

# Ausbreitungsmuster von Braunbären in den Ostalpen



Dissertation

von Felix Knauer

Oktober 2000

Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement

Fachgebiet für Wildbiologie und Wildtiermanagement

Technische Universität München

Betreuer: Prof. Dr. Wolfgang Schröder

# Ausbreitungsmuster von Braunbären in den Ostalpen

Dissertation

von Felix Knauer

Oktober 2000

Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement

Fachgebiet für Wildbiologie und Wildtiermanagement

Technische Universität München

Betreuer: Prof. Dr. Wolfgang Schröder

# 1 Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>INHALTSVERZEICHNIS</b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>VORBEMERKUNG</b> .....	<b>3</b>
2.1	ORGANISATION – DAS PROJEKT “MEDVED” .....	3
2.1.1	Zeitlicher Ablauf.....	3
2.1.2	Zielsetzung und Fragestellung.....	4
2.2	AUFBAU DER ARBEIT .....	5
2.3	DANKSAGUNG .....	6
<b>3</b>	<b>ALLGEMEINE EINLEITUNG</b> .....	<b>7</b>
<b>4</b>	<b>UNTERSUCHUNGSGEBIET</b> .....	<b>11</b>
4.1	SLOWENIEN .....	11
4.1.1	Lage .....	11
4.1.2	Geologie und Klima.....	12
4.1.3	Forstwirtschaft .....	12
4.1.4	Jagdsystem .....	14
4.2	OSTALPEN .....	15
4.2.1	Abgrenzung und Naturraum.....	15
4.2.2	Barrieren.....	17
<b>5</b>	<b>HABITAT- UND AUSBREITUNGSMODELL FÜR BÄREN IN DEN OSTALPEN</b> .....	<b>19</b>
5.1	EINLEITUNG.....	19
5.2	MATERIAL UND METHODEN .....	21
5.2.1	Datengrundlage.....	21
5.2.2	Analysemethoden.....	23
5.3	ERGEBNISSE .....	30
5.3.1	Habitatmodell.....	30
5.3.2	Ausbreitung und Korridore .....	36
5.4	DISKUSSION.....	39
5.4.1	Habitatmodell.....	39
5.4.2	Ausbreitung und Korridore .....	41
<b>6</b>	<b>RÄUMLICHE BEWEGUNGSMUSTER VON DISPERGIERENDEN BÄREN</b> .....	<b>42</b>
6.1	EINLEITUNG.....	42
6.2	METHODEN .....	44
6.2.1	Datengrundlage.....	44
6.2.2	Analysemethoden.....	44
6.3	ERGEBNISSE .....	50
6.3.1	Distanzen.....	50
6.3.2	Richtungen .....	53
6.4	DISKUSSION.....	55
6.5	ANHANG.....	58
<b>7</b>	<b>SIMULATION DER AUSBREITUNG</b> .....	<b>60</b>
7.1	EINLEITUNG.....	60
7.2	METHODEN .....	62
7.2.1	Modellbeschreibung.....	62
7.2.2	Anpassung der Parameter.....	63
7.2.3	Ausbreitung .....	64
7.2.4	Räumliche Analysen.....	67
7.3	ERGEBNISSE .....	68
7.3.1	Ausbreitung .....	68
7.3.2	Räumliche Analysen.....	75
7.4	DISKUSSION.....	78
7.4.1	Ausbreitung .....	78
7.4.2	Räumliche Analysen.....	79

<b>8</b>	<b>ALLGEMEINE DISKUSSION.....</b>	<b>80</b>
8.1	ZUSAMMENFASSEDE DISKUSSION.....	80
8.2	IMPLIKATIONEN FÜR DEN BÄRENSCHUTZ.....	81
8.3	AUSBLICK .....	83
<b>9</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG.....</b>	<b>85</b>
<b>10</b>	<b>LITERATUR.....</b>	<b>88</b>

## 2 Vorbemerkung

### 2.1 Organisation – das Projekt “Medved”<sup>1</sup>

#### 2.1.1 Zeitlicher Ablauf

Auf einem Treffen in Ossiach, Kärnten, wurde 1991 von Prof. Dr. Hartmut Gossow, Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft der Universität für Bodenkultur Wien, und Prof. Dr. Miha Adamic, Biotechnische Fakultät der Universität in Ljubljana, die Idee geboren, die Ausbreitung der Bären in Richtung Österreich wissenschaftlich zu untersuchen. Das war der Anfang von Projekt “Medved”.

Im Frühjahr 1993 wurde mit den Feldarbeiten begonnen. Inzwischen war der slowenische Jagdverband mit seinem Generalsekretär Dipl. Ing. Blaz Krze als dritter Kooperationspartner gewonnen worden. Etwas später kam dann noch die Wildbiologische Gesellschaft München mit Prof. Dr. Wolfgang Schröder als vierter Partner dazu. In dieser Konstellation lief das Projekt bis Ende 1997, als die Biotechnische Fakultät aus der Kooperation ausstieg, so daß die übrigen drei Partner das Projekt bis zu seinem Abschluß im Oktober 2000 allein weiterführten.

Die Feldarbeiten wurden im wesentlichen von Petra Kaczensky, Thomas Huber und mir durchgeführt. Thomas Huber hatte allerdings daheim den Bergbauernhof seiner Eltern übernommen, so daß er in den letzten Jahren kaum noch zur Verfügung stand. Petra Kaczensky hatte die organisatorische Verantwortung. Uns stand in der meisten Zeit jeweils ein slowenischer Feldassistent zur Seite, der uns nicht nur bei Sprachproblemen half, sondern ebenso beim Bärenfang und der Datenerhebung. Daneben half uns noch eine Vielzahl von Praktikanten aus mindestens sechs Ländern bei den Feldarbeiten. Vier Studenten fertigten im Rahmen dieses Projekts ihre Diplomarbeiten an.

1993 waren die Finanzmittel relativ knapp und aufgrund von Verzögerungen am Anfang konnten wir erst sehr spät mit den ersten Feldarbeiten anfangen. In Projekten, deren Datenerhebung hauptsächlich auf Radiotelemetrie beruhen, beginnt dies meist mit dem Fang der Tiere. So auch bei uns: wir begannen erst im Mai mit dem Fang und konnten noch drei Jährlinge fangen, von denen wir einen mit einem Telemetriesender ausstatteten. Die Jahre '94 und '95 liefen dann deutlich erfolgreicher, vor allem was den Fang von erwachsenen Tieren anging.

In den Jahren 1993-95 kam der Großteil des Geldes vom österreichischen Wissenschaftsministerium. 1996 entstand dann eine Lücke in der Finanzierung, bis im Herbst 1996 die Fortsetzung durch den österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und den Stifterverband für die deutsche Wissenschaft sichergestellt war. Im Frühjahr und Sommer 1996 fanden deshalb praktisch keine Feldarbeiten statt.

In den Jahren '97 und '98 waren wir in der Datenerhebung am erfolgreichsten. Einerseits hatte sich die Zusammenarbeit mit den lokalen Jägern sehr gut eingespielt, andererseits hatten wir natürlich auch wesentlich mehr Erfahrung, was die Feldarbeiten deutlich erleichterte. Im Herbst '98 begann dann fast zwei Jahre Auswertung. Im September 2000 gaben wir den Schlußbericht des Projekts “Medved” ab.

---

<sup>1</sup> slowenisch für “Bär”

### 2.1.2 Zielsetzung und Fragestellung

Das Projekt hatte zum Ziel, das Zusammenleben von Mensch und Braunbär in einem fragmentierten und zersiedelten Gebiet in Slowenien zu untersuchen, um damit Rückschlüsse auf die Eignung des Lebensraums in Österreich und mögliche Probleme im Zusammenleben mit Braunbären ziehen zu können. Dabei interessierten besonders vier Punkte:

- Der Einfluß menschlicher Präsenz und Landnutzung auf Habitatnutzung und Aktivität der einzelnen Bären.
- Die Rolle der Autobahn Ljubljana-Razdrto als Barriere auf die lokale Bärenpopulation.
- Die Einstellung verschiedener Interessensgruppen zu Bären und zum Bärenmanagement in Slowenien.
- Dispersal- und Ausbreitungsmuster dieser Bärenpopulation und eine Abschätzung für die gesamten Ostalpen.

Die ersten drei Bereiche wurden durch die Dissertation von Petra Kaczensky (Kaczensky 2000 i.V.) und vier Diplomarbeiten (Bürglin 1995, Wagner 1998, Große 1999, Petram 1999) abgedeckt, das vierte Thema behandle ich in der vorliegenden Arbeit.

Konzeption und Auswertung der Daten für die Dissertationen von Petra Kaczensky und mir lagen jeweils bei den Bearbeitern, die Datenerhebung erfolgte gemeinsam. Die fachliche Betreuung der Diplomarbeiten wurde durch uns und Wolf Schröder durchgeführt.

Die Waldkartierung für die gesamten Ostalpen mit Hilfe von Satellitenbildern und die zum Schluß durchgeführten Analysen der Simulationen lagen außerhalb von Projekt "Medved".

## 2.2 Aufbau der Arbeit

In dieser Arbeit weiche ich teilweise von der üblichen Struktur ab. Die Gründe dafür sind: Die Dissertation fußt auf drei ganz unterschiedlichen methodischen Ansätzen, wobei der dritte (Kapitel 6. Simulation der Ausbreitung) auf die beiden ersten Bausteine aufbaut (Kapitel 4. Habitatmodell und Ausbreitung, Kapitel 5. Räumliche Bewegungsmuster). Damit wird die Verständlichkeit deutlich erhöht. Die vorliegende Struktur ist ebenso schon auf die Veröffentlichung in wissenschaftlichen Zeitschriften ausgelegt.

Dieses Kapitel bringt Hintergrundinformationen über die Entstehung dieser Arbeit. In einem ersten Teil stelle ich das Projekt, in dem ich diese Dissertation durchgeführt habe, vor. Dann erkläre ich den Aufbau dieser Arbeit und schließe mit der Danksagung.

Das Kapitel 2. Allgemeine Einleitung bringt eine allgemeine Einführung in das Thema und stellt vor allem die Relevanz der bearbeiteten Fragestellung dar. Eine erste Literaturübersicht soll dem Leser einen Überblick über den Stand der Forschung verschaffen. Ich stelle kurz die methodischen Ansätze vor und begründe sie. Ich schließe mit der Quintessenz der Ergebnisse und den daraus abgeleiteten Empfehlungen für den Bärenschutz in den Ostalpen.

Im Kapitel 3. Untersuchungsgebiet gebe ich einen Überblick über die Landschaft in Slowenien und den Ostalpen. Dabei lege ich den Schwerpunkt auf jene Eigenschaften, die für das Verständnis dieser Arbeit besonders von Bedeutung sind.

Im Kapitel 4. Habitatmodell und Ausbreitung der Braunbären in die Ostalpen untersuche ich die Habitatansprüche der Bären und versuche, Unterschiede zwischen Dispersern und residenten (standorttreuen) Bären zu finden. Darauf aufbauend entwickle ich ein Habitatmodell für die gesamten Ostalpen.

Parallel dazu untersuche ich im Kapitel 5. Räumliche Bewegungsmuster die Bewegungsmuster der Bären im Raum, vornehmlich mit der Frage, ob Disperser gerichtet abwandern. Dieser Ansatz ist völlig unabhängig von der vorhandenen Landschaft und damit der Habitateignung.

Schließlich fasse ich im Kapitel 6. Simulation der Ausbreitung die Ergebnisse der ersten beiden Analysen zusammen, indem ich mit Hilfe eines auf dieser Basis konzipierten Simulationsmodells die Ergebnisse der räumlichen Analysen nun in der tatsächlichen Landschaft teste und daraus eine wahrscheinliche Ausbreitung in die Alpen ableite.

Die Kapitel 4–6 enthalten jeweils eine spezifische Einleitung, Methoden, Ergebnisse und wieder eine spezifische Diskussion. Dadurch, daß diese Kapitel in sich abgeschlossen sind, gewinnen sie deutlich an Verständlichkeit. Die Alternative, zumindest in den Methoden und Ergebnissen immer zu trennen, wirkt irritierend und der Leser ist unnötig gefordert. Erst würden dann die Methoden der Habitatanalysen, dann der räumlichen Analysen und zuletzt für die Modellierung kommen, und das gleiche für die Ergebnisse. Mit den in sich abgeschlossenen Kapiteln ist es viel leichter, den Überblick zu behalten.

An diese drei Kapitel anschließend folgt ein ausführliches Diskussionskapitel mit einer zusammenfassenden Diskussion und Empfehlungen für den Schutz der Bären im Ostalpenraum. Eine Zusammenfassung und die Literaturübersicht schließen diese Dissertation ab.

### 2.3 Danksagung

Diese Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Unterstützung vieler Menschen. Ganz besonders möchte ich mich bei folgenden Personen bedanken:

- vor allem bei Petra Kaczensky, ohne ihr Engagement und ihre Fachkenntnisse wäre nicht nur die Durchführung des Projektes unmöglich gewesen, ihre Kommentare und Anregungen waren auch ein wichtiger Input in diese Arbeit.
- Helmut Küchenhoff vom Statistischen Beratungslabor der Universität München betreute mich bei den statistischen Analysen. Thorsten Wiegand vom Umweltforschungszentrum (UFZ) in Leipzig, Abteilung Systemanalyse, erstellte das hier verwendete Simulationsmodell. Eloy Revilla vom UFZ brachte mir die entscheidende Unterstützung bei der Berechnung der Abweichwinkel. Ilse Storch, Wildbiologische Gesellschaft München, machte wichtige Anmerkungen zum Manuskript.
- Gerhard Schwab, Monika Kern und Daniel Steuer halfen mir bei den GIS-Arbeiten. Ilka Reinhard führte die visuelle Interpretation der Satellitenbilder durch.
- Thomas Huber, Chris Walzer, Jörg Rauer, Bernhard Gutleb und viele andere brachten immer wieder wichtige Anregungen und Kritikpunkte in Gesprächen und Diskussionen.
- Ohne den begeisterten Einsatz unseren slowenischen Feldassistenten Marko Jonozovic, Matjaz Prosen und Mateja Blazic, den Diplomanden und den vielen Praktikanten hätte sich die Datenaufnahme nicht realisieren lassen.
- Bei den slowenischen Jägern möchte ich mich bedanken für die gute Zusammenarbeit und die Erlaubnis, in ihren Revieren die Bären fangen und besondern zu können. Janes Fröhlich und Vojko Semrov seien hier nur beispielhaft genannt. Die Militärstation am Ljubljanski Vrh überwachte 24 Stunden am Tag die Sender an den Fangplätzen und meldete uns sofort, wenn ein Bär gefangen war.
- Wolfgang Schröder betreute diese Arbeit und zusammen mit Hartmut Gossow, Miha Adamic und Blaz Krze lag bei ihm die wissenschaftliche Beratung des gesamten Projektes.
- Ich möchte mich bei allen, die ebenfalls einen wichtigen Beitrag geleistet haben, bedanken, die ich aber hier leider vergessen habe. Es ist nicht persönlich gemeint.

Diese Arbeit wurde erst durch die finanzielle Unterstützung folgender Institutionen möglich:

- österreichisches Wissenschaftsministerium
- Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (FWF) in Österreich
- Stifterverband für die deutsche Wissenschaft
- LMU München
- Slowenischer Jagdverband
- Euronatur

### 3 Allgemeine Einleitung

Braunbären (*Ursus arctos*) waren in den Alpen zur Mitte dieses Jahrhunderts fast ausgerottet. Nur eine kleine Population hatte in den italienischen Alpen im Trentino überlebt (Knauer 1993). In Österreich und Nordostitalien gab es zwar keinen Nachwuchs mehr, aber trotzdem tauchten immer wieder einzelne Bären auf. Diese Bären waren abwandernde Tiere von der relativ großen Population im Dinarischen Gebirge in Slowenien und Kroatien. Die Einstellung der Bevölkerung gegenüber Braunbären veränderte sich in den letzten Jahrzehnten. Während diese Bären bis Ende der 60er Jahre alle geschossen wurden, wurden sie dann später toleriert, und heute wird sogar eine Ausbreitung der Bärenpopulation in die Ostalpen von der Öffentlichkeit akzeptiert (Rauer und Gutleb 1997, Arbeitsgemeinschaft Braunbär life 1997).

Derzeit leben etwa 30 - 40 Bären in den österreichischen und italienischen Alpen und weitere vielleicht 50 in den slowenischen Alpen (vgl. Swenson et al. 1998a). Dies geht sowohl auf die natürliche Zuwanderung wie auch zwei Aufstockungsprojekte zurück. Im steirisch-niederösterreichischen Grenzgebiet wurden drei Bären und im Trentino bis 2000 fünf Bären ausgesetzt. Im Trentino sind insgesamt neun Bären geplant, dahingegen sind in Österreich derzeit keine weiteren Aussetzungen angestrebt, da keine öffentliche Akzeptanz dafür vorhanden ist. Somit ist die weitere Populationsentwicklung in Österreich hauptsächlich von der weiteren Zuwanderung aus Slowenien abhängig. Das Wissen über das zu erwartende Ausbreitungsmuster und das Wanderverhalten der abwandernden Tiere in dieser von Menschen besiedelten und gestalteten Landschaft ist daher von hoher Wichtigkeit für den Bärenschutz in den gesamten Alpen.

Dispersal<sup>2</sup>, also das Abwandern der Tiere von ihrem Geburtsgebiet, ist zwar ein recht interessantes, wenngleich eines der am schwierigsten zu untersuchenden Themen in der Ökologie von weitwandernden Tieren. Bisher wurden nur sehr wenige Studien zum Dispersal von Großraubtieren in fragmentierten und besiedelten Gebieten durchgeführt (z.B. an Pumas Beier 1993, 1995).

Auf der anderen Seite bauen Theorien wie Metapopulationstheorie (Hanski 1989, Hanski und Gilpin 1991) oder source-sink-Theorie auf Dispersalmustern auf (Belovsky et al. 1994, Hansson 1991, Burkey 1989, Howe et al. 1991) und werden bereits angewendet im Schutz von Großraubtieren. Viele Managemententscheidungen basieren auf Vorhersagen diese Theorien, doch niemand hat bisher die Frage beantwortet: passen die Muster der betrachteten Arten wirklich zur jeweiligen Theorie?

Zum Beispiel wissen wir nicht, welchen Einfluß Habitatfragmentation oder menschliche Besiedlung auf die zukünftige räumliche Verteilung der Braunbären in den Ostalpen, einschließlich der nördlichen Dinariden (im folgenden Ostalpen genannt) hat (vgl. Doak et al. 1992). Wird es klare Subpopulationen oder eher eine kontinuierliche Population mit unterschiedlichen Dichten geben? Wird es Gebiete geben, die zwar von Bären besiedelt werden, aber in denen die Mortalität zu hoch oder die Reproduktion zu gering sein wird, so daß diese Gebiete immer vom Zuzug aus anderen Gebieten abhängig sein werden? Vielleicht wird es niemals eine Metapopulation geben und dieser am meisten favorisierte Ansatz ist falsch?

---

<sup>2</sup> englisch, ein passendes deutsches Wort dazu fehlt. Ich benutze in dieser Arbeit "Dispersal" im Sinn von Abwanderung subadulter Tiere vom Geburtsgebiet, das Verb dazu ist "dispergieren" und Tiere, die dispergieren, nenne ich "Disperser".

All diesen Überlegungen zugrunde liegt die Annahme, dispergierende Tiere verlassen aktiv ihr Geburtsgebiet. Folgt man der Theorie der „Survival of the fittest“ (z.B. Begon et al. 1991 S. 7), so ergibt sich für die dispergierenden Tiere der Vorteil, daß sie Konkurrenz um Nahrung oder Sexualpartner vermeiden oder ihre Nachkommen höhere Überlebens- und damit Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten haben, da das Risiko von Inzuchtdepression verringert ist (Johnson und Gaines 1990). Es läßt sich aber auch anders herum fragen: Ist Dispersal wirklich gerichtete Abwanderung oder ist es nicht vielleicht einfach nicht residentes Verhalten? Ist Dispersal nicht vielleicht zufälliges Verhalten, hingegen residentes Verhalten das besondere? Wenn dem so ist, kann es nicht sein, daß für Disperser die Gründe nicht relevant sind, die residente Tiere zum Bleiben bringen? Müssen wir dann nicht eher diskutieren, warum für Disperser die Gründe nicht mehr gelten, die residente Tiere resident sein lassen?

Darüber hinaus ist der Einfluß der Landschaft nicht zu vergessen. Das geeignete Habitat ist ungleich verteilt und wird daher die Wanderungen mitbeeinflussen. Doch – wieweit lassen sich überhaupt in einer nicht uniformen Landschaft habitunabhängige Dispersalmuster erkennen?

Um diese Problematik näher zu beleuchten möchte ich in der hier vorliegenden Arbeit die dem Dispersal der Bären zugrunde liegenden Muster näher betrachten und dabei besonders drei Fragen nachgehen:

1. Wie ist das Habitat in den Ostalpen für Braunbären geeignet? Unterscheiden sich dabei dispergierende Tiere von residenten? Ist überhaupt eine Ausbreitung in die gesamten Ostalpen möglich? Wie sieht das Ausbreitungsmuster aus?
2. In welcher Weise bewegen sich dispergierende Bären im Raum? Wandern sie gerichtet ab? Oder ist es eher zufälliges Driften?
3. Inwieweit zeigen sich die gefundenen räumlichen Bewegungsmuster weiterhin, wenn man sie landschaftsabhängig untersucht?

Um den ersten Fragenkomplex zu beantworten, entwickelte ich ein Habitatmodell auf einer Gridbasis. Dazu legte ich ein Gitter über die Landschaft. Ich bezog verschiedene Landschaftsvariablen zu Waldverteilung, Fragmentation und menschlicher Infrastruktur auf die jeweiligen Zellen. Parallel dazu gingen wir in Slowenien 23 verschiedene Bären, besenderten diese und lokalisierten sie nach Möglichkeit täglich. Diese Lokalisationen verschnitt ich mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems mit einem Raster und den Landschaftsvariablen und untersuchte dann, inwieweit die Verteilung der Lokalisationen von den verschiedenen Landschaftsvariablen abhängig ist. Das daraus resultierende Modell extrapolierte ich vom slowenischen Studiengebiet auf die gesamten Ostalpen und validierte es mit einem unabhängigen Datensatz von Bärenlokalisationen aus Österreich. Auf dieser Basis schätzte ich dann die Ausbreitung in die Ostalpen an.

Darüber hinaus nahm ich an, daß die Anpassung des Habitatmodells von der Gridgröße abhängt. Deshalb versuchte ich verschiedene Gridgrößen (100, 1000 und 5000 m) und verglich sie untereinander. Für die Extrapolation verwendete ich die am besten geeignete.

Der grundsätzliche Ansatz, die Habitateignung über ein gridbasiertes Modell zu schätzen, ist eine sehr übliche Vorgehensweise. Corsi et al. (1998) nutzten diesen Ansatz, um die Habitateignung für Wölfe in Italien anzuschätzen, ebenso Clark et al. (1993) für Schwarzbären in Arkansas und Didier und Porter (1999) für Rothirsche in New York State in

den USA. Ebenso liegt dieser Ansatz auch der Habitat Evaluation Procedure des US Fish and Wildlife Service zugrunde (HEP, US Fish and Wildlife Service 1981). Für die genaue Analyse werden dann sehr verschiedene Wege benutzt, die von den Ausgangsdaten, der genauen Fragestellung und auch den technischen Möglichkeiten der jeweiligen Bearbeiter abhängen.

Dem zweiten Fragenkomplex wendete ich mich mit Hilfe eines habitatunabhängigen Ansatzes zu. Einerseits analysierte ich verschiedene Beziehungen zwischen den Wanderrichtungen und Distanzen mit dem Ziel zu klären, ob die beobachteten Wanderungen vorwärtsgerichtet sind oder mehr Zufallswanderungen gleichen. Darüber hinaus verglich ich die beobachteten Wanderungen mit Zufallswanderungen, bei denen alle Richtungen gleich wahrscheinlich und die Distanzen der beobachteten Verteilung entsprachen.

Der Vergleich mit Zufallswanderungen ist übliche Praxis in der räumlichen Analyse von Wanderbewegungen, wenngleich er heute bereits einige Schritte weiterentwickelt wurde, z.B. durch Einbeziehung der Dichte (Turchin 1996). In diesem Fall reichte aber dieses einfache Modell, um die Fragestellung zu beantworten. Eine detaillierte Analyse der Beziehungen zwischen den Wanderrichtungen und den Distanzen wurde bisher kaum gemacht (Revilla *mdl.*). Die Notwendigkeit dazu kommt jetzt erst auf mit der Entwicklung von individuen- und regelbasierten Simulationsmodellen. Die Parametrisierung dieser Modelle erfordert diese individuenbasierten Daten. Andererseits geben diese Analysen auch wichtige Hinweise auf die Anwendbarkeit der verschiedenen Dispersaltheorien in der Praxis (*s.o.*).

Dem dritten Punkt untersuchte ich mit einem Simulationsmodell. Es hat eine räumlich-expizite, regel- und individuenbasierte Struktur. Das Modell enthält keine demographische Komponente, sondern es wandern nur einzelne Individuen in der Landschaft. Als zugrundeliegende Landschaft dient das Habitatmodell. Die Wanderbewegungen parametrisierte ich mit den Ergebnissen der Analyse der räumlichen Bewegungen. Ich untersuchte hier zwei Dinge: (1) Werden die räumlichen Bewegungsmuster durch die Landschaft so stark beeinflußt, daß die Ergebnisse nochmals überdacht werden müssen? und (2) Ist das benutzte Ausbreitungsmodell geeignet, die Muster der Ausbreitung vorherzusagen oder liefert das Simulationsmodell andere Ergebnisse? Dabei verglich ich die simulierten Wanderungen mit den beobachteten.

Ein Simulationsmodell als Werkzeug für grundlegende Analysen zu verwenden, ist etwas ungewöhnlich. Normalerweise werden diese Modelle benutzt, um aufgrund bekannter Grundmuster entweder tiefer gehende Analysen komplexer Systeme durchzuführen (z.B. Wiegand *et al.* 1999) oder Vorhersagen über das zukünftige Verhalten von Systemen zu gewinnen (z.B. Wettermodelle). Aber auch hier ist es schwierig, den Einfluß der Landschaft auf die räumlichen Bewegungen direkt zu messen und deshalb bot es sich an, diesen Weg zu gehen.

Insgesamt haben alle methodischen Ansätze wirklich zufriedenstellende Ergebnisse geliefert. Das Habitatmodell, entwickelt auf der Basis der slowenischen Daten, lieferte eine sehr gute Übereinstimmung mit dem unabhängigen österreichischen Datensatz. Die geschätzten Ausbreitungen zeigten ein grobes, aber plausibles Muster der Ausbreitung in den Ostalpen. Die Analyse der Bewegungen im Raum deutete darauf, daß die grundsätzlichen Gründe für Dispersal bei den Braunbären in Slowenien nochmals überdacht werden müssen. Der Ansatz mit dem Simulationsmodell verbesserte wesentlich die Interpretierbarkeit der gefundenen Ergebnisse dahin, daß die Anpassung für das Habitatmodell verbessert, die zukünftige Ausbreitung wesentlich feiner geschätzt und ebenfalls das Muster der räumlichen Bewegungen genauer bestimmt wurde.

Daraus läßt sich für den Bärenschutz ableiten, daß die naturräumlichen Voraussetzungen für den Aufbau einer ostalpenweiten und wahrscheinlich auch alpenweiten Bärenpopulation durchaus gegeben sind. Allerdings wird der Schwerpunkt im Nordosten Österreichs und in Slowenien und Kroatien liegen. Nach Westen hin wird die Eignung deutlich schlechter und die Nord- und Südalpen sind weitgehend getrennt. Mit der Erfüllung der naturräumlichen Voraussetzungen liegen die verbleibenden Probleme wieder beim Menschen. Eine Zusammenarbeit der Länder, in denen das Gros der Bärenpopulation liegen wird (Slowenien, Kroatien, Österreich und Italien) scheint zwingend nötig. Dies ist bis heute bei weitem nicht der Fall mit der derzeitigen Auswirkung, daß viele Probleme ungelöst bleiben.

## 4 Untersuchungsgebiet

### 4.1 Slowenien

#### 4.1.1 Lage

Slowenien ist der nördlichste Nachfolgestaat Jugoslawiens und seit 1992 unabhängig. Im Norden hat es noch Anteil an den Alpen, ab Mittelslowenien erstreckt sich das Dinarische Gebirge nach Süden hin. Nach Osten hin breitet sich das Land zur pannonischen Tiefebene aus.



Abb. 1: Bärenverbreitung in Südosteuropa. Die slowenische Bärenpopulation ist das nördlichste Ende der gesamten dinarischen Population und umfasst etwa 300 – 500 Tiere. Diese Population ist die einzige Quelle für eine natürliche Wiederbesiedlung der Alpen. Graphik aus Kaczensky (2000b).

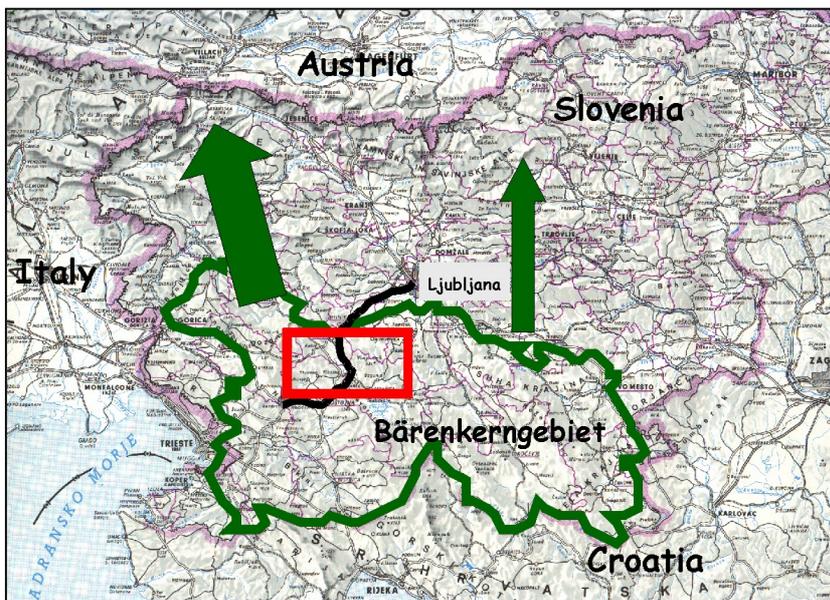


Abb. 2: Lage des Kernstudiengebiets (rotes Rechteck). Es befindet sich etwa 20 km südwestlich von der Hauptstadt Ljubljana im Bärenkerngebiet (grün umrandet). Von hier aus gehen die zwei Bärenwanderkorridore nach Norden, der größere Nordwestkorridor und der geringer genutzte Nordkorridor (grüne Pfeile). Graphik aus Kaczensky (2000b).

Das Kernstudiengebiet umfaßt etwa 1500 km<sup>2</sup>. In diesem Gebiet fingen wir mit einer Ausnahme alle Bären. Wir folgten den Bären aber natürlich auch außerhalb dieses Gebiets. Dieses Gebiet wurde ausgewählt aus vier Gründen:

1. Es liegt noch im Bärenkerngebiet. Die Bärendichte ist deshalb relativ hoch (etwa 1 Bär pro 10 km<sup>2</sup>).
2. Von hier aus geht der Hauptwanderkorridor Richtung Nordwesten (Abb. 2), auf dem die Hauptausbreitung der slowenischen Bärenpopulation Richtung Alpen erfolgt.
3. Die Autobahn Ljubljana-Razdrto schneidet durch dieses Gebiet. Der Einfluß dieser Autobahn auf den Zusammenhalt der Bärenpopulation war einer der Schwerpunkte im Projekt "Medved".
4. Das Gebiet ist relativ dicht von Menschen besiedelt (40 - 50 Einwohner pro km<sup>2</sup>), so daß es gute Voraussetzungen hatte, um den Einfluß des Menschen auf die Bären zu untersuchen.

#### **4.1.2 Geologie und Klima**

Das Dinarische Gebirge ist ein altes Kalkgebirge, was inzwischen völlig verkarstet ist. Es zeigt typische Karstphänomene wie Einsturzdolinen (oft mehrere 100 Meter im Durchmesser und 70-100 m tief), Lösungsdolinen (meist deutlich kleiner), Schluchten und Höhlen. In Slowenien liegt die größte Tropfsteinhöhle weltweit, das Land ist aber auch voll mit kleineren Höhlen, die von den Bären gern als Winterlager genutzt werden (Petram 1998, Petram et al. 2000). Das Gestein besteht aus Kalk und Dolomit (Sustersic 1996). Oberflächenwasser im bergigen Bereich ist äußerst selten. Das Regenwasser versickert sehr schnell und fließt unterirdisch ab. Zwischen den Gebirgrücken sind ebene Flächen aufgeschwemmt. Einige dieser stehen bei längeren Regenfällen völlig unter Wasser. Das Gebiet liegt zwischen 300 und 1500 m über dem Meer. Erhöhungen über 1000 m sind jedoch die Ausnahme.

Das Klima ist eine Mischung aus mediterranem Klima mit alpinen Einflüssen und dem Kontinentalklima der pannonischen Tiefebene. Die jährliche Niederschlagsmenge liegt im Durchschnitt bei 1500 mm, die Spitzen am Abfall zur Adria gehen bis auf 3000 mm. Die Jahresdurchschnittstemperatur liegt zwischen 7 und 8°C. Schnee liegt etwa 20 – 30 Tage pro Jahr auf 500 m Meereshöhe. In den höheren Lagen hält sich der Schnee auf den Schattenseiten oft mehrere Monate. Alles in allem ist das Klima ähnlich wie in vielen Gebieten Bayerns.

#### **4.1.3 Forstwirtschaft**

Die vorherrschende Wirtschaftsform ist Plenterwirtschaft. Es gibt einige wenige Flächen mit Schirmschlägen. Die Baumartenzusammensetzung besteht vor allem aus Buche (*Fagus sylvatica*), Fichte (*Picea abies*) und Tanne (*Abies alba*). Diesen sind Ahorn, Ulme, Linde und verschiedene andere Arten beigemischt. Der Nadelbaumanteil beträgt 40 – 60% (Zavod za Gozdove 1999). Der Waldanteil ist mit 70% relativ hoch. Vor allem um die Dörfer ist eine Zunahme des Waldes zu beobachten. Durch die Plenterwirtschaft bedingt ist das Forststraßennetz (PKW-tauglich) mit 15 – 20 m/ha für bergiges Gelände relativ hoch. Dies erleichterte uns die Telemetrie ganz wesentlich.

Im ehemaligen Jugoslawien war der Wald fast ausschließlich in Staatsbesitz. Seit der Unabhängigkeit wird aber ein Großteil des Waldes reprivatisiert, jedoch behält die staatliche Forstverwaltung die Aufsicht, so daß eine landesweit einheitliche Bewirtschaftung gewährleistet ist. Kahlschläge und Aufforstungen mit Fichte sind verboten. Vor 20, 30 Jahren war dies anders und so gibt es heute etwa 7% Fichtendickungen in unserem Kernuntersuchungsgebiet, die nicht nur von den Bären gerne genutzt werden.



*Abb. 3: Blick vom westlichen Teil des Kernuntersuchungsgebiets Richtung Alpen. Es gibt hier durchgehend Wald, aufgelockert durch kleine Dörfer. Foto Petra Kaczensky.*



*Abb. 4: Blick auf die Autobahn Ljubljana-Razdrto. Sie schneidet quer durch einige bewaldete Bergrücken, die sich von den besten Gebieten im Süden Richtung Alpen erstrecken. Foto Petra Kaczensky.*



Abb. 5: Planinsko Polje bei Hochwasser. Es ist eine der aufgeschwemmten Ebenen zwischen den Gebirgsrücken. Solche Überschwemmungen passieren relativ häufig, wenn auch nicht jedes Jahr. Foto Petra Kaczensky.

#### 4.1.4 Jagdsystem

Das Jagdsystem in Slowenien entspricht weitgehend dem sozialistischen Jagdsystem, wie es vor 1989 in den meisten Staaten des früheren Ostblocks bestand. Das Wild gehört dem Staat. Die Jäger sind organisiert in Vereinen, sog. Jagdfamilien. Die Reviere umfassen in der Regel die Gemeindeflächen (im Durchschnitt etwa 4 - 5000 ha). Mitglieder dieser Jagdfamilien sind die Jäger des jeweiligen Dorfes und meist zusätzlich einige aus den großen Städten. Das Schalenwild außer dem Schwarzwild wird nach Abschlußplänen bejagt.

