

– Gamsen –
eine weitverbreitete und erfolgreiche
Randexistenz

Untersuchungen zur natürlichen Bestandesregulation
der Gamsen (*Rupicapra rupicapra* L.)
im Schweizerischen Nationalpark

Diplomarbeit
Helene Häsler

ausgeführt in der Arbeitsgruppe Wildforschung und
Naturschutzökologie des
Zoologischen Institutes der
Universität Zürich

Leitung:
Prof. Dr. Bernhard Nievergelt und
Prof. Dr. Heinrich Haller
Fakultätsvertreter:
Prof. Dr. Heinz-Ulrich Reyer

Zürich, im Januar 2001

Laissons faire un peu la nature:
elle entend mieux ses affaires que nous

Montaigne

Wildnis ist eine Absage an die
Arroganz des Menschen

Aldo Leopold

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Grenzen des Populationswachstums.....	2
1.2	Modell zur natürlichen Bestandesregulation bei Gemsen	4
1.3	Die Beobachtungsebenen und die zugehörigen Fragen.....	7
2	Untersuchungsgebiete	9
2.1	Geographie	9
2.2	Meteorologie und Phänologie	10
2.3	Geologie und Vegetation.....	11
2.3.1	Val dal Botsch und Val Plavna.....	11
2.3.2	Val Trupchun und Val Müschauns	12
2.4	Huftiere.....	13
2.4.1	Bestandeszählungen.....	13
2.4.2	Individuell markierte Gemsen.....	15
3	Methoden	17
3.1	Ebene D.....	17
3.2	Ebene C.....	17
3.3	Ebene B.....	18
3.4	Ebene A.....	21
3.5	Statistische Auswertung	25
4	Zustand und Entwicklung der Populationen: Ebenen D und C	27
4.1	Entwicklung der Populationen (Ebene D).....	27
4.2	Struktur der Populationen (Ebene C).....	28
4.3	Saisonale Veränderungen am Beispiel der Kitze (Ebene C).....	30
4.3.1	Verlauf der Individuenzahlen	30
4.3.2	Säugeverhalten	31
4.4	Diskussion.....	32

5	Die Standortwahl: Ebene B	41
5.1	Einfluss des Wetters auf die Standortwahl	41
5.2	Einfluss der Jahreszeit und individuelle Unterschiede in der Standortwahl	43
5.3	Einfluss von Jahreszeit und Standort auf die Gruppengrösse.....	45
5.4	Diskussion.....	46
6	Die Gruppenstruktur: Ebene B	51
6.1	Position.....	51
6.2	Distanz.....	53
6.3	Orientierung.....	56
6.4	Nachbarschaft	57
6.5	Diskussion.....	59
7	Das Individuum und das Soziale: Ebene A	65
7.1	Konflikthäufigkeit.....	65
7.2	Konfliktpartner	66
7.3	Rangordnung.....	66
7.4	Vergesellschaftung.....	68
7.5	Diskussion.....	71
8	Gesamtdiskussion	77
9	Zusammenfassung	83
10	Dank	85
11	Literatur	89

1 Einleitung

Vor über 100 Jahren...

Die oft ausgesprochene Befürchtung, es möchten die Gamsen in einigen Jahrzehnten wie die Steinböcke ausgerottet sein, ist durchaus unbegründet. Wir möchten vielmehr sagen, so lange die Alpen stehen, werden sie auch Gamsen beherbergen. [...] Abgesehen von der Schwierigkeit der Jagd, [...] schützt schon die Beschaffenheit ihrer Region die Tiere vor absoluter Ausrottung ganz sicher. Dazu kommt [...] die immer grössere Seltenheit der der Gamsen gefährlichen Raubvögel und Vierfüsser und endlich die ausserordentliche Vorsicht, Klugheit und Schnelligkeit der Tiere, die in dieser Hinsicht den Steinböcken gar sehr überlegen sind (von Tschudi 1890).

In unserer Zeit:

Nachdem wir also zweifellos selbst in alpinen Regionen kaum noch natürliche Verhältnisse haben, müssen wir uns fragen, ob wir der Dichteregulation des [Gams-]Jungwildes und der Übernutzung der Wintereinstände freien Lauf lassen dürfen (Meile 1994).

Friedrich von Tschudi (1890) hat recht behalten: Die Gamsen sind nicht ausgestorben – ganz im Gegenteil: Gemäss der Einschätzung von Meile (1994) haben sie sich denkbar effizient vermehrt. Wo nicht mehr natürliche Verhältnisse vorherrschen und der Mensch in der Vergangenheit bestandesfördernde Massnahmen ergriffen hat, werden in der Gegenwart anscheinend reduzierende Eingriffe nötig, um wieder „natürliche“ Verhältnisse herzustellen. Man könnte dies als kausale Kaskade bezeichnen.

Was geschieht, wenn sich der Mensch aus dem von ihm beeinflussten System zurückzieht, der Natur wieder ihren freien Lauf gewährt und ihr sozusagen bewusst seine „Hilfestellung“ verweigert? Um Fragen dieser Art zu beantworten, wurde im Jahre 1914 der Schweizerische Nationalpark (SNP) gegründet. Er dient dem Zweck, die Regenerationsfähigkeit der Natur zu beobachten und zu dokumentieren (cf. SR 454 Bundesgesetz vom 19. Dezember 1980 über den Schweizerischen Nationalpark im Kanton Graubünden bzw. Reglement der Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Nationalparkes *WNPK*, Verh. SNG 1916). Seit seiner Gründung sind die verschiedensten Prozesse in Gang gekommen; vieles hat sich verändert und verändert sich weiter, manches schneller, manches langsamer. Es gibt aber auch Dinge, die sich trotz fehlender Einwirkung von aussen kaum gewandelt haben: Dazu gehört unter anderem der Gamsbestand.

Während sowohl Rothirsch (*Cervus elaphus*) als auch Steinbock (*Capra ibex*) zur Gründungszeit noch nicht im Nationalpark vertreten waren, hat die Gams (*Rupicapra rupicapra*) dieses Gebiet bereits damals intensiv als Lebensraum genutzt (Schloeth 1988). Zu den Alteingesessenen gehört auch das Reh (*Capreolus capreolus*); da es aber in dieser geographischen Lage an seine natürliche Verbreitungsgrenze stösst, blieben seine Bestandeszahlen stets gering. Nachdem der letzte Hirsch auf Boden des zukünftigen Nationalparks 1850 erlegt worden war, konnte erstmals wieder 1915 Rotwild auf inzwischen deklariertem Parkgebiet beobachtet werden. Kurz darauf, 1920, wurde mit der Aussetzung von sieben Tieren die Basis für eine Steinbockkolonie gelegt (Nievergelt 1966a, Buchli und Abderhalden 1998). Nach ihrem Erscheinen im – unbejagten – Nationalparkgebiet zeigten diese beiden Huf-

tierarten recht hohe Zuwachsraten – der Rothirsch sehr bald, der Steinbock etwas verzögert (Abb. 1.1).

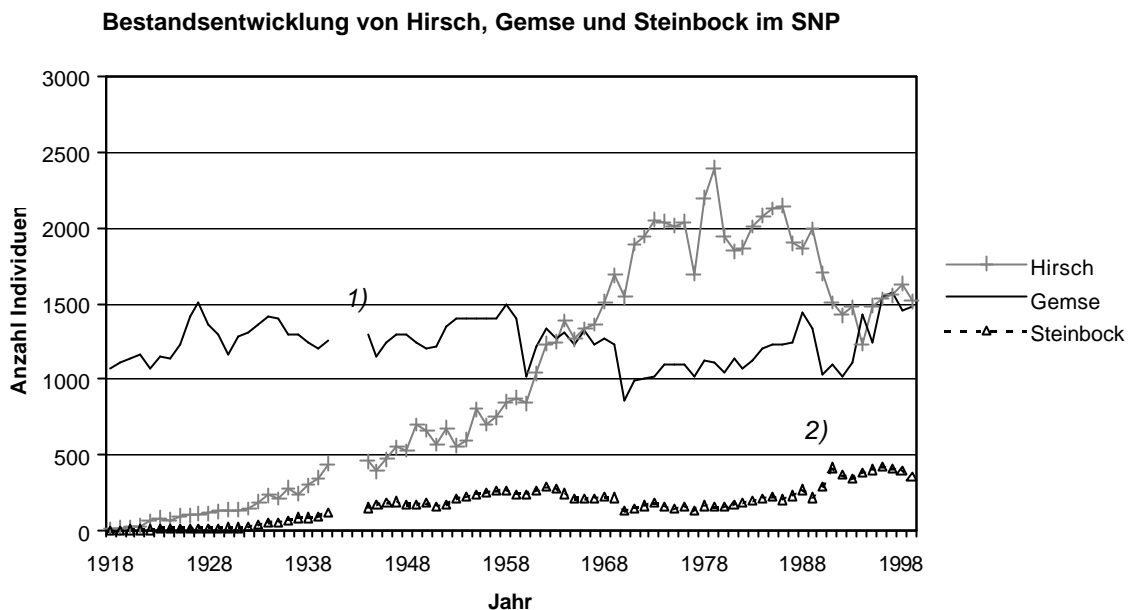


Abb. 1.1 Paarhuferbestand (ohne Reh) im Schweizerischen Nationalpark seit 1918. 1) Während des 2. Weltkrieges wurden im Nationalpark keine Bestandeszählungen durchgeführt. 2) Neue Zählweise: Gliederung der Val Trupchun in einen SNP-Teil und einen Nicht-SNP-Teil wurde aufgegeben.

Dem gegenüber steht, wie bereits erwähnt, das kurzfristig zwar stark schwankende, über die gesamte Erfassungsperiode hinweg gesehen aber erstaunlich stabile Bestandesniveau der Gemspopulation. Offensichtlich wirkte und wirkt sich der neugeschaffene Schutzstatus ihres Habitats nicht massgebend auf ihr quantitatives Vorkommen aus – die natürliche Regulation scheint sowohl vor wie auch nach der Parkgründung funktioniert zu haben. Und es spricht kaum etwas dagegen, dass sich die Gemspopulationen des Schweizerischen Nationalparks nicht auch gegenwärtig innerhalb naturgegebener numerischer Grenzen bewegen. Dieser Thematik ist meine Diplomarbeit gewidmet. Sie ist Bestandteil des von der Parkdirektion initiierten Projektes „Populationsbiologie der Gemse im Schweizerischen Nationalpark“ (Filli 1995) und soll damit auch einen Beitrag zur Kontroverse um die Notwendigkeit jagdlicher Eingriffe leisten.

1.1 Grenzen des Populationswachstums

Jede Population unterliegt einem ständigen Wandel: Individuen werden geboren, immigrieren, emigrieren oder sterben. Dennoch bewegen sich Fluktuationen innerhalb eines bestimmten Rahmens, zeigt keine Population grenzenloses Wachstum und sterben Arten nur gelegentlich aus (Begon et al. 1996). Es müssen also Faktoren existieren, welche einerseits für die relative Stabilität bereits etablierter natürlicher Populationen, andererseits aber auch für das sukzessive Herabsetzen der Zuwachsraten expandierender Populationen verantwortlich sind, wenn sich diese der Grenze der „carrying capacity“ ihres Habitats nähern (Haldane 1953). Solche bestandesbeeinflussenden Faktoren sind dichteabhängig: Sie wirken sich auf die intrinsischen, das heisst demographischen Parameter einer Population aus, sobald deren Individuenzahl einen der Spezies und ihrem Lebensraum angepassten

Optimalbereich unter- oder überschritten hat. Wichtig ist dabei nicht die absolute, sondern die ökologische Dichte. Statt zum Raum setzt sie die Population in Beziehung zum Ressourcenangebot. Aufgrund ihres negativen Rückkoppelungseffekts wirken dichteabhängige Faktoren regulierend auf einen Bestand: Sie verursachen einen Anstieg der Populationsdichte bei niedriger und senken sie bei hoher Individuenzahl. Definitionsgemäss kann Bestandesregulation nur als Resultat eines oder mehrerer dichteabhängiger Prozesse vorkommen, welche die Geburts- und Todes- oder Migrationsraten beeinflussen (Begon et al. 1996). Beobachtet wird ein Fließgleichgewicht: ein gleichgewichtsnaher Zustand, der jedoch wegen ständiger Veränderungen in der Umwelt andauernd neuen Bedingungen genügen muss und deshalb kaum je bleibend erreicht werden kann. Varianz bei gleichzeitiger Konstanz charakterisiert die Populationsdynamik.

Die intrinsischen stehen unter dem Einfluss der extrinsischen Faktoren. Zu diesen zählen Klima, Wetter, Ressourcen wie Nahrung, schutzbietende Geländeformationen oder Raum, konkurrierende Arten und natürliche Feinde wie Prädatoren und Parasiten (Newton 1998). Während extrinsische als ultimate Faktoren die Grösse einer Population verändern, wirken intrinsische als proximate oder sekundäre Ursachen. Um zu verstehen, wodurch das Niveau einer Population bestimmt wird und weshalb dieses Niveau weder über Raum noch Zeit konstant bleibt, müssen deshalb die extrinsischen Parameter untersucht werden. Analysen der Reproduktions- und Mortalitätsraten können höchstens Zusatzinformationen liefern (Newton 1998). Zum Beispiel sollte in stabilen Populationen erkennbar sein, dass Fluktuationen demographischer Parameter gegenseitig kompensiert werden. Während also die einen intrinsischen Faktoren dichteabhängig auf Veränderungen der andern reagieren, werden diese wiederum von extrinsischen Faktoren beeinflusst, welche ihrerseits sowohl dichteabhängig als auch -unabhängig sein können.

Dichteabhängigkeit – und damit das Potential zur Bestandesregulation – kann unter den extrinsischen Faktoren praktisch nur bei der Ressourcenkonkurrenz gefunden werden. Wo intraspezifische Konkurrenz bei hoher Populationsdichte zu einer Reduktion der Reproduktions- oder Überlebensrate führt, ist Selbstbegrenzung vorhanden (Begon et al. 1996). In seltenen Fällen kommen als dichteabhängige extrinsische Parameter auch Parasitismus oder infektiöse Krankheiten, eventuell Prädation in Frage. Tiere, welche Epidemien oder Räubern zum Opfer fallen, sind jedoch mehrheitlich in derart schlechter Verfassung, dass sie ohnehin kaum je oder nicht mehr zu den aktiven Trägern einer Population gehören. Unter diesem Aspekt werden natürliche Feinde als nicht regulierend betrachtet (Geist 1971). Mangelhafte Konstitution und Kondition der Individuen können durch dichteabhängige Faktoren bedingt sein, sie bilden für Prädation und Parasitismus aber nur den Nährboden und sind nicht darauf zurückzuführen.

Dichteunabhängigkeit ist ein häufig anzutreffendes Attribut der extrinsischen Faktoren. Naturereignisse können völlig unvorhersehbar grosse Lücken in einen Bestand reissen. Wenn die Individuenzahl unter den Optimalbereich fällt, geben solche einmaligen Geschehnisse jedoch dichteabhängigen Faktoren die Gelegenheit, ihre regulierende Wirkung zu entfalten (Nicholson 1954). Trotz auffangender Mechanismen bringen Naturkatastrophen aufgrund der sich bildenden „ökologischen Vakuumsituation“ eine erhebliche Unberechenbarkeit mit sich: Entfernen solche Ereignisse Teile eines Bestandes, werden dadurch materielle Ressourcen freigestellt, und es kann geschehen, dass nicht die

Individuen der geschädigten Population die entstandene Lücke füllen, sondern Angehörige einer anderen Art, welche auf die veränderte Situation schneller reagieren können. Die Bestandeszahlen der betroffenen Populationen werden sich auf einem jeweils neuen Niveau einpendeln.

Die Diskussion um bestandesbeeinflussende Faktoren hat intensiv in der Mitte dieses Jahrhunderts stattgefunden. Während Andrewartha und Birch (1954) den dichteabhängigen biotischen Faktoren nur geringe Bedeutung zukommen lassen, spielen diese Parameter nach Nicholson (1933, 1954, 1957) die Hauptrolle bei der Wachstumsbegrenzung einer natürlichen Population. Heute konzentriert sich die Frage eher darauf, wie die relative Gewichtung der beiden Faktortypen in einem bestimmten Lebensraum aussehen könnte (Newton 1998). Der jeweilige Anteil dichteabhängiger und -unabhängiger Prozesse am Gesamteinfluss auf eine Populationsgrösse ist sehr stark von der untersuchten Tierart und deren Habitat abhängig. Auch unterliegen die Individuen nicht während des ganzen Jahreszyklus gleichermaßen den diversen Einwirkungen: Bei einem Tier in der Reproduktionsphase gelten andere Massstäbe, als wenn es lediglich zu überleben braucht.

1.2 Modell zur natürlichen Bestandesregulation bei Gamsen

Man kann davon ausgehen, dass den einzelnen bestandesbeeinflussenden Faktoren je nach Habitat ein unterschiedliches Gewicht zukommt. Der grundsätzliche Mechanismus, wie die Grösse einer Population zustande kommt, bleibt sich dennoch gleich: Das Zusammenspiel dichteabhängiger und -unabhängiger Parameter unterliegt denselben Regeln: Zu Beginn jeder Kette von Abhängigkeiten steht ein dichteunabhängiger Faktor. Seine Wirkung wird von dichteabhängigen Faktoren abgefangen, die dann ihrerseits das ursprüngliche oder ein neues, aber ebenso stabiles Gleichgewicht herbeiführen.

Abb. 1.2 zeigt ein auf proximaler Ebene entworfenes Modell, wie die Faktoren, welche die Populationsgrösse festlegen und aufrechterhalten, miteinander verknüpft sein könnten. Es beruht auf sozialbiologischen Studien an Gamsen, an den nahe verwandten Schneeziegen (*Oreamnos americanus*) und auf allgemeinen Merkmalen der Huftiere. Im folgenden werden die dem Gamsmodell zugrunde liegenden Mechanismen beschrieben. Eine Kopie des Modells ist zur einfacheren Orientierung während des Lesens der nachfolgenden Resultat- und Diskussionskapitel auf dem hinteren Umschlagdeckel abgedruckt.

Zentrales Element ist das soziale Umfeld der Gamsen. Es fungiert als „Transformator“ zwischen extrinsischen und intrinsischen Parametern, stellt das Bindeglied dar zwischen dichteunabhängigen Einflüssen und dichteabhängiger Regulation. Damit ist den Hypothesen Rechnung getragen, Konstanz in der Bestandsgrösse liege im allgemeinen (Wynne-Edwards 1962, 1965) und speziell bei Gamsen in der Verantwortung der sozialen Organisation (Krämer 1969, Schröder 1971, Boschi 1999). Ein restriktives, von Zwängen geprägtes soziales Umfeld steuert einerseits die räumliche Verteilung der Home Ranges, andererseits die Nutzung dieser Gebiete und bewirkt so die Regulation der Populationsgrösse, indem es einzelne Sozialklassen in unterschiedlicher Weise dem alpinen Charakter der physischen Umwelt aussetzt (Lack 1954, Chadwick 1977). In den viereckig gerahmten Feldern ist dieser Zusammenhang dargestellt.

Wo limitierende Ressourcen vorkommen, muss der Zugriff auf sie geregelt werden. Als Mechanismus dient Dominanzverhalten respektive dessen markanteste Ausprägung: die Territorialität. Soziale Hierarchien verkleinern die Amplitude gleichfrequenter, aber phasenverschobener Schwingungen des Ressourcenangebotes und der Populationsdichte (Newton 1998). In kompetitiven Situationen (**intra-specific competition**, Abb. 1.2) kann die Rangordnung die Erreichbarkeit der Ressourcen selektiv limitieren. Damit wird unter ungünstigen Bedingungen das Überleben wenigstens der dominanten Tiere als Ausgangsbasis für den Wiederaufbau des Bestandes sichergestellt. Subordinate Individuen oder Sozialklassen werden in minderwertige Habitate abgedrängt, wo sie einerseits Ressourcenknappheit unterliegen, andererseits primär oder sekundär erhöhtem Feinddruck ausgesetzt sind. Die demographischen Parameter – Mortalität, Reproduktion und Migration – erfahren lokal sowohl alters- als auch geschlechtsspezifische Veränderungen. Ist die Dichte im Vergleich zu den verfügbaren Ressourcen zu hoch, Abwanderung jedoch nicht möglich, kann der durch intraspezifische Konkurrenz hervorgerufene soziale Stress derart ansteigen, dass der Organismus der Tiere schwerwiegende Schädigungen erleidet und auch Verhaltensstörungen auftreten. Bekannt ist dieses Phänomen als „crowding factor“ (Wynne-Edwards 1962).

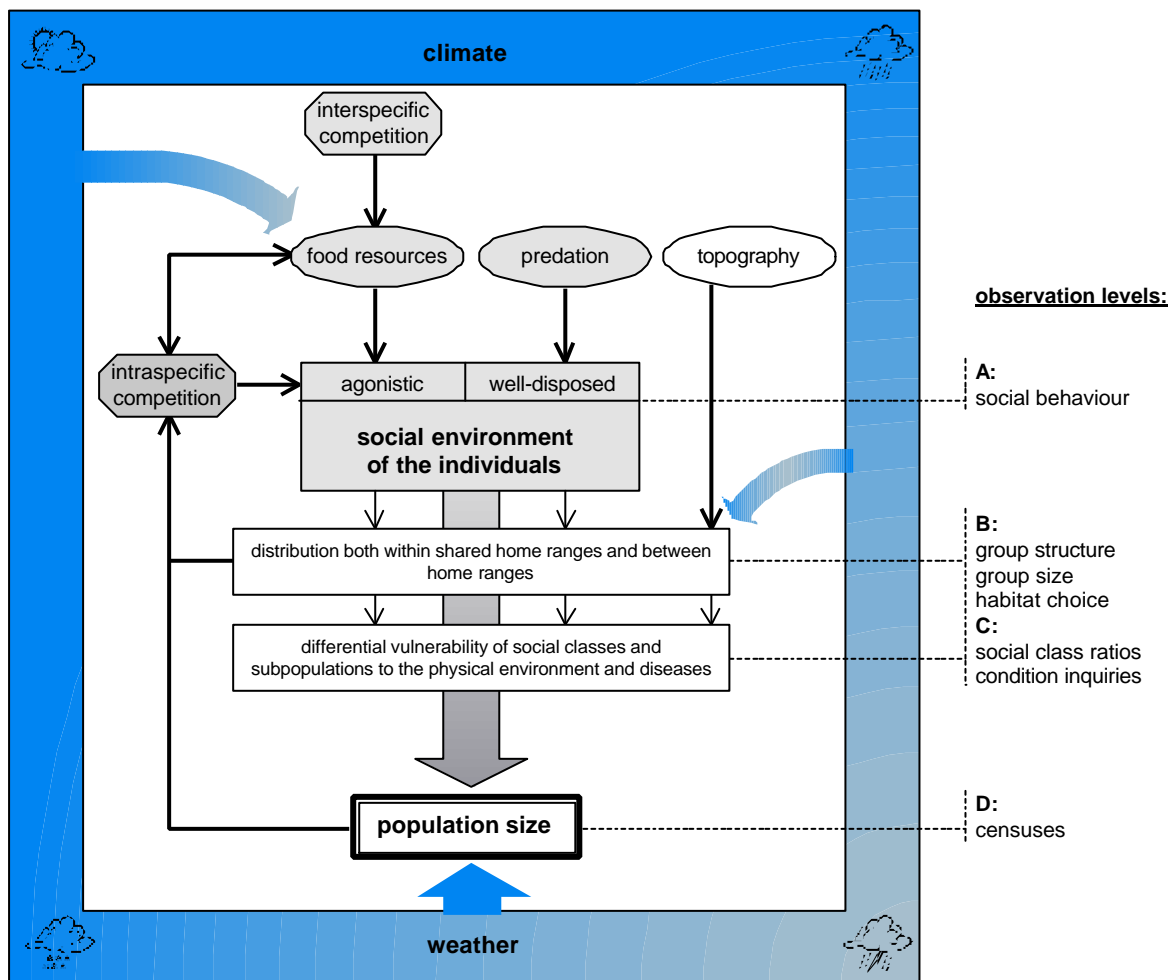


Abb. 1.2 Modell der natürlichen Bestandesregulation der Gamsen, basierend auf empirisch entstandenen Hypothesen von Ewer (1968), Schröder (1971), Jarman (1974), Chadwick (1977), Boschi (1999) und eigenen Überlegungen. Grauer Hintergrund weist auf Dichteabhängigkeit hin, schraffierter Hintergrund auf potentielle Dichteabhängigkeit. Auf der rechten Seite sind die Ebenen der Datenerhebung aufgelistet (cf. Seite 7).

Die Gemse gilt als fakultativ territorial (Geist 1987), ihr Dominanzverhalten hat also opportunistischen Charakter, was dem Aspekt der Dichteregulation über die soziale Organisation besondere Bedeutung verleiht.

Das Kernproblem aller Lebewesen ist die Beschaffung von Nahrungsressourcen (**food resources**, Abb. 1.2). Deren Verteilung und Erreichbarkeit bestimmen massgebend die soziale Organisation einer Tierart. Die Nahrungssituation entscheidet darüber, ob solitäre Lebensweise – zumindest saisonal – dem Gruppenleben vorzuziehen ist. In erster Linie muss der Erhaltungsbedarf abgedeckt werden. Dieser umfasst einerseits die Kosten für den Basismetabolismus, andererseits den energetischen Aufwand für Fortbewegung, Interaktionen, Flucht und Widerstandskraft gegenüber Parasiten und klimatischen Anforderungen (Geist 1971). Ist der pro Zeiteinheit erzielbare Energiegewinn grösser als der momentane Energiebedarf für die Aufrechterhaltung des Lebens, kann in zweiter Linie in zusätzliche Leistungen wie Wachstum, Depotbildung oder Reproduktion investiert werden (Eisfeld 1976). Engpässe in der Futtermittellieferung – sei es in Qualität, Quantität oder Verfügbarkeit – können unmittelbar über die Steigerung der Aggressivität zu einem neuen, stärker zersplitterten Verteilungsmuster der Tiere führen. Vertriebene Gemen erleiden zumeist einen Konditionsabfall, verhungern aber nicht zwangsläufig. Erhöhtes Prädations- und Krankheitsrisiko respektive generell verminderte Fitness einzelner bis im Extremfall aller Individuen einer bestimmten Region schmälern über die gesamte Population gesehen den Reproduktionserfolg. Die Populationsgrösse sinkt mit Verzögerung, sowohl nahrungs- als auch dichteabhängig.

Im Wettstreit um Ressourcen sieht sich die Gemse nicht nur mit Artgenossen konfrontiert, sondern auch mit all jenen Alpenbewohnern, deren Fundamentalnische mit der ihrigen überlappt, hauptsächlich also mit anderen Huftierarten (**interspecific competition**, Abb. 1.2). Treffen Steinbock, Rothirsch und Gemse aufeinander, erweist sich die Gemse in der Regel als am wenigsten konkurrenzfähig. Als ökologisch extrem flexible Art ist sie wohl anpassungsfähig, jedoch gleichzeitig weniger konkurrenzstark (Meile 1985). Da die Populationsgrösse der Gemen keinen Einfluss auf die Populationsgrösse und damit den Konkurrenzdruck der zwei andern Huftierarten ausübt, sind die Auswirkungen interspezifischer Konkurrenz für die Gemen nur bedingt dichteabhängig. Direkte Auseinandersetzungen sind selten: Steinböcke, Hirsche und Gemen interferieren, sie halten einander durch blosses Anwesenheit auf Distanz. Als schwächste Konkurrentin wird die Gemse das Feld räumen und mit einem allenfalls zweitklassigen Habitat vorlieb nehmen. Als Folge davon wird zusätzlich die intraspezifische Konkurrenz verschärft.

Während die vorhandenen Ressourcen Aggregationen limitieren, begünstigen die Vorteile des Gruppenlebens den Zusammenschluss von Tieren. Prädation (**predation**, Abb. 1.2) und damit verbundene Feindvermeidungsstrategien definieren möglicherweise die untere Grenze adaptiver Gruppengrösse (Jarman 1974). Im SNP dürfte der Faktor Raubtiere heute insofern von nur untergeordneter Bedeutung sein, als dort keine grossen Carnivoren wie Bär (*Ursus arctos*), Wolf (*Canis lupus*) oder Luchs (*Lynx lynx*) vorkommen. Der Steinadler (*Aquila chrysaetos*) kann als einziger den Gemen überhaupt gefährlich werden, allerdings auch nur in beschränktem Ausmass während deren ersten Lebensmonaten (Haller 1996).

Der karge Charakter des Lebensraumes im Gebirge stellt für die Gamsen die vergleichsweise grössere Herausforderung dar und hat vermutlich dazu beigetragen, dass sie kaum zu den eigentlichen Herdentieren mit stabilen Assoziationen gezählt werden können (Krämer 1969). Ein weiterer Faktor, der in diesem Zusammenhang Beachtung finden sollte, ist die Morphologie alpiner Habitats (**topography**, Abb. 1.2). Eine starke Zergliederung des Geländes erschwert die gegenseitige Sichtbarkeit der Tiere und damit den Kontakt im Verband (Ewer 1968). Somit ist denkbar, dass die Gruppengrösse weniger vom Sozialisierungsgrad als vielmehr von der Standortwahl der Gamsen abhängt.

Den Rahmen für die gemäss Modell in unbejagten Gamsbeständen ablaufenden Prozesse und Mechanismen bilden Wetter und Klima (**weather / climate**, Abb. 1.2). Während die ortsabhängigen Klimafaktoren einschätzbaren Charakter haben, sind die zeitlich variablen meteorologischen Konditionen kaum voraussagbar, stellen daher ein grosses Unsicherheitsmoment in der Populationsdynamik dar. Episodische Wetterereignisse – zum Beispiel heftige Regen- oder Schneefälle mit begleitenden Murgängen oder Lawinen – sind lokal eng begrenzt und können sehr direkt und dichteunabhängig auf die Tiere einwirken. Länger anhaltende Wetterperioden haben vermehrt indirekte und auch dichteabhängige Folgen, wenn begrenzte Ressourcen betroffen sind. Saisonale räumliche Verschiebungen der Tiere sind oft Nahrungs- und damit weitgehend klimatisch bedingt. Der genaue Zeitpunkt dieser Ortswechsel ist aber witterungsabhängig. Kleinere Dislokationen sind mögliche Reaktionen auf das herrschende Wetter und weniger auf Maximierung der Nahrungsaufnahme als vielmehr auf Optimierung der thermischen Behaglichkeit ausgerichtet (Parker und Robbins 1985).

1.3 Die Beobachtungsebenen und die zugehörigen Fragen

Das in der Abb. 1.2 skizzierte und im vorangehenden Kapitel 1.2 beschriebene Modell stellt einen Versuch dar, die wesentlichen regulierenden Kräfte in einem sich selbst überlassenen Gamsbestand in ihrer verzahnten Arbeitsweise zu erfassen. Die übergeordnete Frage, ob dieses Modell das Wirkungsgefüge in vereinfachter Form richtig beziehungsweise widerspruchsfrei abbildet, sollte sich mittels Beobachtungen auf den rechts des Schemas eingetragenen Ebenen beantworten lassen. Die dieser Feldstudie zugrunde liegenden Fragestellungen sind damit sortiert nach den vier Ebenen A bis D.

Ebene A: Gemäss vorgeschlagenem Modell sollte sich die soziale Organisation der Gamsen dahingehend entwickelt haben, dass konditionell starke Tiere mittels dominantem Verhalten ihrem Anspruch auf limitierte Ressourcen Geltung verschaffen können und notfalls auch müssen.

- ◆ Welche Tiere beziehungsweise Tierklassen haben mit welchen andern wann agonistische Auseinandersetzungen?

Ebenen B und C: Soziale Unverträglichkeit schlägt sich primär in der räumlichen Verteilung der Tiere, sekundär in unterschiedlichen Mortalitätsraten der einzelnen Sozialklassen nieder. Die numerischen Verhältnisse zwischen den Sozialklassen erlauben den Brückenschlag zum konditionellen Zustand der Individuen respektive der Population: Sind die dominanten Tiere gezwungen, ihre Überlegenheit mit allen möglichen Konsequenzen (zum Beispiel Vertreibung subordinater Tiere in minderwertiges

Gebiet) auszuspielen, kann dies als Indiz überschrittener Kapazitätsgrenzen des Habitats gedeutet werden.

- ◆ Lassen sich Gesetzmässigkeiten hinter der Standortwahl erkennen?
- ◆ Inwieweit sind Gemsgruppen organisiert?
- ◆ Welchen Anteil stellen die einzelnen Sozialklassen in einer Population?
- ◆ In welchem konditionellen Zustand befinden sich die Individuen der verschiedenen Sozialklassen?

Ebene D Im Bereich der Kapazitätsgrenze ist letztlich intraspezifische Konkurrenz dafür massgebend, dass die Gesamtzahl der Gemsen trotz Schwankungen immer wieder zu verhältnismässiger Konstanz zurückfindet.

- ◆ Welchen Verlauf nimmt die längerfristige Bestandesentwicklung?

Es ist kaum wahrscheinlich, dass der Komplex der bestandesbeeinflussenden Faktoren die Dynamik einer Population unabhängig von der lokalen Situation steuert: Unterschiedliche Lebensräume bringen zwangsläufig andersartige Rahmenbedingungen mit sich. Ein partiell vergleichender Ansatz (Ebenen C und D) unter Einbezug der Gemspopulationen „Il Fuorn“ und „Trupchun“ des Schweizerischen Nationalparks erscheint deshalb als zweckmässige Basis, die Abfolge destabilisierender und regulierender Prozesse in ihren einfachsten Grundzügen zu begreifen.

Plavna Dadaint mit 3166m ü. M. Vereinfachend werde ich die darin ansässigen Gemen der Population „Val dal Botsch“ (VdB) zuordnen.

