden Bundesamt für Umwelt (BAFU), Jagdinspektorat des Kantons Bern, Abteilung Jagd & Fischerei des Kantons Solothurn. FaunAlpin, Bern
- Willisch C, Marreros N, Bieri K (2011a) Interkantonales Rothirsch-Projekt FR-BE-VD. Teilbericht 1: Einfang und Besenderung der Rothirsche. Bericht zuhanden der Kantone Fribourg, Bern & Vaud und des Bundesamtes für Umwelt (BAFU). FaunAlpin, Bern
- Willisch C, Marreros N, Bieri K, Boldt A (2011b) Rothirschförderung im Jurabogen mittels Übersiedlungen an der A1. Schlussbericht zuhanden des Bundesamtes für Umwelt (BAFU). FaunAlpin, Bern
- Willisch C, Marreros N, Schaufelberger L, Pisano S (2019) Austausch von Rothirschen zwischen den Voralpen und dem Mittelland. Schlussbericht. Erstellt im Auftrag des Kantons Bern. FIWI, Bern
- Zweifel-Schielly B, Kreuzer M, Ewald KC, Suter W (2009) Habitat selection by an Alpine ungulate: The significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography* 32:103–113.

7. Anhang

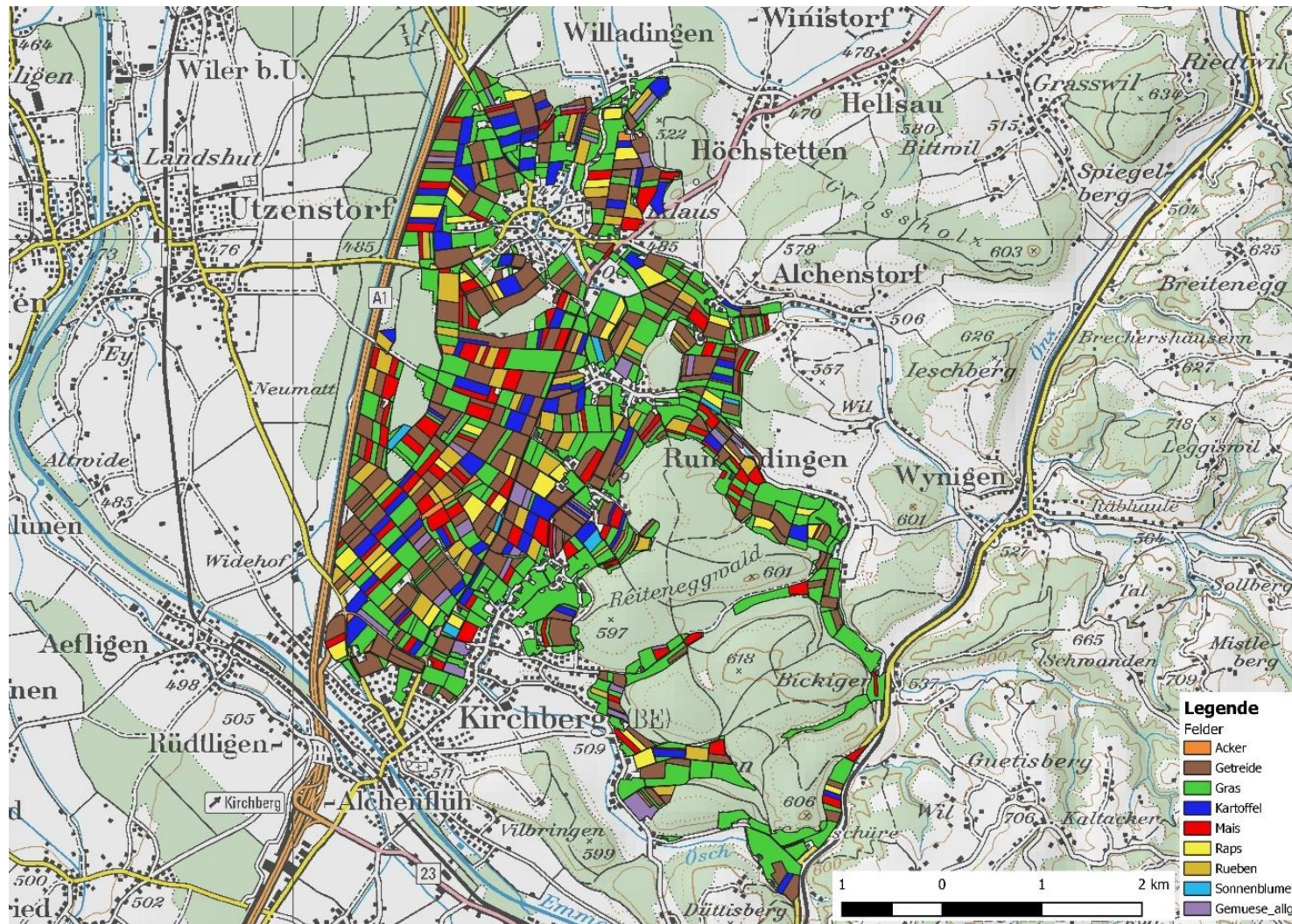


Abb. A1. Kartierte Offenlandbereiche im Lebensraum von Joba im Jahr 2016. (Kartengrundlage © Swisstopo)