Für die Bären ist Slowenien in zwei Zonen aufgeteilt. Das Bärenkerngebiet umfaßt etwa 5200 km<sup>2</sup>. Dort werden Bären nach landesweiten Abschlußplänen bejagt, die nach Regionen aufgeteilt sind. Außerhalb davon ist der Bär völlig geschützt. Bei größeren Problemen wie zu vielen Schäden an Schafen werden einzelne Bären zum Abschluß freigegeben.

Derzeit werden etwa 40 Bären der etwa 300 – 500 Bären jährlich geschossen. Die Abschlußpläne differenzieren zwischen Bären leichter als 100 kg, Bären zwischen 100 und 150 kg und schwereren Bären. Führende Weibchen sind geschützt. Die Jagd findet ausschließlich an Luderplätzen vom Hochsitz aus statt.

Innerhalb des Bärenkerngebiets werden Bären an Luderplätzen regelmäßig gefüttert. Dies geschieht nicht nur wegen der Jagd, sondern auch um die Schäden durch Bären gering zu halten. Ein Luderplatz pro 60 km<sup>2</sup> ist vorgeschrieben (Simonic 1994). Zusätzlich zu diesen Luderplätzen, die vor allem im Frühjahr und Herbst mit toten Haustieren (Kühe und Pferde) bestückt werden, gibt es noch sehr viele Maisfütterungen für das Schalenwild, an denen sich Bären ebenfalls bedienen.

## 4.2 Ostalpen

### 4.2.1 Abgrenzung und Naturraum

Da ich mich in dieser Arbeit nicht auf das Dispersalmuster der Bären in Slowenien beschränkte, sondern versuchte, davon eine weitere Ausbreitung der slowenischen Bärenpopulation in die Alpen abzuleiten, gebe ich hier einen kurzen Überblick über die Landschaft der Ostalpen.

Das hier miteinbezogene Gebiet umfaßt den östlichen Teil der Alpen (der westlichste Punkt Österreichs stellt etwa die Westgrenze dar) und den nördlichen Teil der Dinariden südwärts bis Mittelkroatien (Bijele Stijene). Damit beinhaltet es den gesamten Alpenanteil der Länder Österreich und Deutschland, den östlichsten Zipfel der Schweiz, die Osthälfte der italienischen Alpen, den Großteil Sloweniens und etwa ein Viertel des Waldgebiets in Kroatien. Dieses Gebiet wird im folgenden vereinfacht unter Ostalpen verstanden. Dieses Gebiet umfaßt etwa 120.000 km<sup>2</sup>.

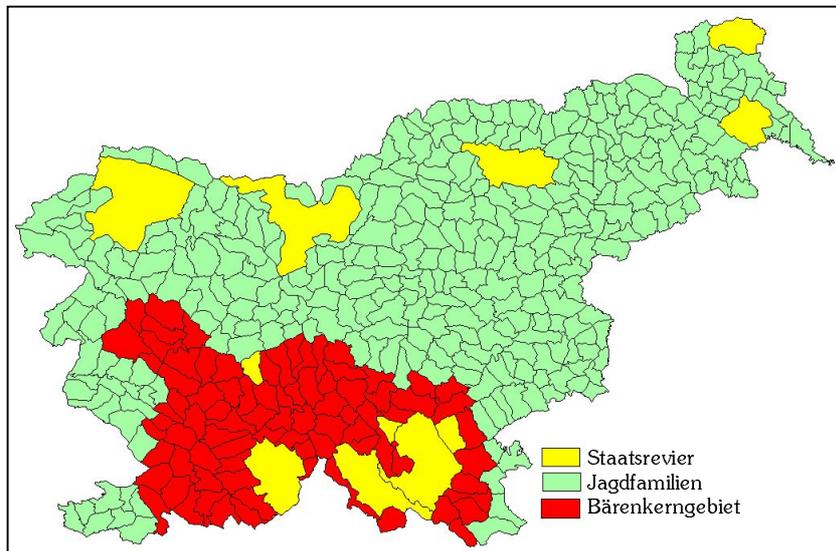


Abb. 6: Jagdreviere in Slowenien. Derzeit gibt es 425 Reviere. Die meisten Reviere werden von Jagdfamilien bejagt, jedoch gibt es auch noch einige Staatsreviere und vom slowenischen Jagdverband bewirtschaftete Reviere. Graphik aus Kaczensky (2000b).

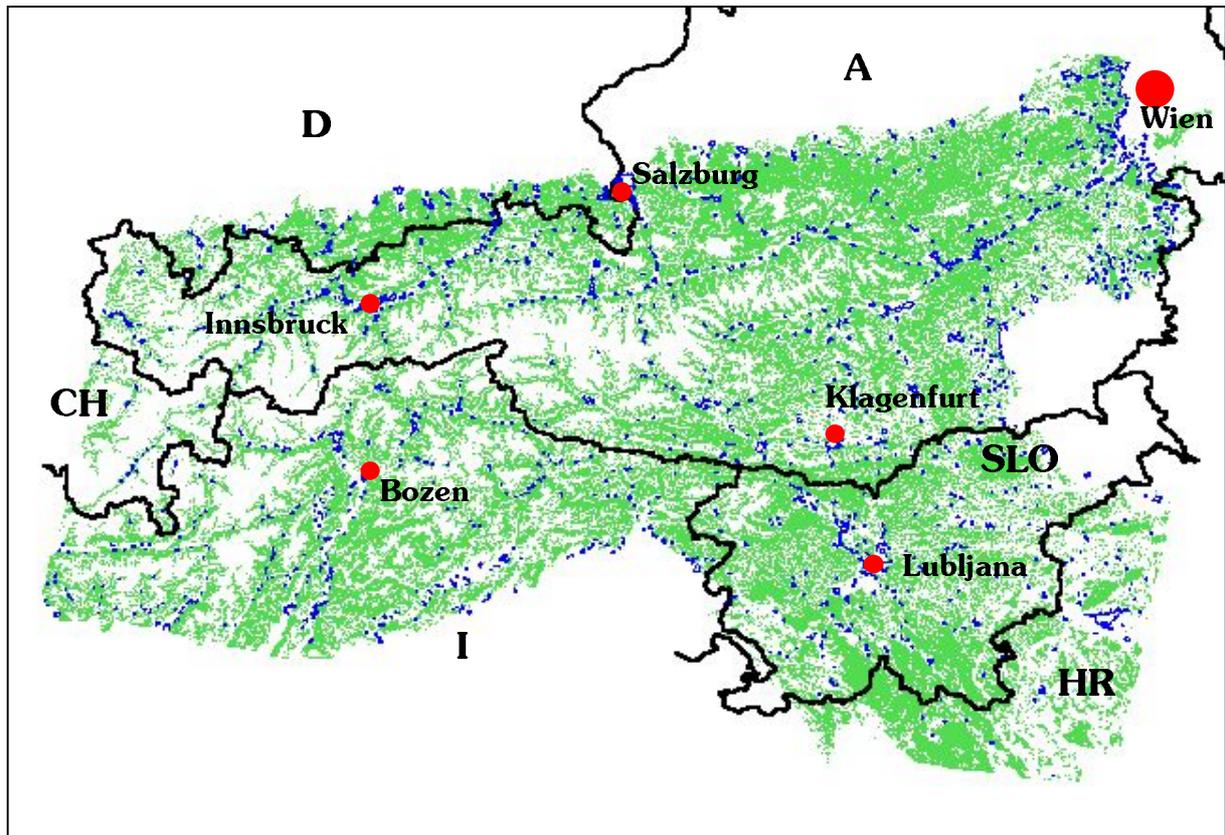


Abb. 7: Untersuchungsgebiet Ostalpen. Grün bedeutet Wald, blau sind die größeren Ortschaften und schwarz die Ländergrenzen. Maßstab etwa 1:5,7 Mio.

Ein Blick auf die Waldverteilung zeigt, daß die größten nichtbewaldeten Flächen sich in den Zentralalpen befinden. Nach Westen hin nimmt der Waldanteil deutlich ab und zusammenhängende Waldflächen bestehen nur noch am Nord- und Südrand der Alpen.

#### 4.2.2 Barrieren

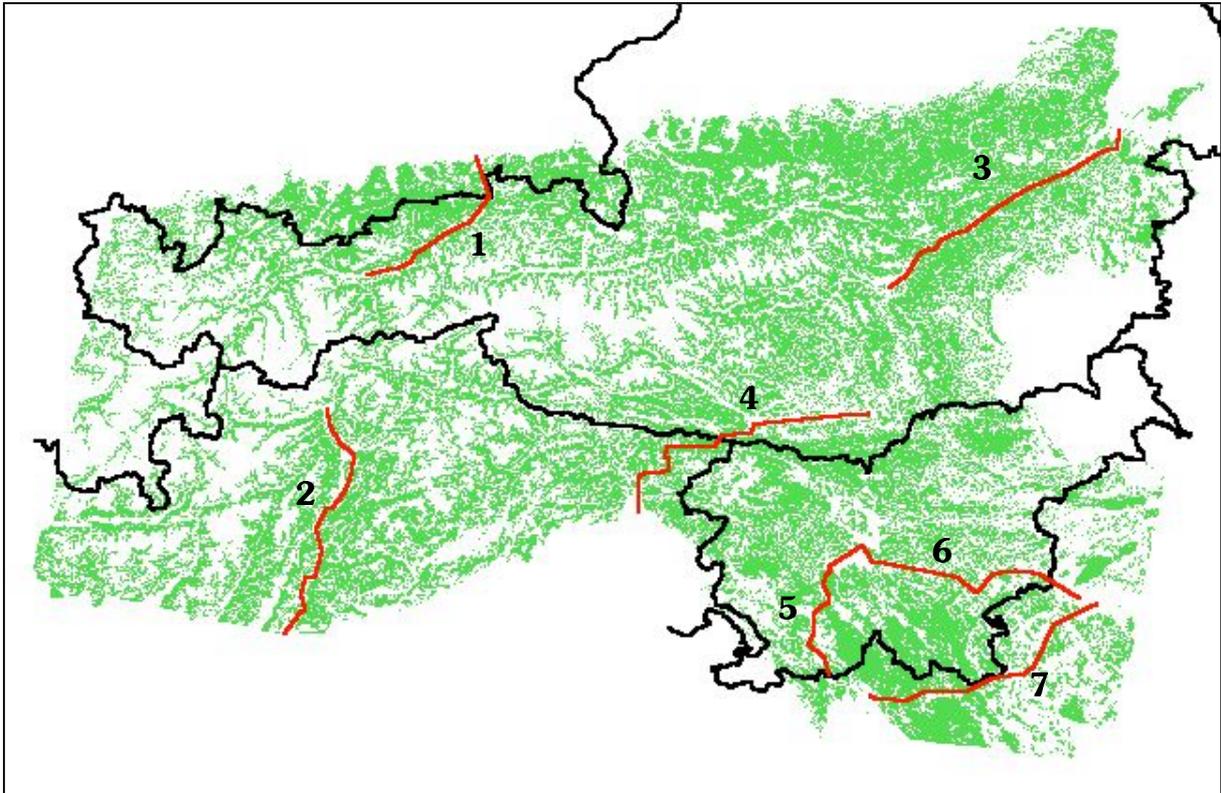


Abb. 8: Die wichtigsten künstlichen Barrieren in den Ostalpen. (1) Inntal von Innsbruck abwärts, (2) Etschtal ab Meran, (3) Mur-Mürzfurche zwischen Judenburg und Wiener Neustadt, (4) Kanaltal von Klagenfurt bis Udine, (5) Autobahn Ljubljana-Razdrto mit Verlängerung nach Rijeka, (6) Autobahn Ljubljana-Zagreb, (7) Autobahn Zagreb-Rijeka.

Die bedeutendsten Barrieren in den Ostalpen sind wahrscheinlich das Etsch- und das Inntal (1 und 2 in Abb. 8). Aber auch das Kanaltal (4) und die Mur-Mürzfurche (3) sind sicher bedeutende Barrieren. Beide wurden jedoch schon von Bären mehrfach überquert. Die Autobahnen in Slowenien (5 und 6) und Kroatien (7) sind sicher geringere Barrieren, zumal die beiden slowenischen nicht durchgehend Autobahnen sind, sondern von zweispurigen Schnellstraßen unterbrochen werden.

Insgesamt sieht es aber derzeit so aus, daß die größte Barriere in den Ostalpen der Alpenhauptkamm ist. Es ist anzunehmen, daß etwa westlich des östlichsten Teil der Hohen Tauern sich die Bären nördlich und südlich des Alpenhauptkamms weitgehend unbeeinflußt von einander ausbreiten werden. Dabei spielen dann das Inn- und das Etschtal als in Nord-Süd-Richtung verlaufende Barrieren möglicher Weise eine wichtige Rolle. Wie stark diese beiden Barrieren sind, ist noch ungewiß. Von beiden ist jedoch bekannt, daß sie an einigen Stellen vom Rotwild gequert werden können. Deshalb ist kaum anzunehmen, daß sie für Bären eine absolute Barriere darstellen werden.

Die Bevölkerungsentwicklung in den meisten Gegenden ist rückläufig in dem Sinn, daß die Menschen mehr in die großen Städte oder auch größeren Dörfer ziehen. Die intensive Landnutzung durch Land- und Forstwirtschaft in den meisten Alpenregionen geht zurück. Andererseits nimmt der Tourismus in vielen Gebieten immer noch zu. Vor allem Skifahren kann durchaus durch den Landschaftsverbrauch eine Rolle für Bären spielen. Andere Sportarten wie Paragliding werden kaum einen Einfluß auf die Bären haben, auch Bergwandern läßt sich gut kanalisieren. Der Waldanteil nimmt insgesamt langsam zu, vor

allem wachsen in vielen Gebieten die Almen zu. Quantitativ spielt dies jedoch eine untergeordnete Rolle.

Tab. 1: Strukturschwache Regionen in den Alpenländern (Bätzing 1991).

Land	Anteil strukturschwacher Regionen an nationaler Alpenfläche (%)	Anteil strukturschwacher Regionen an gesamten Alpen (%)
Italien	65	17,5
Frankreich	29	5,5
Schweiz	29	4,1
Deutschland	10	0,3
Österreich	50	13,5
Slowenien	22	2,2
Alpen gesamt	-	43,1

Knapp die Hälfte der gesamten Alpen gilt als strukturschwach (vgl. Tab. 1). Dabei haben die Länder Österreich und Italien den größten Anteil, die beide ganz oder zur Hälfte in den Ostalpen liegen. Diese schwache strukturelle Entwicklung ist sicher ein Vorteil für eine Vielzahl von Tierarten. Andererseits zeigen gerade Großraubtiere, daß meist gar nicht so sehr die Entwicklung einer Region so ausschlaggebend ist für ihr Überleben, sondern – abgesehen von naturräumlichen Gegebenheiten wie Waldverteilung – eher die Akzeptanz der Jäger entscheidend ist. Ist die Akzeptanz zumindest bei einigen Jägern so gering, daß sie heimlich Tiere schießen, wie bei den Bären in Österreich geschehen, so hat dies einen enormen Einfluß. Tritt durch den Menschen verursachte direkte Mortalität gehäuft auf, bestimmt dies in der Regel wesentlich stärker die Populationsdynamik als die Habitateignung. Zusammenfassung kann man sagen, daß die Ostalpen zwar ein von Menschen gestalteter Naturraum sind, der aber aufgrund seiner Größe, des Waldanteils und der geringen Entwicklung einiges an Potential aufweist, was für gute Ausbreitungsmöglichkeiten bei Tierarten wie dem Braunbären spricht.

## 5 Habitat- und Ausbreitungsmodell für Bären in den Ostalpen

### 5.1 Einleitung

Die Ausbreitung der Bären von Slowenien in die Ostalpen ist von hohem internationalen Interesse. Ursprünglich waren Braunbären in den Alpen fast ausgerottet, nun sind die Alpenländer Österreich und Italien wieder an einer Rückkehr der Bären interessiert. Die slowenische Population ist die einzige Quellpopulation für eine natürliche Wiederbesiedlung der Alpen. Von der zweiten benachbarten Bärenpopulation in der Slowakei besteht keine Verbindung zusammenhängenden geeigneten Lebensraums in die Alpen.

Diese Ausbreitung von Slowenien wird durch viele Faktoren beeinflusst, wie der Populationsgröße in Slowenien und des Managements dieser Population. Bis 1991 wurden in Slowenien alle Bären geschossen, die das Kerngebiet im Süden verließen (Simonic 1994). Heute werden die Bären im Kerngebiet jagdlich bewirtschaftet und außerhalb sind sie komplett geschützt. Damit sollte der entscheidende Faktor für die räumlichen Ausbreitungsmuster die Verteilung geeigneten Habitats sein.

Studien zur Habitatnutzung sind in Europa schon einige durchgeführt worden, aber bisher noch keine, die Angebot und Nutzung für eine größere Anzahl an Bären vergleicht. Allerdings gibt es Ansätze dazu aus einigen Ländern (Spanien, Kroatien, Frankreich). Besonders der Einfluß von Straßen und Ortschaften wurde von Clevenger et al. (1997), Cicnjak (1991) und Quenette (1999) untersucht. Sie fanden auch durchwegs einen gewissen Einfluß, allerdings waren alle Analysen ohne die gleichzeitige Einbeziehung des Waldes durchgeführt worden. Parallel zu dieser Arbeit untersucht Petra Kaczensky in ihrer Dissertation die Habitatnutzung der Bären in Slowenien (Kaczensky und Knauer 2000, Kaczensky i.V.)

Der Einfluß verschiedener Vegetationsformen wurde bisher in Europa kaum untersucht. Daß Bären vor allem Wald nutzen, gilt allgemein als akzeptiert. Das größte Bärenprojekt in Europa (in Skandinavien) wird zudem in einer Landschaft durchgeführt, die kaum fragmentiert, kaum besiedelt und sehr stark bewaldet ist. Dies sind zwar gute Voraussetzungen für Bären zu leben, jedoch schlechte für Habitatstudien.

In Nordamerika gilt Wald bei weitem nicht als der einzige wirklich geeignete Lebensraumtyp, sondern die Bären dort nutzen auch in hohem Maße alpine Matten, Tundragebiete und offene Flächen im Bereich von Bächen und Flüssen (z.B. Gibeau 2000).

Trotz der wenigen analytischen Habitatstudien gibt es in Europa einen großen Bedarf an Habitatbewertungen für Bären. Das liegt einerseits an der erfreulichen Situation zweier sich ausbreitender Populationen (Skandinavien und Ostalpen) und andererseits an etlichen geplanten oder durchgeführten Wiedereinbürgerungen von Bären, z.B. in Österreich, den französischen Alpen, den französischen Pyrenäen und im Trentino. Allein für die Ostalpen gibt es mindestens sechs Modelle, die die Habitateignung für Bären beschreiben (Aste 1993, Arbeitsgemeinschaft Braunbär life 1997, Knauer et al. 1997, Kusak und Huber 1998, Corsi et al. 1998, Dupre et al. 1999), wobei bis auf Knauer et al. (1997) die Abgrenzungen nicht mit der hier vorgenommenen übereinstimmen. Veröffentlicht in einer wissenschaftlichen Zeitschrift ist jedoch nur das Modell von Kusak und Huber (1998).

Keines dieser Modelle basiert auf einer Analyse zur Habitatnutzung, wenn auch durchaus einige Modelle Daten ins Modell miteinfließen lassen. Keines der Modelle hat bisher den Versuch unternommen, die grundsätzlichen Habitatfaktoren, die die Habitatnutzung der Bären bestimmen, herauszufinden. Deshalb führte ich aufgrund des geringen derzeitigen

Kenntnisstandes eine Untersuchung zur Habitatnutzung von Braunbären in einem fragmentierten und besiedelten Gebiet in Mittelslowenien durch. Das übergeordnete Ziel dabei war, die Habitatnutzung der Bären auf großer Skala zu klären um damit bessere Vorhersagen für die Ausbreitung in den Ostalpen zu machen. Diese große Skala ist dabei besonders wichtig. Kleinräumige Habitatpräferenzen spielen keine Rolle. Dabei interessierte mich besonders:

- Wie ist die Habitatnutzung von dispersierenden Bären und unterscheidet sie sich von residenten Tieren?
- Nutzen Bären in den Ostalpen das Habitat auf die gleiche Weise wie in den slowenischen Dinariden?
- Wie wird das wahrscheinlichste Ausbreitungsmuster der dinarischen Braunbärenpopulation in die Ostalpen sein?

Dazu untersuchte ich den Einfluß verschiedener Parameter auf die Habitatnutzung der Bären, entwickelte daraus ein Habitatmodell und extrapolierte dies auf die gesamten Ostalpen. Das Habitatmodell hatte eine Gridstruktur. Die beste Gridgröße hatte ich aus drei Alternativen (100, 1000 und 5000 m) ausgewählt. Das gefundene Modell validierte ich mit einem unabhängigen Datensatz aus Österreich. Auf dieser Basis schätzte ich dann die weitere Ausbreitung und die besten Ausbreitungswege mit Hilfe von CostDistance- und CostPath-Modellen an.

## **5.2 Material und Methoden**

### **5.2.1 Datengrundlage**

#### **5.2.1.1 GIS-Basis**

##### **Datenbasis für die gesamten Ostalpen**

Ich benutzte sieben Szenen von Landsat-MSS und zwei von Landsat-TM Satellitenbildern, um die Waldverteilung in den Ostalpen und den nördlichen Dinariden zu kartieren. Aus Kostengründen konnte ich nicht nur TM-Szenen benutzen. Das Gebiet umfaßt etwa 120.000 km<sup>2</sup>. Die westliche Grenze ist etwa der westlichste Punkt Österreichs, im Norden und Osten folgt es der Alpengrenze und im Süden geht es etwa bis Mittelkroatien (Bijele Stijene). Die Gesellschaft für angewandte Fernerkundung (GAF) in München produzierte aus den Originaldaten georeferenzierte, falschfarbige Fotodrucke im Maßstab 1:200.000, was etwa der interpretierbaren Auflösung der MSS-Szenen entspricht. Ich interpretierte die Ausdrucke visuell unter Benutzung verschiedener Testgebiete und meiner Ortskenntnis in manchen Gebieten. An einigen wenigen Stellen mußte ich auf topographische Karten zurückgreifen, da die Schatten durch die Berge zu stark waren und jede Interpretation unmöglich machten. Diese Flächen zusammen machten etwa einige wenige Quadratkilometer auf der gesamten Fläche aus.

Ich zeichnete die Waldverteilung auf Folien (eine pro Szene), ließ diese scannen und vektorisierte die erzeugten TIFF-Dateien in Corel 5. Die gewonnenen DXF-Dateien importierte ich in ArcInfo 3.5 und transformierte sie in Polygone. Ich konnte keine automatische Interpretation der Satellitenbilder verwenden, da dies zu dieser Zeit (1992) in gebirgigen Gebieten wegen der Lichtunterschiede auf Sonnen- und Schattenseiten noch unmöglich war.

Zusätzlich zur Waldverteilung kartierte ich noch die Hauptstraßen und die Umrisse der Siedlungen von topographischen Karten 1:200.000 und verfuhr damit wie mit den Walddaten.

##### **Datenbasis für das Studiengebiet in Slowenien**

Für die Waldverteilung benutzte ich die gescannten Waldlayer der topographischen Karten 1:25.000, die vom nationalen geographischen Institut in Slowenien (Geodetski Dokumentacijski Center Slovenije) angeboten wurde. Die Originale waren im TIFF-Format und die meisten davon in einer sehr schlechten Qualität. Daher hatte ich sie mit umfangreichen Bildverarbeitungsprozeduren (vor allem Nachbarschaftsanalysen, Spatial Analyst 1.1, ArcView 3.1) zu korrigieren und anschließend erneut zu georeferenzieren. Außerdem entfernte ich alle Nichtwaldgebiete, die nur Forststraßen darstellten. Diese Forststraßen waren auf den Karten 1 mm breit eingezeichnet, was in Wirklichkeit 25 m entsprechen würde. Die Forststraßen waren in der Regel aber nicht breiter als 6 m.

Ich konvertierte die korrigierten Daten mit Hilfe von ArcView in shape files. Aufgrund der schlechten Qualität der Rohdaten und der daraus resultierenden Kosten begrenzte ich die Datenaufbereitung auf ein Gebiet, in dem 98% der Bärenlokalisationen liegen.

Außerdem benutzte ich Datensätze von Straßen in fünf Kategorien (Autobahn, Teerstraßen, Forststraßen und zwei Kategorien Rückwege) und Einzelhäuser. Diese Daten waren im Vektorformat und ebenfalls vom geographischen Institut in Slowenien. Von den Einzelhäusern leitete ich die Siedlungen ab, indem ich die Einzelhäuser mit 100 m Radius

pufferte, die überschneidenden Puffergrenzen auflöste und alle Gebiete kleiner 1500 m<sup>2</sup> löschte. Auf diese Weise wurden Häuser, die in einem Verbund mit anderen Häusern standen, als Siedlungen klassifiziert und die übriggebliebenen Häuser als einzelnstehende Häuser.

### **5.2.1.2 Telemetriedaten**

#### **Slowenien**

Zusammen mit Petra Kaczensky und verschiedenen Hilfskräften fing ich 26 verschiedene Braunbären in Slowenien mittels Aldrich-Federfallen (Fußschlingen). Wir narkotisierten die Tiere und statteten 23 von ihnen mit verschiedenen Radiosendern aus, meist Halsbandsender, teils auch Ohrmarkensender (Details siehe Kaczensky et al. 2000a, Kaczensky i.V.). Die Peilungen teilten wir in 4 Genauigkeitsstufen ein (1 ha, ¼ km<sup>2</sup>, 1 km<sup>2</sup>, > 1 km). Die Einteilung erfolgte auf der Basis der Fehlerpolygone unter Einbeziehung der Reliefstruktur der Landschaft.

Um die räumliche Unabhängigkeit der Peilungen sicher zu stellen, schränkte ich die benutzten Peilungen auf 1949 Tagespeilungen (eine Lokalisation pro Tag) von allen 23 verschiedenen Bären ein, und zwar nahm ich jeweils die erste Peilung der höchsten an diesem Tag realisierten Genauigkeitstufe. Der Großteil der Peilungen (92%) war während des Tages erhoben. Tagsüber bewegten sich die Bären in der Regel nicht weit. Somit war die genaue Zeit zweitrangig.

Tab 2: Übersicht über die gefangenen Bären und die benutzten Telemetriedaten.

Bär	Fangdatum	letzte Peilung	# Peilungen	Geschlecht	Altersklasse	Dispersal-status
Ancka94	23.04.94	15.07.95	146	weiblich	adult <sup>1</sup>	resident
Ancka98 <sup>3</sup>	10.04.98	29.07.99	201	weiblich	adult	resident
Clio	26.03.94	31.05.94	22	männlich	Jährling	resident
Dinko	31.08.98	10.11.98	13	männlich	subadult <sup>2</sup>	resident
Dusan	04.05.97	12.07.97	44	männlich	Jährling	resident
Ivan	14.04.98	27.04.98	8	männlich	subadult	resident
Jana	04.05.93	07.11.94	123	weiblich	subadult	Disperser
Janko	28.03.94	05.07.94	8	männlich	subadult	Disperser
Joze	18.03.98	03.05.98	25	männlich	Jährling	resident
Jure	16.11.94	27.03.95	18	männlich	subadult	Disperser
Klemen	07.04.98	18.10.98	21	männlich	subadult	Disperser
Lucia	18.10.96	08.10.97	173	weiblich	subadult	resident
Maja	23.04.95	20.06.97	253	weiblich	adult	resident
Metka	24.03.94	26.09.94	70	weiblich	adult	resident
Milan	16.04.95	29.04.95	4	männlich	subadult	Disperser
Misko	07.04.94	10.04.98	132	männlich	adult	resident
Nejc	23.03.98	06.03.99	121	männlich	Jährling	Disperser
Polona	06.04.98	29.07.99	206	weiblich	adult	resident
Srecko	28.03.97	01.11.97	142	männlich	subadult	Disperser
Uros	05.04.95	31.05.95	24	männlich	subadult	resident
Vanja	21.04.97	08.04.98	66	weiblich	Jährling	resident
Vera	05.10.96	12.06.97	94	weiblich	Jährling	resident
Vinko	31.10.96	20.05.97	35	männlich	Jährling	Disperser

<sup>1</sup> älter 3 Jahre, <sup>2</sup> 2-3 Jahre, <sup>3</sup> dieses Individuum hatten wir bereits gefangen, aber die Markierung war verloren gegangen.

## Österreich

Zur Validierung von dem Habitatmodell für die gesamten Ostalpen benutzte ich 650 Peilpunkte von fünf verschiedenen Bären in Österreich, einem Männchen und vier Weibchen, und zusätzlich noch Beobachtungsdaten aus den Jahren 1993 bis '96. Diese Daten wurden von Georg Rauer und Bernhard Gutleb erhoben (Rauer und Gutleb 1997).

### 5.2.2 Analysemethoden

#### 5.2.2.1 Habitatmodell

Um die Habitatnutzung der Bären zu bestimmen, stellte ich folgende Fragen:

- Welche Habitatparameter beeinflussen die Habitatnutzung der Bären?
- Auf welcher räumlichen Skala läßt sich die Habitateignung am besten beschreiben?

- Gelten die gefundenen Ergebnisse auch für vergleichbare Landschaften oder sind sie spezifisch für das Studiengebiet in Slowenien?

Um die Habitatnutzung zu untersuchen, benutzte ich ein gitterbasiertes Habitatmodell mit allen Variablen, bei denen ich einen Einfluß auf die Habitatnutzung aufgrund grundsätzlicher biologischer Überlegungen für möglich hielt (Bären werden Wald bevorzugen, aber fragmentierte Flächen und Siedlungen meiden).

Tab. 3: Folgende Variablen testete ich auf ihren Einfluß auf die Habitatnutzung der Bären in Slowenien.

<b>Variablentyp</b>	<b>Code</b>	<b>Variable</b>
<b>Waldanteil</b>	FC200	Waldanteil, Maßstab 1:200.000
	FC25	Waldanteil, Maßstab 1:25.000
<b>Fragmentation</b>	FL200	Randlänge der Waldpolygone, Maßstab 1:200.000
	PL200	Randlänge aller Polygone, Maßstab 1:200.000
	FN200	Anzahl der Waldpolygone, Maßstab 1:200.000
	PN200	Anzahl aller Polygone, Maßstab 1:200.000
	FL25	Randlänge der Waldpolygone, Maßstab 1:25.000
	PL25	Randlänge aller Polygone, Maßstab 1:25.000
	FN25	Anzahl der Waldpolygone, Maßstab 1:25.000
	PN25	Anzahl aller Polygone, Maßstab 1:25.000
<b>Menschliche Infrastruktur</b>	HW25	Länge der Autobahn in der Zelle
	PR25	Länge der Teerstraßen
	MR200	Länge der Hauptstraßen, Maßstab 1:200.000
	NH25	Anzahl der Häuser in der Zelle
	SE25	Prozent der Fläche, die durch Siedlungen bedeckt ist
	SE200	Prozent der Fläche, die durch größere Siedlungen bedeckt ist, Maßstab 1:200.000

Ich legte dazu ein Gitter über die Landschaft und verschnitt mit einem Geographischen Informationssystem das Gitter, die Bärenpeilungen und die Landschaft. Dadurch erhielt ich für jede Gitterzelle die Anzahl Peilungen und verschiedene Variablen zu Waldanteil, Fragmentation und menschlicher Infrastruktur (Tab. 3 und Abb. 9). Ich führte dies durch bei drei verschiedenen Gittergrößen (100m, 1000m und 5000m).

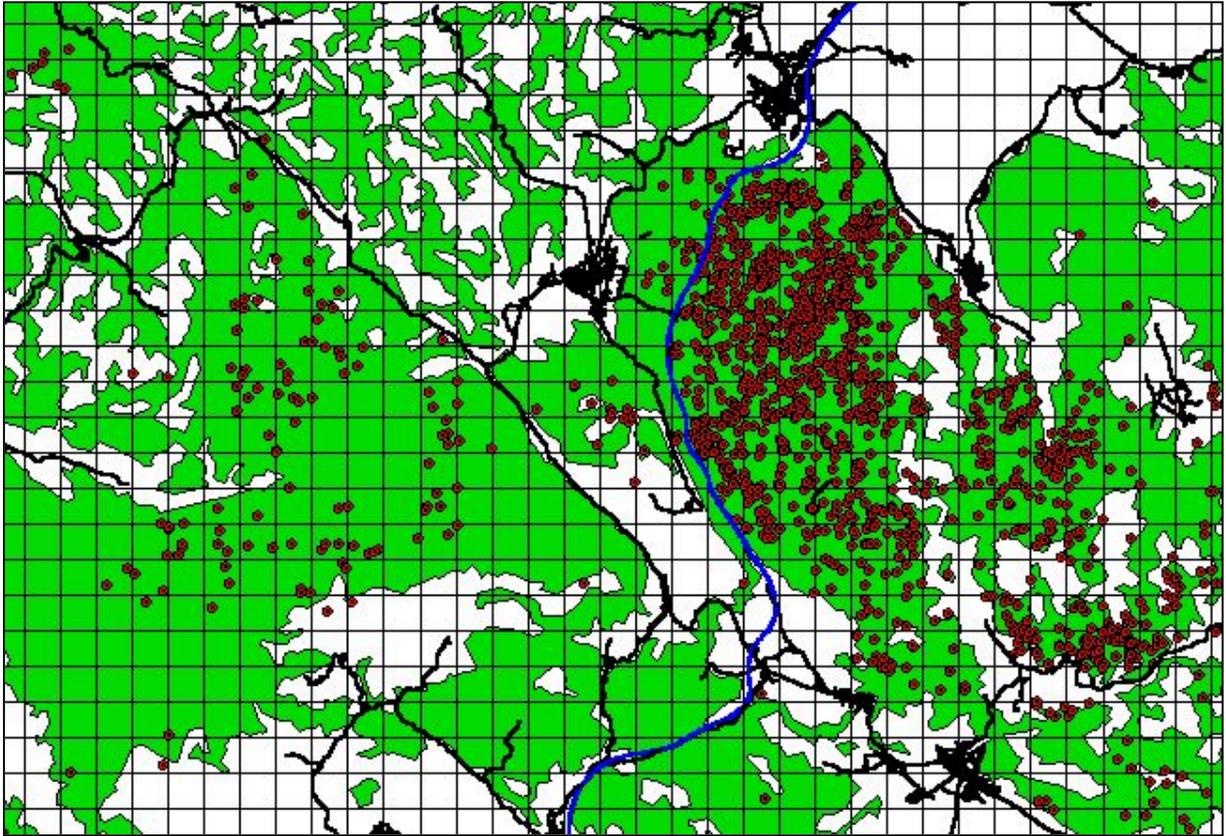


Abb. 9: Teil des slowenischen Studiengebietes. FC200 (grün), PR25 (schwarz), HW25 (blau) und Peilungen (rot) sind auf dem 1000 m Raster zu sehen. Für die gesamten Ostalpen waren nur Variablen vom Maßstab 1:200.000 verfügbar.

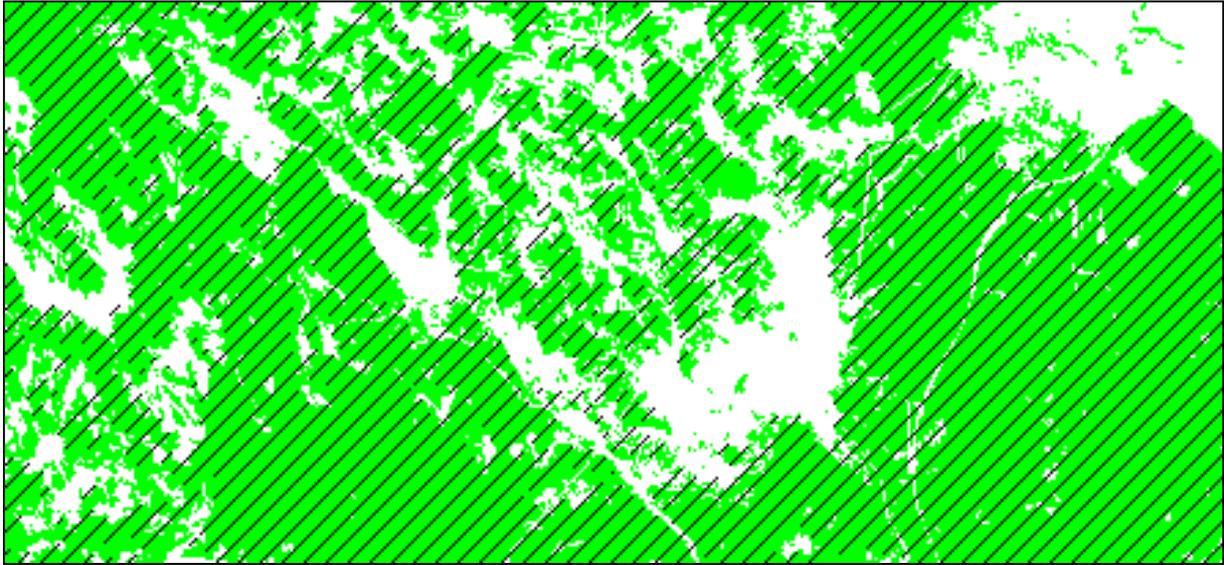


Abb. 10: Waldverteilung, beschrieben durch die Variablen FC200 (schraffiert) und FC25 (grün). FC25 zeigt einen höheren Waldanteil, bedingt durch die vielen kleineren Waldflächen. Insgesamt sind die Unterschiede aber gering.