Das zweite Untersuchungsgebiet befindet sich in südwestlicher Richtung des ersten und umfasst die Val Trupchun ab einer Höhe von 1835m ü. M. (Chanel; Parkgrenze) sowie die Vals Müschauns und Mela (Abb. 2.2). Es erstreckt sich damit über 2060ha und liegt vollständig innerhalb des Nationalparks. Mit 3127m ü. M. stellt der Piz d'Esan, im Nordwesten die Val Müschauns flankierend, den höchsten Punkt dieses Areals dar. Ich werde es unter dem Begriff „Trupchun“ (Trp) zusammenfassen.

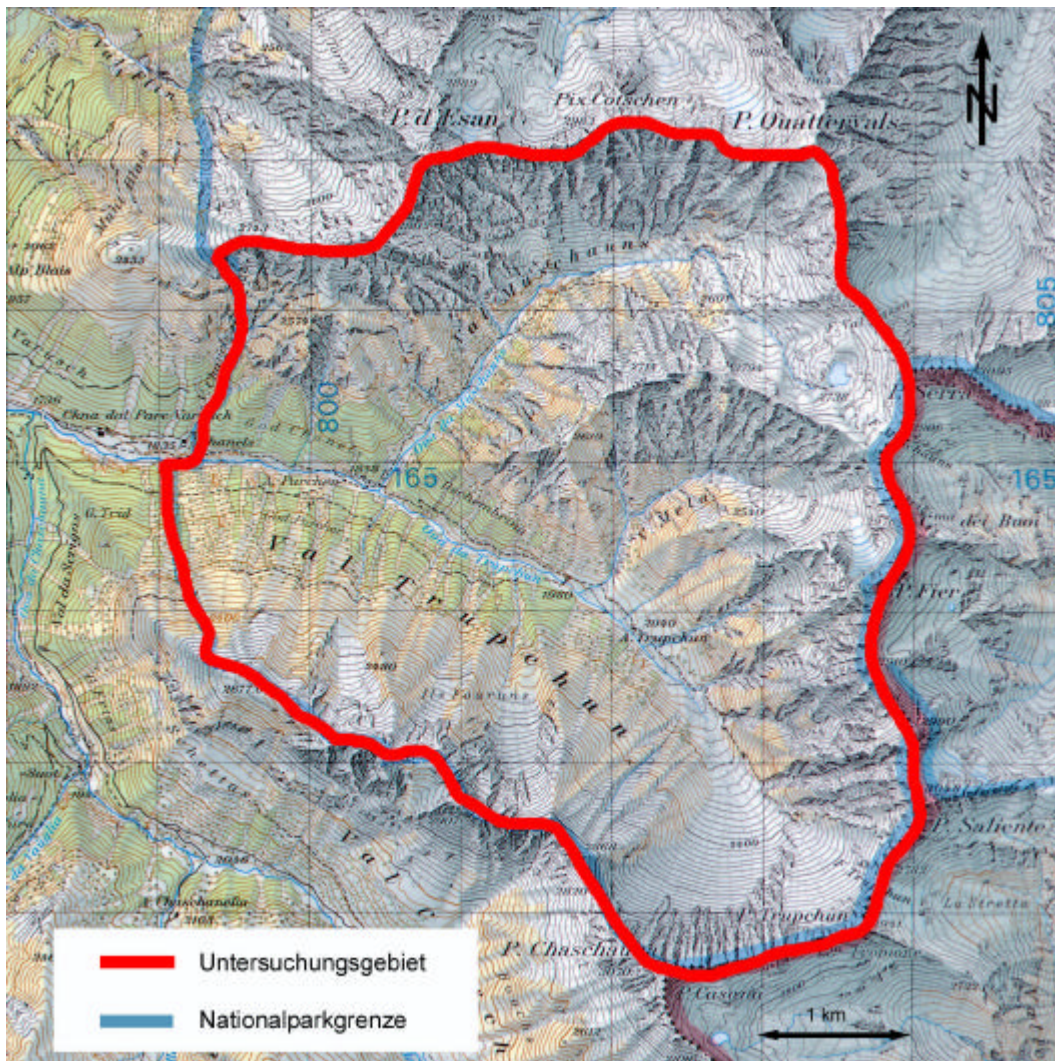


Abb. 2.2 Abgrenzung des Untersuchungsgebietes Trp (Val Trupchun, Val Müschauns und Val Mela). Ausschnitt aus der Landeskarte 1:50000, Blatt 259, Ofenpass, reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie (BA002979).

2.2 Meteorologie und Phänologie

Das Klima des Schweizerischen Nationalparks ist durch ausgesprochen kontinentale Züge gekennzeichnet: Es herrschen xerische Verhältnisse mit intensiver Sonneneinstrahlung und weit auseinander liegenden Temperaturextremen – Charaktereigenschaften des inneralpinen Trockengebietes (Braun-Blanquet 1917).

1999, das Jahr der Feldsaison, entsprach diesem Muster allerdings nur am Rande. Ausgiebige Schneefälle ab Mitte Februar hatten in beiden Untersuchungsgebieten zahlreiche Lawinnenedergänge zur Folge. Dementsprechend langsam setzte im Frühling die Ausaperung ein, und mancherorts überdauerten Schneemassen gar bis zu den ersten Wintereinbrüchen im Herbst. Der Sommer war feucht mit oft schwierigen Sichtbedingungen. Beispielsweise sank die relative Luftfeuchtigkeit nur an jedem zweiten oder dritten Tag nachmittags um 13 Uhr unter die 50%-Grenze. In der Nacht auf den 6. August begrub einer von zahlreichen Murgängen infolge Starkniederschlags den Rastplatz Val dal Botsch samt Umgebung vollständig unter sich; am 20. September wurden am Ofenpass in der Meteorostation Buffalora 71.2mm Regen gemessen – knapp 8% des mittleren jährlichen Niederschlags an einem einzigen Tag. Dafür entsprach der Herbst wieder den Erwartungen an einen inneralpinen Trockenraum.

Der späte Schnee im Frühling verzögerte das Austreiben der Vegetation, doch in der Folge konnte die Flora von ausgiebigen Regenfällen und freundlicher Herbstwitterung profitieren. Für Herbivoren dürften die Ernährungsbedingungen im Sommerhalbjahr 1999 deshalb überdurchschnittlich günstig gewesen sein, mit Ausnahme der Val Trupchun (mdl. Mitt. Parkwächter). Dort schien sich der Pflanzenwuchs nur mühsam vom harten Winter und kühlen Frühling zu erholen.

2.3 Geologie und Vegetation

2.3.1 Val dal Botsch und Val Plavna

Die Gegend rund um den Ofenpass ist ein charakteristisches Dolomitgebiet (Eugster 1966). Andauernde Beweglichkeit und unaufhörlicher Nachschub von Karbonaten in Kombination mit Frostwirkung und Erosion erschweren das Aufkommen einer geschlossenen Pflanzendecke. Die Humusproduktion wird auf schwer und tonarm verwitterndem Hauptdolomit bereits in ihren Anfängen gestoppt, die klimatisch bedingte Sukzessionstendenz buchstäblich im Keime erstickt, nackte Fels- und Schuttfleuren prägen die karge Erscheinung der alpinen Stufe (Abb. 2.3).

In tieferen Lagen beherrschen Bestände der aufrechten Bergföhre (*Mugo-Ericetum caricetosum humilis*; *Pinus mugo ssp. uncinata*) das Bild, bis sie in einer Höhe von etwa 1980m ü. M. durch ausgedehnte Legföhrengebüsche (*Pinus mugo ssp. mugo*) abgelöst werden (Zoller 1995). Oberhalb des Legföhrengürtels beginnt die Zone der basophilen Trockenrasenvegetation. Blaugrashalden (*Seslerieto-Semperviretum*) in ihrer speziellen Erscheinungsform der Treppenrasen bedecken die stabileren, nicht allzu steilen Hänge der unteren alpinen Stufe. Zwischen 2400 und 2600m ü. M. erfolgt der Übergang zum artenarmen, dafür wind- und frostresistenten Polsterseggenrasen (*Caricetum firmae*). Wo sich unterhalb spröder Dolomitgipfel breite Schuttfächer ausdehnen, gelingt wenigstens vereinzelt Exemplaren leuchtend gelben Alpenmohns die graue Einöde zu durchbrechen. Wenn der Bewuchs des *Thlaspeetum rotundifolii papaveretosum* auch nur sehr locker ist, er vermag doch den Eindruck völliger Lebensfeindlichkeit zu verhindern.



Abb. 2.3 Val dal Botsch, Südostflanke. Blaugrashalden (*Seslerieto-Semperviretum*) in ihrer speziellen Erscheinungsform der Treppenrasen auf schwerverwitterbarem Dolomit (sichtbar im Vordergrund rechts).

2.3.2 Val Trupchun und Val Müschauns

Diametral entgegengesetzt präsentiert sich die Situation in der Val Trupchun: Der Untergrund besteht aus kristallinem Fels und normal aufliegenden Sedimenten aus dem Tertiär (Eugster 1966). Die beim Abbau organischer Substanzen entstehenden Humussäuren werden über Silikat kaum neutralisiert und beschleunigen die Zersetzung des Gesteins. Kristalliner Untergrund ist sehr kompakt, dadurch wenig wasserdurchlässig. Die aufliegenden Böden sind häufig vernässt, bilden also nicht nur für Pioniervegetation ein geeignetes Substrat. Sukzessionsvorgänge können relativ ungestört ihren Lauf nehmen.

Über Silikat verliert die Bergföhre ihre Vorherrschaft und Arven (*Pinus cembra*), vor allem aber Lärchen (*Larix decidua*) übernehmen deren Rolle (Zoller 1995). Die Waldgrenze liegt auf 2200m ü. M., sinkt jedoch gegen den hinteren Teil des Talkessels auf 2000m ü. M. ab. Mancherorts fallen im Talgrund nitratliebende Lägerfluren auf (*Crepideto-Festucetum rubrae*, *Chenopodietum subalpinum*, *Rumicetum alpini*). Begünstigt durch fruchtbare Moränenböden erinnern sie an die Zeit des Zweiten Weltkrieges, als wieder Grossvieh die Wiesen der Alp Trupchun beweiden durfte und für einen Nährstoffschub sorgte (Jahresberichte ENPK, 1940 – 42). In der alpinen Stufe beansprucht wie im Raum „Il Fuorn“ das *Seslerieto-Semperviretum* am meisten Platz. Dank feinkörnigem Liasschiefer als Unterlage ist die Vegetation allerdings bedeutend dichter, weniger basophil und wesentlich artenreicher. An süd-exponierten Hängen gelingt es den Blaugrashalden bis in eine Höhe von 2500m ü. M. zu steigen (Abb. 2.4).



Abb. 2.4 Val Trupchun, Südwestflanke über der Alp Trupchun (hinterer Teil des Talkessels). Blaugrashalden (*Seslerieto-Semperviretum*) auf feinkörnigem Liasschiefer.

Der Pflanzenwuchs der Val Müschauns stimmt eingangs noch mit demjenigen des Haupttals überein – soweit die Geologie identisch ist. Schon bald aber macht sich im hinteren Teil die vegetationsfeindliche Wirkung von Hauptdolomit bemerkbar, und die Verhältnisse nehmen die Züge derjenigen des Ofenpassgebietes an.

Unabhängig vom Basisgestein führt das kontinentale Klima im ganzen Nationalpark zu einem Höhenstufenprofil der Vegetation, in dem die einzelnen Grenzen sehr weit nach oben verlagert sind (Zoller 1966).

2.4 Huftiere

2.4.1 Bestandeszählungen

In den Vals dal Botsch und Plavna stellt die Gemse die dominierende Huftierart dar; in der Val Trupchun inklusive Seitentäler wird sie hingegen mit einer massiven Überzahl von Steinböcken und vor allem Rothirschen konfrontiert. Aus den Zählungen durch die Parkwächter (Tab. 2.1) geht dies allerdings nur zum Teil hervor: Weil bei den offiziellen Erhebungen seitens der Nationalparkdirektion für das Ofenpassgebiet („Il Fuorn“) die ausgesprochen rothirschreichen Vals da Stabelchod und Ftur einbezogen werden, erscheinen die effektiven Verhältnisse in den Vals dal Botsch und Plavna (Ausschnitt aus „Il Fuorn“) stark verzerrt. Hirsche habe ich dort nur gelegentlich unterhalb der Waldgrenze entdecken können oder aber, häufiger und in grösserer Zahl, auf Margunet. Das restliche Untersu-

chungsgebiet schien exklusives Gemshabitat zu sein – abgesehen von den wenigen Steinböcken, die bisweilen als „Durchzieher“ in den oberen Höhenstufen auftauchten.

Tab. 2.1 Gems-, Steinbock- und Rothirschbestand 1999 in den Gebieten „Il Fuorn“ und „Trupchun“ (Zählungen durch die Parkwächter). Die im Raum „Il Fuorn“ gezählten Rothirsche besiedeln vor allem die Vals da Stabelchod und Ftur, das Teilgebiet Val dal Botsch/Plavna jedoch nur am Rande. Die entsprechenden Werte wurden deshalb in Klammern gesetzt. Das Fragezeichen bei den Steinböcken des Raumes „Il Fuorn“ bedeutet, dass diese Art dort nur sporadisch beobachtet werden kann.

Gemsen 1999

Gebiet	Böcke	Geissen	Kitze	Total
Il Fuorn	114	233	95	442
Trupchun	47	86	40	173

Steinböcke 1999

Gebiet	Böcke	Geissen	Kitze	Total
Il Fuorn	8	12	7	27 (?)
Trupchun	108	185	10	303

Rothirsche 1999

Gebiet	Stiere	Kühe	Kälber	Total
Il Fuorn	(216)	(202)	(95)	(513)
Trupchun	171	157	69	397

Seit 1960, dem Beginn der getrennt nach Teilgebieten durchgeführten Huftierzählungen, lässt sich das relativ konstante Bestandesniveau der Gemsen nicht nur parkübergreifend erkennen, sondern auch in lokal enger begrenzten Arealen. Dies trifft allerdings einzig bei langfristiger Perspektive zu; rechnet man in kürzeren Zeitabschnitten, zeigen sich sowohl im Gebiet „Il Fuorn“ als auch im Raum „Trupchun“ Schwankungen um mehr als den Faktor 2 (Abb. 2.5). Auffallend ist, dass sich die Gemspopulation „Trupchun“ vom schneereichen Winter 1969/70 mit zahlreichen Lawinenopfern nur sehr zögerlich erholt.

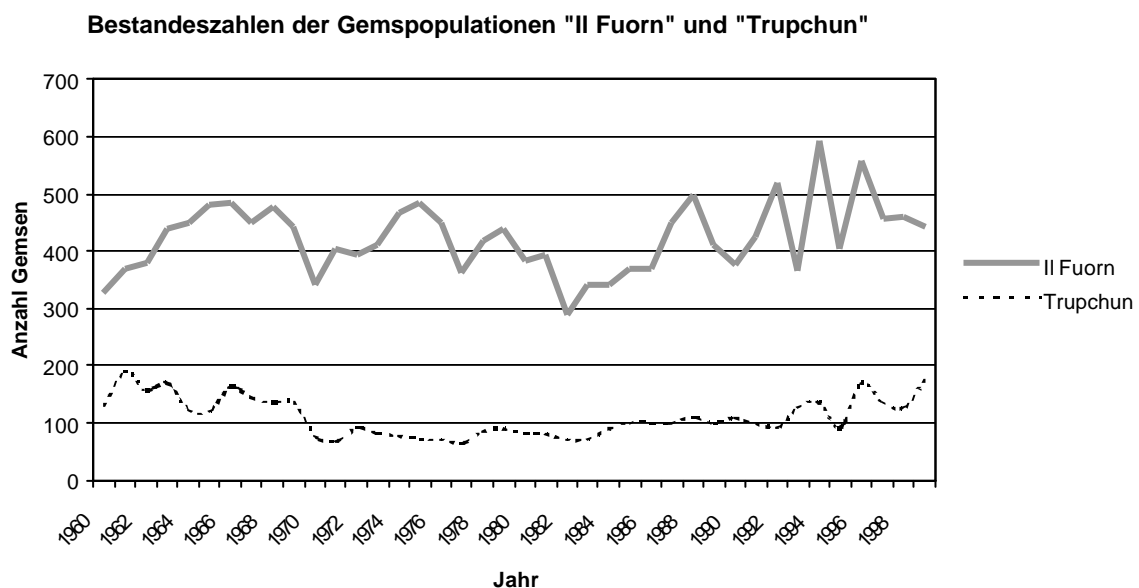


Abb. 2.5 Gemsbestand in den Gebieten „Il Fuorn“ und „Trupchun“ zwischen 1960 und 1999 (Zählungen durch die Parkwächter).

2.4.2 Individuell markierte Gamsen

Ungefähr 10% der Gamsen im Schweizerischen Nationalpark sind im Rahmen des Projektes „Populationsbiologie der Gams im SNP“ individuell markiert worden. Sie tragen gelbe („Il Fuorn“) oder orange („Trupchun“) Ohrmarken mit Nummern, einzelne Tiere zusätzlich Kennzeichen aus buntem Isolierband an den Hörnern oder gemusterte Halsbänder aus farbigem Plastik.

Während des Sommers 1999 haben sich 30 markierte Gamsen permanent oder sporadisch in der Population „Val dal Botsch“ aufgehalten, in der Population „Trupchun“ waren es knapp 10. Für systematische Beobachtungen an markierten Tieren (Ebenen A und B) habe ich mich auf die VdB-Tiere (Tab. 2.2) konzentriert.

Tab. 2.2 Liste der markierten Gamsen in den Vals dal Botsch und Plavna im Sommerhalbjahr 1999. Führende Geissen entsprechen Geissen mit Kitz. 1) 132 ist die Mutter von 49. 2) 149 ist die Mutter von 136.

Führende Geissen		Weibliche Jährlinge	
Nummer	Jahrgang	Nummer	Jahrgang
47	1994	12	1998
50	1994	49 1)	1998
114	1991		
120	1990		
124	1996		
134	1990		
140	1994		
147	1986		
150	1990		
151	1989		
154	?		
160	1995		
161	1988		
162	1991		
Nicht führende Geissen		Männliche Jährlinge	
Nummer	Jahrgang	Nummer	Jahrgang
43	1984	46	1998
132 1)	1987	136 2)	1998
133	1982	146	1998
149 2)	1988	148	1998
159	1989		
		Böcke	
		Nummer	Jahrgang
		14	1997
		105	1990
		107	1988
		112	1988
		196	1987

3 Methoden

Um das in Abb. 1.2, Seite 5 dargestellte Modell zu testen, galt es den hypothetischen Ablauf der natürlichen Bestandesregulation anhand von vier Zwischenstufen, den Ebenen A – D, zu überprüfen. Während die Ebenen B – D das Kollektiv ansprechen und daher extensive Methoden erfordern, zielt die Ebene A auf Einzeltiere ab und verlangt somit nach intensiven Aufnahmen.

Nach einer zweimonatigen Pilotphase im Sommer 1998 erfolgte die effektive Datenaufnahme 1999 während 108 Feldtagen von Anfang Juni bis Ende Oktober. 97 Tage habe ich im Ofenpassgebiet zugebracht, davon 86 Tage in der Val dal Botsch und 11 Tage im Verlauf der mittleren drei Aufnahme-monate in der Val Plavna. Die übrigen 11 Tage habe ich, verteilt in kleinen Blöcken über die ganze Feldsaison, für Datenerhebungen im Gebiet „Trupchun“ eingesetzt. Im Ofenpassgebiet habe ich zu sämtlichen Ebenen (A, B, C, D) systematische Daten erhoben, im Raum „Trupchun“ zu den Ebenen C und D. Zur Ebene A machte ich in diesem Gebiet stichprobenartige Gelegenheitsaufnahmen, um einen qualitativen Eindruck zu gewinnen.

Als optische Hilfsmittel dienten mir ein Fernrohr (Leica Apo-Televid 77, Vario-Okular B 20x – 60x) und ein Feldstecher (Swarovski Habicht 7x42).

3.1 Ebene D

Entwicklung der Gemspopulationen im SNP (Abb. 1.2: *censuses*)

Die Ergebnisse der jährlichen Huftierzählungen, ab 1960 aufgeschlüsselt nach Teilgebieten, stellte mir die Nationalparkdirektion zur Verfügung.

3.2 Ebene C

Qualität der Gemspopulationen im SNP (Abb. 1.2: *social class ratios, condition inquiries*)

In den Vals dal Botsch und Plavna habe ich zweimal täglich das gesamte Areal nach Gemsen abgesehen: einmal im Auf- und einmal im Abstieg. Je nach Zeitpunkt der Dämmerung geschah dies zwischen 6 und 9Uhr morgens respektive zwischen 16 und 20Uhr abends. Über Mittag habe ich ein drittes Mal im Rahmen einer Extensivaufnahme sämtliche sichtbaren Tiere zu erfassen versucht, nun von einem fixen Beobachtungspunkt aus und daher mit etwas verringertem Blickfeld. Die täglich neue Wahl des Beobachtungspunktes machte ich vom morgens festgestellten Verteilungsmuster der Tiere abhängig. Tauchten zwischen den drei erklärten Extensivaufnahmezeiten zusätzliche Gemsen im Gebiet auf, wurden sie protokolliert, sofern sich ein markiertes Tier unter ihnen befand.

Wegen des weitläufigeren und schlechter einsehbaren Geländes verlief die Datenerhebung im Raum „Trupchun“ nach anderen Regeln. Sobald es die Lichtverhältnisse morgens erlaubten, begann ich in einem der beiden erschlossenen Täler – Val Müschauns oder Val Trupchun – mit der Suche nach

Gemsen. Anschliessend wechselte ich ins andere Tal. Das Programm des darauffolgenden Tages fand in umgekehrter Reihenfolge statt. Die Val Mela konnte ich beschränkt vom Haupttal aus einsehen. Um das Risiko einer Störung in diesem sehr steinschlaggefährdeten Tal möglichst gering zu halten, verzichtete ich darauf, den Tieren im abgeschotteten hinteren Bereich nachzugehen.

Als Anhaltspunkt für den konditionellen Zustand der Tiere im Jahr 1999 erhielt ich Angaben der Parkwächter bezüglich Fellwechsel der markierten Gemsen und Setzdatum der Kitze.

3.3 Ebene B

Organisation der Gemsgruppen (Abb. 1.2: *group structure, group size, habitat choice*)

Zu einer Gruppe gehörig erklärte ich jede Gemse, deren Distanz zum nächsten Artgenossen höchstens 50m betrug. Als Spezialfall einer Gruppe habe ich für Einzeltiere, sofern möglich, dieselben Aufnahmeparameter verwendet. Erhob ich ausserhalb der systematischen Extensivbeobachtungen Daten zu einer zusätzlichen Gruppe, mussten für ein weiteres Protokollieren anlässlich der offiziellen Überblicksaufnahmen bis dahin entweder mindestens drei Stunden vergangen sein oder die Tiere sich in neuen Gruppen arrangiert haben. In Anbetracht der grossen Beweglichkeit der Gemsen sowie der ausgeprägten Flexibilität bezüglich des sozialen Umfeldes wurden diese Kriterien als hinreichend eingestuft, um Unabhängigkeit der Daten annehmen zu können.

Für jede Gruppe vermerkte ich zur eindeutigen Identifikation **Datum** und **Uhrzeit** der Aufnahme. Zur Vereinheitlichung der Daten brauchte ich Angaben zu meinem eigenen Beobachtungspunkt. Als weitere unabhängige Variable notierte ich gegebenenfalls die aktuelle **Niederschlagsart**: leichter Regen, starker Regen oder Schneefall.

Nicht qualitative Beobachtungen, sondern Messwerte zum Wetter wie Lufttemperatur, Maximal- und Minimaltemperatur, Windstärke, Sonnenscheindauer und Niederschlagsmenge pro Tag stammen von der nahen SMA-Meteostation Buffalora am Ofenpass. Aus Temperatur und Windstärke berechnete ich gemäss der Formel des US National Weather Service die Windchill-Temperatur (Formel 3.1). Windchill steht für den konvektiven Wärmeverlust homoiothermer Lebewesen, der durch windbedingten Austausch der isolierenden Umgebungsluft hervorgerufen wird (Campbell et al. 1980). Es handelt sich also um eine Abkühlungsgrösse.

$$\text{Windchill Temp } [^{\circ}\text{C}] = 0.045(5.27 \times \sqrt{V} + 10.45 - 0.28 \times V)(T - 33.0) + 33.0 \quad (3.1)$$

$V = \text{Windgeschwindigkeit } [\text{kmh}^{-1}]$, $T = \text{Lufttemperatur (Umgebung)} [^{\circ}\text{C}]$

Weitere Daten von der SMA habe ich zu den jährlichen Schneefällen bei Buffalora erhalten.

Standortwahl (Abb. 1.2: *habitat choice*)

Auf Kopien der Landeskarte 1:25'000 zeichnete ich den Schwerpunkt einer Gruppe als deren **koordinaten**bezogenen Aufenthaltsort ein. Die Bodenbedeckung in einem Umkreis von 50m um den Schwerpunkt definierte ich als **Standort** der Gruppe. Entsprechend des Angebotes in den beiden

Untersuchungsgebieten charakterisierte ich 10 Standortkategorien in Anlehnung an die von Abderhalden (Buchli und Abderhalden 1998) kartierten Vegetationstypen im Raum „Trupchun“ (Tab. 3.1).

Tab. 3.1 Standortkategorien aufgrund der Vegetation. Für den Standortbescrieb ausschlaggebend ist nach eigener Definition die Bodenbedeckung in einem Umkreis von 50m um den Schwerpunkt einer Gernsgruppe.

Standort		Definition / Beschreibung
LV L3	Legföhren	Vereinzelte Legföhren auf Rasen oder Schuttflächen Legföhren; 10% – 30% Fels oder Schuttflächen
WWR1	WWR1	Wiesen / Weiden / Rasen; <10% Fels oder Schuttflächen
WWR3	WWR3	Wiesen / Weiden / Rasen; 10% – 30% Fels oder Schuttflächen
S1 S3R S3F	Schutt	Schutt; <10% Rasen oder Fels Schutt; 10% – 30% vorwiegend Rasen Schutt; 10% – 30% vorwiegend Fels
F1 F3R F3S	Fels	Fels; <10% Schuttflächen oder Rasen Fels; 10% – 30% vorwiegend Rasen Fels; 10% – 30% vorwiegend Schuttflächen

Rund um Fragen zur Standortwahl der Gernsen stellte sich die Schwierigkeit der Datenstandardisierung. Nicht nur die grosse zeitliche und örtliche Variabilität meiner Beobachtungspunkte, sondern auch wetterbedingt unterschiedliche Sichtverhältnisse im Gelände könnten bereits während der Feldarbeiten zu systematischen Fehlern geführt haben. Als erstes entschied ich mich deshalb, grundsätzlich nur Daten aus dem Raum „Val dal Botsch“ zu verwenden. Als zweites Kriterium, dem die Aufnahmen zu genügen hatten, legte ich eine Höhe von mindestens 2260m ü. M. für meinen Beobachtungspunkt fest. Ab diesem Niveau liess sich ein Grossteil des Gebietes einsehen.

Regen und Schneefall zog ich dagegen nicht zum Filtrieren der Daten hinzu, da ich explizit Effekte des Wetters untersuchen wollte. Schlechte Sicht besonders auf die oberen Regionen bei starkem Niederschlag dürfte zwar die subjektive Wahrnehmung des Gernsen-Verteilungsmusters etwas verzerrt haben, doch konnte ich die tieferen Lagen bei jedem Wetter relativ gut überblicken, Veränderungen in der Nutzung durch die Gernsen also entsprechend unbeeinflusst feststellen. Ausserdem erfasste ich den Standort einer Gruppe unabhängig von deren Grösse. Für einen Datenpunkt brauchte ich deshalb nicht zwingend den kompletten Gernsverband zu sehen.

Gruppengrösse und -struktur (Abb. 1.2: group size, group structure)

Als prägnantestes Attribut einer Gruppe erfasste ich deren **Grösse** und **Zusammensetzung**. Sämtliche Individuen versuchte ich einer von vier Sozialklassen zuzuordnen: Bock, Geiss, Jährling (Jungtier vom vergangenen Jahr) oder Kitz. Gelang dies nicht, wurde ein Tier als unbekannt gezählt. Bei dieser genaueren Betrachtung einer Gruppe konnte ich gleichzeitig **markierte Tiere** ausfindig machen und vermerken.

Eine Skizze verdeutlichte die Gruppenstruktur: die Anordnung der Tiere in bezug auf Raum und Artgenossen. Ich definierte innerhalb einer Gruppe drei mögliche **Positionen** (Tab. 3.2) und hielt sie entsprechend für markierte Tiere fest.

Tab. 3.2 Definitionen zur relativen Position innerhalb einer Gruppe.

Position	Definition / Beschreibung
Zentral	Flächenmässig 10% einer Gruppe im Umkreis des Schwerpunktes. Die Distanz zum nächsten Tier darf nicht mehr als 7m betragen. In einer Dreiergruppe die mittlere Gemse, sofern die Tiere in einer Reihe angeordnet sind und die Distanzen zu den Nachbarn höchstens 7m betragen
Peripher	In einem Winkel von mehr als 180° befinden sich im Umfeld einer Gemse keine Artgenossen. In einer Dreiergruppe die beiden äusseren Gemen, sofern die Tiere in einer Reihe angeordnet sind. In einer Dreiergruppe sämtliche Gemen, sofern sie ein Dreieck bilden und die Distanzen untereinander mehr als 7m betragen
Integriert	Weder zentral noch peripher. In einer Dreiergruppe sämtliche Gemen, sofern sie ein Dreieck bilden und die Distanzen untereinander höchstens 7m betragen

Zusätzlich machte ich Notizen zum **Verhalten** der Gemen (Tab. 3.3). Die im Rahmen der Extensiv-aufnahmen erhobenen Daten zu gezeigten Verhaltenselementen waren allerdings weniger dazu bestimmt, per se für quantitative Auswertungen verwendet zu werden, als vielmehr in Kombination mit weiteren Aufnahmeparametern Beziehungen unter bestimmten Vorzeichen aufzuzeigen.

Tab. 3.3 Definitionen der während der Extensiv-aufnahmen differenzierten Verhaltenselemente.

Verhaltenselement	Definition / Beschreibung
Liegen	Der Rumpf des Tieres berührt den Boden
Stehen	Das Tier berührt mit allen vier Hufen gleichzeitig den Boden. Keine weiteren Körperteile haben Bodenkontakt, der Kopf wird für mindestens 3s über Schulterhöhe getragen
Gehen	Fortbewegungsart, bei welcher die Hufe nacheinander aufgesetzt werden
Rennen	Fortbewegungsart, bei welcher die beiden Vorder- beziehungsweise Hinterläufe fast synchron aufgesetzt werden, die beiden entsprechend andern Läufe gleichzeitig keinen Bodenkontakt haben
Äsen	Nahrungsaufnahme am Boden. Das Tier hält die Schnauze auf Höhe Grasschicht. Ruckartige Vor- und Rückwärtsbewegungen des Unterkiefers sind sichtbar. Ebenfalls zum Äsen wird gezählt, wenn das Tier zwischen zwei Bissen den Kopf hebt oder mit gesenktem Kopf nach Nahrung sucht
Verbeissen	Nahrungsaufnahme an verholzten Pflanzen, sofern diese die Grasschicht überragen
Unbekannt	Das Tier ist nicht sichtbar beziehungsweise sein momentanes Verhalten nicht erkennbar
Soziales	Sammelbegriff für alle Verhaltenselemente, die in irgendeiner Form von einem Sozialpartner induziert worden sind. Immer aufgeführt in Kombination mit Stehen, Gehen oder Rennen

In Ergänzung zum Verhalten der markierten Gemen protokollierte ich dasjenige der drei jeweils nächstplazierten Tiere. Bei einer Gruppengrösse unter 4 reduzierte sich die Zahl erfassbarer **Nachbarn** entsprechend. Neben dem **Verhalten** erachtete ich **Sozialklasse**, **Distanz** und **Orientierung** der Nachbarn als gleichermassen relevante Angaben im Zusammenhang mit dem sozialen Umfeld.

Die Abstände zwischen den Tieren ermittelte ich anfangs Feldsaison mit einem auf Lasertechnik basierenden Distanzmessgerät (Leica Vector). Ab Juli ging ich dazu über, die Distanzen von Auge abzuschätzen, da sich die Gemen vermehrt in Regionen ausserhalb der Reichweite des Gerätes aufhielten. Als Masseinheit wählte ich Meter. Die relative Orientierung der Gemen zueinander unterteilte ich

in zwei Kategorien: gleichgerichtet und nicht gleichgerichtet. Gleichgerichtet meint, dass die Körperachsen zweier Tiere (Schwanz – Kopf) höchstens $\pm 45^\circ$ voneinander abweichen, nicht gleichgerichtet, dass die Körperachsen mehr als 45° divergieren.

Damit Ergebnisse zur Gruppenstruktur – im eigentlichen Sinn Distanz und Orientierung zwischen zwei Individuen – weder zufällig noch absehbar ausfielen, habe ich nur Daten von Gemsen berücksichtigt, die im Moment der Aufnahme ein „statisches“ Verhaltenselement zeigten. Dazu zählte ich Liegen, Stehen, Äsen und Verbeissen, nicht aber Gehen und Rennen. Auswertungen betreffend Position markierter Tiere sind von dieser Regel ausgenommen.

Abschliessend ergänzte ich sowohl für die markierten Gemsen als auch für ihre im günstigsten Fall drei nächsten Nachbartiere den Vermerk, ob sie sich auf einer geschlossenen Altschneedecke – in Schneetälchen oder auf Lawinen vom vergangenen Winter – befanden.