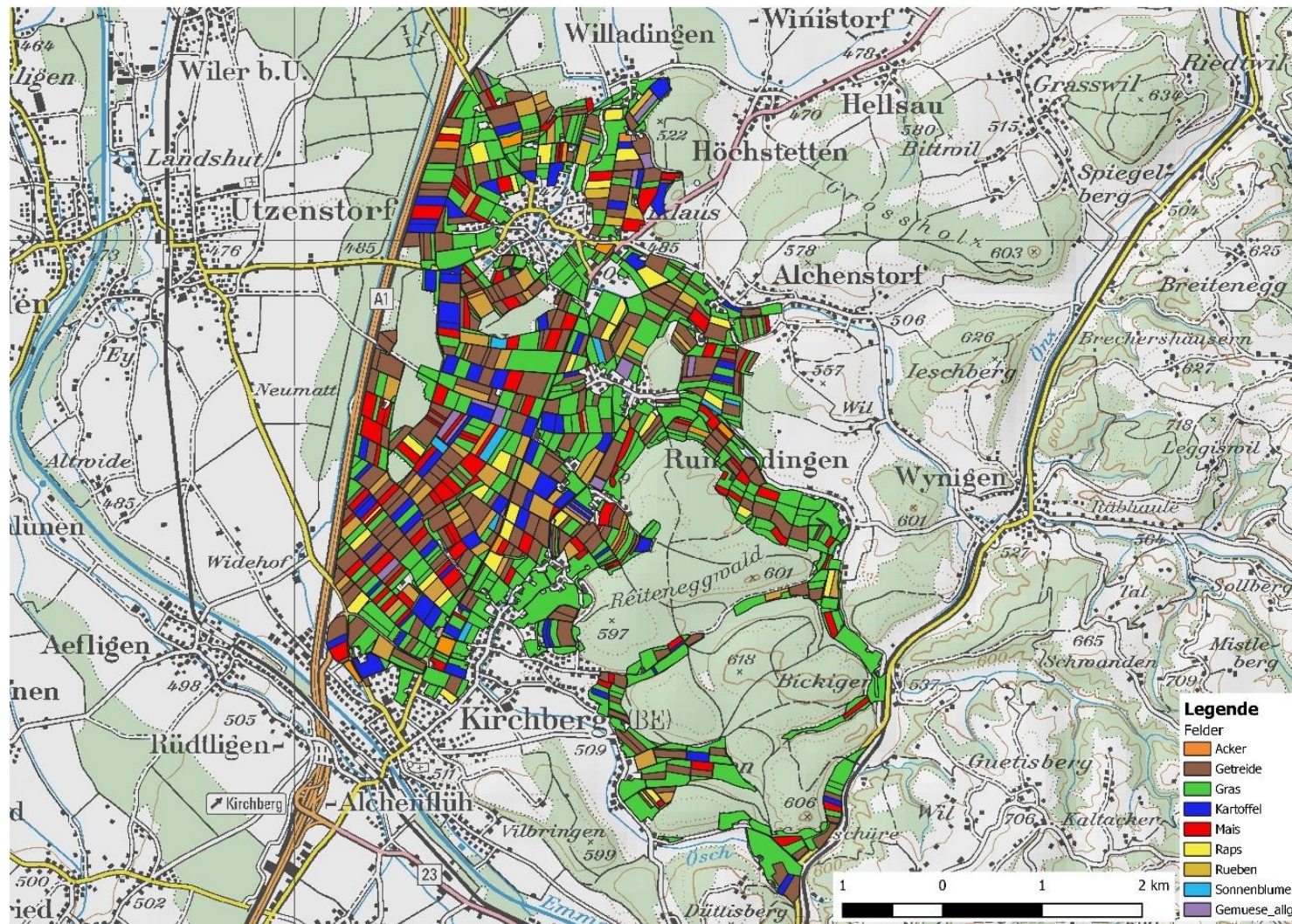


Abb. A2. Kartierte Offenlandbereiche im Lebensraum von Joba im Jahr 2017. (Kartengrundlage © Swisstopo)