Ich standardisierte jede Variable auf Werte zwischen 0 und 1 und zwar so, daß hohe Werte eine hohe Nutzung oder Meidung der Bären erwarten ließ (z.B. hohe Nutzung bei Waldanteil, hohe Meidung bei Fragmentation und Infrastruktur). Mein grundsätzlicher Ansatz dabei war, erst Ausreißer zu entfernen und dann alle Werte durch das Maximum zu teilen. Bei den Fragmentationsmaßen mußte ich allerdings vorsichtig sein, da z.B. in Zellen aus dem 1000 m Raster die Länge aller Waldpolygone (FL25 und FL200) bei einer Zelle mit 100% Waldanteil bereits 4000 m beträgt (Umfang der Zelle). Deshalb mußte ich hier die Variablen transformieren. Dabei ging ich davon aus, daß das Optimum für die Bären Zellen mit 100% Waldanteil sind. Ich nutzte deshalb folgende Formel (die Ausreißer sind bereits entfernt):

$$\text{Index}_i = \frac{|Z_i - \text{opt}|}{\max(|Z_i - \text{opt}|)}$$

, wobei  $\text{Index}_i$  der resultierende Indexwert der i-ten Zelle ist,  $Z_i$  der Variablenwert der i-ten Zelle,  $\text{opt}$  der Wert einer Zelle mit 100% Waldanteil und  $\max$  das Maximum des Arguments.

Ich möchte es an zwei Beispielen erläutern:

### **Beispiel 1: FC200, Waldanteil, Maßstab 1:200.000**

Dies ist einfach der Anteil der Waldfläche an der Gesamtfläche der Rasterzelle.

### **Beispiel 2: FN25, Anzahl der Waldpolygone, Maßstab 1:25.000**

Ausgang ist die Anzahl aller Waldpolygone in einer Zelle. Allerdings ist dabei zu beachten, daß 0 nicht das beste ist, sondern 1 (Zelle mit 100% Waldanteil). Nach obiger Formel werden dann Zellen mit einer Waldfläche am besten (unabhängig von der Größe der Waldfläche), dann Zellen mit keiner oder zwei etwas schlechter bewertet werden und Zellen mit drei Waldflächen noch schlechter usw. Dabei ist wichtig, im Auge zu behalten, daß dieser Parameter die Waldfragmentation anzeigen soll, nicht die gesamte Eignung.

Als genaues Studiengebiet nahm ich die zusammengehängten Flächen aller individuellen Streifgebiete (100% minimum convex polygon, MCP) einschließlich eines 2500 m breiten Puffers. 2500 m war etwa die durchschnittliche tägliche Wanderdistanz (siehe räumliche Bewegungen). Ich benutzte dann zwei deskriptive Maße (1) den Prozentsatz der Zellen mit Werten von 0,7 bis 1 – dies beschreibt das Angebot – und (2) den Prozentsatz der Peilungen in Zellen mit Werten von 0,7 bis 1 – dies beschreibt die Nutzung. Von diesen beiden Maßen bildete ich den Quotienten (Nutzung/Angebot) – dieser beschreibt die Präferenz. Quotienten über 1 zeigten den erwarteten Einfluß, ein Quotient von 1 keinen Einfluß und Quotienten von kleiner 1 eine Meidung gegen die Erwartung, was bedeutet, die Variable ist nicht interpretierbar. Deutet eine Variable in die falsche Richtung, z.B. gibt es eine Meidung des Waldes, gehe ich nicht davon aus, daß dies eine überraschende neue Erkenntnis ist, sondern daß das Rauschen in den Daten den wahren Trend verdeckt.

Dieser Quotient geht zurück auf die Arbeit von Savage (1931), als er die Planktonnutzung von Heringen an der Küste Englands in Abhängigkeit des Angebots beschrieb (Boyce und McDonald 1999).

Ich führte keine statistischen Tests auf eine Abweichung von der Grundgesamtheit durch (Vierfeldertest), da einerseits durchgehend sehr große Stichproben vorlagen und andererseits zwischen den verschiedenen Rastern (100, 1000 und 5000 m) sich zwangsläufig die Stichprobengrößen sehr unterschieden. Mit diesen Variablen entwickelte ich ein theoretisches Modell mit verschiedenen Alternativen. Ich wiederholte dies für jede räumliche Skala (100 m, 1000 m, 5000 m). Um den Einfluß der menschlichen Infrastruktur sicher bewerten zu können, versuchte ich diese Variablen in verschiedenen Modellvarianten, um ihren Einfluß im Zusammenspiel mit den anderen Variablen zu testen.

Ich beschränkte mich auf diesen rein deskriptiven Ansatz aus zwei Gründen. (1) die Verteilungen von Nutzung und Angebot erlaubte nicht parametrische Ansätze, z.B. Regressionsmodelle. Ich verglich hier Grundgesamtheiten (Angebot) mit Stichproben (Nutzung), untersuchte also, ob die Stichprobe eine Zufallsstichprobe aus der gegebenen Grundgesamtheit ist. Die Grundgesamtheiten waren bei den meisten Variablen weit weg von einer Normalverteilung, teilweise wie beim Waldanteil waren es sogar bimodale Verteilungen. Dies liegt an der Landschaftsstruktur. Große Waldgebiete und große Nichtwaldgebiete liegen beide im definierten Angebot.

(2) Viele genutzte Zellen liegen isoliert, d. h. keine der Nachbarzellen ist genutzt. Irgendwie muß der Bär aber dahin gekommen sein. Diese Datenstruktur entsteht dadurch, daß die meisten Bären nur einmal am Tag gepeilt wurden und nicht die kompletten Wanderungen aufgezeichnet sind. Somit sind viele nicht genutzte Zellen in Wirklichkeit durchaus genutzt worden, nur liegen keine Daten davon vor. Andererseits sind natürlich auch viele Zellen nicht genutzt worden, weil sie einfach ungeeignet sind. Insgesamt sind in mehr als 50% aller Zellen mit 100% Waldanteil keine Peilungen. Auch aus diesem Grund war der Ansatz mit Regressionen problematisch (in diesem Fall wäre eine Poisson-Regression – loglineares Modell - angebracht gewesen), wenn auch Boyce und McDonald (1999) dies für möglich halten.

Tab. 4: Einfluß aller Variablen auf der 1000 m Skala (Abkürzungen von Tab. 3).

Variable	Anteil Zellen	Anteil Peilungen	Präferenzquotient
FC200	58,3%	88,8%	1,52
FC25	66,8%	93,2%	1,40
FL200	85,2%	96,1%	1,13
FL25	78,1%	77,9%	1,00
FN200	93,2%	98,7%	1,06
FN25	93,3%	98,3%	1,05
PL200	61,9%	82,0%	1,32
PL25	89,3%	92,7%	1,04
PN200	83,0%	93,0%	1,12
PN25	95,6%	96,3%	1,01
PR25	98,9%	99,9%	1,01
NH25	98,6%	99,8%	1,01
SE25	96,0%	99,6%	1,04

Für die Entwicklung des theoretischen Habitatmodells benutzte ich die den HEP-Modellen zugrundeliegende Idee (habitat evaluation procedure, US Fish and Wildlife Service 1981). Um die Variablen zu kombinieren, die ähnliches messen wie verschiedene Fragmentationsvariablen, verwendete ich das arithmetische Mittel. Um sich gegenseitig ergänzende Variablen zu kombinieren, verwendete ich das geometrische Mittel. Ich berechnete keine Eignungsindizes für jede Variable, da ich die Variablen durch die Standardisierung bereits auf Werte zwischen 0 und 1 gebracht hatte und keinen inhaltlichen Grund hatte, einen anderen als linearen Zusammenhang zu vermuten. Somit sollten sie zumindest eine stetige, wenn auch nicht unbedingt lineare Beziehung zur Eignung zeigen. Nominale Variablen hatte ich nicht benutzt. Beim HEP-Ansatz werden die Variablen noch „linearisiert“, das heißt auf einen wirklich linearen Zusammenhang zur Habitateignung gebracht. Dies war beim hier verwendeten Ansatz nicht nötig.

Als Maß für die Güte des Modells benutzte ich sowohl den Wert für die Nutzung (es sollten mindestens 90% der Peilungen in Zellen mit Werten größer 0,7 sein) und den Präferenzquotienten. Sicherheitshalber testete ich noch mit einer logistischen Regression, trotz der Bedenken wegen der Datenverteilung und der Nullwerte, auf den Einfluß weiterer Variablen, die vielleicht erst im multiplen Ansatz zum Tragen kämen.

Um zu untersuchen, ob residente Bären und Disperser das Habitat auf die gleiche Weise nutzen, verwendete ich univariate allgemeine lineare Modelle (GLM) mit der Nutzung als abhängiger Variablen und Dispersalstatus (residente, Disperser), Altersklasse (Jährlinge, subadulte, adulte) und Geschlecht als erklärende Faktorvariablen.

Außerdem entwickelte ich Modellvarianten allein mit Variablen mit dem Maßstab 1:200.000. Damit konnte ich das Modell auf die gesamten Ostalpen extrapolieren und mit einem unabhängigen Datensatz aus Österreich validieren.

### **5.2.2.2 Ausbreitung und Korridore**

Auf der Basis des ostalpenweiten Habitatmodells versuchte ich die geeignetsten Gebiete in den Ostalpen und die besten Verbindungswege von Slowenien dorthin zu finden. Dazu benutzte ich die "Cost Distance Tools"-Erweiterung von ESRI für ArcView 3.1 und berechnete damit CostDistance- und CostPath-Modelle. Das CostDistance-Modell berechnet für jede Zelle die Wahrscheinlichkeit, sie von einem oder mehreren Startpunkten in Relation zu Habitatqualität und Distanz zu erreichen. Das CostPath-Modell sucht nach dem besten Weg zwischen zwei Punkten auf der Grundlage des CostDistance-Modells. Beiden Modellen liegt ein mathematischer, kein iterativer Algorithmus zugrunde. ESRI gab den genauen Algorithmus auf Anfrage hin nicht preis.

### 5.3 Ergebnisse

#### 5.3.1 Habitatmodell

##### 5.3.1.1 Habitatmodell für Slowenien

###### 1000 m Skala

Aufgrund inhaltlicher Überlegungen hatte ich als grundsätzliche Struktur das geometrische Mittel von Waldanteil und Fragmentation gewählt. Dies beschreibt dann die naturräumliche Eignung. Variablen der menschlichen Infrastruktur verknüpfte ich damit sowohl additiv wie multiplikativ.

Die Anpassung von Modell 1 war praktisch die gleiche wie von Waldanteil (forcov) allein (vgl. Tab. 3). Aber wenn ich die Fragmentation nur über die Waldrandlänge beschrieb (Modell 2), stieg die Anpassung deutlich.

Tab. 5: Berechnungsformeln und Anpassungen der Modellvarianten

Modell	Beschreibung	Anteil Zellen	Anteil Peilungen	Präferenzquotient
forcov	Waldanteil, $(fc25 + fc200) / 2$	58,3%	88,8%	1,52
frag	Fragmentation, $(pn200 + pl200 + fl200) / 3$	70,4%	92,2%	1,31
Modell 1	$\sqrt{forcov * (1 - frag)}$	58,4%	88,3%	1,51
Modell 2	$\sqrt{forcov * (1 - fl200)}$	52,4%	94,2%	1,80
Modell 3	$\sqrt{fc200 * (1 - fl200)}$	63,6%	92,8%	1,46
Modell 4	$\sqrt{fc25 * (1 - fl200)}$	68,5%	96,1%	1,40
Modell 5	$\sqrt{Modell2 * (1 - \frac{nh25 + se25}{2})}$	75,0%	98,4%	1,31
Modell 6	$\sqrt{Modell2 * (1 - nh25)}$	75,0%	98,4%	1,31
Modell 7	$\sqrt{Modell2 * (1 - se25)}$	74,2%	98,4%	1,33
Modell 8	$\sqrt{Modell2 * (1 - pr25)}$	74,7%	98,3%	1,32
Modell 9	$\sqrt{Modell2 * (1 - \frac{pr25 + se25}{2})}$	74,6%	98,4%	1,32
Modell 8 pol	Modell 8, aber nur für 1 Individuum	84,8%	92,9%	1,10
Modell 6 pol	Modell 6, aber nur für 1 Individuum	87,0%	93,3%	1,07
Modell 2 pol	Modell 2, aber nur für 1 Individuum	67,4%	85,0%	1,26
Modell 10	Modell2 - 0,2 * se25	52,0%	93,5%	1,80
Modell 11	$\sqrt{Modell2 * (1 - se25)}$ , wenn $se25 > 0,2$	52,2%	94,2%	1,80

Modell 3 ist von der inhaltlichen Bedeutung mehr oder weniger das gleiche wie Modell 2, aber es beinhaltet nur Variablen der 1:200.000 Skala. Damit ist es extrapolierbar auf die gesamten Ostalpen. Modell 5-9 sind Varianten mit Variablen der menschlichen Infrastruktur. Der Präferenzquotient dieser Modelle ist niedriger, die Spezifität dieser Modelle also geringer. Allerdings liegen nahezu alle Peilungen in Zellen mit Werten größer 0,7, so daß die

genutzten Zellen sehr gut erfaßt wurden, allerdings offensichtlich auch viele Zellen als geeignet eingestuft wurden, die nur kaum genutzt wurden.

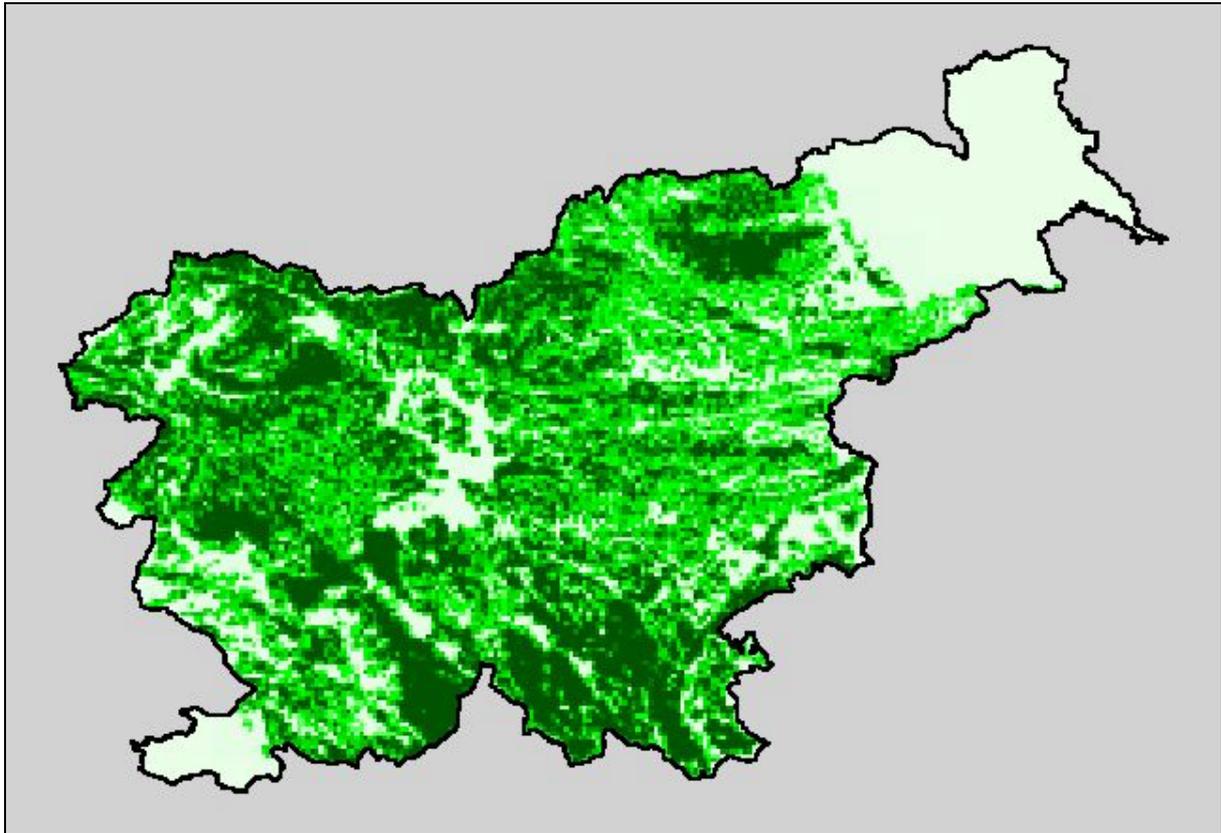


Abb. 11: Modell 3 für ganz Slowenien. Je dunkler das grün der Zellen, desto höher sind die Modellwerte. Die besten Gebiete befinden sich im Süden, jedoch gibt es auch im Norden einige sehr gut geeignete Gebiete. Die gut geeigneten Gebiete im Süden liegen im Dinarischen Gebirge, die im Norden bereits in den Alpen.

Dabei muß man berücksichtigen, daß sowohl unsere Peilungen, als auch die Siedlungen nicht gleichmäßig im Studiengebiet verteilt sind. Um sicher zu stellen, daß die höhere Anpassung der Modelle 2-4 kein Artefakt dieser ungleichen Verteilungen war (die meisten Peilungen sind aus einem Gebiet ohne Siedlungen), verglich ich die Modelle 2, 6 und 8 auch für einen Bären, der in einem relativ stark besiedelten Gebiet lebte ("Polona", adultes Weibchen). Aber auch in diesem Gebiet zeigte Modell 2 die beste Anpassung. Letztlich testete ich noch zwei weitere Varianten mit deutlich geringerem Einfluß der Infrastruktur, aber auch hier ergab sich keine Verbesserung gegenüber Modell 2. Auch bei der logistischen Regression hat keine weitere Variable einen signifikanten Einfluß gezeigt.

Daher läßt sich zusammenfassend feststellen, daß der Waldanteil den höchsten und die Fragmentation den zweithöchsten Einfluß auf die Habitatnutzung der Bären haben. Weitere Variablen zeigten keine zusätzliche Erklärung.

### 5000 m Skala

Auf der 5000 m Skala hatten alle Variablen im Vergleich zur 1000 m Skala einen geringeren Einfluß oder zeigten einen nicht interpretierbaren Trend. Die einzelnen Modellvarianten hatte ich auf gleiche Weise berechnet wie auf der 1000 m Skala, allerdings anstatt LF200 NF200 verwendet auf Grund der besseren Anpassung. Dies erscheint mir insofern gerechtfertigt, da beide Variablen die gleiche inhaltliche Bedeutung haben (Fragmentation). Die geringere

Anpassung auf dieser Skala hängt vermutlich damit zusammen, daß die Zellengröße bereits annähernd so groß ist wie die einzelnen Waldgebiete. Das Waldgebiet mit den meisten Peilungen hat eine Größe von etwa 100 km<sup>2</sup>, eine Zelle von 25 km<sup>2</sup>, so daß nur wenige Zellen ganz innerhalb dieses Waldgebietes zum Liegen kommen. Viele Zellen schließen bereits größere Gebiete außerhalb dieses Waldgebietes ein. Dadurch sind viele Peilungen in Zellen mit nur 40 – 60% Waldanteil. Allerdings – und das scheint hier der relevante Punkt zu sein – die Bären nehmen diese Zellen nicht als schlechter geeignet wahr und nutzen den Wald nahezu bis zum Rand in gleicher Weise wie im Kern des Gebiets.

Tab. 6: Variablen und drei Modelle auf der 5000 m Skala. Markierte Variablen und Modelle zeigen einen Einfluß in der erwarteten Richtung.

Variablen	Anteil Zellen	Anteil Peilungen	Präferenzquotient
FC200	61,8%	62,7%	1,02
FC25	58,8%	81,6%	1,39
NF200	80,9%	86,7%	1,07
SE25	91,2%	94,9%	1,04
SENH	92,6%	95,5%	1,03
LF200	8,8%	19,2%	2,17 <sup>1</sup>
LF25	39,7%	20,9%	0,53
NF25	61,8%	61,5%	1,00
NH25	91,2%	85,7%	0,94
LP200	27,9%	23,5%	0,84
LP25	41,2%	22,0%	0,53
NP200	32,4%	23,8%	0,73
NP25	52,7%	17,7%	0,34
PR25	85,3%	85,2%	1,00
HW25	94,1%	76,5%	0,81
SE200	91,2%	87,2%	0,96
MR200	79,4%	72,3%	0,91
Modell 2	57,4%	80,6%	1,41
Modell 4	57,4%	82,7%	1,44
Modell 3	75,0%	81,8%	1,09

<sup>1</sup> Anteil Peilungen nur 19,2%

Für die 5000 m Skala läßt sich abschließend feststellen, daß die Rastergröße bereits so groß ist, daß die vorhandene Habitatpräferenz der Bären wieder verschwimmt. Die Variablen zeigen einen geringeren Einfluß und die Anpassung der daraus resultierenden Modelle ist schlechter.

### 100 m Skala

Auf der 100 m Skala ist die Anpassung von Modell 3 und aller anderen Modelle etwas schlechter als auf der 1000 m Skala. Zusätzlich ging der multiplikative Zusammenhang zwischen Waldanteil und Waldrandlänge verloren.

Tab. 7: Variablen und Modell 3 auf der 100 m Skala.

Variablen	Anteil Zellen	Anteil Peilungen	Präferenzquotient
FC200	67,6%	95,0%	1,41
LF200	70,5%	96,1%	1,36
LP200	91,7%	96,8%	1,06
NF200	99,9%	100,0%	1,00
NP200	88,2%	95,5%	1,08
FC25	68,2%	89,2%	1,31
LF25	83,6%	98,8%	1,18
LP25	97,8%	99,3%	1,01
NF25	91,6%	93,0%	1,02
NP25	87,7%	91,4%	1,04
PR25	98,8%	99,9%	1,01
MR200	99,2%	99,0%	1,00
HW25	99,8%	99,9%	1,00
NH25	99,6%	100,0%	1,00
SE25	95,5%	99,9%	1,05
SE200	98,9%	99,8%	1,01
Modell3	68,5%	95,5%	1,39

Vermutlich ist der Hauptgrund dafür, daß die Bären ihre Umgebung auf einer größeren räumlichen Ebene wahrnehmen. Zusätzlich muß man auch berücksichtigen, daß der Fehler der Peilungen meist größer als 50 m war, so daß sich auch einiges an Rauschen in den Daten befindet.

Insgesamt läßt sich feststellen, daß das Habitatmodell die beste Anpassung auf der 1000 m Skala hat, und daß es besonders empfindlich auf Vergrößerungen der räumlichen Ebene reagiert.

### Nutzen alle Bären das Habitat auf die gleiche Art und Weise?

Um den Einfluß von Dispersalstatus, Alter und Geschlecht auf die Habitatnutzung zu untersuchen, schätzte ich ein univariates GLM. Als Kontrollvariable nahm ich den durchschnittlichen Habitatwert im Streifgebiet jedes Individuums.

Tab. 8: Einfluß von Alter, Geschlecht und Dispersalstatus auf die Habitatnutzung.

Univariates allgemeines lineares Modell		
abhängig: % der Peilungen mit Modellwerten von 0.7 - 1.0		
	beta	Signifikanz
Korrigiertes Modell		0,00
Konstante	0,357	0,10
mittlerer Habitatwert im Streifgebiet	0,802	0,00
Disp (resident)	-0,096	0,20
Disp (Disperser)	0	
Sex (männlich)	0,033	0,99
Sex (weiblich)	0	
Age (Jährling)	-0,186	0,43
Age (subadult)	-0,048	
Age (adult)	0	
korrigiertes R <sup>2</sup> = 0,714		

Solange ich alle Faktorvariablen und die Kovariate “mittlerer Habitatwert im Streifgebiet” ins Modell hereinnahm, war keine der Faktoren signifikant. Der beta-Koeffizient von “mittlerer Habitatwert im Streifgebiet” ist mit Abstand am höchsten. Wenn ich aber nur Dispersalstatus und “mittlerer Habitatwert im Streifgebiet” in das Modell nehme, wird Dispersalstatus signifikant. Allerdings ist der beta-Koeffizient weiterhin sehr klein.

Tab. 9: Einfluß von Dispersalstatus auf Habitatnutzung (vgl. Tabelle 8)

Variablen	beta	Signifikanz
Konstante	0,300	0,002
mittlerer Habitatwert im Streifgebiet	0,801	0,000
Disp (resident)	-0,063	0,029
Disp (Disperser)	0	
korrigiertes R <sup>2</sup> = 0,708		

Aber diese Ergebnisse haben noch eine andere Bedeutung. Die Nutzung ist relativ zum Angebot. Auf Grund dieser Daten kann ich die Frage nicht beantworten, wo das untere Limit für Bären liegt, ein Streifgebiet zu etablieren, da keine Daten über Nichtbesiedlung von Gebieten mit schlechterer Eignung vorliegen.

### 5.3.1.2 Extrapolation in die Ostalpen

Als nächstes extrapolierte ich Modell 3 von der 1000 m Skala über die gesamten Ostalpen und validierte es mit einem unabhängigen Satz von Telemetriedaten aus Österreich.

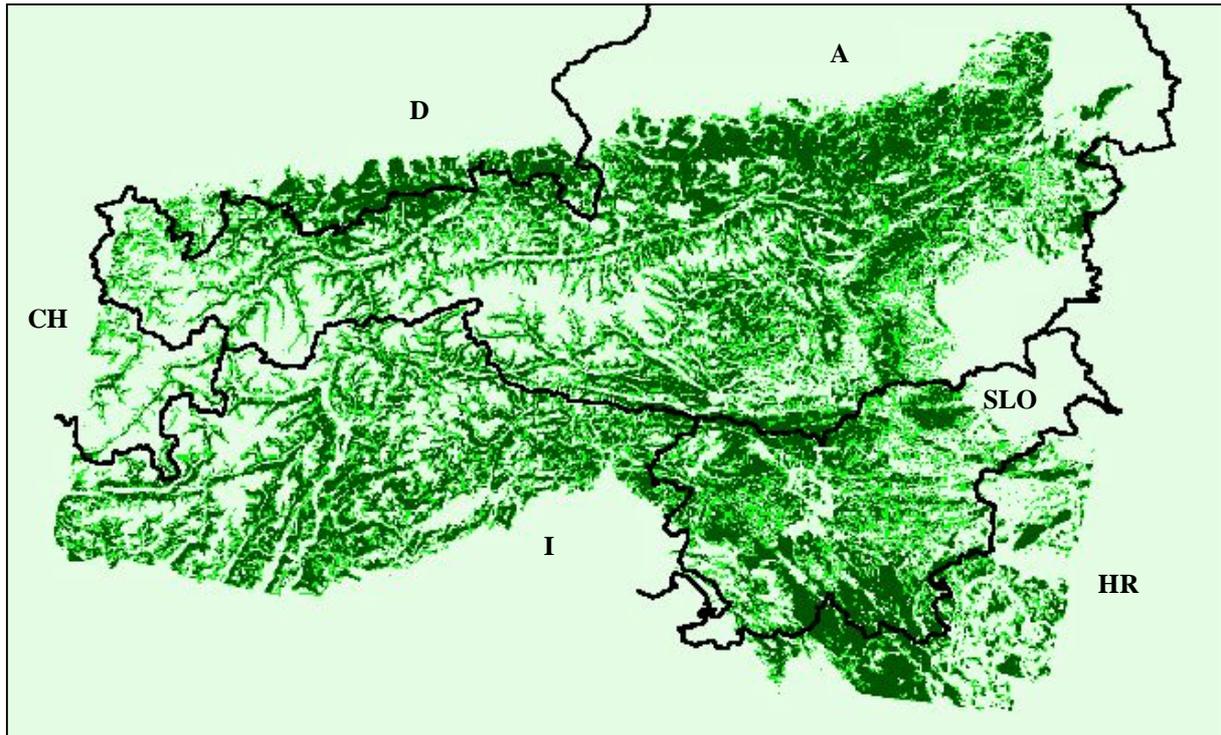


Abb. 12: Habitataignung in den Ostalpen. Die schwarzen Linien stellen die Grenzen der Alpenländer dar. Dunkelgrüne Zellen haben Habitatwerte von 0,7 bis 1, mittelgrüne von 0,5 bis 0,7 und hellgrüne kleiner 0,5. Um so höher die Werte, desto besser sollten die Zellen geeignet sein. Die besten Gebiete befinden sich im Dinarischen Gebirge in Slowenien und Kroatien, im nordöstlichen Teil der österreichischen Alpen und entlang der bayerisch-österreichischen Grenze.

Tab. 10: Validierung des Habitatmodells mit Daten aus Österreich.

Land	Datentyp	Anteil Peilungen			
		Habitatwert	0 - 0,5	0,5 - 0,7	0,7 - 1
Slowenien	Telemetrie		1%	6%	93%
Österreich	Telemetrie		2%	8%	90%
Österreich	Fütterungen		1%	9%	90%
Österreich	andere		9%	12%	79%
Österreich	Sichtungen		7%	16%	77%
Österreich	Schäden		13%	20%	67%

Die Modellanpassung war fast genauso hoch wie für die slowenischen Daten. Ich benutzte hier als Maß nur den Anteil der Peilungen in Zellen mit Werten größer 0,7, da die Streifgebiete von Jahr zu Jahr teilweise sehr schwankten und sich damit das Angebot nicht bestimmen ließ. Aus der recht guten Anpassung des Modells für Österreich folgere ich, daß dieses Modell geeignet ist, die Habitataignung für Braunbären in vergleichbaren Landschaften anzuschätzen. Die Abweichungen bei den verschiedenen Beobachtungsdaten läßt sich gut über methodisch bedingte systematische Fehler erklären. Während Telemetriedaten relativ unabhängig von Waldanteil und menschlicher Besiedlungen erhoben werden, trifft dies für die anderen Datensätze nicht unbedingt zu. Reh- und Rotwildfütterungen befinden sich fast ausschließlich in großen Waldgebieten abseits menschlicher Siedlungen, so daß diese Nachweise mehr den typischen Lebensraum um eine Fütterung beschreiben als die Habitatnutzung der Bären. Direkte Beobachtungen hingegen sind natürlich in offenem Gelände wahrscheinlicher. Die Schäden betreffen meist Schafe oder Bienen, die sich oft auf

Wiesen oder Kahlschlägen befinden. Deshalb ist die geringere Übereinstimmung auch zu erwarten. Die Kategorie „übrige“ beinhaltet Fußspuren und Haare, die ebenfalls leichter in offenen Gebieten gefunden werden, da dort mehr Leute unterwegs sind. Zusätzlich ist anzunehmen, daß Nachweise der Kategorie „übrige“ im Durchschnitt näher an Siedlungen gefunden werden als zufällig und auch deshalb die Übereinstimmung schlechter ist.

### 5.3.2 Ausbreitung und Korridore

Ausgehend vom Bärenkerngebiet in Slowenien (das Gebiet, in dem regelmäßig Weibchen mit Jungen beobachtet werden), rechnete ich das folgende CostDistance-Modell.

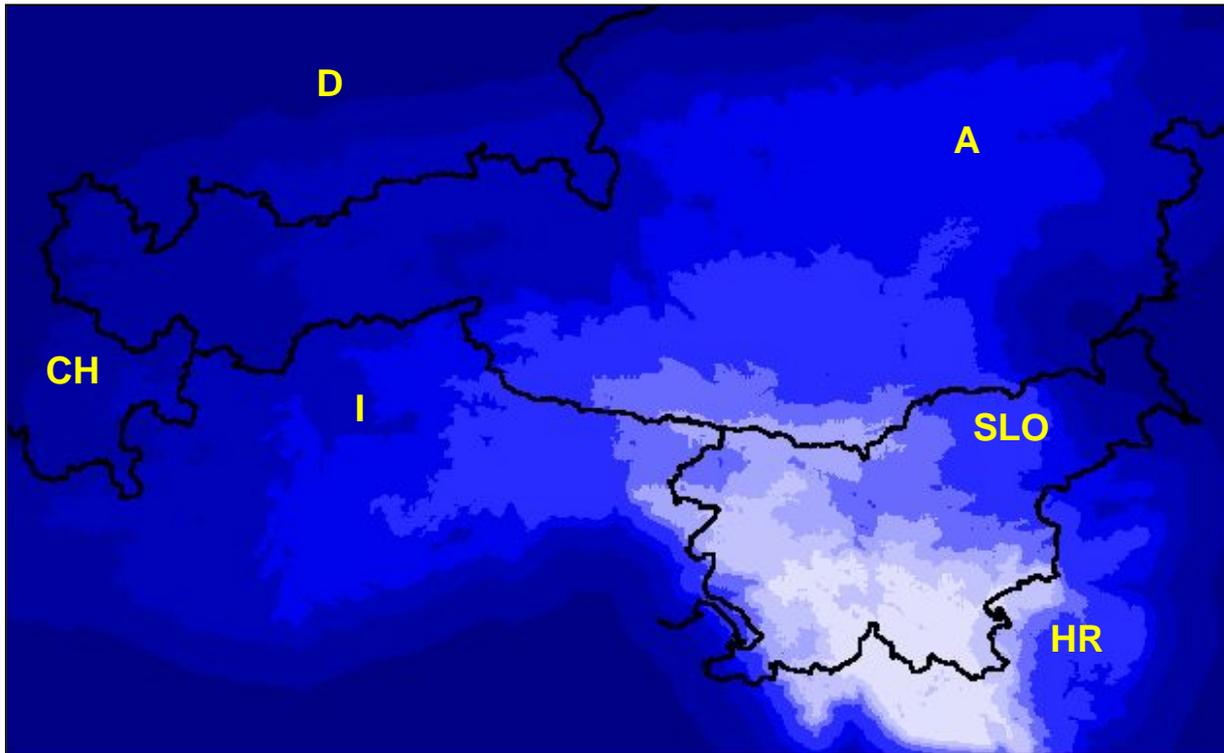


Abb. 13: CostDistance-Modell ausgehend vom Verbreitungsgebiet der Bärenweibchen in Slowenien. Je dunkler das Blau, um so weniger wahrscheinlicher ist es, daß ein Bär die Zelle erreicht. Der Effekt linearer Barrieren wie Autobahnen ist nicht berücksichtigt. Diese Darstellung läßt sich interpretieren als die wahrscheinlichste Ausbreitung der slowenischen Bärenpopulation.

In den Nord-Ost-Alpen, etwa 100 km südwestlich von Wien, hat sich inzwischen eine kleine Bärenpopulation etabliert. Sie geht zurück auf natürliche Zuwanderung und das Aussetzen von zwei Weibchen und einem Männchen (Rauer und Gutleb 1997). Ich versuchte hier ebenfalls das wahrscheinlichste Ausbreitungsmuster anzuschätzen.