Assoziationen zwischen markierten Gemsen

Wie sich das räumliche Verteilungsmuster der Gemsen im Vergesellschaftungsmuster niederschlägt, lässt sich anhand der Assoziationskoeffizienten A (Formel 3.2) erkennen. Der Assoziationskoeffizient ist ein Mass für die Häufigkeit, mit welcher zwei Individuen X und Y in derselben Gruppe vorzufinden sind (Dice 1945). 1 bedeutet, dass sie immer, 0, dass sie nie dem gleichen Verband angehören.

$$A = \frac{2h}{x+y} = \text{Assoziationskoeffizient} \quad (3.2)$$

x = Anzahl Sichtungen von Individuum X, y = Anzahl Sichtungen von Individuum Y, h = Anzahl Sichtungen der Individuen X und Y gemeinsam

Basierend auf den Assoziationskoeffizienten kann durch multidimensionale Skalierung, ein Verfahren, das der Analyse von Ähnlichkeiten (beziehungsweise Unähnlichkeiten) zwischen zwei Beobachtungsobjekten dient, ein Euklid'sches Distanzmodell berechnet werden (Zöfel und Bühl 1996). Die Ähnlichkeiten müssen in Form einer Abstandsmatrix vorliegen. Erhalten habe ich diese Matrix, indem ich die Assoziationskoeffizienten jeweils von 1 subtrahiert habe. Obwohl die Daten zur Ermittlung der Assoziationskoeffizienten von Aufnahmen der Ebene B stammen, habe ich die Euklid'schen Distanzmodelle aufgrund ihres Inhalts zu den Resultaten der Ebene A gestellt.

3.4 Ebene A

Konfliktpotential in Gemspopulationen (Abb. 1.2: *social behaviour*)

Die Zeit tagsüber an einem festen Beobachtungspunkt nutzte ich vor und nach der mittäglichen Extensivaufnahme für intensive Verhaltensbeobachtungen. Während der Intensivaufnahmen konzentrierte ich mich vollständig aufs Sozialverhalten der markierten Gemsen. Für eine standardmässige Beobachtungsdauer von 15 Minuten suchte ich aus den sichtbaren markierten Tieren jeweils dasjenige heraus, welchem ich bis dahin – zeitlich gesehen – am wenigsten Aufmerksamkeit geschenkt hatte. Nach Juni / Juli wich ich etwas von dieser Regel ab, indem ich den Böcken zweite Priorität zuteilte.

Entzog sich das Fokustier vor Ablauf einer 5minütigen Frist meinem Blickfeld, verwarf ich die Aufnahme; andernfalls notierte ich die entsprechende Beobachtungsdauer.

Neben Nummer der betrachteten Gemse und Beobachtungsdauer hielt ich die Uhrzeit zu Beginn der Aufnahme fest sowie die Grösse der Gruppe, in der sich das Fokustier gerade befand. Veränderte sich das Rudel im Lauf der Beobachtung, registrierte ich diejenige Gruppengrösse, welche währenddessen mehrheitlich das soziale Umfeld des Fokustiers bestimmte.

Die eigentliche Verhaltensaufnahme bestand darin, alle Interaktionen einer einzelnen Gemse zu verfolgen, die von ihr gezeigten Verhaltenselemente und diejenigen ihrer Sozialpartner aufzulisten (Tab. 3.4), die Sozialklasse des Gegenübers festzustellen plus eventuell auch dessen Identität respektive Nummer zu vermerken. Konnte ich ein Tier beim Säugen beobachten, ermittelte ich zusätzlich die Säugedauer mit einer Stoppuhr. Da diese Ergebnisse mit dem konditionellen Zustand der säugenden Geissen und auch ihrer Kitze in Verbindung gebracht werden können, erscheinen sie nachstehend im Resultatkapitel der Ebene C (Kap. 4).

Zurück aus dem Feld habe ich die agonistischen Verhaltenselemente nach ihrem Grad des Dominanznachweises bewertet und in einer Rangskala geordnet (Tab. 3.4). Unter den Begriff des **agonistischen Verhaltens** fallen sämtliche Verhaltensweisen, die im Zusammenhang mit Aggression auftreten, also auch Demutverhalten (Krämer 1969). Beschreibung und Abfolge der agonistischen Stufen korrespondieren mit Angaben von Krämer (1969).

Aggression und Dominanzverhalten stehen in relativ enger Verbindung mit Territorialität. Ein **Territorium** ist definitionsgemäss ein verteidigtes, genau lokalisierbares Gebiet, dessen Benutzung exklusiv dem Besitzer zusteht (Alcock 1996). In weniger extremer Form können die Territorien von Nachbarn allerdings fast vollständig überlappen und Verteidigungsaktionen kaum bemerkbar sein; in diesem Fall spricht man allerdings von **Streifgebiet** oder **home range** und nicht von Territorium. **Territorialverhalten** umfasst im weitesten Sinn jegliche Art von Aktivität, welche innerhalb eines besiedelten Areals mittels ortsspezifischer Dominanz zu einem Verteilungsmuster der Individuen führt, welches eher Regelmässigkeit als Zufall erkennen lässt (Newton 1992).

Tab. 3.4 Definitionen der während der Intensivaufnahmen differenzierten Elemente des Sozialverhaltens. Wert_{AVE} = festgesetzter Wert eines agonistischen Verhaltenselementes. Die Bewertung korrespondiert mit der vermuteten Aussagekraft einer agonistischen Verhaltensweise bezüglich Dominanz des agierenden Tieres. Abstufung wie auch Beschreibung der einzelnen Verhaltenselemente erfolgen in Anlehnung an Krämer (1969).

Verhaltenselement	Definition / Beschreibung	Wert _{AVE}
Flehmen (der Geissen)	Die Oberlippe wird hochgezogen, das Maul geöffnet, der Kopf ist gehoben. Die Ohren stehen seitwärts	9
Angriff	Angriffsspur aus wenigen Metern Distanz mit tief gehaltenem Kopf und zurückgeklappten Ohren. Ziel ist der Rumpf des Gegners. In dessen unmittelbarer Nähe werden die Krucken gesenkt und danach ruckartig emporgerissen	8
Drohen	Mit gesenktem Kopf werden dem Gegner die Krucken entgegengehalten	7

Breitseits-Imponieren	Angespannte, steifbeinige Haltung meist breitseits in 1 bis 3m Distanz vor dem Sozialpartner. Kopf und Schnauze sind hoch erhoben, die Ohren seitwärts oder schräg nach vorn gerichtet, der Bart ist gestellt. Zur Verstärkung kann ein Vorschub mit durchgestreckten Läufen erfolgen, dem Gegner das obere Augenweiss gezeigt oder die Schnauze geöffnet werden	6
Schütteln	Der Rücken wird vor den Augen eines Sozialpartners in hoher Frequenz hin und her geschwenkt	5
Blädern / Meckern	Der Kopf ist gehoben, das Maul geöffnet, die Zunge hängt leicht heraus	4
Hornen	Die Krucken werden heftig an Bäumen, Büschen oder hervortretenden Grashalmen gerieben. Es treten unregelmässige Drück-, Reiss- und Bohrbewegungen auf. Gelegentlich wird auch Schnee traktiert	3
Markieren	Mit schräggehaltenem Kopf werden die Postcornualdrüsen sanft und mit mässiger Geschwindigkeit an Pflanzen hin und her gerieben	2
Annäherung	Bewegung in direkter Linie und über kurze Distanz auf ein anderes Tier zu	1
Neutral	Keine Reaktion auf offensichtlich gezeigtes Sozialverhalten einer anderen Gemse	0
Weichen	Ortsverschiebung über kurze Distanz von einer sich nähernden Gemse weggerichtet	-1
Harnen (reaktiv)	Das Tier nimmt im Sozialkontakt eine Kauerhaltung ein; Harn muss nicht zwingend gelöst werden	-6
Aufstehen und Weichen	Das Tier verlässt im Anblick eines sich nähernden Artgenossen seinen Liegeplatz	-8
Demutverhalten	Der Körper ist geduckt, der Bart abgelegt, der Schwanz über die Horizontale erhoben. Der Kopf wird tief und waagrecht vorgestreckt, die Ohren sind nach vorn gerichtet	-9
Säugen	Die Geiss steht an Ort. Das Kitz berührt mit der Schnauze die Zitzen der Geiss	
Säugen verweigern	Die Geiss wehrt in irgendeiner Form Annäherungsversuche ihres Kitzes ab	
Saugen	Das Kitz berührt mit der Schnauze die Zitzen der Geiss. Die Geiss steht an Ort	
Versuch ans Gesäuge zu kommen	Das Kitz nähert sich mit horizontal gehaltenem Kopf dem Winkel zwischen Rumpf und Vorderläufen der Geiss	
Zuneigung / Fellpflege	Lecken am Fell einer anderen Gemse	

Rangordnung

Die Rangordnung der markierten Gemsen (ohne Böcke) versuchte ich auf zwei Arten rechnerisch zu ermitteln. Eine der beiden verwendeten Formeln zur Berechnung der relativen Dominanz schlägt Chadwick (1977) im Rahmen seiner Studien an der Schneesiege vor. Der zweite Ansatz entspricht einem eigenen Versuch, das „Problem Rangordnung“ mathematisch anzugehen. Ziel ist eine Hierarchie, die mit den Erwartungen aus der Feldsaison möglichst gut übereinstimmt.

Relative Dominanz nach Chadwick

Die relative Dominanz nach Chadwick (1977) berechnet sich aus der Anzahl n der agonistischen Begegnungen, bei welchen ein Tier als Sieger hervorgeht ($AVE_S = \text{agonistisches \underline{V}erhaltens\underline{e}lement \underline{S}ieg}$), über der Gesamtzahl agonistischer Begegnungen (AVE_{Total}). Je stärker sich das Resultat RD (= relative Dominanz) dem Wert 1 nähert, desto dominanter ist ein Tier (Formel 3.3).

$$RD = \frac{n \times AVE_S}{AVE_{Total}} \quad (3.3)$$

Eigener Ansatz zur Berechnung der Rangordnung

Die Idee hinter diesem Ansatz besteht darin, eine Wertung der einzelnen agonistischen Verhaltensweisen sowie das Alter der Gemsen zu berücksichtigen. Geht ein Tier aus einer Direktbegegnung markierter Gemsen als Sieger hervor, erhöhen sich die Gewinnpunkte, die aus dem gezeigten Verhaltenselement resultieren, proportional zum Alter des Gegners; unterliegt ein Tier, werden die Verlustpunkte umgekehrt proportional zum Alter des Sozialpartners relativiert (multipliziert mit einem Proportionalitätsfaktor x , um ein Gleichgewicht zwischen Gewinn- und Verlustpunkten theoretisch zu ermöglichen).

Zunächst werden die Direktbegegnungen markierter Gemsen in einer Kreuztabelle (Abb. 3.1) zusammengetragen und gemäss Formel 3.4 eingeschätzt: Summe der Werte $_{AVE}$ (Tab. 3.4, in Anlehnung an Krämer 1969), die dem Fokustier (Gemse A) aufgrund seiner gezeigten Verhaltenselemente bei einer Direktbegegnung mit einem markierten Sozialpartner (Gemse B) gutgeschrieben werden, abzüglich der aufsummierten Werte $_{AVE}$, die der Sozialpartner dabei erhält. Standardisierung erfolgt mittels Division durch die Anzahl Direktbegegnungen.

$$\text{Wert Direktbegegnung} = \left(\sum [\text{Wert}_{AVE} \text{Gemse A}] - \sum [\text{Wert}_{AVE} \text{Gemse B}] \right) \div [\text{Anzahl DB}] = \text{Wert}_{DB} \quad (3.4)$$

		Gemse B										
		12	43	46	47	49	50	114	120	132	133	
Gemse A	12				-2.0							
	43											-7.0
	46	-13.5				5.5		-2.0				
	47						2.0					
	49										-0.9	
	50							2.0	-4.2			
	114						-2.0				-7.0	
	120					14.0					-12.0	
	132		2.0			0.5	2.0					-5.0
	133						7.0					

Abb. 3.1 Ausschnitt aus der Kreuztabelle zur Bewertung der Direktbegegnungen markierter Gemsen. Positive Zahlen (Werte $_{DB}$) bedeuten, dass die Gemse A die Gemse B dominiert; negative Zahlen attestieren der Gemse B den höheren Rang. Je grösser der Betrag von Wert $_{DB}$ ist, desto grösser ist das Ranggefälle zwischen den Tieren.

Im nächsten Schritt werden die Werte der einzelnen Paarungen miteinander verrechnet. Zuerst aus Perspektive der Gemse A (Formeln 3.5 bis 3.7), danach aus Perspektive der Gemse B (Formeln 3.8

bis 3.10). Grund für diese Trennung ist, dass einer markierten Gemse nicht nur als Fokustier (Gemse A), sondern auch als Sozialpartner (Gemse B) Punkte zugeschrieben werden. Addiert (respektive subtrahiert wegen des Perspektivwechsels) man diese Beträge (Formel 3.11), ergibt sich für jedes Tier eine bestimmte Anzahl Rangpunkte, die im Vergleich miteinander die Dominanzverhältnisse sowohl qualitativ als auch quantitativ offenlegen.

Perspektive Gemse A:

$$\sum ([PositiveWerte_{DB}] \times [Alter\ GemseB]) \div [AnzahlPositiveWerte_{DB}] = Gewinnpunkte\ GemseA \quad (3.5)$$

$$\sum ([NegativeWerte_{DB}] \div [Alter\ GemseB]) \div [AnzahlNegativeWerte_{DB}] \times x = Verlustpunkte\ GemseA$$

$$x = \frac{\sum ([PositiveWerte_{DB}] \times [Alter\ GemseB] \div [AnzahlPositiveWerte_{DB}])}{\sum ([NegativeWerte_{DB}] \div [Alter\ GemseB] \div [AnzahlNegativeWerte_{DB}])} \quad (3.6)$$

$$Wert_{GemseA} = (3.5) + (3.6) = \text{Bewertung, die eine markierte Gemse als Fokustier erhält} \quad (3.7)$$

Perspektive Gemse B:

$$\sum ([NegativeWerte_{DB}] \times [Alter\ GemseA]) \div [AnzahlNegativeWerte_{DB}] = Gewinnpunkte\ GemseB \quad (3.8)$$

$$\sum ([PositiveWerte_{DB}] \div [Alter\ GemseA]) \div [AnzahlPositiveWerte_{DB}] \times x = Verlustpunkte\ GemseB$$

$$x = \frac{\sum ([NegativeWerte_{DB}] \times [Alter\ GemseA] \div [AnzahlNegativeWerte_{DB}])}{\sum ([PositiveWerte_{DB}] \div [Alter\ GemseA] \div [AnzahlPositiveWerte_{DB}])} \quad (3.9)$$

$$Wert_{GemseB} = (3.8) + (3.9) = \text{Bewertung, die eine markierte Gemse als Sozialpartner erhält} \quad (3.10)$$

Zusammenfassung:

$$[Wert_{GemseA}] - [Wert_{GemseB}] = (3.7) - (3.10) = \text{Bewertung, die eine markierte Gemse gesamthaft erhält (= Rangpunkte)} \quad (3.11)$$

3.5 Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung wählte ich sowohl nichtparametrische als auch parametrische Verfahren gemäss Köhler et al. (1995). Neben dem Programm ACTUS (siehe unten) wurde ausschliesslich das Statistikpaket SPSS 9.0 für Windows angewendet.

Bei mehreren unabhängigen Stichproben, deren Daten das Kriterium der Normalverteilung nicht erfüllten, verwendete ich den Kruskal-Wallis-Test, um auf identische Grundgesamtheit zu testen. Im Fall einer signifikanten Ablehnung der Null-Hypothese verglich ich die einzelnen Faktorstufen jeweils paarweise miteinander anhand des Mann-Whitney U-Tests. Lagen zwei abhängige Datensätze vor, überprüfte ich mit dem Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest eine allfällige Inkongruenz der Werte. Sollte ein

Zusammenhang zweier Variablen nachgewiesen werden, machte ich eine Regressionsanalyse oder berechnete bei Vorliegen nicht normalverteilter, aber mindestens ordinalskalierten Daten den Spearman'schen Korrelationskoeffizienten r_s . Wenn bivariable Verteilungen eine oder zwei nominalskalierte Achsen aufwiesen, benutzte ich das Programm ACTUS (Analysis of Contingency Tables Using Simulation) zur Analyse von Kontingenztabelle (Estabrook und Estabrook 1987). Im wesentlichen orientiert sich dieses Programm am χ^2 -Test. Es simuliert mittels Zufallsgenerator 1000 neue Tabellen, welche in Format und Verteilung der Stichprobengrößen mit der ursprünglich eingegebenen Datenmatrix übereinstimmen. Anschliessend werden die künstlich generierten Einträge der einzelnen Zellen gegen den entsprechenden Inhalt der zu testenden Matrix abgewogen und die Variablen dadurch auf ihre Unabhängigkeit geprüft. Seltener verwendete ich direkt den χ^2 -Test oder Vierfeldertafeln.

Wo die Voraussetzungen gegeben waren, bevorzugte ich parametrische Methoden. Bei unabhängigen Stichproben mit nur einer Variablen gebrauchte ich die einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA). Hatte eine Auswertung zum Thema, Individuen oder Elemente aufgrund unabhängiger Variablen einer von mehreren fest vorgegebenen Gruppen zuzuordnen, setzte ich die Diskriminanzanalyse ein (Bühl und Zöfel 2000). Im Zusammenhang mit markierten Tieren ist dieses Verfahren besonders geeignet für Versuche, die einzelnen Sozialklassen zu separieren.

4 Zustand und Entwicklung der Populationen: Ebenen D und C

4.1 Entwicklung der Populationen (Ebene D)

In Tab. 2.1, Seite 14, wurden die von den Parkwächtern ermittelten Bestandeszahlen wiedergegeben. Ausgehend davon ergab sich für den Raum „Il Fuorn“ eine Gemsdichte von 12.0 Individuen pro 100ha, für das Gebiet „Trupchun“ eine Dichte von 8.4 Individuen pro 100ha. In der Periode seit 1960 konnten folgende Extremwerte festgestellt werden: In „Il Fuorn“ maximal 16.6 (1994), minimal 7.9 (1982) Tiere pro 100ha, im Raum „Trupchun“ maximal 9.2 (1961), minimal 3.1 (1977) Tiere pro 100ha.

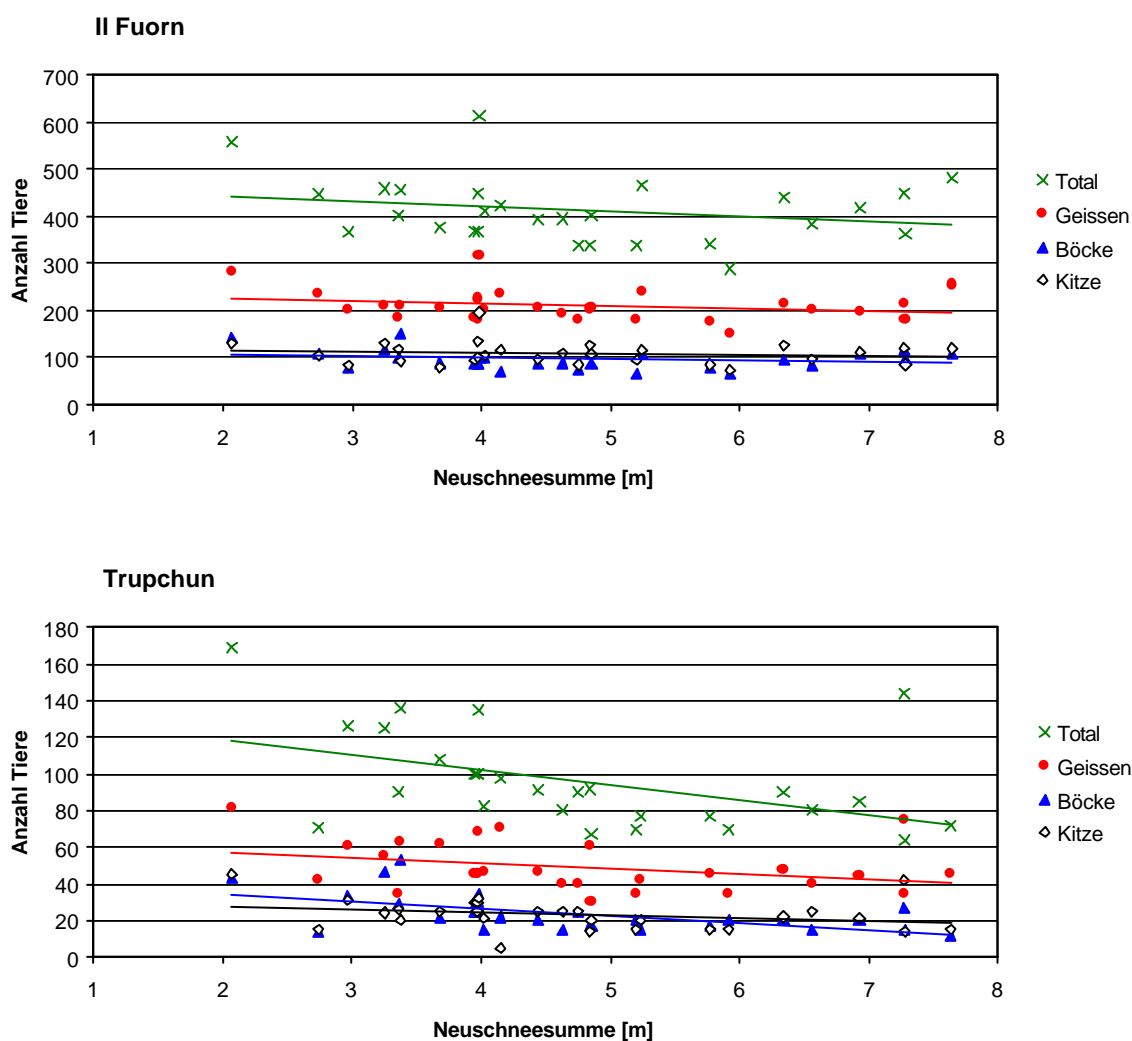


Abb. 4.1 Beziehung zwischen dem Sommerbestand an Gemsen in den Gebieten „Il Fuorn“ und „Trupchun“ und der Neuschneesumme des vorangegangenen Winters.

Es stellt sich die Frage, wie diese markanten jährlichen Unterschiede in den Beständen zu erklären sind. In Abb. 4.1 sind die jährlichen Bestandeszahlen ab 1960 in Beziehung zur Neuschneesumme des vorangegangenen Winters gesetzt. Die Neuschneesumme steht stellvertretend für die Winterhärte, einen entscheidenden Mortalitätsfaktor bei alpinen Huftieren (Meile 1986). Um die Anfälligkeit einzelner Sozialklassen offenzulegen, habe ich neben dem Gesamtbestand getrennt die Individuenzahlen der Böcke, Geissen und Kitze ausgewertet.

Die statistische Analyse ergab, dass die Regressionskoeffizienten für den Gesamtbestand sowie die einzelnen Sozialklassen in beiden Gebieten ausnahmslos ein negatives Vorzeichen aufweisen (Regression, Il Fuorn, $n = 28$, Total: $r = -0.192$, Böcke: $r = -0.206$, Geissen: $r = -0.240$, Kitze: $r = -0.128$; Trupchun, $n = 28/26$, Total: $r = -0.401$, Böcke: $r = -0.561$, Geissen: $r = -0.325$, Kitze: $r = -0.275$). Doch nur für den Gesamtbestand ($p < 0.05$) und die Böcke ($p < 0.01$) des Raumes „Trupchun“ ist die Beziehung zwischen der Anzahl Individuen und dem im vorangegangenen Winter gefallenen Neuschnee signifikant.

4.2 Struktur der Populationen (Ebene C)

Neben der Beziehung zwischen Neuschneesumme und nachfolgendem Sommerbestand geht aus der Abb. 4.1 hervor, dass die Anteile der Geissen über alle Vergleichsjahre und in beiden Gebieten grösser sind, als jene der Böcke (Wilcoxon, $n = 28$, $p < 0.01$ bzw. $n = 27$, $p < 0.01$). Werden die **Geschlechterverhältnisse** in Beziehung zur Neuschneesumme des vorangegangenen Winters gesetzt, ergibt sich für den „Trupchun“-Bestand eine signifikante Korrelation (Regression, $n = 26$, $r = -0.438$, $p < 0.05$). In der „Val dal Botsch“-Population hingegen konnte kein signifikanter Zusammenhang nachgewiesen werden (Regression, $n = 26$, $r = -0.024$, $p > 0.9$). In Abb. 4.2 sind die Ergebnisse dargestellt.

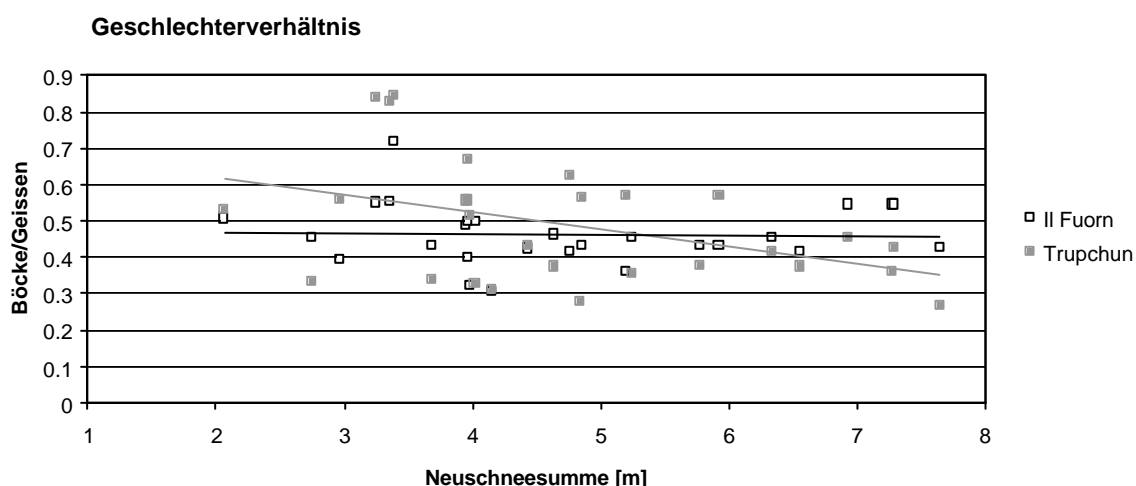


Abb. 4.2 Beziehung zwischen dem Geschlechterverhältnis (Anzahl Böcke / Anzahl Geissen) und der Neuschneesumme des vorangegangenen Winters in den Populationen „Val dal Botsch“ und „Trupchun“.

Trotz dieser Differenz in der Beeinflussbarkeit durch die Winterhärte, liessen sich die Geschlechterverhältnisse in den beiden Gemsbeständen über die Vergleichsperiode 1960 – 1999 nicht signifikant voneinander unterscheiden (Wilcoxon, $n = 31$, $p > 0.2$). Im Jahr 1999 berechnete sich das Ge-

schlechterverhältnis gemäss Bestandeszählungen auf 1:2 im Gebiet „Il Fuorn“ und auf 1:1.8 im Raum „Trupchun“. Geissen sind nicht nur gegenüber den Böcken, sondern auch gegenüber den Kitzen in beiden Populationen übervertreten (Wilcoxon, $n = 28$, $p < 0.01$ bzw. $n = 27$, $p < 0.01$). Im Raum „Trupchun“ lassen sich die Kitz- und Bockmengen nicht signifikant unterscheiden (Wilcoxon, $n = 27$, $p > 0.9$), am Ofenpass divergieren die Zahlen jedoch (Wilcoxon, $n = 28$, $p < 0.01$). Da in der Population „Il Fuorn“ die Anzahl Kitze diejenige der Böcke übertrifft (vgl. Abb. 4.1), drängt sich die Frage auf, ob in der Val Trupchun folglich relativ mehr Böcke oder weniger Kitze leben. Ich versuchte dies zu beantworten, indem ich die Bock- und Kitzanteile der beiden Populationen miteinander verglich. Die Bockanteile konnten nicht auseinandergelassen werden (Wilcoxon, $n = 31$, $p > 0.15$); auch Kitze schienen beiderorts in gleicher relativer Zahl vertreten zu sein, doch besteht zumindest die Tendenz, dass sie im Gebiet „Trupchun“ etwas weniger zur Populationsgrösse beitragen als am Ofenpass (Wilcoxon, $n = 31$, $p = 0.096$). Der in Tab. 4.1, **Zusammensetzung** der beiden untersuchten Populationen im Jahr 1999, gegebene Wert entspricht daher einer Ausnahme.

Tab. 4.1 Zusammensetzung der Populationen „Il Fuorn“ und „Trupchun“ im Jahr 1999. Im Rahmen der Bestandeszählungen durch die Parkwächter wird nur zwischen den Sozialklassen Bock, Geiss und Kitz unterschieden. Die Jährlinge werden je nach Geschlecht bereits den entsprechenden „Adultklassen“ zugeordnet. Die Angaben zu den Jährlingen beruhen daher auf meinen eigenen Beobachtungen. Die Prozentzahlen der Geissen und Böcke sind entsprechend des ausgewogenen Geschlechterverhältnisses bei der Kitzmortalität auf jeweils die Hälfte der Jährlingswerte zu reduzieren (Schröder 1971). In Klammern sind die Absolutwerte angegeben.

Sozialklasse	Il Fuorn	Trupchun
Geiss	52.7% (233)	49.7% (86)
Bock	25.8% (114)	27.2% (47)
Kitz	21.5% (95)	23.1% (40)
Jährling	18.2% (80)	12.8% (22)

Seit 1967, dem Beginn detaillierter Bestandeszählungen, hat sich die Struktur der Population „Il Fuorn“ nicht signifikant verändert (Regression, $n = 30$, $r = -0.165 - 0.071$, $p > 0.35$). Im selben Zeitabschnitt ist in der Population „Trupchun“ eine schwache, aber hochsignifikante Zunahme des Bockanteils zu verzeichnen (Regression, $n = 30$, $r = 0.620$, $p < 0.01$). Die beiden andern Sozialklassen reagierten entsprechend zu etwa ausgeglichenen Teilen mit einem sanften relativen Rückgang; signifikante Veränderungen sind daher nicht feststellbar (Spearman, $n = 30$, $r = -0.305$ (Kitze) / -0.234 (Geissen), $p > 0.2$). Betrachtet man die Absolutwerte, so haben jedoch sowohl Böcke (Regression, $n = 30$, $r = 0.759$, $p < 0.01$) als auch Geissen (Regression, $n = 30$, $r = 0.505$, $p < 0.01$) ihren Bestand in der Val Trupchun etwas vergrössert.

Die **Fertilitätsraten** in den beiden Populationen, die Anzahl Kitze gegenüber dem Total adulter Geissen (Zahl der Geissen anhand der Jährlingsprozente entsprechend nach unten korrigiert), beliefen sich 1999 für „Il Fuorn“ auf 0.49, für den Bestand „Trupchun“ auf 0.53. Dieser geringfügig höhere Wert für die Population „Trupchun“ steht eher im Widerspruch zur längerfristigen Tendenz. Über die Vergleichsperiode 1967 – 1999 lag die Rate für „Il Fuorn“ in 18 Jahren über jener der Population „Trupchun“, in 12 Jahren darunter. Wesentlich grösser war die Diskrepanz zwischen den **Überlebensraten** der Kitze (Anzahl Jährlinge geteilt durch die Kitzmenge vom Vorjahr): 0.61 am Ofenpass, 0.92 in der Population „Trupchun“. Dank der Beobachtungen an 15 markierten Geissen des Raumes „Il Fuorn“ im

Sommer 1997 (Boschi 1999) liess sich für dieses Gebiet die jährliche Überlebensrate ebenso für diese Sozialklasse berechnen: Sie betrug zwischen 1997 und 1999 im Mittel 0.88.

4.3 Saisonale Veränderungen am Beispiel der Kitze (Ebene C)

4.3.1 Verlauf der Individuenzahlen

Während über die Jahre die grobe Struktur der Populationen erhalten blieb (ausser der leichten Erhöhung des Bockanteils im Gemsbestand „Trupchun“), erfuhr die Zusammensetzung innerhalb eines einzelnen Jahres recht markante Verschiebungen. Wie 1999 zu beobachten war, lag die Ursache dafür in erster Linie bei den Kitzen (Abb. 4.3): Ab Ende Mai / Anfang Juni, dem Auftakt zur Setzzeit, beginnt deren Zahl sprunghaft zu wachsen. Dieser Anstieg zieht sich hin bis in den August, um nahtlos im Laufe des Septembers in einen Rückgang überzugehen.

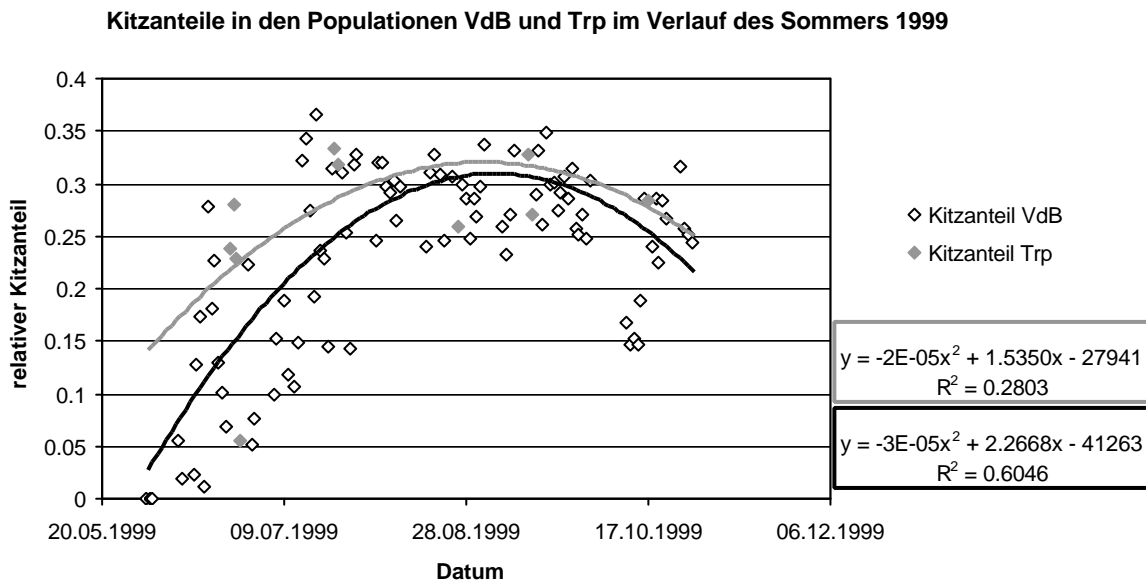


Abb. 4.3 Kitzanteile in den Populationen „Val dal Botsch“ (VdB) und „Trupchun“ (Trp) im Verlauf des Sommers 1999. Polynomische Trendlinien 2. Grades; R^2 = Bestimmtheitsmass.