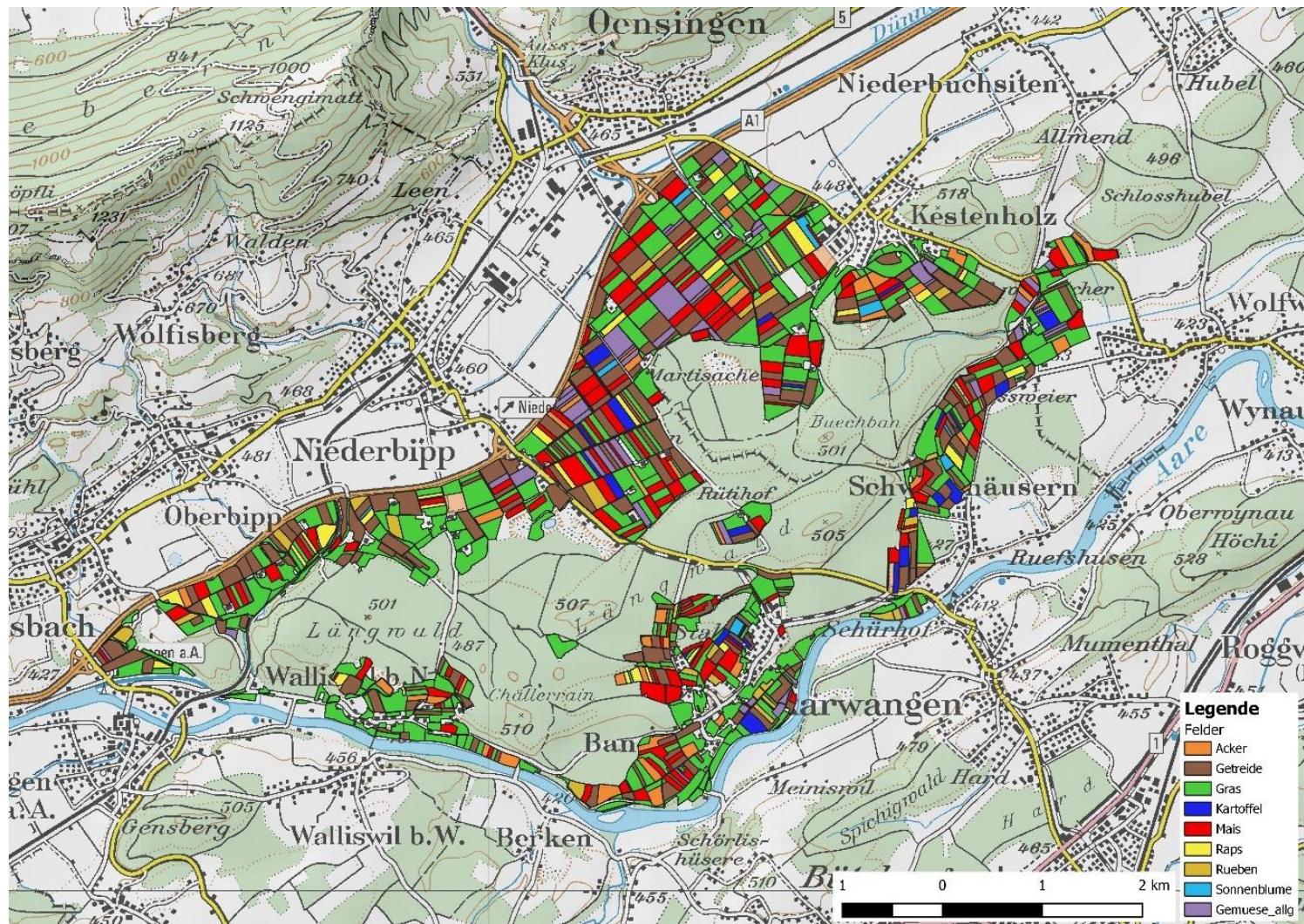


Abb. A3. Kartierte Offenlandbereiche im Lebensraum von Bajo im Jahr 2016. (Kartengrundlage © Swisstopo)

Tab. A4. Durchschnittlicher Flächenanteil (MW \pm SD) am verfügbaren Habitat und durchschnittlicher Anteil der Lokalisationen (MW \pm SD) pro Individuum im jeweiligen Habitat während des Tages für die Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen.

		Offenland	Wald	Siedlung	Fels	Gewässer
Mittelland	verfügbar	0.53 \pm 0.05	0.39 \pm 0.06	0.08 \pm 0.03	0.00 \pm 0.01	0.00 \pm 0.00
	genutzt	0.14 \pm 0.22	0.86 \pm 0.22	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
Voralpen	verfügbar	0.46 \pm 0.15	0.47 \pm 0.17	0.01 \pm 0.01	0.06 \pm 0.03	0.00 \pm 0.00
	genutzt	0.11 \pm 0.04	0.88 \pm 0.04	0.00 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	0.00 \pm 0.00

Tab. A5. Durchschnittlicher Flächenanteil (MW \pm SD) am verfügbaren Habitat und durchschnittlicher Anteil der Lokalisationen (MW \pm SD) pro Individuum im jeweiligen Habitat während der Nacht für die Rothirsche im Mittelland und in den Voralpen.

		Offenland	Wald	Siedlung	Fels	Gewässer
Mittelland	verfügbar	0.54 \pm 0.06	0.39 \pm 0.09	0.05 \pm 0.04	0.03 \pm 0.03	0.00 \pm 0.00
	genutzt	0.45 \pm 0.16	0.53 \pm 0.17	0.00 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	0.00 \pm 0.00
Voralpen	verfügbar	0.49 \pm 0.14	0.44 \pm 0.15	0.04 \pm 0.04	0.04 \pm 0.03	0.00 \pm 0.00
	genutzt	0.49 \pm 0.13	0.50 \pm 0.13	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.01	0.00 \pm 0.00