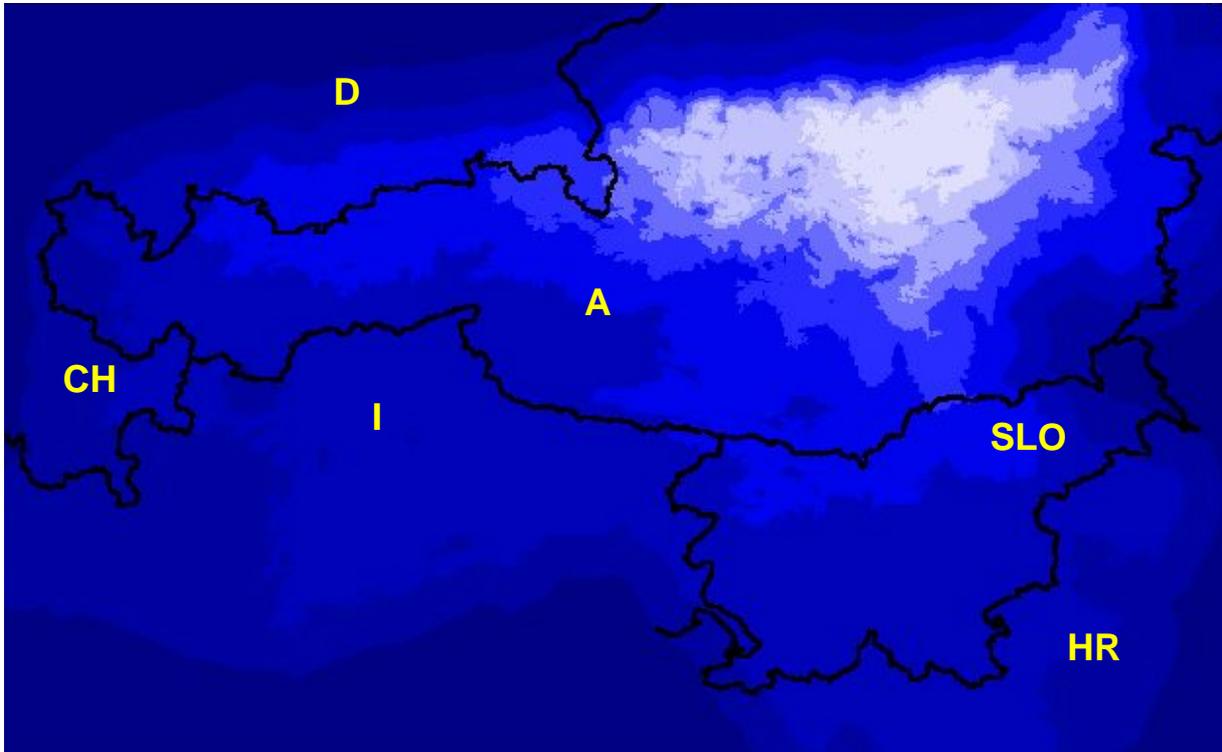


Abb. 14: CostDistance-Modell ausgehend von der kleinen Bärenpopulation in den Nord-Ost-Alpen. Die wahrscheinlichste Ausbreitung ist westwärts Richtung bayerischer Grenze. Hier sind ebenfalls keine Barriereneffekte wie das Inntal berücksichtigt. Die beiden Modelle (Abb. 5 und 6) lassen sich nicht vergleichen, da die slowenische Bärenpopulation wesentlich größer und deshalb die zeitliche Dimension beider Modelle völlig unterschiedlich ist.

Ausgehend von diesen beiden Modellen suchte ich nach dem besten Verbindungskorridor zwischen dem Bärenkerngebiet in Slowenien und drei Punkten in den Alpen: Das Zentrum der nordöstlichen Population (Ötscherweg), dem Toveltal im Trentino, wo die letzten autochthonen Bären leben (Trentinoweg) und Linderhof bei Garmisch-Partenkirchen in den bayerischen Alpen (Linderhofweg)

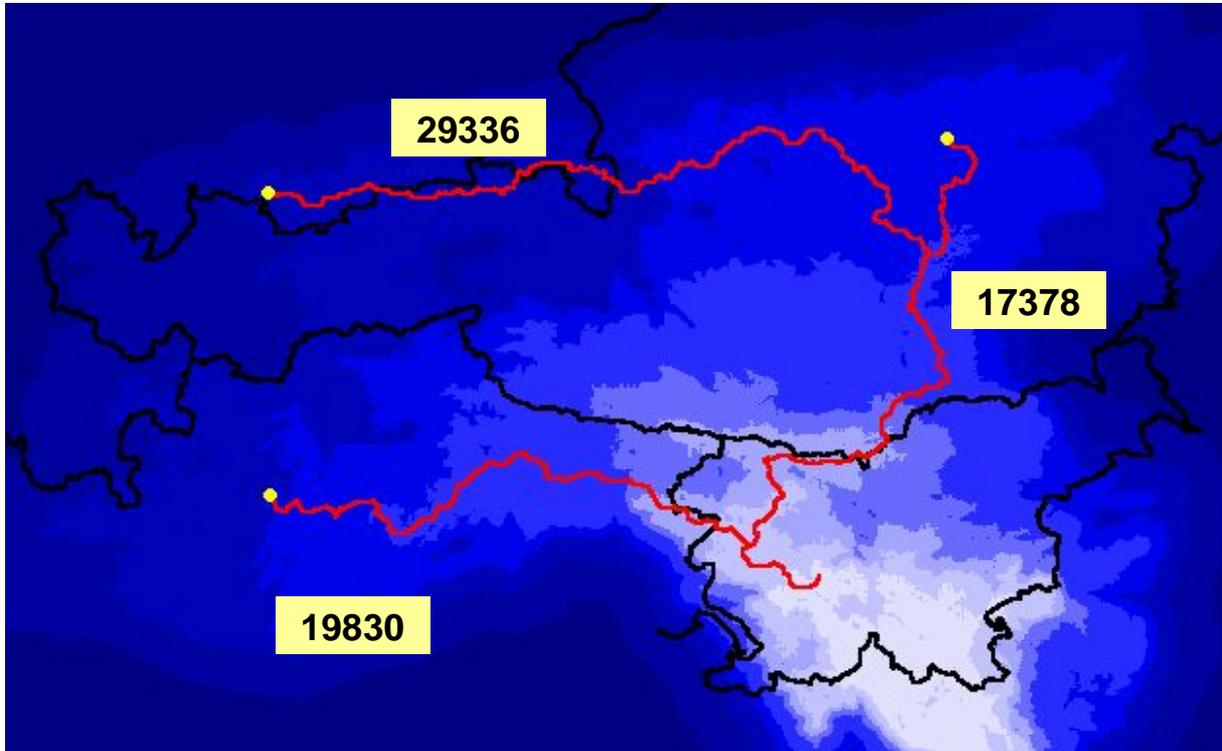


Abb. 15: CostPath-Modell für drei Punkte in den Ostalpen, ausgehend von der Bärenverbreitung in Slowenien. Die Kosten für jeden Weg sind gezeigt in relativen Einheiten. Die Unterschiede zwischen dem Ötscherweg und dem Trentinoweg ist überraschend gering, aber man muß beachten, daß keine linearen Barrieren wie das Kanaltal und vor allem das Etschtal im Modell berücksichtigt wurden. Von einigen Anekdoten wissen wir von wenigen Langstreckendispersern auf dem Ötscherweg. Dieser Weg scheint wahrscheinlicher genutzt zu werden (Rauer und Gutleb 1997).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß diese auf dem extrapolierten Habitatmodell basierende, grobe Abschätzung der wahrscheinlichsten Ausbreitung der Bärenpopulation ein Bild produziert, das sehr nahe dem ist, was wir in der Vergangenheit beobachtet haben. Trotzdem, einige Unterschiede bestehen und ich werde die Ausbreitung im Kapitel 6 mit einem räumlich-expliziten, individuen- und regelbasiertem Simulationmodell genauer untersuchen.

## 5.4 Diskussion

### 5.4.1 Habitatmodell

Mit diesem Modellieransatz war ich in der Lage, ein Modell für das Studiengebiet in Slowenien mit einer erstaunlich hohen Anpassung zu kreieren. Dieses Modell extrapoliert in die gesamten Ostalpen erbrachte bei einer Validierung mit einem unabhängigen Datensatz eine nahezu gleich hohe Anpassung. Deshalb denke ich, daß dies auch ein vielversprechender Ansatz für andere, vom Landschaftsbild und der Vegetation vergleichbare Gebiete ist.

Ich entwickelte dieses Modell für einen großräumigen Ansatz und daher ist es damit nicht möglich, Fragen zur kleinräumigen Habitatnutzung wie Einfluß von Forststraßen oder verschiedener Waldtypen zu beantworten. Diese kleinräumigeren Untersuchungen sind durchaus wichtig, um ein komplettes Bild der Habitatnutzung der Bären in Mitteleuropa zu bekommen (vgl. Kaczensky und Knauer 2000, Kaczensky i.V.). Eine andere Frage, die ich ebenfalls nicht beantworten kann, ist, was die Mindestansprüche an den Lebensraum sind, damit er immer noch geeignet ist für Bären, da keine Daten vorliegen aus Gebieten, in denen keine Bären mehr leben können. Trotzdem - auf der großräumigen Ebene scheint das Modell recht gut die Habitateignung für Bären im nördlichen dinarischen Gebirge und den östlichen Alpen vorherzusagen.

Betrachtet man die wichtigsten Habitatparameter, so ist es recht überraschend, daß nur Waldanteil und Fragmentation auf die Habitatnutzung der Bären einen Einfluß zu haben scheinen. Menschliche Infrastruktur wie Siedlungen, Einzelhäuser, Autobahnen oder Teerstraßen, die allgemein als wichtiger negativer Einflußfaktor für den Bärenlebensraum angesehen wird, hatte keinen zusätzlichen Einfluß. Einerseits könnte man argumentieren, daß dies möglicher Weise ein Artefakt durch den großräumigen Ansatz ist, aber ebenso bei einer kleinräumigeren Analyse fanden wir heraus, daß die Meidung von Teerstraßen, Einzelhäusern und Siedlungen bei bivariatem Ansatz weitgehend durch das Fehlen von Wald erklärbar war (Kaczensky und Knauer 2000). Auch besteht der Verdacht, daß ein systematischer Fehler dadurch entstand, daß hauptsächlich Peilungen während des Tages (92%) verwendet wurden. Aber auch während den Aktivitätsüberwachungen hatten wir nicht den Eindruck, daß die Bären sich deutlich anders verhielten, z.B. näher an Ortschaften herankamen oder offene Flächen öfter nutzten. Darüber hinaus ist anzunehmen, daß nachts Siedlungen und Straßen eher einen geringeren Einfluß haben, welcher offensichtlich bereits tagsüber nicht meßbar war.

Diese Ergebnisse sind motivierend für Bärenschutzprojekte in vergleichbaren Landschaften. Es bedeutet nicht, daß menschliche Infrastruktur keinen negativen Einfluß hat (z.B. liegen keine Daten zu Überlebenswahrscheinlichkeiten und Reproduktionserfolg in Relation zu Habitatvariablen vor), aber es zeigt, daß Bären toleranter gegenüber dem Menschen sind als erwartet. Zumindest gilt dies, solange genügend unfragmentierter Wald vorhanden ist.

Abweichend von diesen Ergebnissen wurden in Montana durchaus ein Einfluß von Straßen und häufig von Menschen frequentierten Punkten gefunden (Mace et al. 1998). Allerdings sind die Bären dort tagaktiv und treffen so viel leichter auf Menschen. Darüber hinaus nutzen sie öfter auch offene Flächen wie subalpine Matten und sind damit stärker dem Menschen gegenüber exponiert. Der scheinbare Unterschied geht somit sehr wahrscheinlich auf unterschiedliche Ausgangsbedingungen zurück. Auch Gibeau (2000) zeigte im Banff National Park einen Einfluß von Autobahnen und Teerstraßen bei nicht-habituierten Tieren. Aber auch hier sind die Tiere viel in nicht bewaldetem Gelände.

Ich benutzte für den Modellieransatz nur sehr einfache und deskriptive Statistik, da manche Variablen eine bimodale Verteilung aufwiesen. Waldanteil war ein Beispiel. Das Maximum lag bei 100% Waldanteil pro Zelle, aber ein zweites, wenn auch deutlich kleineres bei 0%. Es gab einfach große geschlossene Waldgebiete und dazwischen größere waldfreie Flächen, die innerhalb der Streifgebiete der einzelnen Individuen lagen. Und da ich untersuchte, ob die Peilungen eine Zufallsstichprobe aus meiner Grundgesamtheit der angebotenen Zellen darstellen, kann ich auch nicht mit dem zentralen Grenzwertsatz argumentieren. Meine Grundgesamtheit ist endlich und außerdem bekannter Maßen leicht bimodal verteilt.

Ein zweiter kritischer Punkt ist die Tatsache, daß Zellen ohne Peilung nicht automatisch ungenutzt bedeutet. Viele der genutzten Zellen sind isoliert, also durch Zellen ohne Peilungen umgeben. Jede genutzte Zelle hat aber mindestens eine genutzte Nachbarzelle, da sich keiner der Bären nur in einer Zelle aufgehalten hat. Darüber hinaus macht die einfache Beschreibung der Variableneinflüsse und der verschiedenen Varianten es leichter, dem Modellierprozeß zu folgen.

Ein weiteres wichtiges Ergebnis ist die Skalenabhängigkeit des Modells. Dieses Phänomen wurde weitgehend ignoriert in früheren Ansätzen (Knauer et al. 1997, Corsi et al. 1998, Corsi et al. 1999), obwohl das Problem in verschiedenen Veröffentlichungen beschrieben ist. (z.B. Didier und Porter 1999). Die Skalenabhängigkeit dieses Modells zeigt, wie wichtig es ist, auf die relevante Skala zu testen, um tatsächliche Muster und nicht Artefakte zu beschreiben.

Es gibt bereits einige frühere Modelle zur Habitatbewertung für Braunbären in den Ostalpen. Aste (1993) entwickelte ein Vektormodell, basierend auf der Kombination verschiedener Habitatparameter wie die Verfügbarkeit von Nahrung und Deckung oder den Einfluß menschlicher Störungen. Das Modell ging sehr ins Detail, baute aber nicht auf Daten, sondern auf Annahmen auf, die aus der Literatur und der Meinung einiger Bärenfachleute abgeleitet waren. Das erste Semi-Grimodell hatte als Grundeinheit die österreichischen Bezirke (entspricht in etwa den deutschen Landkreisen, durchschnittliche Größe 688 km<sup>2</sup>) und basierte ebenfalls auf Expertenmeinung (Arbeitsgemeinschaft Braunbär life). Dieses Modell entwickelten wir weiter zu einem echten Gridmodell, allerdings mit 10 \* 10 km<sup>2</sup> Gridzellen (Knauer et al. 1997).

Alle diese Modelle sind auf Österreich beschränkt und keines basiert auf echten Daten. Trotzdem ist es interessant, daß sich die groben Muster der Habitatverteilung in Österreich nicht von denen des hier entwickelten Modells unterscheiden. Und das obwohl das zweite (Arbeitsgemeinschaft Braunbär life) und dritte Modell (Knauer et al. 1997) auf jeden Fall eine zu große Skala und unwichtige Faktoren wie die Besiedlung benutzen.

Das neueste Habitatmodell hatten Corsi et al. (1998) für den gesamten Alpenbogen entwickelt. Das Modell baut hauptsächlich auf Telemetriedaten aus den Abruzzen, Mittelitalien, und einigen Beobachtungsdaten aus den Trentino, Norditalien, auf. Ihr Ansatz war, die Habitatzusammensetzung in den Alpen mit den Gebieten, aus denen Daten vorhanden waren, zu vergleichen und zwar mittels des Mahalanobis-Distanz-Maßes.

Ich sehe hier zwei wirkliche kritische Punkte bei diesem Ansatz: (1) sie machten keine Vorauswahl der wichtigen Variablen (allein für Österreich sind es mehr als 30), womit viele der Unterschiede auf zufälligen Effekten beruhen und in Wirklichkeit keine Bedeutung haben werden und (2) sie nahmen an, um so ähnlicher eine Zelle zu den Zellen aus Abruzzen/Trentino ist, um so besser ist sie geeignet.

Besonders der Effekt vom zweiten Punkt kann zu ziemlich seltsamen Ergebnissen führen, da die Annahme dahinter ist, daß die Habitatzusammensetzung im Gebiet Abruzzen/Trentino die für Bären am besten geeignete ist. Vielleicht gibt es in den Alpen bessere Gebiete als in Abruzzen/Trentino, die dann aber schlechter abschneiden. Dieser Punkt wird am problematischsten, wenn man von kleinen Gebieten ausgehend auf sehr große Gebiete extrapoliert, das eine Vielzahl von Vegetationszonen und Pflanzengemeinschaften umfaßt. Um so unterschiedlicher zwei Gebiete sind, desto schwieriger sind sie zu vergleichen – gleich geeignete Gebiete können sehr unterschiedlich eingestuft werden, weil ein bestimmter Habitattyp im Zielgebiet nicht im Ausgangsgebiet vorhanden ist, was große Mahalanobis-Distanzen zur Folge hat. Eine Validierung des Modells von Corsi et al. (1998) mit dem österreichischen Datensatz wäre sehr aufschlußreich.

Clark et al. (1993) wählten im Prinzip den gleichen Ansatz, nur trafen sie eine deutlich stärkere inhaltliche Vorauswahl der Variablen und extrapolierten ihr Modell nicht. Damit vermieden sie einige Probleme von Corsi et al. (1998), hatten jedoch dennoch das Problem, möglicher Weise Variablen verwendet zu haben, die zwar für die Bären keine Bedeutung haben, die genutzten und ungenutzten Gebiete sich diesbezüglich jedoch unterschieden.

### **5.4.2 Ausbreitung und Korridore**

Das CostDistance- und das CostPath-Modell hatten zwar die erwarteten Ergebnisse produziert, trotzdem ist es schwierig, sie quantitativ zu validieren. Der kritische Punkt ist der benutzte Algorithmus, welcher auf Anfrage von ESRI nicht preisgegeben wurde. Jeder Algorithmus kann Schwächen und Stärken haben und zusätzliche Zufallseffekte können nicht mitberücksichtigt werden. Als nächsten Schritt will ich deshalb diese Modelle mit einem räumlich-expliciten Dispersal-Modell vergleichen.

Ich berücksichtigte keine Barriereneffekte durch z.B. Autobahnen, da zu ihrem Einfluß keine Daten vorliegen. Aber für mindestens drei Autobahnen einschließlich der gesamten Täler kann man einen deutlichen Barriereeffekt annehmen: das Kanaltal in Nordostitalien, das Etschtal mit Brennerautobahn südlich von Meran und das Inntal in Tirol. Aufgrund des Weglassens des Barriereeffekts dieser Täler erwarte ich eine deutliche Überschätzung der Wahrscheinlichkeit, daß Bären Gebiete in den gesamten italienischen Alpen und nördlich des Inntals erreichen werden.

Für den östlichen Teil Österreichs nehme ich keinen großen Einfluß der bestehenden Autobahnen an, da sie wegen der häufigen Viadukte und Tunnels leicht zu überqueren sind (vgl. Kaczensky et al. 2000b). Daher nehme ich an, daß die geschätzte Ausbreitung in diese Gebiete auch realistisch ist. Das Modell sagte die Koralm als wichtigsten Wanderkorridor zwischen Slowenien und Niederösterreich richtig voraus und ebenso die Ausbreitung nach Oberösterreich geschah in der Realität wie vom Modell vorhergesagt (vgl. Abb. 5 und Rauer und Gutleb 1997). Damit läßt sich zusammenfassen, das CostDistance- und das CostPath-Modell liefern plausible Ergebnisse, müssen aber noch verbessert werden durch das Berücksichtigen von Barriereneffekten.

## 6 Räumliche Bewegungsmuster von dispergierenden Bären

### 6.1 Einleitung

Das Dispersal von sich großräumig bewegenden Säugetieren zu studieren, ist sehr zeit- und kostenintensiv. Es gibt dazu insgesamt nur wenige empirische Daten und die meisten sind nicht geeignet für detaillierte Analysen der tatsächlichen Wanderwege. Jedoch ist die Kenntnis dieser Dispersalmuster notwendig, um die räumliche Komponente in der Populationsdynamik zu erklären (Johnson et al. 1992). Viele der Theorien, die Populationsdynamik im Raum erklären, wie Metapopulation- oder Source-Sink-Theorie, gehen von Populationen als agierenden Einheiten aus. In Wirklichkeit sind es aber die Individuen, die agieren. Mit der Weiterentwicklung von räumlichen Populationsmodellen zu räumlich-expliziten, individuen-basierten Modellen entstand die Notwendigkeit, das Verhalten der Individuen genauer zu studieren, um diese Modelle parametrisieren zu können.

Die derzeit wohl am meisten diskutierte Theorie, in der Dispersalmuster eine wichtige Rolle spielen, ist die Metapopulationstheorie (Hanski und Gilpin 1991, Hansson 1991). Der Austausch von Individuen zwischen den Subpopulationen ist ein wichtiger Faktor zur Erklärung der gesamten Metapopulationsdynamik. Wendet man Ableitungen dieser Theorien in der Praxis an, müssen wir in der Lage sein, Dispersalraten zu schätzen.

Eine direkte Schätzung der Dispersalrate zwischen zwei Subpopulationen ist ziemlich schwierig, da wir sowohl die Zuwanderung, als auch die Abwanderung in jeder Subpopulation quantifizieren müssen. In den Ostalpen haben wir nicht einmal eine genaue Vorstellung der Größe und Zusammensetzung der Bärenpopulation, geschweige denn der Zu- und Abwanderung. Das gleiche gilt für die Bärenpopulation in den nördlichen Dinariden.

Auf der anderen Seite würde eine grobe Quantifizierung der Dispersalrate, vor allem der Nettozuwanderung in die Ostalpen, bei Entscheidungen im Bärenmanagement sehr hilfreich sein, z.B. wie überlebensfähig ist die alpine Teilpopulation? Diese Frage kann ohne Kenntnis dieser Information nicht beantwortet werden. Je nach tatsächlicher Dispersalrate kann es z.B. notwendig erscheinen, weitere Aufstockungen in Österreich durchzuführen.

Aufgrund des geringen derzeitigen Wissens wählte ich einen anderen Weg. Ich untersuchte das Dispersalmuster individueller Bären, um eine Basis zu schaffen, mit räumlich-expliziten und individuen-basierten Modellen die Dispersalrate anschätzen zu können. Dabei beschäftigte ich mich in erster Linie mit den räumlichen Bewegungsmustern, völlig unabhängig von der Landschaft oder Habitateignung. Meine Hauptfragestellung ist: Wandern dispergierende Bären gerichtet oder zufällig durch den Raum?

Generell geht man beim Dispersal von gerichteten Abwanderungen aus. Subadulte Tiere verlassen ihr Geburtsgebiet, um Nahrungs- oder Partnerkonkurrenz zu vermeiden oder ihren Nachkommen höhere Überlebenschancen durch ein geringeres Risiko von Inzuchtdepression zu geben (Johnson und Gaines 1990). Ob diese Annahme des gerichteten Abwanderns zutrifft, will ich hier im folgenden untersuchen.

Dabei testete ich die Nullhypothese "Die beobachteten Wanderungen sind reine Zufallswanderungen (engl. random walks)" in verschiedene Richtungen. Einerseits untersuchte ich die Richtungen der täglichen Wanderungen, ob diese ein nicht-zufälliges Muster enthalten, andererseits verglich ich die tatsächlichen Wanderungen mit simulierten Zufallswanderungen. Dabei war meine Erwartung, daß die Wanderungen der dispergierenden Tiere keine Zufallswanderungen, sondern gerichtet sind. Die dazu formulierten Hypothesen

waren stets an den tatsächlichen Erwartungen orientiert, um die Ergebnisse der Tests interpretierbar zu halten (Johnson 1999).

Der Vergleich der beobachteten Wanderungen mit Zufallswanderungen ist ein üblicher Ansatz in der Ökologie (z.B. Kareiva 1982, Crist et al. 1992, Porter und Dooley 1993, Bergman et al. 2000), wenn er auch für Tierarten mit größeren kognitiven Fähigkeiten von Lima und Zollner (1996) als problematisch angesehen wird, da dabei angenommen wird, daß individuelles Lernen keine Rolle spielt. In der Regel wird von korrelierten Zufallswanderungen ausgegangen, bei denen entweder die Winkel einer nicht-Gleichverteilung folgen, z.B. einer zirkulären Normalverteilung (von-Mises-Verteilung, Bovet und Benhamou 1988), oder die Winkel und die Distanzen korreliert sind. Den Random-Walk-Modellen sehr ähnlich sind die Diffusionsmodelle (z.B. Levin 1986), bei denen jedoch von einer kontinuierlichen Zeitskala ausgegangen wird. Random-Walk-Modelle gehen von einer diskreten Zeitskala aus. Zudem benutzen viele der neueren Random-Walk-Modelle weitere landschaftsbezogene Parameter wie Dichte oder Habitataignung (z.B. Johnson et al. 1992, Turchin 1996).

Eine Alternative zu den von mir benutzten Simulationen stellt der Algorithmus von McCulloch und Cain (1989) dar. Jedoch erscheinen mir die Simulationen wesentlich einfacher und anschaulicher in der Anwendung. Zudem sind bei kleinen Stichproben oder gestörten Systemen Simulationen vorzuziehen (McCulloch und Cain 1989).

## 6.2 Methoden

### 6.2.1 Datengrundlage

Ich benutzte 1945 Radiolokationen von 22 verschiedenen Bären. Bei der Datenaufnahme hatten wir versucht, möglichst jeden Bär jeden Tag außerhalb der Zeit des Winterschlafes zu peilen. Bei den Bären, die sich von unserem Kernstudiengebiet stärker entfernt hatten, konnten wir – aus finanziellen Gründen - nicht mehr als eine Peilung pro Woche realisieren. Um einigermaßen voneinander unabhängige Daten zu erhalten, begrenzte ich die Peilungen auf eine pro Tag (Tagespeilungen) und Bär. Ich nahm dazu die erste jeden Tages mit der höchsten Genauigkeitsstufe. Fast alle Peilungen (92%) waren während der Tagesstunden aufgenommen worden. Tagsüber waren die Bären fast immer inaktiv, so daß die genaue Zeit keine große Rolle spielte. Ein Überblick zu den gefangenen Tieren und die Monitoringzeit befindet sich in Kapitel 4, Tab. 2.

Ich definierte Bären als Disperser wie folgt: Sie sind Jährlinge oder subadult und sie unterscheiden sich in ihrem Raumverhalten von residenten Bären dadurch, daß erstens ihre Streifgebiete über die Zeit immer weiter anwuchsen (auch zeitlich diskontinuierlich) und zugleich zweitens ihre Streifgebiete die der adulten Tiere des entsprechenden Geschlechts in der Größe um ein Mehrfaches übertrafen. Bei den Individuen, die nur kurz am Sender waren, war die Zuordnung nicht immer eindeutig. Möglicherweise sind wenige (bis zu vier) Individuen dabei, die zwar sehr langsam, aber dennoch abwanderten. Zwei dieser Bären sind später im selben Gebiet vom Zug überfahren worden.

### 6.2.2 Analysemethoden

Die meisten Theorien, die Dispersal erklären, gehen davon aus, daß die dispergierenden Tiere einen Vorteil durch die Abwanderung von ihrem Geburtsgebiet erreichen, sei es durch Vermeidung von Inzucht oder Konkurrenz um Nahrung oder Paarungspartner (Johnson und Gaines 1990). Folgt man diesen Theorien, sollten sich in den Wanderbewegungen dispergierender Bären Muster erkennen lassen, die auf eine Meidung des Streifgebietes ihrer Mutter schließen lassen.

Daher war ich interessiert zu untersuchen, ob die Bewegungen dispergierender Bären bestimmten Mustern folgten oder ob es sich um Zufallswanderungen handelt. Ich verstehe hier unter Zufallswanderungen Wanderungen mit zufälligen, gleichverteilten Winkeln und täglichen Distanzen, die einer definierten Zufallsverteilung folgen. Folgt man der Literatur (IGBC 1987, Nagy et al. 1983), ist die Annahme, daß dispergierende Bären nicht zufällig, sondern tendenziell weg vom Streifgebiet ihrer Mutter wandern. Basierend auf dieser Annahme, formulierte ich folgende zwei Erwartungen:

- Die beobachteten Wanderungen gehen über weitere Strecken als Zufallswanderungen.
- Die Wanderbewegungen dispergierender Bären sind gerichtet.

An Software benutzte ich für die Analysen SPSS 9.0 und 10.0 und bei einfacheren Anwendungen mit kleinen Datenmengen auch Excel 97. Die Analysen mit Excel 97 überprüfte ich stichprobenweise mit SPSS.

### 6.2.2.1 Distanzen

Ein erster Blick auf die Peilungen der Disperser vermittelt den Eindruck, daß einige Bären zügig wegwandern und dabei einer bestimmten Richtung folgen, während andere ihr Dispersal immer wieder unterbrechen und sich für eine Weile resident verhalten.

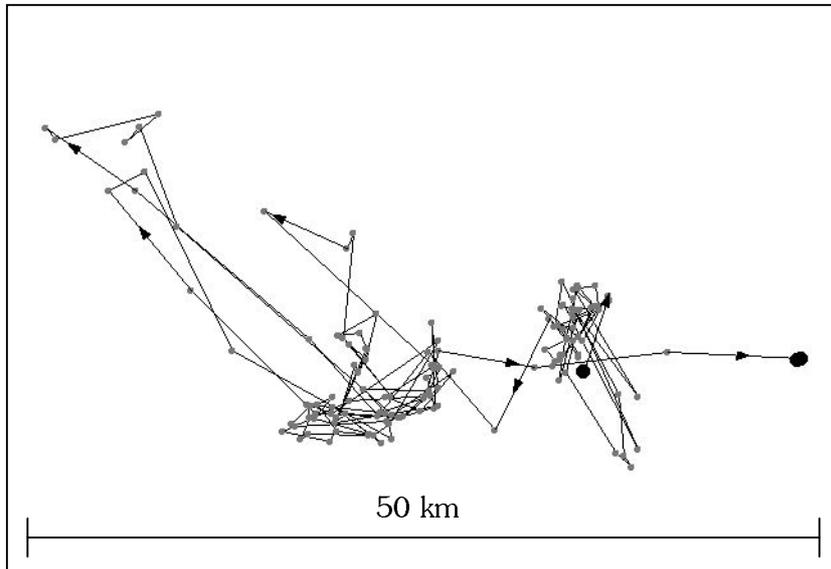


Abb. 16: Bewegungen von Srecko, einem subadulten dispergierendem Männchen. Er war 213 Tage lang besendert. Die Punkte bezeichnen Start- und Endpunkt der Überwachung und die Pfeile die Bewegungsrichtung. Einen Großteil der Zeit verhielt er sich wie ein residentes Tier, aber er wechselte sein Gebiet und machte etliche Exkursionen.

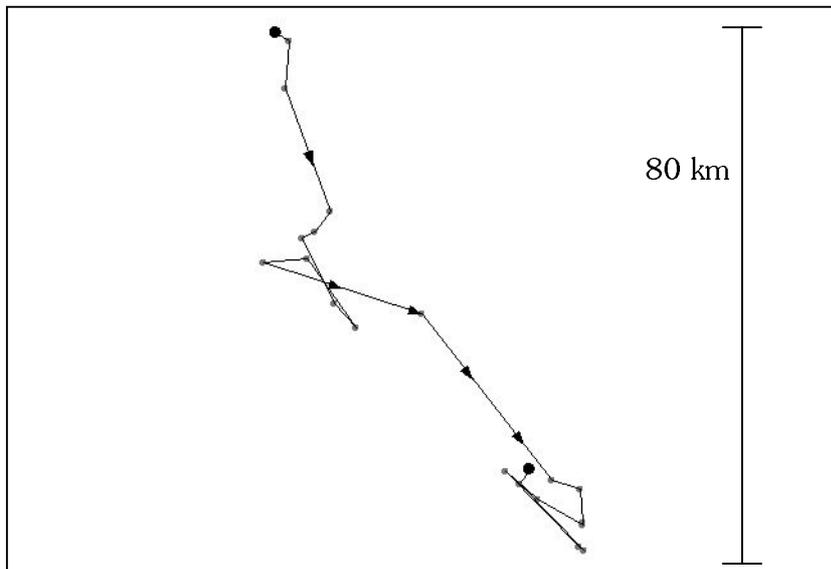


Abb. 17: Bewegungen von Klemen, ein anderes subadultes dispergierendes Männchen. Seine Wanderungen machen einen sehr gerichteten Eindruck, allerdings ist zu beachten, daß alle 21 Peilungen über eine Periode von 198 Tagen gemacht wurden. Die Gerade zwischen dem ersten und letzten Punkt einer Zufallswanderung schaut immer gerichtet aus.

Daraus leitete ich folgende Hypothesen ab:

H1: Die durchschnittliche Tagesdistanz (durchschnittliche Distanz zwischen zwei Peilungen zweier aufeinanderfolgender Tage) dispergierender Bären ist größer als die residenter Bären.

H2: Die Distanz zwischen der ersten und letzten Peilung ist größer als bei Zufallswanderungen.

Um H1 zu testen, berechnete ich die Distanz  $c$  zwischen den Peilungen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen:

$$c = \sqrt{(x_b - x_a)^2 + (y_b - y_a)^2} \quad , \text{ wobei } x_{a,b} \text{ und } y_{a,b} \text{ die x/y-Koordinaten von Peilungen zweier aufeinanderfolgender Tage A und B sind.}$$

Für alle Individuen mit mindestens 10 solcher Distanzen bildete ich den Durchschnitt. Für einen weiteren Bären (Klemen) schätzte ich die durchschnittliche tägliche Distanz über alle paarweisen Distanzen mit einer Potenzfunktion der Form

$$\text{Gesamtdistanz} = \text{tägliche Distanz} * \text{Anzahl der Tage}^b$$

Diese ist eine gute Anpassung für räumliche Wanderungen im Gegensatz zu linearen Gleichungen (Laundré et al. 1987). Bei Zufallswanderungen nähert sich der Exponent  $b$  bei großen Stichproben dem Wert 0,5 (zentraler Grenzwertsatz, z.B. Turchin 1996, Viswanathan et al. 1996). Für zwei weitere Individuen war die Anzahl der Peilungen noch geringer, aber trotzdem versuchte ich eine grobe Schätzung. Für Janko nahm ich die durchschnittliche tägliche Distanz aller Männchen (knapp 3000 m), da sich auch über die Potenzfunktion keine gute Schätzung ergab.

Für Jure war es noch schwieriger. Er war nur 22 Tage am Sender (danach machte er Winterschlaf und wurde direkt anschließend gewildert). Er bewegte sich sehr wenig die letzten Tage vor dem Winterschlaf, höchstwahrscheinlich hielt er sich die ganze Zeit an einer Maisfütterung auf. Grundsätzlich wählte ich den gleichen Ansatz wie bei Klemen, schätzte dann aber die tägliche Distanz in Relation zum Exponent, um eine bessere Anpassung an die ersten Tage zu bekommen, an denen er sich mehr bewegte. Mir ist absolut klar, daß die Schätzungen bei diesen beiden Bären sehr subjektiv sind.

Wegen der geringen Anzahl von verschiedenen Individuen konnte ich nicht die Verteilung der Stichprobenmittelwerte der täglichen Distanzen bestimmen und benutzte deshalb statt Mittelwertvergleiche (genauer Medianvergleiche) den nicht-parametrischen U-Test. An sich kann man aber eine Normalverteilung annehmen (zentraler Grenzwertsatz) und ich benutzte zusätzlich den t-Test und das allgemeine lineare Modell (GLM) mit Dispersalstatus (dispergierend oder resident), Altersklasse und Geschlecht als erklärende (Faktor-)Variablen.

Um H2 zu testen, simulierte ich (habitatunabhängige) Zufallswanderungen mit gleichverteilten Richtungen und täglichen Distanzen von der beobachteten Verteilung. Dafür plottete ich die Häufigkeitsverteilung der Distanzen zwischen den Peilungen zweier aufeinanderfolgender Tage und testete sie gegen verschiedene Standardverteilungen (normal, log-normal, gleich, quadratisch). Ich unterschied dabei zwischen dispergierenden und residenten Bären.

Auf diesen Ergebnissen aufbauend generierte ich eine Tabelle mit Pseudo-Zufallszahlen (Excel 97) mit der gleichen Verteilung wie die täglichen Distanzen und eine zweite Tabelle mit gleichverteilten Zahlen zwischen 0 und 360 für die Richtungen. Ich testete die Zufallszahlen auf Abweichung vom Mittelwert, geforderte Verteilung, Autokorrelation und Periodizität, um sicher zu stellen, keine Artefakte zu erhalten. Zusätzlich testete ich auf Korrelation zwischen den Pseudo-Zufallszahlen für die Richtungen und die Winkel. In den überprüften Eigenschaften erfüllten diese Pseudo-Zufallszahlen die Anforderungen an Zufallszahlen.

Das Maximum der täglichen Distanzen setzte ich auf 18000 m, dem größten beobachteten Wert. Dann berechnete ich die x/y-Koordinaten für die Zufallswanderungen mit folgenden Formeln:

$y_{i+1}=D_r \sin \alpha_r + y_i$  und  $x_{i+1}=D_r \cos \alpha_r + x_i$ , wobei  $D_r$  die zufälligen Distanzen und  $\alpha_r$  die Zufallswinkel sind.

Um diese mit den tatsächlichen Wanderungen vergleichen zu können, schätzte ich für jedes Individuum ebenfalls eine Potenzfunktion der obigen Form, setzte die dann gleich mit der Funktion aus der gefunden durchschnittlichen Tagesdistanz für jeweils 100 Tage. Dann löste ich nach dem Exponenten auf:

Ich führte dann jeweils 1000 Simulationen über 100 Tage für verschiedene tägliche Distanzen durch und berechnete aus den Gesamtdistanzen der Einzelläufe den Mittelwert und das 95% Konfidenzintervall.

$D_m 100^b = D_g 100^{b_g} \Rightarrow b = \frac{\ln D_g - \ln D_m + b_g \ln 100}{\ln 100}$ , wobei  $D_m$  der Mittelwert aller Tagesdistanzen,  $b$  der gesuchte Exponent,  $D_g$  die über die Potenzfunktion geschätzte Tagesdistanz und  $b_g$  der über die Potenzfunktion geschätzte Exponent ist.