In Tab. 4.2 sind die monatlichen Kitz- respektive Reproduktionsraten der beiden untersuchten Populationen zusammengestellt.

Tab. 4.2 Monatliche Kitzanteile (Reproduktionsraten) in den Populationen „Val dal Botsch“ und „Trupchun“ $n = 18 - 95$ (Tageswerte sichtbarer Tiere).

Monat	VdB	Trp
Juni	11.9%	23.0%
Juli	25.5%	33.9%
August	28.5%	28.4%
September	28.9%	30.4%
Oktober	24.7%	28.3%

Die Abnahme der Kitzmenge vom September zum Oktober ist in der Population VdB signifikant (Mann-Whitney U, $n_1 = 21$, $n_2 = 16$, $U = 73$, $p < 0.01$). Keine Signifikanz, aber wenigstens eine Tendenz liess sich dafür erkennen, dass der Kitzanteil der Population „Trupchun“ jenen der VdB-Geissen in den Monaten Juni und Juli übertraf (Mann-Whitney U, $n_1 = 38$, $n_2 = 6$, $U = 64.5$, $p = 0.09$). Die Geissen im Raum „Trupchun“ schienen ihre Kitz also etwas früher zu setzen. Von August bis Ende Oktober sind die relativen Kitzzahlen in den beiden Gebieten nicht mehr zu unterscheiden (Mann-Whitney U, $n_1 = 56$, $n_2 = 5$, $U = 121$, $p > 0.6$).

4.3.2 Säugeverhalten

Im Zusammenhang mit der Entwicklung der Kitzanteile in der Population soll auch das Säugeverhalten erwähnt werden. Beobachtungen dazu wurden im Untersuchungsgebiet „Val dal Botsch“ durchgeführt. Bereits im Juli liessen die Weibchen ihre Jungtiere bedeutend weniger häufig saugen als noch im Vormonat (Abb. 4.4). Über den gesamten Verlauf der Säugefrequenzen hinweg gesehen, wurden die Beobachtungen von Kitzen am Gesäuge ihrer Mütter kontinuierlich seltener (Spearman, $n = 24$, $r_s = -0.446$, $p < 0.05$). Anders verhielt es sich jedoch mit den Bemühungen der Kitz, gesäugt zu werden. Waren diese zunächst etwas rückläufig, wurden sie im August sprunghaft intensiviert und liessen erst im Oktober wieder leicht nach. Entsprechend nahm die Erfolgsquote der Versuche (Säugen / Saugversuche) rapide ab, stieg im letzten Beobachtungsmonat dafür nochmals an.

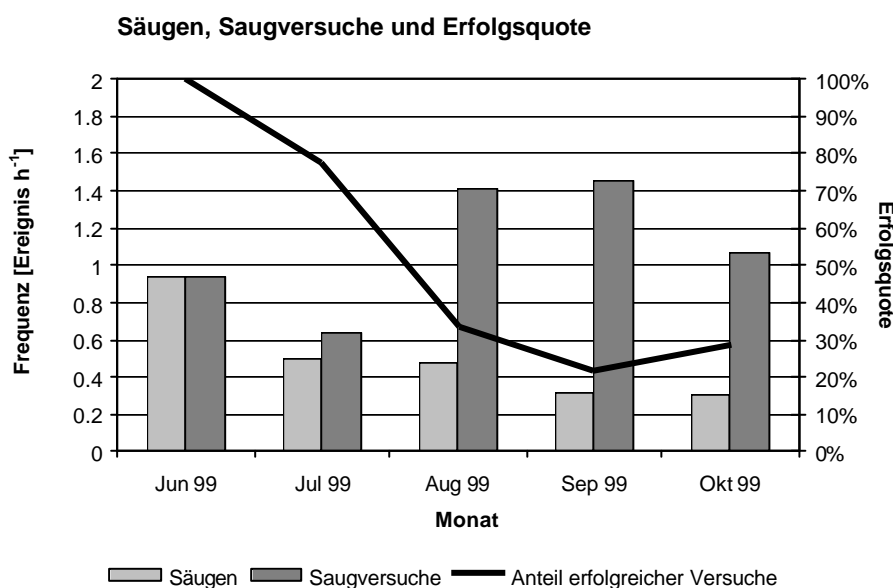


Abb. 4.4 Mittelwerte der Häufigkeiten, mit welchen führende Geissen ihre Kitz gesäugt respektive die Kitz versucht haben, gesäugt zu werden ($n = 19, 61, 81, 114, 47$). Der Anteil erfolgreicher Bemühungen ergibt sich aus dem Verhältnis effektiver Säugevorgänge (Säugen) zum Total der Annäherungsversuche an das Muttertier (Saugversuche).

Die Drosselung der Säugefrequenz ging mit einer Reduktion der Säugedauer einher (Abb. 4.5). Für die Monate Juli bis Oktober konnte eine signifikant negative Korrelation zwischen Zeitpunkt und Dauer, welche ein Kitz am Gesäuge seiner Mutter zubringt, aufgezeigt werden (Spearman, $n = 37$, $r_s = -0.513$, $p < 0.01$).

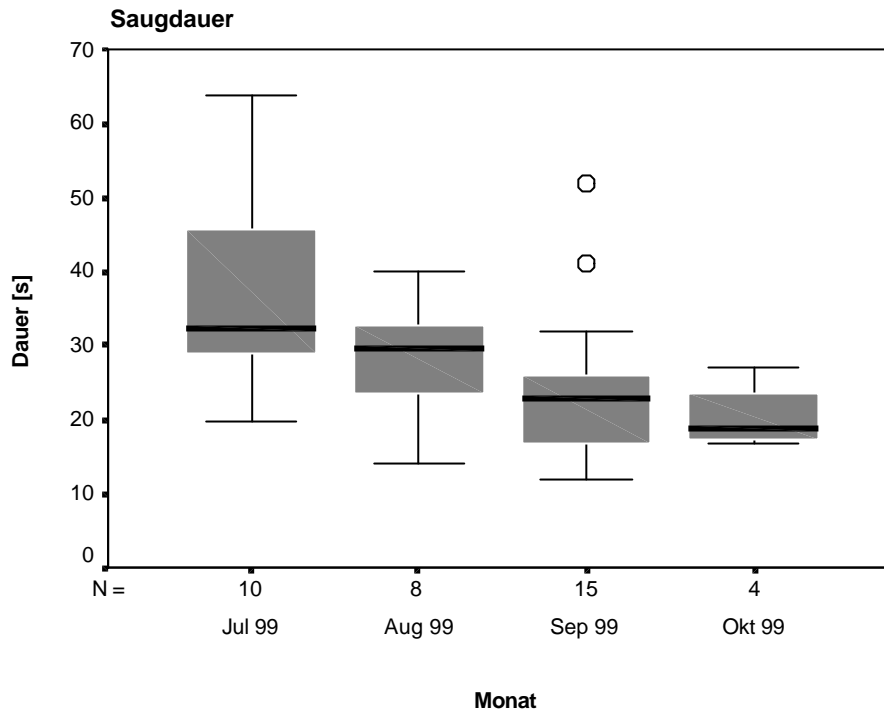


Abb. 4.5 Säugedauer in den Monaten Juli bis Oktober. Die Boxplots stellen die beiden mittleren Quartile (zusammen 50%) der Säugedauerverteilung dar. Der dicke Balken steht für den Median, die dünnen markieren die Extremwerte. Kreise repräsentieren Datenpunkte, die weiter als 1.5 Boxlängen vom oberen oder unteren Rand der Box entfernt sind (Ausreisser).

4.4 Diskussion

Im Vergleich mit anderen Gamsbeständen liegen die auf Seite 27 beschriebenen **Individuendichten** der beiden Nationalparkpopulationen weit über den zumeist festgestellten Werten. Für die französischen Alpen wurden Werte zwischen 0.7 und 4.5 Gamsen pro 100ha genannt, für den französischen Jura Werte von 0.1 bis 4.2 Tiere auf 100ha (Corti 1995), und in Neuseeland konnten 3.1 bis 4.4 Gamsen pro 100ha gezählt werden (Clarke und Frampton 1991). Krämer (1969) erwähnt hingegen für den eidgenössischen Bannbezirk Augstmatthorn lokale Spitzen bis zu 40 Individuen auf 100ha. Dieser Wert ist jedoch unter Ausschluss wenig frequentierter Areale zustande gekommen und deshalb nicht direkt mit den andern Angaben vergleichbar.

Vergleiche basierend auf der absoluten Dichte sind stets nur unter Vorbehalt möglich, da selbst bei einer extrem anpassungsfähigen Art wie der Gemse immer auch praktisch nicht nutzbare Arealteile einbezogen sind. Dennoch besteht der Eindruck, dass eine Dichte von 4 oder 5 Tieren auf 100ha einem kritischen Niveau entspricht. In dieselbe Richtung weist ein Resultat aus einer Studie über die Pyrenäen-Gemse (*Rupicapra pyrenaica*): Ab einer Dichte von 4 Individuen pro 100ha beginnen weibliche Tiere mit Erkundungsgängen in den peripheren Zonen ihrer home ranges (Levet et al. 1995). Nur selten enden diese Bewegungen jedoch mit definitiver Ortsverlagerung (dispersal), da letztlich Sicherheit durch Vertrautsein mit dem angestammten Habitat aufgegeben werden muss und Verlust optimal angepasster genetischer Kombinationen droht. Interessanterweise konnte beobachtet werden, dass sich die Häufigkeit der Sondierbewegungen bei einem weiteren Anstieg der Populationsdichte wieder

reduziert: Für vermutlich ohnehin schon physisch geschwächte Tiere überwiegen die Kosten der Mobilität und das Risiko, in Auseinandersetzungen mit unvertrauten Artgenossen verwickelt zu werden, die möglichen Vorteile einer Neubesiedelung (Loison et al. 1999). Die Ortstreue (philopatry) der Geissen limitiert Expansionstendenzen eines Gemsbestandes, wenngleich die „carrying capacity“ des Habitats eventuell bereits überschritten worden ist.

Männchen sind in einem polygynen System zwar erhöhtem sexuellem Konkurrenzdruck ausgesetzt (mate competition hypothesis) und Abwanderung könnte den Genfluss zwischen Populationen gewährleisten (inbreeding avoidance hypothesis), sobald junge Böcke jedoch brünstig werden, kehren sie häufig an ihren Geburtsort zurück (Levet et al. 1995) – sei es wegen attraktiv hoher Weibchendichte, sei es wegen irgendwie anders verminderter Reproduktionschancen im neu oder zusätzlich besiedelten Lebensraum. Steigert ausserdem ein Jagdverbot die Anziehungskraft eines Gebietes selbst für nicht sedentäre Tiere, erscheinen sogar die hohen Gemsdichten wie sie im Schweizerischen Nationalpark vorkommen, nicht mehr allzu verwunderlich.

Die Qualität des Habitats beeinflusst die Fortpflanzungsleistung, die Mortalität und damit die Alters- und Geschlechterstruktur einer Population sowie deren Grösse. Geologie und Vegetation verleihen eigentlich dem Gebiet „Trupchun“ das Prädikat eines deutlich nahrungsreicheren Lebensraumes; dennoch weist der Raum „Il Fuorn“ – im speziellen die Val dal Botsch und Umgebung – eine bedeutend höhere Gemsdichte auf. Diese Situation kann einen Hinweis auf die Effizienz und Wesensart bestandesbeeinflussender Faktoren geben. Nach erheblichen Verlusten im Lawinenwinter 1969/70 hat die Population Trupchun über zwei Jahrzehnte nicht wieder zu ihrer vorherigen Grösse zurückfinden können, sondern schien sich auf einem tieferen Bestandesniveau zu stabilisieren (Filli 1995). Doch auch vor dieser Dezimierung wichen die Gemsdichten der beiden Gebiete deutlich voneinander ab. Zieht man einen Vergleich zwischen den Dichten sämtlicher Huftiere, ergibt sich ein Bild mit umgekehrten Vorzeichen: Die Val Trupchun ist heute das huftierreichste Tal im Nationalpark. Der extrinsische Faktor interspezifische Konkurrenz“ dürfte daher mit hoher Wahrscheinlichkeit den Gemsbestand dieser Region massgeblich beeinflussen.

Im Wettstreit um Ressourcen mit Rothirsch und Steinbock ist die Gemse konkurrenzschwach (Hediger 1966, Krämer 1969). Rein schon vom Körperbau her ist sie den beiden andern Huftierarten im Fall einer direkten Konfrontation deutlich unterlegen. Ihre Soziabilität ist um einiges geringer als jene ihrer Konkurrenten (Nievergelt 1966a, Clutton-Brock et al. 1982). Dadurch bietet sie diesen günstige Gelegenheit zu lokaler „Übermacht“: Die sozialere Art dominiert die weniger soziale (Forsyth und Hickling 1998). Gemessen an der Gemse stellt der Steinbock ziemlich restriktive Ansprüche an seinen Lebensraum und ist innerhalb seines home ranges ausgesprochen ortstreu (Nievergelt 1966a); etwas tiefer sind dafür die Anforderungen bezüglich Nahrungsqualität (Schröder und Kofler 1984). Aus stärker territorialem Charakter und erhöhter Genügsamkeit erwachsen dem Alpensteinbock kompetitiv deutliche Vorteile. Auch das Nahrungsspektrum der Rothirsche ist sehr breit und anpassungsfähig – die Gemse als Konzentrat-Selektierer ist wiederum unterlegen.

Fluktuationen in der Populationsgrösse sind untrügliches Zeichen für das rivalisierende Nebeneinander bestandesbeeinflussender Faktoren. Filli (1995) hat die **Bestandesschwankungen** bei den Gemsen des Schweizerischen Nationalparks untersucht und ist zum Ergebnis gelangt, dass im Raum „Il

Fuorn“ ein Drittel der Schwankungen dichteabhängig ist. Im Gebiet „Trupchun“ konnten zwischen Beginn der 70er-Jahre und 1995 nur 14% der Fluktuationen im Bestand mit Dichte erklärt werden; vor dem schneereichen Winter 1969/70 waren es immerhin noch etwas mehr als die Hälfte. Zwischenartliche Konkurrenz ist also tatsächlich als limitierender Faktor in Betracht zu ziehen. Gleichzeitig bedeutet es aber auch, dass intrinsische dichteabhängige Mechanismen fast keine Rolle spielen: Die Gemspopulation Trupchun ist kaum im eigentlichen Sinn reguliert.

Inter- und intraspezifische Konkurrenz sind gerade bei alpinen Populationen kaum die alleinigen bestandesbeeinflussenden Faktoren. Zahlreiche Fallwildrapporte belegen, dass der Winter die kritische Phase im Leben der Gemen ist. Hofmann (1978) hat gezeigt, dass gerade Jungtiere in dieser Zeit sehr knapp am Limit leben. Die natürliche Selektion greift, wenn tiefer Schnee Qualität und Quantität der Nahrungsgrundlage schmälert, wenn Wind und Kälte den Körpern Wärme entziehen, wenn die Kosten für das Überleben steigen und gleichzeitig die Energiezufuhr rationiert ist (Geist 1971). Als kritischer Faktor hat sich nicht die absolute Schneemenge beziehungsweise die Schneelagendauer erwiesen, sondern die Summe der **Neuschneehöhen** (Schröder 1971). Schnee kann sich setzen, kann weggescharrt oder an windexponierten Flanken verfrachtet werden, sofern genügend Zeit zur Verfügung steht. Neuschnee hingegen begräbt ausgeaperte Stellen wieder unter sich, macht Fortbewegung und Futtersuche zu substanzzehrenden Belastungsproben. Dass nur die Anzahl Böcke des Raumes „Trupchun“ die diesbezüglichen Winterbedingungen widerspiegeln, entspricht daher nur teilweise den Erwartungen. Es korrespondiert jedoch mit einem Resultat aus den italienischen Alpen: Eine dortige Gemspopulation zeigte keinerlei Wechselwirkung zwischen demographischen Parametern und Schneedecke (Capurro et al. 1997). Zählt man das Engadin zum südlichen Teil des Alpenbogens beziehungsweise zum östlichen inneralpinen Trockenraum, könnte als Erklärung ebenfalls das etwas mildere und meist schneeärmere Klima als auf der Alpennordseite angeführt werden.

Dass die einzige signifikante Korrelation zwischen Neuschneesumme und nachfolgender Anzahl Individuen allerdings gerade bei Böcken auftrat, ist weniger erstaunlich. Kurz vor Wintereinbruch setzen manche Böcke ihr ganzes Fettdepot aufs Spiel, büßen mitunter bis zu 40% ihres Herbstgewichts ein: Der Brunftbetrieb der Gemen ist ausgesprochen schlecht an die Gebirgsregion, an den Bergwinter angepasst (Meile 1986). Abgebrunfete Rothirsche können sich aufgrund des früheren Brunfttermins vor dem definitiven Einschneien nochmals erholen; Steinböcke praktizieren eine sehr sparsame Brunft, den Gemen aber wird womöglich ein „Relikt aus ihrer asiatischen Urheimat“ mit weniger Winterniederschlägen zum Verhängnis. Interspezifische Konkurrenz mag im Raum „Trupchun“ Wirkung zeigen; zumindest auf Gemböcke dürfte aber die Winterhärte den entscheidenderen Einfluss ausüben.

Die erhöhte Anfälligkeit der männlichen Tiere gegenüber der physischen Umwelt führt zwangsläufig zu einem **Geschlechterverhältnis** zugunsten der weiblichen Tiere, was seinerseits ein steuerndes Element in der Populationsdynamik darstellt. Bei Männchen polygyner Arten induziert die sexuelle Selektion eine energetisch kritische Phase während und nach der Brunft – mit der Konsequenz, dass sie im Anschluss der natürlichen Selektion den besseren Nährboden bieten als die Weibchen (Clutton-Brock et al. 1982). Je stärker das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben ist, desto schonungsloser werden die Böcke in Mitleidenschaft gezogen. Sind genügend sozial reife Böcke zu-

gegen, verläuft die Gemsbrunft unauffällig und schnell. Dadurch bekommen einerseits die brünftigen Männchen keine übermässigen Strapazen zugefügt, andererseits auch die jungen Tiere, die den Brunftbetrieb den alten überlassen können (Meile 1986). Ist es erst einmal in Schräglage geraten, wird es deshalb immer schwieriger, das Geschlechterverhältnis wieder ins Lot zu bringen. Vor diesem Hintergrund verdient der Anstieg des Bockanteils im Gebiet „Trupchun“ spezielle Beachtung. Es ist denkbar, dass dies als Zeichen einer generellen Konditionssteigerung der gesamten Population gedeutet werden darf: Sei es dank der tendenziell etwas milderen Winter in jüngster Vergangenheit, sei es als Folge des selektiven Reduktionsabschlusses von Rothirschen im Jahre 1972 (Buchli 1973), sei es aus erst noch zu entdeckenden Gründen.

Die festgestellten Geschlechterverhältnisse von 1:2 im Raum „Il Fuorn“ respektive 1:1.8 im Gebiet „Trupchun“ lassen sich widerspruchlos in die Literaturangaben einreihen. Im Hochschwab (Zentral-österreich) stehen oder standen sich Böcke und Geissen im Verhältnis 1:1.3 gegenüber (Schröder 1971), im französischen Jura 1:1.4 (Berlie 1997), in Navarre (Pyrenäen; *Rupicapra pyrenaica*) 1:1.82 (Garin und Herrero 1997), im Augstmatthorngebiet (Kanton Bern) 1:1.8-2 (Krämer 1969). Die erhöhte Mortalität der Böcke mag eine Ursache für das von 1:1 abweichende Verhältnis der Geschlechter in den Populationen sein. Verstärkend könnten sich verschiedenartige Raumnutzung und unterschiedliches Verhalten (dadurch ungleiche Sichtbarkeit), Trophäenjagd (beide untersuchten Populationen nutzen Zonen ausserhalb der Parkgrenzen; die Böcke vermutlich intensiver als Geissen wegen höherer dispersal-Raten (Loison et al. 1999)) oder ein Ungleichgewicht bereits in den Geburtsraten auswirken. Bei Rothirschen ist nachgewiesen worden, dass über der „carrying capacity“ der Anteil männlicher Neugeborener mit zunehmender Populationsdichte sinkt (Kruuk et al. 1999). Nahrungsengpässe während der Tragzeit führen eher zu Resorption männlicher als weiblicher Föten. Selektiv ist es von Vorteil, die mütterlichen Investitionen dort zurückzuziehen, wo weniger Aussicht auf Reproduktionserfolg der Nachkommen besteht (Trivers und Willard 1973). Weibchen finden bei einer polygynen Spezies auch bei schwacher Konstitution fast immer einen Partner – im Gegensatz zu den Männchen. Vielleicht ist hinaufgesetzte pränatale Mortalität auch der Preis, den die Männchen dimorpher Arten für eine höhere embryonale Wachstumsrate bezahlen müssen (Kruuk et al. 1999).

Haben Geissen erst einmal das Kitz- und das Jährlingsjahr überstanden, stehen ihre Chancen, bis zum darauffolgenden Jahr zu überleben, relativ gut. Das zeigen **Überlebensraten** zwischen 0.78 und 0.94, gefunden bei Populationen der verschiedensten Entwicklungsphasen (Schröder 1971, Allaine et al. 1991, Loison und Gaillard 1994). Mit 0.88 bilden die Gemsen des Ofenpassgebietes keine Ausnahme. Ab welchem Zeitpunkt und wie steil die Überlebenskurve für ein Adulttier beider Geschlechter mit fortschreitendem Alter absinkt, ist eine Funktion des mittleren konditionellen Zustandes in der Gesamtpopulation: Die zu erwartende Lebensdauer verhält sich bei Huftieren umgekehrt proportional zu Konstitution und Kondition der Individuen (Nievergelt 1966a, Geist 1971). Eine hektische Biographie, ein hohes Tempo der physiologischen Lebensvorgänge dank guter Umweltbedingungen, verlangt Konzessionen an die Lebenserwartung. 1998 konnte in der Val dal Botsch eine Gemsgeiss von 20 Jahren beobachtet werden. Dies entspricht exakt dem Höchstalter, welches für Gemsen angegeben wird (Pachlatko 1998). Vielleicht ist dies ein Hinweis darauf, dass sich die Population „Val dal Botsch“ an den Grenzen der „carrying capacity“ bewegt.

Verläuft die physiologische Entwicklung aufgrund beeinträchtigter Konstitution mit Verzögerung, verlangsamt sich nicht nur die Seneszenz (setzt dafür schon relativ zeitig ein), sondern wird auch die Fortpflanzungsreife erst zu einem späteren Zeitpunkt erreicht (Schröder 1971). Die **Fertilitätsrate** der Population fällt entsprechend niedrig aus. Sind die Lebensbedingungen im Winter des ersten Lebensjahres vorbehaltlos günstig, kann sich ein weibliches Tier bereits mit ca. 18 Monaten erstmals fortpflanzen (Knaus 1960). In Gefangenschaft und in Populationen mit konditionell geschwächten Tieren ist es dagegen nicht unüblich, dass Gemsgeissen frühestens mit 48 Monaten ihr erstes Kitz setzen. Allgemein sind Zwillingsgeburten äusserst selten und kommen praktisch nur in frisch gegründeten Kolonien vor (Krämer 1969). Weitaus häufiger kann es geschehen, dass in stabilen Populationen manche Geiss gelegentlich ein Jahr mit der Reproduktion aussetzt. Wie sich anhand der markierten Tiere ersehen lässt, trifft diese Situation auch für den Schweizerischen Nationalpark zu. Vermutlich ist es kein Zufall, dass die nicht führenden Geissen entweder sehr jung oder eher fortgeschrittenen Alters sind.

Mehrere Untersuchungen sprechen dafür, dass die Fertilitätsrate (Anzahl Kitze / Anzahl Geissen) adulter, also mindestens zweijähriger Weibchen bei Überschreiten der Kapazitätsgrenzen eines Habitats von dichteunabhängig zu umgekehrt proportional dichteabhängig kippt (Allaine et al. 1990, Capurro et al. 1997). In ultimer Weise limitieren jedoch auch im zweiten Fall Wetterfaktoren die Geburtenzahl. Gestaltet sich der Sommer als wenig förderlich für die Vegetation, senkt geringe Kondition der Geissen zur Brunftzeit bereits deren Fekunditätsrate (Meile 1986), noch bevor tiefe Temperaturen und intensive Niederschläge während der Trächtigkeit zu Resorption der Embryonen führen können (Clarke und Frampton 1991).

Drei Komponenten bestimmen demzufolge die Fertilitätsrate einer Gemspopulation: Der Zeitpunkt, zu welchem die Weibchen die Fortpflanzungsreife erreichen, das Verhältnis von Lebensdauer zu Anzahl reproduktiver Jahre, die Fekundität der einzelnen Altersklassen inklusive des pränatalen Überlebens der Jungtiere. Entsprechend gross sind die Abweichungen, die zwischen Raten verschiedener Populationen oder zwischen Raten gleicher Populationen, aber verschiedener Jahre festgestellt worden sind. Sie reichen von 0.64 (Krämer 1969, Hofmann 1978), über 0.85 (Allaine et al. 1990) in europäischen bis hin zu 1.00 in neuseeländischen Gemsvorkommen (Clarke und Frampton 1991). Es ist unwahrscheinlich, dass lediglich methodische Unterschiede in der Datenaufnahme für die tiefen Kitzraten in den Populationen „Val dal Botsch“ und „Trupchun“ verantwortlich gemacht werden können, auch wenn beispielsweise die Wahl des Zeitpunkts die erfassbare Kitzmenge sehr stark zu beeinflussen vermag (vgl. Abb. 4.3, Seite 30). Viel wahrscheinlicher ist eine im Mittel vergleichsweise geringe Kondition der Nationalparkgemsen. Dies kann in einem unbejagten Raum erwartet werden, da sich die Bestände selbst regulieren. In der ebenfalls unbejagten und sich selbst regulierenden Gemspopulation in der Region des Monte Generoso wurden ähnlich tiefe Kitzraten, nämlich 0.3 bis 0.5, festgestellt; vor dem Jagdverbot hatten sie noch durchschnittlich 0.7 betragen (Boschi et al. 1998). Umso erstaunlicher ist, dass während des Untersuchungsjahres in der Val Trupchun eine zweijährige, bereits führende Geiss neu markiert werden konnte. Vielleicht ist dies ein Hinweis auf erhebliche Unterschiede in der Kondition der Individuen.

Trotz tiefer Fertilitätsraten (Kitze / Geissen) fallen die **Reproduktionsraten** (Kitze / Total) der beiden Populationen aufgrund des geringen Bockanteils im Vergleich mit andern Gemsbeständen nicht ab (Berlie 1997). Die in der Tendenz im langjährigen Mittel leicht geringere Fertilität der Gemen im Raum „Trupchun“ (vgl. Seite 29) ist möglicherweise ein Effekt eines systematischen Fehlers. Das Gebiet „Trupchun“ charakterisiert sich im Vergleich mit den Vals dal Botsch und Plavna durch eine viel stärker strukturierte Geländeoberfläche. Ein ganzes Seitental, die Val Mela, ist nur im vordersten Bereich direkt vom Haupttal aus einsichtig, von wo aus die Huftierzählungen erfolgen. Während beinahe auf der ganzen Tallänge – sofern man sich an die markierten Wege hält – in erhöhten Regionen nach Tieren Ausschau gehalten werden muss, können in den Vals dal Botsch und Plavna weite Passagen aus ebener bis sogar leicht angehobener Position überblickt werden. Die Möglichkeiten, sich neugierigen Blicken von Touristen, aber auch Parkwächtern zu entziehen, sind im Gebiet „Trupchun“ vielfältiger. Es ist zu erwarten, dass vor allem führende Geissen die Nähe zu schutzbietenden Felsen suchen und schwer zugängliches, ungestörtes Terrain bevorzugen (Schröder 1971). Falls ein solches Verhalten trotz dem allgemeinen Weggebot für Touristen auch hier zutrifft, würde das erfassbare Verhältnis von führenden zu nicht führenden Geissen zugunsten der nicht führenden verfälscht und es resultierte eine tiefere Fertilitätsrate im Raum „Trupchun“.

Entgegen der allgemeinen Tendenz sind im Untersuchungsjahr jedoch in der Ofenpassregion vergleichsweise weniger Kitze gezählt worden, wie auch der Verlauf der beiden Reproduktionskurven zeigt. Die Geissen des Gebiets „Val dal Botsch“ haben aber nicht nur zu einem geringeren Anteil ein Kitz geführt, sondern sie haben ihren Nachwuchs im Mittel auch erst später gesetzt. Noch anfangs August, damit zwei Monate nach der üblichen Setzzeit, musste ich eine bislang als nicht führend eingestufte Geiss umklassieren (Nr. 134). Es scheint, dass die „Val dal Botsch“-Geissen empfindlicher auf den ausgedehnten und schneereichen Winter 98/99 reagiert haben – vielleicht eine Folge der höheren Populationsdichte. Steht das Setzdatum der Gemen – wie beim Alpensteinbock (Nievergelt 1966b) – in direktem Bezug zur Energie, die pro Zeiteinheit ins embryonale Wachstum investiert werden kann, lässt sich daraus ein brauchbarer Hinweis auf den konditionellen Zustand eines Tieres und dessen Population gewinnen. Individuelle Veranlagungen dürfen dabei jedoch nicht ausser acht gelassen werden: Schon 1997 hat Nr. 134 als letzte der markierten Geissen Nachwuchs bekommen – allerdings einen ganzen Monat früher als 1999 (Boschi 1999). Das spricht für einen zusätzlichen genetischen Einfluss.

Bereits wenige Wochen, nachdem die letzten Kitznachzügler in der Val dal Botsch erschienen waren, nahm ein signifikanter **Kitzrückgang** seinen Anfang. Ende September erlebte das Engadin einen ersten Wintereinbruch – für manche Kitze im Anschluss an einen regnerischen Sommer offensichtlich eine tödliche Wetterkonstellation. Schnee zu einem Zeitpunkt, in dem sich die Jungtiere noch in starkem Wachstum befinden, und in dem sie ausserdem nach einem meteorologisch ungünstigen Sommer kaum auf Reserven zurückgreifen können, gilt als Ursache epidemieartiger Ausbreitung von Lungenentzündung unter den Kitzen (Clarke und Frampton 1991). Zu den Geissen, die Ende September / Anfang Oktober den Verlust ihres Kitzes hinnehmen mussten, gehörten auch zwei markierte Tiere: Nr. 150 und Nr. 147. Beim Kitz von Nr. 150 konnte ich das Geschehen direkt miterleben. Dazu die Tagebucheinträge:

- 27.9.99 Die Gruppe zieht weiter, ein Kitz bleibt liegen. Eventuell ist es das Kitz von Madrisa (Nr. 150).
- 28.9.99 Das Kitz von Madrisa versucht aufzustehen, torkelt, fällt mehrmals um, kullert den Hang hinunter. Die Mutter springt hinterher. Um 17:45Uhr legt es den Kopf lange zur Seite. Madrisa tippt es an. Das Kitz zuckt mit einem Hinterlauf, Madrisa macht einen Sprung zur Seite. Sie bleibt äsend in der Nähe ihres liegenden Kitzes.
- 29.9.99 Das Kitz von Madrisa ist tot. Sie liegt alleine daneben. Können Gemsen trauern?
- 30.9.99 Madrisa ist immer noch in der Nähe ihres toten Kitzes, sie zieht allerdings schon grössere Kreise. Hält Ausschau nach Artgenossen, geht aber nicht hin. Abends liegt sie in strömendem Regen wieder neben ihrem Kitz.
- 1.10.99 Morgens ist eine Gruppe bei Madrisa und ihrem Kitz. Es liegt Schnee. Rund ums tote Kitz sind Scharrspuren. Gegen Mittag zieht die Gruppe hangaufwärts, Madrisa folgt ihnen. Nach 2½ Tagen verlässt sie ihr Kitz, vielleicht hat sie der liegende Schnee auf dem toten Körper überzeugt. Am Nachmittag führt sie einen Teil der Gruppe allerdings wieder zurück zu ihrem Kitz.
- 13.10.99 Madrisa schliesst sich vermehrt den nicht führenden Geissen an.

Der abrupte Wetterwechsel brachte viele Jungtiere an die Grenzen ihrer Widerstandskraft, manche sogar darüber hinaus. Natürliche, nicht unfallbedingte Mortalität steht immer in enger Verbindung mit der Kondition eines Lebewesens und damit letztlich mit dessen Versorgungslage bezüglich Nahrungsressourcen respektive Energie. Schon kurz nach der Geburt beginnen Kitze ihren Speisezettel mit fester Nahrung zu ergänzen (Pépin et al. 1991), werden aber gewöhnlich bis Ende November gesäugt (Pachlatko 1998). Der Übergang von Muttermilch zu Pflanzen als Energiequelle ist zwar fliessend, doch beginnt ab August ein Forcieren seitens der Geissen zugunsten der Vegetation. Die Kitze werden immer seltener gesäugt, die Dauer eines **Säugevorganges** nimmt laufend ab, die Versuche der Jungtiere, Milch zu bekommen, steigen sprunghaft an, werden gleichzeitig aber stets erfolgloser. Während das Kind bestrebt ist, so viel Unterstützung wie möglich zu erhalten, liegt es im Interesse der Mutter, die Kosten für ihren momentanen Nachwuchs auf das Nötigste zu reduzieren, um ihren zukünftigen Reproduktionserfolg nicht zu gefährden (Konflikt zwischen Mutter und Kind bezüglich Elterninvestment, Trivers 1985). Bezeichnend ist, dass es immer die Geissen und nicht die Kitze waren, die das Säugen beendet haben.