## Richtungen

Für die folgenden Überlegungen sind zwei Definitionen vorab nötig.

1. Der Richtungswinkel ist der Winkel zwischen der Nordrichtung und der Strecke zwischen zwei Peilungen zweier aufeinanderfolgender Tage. Er wird gegen den Uhrzeigersinn gemessen.
2. Der Abweichwinkel (Winkel der Richtungsänderung, engl. turning angle) ist der Winkel zwischen zwei Strecken dreier aufeinanderfolgender Tage. (Vom sprachlichen Gefühl entspricht er eher dem Winkel 180°-Richtungsänderung.)

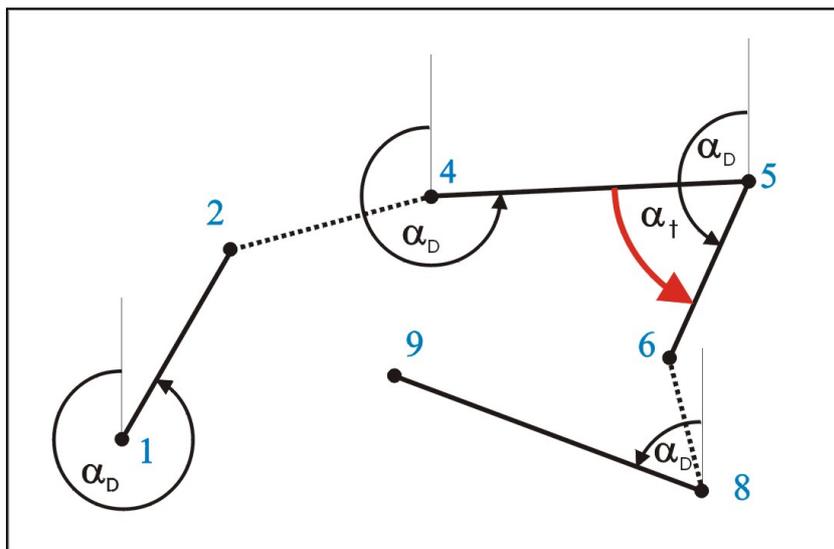


Abb. 18: Veranschaulichung der berechneten Winkel. Durchgezogene dicke Linien zeigen Wanderungen zwischen zwei aufeinanderfolgender Tage. Bei den gepunkteten Linien ist mehr als ein Tag dazwischen. Die blauen Zahlen zählen die Tage. Die dünnen Linien zeigen die Nordrichtung an. Die schwarzen Winkel sind Richtungswinkel  $\alpha_D$ , der rote ist der Abweichwinkel  $\alpha_t$ .

Meine generelle Annahme war, daß dispergierende Bären nicht versuchen, ein bestimmtes Ziel zu erreichen (das sie ja nicht kennen können), sondern daß sie eine bevorzugte Richtung einschlagen, um vom Streifgebiet ihrer Mutter wegzukommen. Davon leitete ich folgende Hypothesen ab:

- H1: Bei einer gerichteten Bewegung, sollten dispergierende Bären in ihren Bewegungen überdurchschnittlich nach vorne tendieren. Daher sollte der Durchschnitt der Abweichwinkel größer als 90° sein.
- H2: Genauso sollten die Bären immer mehr oder weniger in die gleiche Richtung gehen, was bedeutet, die Richtungswinkel sollten autokorreliert sein.
- H3: Wenn dispergierende Bären weite Entfernungen in kurzer Zeit wandern wollten, sollten sie bei Schritten nach vorne größere Distanzen zurücklegen als bei Schritten rückwärts. Das bedeutet, je größer die Abweichwinkel, desto größer sind die täglichen Distanzen.

Ich berechnete die Winkel in folgenden Schritten:

$$(1) \quad \alpha_N = \arccos \frac{b^2 + c^2 - a^2}{2bc}, \text{ wobei } \alpha_N \text{ der kleinere Winkel gegen Nord ist und}$$

$$a = x_B - x_A, b = y_B - y_A \text{ und } c = \sqrt{a^2 + b^2} \quad (\text{Bartsch 1987, S. 221}).$$

$$(2) \quad \alpha_D = 360 - \alpha_N, \text{ für } a > 0$$

$$\alpha_D = \alpha_N, \text{ für } a \leq 0$$

$\alpha_D$  ist der Richtungswinkel gegen Nord gegen den Uhrzeigersinn.

$$(3) \quad \alpha_t = |180 - |\alpha_{D1} - \alpha_{D2}||, \text{ wobei } \alpha_t \text{ der Abweichwinkel ist und}$$

$$\alpha_{D1} \text{ and } \alpha_{D2} \text{ aufeinanderfolgende Richtungswinkel sind.}$$

$$(4) \quad \alpha_t \text{ dreht rechts, wenn } \text{sgn}(\alpha_{D1} - \alpha_{D2}) = \text{sgn}(180 - |\alpha_{D1} - \alpha_{D2}|), \text{ sonst links}$$

Die Abweichwinkel haben Werte zwischen 0 und 180° und stellen damit lineare Daten dar. Um H1 zu testen, benutzte ich den t-Test, da es keine Ausreißer per Definition gab und die Stichprobe größer 30 war. Ich teste H1 ebenfalls für verschiedene Gruppen von Bären (unterschieden nach Geschlecht, Alter, Dispersalstatus). Um die Unterschiede zwischen den Klassen zu testen, benutzte ich bei zwei Klassen den t-Test und bei drei Klassen die einfaktorielle ANOVA. Ich schätzte den Einfluß der verschiedenen Gruppen von Bären auf den Abweichwinkel mit einem GLM. Sicherheitshalber testete ich noch mit einem t-Test, ob die rechten und die linken Abweichwinkel aus der gleichen Grundgesamtheit kommen.

Die Richtungswinkel liegen zwischen 0 und 360°. Daher mußte ich zum Testen von H2 Prozeduren für zirkuläre Daten verwenden. Ich berechnete den Korrelationskoeffizient r zwischen zwei aufeinanderfolgenden Richtungswinkeln  $\alpha$  und  $\beta$  mit folgender Formel (Fisher 1993, S.151, Zar 1999):

$$r = \frac{4 \left[ \left( \sum_{i=1}^n \cos \alpha_i \cos \beta_i \right) \left( \sum_{i=1}^n \sin \alpha_i \sin \beta_i \right) - \left( \sum_{i=1}^n \cos \alpha_i \sin \beta_i \right) \left( \sum_{i=1}^n \sin \alpha_i \cos \beta_i \right) \right]}{\sqrt{\left[ n^2 - \left( \sum_{i=1}^n \cos(2\alpha_i) \right)^2 - \left( \sum_{i=1}^n \sin(2\alpha_i) \right)^2 \right] \left[ n^2 - \left( \sum_{i=1}^n \cos(2\beta_i) \right)^2 - \left( \sum_{i=1}^n \sin(2\beta_i) \right)^2 \right]}}$$

Ich akzeptierte absolute Korrelationskoeffizienten von  $\geq 0,1$  als ökologisch signifikant.

Um H3 zu testen, schätzte ich mit einer linearen Regression die täglichen Distanzen in Abhängigkeit der Abweichwinkel.

## 6.3 Ergebnisse

### 6.3.1 Distanzen

#### 6.3.1.1 Durchschnittliche tägliche Distanzen

Der U-Test zeigte keine Unterschiede bei den durchschnittlichen täglichen Distanzen zwischen dispergierenden und residenten Bären ( $p=0,135$  mit den drei zusätzlichen Individuen Klemen, Janko und Jure, und  $p=0,721$  ohne diese). Auch der t-Test zeigte keine Unterschiede (Tab. 12). Um die Ergebnisse besser interpretieren zu können, schätzte ich zusätzlich ein GLM. Dies zeigte einen deutlichen Einfluß von Geschlecht und Alter (Männchen wandern weiter als Weibchen, Subadulte wandern am weitesten, Adulte etwas weniger und Jährlinge am wenigsten), während der Dispersalstatus keine Bedeutung hatte (Tab. 13). Außerdem waren auch keine Interaktionen zwischen diesen Variablen erkennbar. Die Anpassung des GLM war recht gut, obwohl alle erklärenden Variablen kategorial und nicht metrisch waren. Die geringeren p-Werte beim U- und t-Test mit den drei zusätzlichen Individuen waren offensichtlich verursacht durch die Variablen Geschlecht und Alter. Daher können wir  $H_1$  verwerfen.

Tab. 11: Tägliche Wanderdistanzen besonderter Bären in Slowenien.

Bär	Geschlecht	Alter	Dispersalstatus	N	durchschnittliche tägliche Distanz
Jana	Weibchen	subadult	Disperser	67	1945
Janko	Männchen	subadult	Disperser	geschätzt mit der Potenzfunktion	3000
Klemen	Männchen	subadult	Disperser		4579
Jure	Männchen	subadult	Disperser		4374
Nejc	Männchen	Jährling	Disperser	52	2085
Srecko	Männchen	subadult	Disperser	107	3182
Vinko	Männchen	Jährling	Disperser	15	2867
Ancka94	Weibchen	adult	resident	61	1610
Ancka98	Weibchen	adult	resident	109	2036
Dusan	Männchen	Jährling	resident	24	2143
Joze	Männchen	Jährling	resident	14	1288
Lucia	Weibchen	subadult	resident	118	2413
Maja	Weibchen	adult	resident	113	2104
Metka	Weibchen	adult	resident	23	2449
Misko	Männchen	adult	resident	44	3401
Polona	Weibchen	adult	resident	108	2201
Uros	Männchen	subadult	resident	11	3733
Vanja	Weibchen	Jährling	resident	47	1681
Vera	Weibchen	Jährling	resident	60	2478

Tab. 12: Unterschiede zwischen Dispersern und residenten Bären (parametrisch).

<b>t-Test über durchschnittliche tägliche Distanzen</b>				
mit drei zusätzlichen Individuen				
	N	Mittel	STD	p
residente	12	2295	698	0,12
Disperser	7	2973	1176	
Levene-Test auf Gleichheit der Varianzen $p = 0,28$				
ohne drei zusätzlichen Individuen				
	N	Mittel	STD	p
residente	12	2295	698	0,86
Disperser	4	2366	908	
Levene-Test auf Gleichheit der Varianzen $p = 0,44$				

Tab. 13: Einfluß von Geschlecht, Alter und Dispersalstatus auf die durchschnittlichen täglichen Distanzen.

<b>GLM</b>				
Abhängig:	durchschnittliche		tägliche	
	<u>alle Bären</u>		<u>ohne drei zusätzlichen</u>	
	beta	p	beta	p
<u>alle Variablen</u>			<u>alle Variablen</u>	
Konstante	2654	0.000	2602	0.000
Geschlecht = w	0	0,074	0	0,095
Geschlecht = m	768		624	
Alter = adult	-574	0.024	-522	0.057
Alter = subadult	0		0	
Alter = Jährling	-1128		-893	
Disp = Disperser	158	0.679	-104	0.768
Disp = resident	0		0	
korrigiertes R <sup>2</sup>	0.51	n=19	0.35	n=16
<u>ohne Disp</u>			<u>ohne Disp</u>	
Konstante	2714	0.000	2572	0.000
Geschlecht = w	0	0,042	0	0,086
Geschlecht = m	819		605	
Alter = adult	-634	0.012	-492	0.046
Alter = subadult	0		0	
Alter = Jährling	-1170		-885	
korrigiertes R <sup>2</sup>	0.53	n=19	0.39	n=16

### 6.3.1.2 Vergleich mit Zufallswanderungen

Die Simulation der Zufallswanderungen ergab das Ergebnis, daß die beobachteten Dispersaldistanzen innerhalb der Zufallswanderungen lagen (Abb. 4). Vergleicht man die Bewegungsmuster der einzelnen Bären, sieht man, daß einige Disperser sich mehr wie residente Tiere verhalten, andere dafür richtige Zufallswanderungen durchführten. Damit können wir H2 verwerfen.

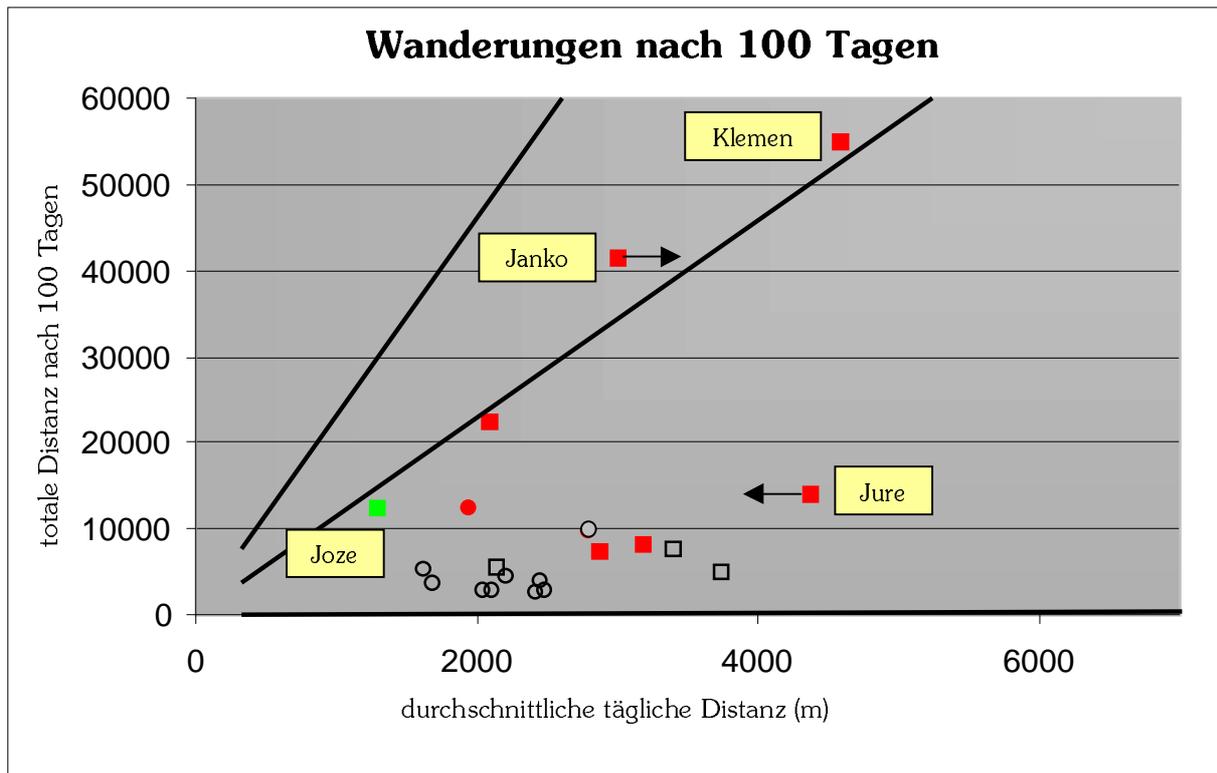


Abb. 19: Beobachtete Wanderungen im Vergleich zu Zufallswanderungen. Rote Punkte symbolisieren Disperser und durchsichtige residente Bären. Jozse (grün) hatte ich als resident klassifiziert, möglicher Weise war er aber auch ein Disperser mit einer ungewöhnlich kleinen täglichen Distanz. Er war nur sechs Wochen am Sender, wurde aber ein gutes Jahr später im gleichen Gebiet überfahren. Quadrate stehen für Männchen, Kreise für Weibchen. Die mittlere Linie zeigt den Mittelwert der Zufallswanderungen an, die obere und untere das 95% Konfidenzintervall. Bei Jure und Janko ist die erwartete Fehlerrichtung angezeigt.

## 6.3.2 Richtungen

### 6.3.2.1 Abweichwinkel

Die Analyse der Abweichwinkel zeigte, daß Disperser keiner bestimmten Richtung folgen. Beinahe alle Individuen oder Gruppen von Individuen bewegten sich klar mehr rückwärts als vorwärts, was ich eher typisch für das Verhalten von residenten ansehe. Auf der anderen Seite ist der Abweichwinkel sicher allein kein adäquates Maß für den Dispersalstatus. Das einzige adulte Männchen in dieser Analyse - mit einem Abweichwinkel größer  $90^\circ$  - war resident. Aufgrund der Abweichwinkel können wir sehen, daß es kein Muster gibt, das annehmen läßt, daß dispergierende Bären sich mehr vorwärts, hingegen residente mehr rückwärts bewegen. Die beiden residenten Männchen Misko und Uros hatten relativ große Streifgebiete, so daß sie, obwohl resident, sich mehr vorwärts bewegen konnten.

Tab 14: Abweichwinkel getestet gegen  $90^\circ$ . Keiner der Disperser oder Gruppen von Dispersern hatte Abweichwinkel größer  $90^\circ$ . Fortsetzung in Anhang 1.

gruppiert nach	Gruppen	N	Mittelwert	p<0,05
alle Bären		580	75,31	*
Dispersalstatus	Disperser	148	80,95	*
	resident	432	73,38	*
Geschlecht	Weibchen	409	70,46	*
	Männchen	171	86,92	
Alter	Jährling	142	70,71	*
	subadult	214	81,75	*
	adult	224	72,88	*

Zwischen den verschiedenen Gruppen von Bären gab es keinen Unterschied außer, daß Weibchen kleinere Winkel hatten als Männchen ( $70^\circ$  und  $87^\circ$ ,  $p=0,001$ ). Der Einfluß aller Gruppen auf die Abweichwinkel ist signifikant, aber sehr gering (GLM,  $R^2=0,023$ ,  $p=0,008$ , keine Gruppe signifikant), was heißt, daß die Bedeutung der verschiedenen Gruppen vernachlässigbar ist.

### 6.3.2.2 Autokorrelation der Richtungswinkel

Die Richtungswinkel sind nicht mehr autokorreliert als  $r=0,1$ ; sie sind also unabhängig von Tag zu Tag. Dazu gibt es zwei Ausnahmen: zwei residente Weibchen hatten leicht autokorrelierte Richtungswinkel ( $r=0,13$  und  $r=0,14$ ,  $p<0,05$ ). Die anderen residenten Weibchen zeigen dies jedoch nicht. Daher nehme ich an, daß dies kein generelles Muster bei residenten Weibchen ist.

Tab. 15: Autokorrelation der Richtungswinkel. Nur zwei Weibchen zeigten interpretierbare Autokorrelationen, was bedeutet  $r>0,1$  und  $p<0,05$ . Berechnet nur für Individuen und Gruppen für  $n>25$ . Fortgesetzt in Anhang 2.

gruppiert nach	Gruppen	r	N	p<0,05
alle Bären		0,035	580	*
Dispersalstatus	Disperser	0,017	149	
	resident	0,044	431	*
Geschlecht	Weibchen	0,066	408	*
	Männchen	-0,004	172	
Alter	Jährling	0,057	143	*
	subadult	0,000	209	
	adult	0,062	228	*

### 6.3.2.3 Abhängigkeit der täglichen Distanzen von den Abweichwinkeln

Die Abweichwinkel scheinen nicht mit den täglichen Wanderdistanzen zusammen zu hängen. Die lineare Regression ergab kein signifikantes Modell für alle Bären oder für Disperser und residente getrennt. Nehmen wir aber nur die Daten mit täglichen Distanzen größer 3 km, ergibt dies ein signifikantes Modell mit sehr schlechter Anpassung ( $p=0,047$ ,  $R^2=0,069$ ).

Daraufhin versuchte ich noch einen zweiten Ansatz. Ich teilte die Winkel aller Disperser in 9 gleich große Kategorien. Alle Kategorien hatten etwa die gleichen Mittelwerte bei den Distanzen mit Ausnahme der Kategorie zwischen  $160^\circ$  und  $180^\circ$ . Der Mittelwert war hier 1,5 mal höher als der der anderen Kategorien (t-Test,  $p=0,028$ ). Für subadulte Männchen scheint dieser Effekt sogar noch stärker (der Mittelwert ist hier 2 mal so hoch, aber die Stichprobe ist sehr klein und der Unterschied nicht mehr signifikant ( $n=9$ ,  $p=0,11$ )). Teilt man die Winkel in 18 Kategorien ist der Effekt kaum noch sichtbar. Daher favorisiere ich eine konservative Interpretation – vielleicht gibt es einen leichten Effekt, aber mit Sicherheit ist er nicht sehr stark.

Faßt man die Ergebnisse dieses Kapitels zusammen, können wir H1 verwerfen (Abweichwinkel sind größer als  $90^\circ$ ). Nur ein subadultes residentes und ein adultes residentes Männchen hatten größere Abweichwinkel, aber – residente Tiere dispergieren nicht per Definition. Wir können ebenfalls H2 verwerfen (Richtungswinkel sind autokorreliert), da die Richtungswinkel keine Autokorrelation zeigen. Das gleiche gilt für H3 (große Abweichwinkel ergeben große tägliche Distanzen), selbst wenn da ein schwacher Effekt sein könnte. Damit können wir abschließend sagen, daß aufgrund der räumlichen Bewegungen anzunehmen ist, daß Disperser zufällig durch den Raum driften.

## 6.4 Diskussion

Diese Studie brachte das überraschende Ergebnis, daß es möglich ist, die Dispersalbewegungen als Zufallsbewegungen zu beschreiben. Dispergierende Bären scheinen sich nicht gerichtet von ihren Geburtsstreifgebiet wegzubewegen, sondern zeigen nur weniger oder keine Standorttreue im Vergleich zu residenten Bären. Sie driften durch die Landschaft, nur abhängig von geeignetem Habitat (siehe voriges Kapitel). Dieses Ergebnis hat viele Vorteile für die Analyse dieser Bewegungen, da Zufallswanderungen viel leichter zu simulieren sind als gerichtete Bewegungen, zumindest solange wir weder das Ziel noch den Punkt der Meidung kennen.

Diese Ergebnisse legen nahe, daß viele der Theorien für großräumiges Dispersal nicht wirklich notwendig sind, die beobachteten Muster zu erklären, z.B. daß hohe Dichte oder soziale Aggression die Bären zum Abwandern treibt. Möglicher Weise ist der Auslöser für den Beginn des Dispersals in einem Reifungsprozeß begründet.

Was können die Gründe für die geringere Standorttreue sein, oder besser, was macht die adulten Bären so standorttreu? Die Nahrung wird es kaum sein, in Slowenien sind überall genügend Fütterungen, welche auch für Bären, die neu in die Gebiete kommen, sehr leicht zu finden sind, wie wir bei der Telemetrie immer wieder feststellen konnten. Sexualpartner? Auch kaum, in großen Populationen sollte dies bei polygamen Arten kein Argument sein. Das soziale Gefüge? Vielleicht eher. Es ist bekannt aus Nordamerika und Skandinavien, daß erwachsene Männchen Bärenjunge töten (IGBC 1987, Swenson et al. 1997). Für Jährlinge, die sich gerade von der Mutter gelöst haben, kann dies zu einem großen Problem werden. Allerdings sind solche Fälle in Slowenien nicht bekannt geworden. Und warum dispergieren dann noch dreijährige? Sie wiegen bereits über 100 kg und sind damit größer als die meisten Weibchen (vgl Kaczensky et al. 2000). Große Männchen wogen zwar über 200 kg, aber wehrlos sind sie nicht mehr. Swenson et al. (1997) argumentieren, daß die erwachsenen Tiere ein stabiles Sozialsystem einrichten, in dem jeder jeden kennt und die Männchen auch wissen, von welchen Jungen welcher Weibchen sie der Vater sein könnten. Dies mag auch durchaus in Populationen mit geringem Jagddruck so sein, nur in Slowenien schaut es sehr danach aus, daß praktisch kein Männchen 10 Jahre alt wird, dafür bereits die subadulten (meist dispergierenden) Männchen zumindest reproduktives Interesse zeigen. Möglicher Weise gibt es eine genetische Fixierung für diese unterschiedlichen Phasen im Leben der Männchen und die Phasen werden gesteuert über Reifungsprozesse.

Ich hatte kein Anzeichen von dichteabhängigen Dispersalrichtungen (südlich waren die Dichten höher als im engeren Kernstudiengebiet, westlich deutlich niedriger). Fünf der acht dispergierenden Bären wanderten in Gebiete mit gleicher oder sogar höherer Dichte, während nur zwei in Gebiete mit geringerer Dichte wanderten. Anekdotische Daten von Bärendispersal nach Österreich (keines der Tiere war radiomarkiert) zeigen, daß Bären manchmal lange Zeit durch geeignete Gebiete mit geringer Dichte oder sogar ohne Bären wanderten. Dabei besiedeln sie völlig neue Gebiete, weit entfernt von ihrem Ursprung. Nehmen wir über Reifungsprozesse gesteuerte Zufallswanderungen an, sind diese Einzelfälle viel leichter interpretierbar.

Ein großer Schwachpunkt dieser Studie ist die kurze Monitoringperiode einzelner Bären, die geringe Anzahl an Peilungen bei einigen Bären und die geringe Anzahl an dispergierenden Bären. In diesem Projekt haben wir keine Daten bekommen von Bären von der Zeit, als sie noch mit der Mutter zusammen waren, über die Zeit des Dispersals bis zur residenten Phase. Das skandinavische Bärenprojekt hat solche Daten und ein Vergleich deren Daten mit diesen

Ergebnissen könnte sehr hilfreich sein für eine bessere Interpretation und Absicherung dieser Ergebnisse.

Ein großer Vorteil dieses Datensatzes im Vergleich zu dem des skandinavischen Bärenprojektes ist die hohe Peilfrequenz (wir haben viele Peilungen in aufeinanderfolgenden Tagen, was für diese Art von Analyse notwendig ist) und eine hohe Genauigkeit bei den Peilungen. Die meisten unserer Peilungen haben Lokalisationsfehler von unter 200 m. Ist das Verhältnis zwischen Peilfehler und Wanderdistanzen zu groß, führt dies zu einem zu großen Rauschen in den Daten und es ist schwierig, vorhandene Muster zu erkennen.

Nicht ganz einfach ist die Frage zu beantworten, wieweit in den Daten ein systematischer Fehler vorliegt dahingehend, daß bei großen Tagesdistanzen die Bären weniger wahrscheinlich gefunden wurden und deshalb Bewegungen mit kurzen täglichen Distanzen überrepräsentiert sind. Dies war sicher am Anfang ein gewisses, wenn auch nicht sehr großes Problem. Vor allem beim residenten Männchen Misko ist es passiert, daß über Wochen ein Teil seines Streifgebietes (etwa ein Viertel) nicht bekannt war, da er nicht gepeilt wurde, wenn er im übrigen Gebiet nicht gefunden wurde. Dies stellten wir etwa Ende 1994 ab (1993 und '94 unter 25% der Peilungen). Ab da wurden praktisch alle residenten Bären und dispergierenden Bären im Gebiet der residenten immer gefunden, wenn nach ihnen gesucht wurde. Bei weit abwandernden Tieren war es allerdings anders. Diese sind durchaus öfter nicht gefunden worden. Allerdings wurde nach ihnen oft auch nur (aus finanziellen Gründen) im wöchentlichen Abstand gesucht. Die Zeit lief weiter und es fehlen einfach Daten, ohne daß dadurch ein systematischer Fehler entstanden sein sollte. Insgesamt ist das Studiengebiet durch sein mittelgebirgisches Relief für Telemetrie an großen Tieren mit starken Sendern sehr gut geeignet, viel besser als ganz flache oder alpine Gebiete.

In dieser Arbeit war ich nicht in der Lage, das grundlegende Muster der Lebensgeschichte der Bären in den ersten Jahren zu beschreiben. Auf Grund der kurzen Monitoringperiode bekam ich nur eine grobe Idee davon. Die Jungen bleiben bei der Mutter bis sie etwa 15 Monate alt sind (April oder Mai im zweiten Jahr). Die meisten Männchen scheinen danach innerhalb der nächsten Monate abzuwandern. Zwei von vier männlichen Jährlingen dispergierten nicht, allerdings verloren sie ihre Sender Ende Mai und Mitte Juli. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt. Ein anderer männlicher Jährling, den wir nur mit Ohrmarke versehen hatten, wurde 25 km entfernt vom Fangplatz 18 Monate später geschossen. Er ist in der Zeit offensichtlich dispergiert. Nur einer von vier zweijährigen Bären dispergierte, aber alle diese waren nur kurze Zeit am Sender. Mindest einer von diesen scheint, nachdem er den Sender verloren hatte, abgewandert zu sein (D. Huber mdl.). Einer der drei dreijährigen Männchen war resident und blieb auch im nächsten Jahr im gleichen Gebiet. Die anderen beiden dispergierten. Damit wäre folgendes Muster plausibel: Männchen beginnen mit dem Dispersal in den nächsten Monaten, nachdem sie von der Mutter unabhängig geworden sind, setzen dies bis zum Alter von drei Jahren fort und werden dann resident. Zweifellos sind noch bessere Daten notwendig, um dieses Muster zu bestätigen.

Für Weibchen scheint dieses Muster nicht zuzutreffen. Ein von drei weiblichen Jährlingen dispergierte. Ein zweijähriges Weibchen dispergierte nicht. Alle anderen Weibchen, die wir besendert hatten, waren vier Jahre und älter und resident. Dies stimmt gut mit dem allgemeinen Muster bei Säugetieren überein, daß vor allem Männchen dispergieren und Weibchen entweder im Geburtsstreifgebiet bleiben oder nur kurze Strecken dispergieren (Greenwood 1980). Aber diese Daten sind nicht genug, dieses Muster für Bären in Slowenien zu bestätigen oder zu widerlegen. Bären in Nordamerika und Skandinavien zeigen allerdings dieses Muster (Taberlet et al. 1995, IGBC 1987).

Darüber hinaus deuten die vorhandenen Daten darauf hin, daß Weibchen geringere Distanzen dispergieren als Männchen. Das einzige dispergierende Weibchen in dieser Studie hatte die kleinste durchschnittliche Tagesdistanz von allen Dispersern. Im Gegensatz dazu postulieren Swenson et al. (1998), daß beide Geschlechter gleich weit gehen, jedoch Männchen viel häufiger. Dies basiert jedoch nicht auf Telemetriedaten.

Vielversprechend erscheint mir der Ansatz, die beobachteten Bewegungen mit Zufallswanderungen zu vergleichen. Auf diese Weise war es mir möglich, die beobachteten Bewegungen über ein simples Muster zu beschreiben und die Dispersaldistanzen über wesentlich längere Zeiträume zu simulieren, als wir in der Lage waren, den Bären zu folgen. Geht man von einer Dispersaldauer von zwei Jahren aus (600 Tage plus Winterschlaf), erhält man bei den Parametern von Klemen eine Durchschnittsdistanz von etwa 150 km. Die obere 95% Konfidenzgrenze liegt bei etwa 400 km. Andererseits lassen sich auf der Basis dieser Daten keine kontinuierlichen Zufallswanderungen über zwei Jahre erwarten, so daß das Mittel in Wirklichkeit wohl kleiner als 150 km sein wird.

Aus Österreich gibt es anekdotische Daten von zwei Männchen, die 200 bis 250 km innerhalb von zwei Jahren dispergierten. Die Daten dazu bestehen aus gefundenen Spuren, Sichtungen und von den Bären verursachten Schäden (Rauer und Gutleb 1997). Zu dieser Zeit waren keine oder nur sehr wenige Bären in dem Gebiet. Es gibt vier mögliche Gründe für diese langen Distanzen: (1) sie sind am oberen Ende des Konfidenzintervalls, (2) im Gegensatz zu diesen Ergebnissen waren die Bewegungen gerichtet, (3) die durchschnittlichen Tagesdistanzen waren länger oder (4) da das geeignete Habitat gerichtet ist (Gebirgsrücken), könnte dadurch das Dispersal beschleunigt werden (Zufallswanderung, aber habitatabhängig). Die letzte Erklärung werde ich im nächsten Schritt mit einem räumlich-expliziten und individuen-basierten Modell testen.

Fazit: Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse ist folgendes Verständnis von „Dispersal“ naheliegend: einige Jungbären geben mit dem Selbstständigwerden von der Mutter ihre Seßhaftigkeit auf, ihre Bewegungen im Raum sind ungerichtet und können als Zufallswanderungen beschrieben werden (genauer: ihre Bewegungen im Raum waren in Bezug auf die untersuchten Eigenschaften nicht von Zufallswanderungen unterschieden).

## 6.5 Anhang

Anhang 1: Abweichwinkel getestet gegen 90°. Durchschnittliche Winkel > 90° sind grau hinterlegt. Keiner der Disperser oder Gruppen von Dispersern hat Abweichwinkel > 90°. Fortsetzung von Tabelle 5.

gruppiert nach	Gruppen	N	Mittelw	p<0,05	
Alter + Geschlecht	adult + Weibchen	220	70,34	*	
	adult + Männchen	4	90,75		
	subadult + Weibchen	102	72,93	*	
	subadult + Männchen	112	89,78		
	Jährling + Weibchen	87	67,85	*	
	Jährling + Männchen	55	80,84		
Alter + Dispersalstatus	adult + resident	224	70,71	*	
	adult + dispersal	0			
	subadult + Disperser	103	84,94		
	subadult + resident	111	78,75	*	
	Jährling + Disperser	45	71,71	*	
	Jährling + resident	97	73,42	*	
Geschlecht + Dispersalstatus	Weibchen + Disperser	33	76,03		
	Weibchen + resident	376	69,97	*	
	Männchen + Disperser	115	82,36		
	Männchen + resident	56	96,3		
Alter + Geschlecht	+ adult + Disperser + Weibchen	0			
	+ adult + Disperser + Männchen	0			
	+ adult + resident + Weibchen	220	70,34	*	
	+ adult + resident + Männchen	4	90,75		
	+ subadult + Disperser + Weibchen	15	93		
	+ subadult + Disperser + Männchen	88	83,61		
	+ subadult + resident + Weibchen	87	69,47	*	
	+ subadult + resident + Männchen	24	112,38	*	
	+ Jährling + Disperser + Weibchen	18	61,89		
	+ Jährling + Disperser + Männchen	24	78,26		
	+ Jährling + resident + Weibchen	69	69,41	*	
	+ Jährling + resident + Männchen	28	83,32		
	Individuum	Ancka94	27	81,07	
		Ancka98	74	70,68	*
Clio		5	105,2		
Dusan		15	76,07		
Ivan		1	124		
Jana		33	76,03		
Joze		8	83,25		
Jure		5	107		
Lucia		87	69,47	*	
Maja		51	77,75		
Metka		5	64,6	*	
Mishko		21	108,14		
Nejc		27	78,26		
Polona		59	61,14	*	
Srecko	83	82,2			
Urosh	6	110,83			

Vanja	27	68,04	*
Vera	42	70,29	*
Vinko	4	40,25	*

Anhang 2: Autokorrelation der Richtungswinkel. Nur zwei residente Weibchen zeigen interpretierbare Unterschiede, was bedeutet  $r > 0,1$  und  $p < 0,05$ . Berechnet nur für Klassen und Individuen für  $n > 25$ . Fortsetzung von Tabelle 6.

gruppiert nach	Gruppen	r	N	p<0,05
Alter + Geschlecht	adult + Weibchen	0,069	219	*
	subadult + Weibchen	0,031	102	*
	subadult + Männchen	-0,004	107	
	Jährling + Weibchen	0,079	87	*
	Jährling + Männchen	0,033	56	
Alter + Dispersalstatus	adult + resident	0,062	228	*
	subadult + Disperser	0,011	103	
	subadult + resident	-0,014	106	
	Jährling + Disperser	0,062	46	
Geschlecht + Dispersalstatus	Jährling + resident	0,036	97	*
	Weibchen + Disperser	0,030	33	
	Weibchen + resident	0,070	375	*
	Männchen + Disperser	0,012	116	
Alter + Geschlecht	+ adult + resident + Weibchen	-0,050	56	
	+ subadult + Disperser + Weibchen	0,069	219	*
	+ subadult + resident + Weibchen	0,007	88	
	+ Jährling + Disperser + Weibchen	0,052	87	*
	+ Jährling + resident + Weibchen	-0,021	28	
Individuum	Jährling + resident + Männchen	0,071	69	*
	Jährling + resident + Männchen	-0,004	28	
	Ancka 94	-0,018	27	
	Ancka 98	0,071	74	*
	Lucia	0,052	87	*
	Maja	0,050	51	
	Nejc	-0,036	27	
	Polona	0,130	59	*
	Srecko	0,010	83	
	Vanja	0,073	27	
Vera	0,138	42	*	

## 7 Simulation der Ausbreitung

### 7.1 Einleitung

Im Kapitel 4 hatte ich ein Habitatmodell entwickelt, mit dem ich die Habitateignung für Braunbären in den Ostalpen vorhersagte. Auf der Basis dieses Modell schätzte ich die zukünftige Ausbreitung an. Parallel dazu analysierte ich die Wanderbewegungen der Bären im Raum. Dabei konnte ich die Wanderungen der dispergierenden Bären nicht von Zufallswanderungen unterscheiden.

Beide Ansätze betrachten nur die Hälfte der realen Gegebenheiten. Die Wanderungen finden nicht in einer uniformen Landschaft statt und die Ausbreitung ist nicht unabhängig von dem Wanderverhalten der einzelnen Individuen. Deshalb fasse ich hier jetzt die Ergebnisse beider Kapitel zusammen und untersuche die Ausbreitung in Abhängigkeit der Wanderbewegung einzelner dispergierender Individuen und die Wanderbewegungen in Abhängigkeit der realen Landschaft.

Dazu benutzte ich ein räumlich-explizites, regel- und individuenbasiertes Simulationsmodell, welches Thorsten Wiegand für mich erstellt hat. Dieses Modell beinhaltet keine demographische Komponente, sondern es wandern nur dispergierende Individuen durch eine vorgegebene Landschaft. Als Landschaft diente mir das Habitatmodell. Die Wanderbewegungen parametrisierte ich auf der Basis der Ergebnisse von Kapitel 5 (durchschnittliche Tagesdistanz, Zufallswanderung).

Die Landschaft liegt als Grid, bestehend aus einzelnen Zellen, vor. Ein Bär startet in einer Zelle und sucht sich für den nächsten Schritt aus den bestehenden acht Nachbarzellen eine zufällig aus. Diese Wahl ist durch die Habitateignung der verschiedenen Zellen gewichtet. Auf diese Weise geht er von Zelle zu Zelle, die Richtung ist zufällig.

Dies entspricht dem Bild, das sich aus den Kapiteln 4 und 5 ergeben hat. Damit teste ich jetzt folgende übergeordnete Hypothese:

Die Ausbreitungsmuster und die Wanderbewegungen im Raum sind voneinander unabhängig.

Insgesamt erwartete ich deutliche Einflüsse der Landschaft auf die Wanderbewegungen, aber nur geringe Abweichungen im Ausbreitungsmuster.

Dieser Ansatz, ein Modell von einem theoretischen System gegen beobachtete Muster zu testen, ist weit verbreitet. Aber erst in den letzten Jahren ist mit dem Aufkommen räumlich-expliziter und individuenbasierter Modelle die Möglichkeit entstanden, Systeme realitätsnah zu modellieren. Dies war ein wichtiger Schritt, da doch immer wieder in räumlich nicht-expliziten Modellen Vorhersagen getroffen wurden, die sich später nicht bestätigten.

Pulliam und Danielson (1991) z.B. hatten mit einem räumlich nicht-expliziten source-sink-Modell gezeigt, daß die Umwandlung von völlig ungeeignetem Matrix-Habitat in sink-Habitat die Populationsdynamik negativ beeinflusst, da viele Individuen im sink-Habitat siedeln und dort weniger Nachkommen produzieren. Jedoch testeten Wiegand et al. (1998) dies mit einem räumlich-expliziten Modell und fanden ein gegenteiliges Ergebnis. Die Habitatveränderung wirkte sich positiv auf die Populationsdynamik aus, da dies die Verbindung zwischen Flächen mit gutem Habitat verbesserte und die Möglichkeit für die einzelnen Individuen erhöhte, gut geeignete Flächen zu finden. Diese Effekte sind nur mit räumlich-expliziten und individuenbasierten Modellen sicher zu erkennen.

Insgesamt sind individuenbasierte Modelle noch nicht sehr weit verbreitet, um die Auswirkung von Landschaftsmustern auf Wanderbewegungen zu untersuchen. Mathematische Modelle wie Random-Walk-Modelle oder Diffusionsmodelle überwiegen (z.B. Porter und Dolley 1993, Turchin 1996, Bergman et al. 2000). Dabei scheint dieser Ansatz besonders interessant, da damit die Unsicherheiten über den Einfluß der Landschaft auf einfache Weise beseitigt werden können. Die Alternative wären statistische Weiterentwicklungen für mathematische Modelle, wie sie z.B. Turchin (1996) zeigt.

## 7.2 Methoden

### 7.2.1 Modellbeschreibung

Das hier benutzte Simulationsmodell wurde von Thorsten Wiegand, UFZ Leipzig, in Turbopascal erstellt. Es ist ein räumlich-explizites, regel- und individuenbasiertes Modell, das auf den Ergebnissen der vorangegangenen Kapitel aufbaut. Auf der Basis des Habitatmodells erstellte ich eine Karte mit einem 1000 m Raster, das die Habitateignung für Braunbären in den gesamten Ostalpen einschließlich der Norddinariden beschreibt. Die Habitatwerte sind ganze Zahlen und liegen zwischen 0 und 9. 0 ist völlig ungeeignet, 9 entspricht höchster Eignung. Dieses Habitatmodell entwickelte ich auf der Basis von Telemetriedaten von 23 Bären in Slowenien und validierte es mit Telemetriedaten von fünf Bären in Österreich (s. Kapitel 4).

Das Ergebnis dieses Modells stellt die Landschaft dar, in der sich die Simulationen bewegen. Jeder einzelne Schritt wird also immer einer Zelle im Habitatmodell zugeordnet und die Schritte können nur von Zelle zu Zelle erfolgen. Ich simulierte mit diesem Modell das Dispersal, genauer die Wanderbewegungen von Bären in der tatsächlich vorhandenen Landschaft. Diese virtuellen Bären werden im folgenden oft einfach Bären genannt, wobei die Abtrennung zu den beobachteten Daten der echten Bären in Slowenien trotzdem eindeutig geblieben sein sollte.

In dieses Modell konnte aufgrund der Beschränkungen des DOS-Speichers nicht die ganze Ostalpenkarte eingelesen werden, sondern nur etwa ein Drittel. Die Abtrennung konnte beliebig eingestellt werden, verliefen aber immer von Nord nach Süd. Es ist vergleichbar mit einem hohen schmalen Fenster, welches man von rechts nach links und umgekehrt verschieben kann. Dadurch ließen sich Ost-West-Wanderungen schlecht untersuchen, aber durchaus Wanderungen von Süd nach Nord, z.B. von Slowenien in das österreichische Bärengebiet.

Das Muster der Wanderbewegungen entsprach dem tatsächlich beobachteten Muster, d.h. Zufallswanderungen. Die Wanderungen waren nicht autokorreliert, also weder war der Abweichwinkel (Winkel der Richtungsänderung oder genauer: der Winkel kleiner  $180^\circ$  zwischen den Wanderstrecken zweier aufeinanderfolgender Tage, siehe Kapitel 5) vom dem davor abhängig, noch sind die Entfernungen von aufeinanderfolgenden Tagen voneinander abhängig oder die Abweichwinkel mit den Entfernungen korreliert. In einer gleichmäßig geeigneten Landschaft ergibt dies völlig zufällige Wanderungen.

Die Simulation lief folgendermaßen ab: Ein Bär startet in einer Zelle. Diese ist von acht Nachbarzellen, oft mit unterschiedlichen Habitatwerten, umgeben. Die Wahrscheinlichkeit, daß der Bär eine bestimmte Nachbarzelle als nächstes betritt, errechnet sich aus dem Quotienten des Habitatwerts dieser Zelle und der Summe der Habitatwerte aller acht Nachbarzellen.

$$P(Z_i) = \frac{H_{Z_i}}{\sum_{i=1}^8 H_{Z_i}} \quad , \text{ wobei } P(Z_i) \text{ die Wahrscheinlichkeit ist, daß die Zelle } Z_i \text{ genutzt wird und } H_{Z_i} \text{ der Habitatwert der Zelle } Z_i \text{ ist.}$$

Welche Zelle genutzt wird, wird also ausgewürfelt, aber über den Habitatwert gewichtet. Zellen mit Habitatwert 0 können demnach nicht genutzt werden. Von dieser neuen Zelle aus

sucht sich der Bär wieder eine aus den ihn nun umgebenden acht Zellen aus. Ob eine Zelle schon einmal genutzt wurde, spielt keine Rolle. Will ein Bär den Rand der Karte überschreiten, so wird seine Wanderung beendet.

Folgende Annahmen stehen dahinter: Bären sind in der Lage, die Eignung aller Nachbarzellen zu erkennen und sie nutzen nicht ihre Kenntnisse über Gebiete, die sie schon durchwandert hatten. Zweifellos sind diese Annahmen nicht ganz realistisch, jedoch lassen die simulierten Läufe annehmen, daß diese Annahmen wohl keine zu starke Verletzung der tatsächlichen Orientierungsmuster darstellen.

Die tägliche Wanderentfernung ließ sich über einen Parameter einstellen, indem man einfach die Anzahl der Zellen pro Tag, die ein Bär nutzt, festlegte. Die Distanz von der ersten Zelle bis zur letzten Zelle eines Tages stellte dann die Wanderentfernung dieses Tages dar. Die letzte Zelle eines Tages ist dann zugleich die erste Zelle des nächsten Tages.

## 7.2.2 Anpassung der Parameter

### 7.2.2.1 Habitatparameter

Da die Habitatnutzung der Bären nicht völlig linear mit den Habitatwerten zusammenhing, mußte ich die Habitatwerte noch zusätzlich gewichten. Dazu ließ ich vom Ljubljanski Vrh (dem Fanggebiet fast aller Bären, vgl. Abb. 24) ausgehend 60 Bären 50 Tage laufen und bildete den Mittelwert der ausgegebenen Habitatwerte. Dann veränderte ich die Gewichtung soweit, bis der Mittelwert der Simulationen dem der tatsächlichen Beobachtungen der Disperser entsprach. Ich beschränkte es auf 50 Tage, weil so die simulierten Wanderungen etwa im gleichen Gebiet blieben, in dem auch die Bären sich aufhielten.

Ich verwendete folgende Gewichtung:

Habitatwert	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gewichtung	0	0	0	1	1	3	4	7	8	9

Der Mittelwert der Habitatwerte bei den Dispersern war 8,367, bei der Simulation mit dieser Gewichtung 8,363. Die Gewichtung ist in der Relation der verschiedenen Klassen der tatsächlichen prozentualen Nutzung der Zellen nachempfunden.

Die Gewichtung erfolgt dadurch, daß im Modell die tatsächlichen Habitatwerte durch die neuen Werte (Gewichtung) ersetzt werden.

### 7.2.2.2 Reichweite der Wahrnehmung

Es läßt sich auch die Reichweite der Wahrnehmung der Nachbarzellen durch die Bären auf 2 verdoppeln, so daß dann nicht 8 (3 mal 3 minus 1), sondern 24 (5 mal 5 minus 1) Zellen zur Auswahl zur Verfügung standen.

Auf die durchschnittliche Habitatnutzung hat dies keine Auswirkung (Startpunkt Ljubljanski Vrh, 50 Tage, 60 Individuen). Der Mittelwert bei 8 Zellen war 8,363, bei 24 Zellen 8,316. Ich hätte bei 24 Zellen eher einen höheren Mittelwert erwartet, da im Durchschnitt bessere Zellen zur Auswahl stehen.

Eine Wahrnehmung von 24 Zellen führt zu etwa den doppelten Wanderdistanzen wie bei 8 Zellen, aber zu keinen weiteren prinzipiellen Änderungen (vgl. auch Abb. 37)

### 7.2.3 Ausbreitung

#### 7.2.3.1 Bestimmung der Ausbreitungsgebiete

Das Modell gab die akkumulierten Betretungshäufigkeiten pro Zelle als Karte aus. Allerdings war der Maximalwert 24, so daß – bei 30 Schritten pro Tag – nur in den peripheren Bereichen eine Differenzierung möglich war. Daher nahm ich als tatsächliche Ausbreitung nur die zusammenhängenden Gebiete mit mind. 24 Besuchen pro Zelle. Dazu las ich die ausgegebene ASCII-Karte ins ArcView 3.1 ein und wandelte sie in ein Grid um. In der Tabelle des Grids markierte ich dann die Zellen mit Wert 24, konvertierte diese in ein shape file, markierte hier die große Fläche um den Startpunkt und konvertierte diese wieder in ein shape file. Dann ließ ich mir die Größe dieser einen Fläche berechnen. Dies führte ich für verschiedene Zeiträume durch, so daß ich dann eine Ausbreitung über die Zeit erhielt.

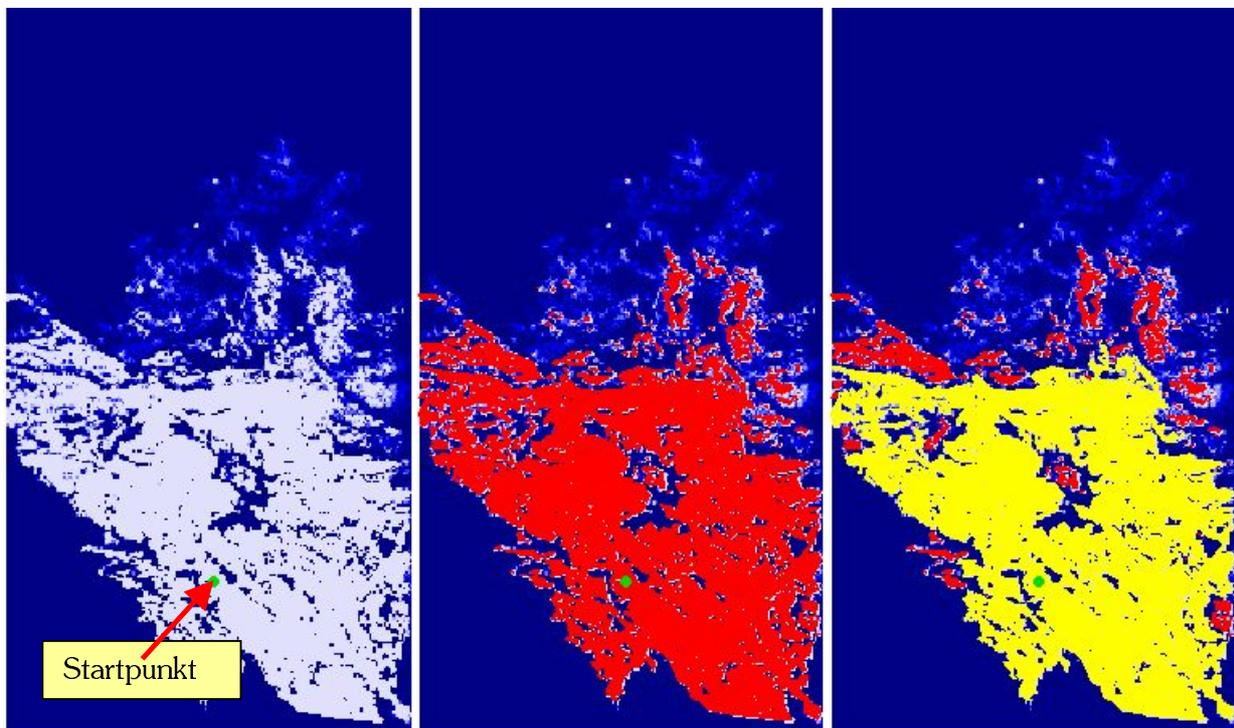


Abb. 20: Grid (links, weiß), shape file mit allen Zellen mit Wert 24 (Mitte, rot) und zusammenhängende Fläche aller Zellen mit Wert 24 (rechts, gelb).

#### 7.2.3.2 Anschätzen der benötigten Individuen

Da die tatsächliche Ausbreitungsfläche im Durchschnitt mit jedem Individuum immer weiter zunimmt, war es nicht möglich, eine absolute Sättigung zu bestimmen. Deshalb schätzte ich mit einer Potenzfunktion den Zusammenhang zwischen Individuenzahl und tatsächlicher Fläche an. Die Regressionsfunktion leitete ich ab und stellte sie grafisch dar. Nach  $f'(x)=1$  wurde der Graph dann sehr flach, so daß ich dieses Maß als Grenze zur Bestimmung der benötigten Individuenzahl benutzte.

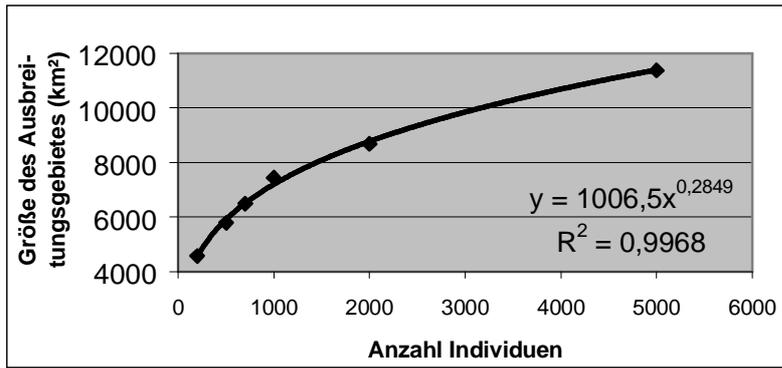


Abb. 21: Ausbreitungsfläche in Abhängigkeit von der Individuenzahl über 300 Tage (30 Schritte pro Tag).

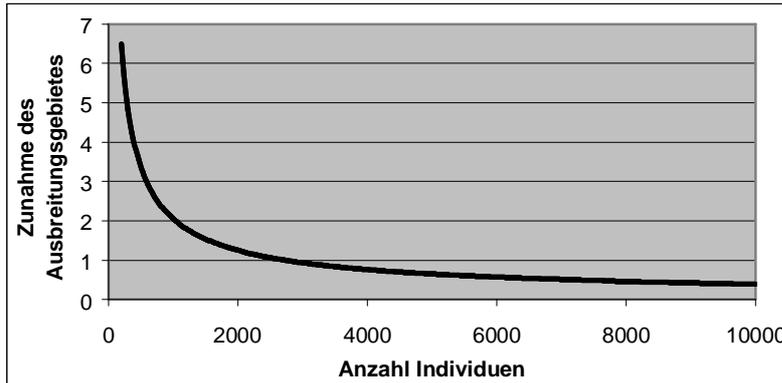


Abb. 22: Ableitung der obigen Funktion. Bei  $f'(x)=1$ , also der Zunahme des Ausbreitungsgebietes von 1 km² pro zusätzlichem Individuum, ist der Graph bereits sehr flach.

Für 50 und 1000 Tage ging ich genauso vor, um mir aber die langwierigen Simulationen zu ersparen, schätzte ich für alle weiteren Zeiträume dies über eine lineare Regression an.

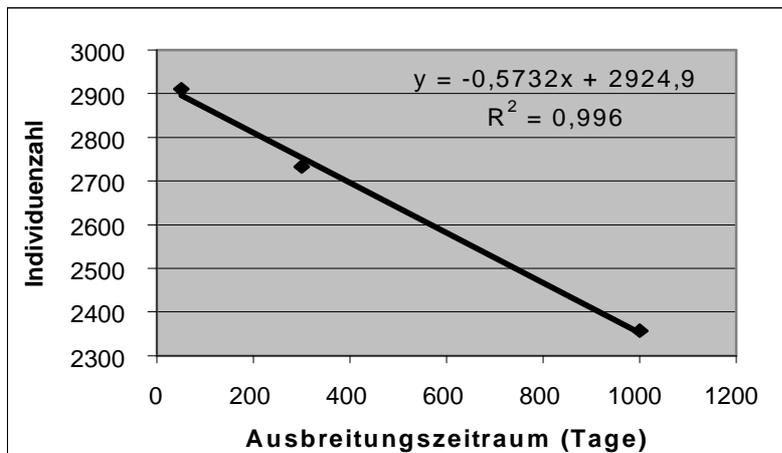


Abb. 23: Benötigte Individuenzahlen in Abhängigkeit des Ausbreitungszeitraums in Tagen.

### 7.2.3.3 Ausbreitungsrichtung

Ich vermutete, daß die genaue Ausbreitungsrichtung nach Norden vom Startpunkt abhängt. Ich wählte hier 4 Punkte: Ljubljanski Vrh, Sneznik, Velika Gora und Mala Gora.

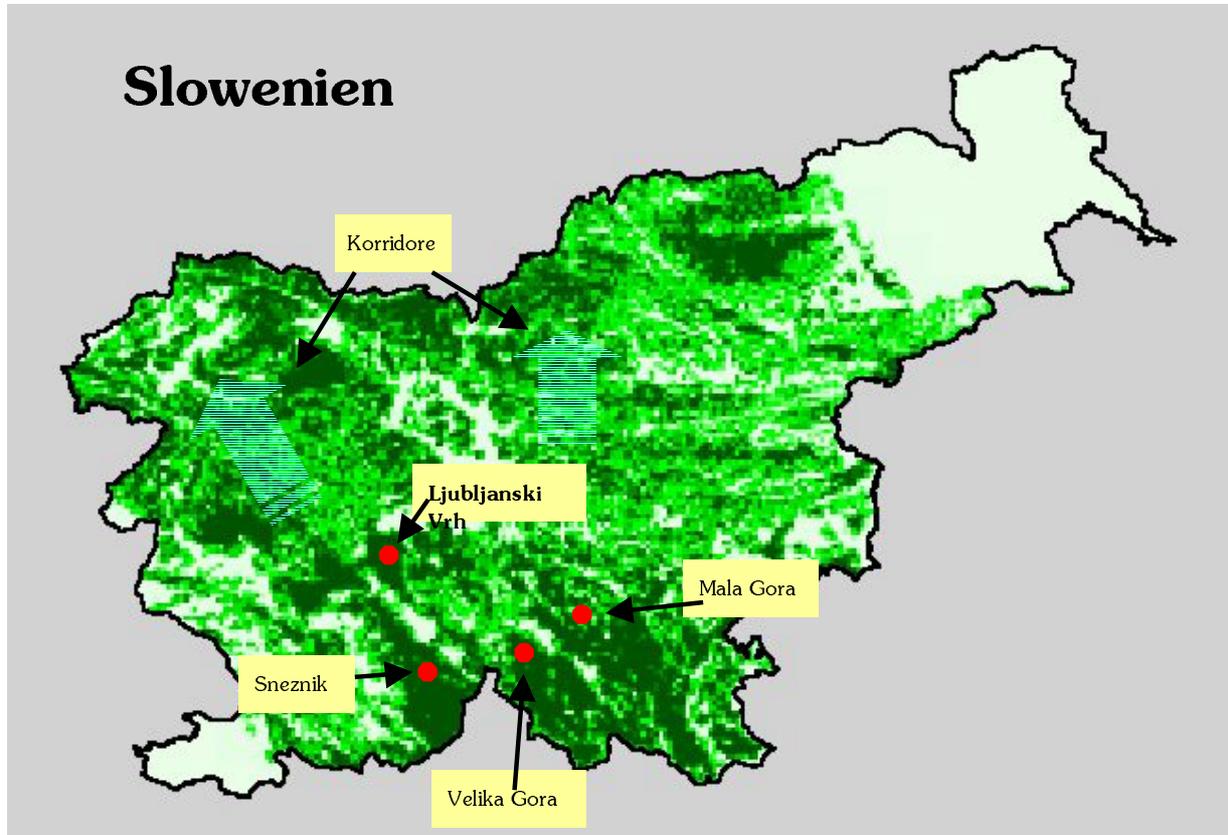


Abb. 24: Die vier Startpunkte in Slowenien. Von den beiden Ausbreitungskorridoren wird der Nordwestkorridor mehr genutzt als der Nordkorridor.

Ich führte Simulationen über 100, 300 und 500 Tage mit jeweils 500 Individuen durch.

### 7.2.3.4 Einfluß langgestreckten Habitats auf Ausbreitungsgeschwindigkeit

Eine mögliche Erklärung für beobachtetes Langstreckendispersal von Slowenien nach Österreich könnte der Effekt sein, daß geeigneter Habitat möglicher Weise die Wanderbewegungen dispergierender Bären richtet, also zu größeren Distanzen in gleicher Zeit führt. Dazu kreierte ich drei theoretische Karten, die langgestreckten geeigneten Habitat in unterschiedlicher Breite (11, 41 und 71 km) darstellten. Dort verglich ich die Ausbreitung in Längsrichtung.

### 7.2.3.5 Muster der Ausbreitung

Das Muster der Ausbreitung simulierte ich von zwei Startpunkten (Sneznik und Mala Gora). Ich verglich dann optisch die beiden Ergebnisse mit den allgemein beobachteten Ausbreitungsmustern und mit dem CostDistance-Modell von ESRI (s. Kapitel 4).

#### **7.2.4 Räumliche Analysen**

Hier untersuchte ich einige grundlegende Annahmen, die den Analysen im Kapitel 5 zugrunde liegen, vor allem, wie weit die dort benutzte Potenzfunktion geeignet ist, die Parameter tägliche Distanz und den Exponenten als Maß für gerichtete Wanderbewegungen zu schätzen.

Desweiteren verglich ich die beobachteten Wanderungen mit simulierten Läufen, um die Hypothese “Disperser führen Zufallswanderungen durch” unter Einbeziehung der realen Landschaft zu testen. Dabei ging ich davon aus, daß die Frage der gerichteten Abwanderung sich durch einen Vergleich der simulierten Läufe mit den beobachteten Wanderungen beantworten läßt.

## 7.3 Ergebnisse

### 7.3.1 Ausbreitung

#### 7.3.1.1 Ausbreitungsrichtung

Beim Vergleich der Ausbreitungsrichtung von den vier verschiedenen Startpunkten ergab sich erwartungsgemäß folgendes Bild. Von den zwei westlichen Punkten aus ergab sich eine klare Bevorzugung des Nord-West-Korridors, bei den anderen beiden eine gleiche Nutzung beider Korridore bis eine schwache Bevorzugung des Nord-Korridors.

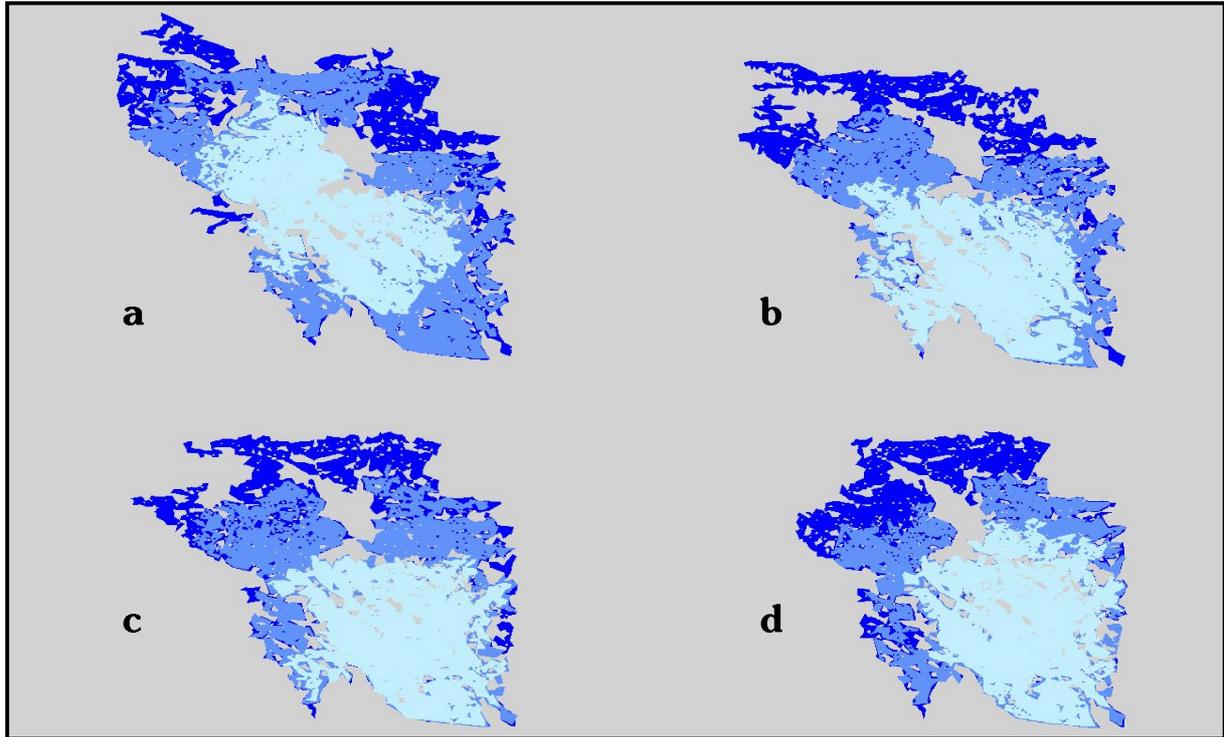


Abb. 25: Ausbreitung von den vier Startpunkten aus. a) Ljubljanski Vrh, b) Sneznik, c) Velika Gora, d) Mala Gora. Um so dunkler das Blau, desto später wurden die Gebiete besiedelt.

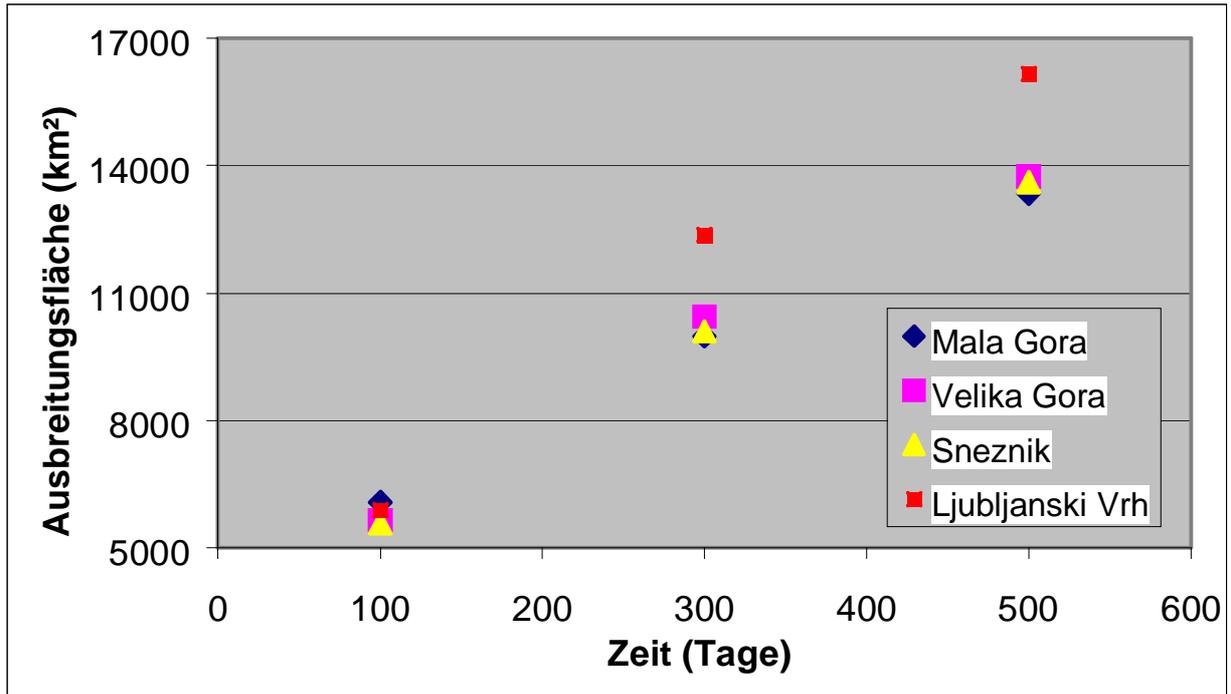


Abb. 26: Ausbreitungsfläche in Abhängigkeit der Zeitdauer in Tagen.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit (Steigung von: Fläche pro Tage) ist vom Ljubljanski Vrh aus höher als von den anderen Punkten aus. Dies heißt also, wenn vom Ljubljanski Vrh gleich viele dispergierende Bären starten wie von den anderen drei Gebieten, breiten diese sich auf einer größeren Fläche aus. Aufgrund der geringeren Größe starten aber sicher dort weniger Bären, die dann allerdings einen überproportionalen Anteil an der gesamten Ausbreitung haben.

Vielleicht liegt dies an dem kleineren Gebiet. Hier kommen die Bären öfter an den Rand und überschreiten dann eher größere Distanzen. Um dies näher zu beleuchten, führte ich folgendes Experiment durch:

**Exkurs:** Mit einer selbstkreierten Karte testete ich, ob der Unterschied zwischen Ljubljanski Vrh und den drei anderen Startpunkten daran liegt, daß das zusammenhängende Waldgebiet am Ljubljanski Vrh deutlich kleiner ist als die anderen drei. Ich verwendete folgende Karte:

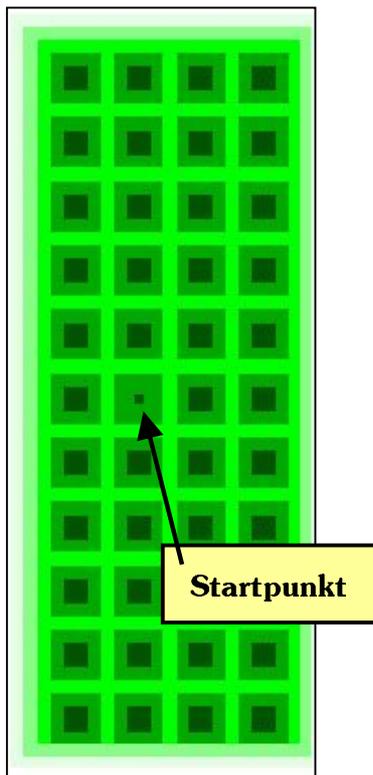


Abb. 27: Theoretische Karte zur Überprüfung des Einflusses der Gebietsgröße auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit. Um so dunkler, desto besser geeignet. Ich variierte die Größe des dunklen Gebietes von der sehr kleinen dunklen Fläche mit dem Startpunkt (8 mal 8 Zellen, entspricht 64 km<sup>2</sup>) bis zu der Größe der anderen dunklen Flächen (20 mal 20 Zellen, entspricht 400 km<sup>2</sup>).

Ich hatte die Karte im Excel '97 erzeugt. Da dies auf 256 Spalten beschränkt ist, mußte ich diese sehr langgestreckte Form wählen. Sie entspricht einem Gebiet mit 256 km Breite und fast 600 km Länge. Da die großen Waldgebiete in Slowenien auch entlang der Bergrücken des dinarischen Gebirges verlaufen, ist die längliche Form vielleicht sogar ein Vorteil, da es realitätsnäher ist. Der Startpunkt lag immer in der Mitte des angegebenen dunklen Quadrats. Es wurden immer gleich viele Bären gestartet.

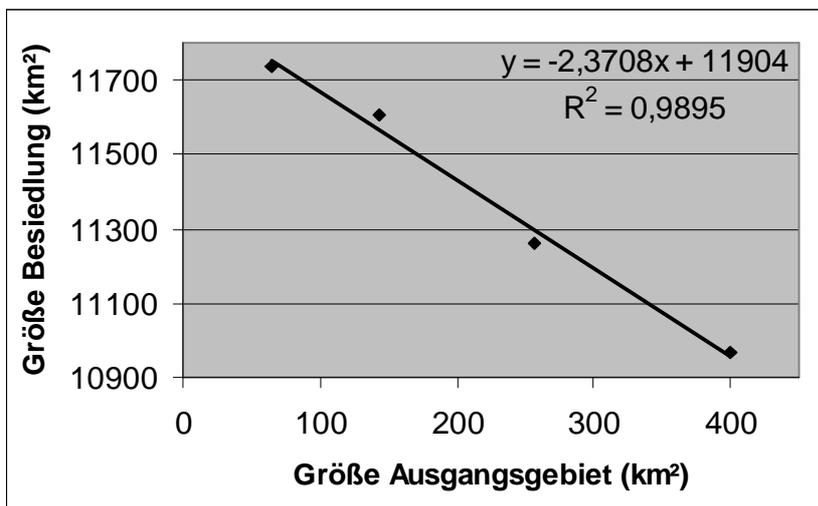


Abb. 28: Zusammenhang zwischen Größe des Ausgangsgebietes und des Gebietes, das nach 300 Tagen durch 500 Individuen besiedelt ist.

Es ergab sich hier überraschender Weise, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit mit der Größe des Ausgangsgebietes abnimmt. Es heißt also, daß bei einem großen, gut geeigneten Gebiet die gleiche Anzahl an Bären sich weniger weit ausbreitet wie bei einem kleineren Gebiet, und zwar etwa 2,4 km<sup>2</sup> weniger Ausbreitung bei einer Zunahme der Größe des Ausgangsgebietes von 1 km<sup>2</sup>. In dem Modell sind keine Faktoren berücksichtigt, die irgendwie die Größe des Gebietes berücksichtigen (wie "dieses Gebiet ist zu eng für mich, ich wandere lieber weiter") oder Dichteeffekte. Dieses Phänomen hängt möglicher Weise damit zusammen, daß in den

kleineren Gebieten die Tiere öfter an den Rand des guten Gebietes stoßen und den aber immer mit der gleichen Wahrscheinlichkeit überwinden, so daß bei kleineren Gebieten mehr Bären nach außen kommen und daher dann dort auch größere Gebiete besiedeln.