Im Oktober schienen die Kitze die Abwehrhaltung ihrer Mütter allmählich zu akzeptieren und verringerten ihre Bemühungen, gesäugt zu werden; entsprechend waren die selteneren Versuche wieder etwas erfolgreicher. Dieselbe Rückläufigkeit der unternommenen Anstrengungen stellte sich auch in einer Population am Augstmatthorn heraus (Ruckstuhl und Ingold 1994). Ebenfalls identisch sind Resultate zur kontinuierlichen Abnahme der Dauer eines einzelnen Säugevorganges. Speziell erwähnenswert scheint mir in diesem Zusammenhang, dass am Augstmatthorn ab November das Säugen gänzlich eingestellt wurde, in der Val dal Botsch hingegen eine nicht führende Geiss (Nr. 132) beobachtet werden konnte, die noch bis Mitte August ihren weiblichen Jährling (Nr. 49) gelegentlich saugen liess.

Im Normalfall steht das Entwöhnen am Anfang des Winters, zu Beginn der schwersten Zeit für die Kitze. Kälte und Wind beeinträchtigen die Tiere umso stärker, je schlechter ihre Energiebilanz, je grö-

ser ihr Oberflächen/Volumen-Verhältnis ist (Geist 1971). Die Kitze, klein und mit geringen Energiereserven versehen, laufen verglichen mit den andern Sozialklassen am ehesten Gefahr, an Unterkühlung (Hypothermie) zu leiden. Hoher Schnee treibt die Gamsen auf engem Raum zusammen, verhilft intraspezifischer Konkurrenz zu neuem Aufschwung und fördert damit sozialen Stress unter den Tieren. Fortbewegung, sei es um Konflikten aus dem Weg zu gehen, sei es um Nahrung zu suchen, wird vor allem für den jüngsten Nachwuchs zur Belastung (Meile 1986). Das **Überleben während des ersten Winters** korreliert mit dem konditionellen Zustand der Individuen und dem Druck einzelner Wetterfaktoren (Geist 1971). Grosse Variabilität zwischen und innerhalb von Populationen sowie über die Jahre ist deshalb zu erwarten: Rund um La Dôle liegen die Überlebensraten der Gamskitze in einem Bereich von 0 bis 0.83 (Berlie 1997), in den Pyrenäen schwanken sie zwischen 0.5 und 0.9 (Garin und Herrero 1997). Es sind die einzigen mir bekannten Werte, die wenigstens annähernd die extrem hohen Werte aus dem Gebiet „Trupchun“ erreichen. Auch wenn nachweislich sogar ein verwaistes Kitz den Winter 98/99 überstanden hat, glaube ich, dass gewisse Zweifel am Resultat von 0.92 angebracht sind. Unterschiedliche Zeitpunkte der jährlichen Bestandeszählungen kombiniert mit geringfügig variablen Setzperioden können zu systematischen Fehlern führen (vgl. Abb. 4.3, Seite 30). Aber selbst eine nach unten korrigierte Überlebensrate würde im Vergleich mit dem Wert aus „Il Furorn“ wahrscheinlich immer noch eine bessere Kondition der „Trupchun“-Gamsen anzeigen – vorausgesetzt, die Wetterbedingungen waren im Winter 98/99 in der Val dal Botsch nicht wesentlich lebensfeindlicher als in der Val Trupchun.

Zustand und Wechsel des Fells sind sensible Indikatoren für die körperliche Verfassung eines Tieres. Ein dichtes Fell schützt nicht nur besser vor Nässe und Kälte, es zeigt damit auch einen guten konditionellen Zustand des Tieres an. Dasselbe gilt für einen frühen Zeitpunkt des Fellwechsels (Geist 1971). Aufgrund von Parkwächterangaben lässt sich festhalten, dass im Jahr 1999 die „Trupchun“-Gamsen im Mittel früher als die „Val dal Botsch“-Gamsen zum Winterfell gewechselt haben. Für die „Trupchun“-Tiere ist dies ein Zeichen besserer Ernährungsbedingungen während des Sommers und besserer Kondition. Beobachtungen an markierten Gamsen in der „Val dal Botsch“-Population weisen daneben auf individuelle Unterschiede im konditionellen Zustand der Tiere hin. Die beiden ältesten markierten Geissen der „Val dal Botsch“-Population, Nr. 43 und Nr. 133 (beide nicht führend) haben sehr spät vom Winter- zum Sommerfell gewechselt. Dasselbe gilt für Nr. 134, Mutter eines erst im August gesetzten Kitzes. Die nicht führende Geiss Nr. 132 und ihr Jährling, Nr. 49, haben hingegen bereits auffallend früh das Sommerfell getragen – Folge und indirekter Grund des langen Säugens? Dies, nicht aber die erstgenannte Beobachtung, stimmt mit einem Resultat überein, wonach führende Geissen erst nach den nicht führenden zum Sommerfell übergehen (Pérez-Barbería und Nores 1996). Den Wechsel zum Winterfell hat als letzte der markierten Geissen Nr. 150 vollzogen, eine der Geissen also, die noch vor Winterbeginn ihr Kitz verloren hatten.

Fazit und Bezug zum Modell

Die Befunde: Durch die Winterhärte beeinflusste Bestandesschwankungen, vergleichsweise höhere Mortalität der Böcke und Jungtiere, höhere Dichte, knappere Nahrungsressourcen und konditionell schwächere Tiere im Gebiet „Val dal Botsch“ verglichen mit dem Raum „Trupchun“ ergeben keinen Widerspruch zu den auf den Ebenen C und D des Modells postulierten Mechanismen.

5 Die Standortwahl: Ebene B

5.1 Einfluss des Wetters auf die Standortwahl

In Gebirgsregionen übt das Wetter entscheidenden Einfluss auf das tägliche Leben der Alpenbewohner aus. Als unmittelbarste Reaktionen auf kurzfristige Wetterveränderungen bieten sich Verhaltens- oder Standortwechsel oder eine Kombination von beiden an. Vertikale, manchmal auch horizontale Verschiebungen der Gemen konnten nicht selten mit unmittelbar bevorstehenden Wetterstürzen in Zusammenhang gebracht werden. Berechnet man zu den Standorttypen „Legföhren“, „WWR“ (Wiesen, Weiden, Rasen), „Schutt“ und „Fels“ die Durchschnittswerte einzelner Wetterkomponenten, wie sie sich bei Nutzung des entsprechenden Standorts durch Gemen haben messen lassen, so zeichnen sich klar ersichtliche Trends ab (Tab. 5.1). Ordnet man die Aufenthaltsorte nach ihrem wahrscheinlichsten Vorkommen entlang eines relativen Höhengradienten, wurden höhere Lagen umso mehr bevorzugt, je länger die Sonne schien und je stärker sowohl die effektive (Maximaltemperatur) als auch die fühlbare (Windchill) Temperatur anstiegen. Dagegen trieben Regen und Schneefall die Tiere vermehrt in niedrigere Zonen ihres Habitats. Tiefe Temperaturen (Minimaltemperatur) beeinflussten die Standortwahl kaum.

Tab. 5.1 Durchschnittliche Wetterbedingungen beim Aufsuchen verschiedener Standorttypen durch Gemesgruppen. Sonne: Sonnenscheindauer pro Tag. TMax: Tagesmaximaltemperatur. TMin: Tagesminimaltemperatur. N: 12-stündiger Niederschlag, gefallen von 07 – 19 Uhr. Windchill: Windchilltemperatur, basierend auf Lufttemperatur- und Windstärkemessungen von 07, 13 oder 19 Uhr.

Standort	Sonne [hd ¹]	TMax [°C]	TMin [°C]	Windchill [°C]	N [mmd ^{1/2}]	n
Legföhren	2.45	11.77	2.08	12.51	1.66	86
WWR	3.64	13.57	2.49	14.78	1.51	1440
Schutt	5.00	15.41	2.55	15.14	0.70	467
Fels	6.28	16.65	2.24	16.02	0.22	47

Sämtliche Wettervariablen stehen miteinander in mehr oder weniger enger Beziehung. Dies mag ein Grund sein, weshalb mit TMax eine einzige erklärende Variable dazu ausreicht, 80% der registrierten Beobachtungen den vier übergeordneten Standorttypen korrekt zuzuordnen (Diskriminanzanalyse, $r = 0.959$, $df = 3$, $\chi^2 = 16.423$, $p < 0.01$). Die Standortwahl der Gemen erfolgte in starker Abhängigkeit von der Maximaltemperatur eines Tages (ACTUS, $df = 12$, $\chi^2 = 166.348$, $p \ll 0.01$). Wie Abb. 5.1 zeigt, wurden Fels und Schutt bei geringer Wärme signifikant seltener aufgesucht (ACTUS, $p < 0.05$ bzw. $p \ll 0.01$), bei hohen Temperaturen dafür signifikant häufiger (ACTUS, $p \ll 0.01$ bzw. $p < 0.05$). Legföhrenbestände und flächendeckende alpine Rasen (WWR1) wurden dagegen mit exakt umgekehrten Vorzeichen behandelt: An warmen Tagen wurden sie signifikant seltener (ACTUS, $p < 0.05$), an kalten signifikant häufiger genutzt (ACTUS, $p \ll 0.01$).

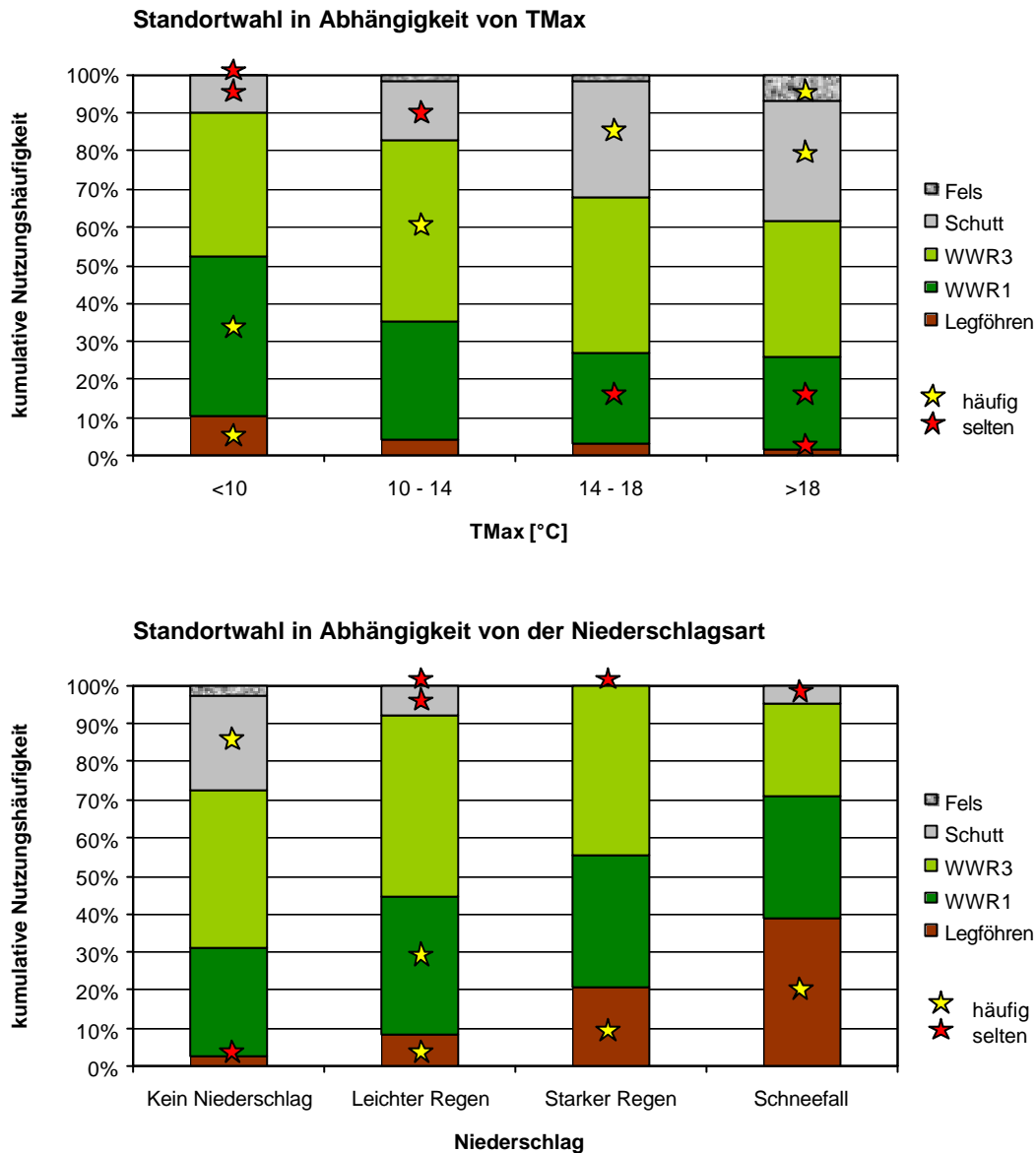


Abb. 5.1 Standortwahl der Gemsen in Abhängigkeit von der Maximaltemperatur eines Tages respektive der Niederschlagsart. n [TMax] = 289, 645, 829, 277; n [Niederschlagsart] = 1830, 140, 29, 41. Sterne kennzeichnen Resultate, die nicht zufällig sein können. Gelbe Sterne weisen auf signifikant häufigere, rote auf signifikant seltenere Nutzung des entsprechenden Standorts hin. WWR1: Wiesen / Weiden / Rasen mit < 10% Fels oder Schuttflächen; WWR3: Wiesen / Weiden / Rasen mit 10 – 30% Fels oder Schuttflächen.

Die Niederschlagsmenge scheint die Standortwahl der Gemsen ebenfalls deutlich zu beeinflussen. Doch nur in 45.5% der Fälle stimmten die daraus berechneten Prognosen bezüglich Standortwahl mit der Vorhersage aufgrund der Maximaltemperatur überein (Diskriminanzanalyse). Deshalb wählte ich als Niederschlagsvariable neben der Quantität auch die im Feld protokollierte Qualität des Niederschlags und stellte sie der Standortwahl gegenüber (Abb. 5.1). Die dabei erhaltene statistische Beziehung ist hochsignifikant (ACTUS, $df = 12$, $\chi^2 = 192.852$, $p \ll 0.01$). An trockenen Tagen blieben die Gemsen den Legföhren fern, waren statt dessen häufiger als üblich in Geröllfeldern anzutreffen (ACTUS, $p < 0.05$). Bei leichtem Regen scheuten sie dagegen Fels und Schuttflächen (ACTUS, $p < 0.05$ bzw. $p \ll 0.01$), durchstreiften nun den Legföhrengürtel und weilten vermehrt auf kaum von Steinen durchsetzten alpinen Rasen (ACTUS, $p < 0.05$). Auch starker Regen und Schneefall vermochten die

Gemsen aus Schuttfächern (ACTUS, $p \ll 0.01$ bzw. $p < 0.05$) überdurchschnittlich oft in den Bereich nahe der Waldgrenze zu treiben (ACTUS, $p < 0.05$ bzw. $p \ll 0.01$).

Unterwegs zu den Beobachtungspunkten durchquerte ich den Legföhrenbereich, was sich als sehr günstige Gelegenheit erwies, die dortige Situation betreffend räumlichem Verteilungsmuster der Tiere zusätzlich aus unmittelbarer Nähe zu beurteilen. Auch diese Daten führten zum Ergebnis, dass sich die Gemsen bei Maximaltemperaturen unter 10°C und bei Schneefall signifikant häufiger im Umkreis der Legföhren bewegten (ACTUS, $p < 0.05$), dass sie ihnen bei Maximaltemperaturen über 18°C aber fernblieben (ACTUS, $p < 0.05$).

5.2 Einfluss der Jahreszeit und individuelle Unterschiede in der Standortwahl

Erst im Juli waren die markierten Gemsen im Raum „Val dal Botsch“ vollzählig aus ihren Winter- in die Sommereinstände zurückgekehrt. Bock Nr. 196 konnte ich beispielsweise am 11. Juni noch ausgangs Val dal Botsch beobachten; am 14. Juni hatte er sein Sommerquartier auf Margunet bezogen, etwa 500m höher gelegen. Bock Nr. 107 dagegen war schon an meinem ersten Feldtag, dem 1. Juni, in seinem Sommerstreifgebiet anzutreffen. Im Zeitpunkt der Migration wie auch in der Standortwahl sind individuelle Unterschiede unübersehbar. Die Böcke zeigten dies am deutlichsten: Ihre Nutzungsmuster der Vegetationskategorien wichen nicht nur sehr stark von denjenigen der andern Sozialklassen ab, sondern liessen auch die grössten individuellen Gegensätze erkennen. Abb. 5.2 zeigt die Standortwahl der nach Sozialklassen gruppierten Gemsen. Mittels Diskriminanzanalyse wurde geprüft, inwiefern sich Differenzen zwischen den Sozialklassen abzeichnen. Bei diesem Test wurden die Böcke aufgrund der extremen individuellen Unterschiede nicht einbezogen.

12 der 14 bereits im Sommerquartier anwesenden markierten Geissen und Jährlinge nutzten im Juni die verschiedenen Vegetationsarten in der Weise, dass sich ein sozialklassentypisches Muster herauschälte. Als massgebendes Unterscheidungskriterium für die einzelnen Sozialklassen erwies sich die Intensität, mit welcher alpine Rasen beider Kategorien (WWR1 und WWR3, vgl. Tab. 3.1, Seite 19) begangen wurden (Funktion 1: $r = 0.918$, $df = 6$, $\chi^2 = 24.515$, $p \ll 0.01$; Funktion 2: $r = 0.674$, $df = 2$, $\chi^2 = 6.044$, $p < 0.05$). Führende Geissen verweilten oft auf von Schuttrinnen durchzogenen oder von Felsen flankierten Grasflächen (WWR3). Nicht führende Geissen wählten diesen Standorttyp seltener zugunsten der Legföhrenbestände (Abb. 5.2). Jährlinge beiderlei Geschlechts nutzten alpine Rasen ungefähr im selben Ausmass wie führende Geissen, schwergewichtig jedoch eher die geschlossenen Grasdecken (WWR1). Analog zu den nicht führenden Geissen konnten auch sie regelmässig in Geröllhalden vorgefunden werden. Etwas aus dem Rahmen fällt die Standortwahl der den führenden Geissen zugerechneten Gemse Nr. 134 – zum damaligen Zeitpunkt war sie allerdings noch ohne Kitz (vgl. Abb. 5.2).

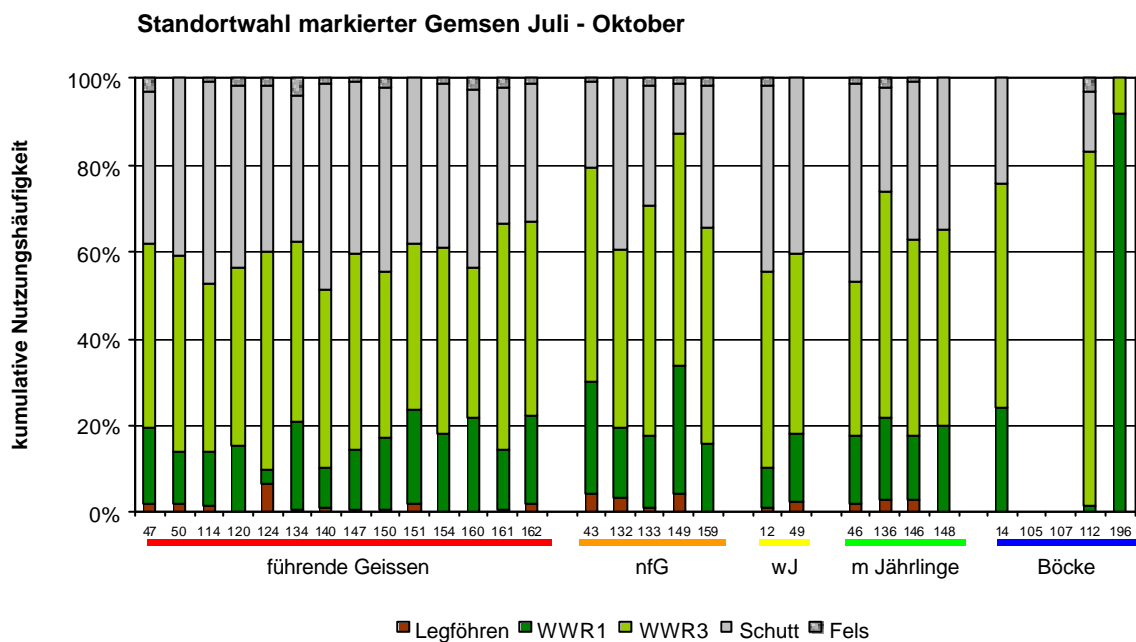
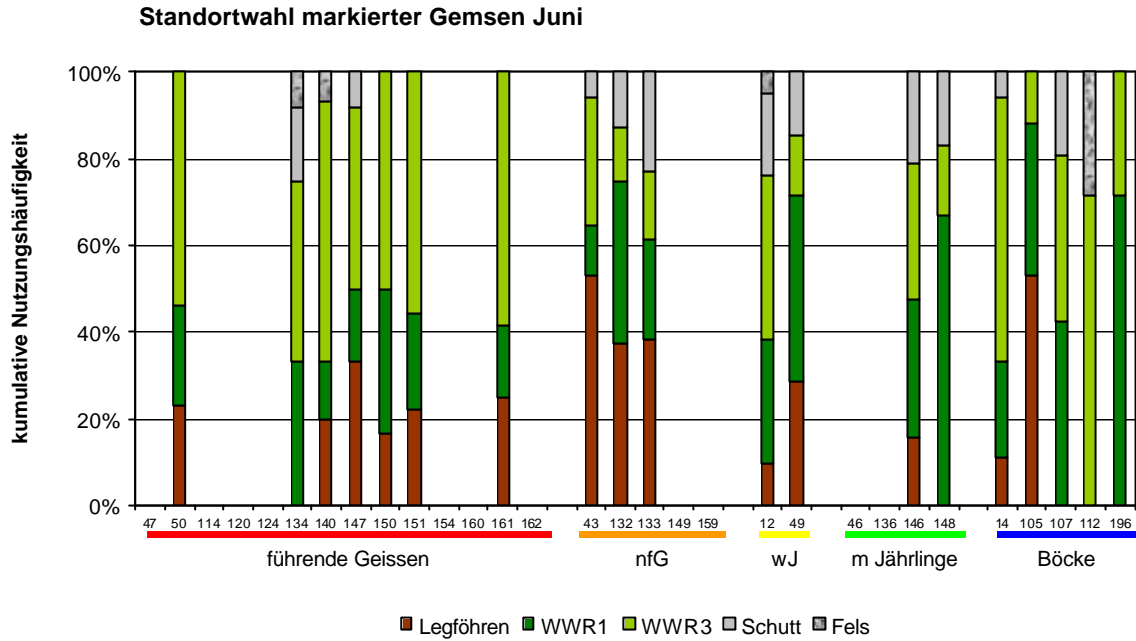


Abb. 5.2 und Abb. 5.3 Standortwahl markierter Gemen in den Monaten Juni beziehungsweise Juli bis Oktober 1999. Unter der x-Achse sind die Nummern der Individuen angegeben: führende Geissen $n = 13$, 12, 15, 12, 6, 9, 12 [Jun]; 108, 150, 122, 110, 60, 128, 76, 133, 144, 105, 77, 83, 140, 103 [Jul-Okt]; nfG nicht führende Geissen $n = 17$, 8, 13 [Jun]; 117, 152, 120, 95, 128 [Jul-Okt]; wJ weibliche Jährlinge $n = 21$, 7 [Jun]; 117, 154 [Jul-Okt]; männliche Jährlinge $n = 19$, 6 [Jun]; 90, 96, 107, 20 [Jul-Okt]; Böcke $n = 18$, 17, 26, 7, 14 [Jun]; 37, 65, 114 [Jul-Okt]. Standorttypen vgl. Abb. 5.1.

Die Raumnutzung zwischen Anfang Juli und Ende Oktober konnte deutlich gegen diejenige im Juni abgegrenzt werden (Abb. 5.3): Nicht nur weitgehend schutfreie Grasmatten (WWR1), sondern auch mit Legföhren bewachsene Bodenflächen verloren als Standorte signifikant an Bedeutung (Wilcoxon, $n = 14$, $p < 0.01$). Dafür verbrachten die Gemen mehr Zeit auf Schutfeldern (Wilcoxon, $n = 14$, $p < 0.01$). Felsregionen und lückenhafte Grasdecken (WWR3) behielten ihren Stellenwert (Wilcoxon, $n = 14$, $p > 0.85$ bzw. $p > 0.15$). Unterscheidungskriterium der Sozialklassen bezüglich Standortwahl

ist nun nicht mehr die Nutzungsintensität der alpinen Rasen, sondern diejenige der Schuttfelder. Die Verlässlichkeit dieses Merkmals ist allerdings wenig zufriedenstellend: Nur 44.0% der markierten Gemsen konnten der korrekten Sozialklasse zugewiesen werden (Diskriminanzanalyse, $r = 0.628$, $df = 3$, $\chi^2 = 10.799$, $p < 0.05$). Es macht den Anschein, dass die Nutzungshäufigkeiten der einzelnen Standortkategorien durch die verschiedenen Individuen nach der Setzzeit wesentlich homogener wurden. Sichtbar ist nur die im Vergleich zu den anderen Sozialklassen durchschnittlich etwas kleinere Aufenthaltswahrscheinlichkeit nicht führender Geissen in Geröllfeldern.

5.3 Einfluss von Jahreszeit und Standort auf die Gruppengröße

Zeitpunkt und Wetter sind Variablen, welche die Standortwahl der Gemsen zumindest mitbestimmen. Doch nicht alle Tiere zeigten zur selben Zeit unter identischen Umweltbedingungen die gleichen Reaktionen. So fiel auf, dass die durchschnittliche Anzahl zu einer Gruppe zusammengeschlossener Gemsen im Lauf der Zeit stark fluktuiert. Ausserdem ergaben sich Unterschiede je nach Standort (Abb. 5.4). Die Effekte von Monat und Standort auf die Gruppengröße sind beide signifikant (ANOVA, $n = 1486$, $df = 4$; Monat: $F = 5.084$, $p < 0.01$; Standort: $F = 4.362$, $p < 0.01$), die Interaktion ist dagegen nicht signifikant (Monat * Standort: $F = 1.407$, $p > 0.1$).

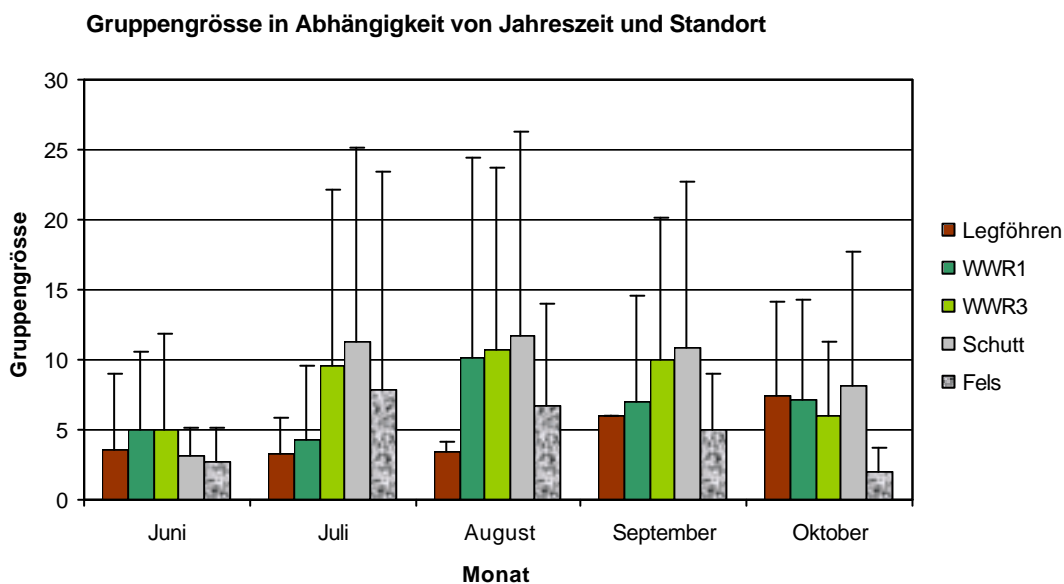


Abb. 5.4 Durchschnittliche Gruppengröße der Gemsen in Abhängigkeit von Monat und Standort. n [Legföhren] = 49, 23, 2, 1, 13; n [WWR1] = 64, 25, 33, 81, 92; n [WWR3] = 93, 123, 111, 185, 133; n [Schutt] = 37, 85, 121, 117, 65; n [Fels] = 7, 8, 3, 12, 3; mit eingezeichneter Standardabweichung.

Zwischen Frühjahr und Ende Sommer nahm die mittlere Gruppengröße kontinuierlich zu. Ob sie danach noch weiter anstieg oder zum Oktober hin wieder leicht abfiel, lässt sich aufgrund der vorliegenden Daten nicht entscheiden. Weder ein positiv linearer noch ein parabolischer Kurvenverlauf der Gruppengröße können ausgeschlossen werden, da beide signifikant sind (Kontrast, linear: $p < 0.01$; quadratisch: $p < 0.01$). Eindeutig ist dafür die Wirkung des Standorts auf die Gruppengröße: Auf Schutt und alpinen Rasen kommen die umfangreicheren, innerhalb der Legföhrenbestände und in Felsgebiet die weniger grossen Gruppen vor (Kontrast, linear: $p > 0.55$; quadratisch: $p < 0.05$).

5.4 Diskussion

Das Problem der Standortwahl stellt sich für alpine Huftierarten zwangsläufig in einer Region, welche sich durch räumlich-zeitliche Heterogenität auszeichnet. Neben zyklischen, meist photoperiodisch ausgelösten Verhaltensänderungen sind auch kurzfristige Reaktionen auf die variable Umwelt notwendig, um eine optimale Habitatnutzung zu gewährleisten (Schröder 1971). Eine wichtige, aber unbeständige Grösse ist ohne Zweifel das Nahrungsangebot. Wo eine Ressource nicht im Überfluss vorhanden ist, muss ihr nachgegangen werden. Im Frühling verlassen die Gamsen ihre Winterstände und ziehen der Schmelzgrenze entlang bergwärts: Sie folgen der rohprotein- und nährstoffreichsten Vegetation des Jahres auf den frisch ausgeaperten alpinen Rasen (Pérez-Barbería et al. 1997). Damit übereinstimmend wurden die Bereiche der Legföhren und flächigen Grasdecken vorwiegend im Juni, seltener in den darauffolgenden Monaten als Standorte gewählt. Auf den tendenziell etwas höher liegenden Schuttfeldern liessen sich die Gamsen dagegen erst im späteren Verlauf des Sommers regelmässig nieder, zu einem Zeitpunkt, wo in tieferen Lagen die Kräuter bereits rar und die Gräser faserig wurden.

Trotz hoher Ansprüche an die Nahrungsqualität ist die Gemse ein Generalist: Sie ist dazu in der Lage, aus den verschiedensten Nahrungsspektren die erforderliche Zusammensetzung an Mineral- und Rohnährstoffen herauszufiltern, daneben aber auch eine zeitweise einseitige Ernährung zu tolerieren (Meile 1985). Die von Bock zu Bock verschiedene Nutzung der Substrattypen belegt ebenfalls, dass die Standortwahl noch weiteren Einflüssen als derjenigen der Nahrungssituation unterliegen muss.

Es kam vor, dass sich das Verteilungsmuster der Gamsen innerhalb weniger Stunden grundlegend veränderte. Dies war zumeist ein untrügliches Zeichen für einen bevorstehenden Wetterumschlag. Unter nasskalten Wetterbedingungen schien die Bedeutung der Nahrung als bestimmender Faktor für die Standortwahl in den Hintergrund zu treten. Regen und Schnee vermochten die Tiere unabhängig von der Jahreszeit talwärts in die Legföhrenbestände zu treiben. Bei Schneefall bleibt der Untergrund und damit das Futter durch die auffangende Wirkung der Föhrennadeln besser zugänglich (Pépin et al. 1997), doch bei Regen muss aus anderen Gründen eine erhöhte Attraktivität der Strauchschicht vorliegen. Für ein mittelgrosses Schaf wurde berechnet, dass im Vergleich zum trockenen Zustand der Wärmeverlust bei feuchter bis nasser Wolle theoretisch um 41 – 96% ansteigt (Parker und Robbins 1985). Bereits bei leichtem Wind wird der Isolationseffekt des Haarkleids zusätzlich herabgesetzt. Moerikofer (1959) bezeichnete unter sämtlichen abkühlenden Faktoren den Wind als entscheidendes Moment. Die Wärmeleitfähigkeit des Fells gilt als lineare Funktion der Windstärke (Campbell et al. 1980) und beträgt im Sommer ausserdem mehr als das Doppelte des Winterwertes. Für weniger robuste Gamsen, insbesondere ältere Tiere und Kitze, könnte es deshalb zwingend sein, in tiefer gelegenen Regionen zwischen Legföhren vor Wind und Wetter Zuflucht zu suchen. Möglicherweise erklärt dies, weshalb sich nicht führende Geissen, oft ältere und konditionell etwas schwächere Tiere, im Juni häufiger im Legföhrengürtel aufhalten als Angehörige anderer Sozialklassen.

Schuttflächen dagegen wurden bei Niederschlag gemieden. Weder stellen sie eine ergiebige Nahrungsquelle dar, noch bieten sie als offene Geländeformen wirksamen Schutz gegen stürmische Bedingungen. Vielfach wurden Geröllhalden lediglich durchquert, um von einer Rasenfläche zur näch-

sten zu wechseln. Passives Verhalten, das heisst liegende Tiere, beobachtete ich auf Schuttflächen extrem selten, an anderen Standorten konnte ich dagegen mehrmals beobachten, wie sich Gamsen bei überraschenden Wolkenbrüchen an Ort niederlegten und bis zum Ende des Starkregens ruhig verharren. Negativer Einfluss abrupter Wetterstürze auf die Aktivität der Gamsen konnte auch für Gamsen im Nordtirol dokumentiert werden (Hamr und Czakert 1986). Passivität möchte ich daher als weiteren Grund anführen, weshalb bei Regen nur vereinzelte Tiere auf Schuttflächen vorzufinden waren.