### 7.3.1.2 Einfluß langgestreckten Habitats auf Ausbreitungsgeschwindigkeit

Bevor ich versuchte, die Ausbreitung in die Ostalpen anzuschätzen, untersuchte ich, ob langgestreckte Formen geeigneten Habitats die Ausbreitung beschleunigen. Dazu benutzte ich folgende Karten:

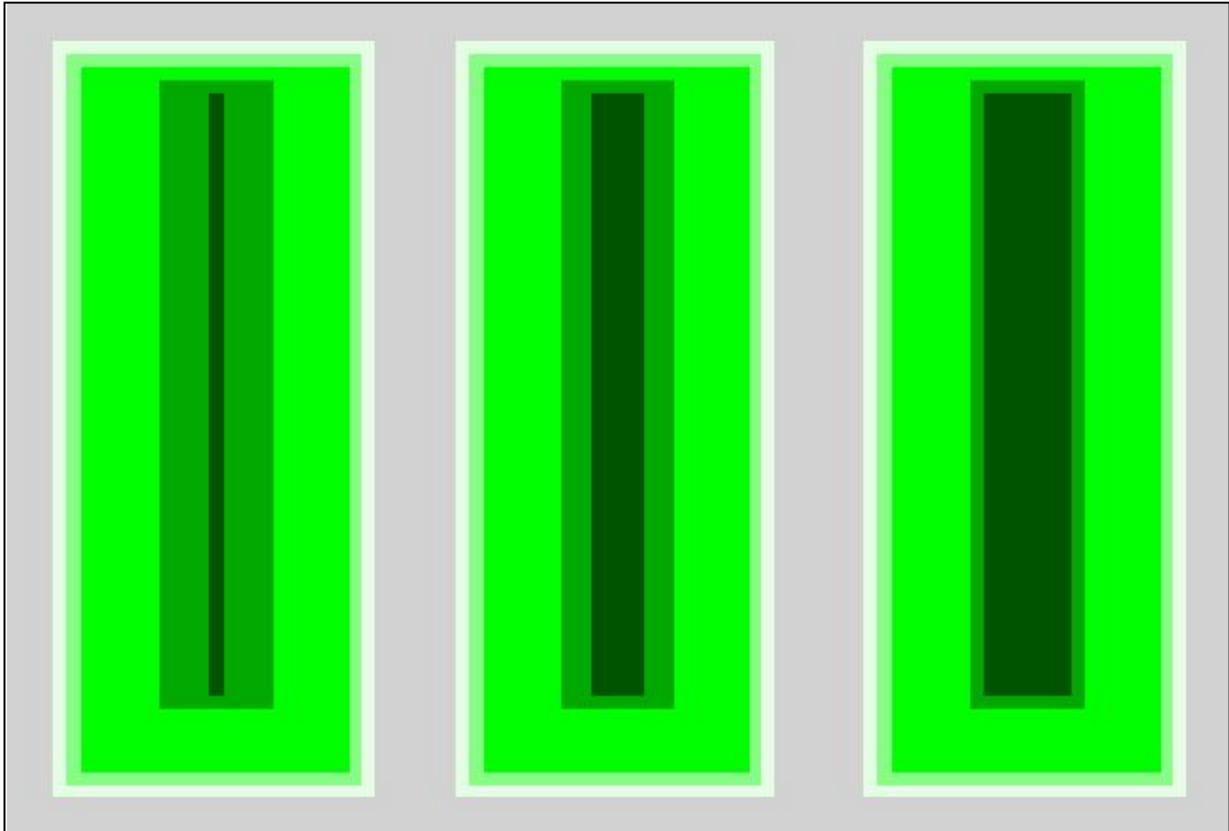


Abb. 29: Theoretische Karten mit langgestrecktem Habitat. Um so dunkler die Flächen, desto höher ist die Eignung. Der dunkle Streifen der linken Karte hat die Breite 11 km (Zellen), der der mittleren Karte 41 km und der der rechten Karte 71 km. Der Startpunkt lag jeweils in der Mitte jeder Karte.

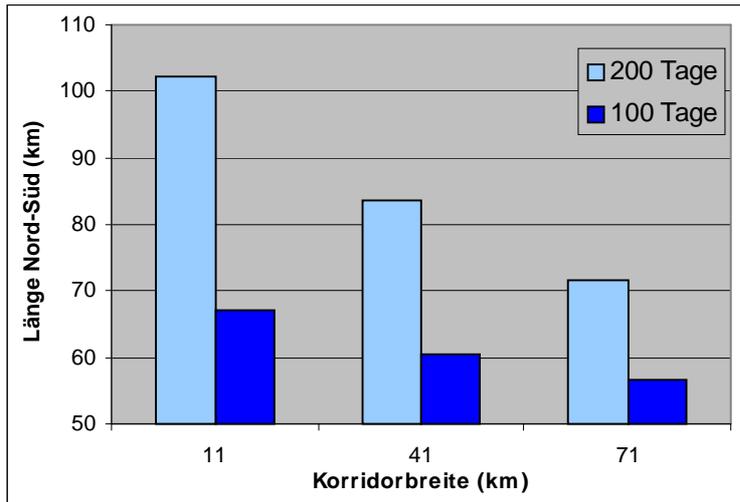


Abb. 30: Länge der Ausbreitung in Nord-Süd-Richtung in Abhängigkeit der Korridorbreite für 100 und 200 Tage bei 500 Individuen. Um so schmaler das geeignete Habitat ist, desto schneller läuft die Ausbreitung.

Das Ergebnis zeigt das erwartete Resultat. Längsgerichteter Habitat verursacht eine schnellere Ausbreitung entlang des geeigneten Habitats. Der Unterschied ist dabei sogar beachtlich. In einem schmalen Streifen (11 km) ist nach 200 Tagen die Ausbreitung 1,4 mal höher als im breiten (71 km). Nach 100 Tage ist sie nur knapp 1,2 mal höher. Am Anfang findet natürlich noch innerhalb der Breite des Streifens Ausbreitung statt, die erst nach längerer Zeit an Bedeutung verliert. Die längsgerichteten Bergrücken in Slowenien wirken also durchaus als Beschleuniger in Richtung Alpen. In den Alpen gibt es vor allem die Karawanken in Ost-West-Richtung (slowenisch-österreichische Grenze), als auch die Koralm nach Norden, die diese Funktion erfüllen können. Dieser Effekt mag durchaus mit ein Grund sein, das beobachtete Langstreckendispersal zweier Bären in Österreich zu erklären.

### 7.3.1.3 Muster der Ausbreitung

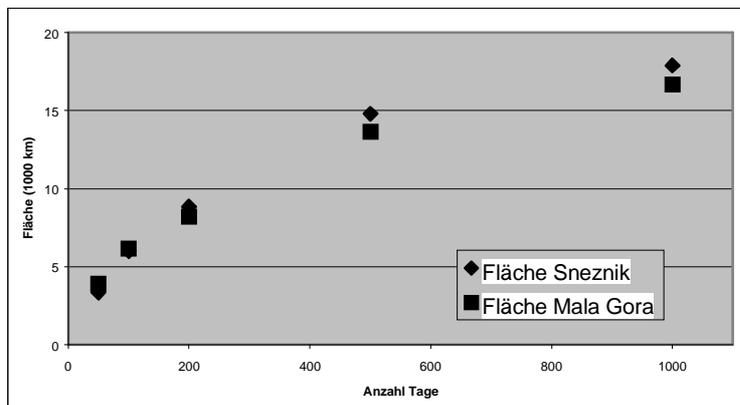


Abb. 31: Größe der Fläche in Abhängigkeit der Tage. Anfangs sind die realisierten Ausbreitungsflächen von der Mala Gora aus etwas größer, später dafür vom Sneznik.

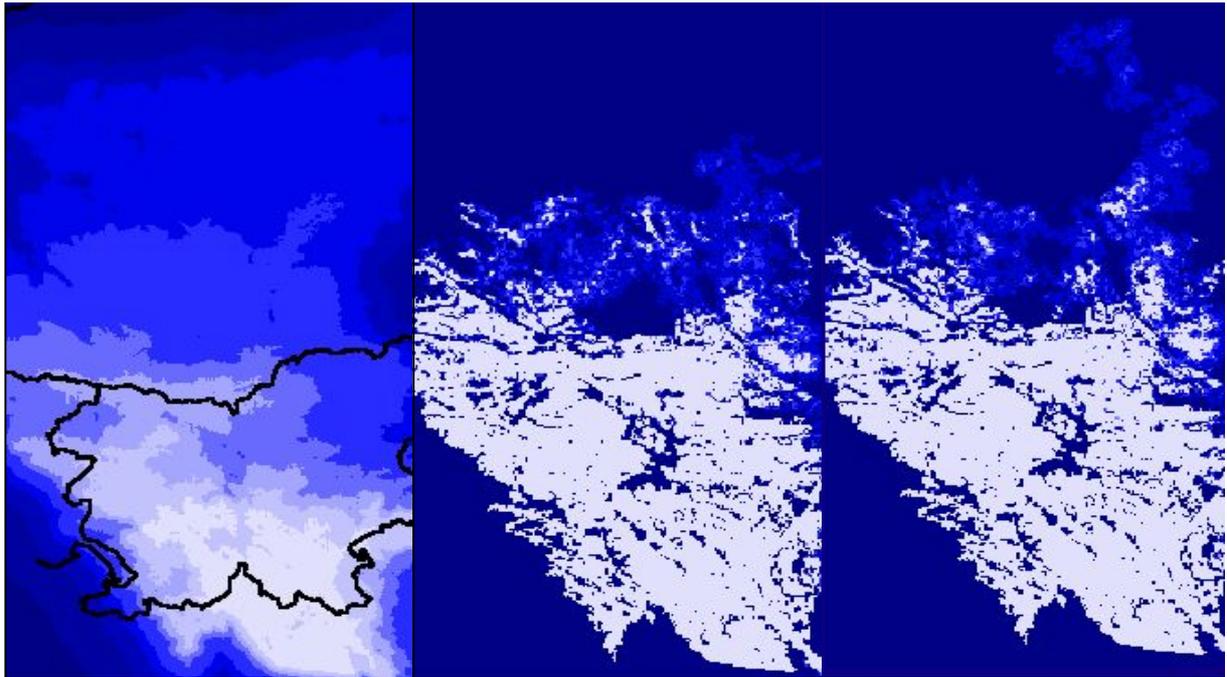


Abb. 32: Ausbreitungsmuster, geschätzt mit dem CostDistance-Modell (links, schwarz Ländergrenzen) und der Simulation (Mitte und rechts, 1000 und 1500 Tage). Bei den Simulationen ist das Ausgangsgrid gezeigt, dabei bedeutet weiß mindestens 24 Besuche dieser Zelle, dunkelblau keinen und die Blautöne dazwischen sind entsprechend der Besuchshäufigkeit abgestuft.

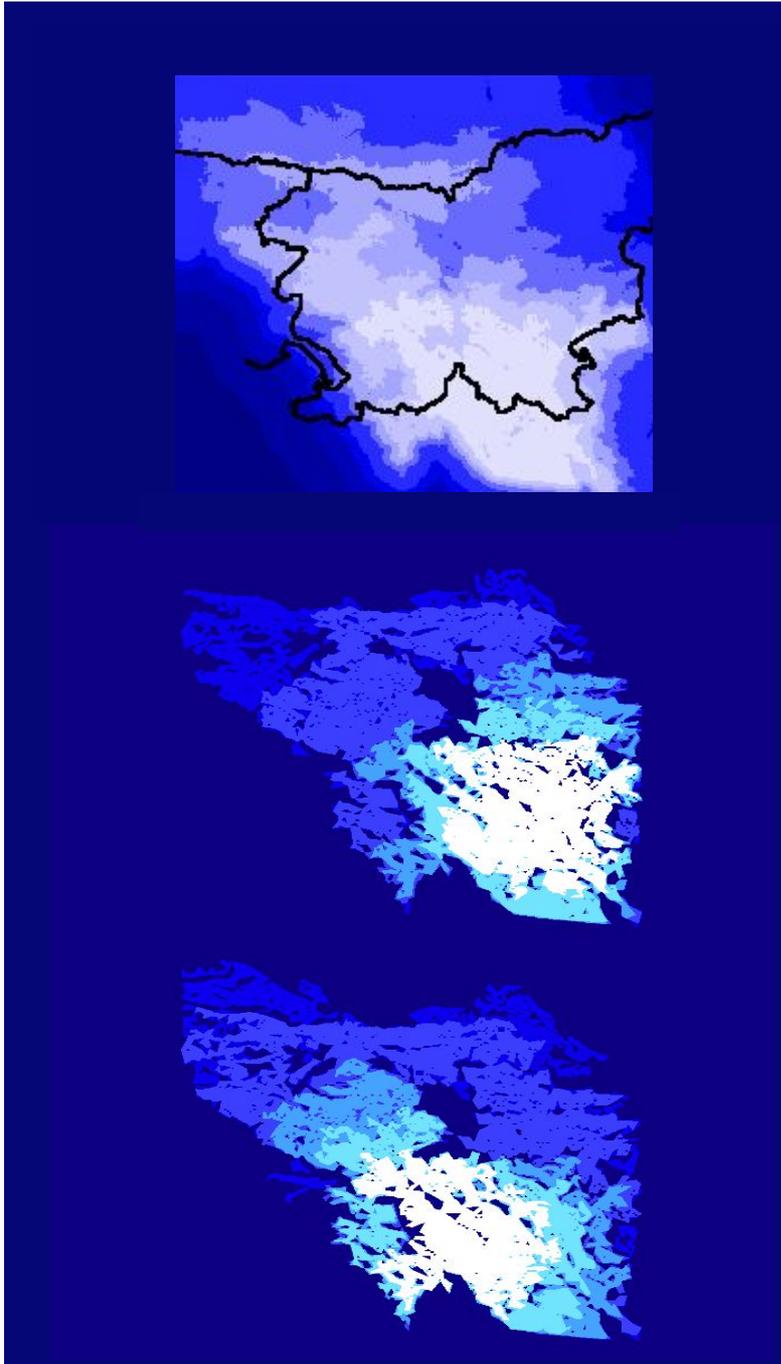


Abb. 33: Ausbreitung für Slowenien, geschätzt durch das CostDistance-Modell (oben) und durch Simulationen für 50, 100, 200, 500 und 1000 Tage. Mitte: Startpunkt Mala Gora, unten Sneznik. Die Simulationen mit Startpunkt Sneznik ähneln eher dem aufgrund der Beobachtungen erwarteten Muster mit starker Präferenz des Nordwestkorridors. Vielleicht spielt die Autobahn Ljubljana-Zagreb eine starke Rolle als Barriere (vgl. Abb. 8, Kapitel 3).

Die Abbildungen 32 und 33 zeigen die Ausbreitungsmuster, die ich mit dem CostDistance-Modell von ESRI (vgl. Kapitel 4) und den Simulationen geschätzt habe. Ein Unterschied fällt besonders in Auge: Die durch die Simulationen geschätzten Ausbreitungen sind deutlich differenzierter. Ungeeignete Flächen in Slowenien bleiben ungenutzt und werden auch nach langer Ausbreitungsdauer nicht besiedelt. Möglicher Weise läßt sich durch eine Veränderung der Cost-Werte ein Ergebnis erzielen, daß dem der Simulationen ähnlich ist. Dennoch spielt immer die Distanz eine beträchtliche Rolle. Bei den Simulationen spielt die Distanz nur insofern eine Rolle, als Zellen näher zum Startpunkt natürlich auch wahrscheinlicher besiedelt werden, allerdings können wirklich ungeeignete Flächen dadurch auch ganz ausgeschlossen werden, z.b. schließt im Südwesten an Slowenien die Adria an. Die bleibt mit Sicherheit unbesiedelt, kann aber durch das CostDistance-Modell nicht ausgeschlossen werden.

Auf der anderen Seite sind die groben Muster der Ausbreitung für Österreich doch sehr ähnlich. In beiden Ansätzen geht dann die weitere Ausbreitung Richtung Nordosten, was auch den Beobachtungen entspricht (Rauer und Gutleb 1997).

Zusammenfassend läßt sich für die Ausbreitung folgendes feststellen:

- Die Ausbreitung aus kleineren Gebieten erfolgt schneller als aus größeren bei gleicher Individuenzahl.
- Längsgerichteter Habitat fördert die Ausbreitung in Richtung seiner Längserstreckung. Damit können die Waldgebiete, die den Bergrücken folgen, durchaus zur Beschleunigung der Ausbreitung in den Alpen beitragen.
- Die Ausbreitungsmuster, geschätzt durch das CostDistance-Modell und das Simulationsmodell, stimmen im Groben gut überein. Bei feinerer Auflösung scheint das Simulationsmodell jedoch plausible Ergebnisse zu produzieren. Diese stimmen, zumindest in bezug auf die nicht genutzten Flächen, besser mit Beobachtungen überein.

### 7.3.2 Räumliche Analysen

Ich testete, inwieweit sich die Wanderungen über eine Funktion der allgemeinen Form:

$$\text{Gesamtdistanz} = \text{tägliche Distanz} * \text{Anzahl der Tage}^b$$

anschätzen läßt, wobei  $b$  bei zufälligen Wanderungen bei etwa 0,5 liegt. Größere Werte deuten auf vorwärts gerichtetes Verhalten, kleinere auf eine Tendenz zu residentem Verhalten. Residente Bären in Slowenien hatten  $b$ -Werte von etwa 0,1.

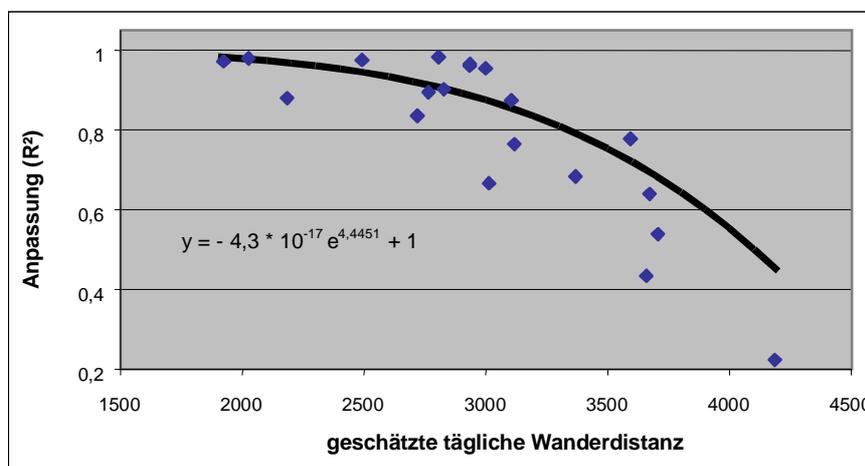


Abb. 34: Die Anpassung der Potenzfunktion in Abhängigkeit der geschätzten täglichen Wander-distanz. Bei hohen geschätzten Wander-distanzen verschlechtert sich die Anpassung.

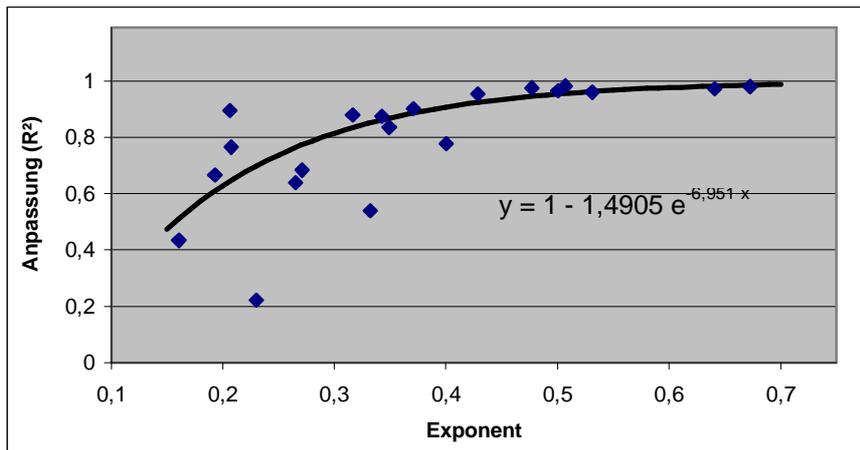


Abb. 35: Die Anpassung der Potenzfunktion in Abhängigkeit des Exponenten. Um so größer der Exponent, desto wahrscheinlicher ist eine hohe Anpassung.

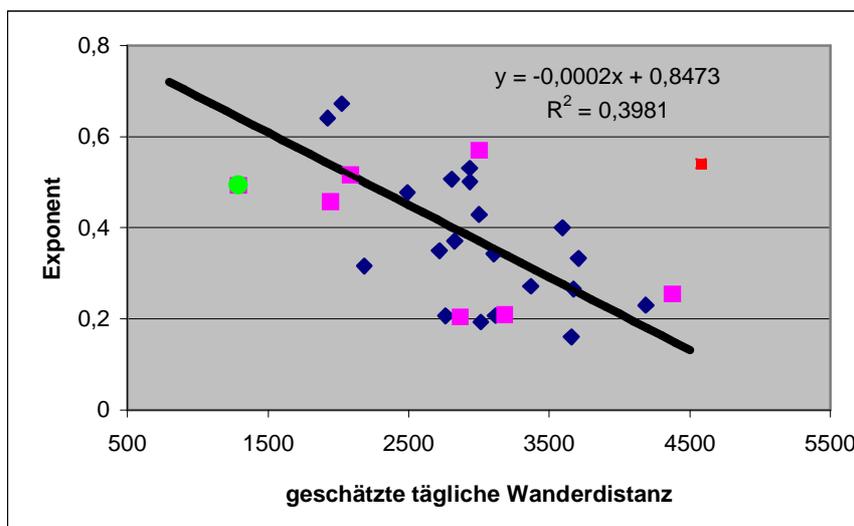


Abb. 36: Der Exponent in Abhängigkeit der geschätzten täglichen Wanderdistanz. Blau sind die simulierten Läufe, violett und rot die tatsächlichen Bären. Die Regression ist über die simulierten Läufe geschätzt. Grün ist der Bär Joze, der als resident klassifiziert wurde, aber möglicherweise dispersierte mit ungewöhnlich kleinen

Wanderdistanzen.

Die violetten Punkte liegen gut innerhalb der Streuung der simulierten Läufe, während der rote Punkt („Klemen“) deutlich außerhalb liegt (nicht Teil der gleichen Grundgesamtheit,  $p < 0,05$ ).

Die Anpassung der Potenzfunktion ist sowohl von der geschätzten Höhe des Exponenten als auch der geschätzten täglichen Wanderdistanz abhängig. Bei kleinen Exponenten und hohen täglichen Wanderdistanzen ist die Anpassung deutlich schlechter. Dies gilt aber nur für habitatabhängige Zufallswanderungen. Residente Bären mit genügend Peilpunkten haben sehr kleine Exponenten (etwa um 0,1), aber durchwegs gute Anpassungen ( $R^2$  um 0,98).

Bei den hier simulierten Zufallswanderungen scheint die Anpassung bei Exponenten ab etwa 0,45 bereits sehr gut zu sein ( $R^2 > 0,9$ ; Abb. 35). Sieben der acht Bären aus Slowenien liegen gut in dem Bereich der simulierten Läufe in Bezug auf ihr Verhältnis zwischen täglicher Wanderdistanz und Exponenten, so daß anzunehmen ist, daß sie alle mehr oder weniger die gleichen Bewegungsmuster haben. Nur der Bär Klemen liegt deutlich außerhalb davon. Deshalb versuche ich im folgenden, mit verschiedenen Szenarien zu testen, ob die Parameter von Klemen sich vielleicht durch andere Werte bei den täglichen Wanderdistanzen erzeugen lassen. Dabei ging ich von der Annahme aus, daß Klemen vielleicht einfach größere Distanzen pro Tag zurücklegte.

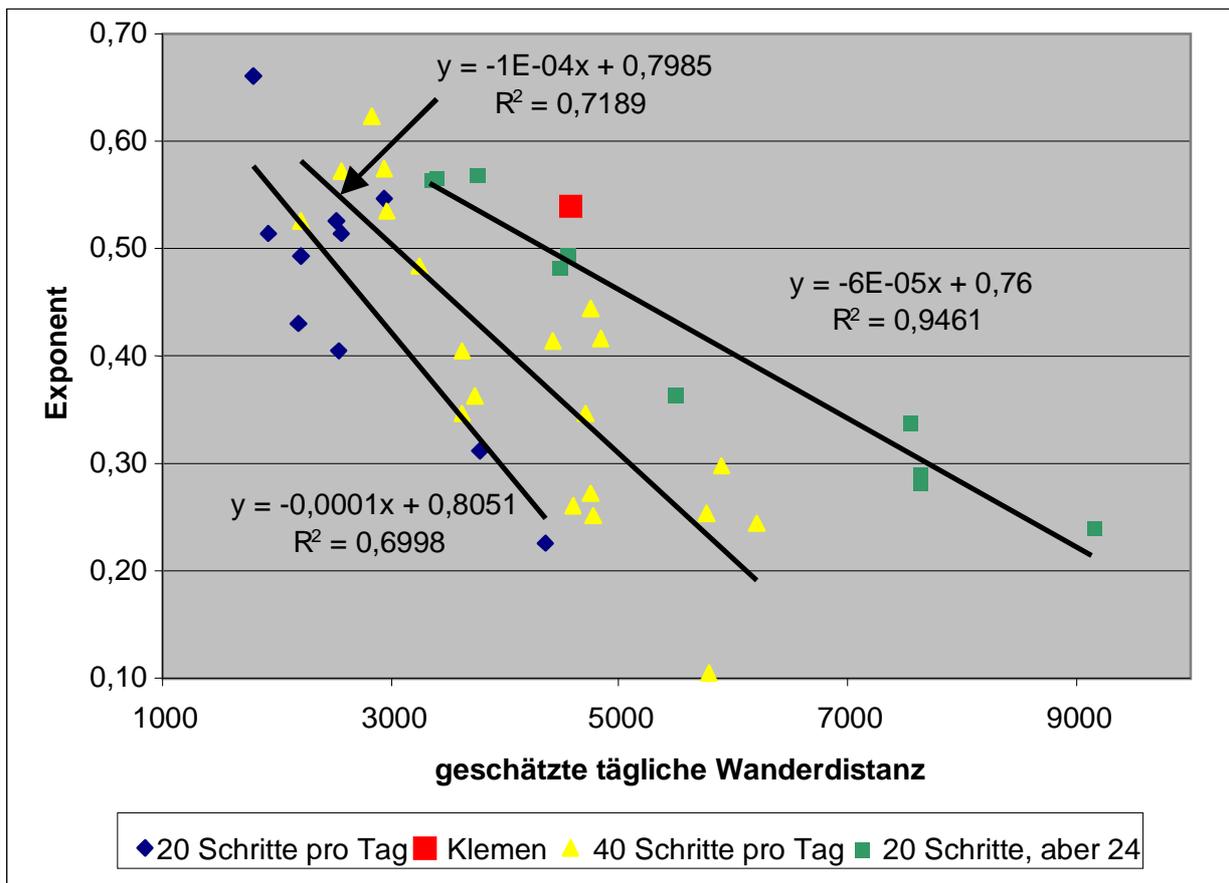


Abb. 37: Der Exponent in Abhängigkeit der geschätzten täglichen Wanderdistanz für verschiedene Szenarien (Startpunkt jeweils Fangplatz von „Klemen“):

- 20 Schritte pro Tag und Wahrnehmung der nächsten 8 Nachbarzellen (blau,  $n=10$ ),
- 40 Schritte pro Tag und Wahrnehmung der nächsten 8 Nachbarzellen (gelb,  $n=20$ ),
- 20 Schritte pro Tag und Wahrnehmung der nächsten 24 Nachbarzellen (grün,  $n=10$ ) und der Bär „Klemen“ (rot). Klemen liegt außerhalb des 95% Konfidenzintervalls der gelben Punkte.

Aber auch hier ist es schwierig, eine plausible Anpassung zu finden. Das Szenarium mit 40 Schritten pro Tag (gelbe Punkte) resultiert in täglichen Wanderdistanzen, die gut um die von Klemen streuen. Sein Punkt liegt aber außerhalb des 95% Konfidenzintervalls dieser Punkte. Geht man mit den Wanderdistanzen noch höher, kommt man irgendwann zu Werten, von denen Klemen nicht mehr fern liegt (grüne Punkte). Allerdings ergeben sich dann unplausibel hohe durchschnittliche tägliche Wanderdistanzen (z.B. 9 km). Man kann es zwar nicht ausschließen, aber es deutet doch einiges darauf hin, daß Klemen als einziger der untersuchten dispergierenden Bären tatsächlich etwas gerichtete Wanderungen durchgeführt hat.

## **7.4 Diskussion**

Geht man von der Annahme aus, daß alles, was nicht wirklich richtig ist, dann falsch ist, so ist jedes Modell falsch (Starfield 1997). Jedoch argumentiert Starfield weiter, daß Modelle spezifisch auf die Fragestellung zugeschnitten sein müssen und dann durchaus in der Lage sind, diese spezifische Fragestellung zu beantworten. Einer der wichtigsten Punkte sei dabei, ein komplettes Verständnis des vorhandenen Systems zu haben. Auf den ersten Blick scheint das hier nicht gegeben zu sein, da ich ja teste, ob z.B. die Ergebnisse der räumlichen Analysen sich in einer tatsächlichen Landschaft wiederholen, oder ob dies ein anderes Bild ergibt.

Aber genau das ist der Punkt: Ich habe ein komplettes Verständnis des Systems, was darin besteht, daß das Habitat entsprechend meinem Habitatmodell verteilt ist und die dispergierenden Bären Zufallswanderungen darin ausführen. Diese Vorstellung vergleiche ich mit den tatsächlichen Beobachtungen. Daß dabei die Daten schon zur Analyse benutzt wurden, spielt hier nicht die große Rolle, da die Landschaft bei den räumlichen Analysen unberücksichtigt blieb. Damit vergleiche ich ein System, das ich mir in definierter Form vorstelle, mit Daten aus dem realen System. In meiner Vorstellung habe ich selbstverständlich ein komplettes Verständnis. Stimmen beide System in bezug auf die Daten überein, folgere ich daraus, das ich das reale System verstanden habe (natürlich nur bezüglich der untersuchten Fragestellung). Stimmen sie nicht überein, ist mein Verständnis vom realen System nicht komplett, aber das habe ich ja nicht modelliert.

### **7.4.1 Ausbreitung**

Das Simulationsmodell ergab im Groben sehr ähnliche Ergebnisse wie das CostDistance-Modell, jedoch unterschieden sich beide Modell im Detail. Möglicherweise kann man das CostDistance-Modell so anpassen, daß es vergleichbare Ergebnisse liefert, jedoch stellt sich dann die Frage, ob dies sinnvoll ist, wenn man dazu das Simulationsmodell braucht. Das Simulationsmodell hat zudem den Vorteil, daß es nach einfachen, nachvollziehbaren Regeln arbeitet, so daß die Ergebnisse leichter interpretierbar sind.

Interessanter Weise gibt es in der vorhandenen Landschaft keine Strukturen, bei denen das CostDistance-Modell mit seinem mathematischen Algorithmus unsinnige Ergebnisse verursacht. Auch wenn ESRI den Algorithmus nicht preisgibt und er damit nicht wirklich überprüfbar ist, scheint es trotzdem durchaus sinnvoll, damit zu arbeiten. Man muß sich aber über die Grenzen, vor allem die Bewertung völlig ungeeigneten Habitats, im klaren sein.

Interessant sind auch die Ergebnisse, daß längsgerichteter Habitat die Ausbreitung beschleunigt und große geeignete Gebiete bei gleicher Individuenzahl zu einer Verlangsamung führen. Allein dies führt schon dazu, daß die Ausbreitung in Österreich vom heutigen Schwerpunkt im Nordosten (siehe Abb. 14 in Kapitel 4) nach Westen Richtung Deutschland sicher sehr langsam vonstatten gehen wird. Dort ist sehr viel breiter, gut geeigneter Lebensraum vorhanden.

So sehr auch die allgemeinen Muster der Ausbreitung nach Österreich plausibel sind, es gibt trotzdem einige beachtenswerte Differenzen im dazu benötigten Zeitraum. Die zeitliche Dauer für das Erreichen des Nordostens der österreichischen Alpen ist relativ hoch (1500 Tage). Dies entspricht einer Dispersaldauer von etwa 5 Jahren (Winterschlaf weggerechnet). Allerdings sind hier immer 30 Schritte pro Tag angenommen, was der durchschnittlichen beobachteten Tagesdistanzen aller dispergierenden Bären entspricht. Allerdings unterscheiden sich die Individuen durchaus in ihren täglichen Distanzen (vgl. Abb. 11 in Kapitel 5). Somit sind diese Distanzen vielleicht auch in kürzerer Zeit zurückzulegen. Darüber hinaus ist

denkbar, daß diese Bären eher am nördlichsten Rand der Weibchenverbreitung in Slowenien gestartet sind und deshalb einen kürzeren Weg hatten, zumal dort die Waldgebiete kleiner sind und damit das weitere Wandern wahrscheinlicher wird. Allerdings legt dies trotzdem den Schluß nahe, daß in der Realität einige Bären gerichtete Wanderbewegungen durchführen.

#### **7.4.2 Räumliche Analysen**

Simulationen haben gegenüber der Datenerhebung im Feld den großen Vorteil, daß man fast beliebig viele Daten produzieren kann. Ebenso kann man sie sich in der Form produzieren, wie man sie am liebsten zum Auswerten hat. Bei der Erhebung im Feld entstehen immer wieder Schwierigkeiten, was oft dazu führt, daß Daten nur unvollständig erhoben werden.

Der Vergleich der simulierten Läufe mit den beobachteten Wanderungen bestätigte im wesentlichen die Ergebnisse von Kapitel 5. Die meisten Bären führen offensichtlich Zufallswanderungen durch. Es gibt jedoch die Ausnahme Klemen. Dieser scheint wirklich gerichtet abgewandert zu sein. Ebenso sind aus Österreich zwei Bären bekannt, die bis in den Schwerpunkt der Bärenverbreitung im Nordosten der österreichischen Alpen gewandert sind. Dies deutet sehr darauf hin, daß ein kleinerer Teil der Disperser im Gegensatz zu den anderen gerichtet abwandert. Dabei muß es keine zwei Typen geben, es ist auch möglich, daß es fließende Übergänge gibt. Bären mit leicht gerichtetem Verhalten können sich durchaus längere Zeit in einem Waldgebiet "drehen" und dies führt dann insgesamt dazu, daß ihre Wanderungen mit Zufallswanderungen vergleichbar werden. Wir haben gesehen, wie klein die Exponenten bei echten, aber habitatabhängigen Zufallswanderungen sein können.

Zum Schluß darf man nicht vergessen, daß die Parameter beim Bär Klemen aus wenigen Daten angeschätzt wurden. Die Regression war zwar recht stabil, aber eine gewisse Unsicherheit bleibt.

## **8 Allgemeine Diskussion**

### **8.1 Zusammenfassende Diskussion**

Das Dispersal weitwandernder Tierarten ist zwar ein sehr interessantes Thema, aber mit am schwierigsten zu untersuchen. Das Problem dabei ist, die notwendigen Daten zu bekommen, und zwar nicht nur Lokalisationen der Tiere, sondern auch die für diese Tierart entscheidenden Landnutzungsdaten. Die Ostalpen in der hier definierten Form decken ein Gebiet von etwa 120.000 km<sup>2</sup> ab, also fast der doppelten Größe Bayerns. Auf dieser Fläche müssen die Daten einheitlich erhoben sein. Selbst der Corine Land Cover, ein Datensatz zur Landnutzung in allen EU-Staaten und den angrenzenden Ländern, ist trotz gleicher Vorgaben nicht wirklich einheitlich erhoben.

Auch bei der Erhebung der Telemetriedaten entstehen durch die großräumigen Wanderungen enorm Probleme. Zwei unserer Bären wanderten nach Kroatien. Dazu mußten wir regelmäßig eine Grenze überqueren, die zu diesem Zeitpunkt wesentlich strenger kontrolliert wurde als die zwischen Österreich und Slowenien, und die ist EU-Außengrenze! In meinen Augen ist dies eines der wichtigsten Gründe, warum bisher räumliche Bewegungen hauptsächlich an Kleintieren wie Insekten studiert wurden. Meines Wissens ist dieses Projekt eins von zwei Projekten in Europa, das nennenswert Daten dispergierender Bären erhalten hat. Und das bei sicher mehr als zehn Bären telemetrieprojekten!

Insgesamt war der Datensatz durchaus ausreichend, um die wichtigsten Fragen zu beantworten. Für das Habitatmodell waren die Daten sogar reichlich. Bei den räumlichen Analysen wäre allerdings eine größere Stichprobe sinnvoll gewesen. Eine größere Zahl von Individuen und ein Minimum von 20 Peilungen pro Individuum gleichmäßig über einen längeren Zeitraum verstreut hätte besser abgesicherte Ergebnisse erbracht. Trotzdem ergab sich ein plausibles Bild der Wanderbewegungen dispergierender Bären.

Die Ergebnisse der Habitatuntersuchung (Kapitel 4) ergaben mehr oder weniger das erwartete Bild. Die Waldverteilung ist der entscheidende Faktor. Dies hatte irgendwie jeder erwartet, wenn es bisher auch kaum Veröffentlichungen gibt, die dies für Braunbären zeigen. Für Braunbären in Nordamerika trifft dies nicht unbedingt zu und für Europa ist es meines Wissens die erste Studie, die dies mit einer Angebot-Nutzungsanalyse bei einer größeren Anzahl an Individuen und unter Einsatz von Telemetrie zeigt (vgl. dazu auch Kaczensky und Knauer 2000 und Kaczensky i.V.).

Durchaus überraschend ist das Ergebnis, daß der Einfluß menschlicher Störungen die Raumnutzung der Bären nicht beeinflusst. Zwar wurde für mehrere Gebiete in Europa bereits das Gegenteil gezeigt, z.B. von Cicnjak (1991) in Kroatien, von Clevenger et al. (1997) in Spanien und Quenette (1999) in Frankreich, jedoch ist bei keiner dieser Studien gleichzeitig der Wald miteinbezogen worden. Dieses Ergebnis ist auch stabil über eine weite Bandbreite von Analysemethoden: von rasterbezogener Analyse (diese Arbeit) bis zu verschiedenen Ansätzen von Distanzvergleichen (Kaczensky und Knauer 2000, Kaczensky i.V.). Bei allen diesen Ansätzen kommt durchaus ein spürbarer Einfluß heraus, solange man nur die Variablen einzeln anschaut. Bezieht man aber die Waldverteilung mit ein, verschwindet dieser Effekt. Natürlich sind die Waldverteilung und Siedlungen negativ korreliert, alle Siedlungen liegen außerhalb des Waldes. Aber die Bären nutzen den Wald in der Nähe der Siedlungen im gleichen Maße wie weit entfernt davon. Und umgekehrt nutzen sie auch weit entfernt von Siedlungen keine Freiflächen. Dieser Punkt – Bären meiden menschliche Infrastruktur wie Siedlungen, Einzelhäuser und Teerstraßen nicht anders als waldfreie Flächen – scheint mir ein

Ergebnis zu sein, das den derzeitigen Kenntnisstand deutlich verbessert. Dabei muß man beachten, daß die Bevölkerungsdichte in unserem Studiengebiet in Slowenien (40 - 50 Einwohner pro km<sup>2</sup>) mit die höchste ist in der gesamten Verbreitung des Braunbären weltweit. Der Einfluß in den anderen Gebieten sollte daher nicht größer sein, solange – und das ist wichtig – die Bären sich im Wald aufhalten.

So sehr dieses Ergebnis der ersten Erwartung widerspricht, so naheliegend ist es andererseits. Die kognitiven Fähigkeiten von Braunbären werden allgemein relativ hoch eingeschätzt. Warum sollten sie deshalb sich nicht auch ähnlich verhalten wie z.B. die verschiedenen Schalenwildarten, die es genauso gelernt haben, dem Mensch im Wald sehr kleinräumig aus dem Weg zu gehen?

Die Extrapolation dieser Ergebnisse brachte ein recht überzeugendes Modell der Habitateignung für Bären in den gesamten Ostalpen. Die Validierung mit dem österreichischen Datensatz war erfreulich hoch. Damit scheint dieses Modell durchaus geeignet zu sein, vergleichbare Landschaften in ihrer Eignung für Braunbären zu bewerten. In dem Gebiet existieren drei weitere Sätze von Telemetriedaten: aus dem Trentino aus den siebziger Jahren (Roth 1983) und den fünf ausgesetzten Bären 1999 und 2000 (Mustoni, unveröff.) und aus dem Gorski Kotar in Kroatien (Huber und Roth 1993). Zumindest die beiden letzten Datensätze existieren noch. Eine weitere Validierung könnte das bestehende Modell noch genauer testen.

Die mit dem CostDistance- und CostPath-Modell von ESRI angeschätzte Ausbreitung stimmt gut mit den beobachteten Bären in Österreich überein (Rauer und Gutleb 1997), so daß dieses einfache Modell wohl ein brauchbares Werkzeug ist, Ausbreitungen im Groben anzuschätzen.

Die Analyse der räumlichen Bewegungen brachte einen wichtigen Aspekt im Verständnis von Dispersal. Ist man bisher davon ausgegangen, daß dispergierende Jungbären von ihrem Geburtsgebiet abwandern, so konnte ich hier zeigen, daß sie nur ihre Standorttreue verloren und zufällig durch die Landschaft driften. Allerdings gab es dazu eine Einschränkung: einer von sieben untersuchten dispergierenden Bären verhielt sich anders, wenn man die Bewegungen landschaftsbezogen untersucht. Er scheint wirklich gerichtet abgewandert zu sein. Vor allem dieser Punkt wäre recht interessant, noch näher mit weiteren Datensätzen zu untersuchen.

Die hier benutzten Methoden scheinen durchwegs geeignet gewesen zu sein, die Fragestellungen zu untersuchen. Ganz besonders wichtig war der Ansatz mit dem Simulationsmodell. Dies hat sowohl die Ausbreitung genauer geschätzt, als auch erst den Hinweis gebracht, daß einer der dispergierenden Bären wohl eher gerichtet gewandert ist. Auch die Zeitdauer der Ausbreitung deutet darauf hin, daß die Bären, die von Slowenien aus den Nordosten Österreichs erreicht haben, wohl eher gerichtet gewandert sind.

## **8.2 Implikationen für den Bärenschutz**

Welche Auswirkungen haben diese Ergebnisse auf das Bärenschutzprogramm in den Ostalpen? Einerseits sind wesentliche Muster geklärt wie das Dispersal abläuft und auf dieser Basis läßt sich leichter die weitere Ausbreitung der slowenischen Bärenpopulation in die Ostalpen abschätzen. Dies erlaubt, eine bessere Definition der Prioritäten im Bärenschutz und die begrenzten Ressourcen an Geld und Personal auf die wichtigsten Probleme und Gebiete zu fokussieren. Darüber hinaus ist dies ein wichtiges Kommunikationsmittel, um die Bedeutung von länderübergreifenden Strategien im Bärenschutz zu betonen. Dies schließt dann nicht nur

die Alpenländer ein, die an einer Rückkehr der Bären interessiert sind, sondern ebenfalls die Bären-Quellenländer in den nördlichen Dinariden.

Von dieser Studie läßt sich ableiten, daß es genügend geeigneten Habitat für Bären in den Ostalpen gibt, dieser aber ungleich verteilt ist:

- Die bestgeeigneten Gebiete befinden sich im Dinarischen Gebirge in Kroatien und Südslovenien und in den Nordostalpen, sowie entlang der bayerisch-österreichischen Grenze. Ein weiteres durchaus geeignetes und wichtiges Gebiet ist das Trentino, Norditalien, wo sich die letzten autochthonen Braunbären der Alpen befinden.
- Es gibt immer noch eine gute Verbindung zwischen den geeigneten Gebieten im Dinarischen Gebirge und den Nordostalpen. Die Verbindung ins westliche Trentino ist unterbrochen durch das Etschtal, von dem anzunehmen ist, daß dies eine Ausbreitungsbarriere darstellt aufgrund der Kombination aus Autobahn, Eisenbahn, dem breiten, dicht besiedelten Tal und dem Fluß.

Betrachtet man die Verteilung von geeignetem Bärenhabitat in den Ostalpen an, so scheint es logisch, daß alle Länder in den Ostalpen, einschließlich Slowenien und Kroatien, ihre Anstrengungen zum Schutz und zur Rückkehr der Bären aufeinander abstimmen und koordinieren. Da die kleinen Bärenpopulationen in Österreich und Nordostitalien immer noch von der Zuwanderung aus Slowenien abhängig sind, machen Managementüberlegungen auf nationaler Ebene wenig Sinn. Die Situation westlich des Etschtales ist etwas anderes wegen dem erwarteten Barriereeffekt des Etschtales und den letzten autochthonen Bären.

Unglücklicher Weise ist der gegenwärtige Ansatz im Bärenschutz immer noch weit entfernt von einem großräumigen, länderübergreifenden Ansatz. Die föderalistischen Länder Österreich und Italien sind immer noch auf dem Weg, eine landesweite Managementstrategie zu entwickeln. Österreich etablierte erst kürzlich eine Koordinierungsstelle für den Bärenschutz mit der Aufgabe, die Ziele und Aktionen der verantwortlichen Behörden in den einzelnen Bundesländern und die involvierten NGOs (non-governmental organisations) zu koordinieren. In Italien fehlt dies noch völlig und Deutschland hat bisher noch kaum Gedanken an die Zuwanderung einzelner Bären in naher Zukunft verschwendet.

In den mehr zentralistisch organisierten Ländern Slowenien und Kroatien mit ihren jungen Demokratien streiten derzeit verschiedene GOs und NGOs über eine Übereinkunft über die Ziele und das Vorgehen im zukünftigen Bärenmanagement. Die alten Strukturen veränderten sich, z.B. es gibt ein neues Jagdgesetz mit neuer Kompetenzaufteilung, ein Großteil der Wälder wurde reprivatisiert und NGOs spielen eine neue Rolle, um nur einige Änderungen zu nennen. Das alte Bärenmanagement, hauptsächlich jagdlich ausgerichtet, wird nun mit neuen Problemen konfrontiert wie dem Verlust der öffentlichen Akzeptanz wegen vermehrten Schäden an Haustieren und Unfällen mit Menschen. In Slowenien fehlen immer noch klare Ziele und ein Managementplan, aber das Land ist auf dem Weg, eine landesweite Strategie auszuarbeiten. Insgesamt sind die einzelnen Alpenländer an einem gemeinsamen Vorgehen im Bärenschutz grundsätzlich durchaus interessiert. Trotzdem sind die Kontakte zwischen den zuständigen Behörden bestenfalls informell, und das, obwohl Österreich, Italien, Slowenien und Kroatien die gleiche Bärenpopulation teilen.

Eine beträchtliche Summe an Steuergeldern wird in Europa für den Bärenschutz eingesetzt, hauptsächlich im Rahmen der life-Projekte der Europäischen Union. Beide Länder, Österreich und Italien, erhielten mehrere Millionen an life-Geldern für den Bärenschutz in den Alpen. Zusätzlich wurde direkt österreichische Steuergelder eingesetzt, um das Bärenmonitoring und

die Prävention von Bärenschäden zu unterstützen. Auf der anderen Seite ist die Bärenschutzstrategie Österreichs von der weiteren Zuwanderung von Slowenien abhängig, da die derzeitige öffentliche Meinung keine weitere Aussetzungen unterstützt. Auf der anderen Seite haben in Slowenien die Bärenschäden an Schafen auf alpinen Weiden in den letzten Jahren extrem zugenommen und die Manager sind nicht sicher, ob sie die Politik der letzten Jahre, eine Ausbreitung der Bärenpopulation zuzulassen, fortsetzen wollen. Es ist ziemlich wahrscheinlich, daß Slowenien zurück zur alten Politik von vor 1992 gehen wird, die Bären auf die geeignetsten Gebiete im Süden zu beschränken, wo das Konfliktpotential geringer ist. Falls Slowenien zurück zur alten Politik geht, muß Österreich seine Schutzstrategie komplett neu konzipieren.

Wenn - und das ist ausschließlich konditional gemeint - wir zu einer effizienten Bärenschutzstrategie in den Ostalpen kommen wollen, müssen wir unseren Fokus auf die Landschafts- und Populationsebene richten. In den Ostalpen ist genug geeigneter Lebensraum verfügbar und die großen geeigneten Gebiete sind immer noch untereinander verbunden - eine wichtige Voraussetzung für die Rückkehr der Bären. Bär-Menschen-Konflikte scheinen ebenfalls lösbar, zumal in allen Regionen ziemlich die gleichen Muster auftreten. Es ist ebenso klar, daß die konkrete Lösung von Problemen auf regionaler Ebene geschehen müssen, da Leute Menschen aus anderen Regionen oder gar Ländern viel schlechter akzeptieren als Einheimische. Aber diese ganzen Einzelaktionen und Initiativen müsse zusammenpassen in eine länderübergreifende Strategie - ein Ansatz, von dem wir noch sehr weit entfernt sind.

### **8.3 Ausblick**

Sieht man sich die Entwicklung in den letzten zehn Jahren bezüglich der länderübergreifenden Zusammenarbeit im Bärenschutz in den Alpenländern an, so bietet sich eher ein frustrierendes Bild. Außer einigen informellen und unregelmäßigen Kontakten gibt es nichts, was man in diese Richtung erkennen kann. Und das, obwohl sich die Verantwortlichen durchaus der Problematik bewußt und auch größtenteils willens sind, dies zu ändern. Doch – es ändert sich nichts oder zumindest nur sehr wenig. Selbst in den Staaten, in denen die rechtliche Kompetenz auf Bundesländer- oder Provinzebene liegt, gibt es keine (Italien) oder eine nur bedingte (Österreich) Koordination der Ziele und Maßnahmen im Bärenschutz. Sowohl die Zusammenarbeit der zuständigen Behörden als auch zwischen Behörden und NGOs läßt deutlich zu wünschen übrig. Da stellt sich die Frage, gibt es dafür wichtige Gründe?

Schaut man sich die Form der Zusammenarbeit in Europa auf anderen Ebenen an, bietet sich ein vergleichbares Bild. Natürlich hätte Europa ein stärkeres politisches Gewicht in der Weltpolitik, wenn die Außenpolitik in den EU-Staaten koordiniert wäre. Natürlich wäre der Euro stärker, wenn die Wirtschaftspolitik in den Euro-Ländern einheitlich gehandhabt würde. Fast lächerlich wirkt die Diskussion über Mehrheitsentscheidungen in der EU. Jeder Sportverein hat einen Vorstand mit Entscheidungskompetenzen. Schaut man sich aber z.B. in der EU an, welches Land Mehrheitsentscheidungen befürwortet und welches sie ablehnt, zeigt sich ein deutliches Muster. Die großen Länder wie Deutschland und Frankreich wollen sie, kleine Länder wie Portugal oder Griechenland können sich damit weniger anfreunden. Die großen Länder würden an Macht gewinnen, die kleinen verlieren. Die Eigenständigkeit und Selbstverantwortlichkeit scheint eine wichtige Motivation für die individuellen Entscheidungen zu sein. Und dies gilt wohl unabhängig von rationalen Einsichten.

Nimmt man dieses Muster als gegeben an, so ist es unrealistisch, eine effektive Zusammenarbeit im Bärenschutz im Ostalpenraum zu erreichen. Geht man einen Schritt

weiter, scheint es sogar sinnvoller, ein System nach dem Motto „Soviel Zusammenarbeit wie unbedingt nötig, so wenig wie irgend möglich“ zu optimieren. Dies würde eine deutliche Verbesserung der jetzigen Situation bewirken, da derzeit ein System nach diesem Motto besteht, aber bei weitem nicht optimiert ist.

Wie könnte eine Optimierung aussehen? Ich denke, der wichtigste Schritt ist eine Trennung von Informationsaustausch und Entscheidung. Gemeinsamer Informationszugang ja, die Entscheidungen trifft aber jeder rechtlich zuständige für sich. Kaum jemand hat etwas gegen einen offenen und regelmäßigen Informationsaustausch. Probleme treten dann auf, wenn sich die verschiedenen Parteien in ihre gegenseitigen Entscheidungskompetenzen einmischen. Wenn diese Trennung allgemein akzeptiert ist und das gegenseitige Vertrauen in diese Akzeptanz vorhanden ist, wird dies einen regelmäßigen Informationsaustausch deutlich erleichtern.

Was könnte das gegenseitige Vertrauen und die verbesserte Informationslage bewirken? Die verbesserte Informationslage zieht sicher in der Sache bessere Entscheidungen nach sich. Das gegenseitige Vertrauen könnte schnellere Entscheidungen nach sich ziehen, da niemand Angst hat, danach Vorschläge sich einzuhandeln, wie er es beim nächsten mal besser machen kann. Derzeit erscheint mir das „Nicht-Entscheiden“ ein mindest gleich großes Problem zu sein wie in der Sache angreifbare Entscheidungen. Hier zwei Beispiele:

1. 1994 gab es in Österreich viele Schäden durch Bären. Außerdem waren zwei der Bären auch relativ wenig scheu. Die Behörden versuchten darauf, unselektiv Bären zu fangen, in der Hoffnung, damit der Bevölkerung zu zeigen, daß sie was tun und vielleicht sogar die Schäden eindämmen. Nachdem dies nicht vom großen Erfolg gekrönt war, wurde endlich im Jahr darauf die „Eingreiftruppe“ gegründet. Diese Gruppe hat die Aufgabe, auffällige Bären „umzuziehen“. Seit 1995 sind die Probleme unter Kontrolle. Zweifelhaft war sowohl die Entscheidung der Behörden, sehr lange zu warten, als auch dann das konkrete Vorgehen, die Bären zu fangen.

2. Aus den Geschehnissen 1994 hat man gelernt und es kam der Ruf nach einem österreichweiten Managementplan. Dieser wurde angefertigt (Arbeitsgemeinschaft Braunbär life 1997) und fand breite Zustimmung. Nur – umgesetzt wird er nicht und zwar nicht deshalb, weil sachliche Punkte darin strittig sind, sondern weil das „Ruhelassen“ und „Nicht-Entscheiden“ einfacher erscheint.

Die Behörden in Österreich haben Angst, ihre Entscheidungskompetenz zu teilen (zuständig sind die Landesbehörden für die meisten Bereiche) und sich von den NGOs hereinreden zu lassen. Der derzeitige Zustand von vielleicht 25% Umsetzung des Managementplans, ein bis zwei Treffen pro Jahr und gelegentliche gemeinsame Auftritte ist äußerst unbefriedigend. Nur ich denke – er wird sich nicht ändern. Es fehlt, und das aus gutem Grund, das gegenseitige Vertrauen, daß die Entscheidungen akzeptiert werden, und der Informationsfluß ist mäßig. Ich meine, es macht Sinn für Österreich und die gesamten Ostalpen über Strukturen nachzudenken, mit denen die Entscheidungen nicht nur besser werden, sondern auch wirklich getroffen werden. Möglicherweise ist die länderübergreifende Zusammenarbeit nur theoretisch positiv zu werten.

## 9 Zusammenfassung

Ursprünglich waren die Braunbären in den Alpen fast ausgerottet. Seit 1992 setzt jedoch eine verstärkte Zuwanderung von Bären aus Slowenien in die Alpen ein. Diese Ausbreitung ist heute von der Öffentlichkeit in Österreich und Italien akzeptiert und sogar erwünscht. Trotzdem ist der Aufbau einer überlebensfähigen Bärenpopulation in den Ostalpen ein langwieriger und mit vielen Unsicherheiten behafteter Prozeß. Ist überhaupt genug geeigneter Lebensraum vorhanden? Wie sind die geeigneten Flächen untereinander verbunden? Wie werden die Bären sich ausbreiten? Welche Zeiträume wird dies beanspruchen?

Derzeit leben etwa 30-40 Bären in den österreichischen und italienischen Alpen und weitere 50 im slowenischen Alpenanteil. In Österreich wurden drei Bären ausgesetzt. Im Trentino läuft zur Zeit ein Aufstockungsprojekt. Dieses und letztes Jahr wurden dort fünf Bären ausgesetzt, weitere vier sollen folgen. In Österreich sind keine weiteren Aussetzungen geplant, da trotz der hohen Akzeptanz für die vorhandenen Bären eine ablehnende Haltung der Öffentlichkeit gegenüber Aussetzungen besteht. Vor diesem Hintergrund ist die Ausbreitung von Slowenien von entscheidender Bedeutung.

Theorien wie die Metapopulationstheorie oder source-sink-Theorie bieten ein theoretisches Gerüst, um die weitere Entwicklung und die zukünftige Verteilung der Bären in den Alpen anzuschätzen. Beide Theorien bauen auf Dispersalmustern<sup>3</sup> auf. Doch derzeit sind diese Muster nicht bekannt und deshalb alle Vorhersagen dieser Theorien unsicher.

Um diese Dispersalmuster und darauf aufbauend die Ausbreitung anschätzen zu können, führte ich folgende drei Schritte durch:

1. Ich untersuchte die Habitatnutzung von Bären in Slowenien und extrapolierte die Ergebnisse in die gesamten Ostalpen bis hinunter nach Mittelkroatien. Das Habitatmodell validierte ich mit einem unabhängigen Datensatz aus Österreich. Darauf aufbauend schätzte ich mit einem CostDistance-Modell die grobe Ausbreitung ab (Kapitel 4).
2. Die räumlichen Muster dispergierender Bären untersuchte ich unter folgender Annahme: Dispersal ist gezielte Abwanderung vom Geburtsgebiet. Dazu verglich ich die beobachteten Distanzen mit Zufallswanderungen (alle Richtungen gleich wahrscheinlich, tägliche Wanderdistanzen folgen der beobachteten Verteilung). Außerdem analysierte ich die Wanderrichtungen, ob sie auf gerichtete Abwanderung hinweisen (Kapitel 5).
3. Im dritten Schritt faßte ich die Ergebnisse der vorhergegangenen zwei Kapitel zusammen, indem ich ein räumlich-explizites und individuenbasiertes Simulationsmodell mit diesen Ergebnissen parametrisierte und die Ausbreitung und räumlichen Bewegungsmuster in gegenseitiger Abhängigkeit untersuchte (Kapitel 6).

---

<sup>3</sup> Abwanderungsmuster

Es ergaben sich folgende Ergebnisse:

### 1. Habitat- und Ausbreitungsmodell

- Bären sind an den Wald gebunden. Die Waldverteilung ist der entscheidende Faktor für die Raumnutzung der Bären.
- Menschliche Infrastruktur wie Straßen, Autobahnen, Siedlungen und Einzelhäuser haben keinen zusätzlichen Einfluß, das heißt Bären nutzen Wald in der Nähe des Menschen in gleicher Intensität wie weit entfernt und meiden Freiflächen in der Nähe des Menschen nicht mehr als weit entfernte.
- Die Validierung des daraus resultierenden Habitatmodells mit einem unabhängigen Datensatz aus Österreich ergab eine sehr hohe Übereinstimmung.
- Die besten Gebiete liegen in den Dinariden in Slowenien und Kroatien, im nordöstlichen Teil des österreichischen Alpengebiets und entlang der bayerisch-österreichischen Grenze. In den Südalpen gibt es ebenfalls gut geeignete Gebiete. Alle diese Gebiete sind untereinander verbunden mit Ausnahme des westlichen Trentinos, das durch das Etschtal abgetrennt ist und das Karwendel, bei dem das Inntal dazwischen liegt.
- Die geschätzte Ausbreitung stimmt gut mit der beobachteten überein. Die Koralm ist der wichtigste Verbindungskorridor zwischen Slowenien und dem nordöstlichen Vorkommen in Österreich.

### 2. Räumliche Bewegungsmuster

- Die beobachteten Wanderdistanzen unterscheiden sich nicht von den Zufallswanderungen.
- Die Wanderrichtungen deuteten nicht auf gerichtete Abwanderung. Weder wanderten die Tiere bevorzugt nach vorne, noch waren die Richtungen autokorreliert, noch wurden größere Distanzen überwunden, wenn die Richtung vom Vortag beibehalten wurde.
- Das alles spricht gegen die Theorie, daß dispergierende Tiere ihr Geburtsgebiet gerichtet verlassen.

### 3. Simulation der Ausbreitung

- Das Simulationsmodell ergab sehr ähnliche Ausbreitungsmuster wie das CostDistance-Modell, jedoch war es wesentlich differenzierter. Vor allem die Vorhersage von unbesiedelten Flächen war plausibler. Der Zeitraum der simulierten Ausbreitung war allerdings größer als der beobachtete.
- Die Analyse der landschaftsabhängigen räumlichen Bewegungsmuster ergab, daß alle bis auf einen Bären Zufallswanderungen durchgeführt hatten, dieser jedoch wahrscheinlich gezielt abgewandert war. Der größere Zeitraum der simulierten Ausbreitung spricht ebenfalls dafür, daß es einige wenige Tiere gibt, die gerichtet abwandern.

Das Habitatmodell erbrachte für die slowenischen und die österreichischen Datensätze eine erfreulich hohe Anpassung, so daß das Modell geeignet erscheint für die Bewertung

vergleichbarer Landschaften als Lebensraum für Braunbären. Auch das CostDistance-Modell zeigte eine gute Übereinstimmung mit den Beobachtungen in Österreich.

Die gefundenen räumlichen Bewegungsmuster widersprachen weitgehend den Erwartungen. Gerichtete Abwanderungen scheinen die Ausnahme zu sein. Damit fallen die bisher für gültig gehaltenen Erklärung über die Gründe des Dispersals (Vermeidung von Nahrungs- oder Partnerkonkurrenz und Inzucht) weitgehend aus, sondern es scheint, daß der Schlüssel im Verständnis eher im Wegfallen der Gründe für Standorttreue liegt.

Aus diesen Ergebnissen läßt sich für den Bärenschutz ableiten, daß eine großräumige Zusammenarbeit der Verantwortlichen und der NGOs in den Ländern Österreich, Italien, Slowenien und Kroatien dringend geboten scheint. Österreich und Italien werden auf lange Sicht abhängig sein vom Bärenmanagement in Slowenien und Kroatien. Für Deutschland sind die Bären derzeit noch nicht aktuell, wenngleich das Auftauchens eines einzelnen Weitwanderers nie ausgeschlossen werden kann.

Die Erfahrung aus den letzten zehn Jahren im Bärenschutz zeigt, daß die länderübergreifende Zusammenarbeit mehr oder weniger von allen Beteiligten befürwortet wird, jedoch kaum etwas in dieser Richtung geschieht. Ich schlage das Überdenken dieses Ziels vor und plädiere für eine Optimierung eines Systems nach dem Motto "soviel Zusammenarbeit wie unbedingt nötig, so wenig wie irgend möglich" dahingehend, daß die heutigen rechtlich Zuständigen unabhängig für sich ihre Entscheidungen treffen sollen, aber ein freier Informationsfluß hergestellt wird.

## 10 Literatur

- Arbeitsgemeinschaft Braunbär life 1997. Managementplan für Braunbären in Österreich. Bericht der Wildbiologischen Gesellschaft München.
- Aste, C. 1993. Habitatbewertung für Braunbären in Österreich. Diplomarbeit. Boku Wien.
- Bätzing, W. 1991. Die Alpen. Verlag C. H. Beck, München. 287 S.
- Begon, M.; Harper, J. L. und Townsend, C. R. 1991. Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser Verlag, Basel, 1024 S.
- Beier, P. 1993. Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7(1): 94-108.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *Journal of Wildlife Management* 59(2): 228-237.
- Belovsky, G. E.; Bissonette, J. A.; Dueser, R. D.; Edwards, T. C.; Luecke, C. M.; Ritchie, M. E.; Slade, J. B. und Wagner, F. H. 1994. Management of small populations: concepts affecting the recovery of endangered species. *Wildlife Society Bulletin* 22: 307-316.
- Bergman, C. M.; Schaefer, J. A. und Luttich, S. N. 2000. Caribou movement as a correlated random walk. *Oecologia* 123(3): 364-374.
- Bovet, P. und Benhamou, S. 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology* 131: 419-433.
- Boyce, M. S. und McDonald L. L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *TREE* 14(7): 268-272.
- Bürglin, R. 1995. Planung von Grünbrücken an der Autobahn Ljubljana-Razdrto (Slowenien) unter besonderer Berücksichtigung des Braunbären. Diplomarbeit an der LMU München, 79 S.
- Burkey T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55: 75-81.
- Cicnjak, L. 1991. Food habits and habitat use by European brown bears in Croatia, Yugoslavia. Masters thesis an der University of Wisconsin - Madison.
- Clark, J. D.; Dunn, J. E. und Smith, K. 1993. A multivariate model of female black bear habitat use for a geographic information system. *Journal of Wildlife Management* 57(3): 519-526.
- Clevenger, A. P., Purroy, F. J. und Campos, M. A. 1997. Habitat assesment of a relict brown bear *Ursus arctos* population in northern Spain. *Biological Conservation* 80: 17-22.
- Corsi, F.; Dupre, E. und Boitani, L. 1999. A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. *Conservation Biology* 13(1): 150-159.
- Corsi, F.; Sinibaldi, I. und Boitani, L. 1998. Large carnivores conservation areas in Europe. LCIE-Bericht, Entwurf.

- Crist, T. O.; Guertin, D. S.; Wiens, J. A. und Milne B. T. 1992. Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6: 536-544.
- Didier, K. A. und Porter, W. F. 1999. Large-scale assessment of potential habitat to restore elk to New York State. *Wildlife Society Bulletin* 27(2): 409-418
- Doak, D. F.; Marino, P. C. und Kareiva, P. M. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. *Theoretical Population Biology* 41: 315-336.
- Dupre, E.; Pedrotti, L. und Genovesi, P. 1999. Assessing potential habitat suitability for the brown bear in the Italian central Alps. 12th International Conference of Bear Research and Management, Book of Abstracts, S. 13.
- Fisher, N. I. 1993. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press. Cambridge. 277 S.
- Gibeau, M. L. 2000. Conservation biology approach to management of grizzly bears in Banff National Park, Alberta. Ph.D dissertation. Ressources and the environment program, University of Calgary, Calgary, Alberta. 97 S.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Große, C. 1999. Ants - an important food for brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia? Diplomarbeit an der Zoologischen Fakultät der Philipps-Universität in Marburg, 55 S.
- Große, C.; Kaczensky, P. und Knauer, F. 2000. Ants - an important food source for brown bears in Slovenia? in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Hanski I. 1989. Metapopulations dynamics: does it help to have more of the same? *TREE* 4(4): 113-114.
- Hanski I. and Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domains. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 89-103.
- Howe, R. W.; Davis, G. J. und Mosca, V. 1991. The demographic significance of 'sink' populations. *Biological Conservation* 57: 239-255.
- Huber, D. und Roth, H. 1993. Movements of European brown bears in Croatia. *Acta Theriologica* 38(2).
- IGBC. Interagency Grizzly Bear Committee. 1987. Grizzly bear compendium. 508 S.
- Johnson, A. R.; Wiens, J. A.; Milne, B. T. und Crist, T. O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogenous landscapes. *Landscape Ecology* 7(1): 63-75.

- Johnson, D. H. 1999. The insignificance of statistical significance testing. *Journal of Wildlife Management* 63(3): 763-772.
- Johnson, M. L. und Gaines, M. S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Revue of Ecological Systems*: 21.
- Kaczensky, P. (ed.). 2000a. Co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Kaczensky, P. 2000b. Study area. in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. Co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Kaczensky, P. in Vorbereitung. Co-existence of brown bear and man in Slovenia. Dissertation an der Technischen Universität München.
- Kaczensky, P. und Knauer, F. 2000. Habitat use of bears in a multi-use landscape. in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. Co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Kaczensky, P.; Knauer, F.; Jonozovic, M.; Walzer, C. und T. Huber. 2000a. Experiences with trapping, immobilization and radiotagging of brown bears in Slovenia. in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. Co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Kaczensky, P.; Knauer, F.; Krze, B.; Jonozovic, M.; Adamic, M. und Gossow, H. 2000b. The impact of the Ljubljana-Razdrto highway on brown bears in Slovenia. in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. Co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Kareiva, P. 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecological Monographs* 53(3): 261-282.
- Knauer, F. 1993. Braunbären im Trentino - Simulation der MVP und Vorschläge zum Schutz. Diplomarbeit. LMU Muenchen.
- Knauer, F.; Kaczensky, P. und Rauer, G. 1997. Habitat modelling for brown bears in Austria. 11th International Conference of Bear Research and Management, Book of Abstracts.
- Kusak, J. und Huber, D. 1998. Brown bear habitat quality in Gorski Kotar, Croatia. *Ursus* 10: 281-291.
- Laundré, J. W.; Reynolds, T. D. und Knick, S. T. 1987. Accuracy of daily point relocations in assessing real movement of radio-marked animals. *Journal of Wildlife Management* 51(4): 937-940.

- Levin, S. A. 1986. Random walk models of movement and their implications. Vol 17: 149-154. in: Hallam T. G. und Levin S. A (Hrsg). Biomathematics. Springer Verlag. Heidelberg. 457 S.
- Lima, S. L. und Zollner, P. A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. TREE 11(3): 131-135.
- Lorenz, R. J. 1988. Grundbegriffe der Biometrie. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. 241 S.
- Mace, R. D.; Waller, J. S.; Manley, T. L.; Ake, K. und Wittinger, W. T. 1998. Landscape evaluation of grizzly bear habitat in western Montana. Conservation Biology 15(2): 367-377.
- McCulloch, C. E. und Cain, M. L. 1989. Analyzing discrete movement data as a correlated random walk. Ecology 70(2): 383-388.
- Nagy, J. A.; Russell, R. H.; Pearson, A. M.; Kingsley, M. C. und Gos, B. C. 1983. Ecological studies of the grizzly bear in arctic mountains, northern Yukon territory, 1972 to 1975. Canadian Wildlife Service. 104 S. in: Bjärvall, A.; Sandegren, F. und Wabakken, P. 1990. Large home ranges and possible early maturity in Scandinavian bears. International Conference of Bear Research and Management. 8: 237-241.
- Petram, W. 1999. Der menschliche Einfluß auf die Wahl der Winterlager des Braunbären (*Ursus arctos*) in Slowenien. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Tierökologie der Julius-Maximilian-Universität Würzburg, 67 S.
- Petram, W.; Knauer, F. und Kaczensky, P. 2000. Availability and use of caves as winter dens relative to human presence by brown bears in Slovenia. in: Kaczensky, P. (ed.). 2000. co-existence of brown bear and man in the cultural landscape of Slovenia. Report of the Institute of Wildlife Biology and Game Management at the Agricultural University of Vienna, Austria.
- Porter, J. H. und Dolley, J. L. jr. 1993. Animal dispersal patterns: a reassessment of simple mathematical models. Ecology 74(8): 2436-2443.
- Quenette, P. Y. 1999. Reintroduction of three brown bears in the central Pyrenees: Scientific Results. Report., 53 S.
- Rauer G. and Gutleb B. 1997. Der Braunbaer in Österreich. Umweltbundesamt Wien - Monographie 88.
- Roth, H. U. 1983. Diel activity of a remnant population of European brown bears. International Conference on Bear Research and Management 5: 223-229.
- Savage, R. E. 1931. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. Fish. Invest. 12: 1-88
- Simonc, A. 1994. The legal protection of the brown bear in Slovene territory - past and present, and some suggestions for the future. Braunbär in den Ländern Alpen-Adria, Tagungsbericht. 43-75.
- SPSS Base 10.0. 1999. Applications Guide. 426 S.

- Starfield, A. M. 1997. A pragmatic approach to modelling for wildlife management. *Journal of Wildlife Management* 61(2): 261-270.
- Sustersic, F. 1996. Poljes and caves of Notranska. *Acta Carsologica*, XXV:251-289.
- Swenson, J. E.; Gerstl, N.; Dahle, B. und Zedrosser A. 1998a. Action plan for conservation of the brown bear in Europe. Council of Europe, T-PVS 23: 70 S.
- Swenson, J. E.; Sandegren, F. und Söderberg, A. 1998b. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *Journal of Animal Ecology* 67: 819-826.
- Swenson, J. E.; Sandegren, F.; Söderberg, A.; Bjärvall, A.; Franzen, R. und Wabakken, P. 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature* 386: 450-451.
- Taberlet, P.; Swenson, J. E.; Sandegren, F. und Bjaervall, A. 1995. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear (*Ursus arctos*) in Scandinavia. *Conservation Biology* 9(5):1255-1261.
- Turchin, P. 1996. Fractal analysis of animal movement: a critique. *Ecology* 77: 2086-2090.
- US Fish and Wildlife Service. 1981. Habitat evaluation procedures (HEP). *Ecological Services Manual no. 102*. Washington, D.C.
- Viswanathan, G. M.; Afanasyev, V.; Buldyrev, S. V.; Murphy, E. J.; Prince, P. A. und Stanley H. E. 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature* 381: 413-415.
- Wagner, A. 1998. Aktivitätsmuster des Europäischen Braunbären (*Ursus arctos arctos* L. 1758) in Zentral-Slowenien. Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.
- Wiegand, T.; Moloney, K. A.; Naves, J. und Knauer, F. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *The American Naturalist* 154(6): 605-627.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4. Ausgabe. New Jersey. 861 S.
- Zavod za Gozdove. 1999. Wälder und Forstwirtschaft Sloweniens. Broschüre der slowenischen Staatsforstverwaltung, Ljubljana, Slovenien.