Tiefe Temperaturen allein bereiten den Gamsen kaum Mühe. Das Aufsuchen geschützter oder weniger exponierter Standorte dürfte energetisch dennoch zweckmässig sein. Gamsen sind stenotherm kälteliebend (Schröder 1971): Nicht niedrige, sondern vielmehr hohe Temperaturen konfrontieren sie mit physiologischen Grenzen. Die Maximaltemperatur eines Tages erwies sich als hochgradig verantwortlich für die Standortwahl der Tiere. Wärme veranlasste die Gamsen, sich in obere Höhenlagen zurückzuziehen: Felsige Gipfelregionen bieten zwar nur spärlichen Pflanzenbewuchs, dafür aber schattige Nischen und kühlere Temperaturen. Neben dem konvektiven Wärmeverlust steht auch die Verdunstung von Wasser via Haut in linearer Beziehung zur Windstärke (Campbell et al. 1980). Wie Clarke (1986) konnte ich Gamsen nie beim Trinken beobachten, was die Vermutung zulässt, dass offensichtlich genügend Feuchtigkeit über die Nahrung aufgenommen und danach auch zurückgehalten werden kann. Die Wahl wenig sonnen- und windexponierter Standorte dürfte dem Wasserhaushalt zugute kommen.

Huftiere besitzen keine echten Schweißdrüsen (Romer und Parsons 1991). Dies hilft ihnen zwar, den Wasserverlust durch Verdunstung möglichst gering zu halten, bedeutet aber auch, dass ihnen „Schwitzen“ als Massnahme zur Thermoregulation nicht möglich ist. Weshalb bei hohem Wärmegrad neben Felsgebiet ausgerechnet Geröllfelder vermehrt aufgesucht wurden, mag daher erstaunen. Durch Sonneneinstrahlung erhitzter Gesteinsschutt ist ein ungünstiger Standort für Kühlung suchende Tiere. Auf Geröllfeldern stellt man jedoch nicht selten kühlende Winde fest, und besonders der in Mulden lang liegende Schnee bietet einen kühlenden Untergrund. Relikte ehemaliger Lawinen waren hauptsächlich zur Mittagszeit in der Tat beliebte Liegeplätze und meist die einzigen Stellen, an denen sich Gamsen auf Schuttflächen stationär verhielten.

Wind, ob kalt, ob warm, brachte überdurchschnittlich viele Tiere dazu, sich in deckungsreicher Umgebung aufzuhalten. Das Streben nach thermischer Behaglichkeit ist eine Erklärung, eine zweite ist möglicherweise Verminderung des Prädationsrisikos: Wind setzt die Fähigkeit herab, über das Witterungsvermögen potentielle Räuber zu lokalisieren (Turner 1980). Ähnliches gilt für Niederschlag und visuelle Feinderkennung. Die einzige zur Feindvermeidungshypothese widersprüchliche Standortwahl, die Nutzung offener Schneefelder bei sommerlicher Wärme und Thermik, könnte dahingehend verstanden werden, dass thermische Behaglichkeit nicht nur gegenüber ausreichender Ernährung, sondern sogar gegenüber minimierter Prädationsgefahr Vorrang genießt.

Ein Hinweis, dass Feindvermeidungsstrategien bei der Standortwahl durchaus mitwirken dürften, zeigt sich während der Setzzeit im Juni in den auftretenden Unterschieden zwischen Sozialklassen und Individuen: Wären Wetter und Nahrung die alleinigen massgebenden Faktoren, dürften kaum derart ausgeprägte Differenzen gefunden werden. Führende Geissen tendieren dazu, sich während der er-

sten Lebenswochen ihrer Kitze mit diesen in schwer zugängliches Gelände abzusondern (Pérez-Barbería und Nores 1994). Dieses Verhalten zeigte sich indirekt auch darin, dass manche führende Geiss frühestens in der zweiten Junihälfte oder gar erst Anfang Juli im offenen und übersichtlichen Teil der Val dal Botsch auftauchte. Sobald Geissen mit Kitz aber regelmässig beobachtet werden konnten, waren sie mehrheitlich auf alpinen Rasen auszumachen und bedeutend weniger als nicht führende Geissen im Umkreis der Legföhren. Dieser direkte Übergang – im Beisein schutzbedürftiger Jungtiere – von stark abgeschirmtem zu offenem Terrain als bevorzugtem Standort könnte Ausdruck erhöhten Nährstoffbedarfs laktierender Weibchen sein in Kombination mit der umgesetzten Erfahrung, dass der Mensch im Schweizerischen Nationalpark dank des gut befolgten Weggebotes keine Gefahr darstellt. Für die Geburt selbst werden jedoch nach wie vor, vermutlich instinktiv, geschützte, obwohl nicht flächendeckend bewachsene Orte aufgesucht. Auch das Beispiel von Gemse Nr. 134 belegt erhöhtes Interesse trächtiger Geissen an felsigem Gelände trotz noch relativ tiefer Temperaturen im Juni.

Jährlinge mit ihrem wachstumsbedingten Nährstoffbedarf neigen dazu, im Frühjahr relativ viel Zeit auf alpinen Rasen zuzubringen. Im Gegensatz zu den führenden Geissen nutzten sie jedoch gehäuft die offenen, kaum von Felsschutt durchsetzten und daher mit Bezug auf Feinde exponierteren Grasflächen. Während der Sommermonate liessen sich die verschiedenen Sozialklassen aufgrund der Habitatnutzung kaum mehr gegeneinander abgrenzen. Einzig die männlichen Tiere blieben in ihren Mustern sehr individuell und daher gut von Angehörigen anderer Klassen unterscheidbar – mit Ausnahme des zweijährigen Bockes Nr. 14. In diesem Alter verhalten sich Böcke noch annähernd gleich wie männliche Jährlinge und schliessen sich bisweilen sogar Geiss-Gruppierungen an (Krämer 1969). Den adulten Böcken hingegen ist – innerhalb eines gewissen Rahmens – der reine Besitz eines Territoriums wahrscheinlich wichtiger als dessen spezifische Zusammensetzung betreffend Vegetationskategorien. Die Standortwahl unterliegt also auch einem Aspekt der sozialen Organisation.

Nicht führende Geissen waren im Laufe des Sommers tendenziell eine Spur seltener als führende Geissen auf Schuttflächen vorzufinden. Dies könnte damit begründet sein, dass kitzlose Geissen einerseits etwas kleinere Streifgebiete aufweisen als führende und deshalb Wechsel zwischen Grünstreifen durch Geröll weniger häufig begehen, andererseits grossen Gemsgruppen, wie sie besonders auf Schneefeldern in Erscheinung getreten sind, nur gelegentlich beiwohnen (Boschi 1999).

Grosse Gemsverbände zeigten sich nicht nur auf Schutthalden, sondern auch auf alpinen Rasen. In Legföhren- und Felsregionen, also in reich strukturiertem und unübersichtlichem Gelände, erreichten Gruppen deutlich geringere Ausmasse. Eine signifikante Korrelation zwischen Habitat und Gruppengrösse konnte ebenso bei der Pyrenäen-Gemse festgestellt werden (Pépin et al. 1997). Verstärktes Assoziieren in offenem Terrain dürfte wohl das Prädationsrisiko herabsetzen. Rudeltieren bietet sich die Möglichkeit, mit einer grösseren Zahl von Augenpaaren aufmerksam zu sein, womit parallel die individuell erforderliche Wachsamkeit gesenkt und mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme verwendet werden kann (Jarman 1974). Gegen die Hypothese, vergleichsweise grössere Gruppen an offenen Standorten seien ein Instrument der Feindvermeidung, spricht allerdings das Resultat einer Studie aus den Abruzzen, wonach die Raubtierdichte keinerlei Einfluss auf das Aggregationsverhalten der Gemsen ausübt (Lovari und Cosentino 1986). Eine viel direktere Erklärung liefert die Überschaubarkeit von

Schuttfächen und alpinen Rasen. Damit Individuen trotz örtlicher Verschiebungen während des Äsens zusammenbleiben können, ist uneingeschränkter Sichtkontakt zwingend (Jarman 1974).

Unmittelbar nach dem Setzen bevorzugten die Geissen mosaikartiges, schwer zugängliches Gelände und liessen nur eine schwache Tendenz zur Aggregation erkennen. Sobald die Kitze aber den adulten Tieren auch in schnellem Lauf zu folgen vermochten (Pérez-Barbería und Nores 1994), wandten sich die Geissen mit Vorliebe nährstoffreichem, aber kaum geschütztem Grasland zu und begannen vermehrt, gegenseitig Anschluss zu suchen. Es ist denkbar, dass sich – im Gegensatz zur räumlichen – hinter der zeitlichen Veränderung der mittleren Rudelgrösse eine Antiprädationsstrategie verbirgt. Zusammenfallend mit dem Wechsel der führenden Geissen in offeneres Gelände findet eine Synchronisation der täglichen Zeitbudgets weiblicher und juveniler Sozialklassen statt: Pépin et al. (1991) stellten fest, dass adulte Geissen vor der Setzzeit einen wesentlich grösseren Teil des Tages für das Äsen einsetzen als Jährlinge, dafür weniger intensiv umherziehen. Nach der Setzzeit gleichen sich die Differenzen aus, und ungefähr übereinstimmende Aktivitätsmuster zwischen Angehörigen verschiedener Sozialklassen schaffen eine der Voraussetzungen für den längerfristigen Zusammenhalt gemischter Gruppen. Die ansteigende Gruppengrösse im Laufe des Sommers wäre damit nicht nur auf die verstärkte Rudelbildung adulter Weibchen (und ihrer Kitze), sondern auch auf erhöhte Beteiligung einjähriger Tiere zurückzuführen.

Zunehmende Gruppengrösse ist allerdings mit wachsender innerartlicher Konkurrenz verbunden und deshalb nur sinnvoll, solange das Kosten/Nutzen-Verhältnis für die einzelnen Tiere mehr als ausgewogen ist (Pérez-Barbería und Nores 1994). Anfangs Vegetationsperiode ist die Qualität des Futters zwar hoch, die Quantität jedoch eher bescheiden. Ausserhalb einer schmalen Schmelzwasserzone in höheren Lagen oder Schneetälchen schwindet in der Folge die Qualität, steigt die Quantität dafür überkompensierend (Pérez-Barbería et al. 1997). Grenzen setzen nun nicht mehr die Nahrungsressourcen, sondern die Aufnahme- und Verdauungsleistung der Gemsen, weshalb Ende Sommer mangels Konkurrenz grössere Gruppen ohne weiteres Bestand haben können.

Fazit und Bezug zum Modell

Auswirkungen des Wetters auf die Standortwahl konnten nachgewiesen werden, ebenso Auswirkungen des gewählten Standorts auf die Gruppengrösse. Dass Nahrungsressourcen und Antiprädationsstrategien die Verteilung der Individuen mitbestimmen, lässt sich aufgrund der gemachten Beobachtungen nicht widerlegen.

6 Die Gruppenstruktur: Ebene B

6.1 Position

Nach der Frage, welche Standorte von den Gemsen aufgesucht werden, soll in diesem Kapitel die Organisation innerhalb der Verbände genauer behandelt werden: Nach der grösserräumigen Orientierung folgt damit die kleinräumige Verteilung. Gemsverbände sind keine festgefügt Komplexe, sondern brechen auseinander, fusionieren, nehmen neue Mitglieder auf, verlieren bisherige aus ihren Reihen – manchmal innert Minuten. Dennoch scheint die Formation einer Gruppe nicht dem reinen Zufall zu gehorchen. So fiel mir schon sehr bald auf, dass Kitze kaum je an der Peripherie eines Verbandes vorgefunden werden. Ob die Analyse bestimmter örtlicher Positionen innerhalb einer Gruppe noch weitere Regelmässigkeiten erkennen lässt, versuchte ich anhand der markierten Jährlinge und Geissen zu erfahren. In Abb. 6.1 ist für jeden Monat dargestellt, in welcher Position – zentral, integriert oder peripher – sich die Vertreter der verschiedenen Sozialklassen befanden. Der methodische Ansatz ist auf Seite 20 beschrieben.

Mittels Diskriminanzanalyse gelang es weder im Juni (Funktion 1: $r = 0.352$, $df = 6$, $\chi^2 = 2.687$, $p > 0.8$; Funktion 2: $r = 0.188$, $df = 2$, $\chi^2 = 0.574$, $p > 0.75$) noch im Juli (Funktion 1: $r = 0.445$, $df = 6$, $\chi^2 = 7.002$, $p > 0.3$; Funktion 2: $r = 0.327$, $df = 2$, $\chi^2 = 2.368$, $p > 0.3$) mit befriedigender Signifikanz, die erfassten Individuen aufgrund ihrer mehrheitlich bezogenen Positionen den entsprechenden Sozialklassen zuzuordnen. Lag die Wahrscheinlichkeit, ein Tier falsch einzustufen, im Juni noch bei 55%, so machten die Misserfolge im Juli wenigstens nicht mehr den Grossteil aus (48%). Insgesamt waren jedoch beide Monate geprägt durch individuelles Positionierungsverhalten der markierten Gemsen. Im August schliesslich vereinheitlichten die Angehörigen gleicher Altersstufe und gleichen Geschlechts ihre Gewohnheiten und konnten dank signifikanter Unterschiede zu 75% der korrekten Sozialklasse zugesprochen werden (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.777$, $df = 6$, $\chi^2 = 22.342$, $p < 0.01$; Funktion 2: $r = 0.417$, $df = 2$, $\chi^2 = 3.820$, $p > 0.1$). Führende Geissen besetzten in einem Verband am häufigsten zentrale Positionen, dagegen hielten sich nicht führende öfters und sogar überwiegend an der Peripherie auf. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass die 1999 zwar kitzlose, aber von ihrem Jährling ständig begleitete Geiss Nr. 132 eindeutig das Positionierungsmuster eines führenden Weibchens aufwies. Sehr selten waren weibliche Jährlinge am Rand einer Gruppe zu beobachten; aber auch in der Mitte verbrachten sie nur unwesentlich mehr Zeit. Ihr Normalmuster lässt ein unauffälliges Integrieren vermuten. Im Vergleich dazu exponierten sich männliche Jährlinge häufiger an peripherer Lage.

Abb. 6.1 (⇐) Positionen (prozentuale Häufigkeit) markierter Geissen und Jährlinge in Gruppen von Juni bis Oktober. n [Jun] = 5 – 19, n [Jul] = 5 – 38, n [Aug] = 10 – 36, n [Sep] = 19 – 47, n [Okt] = 11 – 35.

Im September zeigte die räumliche Gruppenstruktur – zumindest was die Anordnung der verschiedenen Tiere betrifft – kaum grundlegende Veränderungen. Obschon die Auftrennung der Individuen nach Sozialklassen nur zu 58.3% fehlerfrei gelang, konnten die jeweiligen Positionierungen im Mittel doch signifikant auseinandergehalten werden (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.604$, $df = 6$, $\eta^2 = 13.740$, $p < 0.05$; Funktion 2: $r = 0.456$, $df = 2$, $\eta^2 = 4.671$, $p > 0.05$). Die adulten Geissen blieben ihrem hergebrachten Muster, sich in einen Verband einzugliedern, weitgehend treu; nur die einjährigen Tiere rückten etwas vom Augustmuster ab: Während die weiblichen Jährlinge öfters auch in randständigen Positionen zu finden waren, wichen die männlichen Jährlinge entgegengesetzt vermehrt von der Peripherie ins Gruppeninnere zurück. Im Oktober verwischten sich die Positionen zwischen den einzelnen Sozialklassen wieder zusehends, und entsprechend erlaubte das räumliche Verhalten der Tiere innerhalb einer Gruppe nur mehr eine unzuverlässige Klassifikation (32.0% richtige Zuordnung). Wie schon im Juni und Juli ergaben sich zwischen den differenzierten Tierkategorien keine signifikanten Unterschiede (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.531$, $df = 6$, $\eta^2 = 7.529$, $p > 0.25$; Funktion 2: $r = 0.162$, $df = 2$, $\eta^2 = 0.559$, $p > 0.75$).

6.2 Distanz

Zu den grundlegenden Charakterzügen einer Gruppe gehören nicht nur die relativen räumlichen Positionen der einzelnen Individuen, sondern auch die Distanzen zwischen den Tieren. Da die weiblichen Tiere in Gemspopulationen den zahlenmässig bedeutendsten Anteil stellen, prägt ihre Organisation in hohem Masse das Erscheinungsbild einer Gruppe. Abb. 6.2 zeigt die Entfernungen, welche führende und nicht führende Geissen während der Monate Juni bis Oktober zu andern Geissen, Jährlingen oder Kitzen eingehalten haben. Um die Rolle des Kitzes besser einschätzen zu können, differenzierte ich die führenden Geissen zusätzlich nach An- beziehungsweise Abwesenheit ihrer Kitze, wobei abwesend lediglich als „nicht nächster Nachbar“ zu verstehen ist.

Die Abstände der Geissen untereinander liessen im Juni keine Rückschlüsse auf Vorhandensein oder Aufenthaltsort allfälligen Nachwuchses zu (Kruskal-Wallis, $n_{1-3} = 4/16/13$, $\eta^2 = 0.558$, $p > 0.75$). Erst zwischen Juli und September setzten sich nicht führende Geissen ab, distanzierten sich jedoch nur signifikant stärker von andern Weibchen als führende Geissen, sofern diese nicht von ihren Kitzen begleitet wurden (Mann-Whitney U, $n_1 = 59/140/117$, $n_2 = 41/92/83$, $U = 785.5/4231.0/6029.5$, $p < 0.05$). In Gegenwart des Kitzes war über die gesamte Beobachtungsperiode hinweg die mittlere Entfernung einer führenden nicht vom Abstand einer nicht führenden Geiss zur jeweils nächstplatzierten Artgenossin unterscheidbar (Mann-Whitney U, $n_1 = 31/74/161/78$, $n_2 = 41/92/83/44$, $U = 523.5/2842.5/6029.5/1485.0$, $p > 0.05$). Im Oktober wie schon im Juni konnte das Distanzverhalten kitzloser Geissen schliesslich demjenigen führender Weibchen gleichgesetzt werden, selbst wenn sich deren Nachwuchs nicht in unmittelbarer Nähe aufhielt (Mann-Whitney U, $n_1 = 66$, $n_2 = 44$, $U = 1285.0$, $p > 0.3$). Ab August zeigten sich stattdessen signifikante Abweichungen innerhalb der Kategorie der führenden Geissen: Die Distanzen zum nächsten weiblichen Adulttier fielen deutlich

geringer aus, wenn das Kitz gerade anderswo und nicht bei seiner Mutter verweilte (Mann-Whitney U, $n_1 = 74/161/78$, $n_2 = 140/117/66$, $U = 4218.5/6871.0/1884.5$, $p < 0.05$).

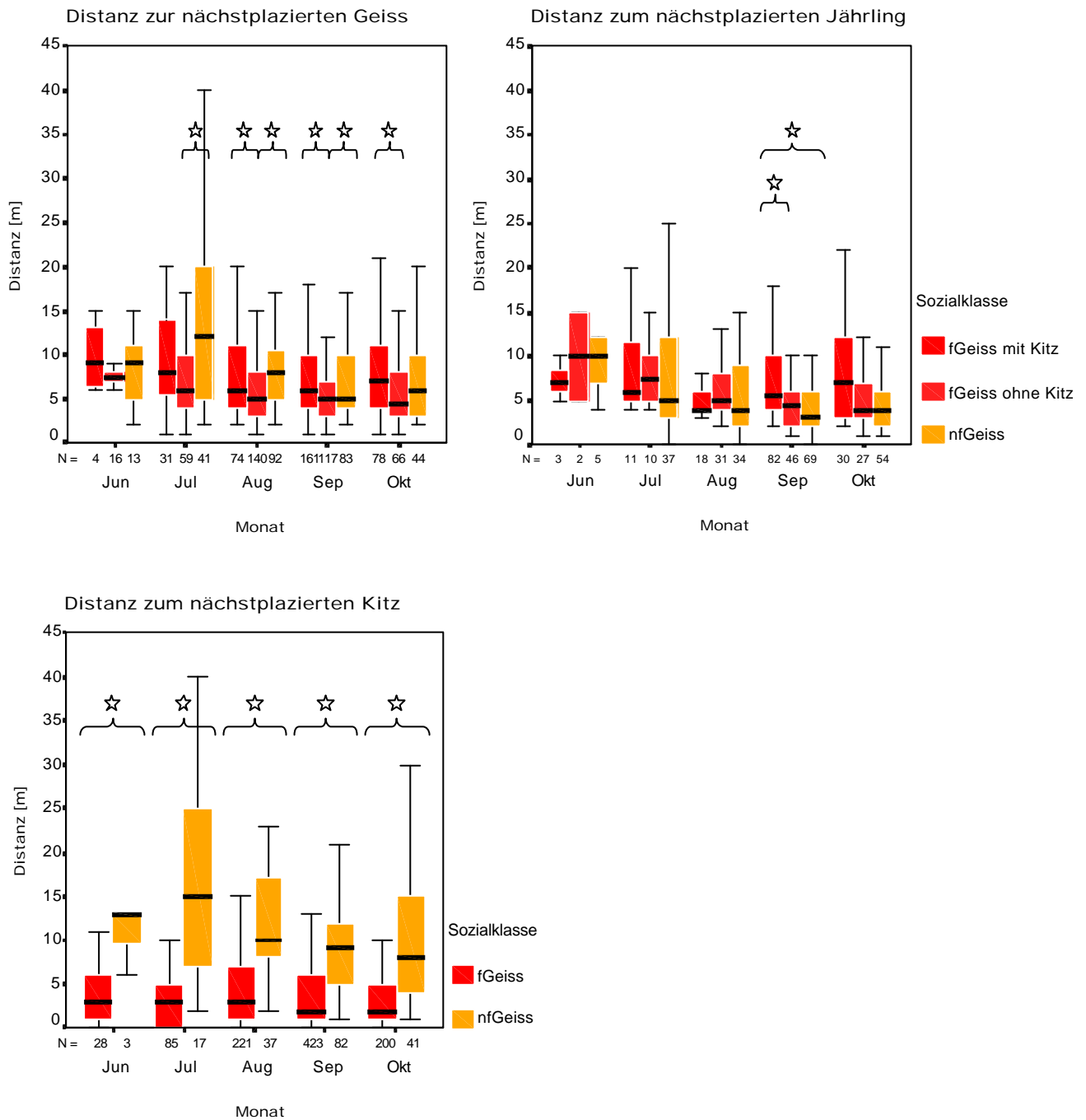


Abb. 6.2 Distanzen führender (fGeiss) und nicht führender (nfGeiss) Gemsgeissen zur jeweils nächstplazierten Geiss beziehungsweise zum jeweils nächstplazierten Jährling oder Kitz. Führende Geiss mit Kitz bedeutet, dass ein Kitz – das eigene oder ein fremdes – die kürzeste Distanz zu dieser Geiss aufwies. Führende Geiss ohne Kitz bedeutet, dass die kürzeste Distanz zu dieser Geiss entweder von einer andern Geiss oder einem Jährling eingehalten wurde. Die Boxplots stellen die beiden mittleren Quartile (zusammen 50%) der Distanzverteilung dar. Der dicke Balken steht für den Median, die dünnen markieren die Extremwerte. Sterne kennzeichnen signifikante Differenzen. N = Stichprobengröße.

Gemeinhin lässt sich festhalten, dass nach einem schwach ausgeprägten Maximum im Juli die Distanzen wieder etwas zurückgingen. Ausserdem fiel auf, dass zwischen Geissen nie ein Abstand von null Meter erfasst werden konnte, Geissen also untereinander Körperkontakt mieden.

In den Distanzen der drei unterschiedenen Geiss-Klassen zu den Jährlingen erkennt man lediglich die Tendenz, dass sich die nicht führenden Geissen im Laufe der Saison zunehmend näher bei den Jährlingen aufhielten. Signifikante Unterschiede ergaben sich allerdings nur für den September (Kruskal-Wallis, $n_1 = 82$, $n_2 = 46$, $n_3 = 69$, $\chi^2 = 19.651$, $p \ll 0.01$): Führende Geissen begleitet von ihren Kitzen wahrten im Vergleich zu andern Geissen deutlich grössere Distanzen zu Jährlingen (Mann-Whitney U, $n_1 = 82$, $n_2 = 46/69$, $U = 1355.5/1694.0$, $p < 0.01$). Bei den ermittelten Distanzen zeigt sich – wenn jede Sozialklasse für sich betrachtet wird – über die gesamte Sommersaison ein leicht rückläufiger Trend. Dies gilt allerdings nicht für führende Geissen mit Kitzen im Bezug zu andern Geissen oder zu Jährlingen. Körperkontakt kam vor, jedoch nur zwischen Jährlingen und nicht führenden Geissen. Die Nullwerte stammen ausschliesslich von den beiden markierten Mutter-Kind-Gespanssen 132 – 49 und 149 – 136. Wie bereits erwähnt, säugte Nr. 132 ihren Jährling bis in den August hinein, danach sah man sie noch oft Flanke an Flanke liegen. Nr. 149 und Nr. 136 konnte ich einmal über mehrere Minuten bei der gegenseitigen Fellpflege durch Belecken zusehen.

Die generelle Neigung der Gamsen, sich im Laufe des Sommerhalbjahres enger zusammenzuschliessen, kam auch in den Geiss-Kitz-Daten zum Ausdruck. Wie nicht anders zu erwarten, wichen die Distanzen führender und nicht führender Geissen zum nächsten Kitz in allen fünf Beobachtungsmonaten signifikant voneinander ab (Mann-Whitney U, $n_{1-2} = \text{siehe Abb. 6.2}$, $U = 11.0/241.0/1424.0/7044.0/1594.5$, $p \ll 0.01$). Erstaunlicher ist, dass – gemäss Abb. 6.2 – die durchschnittlichen Entfernungen zwischen nachwuchslosen Weibchen und eindeutig fremden Kitzen ansatzweise grösser sind als diejenigen zwischen diesen Weibchen und anderen Sozialklassen.

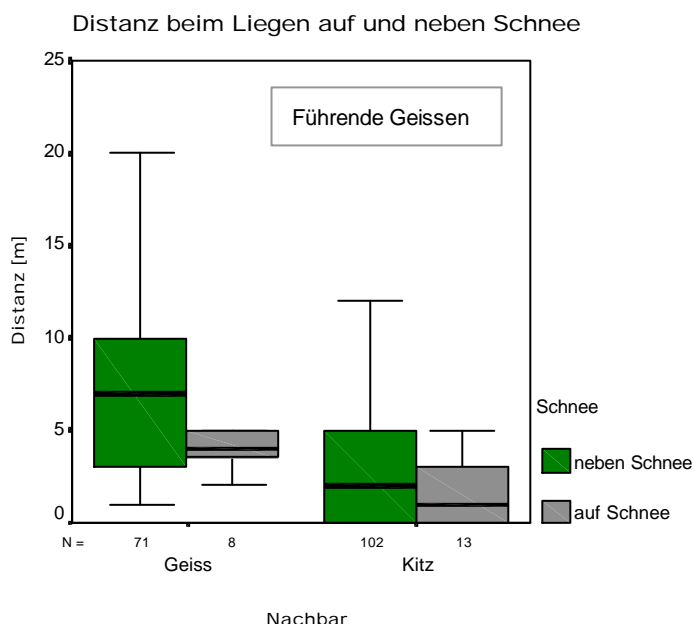


Abb. 6.3 Distanzen führender Geissen zum nächsten Nachbarn (Geissen und Kitze) beim Liegen auf und neben Schnee. Berücksichtigt sind Daten der Monate Juli und August '99. Die Boxplots stellen die beiden mittleren Quartile (zusammen 50%) der Distanzverteilung dar. Der dicke Balken steht für den Median, die dünnen markieren die Extremwerte. N = Stichprobengrösse.

Im Hinblick auf die beobachteten Gamsansammlungen, die sich im Juli und August auf Schneefeldern bilden konnten, und angesichts des ausgesprochen geklumpten Raummusters der Ressource „küh-

lendes Schneefeld“, prüfte ich das Distanzverhalten führender Geissen auf und neben Schnee (Abb. 6.3). Ich konzentrierte mich dabei auf liegende Fokus- und Nachbartiere. Die Abstände zwischen führenden Geissen und dem jeweils nächsten Kitz zeigten keinerlei Abhängigkeit vom allfälligen Vorhandensein der Unterlage Schnee (Mann-Whitney U, $n_1 = 102$, $n_2 = 13$, $U = 541.0$, $p > 0.25$). Zu adulten Weibchen verkürzten Muttertiere jedoch zumindest tendenziell die Distanz, sobald sie einen schneebedeckten Liegeplatz bezogen (Mann-Whitney U, $n_1 = 71$, $n_2 = 8$, $U = 173.5$, $p = 0.071$).

6.3 Orientierung

Nach der oben behandelten Frage nach der räumlichen Verteilung der Gemsen innerhalb einer Gruppe soll in diesem Abschnitt die Ausrichtung der Tiere untersucht werden. Prinzipiell differenzierte ich zwischen zwei Möglichkeiten, wie sich Gemsen zueinander orientieren konnten: gleichgerichtet und nicht gleichgerichtet. Nach eigener Definition sind zwei Gemsen gleichgerichtet, sofern ihre Körperachsen (Schwanz – Kopf) nicht mehr als $\pm 45^\circ$ voneinander abweichen. Das bedeutet, dass bei zufälliger Anordnung 25% der Tiere gleichgerichtet und 75% nicht gleichgerichtet zu einem Bezugstier sein müssten. Ganz offensichtlich traf dieser Fall nicht zu: Die Gemsen zeigten überproportional dieselbe Orientierung, richteten sich also aus (Abb. 6.4).

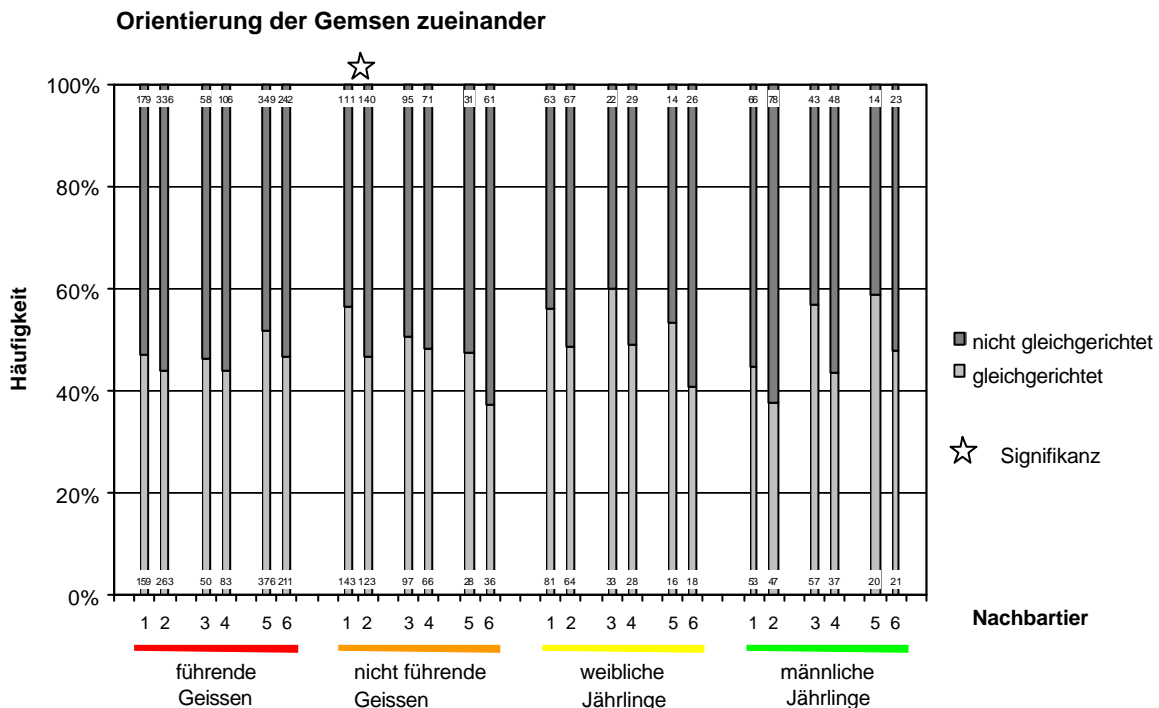


Abb. 6.4 Orientierung der Gemsen verschiedener Sozialklassen zueinander. Auf der x-Achse sind die Nachbartiere (1 Geiss nah, 2 Geiss fern, 3 Jährling nah, 4 Jährling fern, 5 Kitz nah, 6 Kitz fern) und die Fokustiere angegeben (farbig unterstrichen). Mit nah ist der nächste Nachbar bezeichnet, mit fern der zweit- oder sofern vorhanden der drittnächste Nachbar. Die Zahlen in den Balken bezeichnen die absoluten Zahlen.

Unabhängig davon, ob die Orientierung zum direkten oder erst zum zweit- oder drittnächsten Nachbarn angeschaut wurde, ergaben sich bei sämtlichen Sozialklassen ungefähr ausgeglichene Verhältnisse zwischen gleich- und nicht gleichgerichteter Anordnung. Unter den zwölf getesteten Sozialklassenkombinationen fand sich lediglich eine, die bei unmittelbarem Beisammensein signifikant häufiger

über identische Ausrichtung verfügte als bei entfernterer Nachbarschaft (Vierfeldertafel, $p < 0.05$). Nicht führende Geissen achten, wie es scheint, als einzige verstärkt auf den nächsten Nachbarn, aber nur, falls dieser ebenfalls adult und weiblich ist. Die Daten der übrigen Sozialklassen führten zu keinerlei Signifikanzen bezüglich der Orientierung zu „Kurz- und Langdistanznachbarn“ (Vierfeldertafeln $p > 0.05$); und doch ist auffallend, dass auch diese Paarungen allesamt den grösseren Anteil „gleichgerichtet“ bei direktem Nebeneinandersein aufweisen. So haben sich die Resultate der einzelnen Datenkombinationen zwar nicht als signifikant herausgestellt, wohl aber kann das Muster als gesichert betrachtet werden (χ^2 -Test, $p \ll 0.01$).

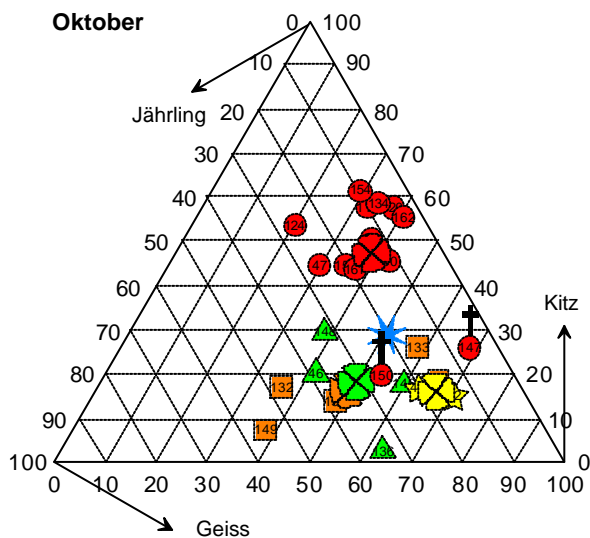
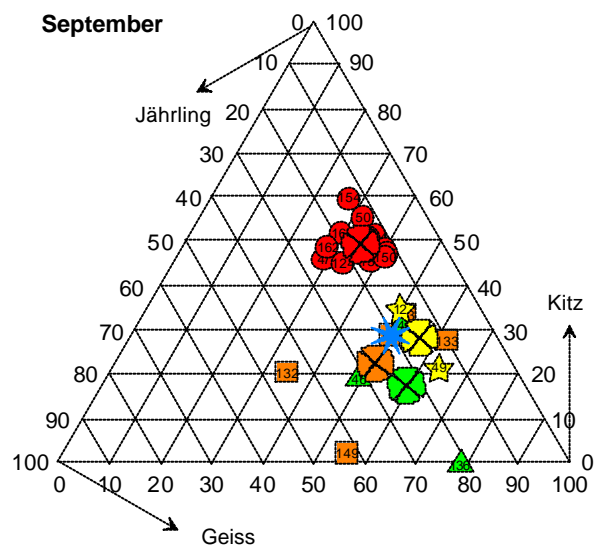
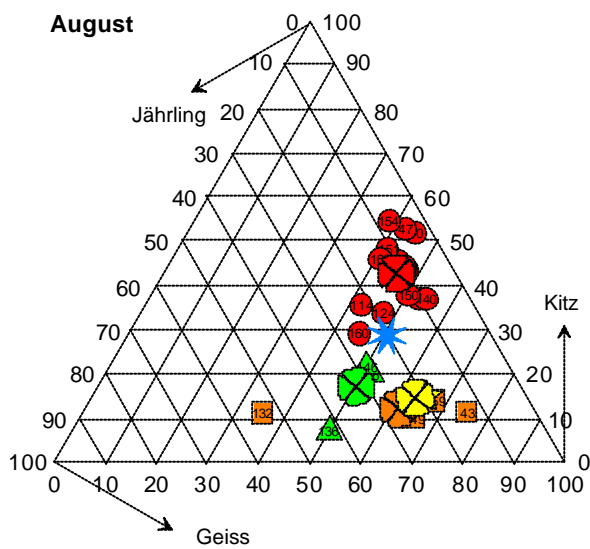
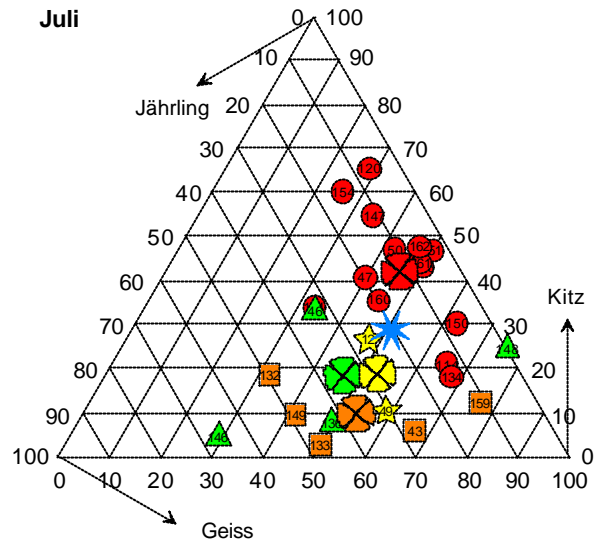
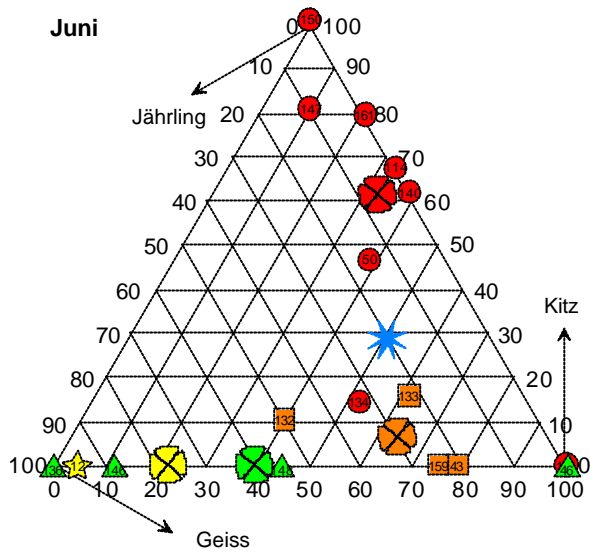
6.4 Nachbarschaft

Die Frage nach den Nachbarn der untersuchten Sozialklassen und Individuen zielt auf ein zentrales Merkmal der Gruppenstruktur. Abb. 6.5 macht deutlich, dass Gernsverbände keineswegs homogene Gemische aus adäquaten Anteilen von Vertretern sämtlicher Sozialklassen sind oder gar die Zusammensetzung der Population repräsentieren. Die Vergesellschaftung der markierten Tiere liess in allen fünf Beobachtungsmontaten signifikante Unterschiede zwischen den Sozialklassen erkennen. Die Wahrscheinlichkeit, dass die Nachbarschaft einer Gemse die entsprechende Sozialklasse verrät, lag in dieser Zeit zwischen 63.2 und 75%.

Im Juni verbrachten diejenigen Geissen, welche bereits gesetzt hatten, ihre Zeit sehr exklusiv mit den neugeborenen Kitzen; die übrigen Sozialklassen hielten sich von ihnen und insbesondere von den Kitzen fern. Jährlinge kennzeichneten sich durch eine starke Tendenz, Anschluss an ihresgleichen zu suchen und konnten explizit nie in der näheren Umgebung eines Kitzes beobachtet werden (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.851$, $df = 6$, $\chi^2 = 22.180$, $p < 0.01$; Funktion 2: $r = 0.418$, $df = 2$, $\chi^2 = 2.883$, $p > 0.2$). Nachfolgend begannen sich die Sozialklassen zu durchmischen: Der Juli erhielt sein Gepräge durch die Jährlinge, die im wahrsten Sinne des Wortes schrittweise zu den führenden Geissen stiessen (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.798$, $df = 6$, $\chi^2 = 21.627$, $p < 0.01$; Funktion 2: $r = 0.137$, $df = 2$, $\chi^2 = 0.400$, $p > 0.8$). Dieser Prozess nahm im August seinen Fortgang (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.919$, $df = 6$, $\chi^2 = 40.229$, $p \ll 0.01$; Funktion 2: $r = 0.379$, $df = 2$, $\chi^2 = 3.100$, $p > 0.2$), bis sich schliesslich in den grossen Septembergruppen das Bild der einzelnen Sozialklassen in hohem Masse vereinheitlichte (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.879$, $df = 6$, $\chi^2 = 32.190$, $p \ll 0.01$; Funktion 2: $r = 0.347$, $df = 2$, $\chi^2 = 2.568$, $p > 0.25$).

Drei Individuen fielen im September erkennbar aus dem Rahmen. Es handelte sich um drei Individuen, deren Sonderstellung bereits in anderem Kontext zu abnormem Muster geführt hatte. Nr. 132 und Nr. 149, die beiden Geissen mit dem vorjährigen Nachwuchs im Gefolge, bewegten sich deutlich häufiger im Umkreis von Jährlingen, als dies bei den anderen kitzlosen Weibchen der Fall war. Im Gegensatz zu Nr. 132 schien Nr. 149 jedoch die kopfstarken Rudel des Spätsommers zu meiden, weshalb sie und ihr Jährling Nr. 136 kaum je mit Kitzen in Kontakt kamen.

Nachbarschaft markierter Gemsen im Laufe des Sommers



-  Zusammensetzung Population
-  führende Geissen
-  nicht führende Geissen
-  weibliche Jährlinge
-  männliche Jährlinge
-  Durchschnitt der Sozialklassen
einzelne markierte Tiere
-  Kitz gestorben

Abb. 6.5 (\Leftrightarrow) Zusammensetzung der Nachbarschaft (prozentuale Häufigkeit) markierter Geissen und Jährlinge von Juni bis Oktober. Die Nachbarschaft umfasst definitionsgemäss die – sofern vorhanden – drei nächstplazierten Nachbartiere. Die Zusammensetzung der Population wurde unter Ausschluss der Böcke berechnet. n [Jun] = 5 – 19, n [Jul] = 5 – 38, n [Aug] = 10 – 36, n [Sep] = 19 – 47, n [Okt] = 11 – 35.

Die Oktoberresultate belegen wieder grössere Variabilität in der individuellen Nachbarschaft, auch bei Angehörigen identischer Sozialklasse (Diskriminanzanalyse, Funktion 1: $r = 0.825$, $df = 6$, $\chi^2 = 28.234$, $p \ll 0.01$; Funktion 2: $r = 0.429$, $df = 2$, $\chi^2 = 4.273$, $p > 0.1$). Speziell erwähnenswert ist das soziale Umfeld der vormals führenden Geissen Nr. 147 und Nr. 150. Sie beide hatten am Übergang vom September zum Oktober ihr Kitz verloren und zeigten nun ganz offensichtlich bereits das Vergesellschaftungsmuster nicht führender Geissen.

Bisweilen fanden sich Gemen beider Geschlechter und sämtlicher Altersstufen ohne jegliche Nachbarschaft oder aber in Gruppen, die sich exklusiv aus Angehörigen einer einzigen Sozialklasse zusammensetzten. Das zeitliche Vorkommen solcher Verbände beziehungsweise umherstreifender Einzeltiere ist für Geissen, Jährlinge und Kitze in Tab. 6.1 zusammengestellt.

Tab. 6.1 Prozentuale Häufigkeit ungemischter Gruppen. Anteile der Sichtungen, bei welchen sich Angehörige der entsprechenden Sozialklasse entweder allein oder unter ihresgleichen befanden. $n = 42 - 390$.

Monat	Geiss	Jährling	Kitz
Juni	41.1%	13.4%	
Juli	35.1%	10.2%	
August	19.0%	2.1%	1 Beob.
September	8.1%	2.4%	
Oktober	19.0%	0.9%	

Jährlinge waren im Laufe der Sommersaison immer seltener alleine oder unter ihresgleichen zu beobachten. Auch Geissen zeigten sich immer häufiger in gemischten Verbänden, zogen sich im Oktober allerdings aus den gemischten Gruppen etwas zurück. Stets konnte ein grösserer Anteil Geissen isoliert oder unter sich vorgefunden werden als dies bei den Jährlingen der Fall war. Eine einsame Zweiergruppe ruhender Kitze im August sollte sich im nachhinein als Ausnahmereischeinung erweisen.

6.5 Diskussion

Wie ist das Verteilungsmuster der Individuen innerhalb einer Gruppe? Diese Frage kann zu zentralen Aspekten der sozialen Organisation einer Tierart führen (Pépin und Lamerenx 1995). Aufgrund meiner Resultate und anderer Studien (z.B. Gerard und Richard-Hansen 1992) entsteht der Eindruck, dass – mit Ausnahme der Geiss-Kitz-Beziehungen – die Struktur der Verbände vor allem durch eine relative Unverträglichkeit der Tiere diktiert wird. Im Detail unterliegt dieses Netzwerk interagierender Vertreter bestimmter Sozialklassen zusätzlichen Variablen wie Zusammensetzung der Population, Umweltbedingungen oder Jahreszyklus, ist also instabil, dafür anpassungsfähig. Dies kommt nicht nur in unterschiedlichen mittleren Gruppengrössen während eines Sommers zum Ausdruck (siehe vorheriges Kapitel), sondern auch in veränderlichen Anordnungen der Tiere innerhalb der Gruppen: Positionen, Distanzen, aber auch Alter und Geschlecht der Nachbarn können nicht als Parameter in die Charakte-

risierung der sozialen Organisation einfließen – selbst der Grad der Organisation ist keine Konstante. Sämtliche Auswertungen, die eine Zeitachse enthalten, deuten darauf hin, dass ein soziales Muster in den Verbänden zwischen Bergfrühling und ersten Schneefällen klarer, danach wieder undeutlicher wird.

Im Juni und Juli waren viele Gruppen aus Tieren derselben Sozialklasse zusammengesetzt. Dabei handelte es sich vorwiegend um kleinere Verbände, in denen oft nur wenige Schritte zwischen zentraler und peripherer **Position** liegen. Aus diesen beiden Gründen ist verständlich, dass sich in dieser Zeit kein klares Positionsmuster der Sozialklassen abzeichnete. Sobald die mittlere Verbandsgrösse gegen den Herbst hin anstieg, liessen die einzelnen Sozialklassen bezüglich Aufenthaltsort in der Gruppe ein Muster erkennen. Es macht Sinn, dass führende Geissen mit ihrem schutzbedürftigen Nachwuchs – die Distanzen zu ihm waren nie sehr gross – am häufigsten zentrale Bereiche nutzten und die Peripherie eher den kitzlosen Weibchen überliessen. Dies könnte ein Hinweis auf altruistisches Verhalten sein. Ob dies tatsächlich der Fall ist, scheint mir angesichts des offenen Charakters von Gemsverbänden jedoch fraglich. Für wahrscheinlicher halte ich die Interpretation, dass Tiere ohne Kitz weniger gezwungen sind, geschützte Lagen aufzusuchen, und deshalb periphere Positionen vorziehen, um dem Konkurrenzdruck anderer Geissen auszuweichen.

Trotz sehr ähnlichem Positionsmuster im Juni, Juli und September liessen die weiblichen und männlichen Jährlinge bereits eine sexuelle Segregation erkennen. Weibliche Jährlinge waren vermutlich aufgrund eines stärkeren Anschlussbedürfnisses an adulte Geissen (Krämer 1969) häufiger in die Gruppen integriert als ihre männlichen Altersgenossen. In peripherer Lage befanden sich allerdings auch diese nicht sehr oft, da in diesem Alter der Sicherheitsinstinkt junger Tiere das männliche Verhaltensmuster der Separation offenbar noch überlagert. Wahrscheinlich darf der Positionierung der Jährlinge jedoch nicht allzu grosse Bedeutung zugemessen werden, da der Zufall wegen der grossen Agilität und Verspieltheit zweifellos mitwirkt. Die Tendenz, dass Gemsen während ihrer Ontogenese einen zentrifugalen sozialen Prozess (Bon und Campan 1989) durchlaufen, d.h. als Kitze zentrale, als ältere Tiere periphere Positionen besetzen, bleibt jedoch unverdeckt.

Trotz Vorbehalten gegenüber dem Positionsmuster ist es wenig erstaunlich, dass weibliche Jährlinge gerade im August am besten in Gruppen aufgenommen wurden: In dieser Zeit hielten führende Geissen ihre Kitze am stärksten auf **Distanz**. Das könnte bedeuten, dass im Gegenzug die Jährlinge wieder etwas näher geduldet und nicht mehr aktiv aus dem Umkreis des Zentrums und somit der Kitze verdrängt werden. Sobald sich die Abstände zwischen Geissen und ihren Kitzen anfangs Herbst nochmals verkleinerten – eine Beobachtung, die sich bei Krämer (1969) bestätigt findet – stieg die Entfernung zu den Jährlingen erneut an. Offensichtlich stehen Kitze und Jährlinge in gegenseitiger Konkurrenz um Nähe zu den führenden Geissen. Die enge Beziehung der Muttertiere zum jüngsten Nachwuchs lässt nur wenig Platz für ältere Abkömmlinge (Gerard und Richard-Hansen 1992). Dies wurde besonders in den ersten Lebenswochen der Kitze deutlich: Nie waren Jährlinge derart häufig allein oder in ungemischten Gruppen anzutreffen wie im Juni, und erst im Juli konnten Jährlinge in der Nachbarschaft von Kitzen ausgemacht werden.

Die Frage ist zu diskutieren, weshalb im Prozess von einer extrem starken Bindung zwischen Mutter und Kitz bei der Geburt zu einer zunehmend lockereren Beziehung die durchschnittliche Distanz füh-

render Geissen zu ihrem Kitz ab August unvermittelt wieder kleiner wird. Das Näherrücken der Böcke anlässlich der Brunft erscheint als Ursache wenig wahrscheinlich, da der Rückwärtstrend in den Entfernungen früher einsetzte. Auch die Jagdperiode vom 9. bis 30. September halte ich nicht für verantwortlich, da sich die Tiere bereits nach den ersten Schüssen in der Val Plavna vollzählig in der Val dal Botsch einfanden und schon bald zu anscheinend gleichgültigem Verhalten zurückkehrten. Das Gebiet ausserhalb der Nationalparkgrenzen wurde erst im Oktober wieder aufgesucht. Einen plausibleren Grund für die Verkürzung der Distanzen sehe ich im Bedürfnis der Geissen, nach einer energetisch kräftezehrenden und intensiven Laktationsphase von rund zwei Monaten, die Kitze möglichst rasch zu entwöhnen (Moen 1973). Im August erlitt der Anteil erfolgreicher Saugversuche einen markanten Einbruch. Dies weist auf aktive Zurückweisung der Kitze seitens der Muttertiere hin. Akzeptieren die jüngsten Gemen allmählich das Versiegen der Milchquelle und stellen sich entsprechend auf feste Nahrung ein, verstehen die Geissen dies vielleicht als Signal, dass den Kitzen wieder mehr Nähe zugestanden werden kann. Bezeichnenderweise fiel auch die einzige Beobachtung einer reinen Kitzgruppe in den Monat August.

Nähe schien bei adulten Geissen nicht auf Freiwilligkeit, sondern auf äusserer Notwendigkeit zu basieren. Körperkontakt kam denn auch nur zwischen führenden Geissen und deren Kitzen und zwischen nicht führenden Geissen und deren Jährlingen vor, nicht aber zwischen erwachsenen oder nicht verwandten Tieren. Der intime Umgang kitzloser Weibchen mit dem vorjährigen Nachwuchs dürfte als einziger spontan zustande kommen. Für Geissen mit Kitz ist der Sicherheitsaspekt wahrscheinlich Beweggrund, sich innerhalb von Gruppen enger zusammenschliessen. Die grossen Entfernungen nicht führender Weibchen zu Kitzen entsprechen den häufig peripheren Positionen dieser Geissen und können somit ebenfalls mit Vermeidung gegenseitiger Nahrungskonkurrenz erklärt werden. Die Individualdistanz ist Ausdruck eines Kompromisses zwischen optimalem Gruppenzusammenhalt und konfliktfreier Koexistenz der Gemen (Richard und Pépin 1990). Da sich die Subpopulationen nach dem Winterhalbjahr teilweise erst wieder formieren müssen und die progressive Integration der Kitze eine komplette Neuordnung des sozialen Gefüges erfordert (Pépin und Lamerenx 1995), ist die im Sommer sinkende Tendenz in den Abständen verschiedener Sozialklassen durchaus verständlich: Die Tiere brauchen Zeit, um sich mit der neuen Situation am alten Ort vertraut zu machen. Ursächlich für die erhöhte Toleranzgrenze erweist sich vermutlich auch der Wandel im Nahrungsangebot: Sobald nicht mehr die Quantität limitierend ist, fehlt ein Faktor, der grössere Distanzen zwischen den Tieren begründen könnte. Dies würde zugleich erklären, weshalb die mittlere Gruppengrösse und die durchschnittliche Distanz ein exakt gegenläufiges Muster zeigten: Sie unterliegen denselben Mechanismen.

Im Juni erlebte ich die Tiere ziemlich verstreut im Gelände und Gruppen erreichten nie die Ausmasse, wie sie im Spätsommer beobachtet werden konnten; ich halte es daher für möglich, dass im Frühjahr nur Tiere gemeinsam unterwegs waren, die bereits den Winter miteinander verbracht hatten. Durchmischung der Subpopulationen kommt im Winter durchaus vor: Im April 2000 notierte ich eine Gruppe, die neben bekannten auch eine zuvor nie gesichtete markierte Geiss enthielt. Die Wiedervereinigung einander im Winter fremd gewordener Individuen kann demzufolge nicht nur den gesamten Distanzverlauf, sondern vor allem auch den sprunghaften Anstieg der Geiss-Geiss-Distanzen im Juli begründen. Eine zweite Erklärung sehe ich im Zusammenhang mit späten Setzterminen: Nicht führende

Weibchen ziehen sich vielleicht erst zurück, wenn führende Geissen sich in grösseren Gruppen zu organisieren beginnen – in der Val dal Botsch passenderweise ab Juli. Im selben Monat wechselten die Gemsen aus dem Legföhrenbereich vermehrt in offene Habitattypen. Dass der Gruppenzusammenhalt auf Rasen- und Schuttflächen auch bei lockerer Verteilung der Tiere gewährleistet ist, möchte ich deshalb als dritte Ursache für grössere Distanzen zwischen den Tieren anführen.

Zur Beurteilung der Gruppengrösse gaben die Distanzuntersuchungen einen wichtigen Hinweis: Kitze vermochten die räumliche Anordnung der Gemsen innerhalb einer Gruppe signifikant zu beeinflussen. Dies erlaubt den Schluss, dass Kitze offensichtlich als eigenständige Individuen wahrgenommen werden. Dennoch folgen die Distanzen zum jüngsten Gamsjahrgang nicht vollständig denselben Regeln wie die Abstände zwischen adulten Tieren – wenigstens nicht, solange führende Geissen involviert sind. Dies belegen auch die Entfernungen beim Liegen auf und neben Schnee. Während die Unterlage bezüglich der Geiss-Kitz-Distanzen keinerlei Wirkung zeigte, bewog das Bedürfnis nach einem Platz auf Schnee die führenden Geissen offensichtlich dazu, ihren Nachbarn gegenüber etwas toleranter zu sein. Demzufolge ist die thermische Behaglichkeit für adulte Geissen wichtiger als die Einhaltung der Individualdistanz.

Die Dynamik in der sozialen Organisation, erkennbar im Distanzverhalten wie auch im Positionierungsmuster, spiegelt sich in exakt gleicher Weise, in der Zusammensetzung der **Nachbarschaft** bestimmter Individuen. Der Juni zeichnete sich durch weitgehende Isolation der führenden Geissen mit ihren Neugeborenen aus. Kontaktarmut erlaubt den beiden, eine exklusive Beziehung zu knüpfen, indem sie einander individuell kennen und erkennen lernen können (Richard-Hansen und Campan 1992). Zur gleichen Zeit bildeten Jährlinge und kitzlose Geissen entweder Gemeinschaften mit jeweils ihresgleichen oder untereinander. Die grosse Variabilität des engsten gesellschaftlichen Umfeldes im Juli spiegelt womöglich den instabilen sozialen Status der Jährlinge, primär aber einen Interessenkonflikt der führenden Geissen: Zum einen gilt es, die innere Verbundenheit mit den Kitzen zu festigen, zum andern drängt aber auch der Herdentrieb, sich wieder mit Artgenossen, insbesondere Angehörigen derselben Sozialklasse, zusammenzuschliessen (Pépin und Lamerenx 1995). Notgedrungen müssen Jährlinge, erst sukzessive wieder in der Nähe der führenden Geissen toleriert, Flexibilität im Vergesellschaftungsmuster zeigen (Richard-Hansen und Campan 1992). In der Auswertung zwar nicht berücksichtigt, gab es dennoch vereinzelt, wahrscheinlich ausnahmslos männliche Jährlinge (Schröder 1971), die sich ausser im Herbst hauptsächlich im Frühsommer mit Böcken assoziierten. Insgesamt entpuppten sich Juni und Juli als Phase grosser sozialer Unbeständigkeit.

Im Laufe der beiden nachfolgenden Monate stieg mit zunehmendem Umfang die soziale Ordnung der weibchendominierten Rudel. Die Durchmischung der verschiedenen Sozialklassen – Böcke ausgenommen – erfolgte zwar auf übergeordneter Gruppenebene wesentlich freier, doch kristallisierte sich aufgrund verbandsinterner Gruppierungen allmählich ein regelmässigeres Nachbarschaftsmuster innerhalb gleichgestellter Individuen heraus. Parallel dazu dürfte allerdings aus denselben Gründen, weshalb in kleinen Gruppen die Positionierung stärker dem Zufall unterliegt, in grossen Verbänden die Nachbarschaft teilweise weniger bewusst ausgesucht werden. Diese Hypothese wird gestützt durch die Annäherung der mittleren Nachbarschaftszusammensetzung nicht führender Geissen, männlicher und weiblicher Jährlinge an die effektiven numerischen Verhältnisse in der Population. Ein abnormes

Muster zeigten im September lediglich die beiden jährlingführenden Geissen und einer der dazugehörigen Jährlinge. Diese Tiere stehen für ein Beispiel, dass Gamsen nicht nur als Vertreter einer Sozialklasse, sondern auch als Individuen zu betrachten sind. Das Nachbarschaftsschema von Nr. 132 kommt demjenigen führender Geissen nahezu gleich; einziger Unterschied bilden die vertauschten Prozentzahlen der Jährlinge und Kitze (vgl. Abb. 6.5). Das Muster von Nr. 149 verrät, dass sich diese Geiss – im Gegensatz zu Nr. 132 – mitsamt ihrem männlichen Jährling den grossen Weibchenrudeln weitgehend fernhielt. Eventuell beeinflusst das Verhalten des Jährlings das Verhalten der Mutter stärker als umgekehrt.

Im Oktober kehrten die restlichen untersuchten Gamsen ebenfalls zu verstärkter Individualität zurück. Damit verbunden erkennt man auch einen erhöhten Anteil ungemischter Geissverbände. Für soziale Mechanismen besonders aufschlussreich verhielten sich Nr. 147 und Nr. 150, das heisst jene markierten Geissen, welche Ende September beziehungsweise Anfang Oktober ihr Kitz verloren hatten. Dass ohne eigenes Kitz der Prozentsatz benachbarter Kitze sank und in derselben Grössenordnung wie bei nicht führenden Geissen zu liegen kam, war zu erwarten. In Kombination mit Feldbeobachtungen, wonach diese Geissen sehr rasch ihr Verhalten demjenigen nicht führenden Geissen anglich, könnte dadurch allerdings auch folgende Hypothese von Hillman (1987) an Bedeutung gewinnen: Anlässlich einer Studie über Elenantilopen gelangte er zur Einsicht, dass Aggregationen führender Weibchen womöglich nur auf der physischen Anziehungskraft zwischen Kitzen beruhen. Nicht die jüngere folgt der älteren, sondern die ältere der jüngeren Generation – wie bereits bei nicht führenden Geissen und deren Jährlingen vermutet. Fällt diese Klammer weg, löst sich ein Weibchen aus der Gemeinschaft.

Als Fazit dieses Kapitels bleibt zu vermerken, dass über die gesamte Beobachtungsperiode die Gruppenstruktur der Gamsen keinen hohen Organisationsgrad erkennen liess. Einheitliche und vor allem kooperative Feindvermeidungsstrategien scheinen nur in Ansätzen vorhanden zu sein. Zu einer analogen Aussage führten auch die Resultate zur gegenseitigen **Orientierung** der Tiere. Unabhängig von der Art der benachbarten Tiere zeigte es sich, dass alle Entfernungs- und Sozialklassenkombinationen ein fast perfekt ausgewogenes Verhältnis zwischen gleicher und ungleicher Orientierung ergeben. Häufigere Gleichrichtung bei direkter Nachbarschaft scheint zwar die Regel, doch ist dies nur bei einer einzigen Sozialklassenkombination gesichert. Daraus folgt, dass sich Gamsen zwar überproportional parallel anordnen, dies aber nicht unter Berücksichtigung der Ausrichtung ihrer Nachbarn tun. Nachdem ich auch keinerlei Hinweis auf einen Einfluss der Windstärke habe finden können, erachte ich deshalb das Gelände für den richtungweisenden Faktor. Die Tiere orientieren sich quer zur Hangneigung – entweder nach links oder nach rechts, was sich sowohl mit meinen subjektiven Eindrücken im Feld als auch mit dem 1:1-Verhältnis der Ausrichtungen vereinen lässt. So ergab die gegenseitige Orientierung der Tiere keinen Hinweis auf allfällige Synergien mit Bezug auf die Überwachung der näheren Umgebung.

Fazit und Bezug zum Modell

Es konnte gezeigt werden, dass soziale Aspekte neben der Standortwahl ganzer Verbände auch die kleinräumige Verteilung der Individuen innerhalb einer Gruppe beeinflussen. Mit intraspezifischer Konkurrenz und drohender Prädation lassen sich unter anderem grosse Distanzen nicht führender Geissen und zentrale Positionen führender Geissen in einem Rudel erklären. Zeitliche Instabilität und individuelle Variabilität zeigten jedoch, dass Feindvermeidungsstrategien nicht in letzter Konsequenz durchgezogen werden. Gemsgruppen sind im allgemeinen wenig oder einfach organisiert.

7 Das Individuum und das Soziale: Ebene A

7.1 Konflikthäufigkeit

Speziell zu Beginn des Sommers waren Ansammlungen von Gemsen gleich welcher Sozialklasse beinahe permanent von agonistischen Interaktionen begleitet (Abb. 7.1). Die Häufigkeit, mit welcher Gemsen verschiedener Kategorien in Konfliktsituationen gerieten, erwies sich als gesichert datumsabhängig (ACTUS, $df = 16$, $\eta^2 = 83.176$, $p \ll 0.01$). Während Böcke im Juni signifikant oft (ACTUS, $p \ll 0.01$), im Juli hingegen signifikant seltener (ACTUS, $p < 0.01$) in Auseinandersetzungen verwickelt wurden, zeigten nicht führende Geissen ein exakt gegensätzliches Verhalten: kaum Konfrontationen im Juni (ACTUS, $p \ll 0.01$), dafür signifikant häufiger (ACTUS, $p < 0.01$) im Juli. Auch männliche Jährlinge interagierten im Juni nachweislich wenig (ACTUS, $p < 0.01$).

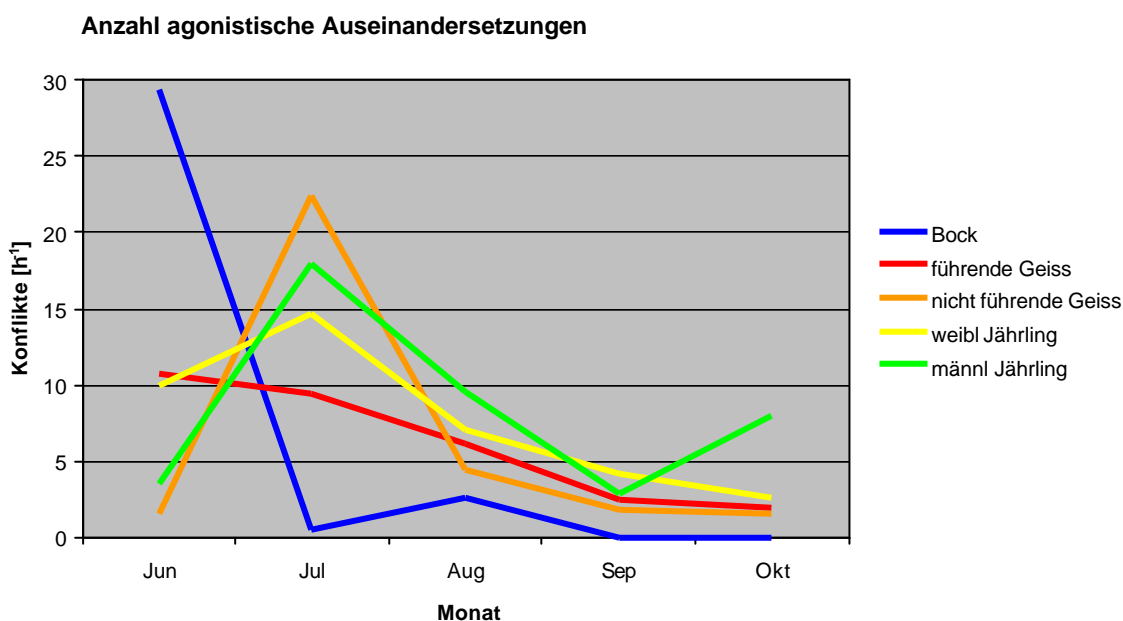


Abb. 7.1 Frequenz agonistischer Auseinandersetzungen der Böcke, Geissen und Jährlinge mit ihresgleichen respektive Artgenossen von Juni bis Oktober. Beobachtungsdauer insgesamt: 154.9 Stunden.

Je mehr Individuen sich zusammenschliessen, desto grösser ist die Auswahl an möglichen Konfliktpartnern. Doch nur im Juli (Spearman, $n = 62$, $r_s = 0.301$, $p < 0.05$) und August (Spearman, $n = 81$, $r_s = 0.228$, $p < 0.05$) mehrten sich die Aggressionen mit Beteiligung führender Geissen parallel zur Gruppengrösse. Zwischen Anzahl agonistischer Auseinandersetzungen nicht führender Geissen und Rudelgrösse konnte gar nur im August eine signifikant positive Korrelation festgestellt werden (Spearman, $n = 40$, $r_s = 0.539$, $p < 0.01$).

7.2 Konfliktpartner

Mit wenigen Ausnahmen zeigten Böcke keine agonistischen Handlungen mit andern Sozialklassen. Geissen und Jährlinge verfügten, wie aufgrund ihrer Beteiligung an gemischten Verbänden zu erwarten, über ein breiteres Spektrum an Konfliktpartnern. Die mengenmässige Verteilung ihrer unterschiedlichen Kontrahenten repräsentierte jedoch nicht die Zusammensetzung des weiblichen und juvenilen Populationssegments, sondern stellte sich als zeitlich signifikant variabel heraus, sowohl bei den führenden (ACTUS, $df = 8$, $\chi^2 = 21.548$, $p < 0.01$), als auch bei den nicht führenden Geissen (ACTUS, $df = 8$, $\chi^2 = 23.113$, $p < 0.05$), den weiblichen (ACTUS, $df = 8$, $\chi^2 = 59.798$, $p < 0.01$) und den männlichen Jährlingen (ACTUS, $df = 8$, $\chi^2 = 39.607$, $p < 0.01$). Tab. 7.1 zeigt, in welchen Monaten sich welche Sozialklassen besonders häufig beziehungsweise selten gegenüberstanden (ACTUS, $p < 0.01 - 0.05$).

Tab. 7.1 Relative Häufigkeit der Auseinandersetzung zwischen Sozialklassen von Juni bis Oktober. In der linken Spalte sind zu den einzelnen Monaten signifikant häufigere, in der rechten Spalte signifikant seltenere Antagonisten aufgeführt. Mit Aktor ist die Sozialklasse des Fokustiers bezeichnet, mit Receptor die Sozialklasse des Konfliktpartners. (f/nf)G (führende / nicht führende) Geissen, (w/m)J (weibliche / männliche) Jährlinge, K Kitze.

		signifikant häufiger				signifikant seltener			
	Aktor	fG	nfG	wJ	mJ	fG	nfG	wJ	mJ
Juni	Receptor			G	G				
Juli				J				G	
August						J			
September		J	K		K und G			J	J
Oktober								J	

Die Struktur der Konfliktpartner der Jährlinge liess deutlich mehr Signifikanzen, das heisst Abweichungen von einer zufälligen Auswahl, erkennen als diejenige der adulten Weibchen. Führenden Geissen konnte einzig systematisches Verhalten gegenüber den Jährlingen nachgewiesen werden: Während sie im August noch auffallend selten mit diesen in Konflikt gerieten, zählten einjährige Tiere bereits einen Monat später unerwartet oft zu den Antagonisten führender Geissen. Nicht führende Geissen stiessen sogar lediglich in einem Monat mit einer bestimmten Sozialklasse in nicht absehbarer Frequenz zusammen: im September mit Kitzen. Im Vergleich dazu zeigten Jährlinge beider Geschlechter zu Beginn des Sommers signifikant oft agonistische Handlungen mit adulten Weibchen, gerieten weibliche Jährlinge im Juli zwar kaum mehr mit Geissen, dafür umso häufiger mit Altersgenossen in Konflikt, und kämpften männliche Jährlinge im September überproportional häufig sowohl mit Kitzen als auch wieder mit Geissen. Untereinander zeigten Jährlinge im Herbst jedoch kaum aggressives Verhalten.

7.3 Rangordnung

Die Quantität lässt höchstens subjektiv logische Schlüsse über die Qualität der agonistischen Interaktionen zu. Wer aus welchen Gründen eine Auseinandersetzung gewinnt oder verliert, ist aus der Konflikthäufigkeit einzelner Sozialklassen nicht ersichtlich. Dank markierter Gemsen kann dieser Frage in der Population „Val dal Botsch“ auf individueller Ebene nachgegangen werden. In Tab. 7.2 sind drei

nach verschiedenen Ansätzen mathematisch hergeleitete Rangordnungen unter Ausschluss der Böcke (cf. Kap. 3.4) zum Vergleich nebeneinandergestellt.

Tab. 7.2 Rechnerische Rangordnungen nach verschiedenen Ansätzen. Mathematische Formeln siehe Methodenkapitel (Kap. 3.4, Seite 24). Rot bzw. rosa: die beiden ältesten markierten Geissen, türkis: die beiden jüngsten markierten Geissen, blau: die beiden Geissen, die während der Datenaufnahme ihr Kitz verloren haben, grün: Jährlinge. x nicht führende Geissen, ♀ weibliche Jährlinge. TQ = Trefferquote. * Gemse Nr. 124 konnte nie bei einer Interaktion mit einer ebenfalls markierten Gemse beobachtet werden. ? Das genaue Alter der Gemse Nr. 154 ist unbekannt, doch ordnete ich sie aufgrund ihres Verhaltens in die Gruppe der 11-jährigen ein.

Rang	Relative Dominanz nach Chadwick		Bewertung der Direktbegegnungen		Rangordnung nach Alter	
	Gemse	Dominanz	Gemse	Rangpkte.	Gemse	Alter
1	151	0.733	x 133	124.6	x 133	17
2	120	0.731	x 43	104.7	x 43	15
3	x 133	0.706	134	80.1	147	13
4	134	0.703	151	60.1	x 132	12
5	x 132	0.700	x 132	57.4	x 149	11
6	154	0.630	x 159	38.9	154	? 11
7	50	0.608	x 149	33.1	161	11
8	161	0.577	161	23.7	151	10
9	x 159	0.564	162	20.1	x 159	10
10	114	0.545	120	17.6	120	9
11	162	0.538	50	15.7	134	9
12	146	0.490	114	12.8	150	9
13	47	0.474	154	-1.9	114	8
14	x 149	0.469	47	-3.9	162	8
15	♀ 49	0.444	140	-4.6	140	5
16	147	0.417	147	-9.2	47	5
17	140	0.406	150	-17.7	50	5
18	124	0.400	160	-29.3	160	4
19	x 43	0.385	136	-44.0	124	3
20	46	0.353	♀ 12	-50.4	♀ 12	1
21	136	0.341	♀ 49	-72.6	136	1
22	160	0.333	46	-93.9	146	1
23	150	0.250	148	-125.7	148	1
24	♀ 12	0.156	146	-135.6	46	1
25	148	0.133	*		♀ 49	1
TQ =		67.1%		86.0%		91.6%

Basierend auf Chadwicks Formel (1977) zur Berechnung der relativen Dominanz entstand eine lineare Rangordnung, die zu 67.1% mit den Resultaten im Feld beobachteter Direktbegegnungen übereinstimmt. Da durch reine Willkür, ob Gemse A oder Gemse B eine Auseinandersetzung für sich entscheidet, eine Trefferquote von bereits 50% erzielt werden kann, erachtete ich Chadwicks Ansatz als wenig zufriedenstellend. Überdies irritierte mich, dass Gemse Nr. 43, eine erfahrungsgemäss extrem dominante Geiss, lediglich auf Platz 19 von 25 zu liegen kam und einzelne Jährlinge noch vor Weibchen selbst fortgeschritteneren Alters rangierten. Ich suchte deshalb nach einer eigenen Formel.

Die Assoziationskoeffizienten (siehe nächstes Kapitel) lieferten die wegweisende Anregung, wie eine Rangordnung ermittelt werden kann, die mit der qualitativen Einschätzung anhand der Feldbeobachtungen besser korrespondiert. Die stark divergierenden Koeffizienten machten deutlich, dass die einzelnen Konfliktpartner berücksichtigt werden müssen. Geiss Nr. 43 befand sich oft in Gesellschaft von Nr. 133, dem unumstritten ranghöchsten markierten Weibchen, und erhielt im Ansatz nach Chadwick aufgrund der zahlreichen Auseinandersetzungen mit diesem Tier häufig den Vermerk einer Niederla-

ge. Analog bekamen Jährlinge durch ihresgleichen die Gelegenheit, agonistische Begegnungen für sich zu entscheiden. Unter Einbezug des Alters beider Sozialpartner sowie derer gezeigten Verhaltenselemente (Tab. 3.4) erhielt ich eine zu 86.0% im Feld bestätigte Rangordnung. Die zwei ältesten Geissen besetzen gemeinsam das obere, die sechs Jährlinge geschlossen das untere Ende der Skala. Unmittelbar über den einjährigen Tieren ist die jüngste der erfassten adulten Geissen plaziert: Der Deckungsgrad mit einer Ordnung nach Alter ist sehr hoch. Nicht in dieses Muster passt allerdings die trotz ihrer Jahre relativ niedere Stellung der Geissen Nr. 147 und Nr. 150, jener Geissen also, die noch vor Winterbeginn ihr Kitz verloren hatten.

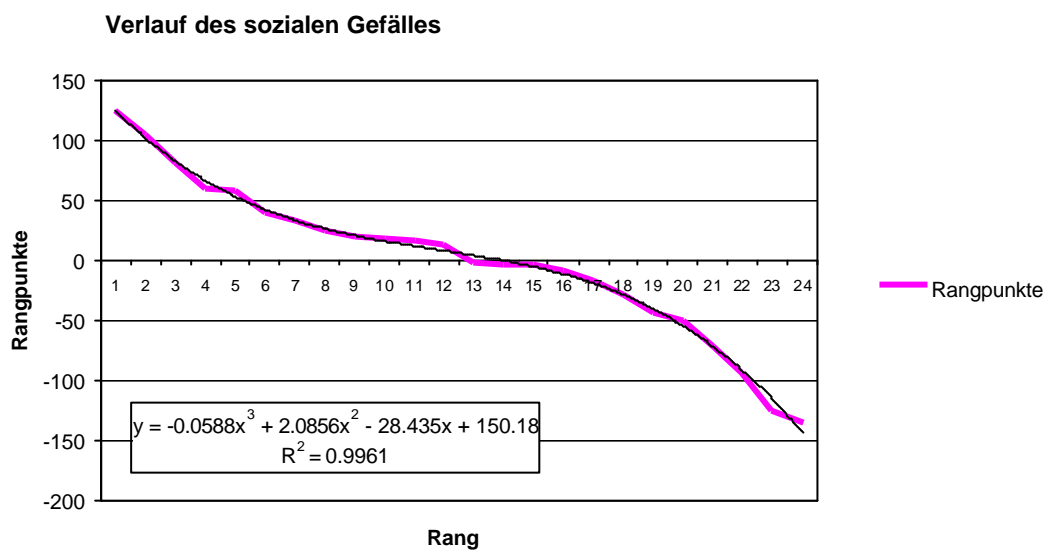
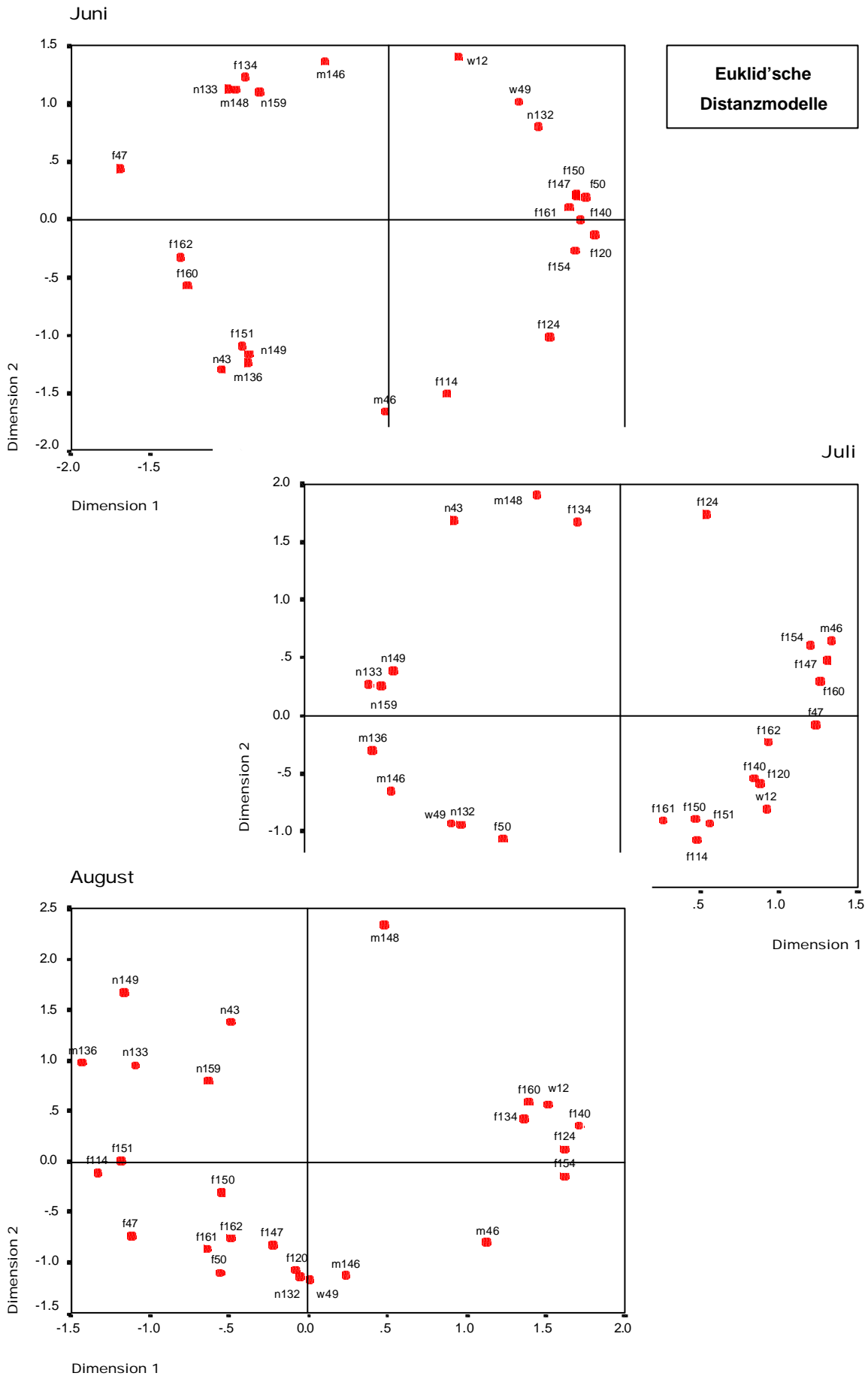


Abb. 7.2 Rangpunkte markierter Individuen im Vergleich zu deren Rang während der Sommersaison 1999. Polynomische Trendlinie 3. Grades; R^2 = Bestimmtheitsmass.

Werden die aufgrund der Direktbegegnungen vergebenen Rangpunkte der absoluten Rangierung gegenübergestellt, zeigt sich womöglich eine Eigenheit der sozialen Hierarchie bei Gemsen: Der Kurvenverlauf des sozialen Gefälles entspricht nicht einer Geraden, sondern ist geschweift (Abb. 7.2). Im mittleren Bereich ist die Rangpunkteverteilung relativ flach; die wenigen ganz hohen und ganz tiefen Rangstufen scheinen dagegen eindeutiger besetzt zu sein.

7.4 Vergesellschaftung

In diesem Kapitel geht es um das Assoziationsmuster der Gemsen auf Stufe Individuum. Gemsverbände sind keine starren Gebilde, sondern unterliegen einer fortwährenden Dynamik. Dennoch scheinen sich die Tiere nicht frei zu durchmischen. Über kurze Zeitperioden vermochten sich gelegentlich nahezu stabile Kerngruppen zu formieren, deren soziales Umfeld aber weiterhin variierte. Solch vorübergehend konstante Assoziationen bildeten sich während des gesamten Sommerhalbjahres. In Abb. 7.3 illustrieren Euklid'sche Distanzmodelle der Assoziationskoeffizienten, wie eng sich die markierten Geissen und Jährlinge der Val dal Botsch in den einzelnen Monaten zusammengeschlossen haben.



In den Zwischenmonaten fiel die Abgrenzung bestimmter Gruppierungen schwerer, die Gefüge schienen lockerer Natur zu sein. Die informativste Konstellation ergab sich im August: Zu keiner andern Zeit konnten die Sozialklassen in den Distanzmodellen ähnlich klar getrennt werden. Die führenden Geissen verteilten sich in etwas asymmetrischer Weise auf den ersten und dritten Quadranten, die nicht führenden Geissen besetzten – mit Ausnahme des wie gewohnt abweichenden Weibchens Nr. 132 – den zweiten Quadranten. Während die weiblichen Jährlinge vollständig integriert waren, erweckten die männlichen Jährlinge, insbesondere Nr. 46 und Nr. 148, den Eindruck, in keiner Gruppierung permanenten Anschluss gefunden oder auch gesucht zu haben.

Während der gesamten Beobachtungsperiode konnte ich beim Betrachten einzelner Punkte des Untersuchungsgebietes feststellen, dass sich bestimmte Individuen über mehrere Wochen nie zur selben Zeit, sondern immer nur zeitverschoben dort aufhielten. Adulte weibliche und juvenile Gemen unterschieden sich weniger in der räumlichen als vielmehr in der zeitlichen Nutzung des gemeinsamen Sommerhabitats.

7.5 Diskussion

Der Bergfrühling erwies sich als eigentliche Konfliktsaison. Im Juni zeigten Böcke Geschlechtsgeossen gegenüber auffällig agonistisches Verhalten. Schröder (1971) sieht dies als Ausdruck der Neuverteilung der Territorien. Die Situation der männlichen Gemen beruhigte sich jedoch sehr schnell wieder; bereits am 15. Juli notierte ich die letzte Hetzjagd zweier Böcke. Während die Aggressionen der adulten Männchen längst abflauten, erreichte die Konflikthäufigkeit der Jährlinge und kitzlosen Geissen dafür ihr Höchstmass. In der Woche der letzten Bockhetzjagd konnte ich das einzige Mal zwei Geissen, beide nicht führend, bei der Verfolgung beobachten: Nr. 133 trieb Nr. 132 talauswärts.

Im Juni herrschte gerade bei den nicht führenden Geissen noch explizite Friedfertigkeit. Dasselbe gilt auch für männliche Jährlinge, weniger jedoch für weibliche. Beide Sozialklassen stiessen, wenn überhaupt, ausnehmend oft mit Geissen zusammen. Ich vermute dahinter die ersten – erfolglosen – Versuche, wieder in der Nähe der kitzführenden Geissen akzeptiert zu werden. Aufgrund einer stärkeren Bindung dürften sich diese Intentionen bei weiblichen Jährlingen etwas heftiger und vor allem früher einstellen als bei männlichen. Gestützt wird diese Annahme durch signifikant seltenere Auseinandersetzungen zwischen juvenilen und adulten Weibchen im Juli: Zu diesem Zeitpunkt hatten sich die weiblichen Jährlinge bereits in die Aufzuchtgruppen integriert, kamen nun allerdings mit den leicht verzögert dazustossenden männlichen Jährlingen in Konflikt. Solche Auseinandersetzungen hatten nicht zwingend ernsthaften Charakter, sondern konnten genauso gut spielerischer Natur sein. Dass sich ganze Jährlingsbanden von den Kapriolen der Kitze zu eigenem Spiel verleiten liessen, war ein oft gesehenes Phänomen. Scheinkämpfe oder lediglich agonistische Sequenzen sind feste Bestandteile des Jährlingsspiels (Krämer 1969).

Die hohe Konflikthäufigkeit nicht führender Geissen im Juli könnte deren Schwierigkeit im Umgang mit der veränderten sozialen Situation zum Ausdruck bringen. Mit der Integration der Kitze findet in der Population ein struktureller Wandel statt, auf den die nicht führenden Geissen hormonell nicht vorbereitet sind. Ausserdem ist Kitzlosigkeit ein Zeichen ehemals oder gegenwärtig schwacher Kondition,

bedeutet aber zugleich, dass die Laktationsenergie für agonistische Interaktionen zur Verfügung steht. Dementsprechend schlägt sich das Bestreben um zukünftigen Fortpflanzungserfolg womöglich gerade im Frühjahr, wo die Vegetation zwar qualitativ hochstehend, aber quantitativ beschränkt ist, in gesteigerter Aggressivität nieder.

Zwischen Frühling und Herbst löst sich das Nahrungsproblem zumindest in bezug auf die Menge. Allerdings nicht für sämtliche Sozialklassen: Die Kitze sind in der zweiten Sommerhälfte vermehrt gezwungen, nach Nahrung zu suchen. Es ist wahrscheinlich kein Zufall, dass Kitze in dieser Zeit gleich mit zwei andern Sozialklassen gehäuft agonistische Auseinandersetzungen gezeigt haben. Die Mütter wollen ihren Nachwuchs entwöhnen, weisen ihn ab mit dem Resultat, dass die Kitze selbst bei nicht führenden Geissen Anschluss zu finden versuchen. Den verstossenen Jährlingen bietet sich damit die Gelegenheit, in die Nähe der führenden Geissen zurückzukehren. Konsequenz dieser Versuche waren „Streitigkeiten“ sowohl mit Geissen als auch Kitzen.

Während die Nahrungssituation bei Kitzen das Konfliktpotential in der sozialen Umwelt erhöht, senkt sie es wahrscheinlich bei den restlichen Sozialklassen im Verlauf des Sommers. Die ansteigenden Lufttemperaturen könnten die energetischen Kosten für Hetzjagden unverhältnismässig in die Höhe schnellen lassen, was vielleicht als zusätzliche Erklärung für die abfallende Konfliktkurve bedacht werden sollte (Hamr und Czakert 1986). Den Hauptgrund für verminderte Aggression sehe ich jedoch in der anwachsenden Zeitspanne, während der sich die Gemen im selben geographischen Raum aufhalten. Gemeinsame Zeit erlaubt, eine individuelle Hierarchie auszubilden, die nicht nur auf klassenmässig fixierten Rangunterschieden, sondern auf persönlichem Erkennen beruht (Krämer 1969). Im Juni und Juli konnte ich verschiedentlich beobachten, wie Gemen, die sich einer bestehenden Gruppe näherten, auf offene Ablehnung stiessen und erst nach erfolgreich parierten Drohungen wenigstens an der Peripherie des Verbandes geduldet wurden. Solange sich die Tiere – zurückgekehrt in ihre Sommerstreifgebiete – nicht individuell erkennen, sind sie gezwungen, die Ranghöhe ihres Partners anhand klassentypischer Gestaltmerkmale einzuschätzen. Gegenwärtig ist immer noch umstritten, welche körperliche Eigenheit den Gemen als konkreter Schlüssel zur Dominanzbeurteilung dient. Dieses Fehlen eines offensichtlichen Rangabzeichens bedeutet, dass bei Begegnungen gegenseitig unvertrauter Tiere die Rangverhältnisse unklar sind und die soziale Hierarchie im Frühjahr durch direkte Konfrontation neu definiert werden muss.

Fest steht, dass der Rang der Gemen wie beim Mähnschaf (*Ammotragus spec.*) (Cassinello 1995) und Dickhornschaf (*Ovis canadensis*) (Hass 1991) mindestens bis zum Beginn altersbedingter Abbauprozesse positiv mit dem Alter korreliert ist (Locati und Lovari 1991). Da die Hornlänge nur bedingt altersabhängig und aufgrund des jährlichen Gehörzuwachses bei Gemen ohnehin kein verlässliches Rangabzeichen ist, bringen Locati und Lovari (1991) die Dominanz nicht mit der Horngrösse, sondern mit dem Körpergewicht in Verbindung. Diese Autoren beobachteten, dass der prozentuale Anteil erfolgreich demonstrierter Überlegenheit ab einem Alter von etwa 8 Jahren zurückgeht, das heisst ab dem selben Alter, in dem der altersbedingte Gewichtsverlust einsetzt. Zu meinen Ergebnissen aus dem Schweizerischen Nationalpark steht dieser Befund im Widerspruch: Ältere und auch leichtere Tiere besetzten nicht sukzessive tiefere Ränge, sondern genossen ganz im Gegenteil immer unangefochtener ihre hohe Stellung. Nr. 133, die als am ranghöchsten eingestufte markierte Geiss in

der Val dal Botsch, befand sich zur Zeit der Datenaufnahme schon in ihrem 18. Lebensjahr (vgl. Tab. 2.2, Seite 15). Eine Ursache dieser unterschiedlichen Resultate liegt womöglich im fehlenden Einbezug markierter Gemsen über 7 Jahre in der Studie von Locati und Lovari (1991).

Gemäss relativer Dominanz nach Chadwick nimmt zwar die zweitälteste markierte Geiss, Nr. 43 (vgl. Tab. 2.2, Seite 15), eine relativ niedrige soziale Position ein, doch führte Chadwicks Berechnungsweise bei der von mir beobachteten Gempopulation zu offensichtlich fehlerhaften Resultaten. Ich vermute, dass das Problem im Konzept der Formel zu suchen ist: Chadwick zielte nicht darauf ab, einzelne Individuen in einer Rangfolge zu ordnen, sondern ganze Sozialklassen. Bei einer Untersuchung auf der Basis der Individuen scheint mir die Berücksichtigung der Sozialpartner oder Handlungsobjekte unumgänglich. So führte denn auch die Auswertung der Direktbegegnungen zu einer individuellen Rangordnung, die wesentlich exakter die effektiven Verhältnisse im Feld widerspiegelte – dank genauer Kenntnisse über das Alter markierter Gemsen. Dass aber auch die Altersdifferenz den Sieger einer Auseinandersetzung nicht im Alleingang bestimmen kann, zeigt die durch Ausreisser abgeschwächte Korrelation zwischen Rang und Alter.

Die eigenartigste Abweichung zwischen der Bewertung der Direktbegegnungen und der Rangordnung nach Alter ist die soziale Positionierung der Weibchen, deren Kitze den verfrühten Wintereinbruch nicht überlebten. Weshalb die beiden Geissen Nr.147 und Nr. 150 über eine angesichts ihrer Jahre ungerechtfertigt tiefe Stellung verfügen, liesse sich aufgrund meiner Feldbeobachtungen höchstens spekulativ beantworten, hingegen sehe ich einen ziemlich greifbaren Zusammenhang zwischen der niederen Rangierung der Mütter und dem frühen Tod der Kitze. Soziale Hierarchien haben die Funktion, einzelnen Individuen prioritären Zugang zu limitierten Ressourcen zu verschaffen, das Verletzungsrisiko generell zu senken und das soziale Umfeld der Tiere besser voraussagbar zu gestalten (Wilson 2000). Trotz der Vorteile, die eine Rangordnung auch weniger gut gestellten Tieren zukommen lässt, verursachen soziale Hierarchien, dass die Schere zwischen dem konditionellen Zustand eines ranghohen und eines rangtiefen Individuums umso weiter auseinanderklafft, je knapper die Ressourcen sind. Bewegt sich eine Population an der Grenze der „carrying capacity“ eines Habitats, weisen dominante Tiere deshalb eine über Erwarten gute Kondition auf und vermögen entsprechend mehr Energie in ihren Nachwuchs zu investieren als subordinate Individuen. Beim Dickhornschaf konnte nachgewiesen werden, dass das Ausmass mütterlicher Fürsorge in direkter Proportionalität zur sozialen Position steht und Lämmer dominanter Geissen die besseren Überlebenschancen besitzen (Hass 1991). Sämtliche Vor- und Nachteile einer spezifischen hierarchischen Stellung übertragen sich direkt vom Mutter- aufs Jungtier (Ingold und Marbacher 1991). Das kann, wie beim Gabelbock (*Antilocapra americana*) dokumentiert, selbst soweit gehen, dass junge Weibchen in agonistischen Auseinandersetzungen von ihren Müttern aktiv unterstützt werden (Fairbanks 1994). In etwas geringerem Ausmass scheint dies auch unter Gemsen vorzukommen: Mehrmals konnte ich beobachten, wie Geiss Nr.132 ihrem weiblichen Jährling Nr. 49 in akuter Bedrohungslage zu Hilfe eilte. Nr. 49 geriet im Juli regelmässig mit dem männlichen Jährling Nr. 146 in Konflikt. Es fiel auf, dass dieser einzig dann einen Zweikampf für sich entscheiden konnte, wenn Nr. 132 die Auseinandersetzung gerade nicht überwachte.

Bei den Gamsen besteht der konkrete Nutzen eines hohen Ranges unter anderem in einer effizienteren Nahrungsaufnahme: Die Bissrate subordinater Weibchen erreicht in Gegenwart dominanter Tiere nicht dasselbe Niveau wie in konkurrenzfreier Situation (Lovari und Rosto 1985). Ranghohe Tiere pflegen mit grosser Aufmerksamkeit zu beobachten, wo ihnen unterlegene Tiere auf anscheinend schmackhafte Vegetation stossen, um sogleich an nämlicher Stelle die Futterquelle zu annektieren (Ingold und Marbacher 1991). Sind weite Teile des Habitats schneebedeckt, geraten rangniedere Tiere vergleichsweise rascher in Existenznot. Nicht die Frequenz agonistischer Auseinandersetzungen erweist sich aus Sicht der subordinaten Individuen als problematisch, sondern deren Asymmetrie. Bei Huftieren dürfte allgemein gelten, dass zwischen sozialem Rang und absoluter Häufigkeit ausgesandter oder empfangener Aggression keine direkte Abhängigkeit besteht (Fairbanks 1994). Hingegen dürfte aufgrund meiner Beobachtungen der Individualität eine recht bedeutende Rolle zukommen. Dem Verlauf des Ranggefälles entsprechend besetzten Geissen, die häufig bei agonistischen Interaktionen beobachtet werden konnten, meist mittlere soziale Positionen. Im Vergleich der markierten Tiere wurden jedoch gleichzeitig klare individuelle Unterschiede sichtbar: Während manche Geissen über natürliche Autorität zu verfügen schienen, mussten andere stets aufs neue ihre Dominanz beweisen.

Konflikte verlangen von allen Beteiligten, unabhängig vom Ausgang, ihren energetischen Preis. Die Kosten-Nutzen-Frage stellt sich demnach im Bereich des Sozialverhaltens genauso wie etwa hinsichtlich des Raumverhaltens. Die Gamsen der Val Trupchun, nach meinem subjektiven Eindruck in besserem konditionellen Zustand als die Tiere der Val dal Botsch, zeigten sich nervöser, schreckhafter und aggressiver als ebendiese. Worin die Gründe für dieses aktivere Auftreten auch immer liegen mögen, offensichtlich können es sich die „Trupchun“-Gamsen „leisten“. Im August, als Konflikte im Raum „Val dal Botsch“ – vermutlich aufgrund einer inzwischen eingespielten sozialen Hierarchie – bereits auf grössere Verbände beschränkt waren, wurden im Gebiet „Trupchun“ selbst in kleinsten Gruppen noch anscheinend unermüdlich Differenzen ausgefochten.

Das Vergesellschaftungsmuster der „Val dal Botsch“-Gamsen liess in dieser Periode zwar die sauberste Trennung zwischen den Sozialklassen erkennen, doch gleichzeitig auch die geringste Tendenz zur Kerngruppenbildung. Der abrupte Rückgang agonistischer Interaktionen ab Juli könnte zur Lockerung der im Juni gezeigten Affinitäten zwischen spezifischen Individuen beigetragen haben. Krämer (1969) führt die Vereinigung zu sozialen Verbänden vor allem auf das anonyme Anschlussbedürfnis an bestimmte Klassen zurück, weniger auf persönliche Bindungen. Geissen würden sich demzufolge innerhalb ihres gemeinsamen Lebensraums frei vermischen. Eine solche Hypothese liesse sich nur aufgrund meiner Augustresultate bestätigen. Die Beobachtung, dass im Oktober teilweise dieselben Individuen wie schon im Juni miteinander engeren Kontakt pflegten, erhärtet jedoch die Annahme, dass Beziehungen zwischen einzelnen Individuen durchaus existieren (Gerard und Richard-Hansen 1992). Halten sich bestimmte Geissen vermehrt in der gleichen Gruppe auf, bieten sich nach Ruckstuhl und Ingold (1998) bessere Gelegenheiten zu gegenseitiger Kitzbetreuung. Hinweise zu reziprokem Helferdienst erhielten diese Autoren im Zusammenhang mit Beobachtungen an Salzlecken: Statt Geissen solch konfliktträchtigen Orten einen Besuch ab, lassen sie ihre Kitz aus Sicherheitsgründen in der Nähe eines andern Weibchens zurück. Ende Juli sah ich die führende Geiss Nr.120

ohne Begleitung, dafür in forschem Tempo zu einer Salzlecke in der Val Plavna queren; ihr Kitz hatte sie entweder alleine oder aber, wie ich vermute, in einem Verband zurückgelassen.

Fazit und Bezug zum Modell

Die soziale Organisation einer Tierart sollte sich naturgemäss dahingehend entwickelt haben, dass aktiv an der Erhaltung der Population beteiligte Tiere bevorzugt werden. Es widerspricht daher einer gewissen Logik, in den obersten Rängen der sozialen Hierarchie fast ausschliesslich nicht führende Geissen zu wissen. Generell hat sich gezeigt, dass die Komponenten des Sozialverhaltens wohl mehrheitlich der Sparte „agonistic“ und nicht dem Bereich „well-disposed“ zuzuschreiben sind.

8 Gesamtdiskussion

Das auf Seite 5 abgebildete Modell der natürlichen Bestandesregulation bei Gamsen stellt ein Beziehungsnetz dar aus einzeln verifizierten oder nur postulierten Abhängigkeiten extrinsischer und intrinsischer Faktoren. Sämtliche durch meine Beobachtungen ermittelten Zusammenhänge sind mit dem vorgeschlagenen Modell vereinbar. Allerdings beschränken sie sich – wie die Hypothesen, die zum Modell geführt haben – meist auf Analysen einzelner Variablen. Ob das Modell als ganzes in sich geschlossenes Wirkungsgefüge richtig ist, bleibt daher offen. Zudem erlaubt der einfache Charakter des Schemas nicht, die einzelnen Faktoren und Mechanismen zu gewichten und feinere Unterschiede in populationsdynamischen Prozessen zu erklären.

Extrinsische Faktoren können einen Gleichgewichtszustand einer Population in ihrem Habitat stören oder gar verhindern (Newton 1998). Intrinsische, dichteabhängige Faktoren wirken solcherart, dass sie entweder den durch extrinsische Faktoren unvorhergesehen eingeleiteten Niedergang eines Bestandes abfangen oder aber ihrerseits hemmende Wirkung auf die Vermehrungsrate einer Spezies ausüben. Je dominanter der Einfluss regulierender dichteabhängiger Faktoren ist, desto grössere Stabilität zeigt eine Population (Newton 1998). Aus den starken Fluktuationen in den Individuenzahlen der Gamsen des Schweizerischen Nationalparks lässt sich deshalb folgern, dass diese Tiere mächtigen Umwelteinflüssen ausgesetzt sind. Meine Daten zeigen: Die Standortwahl der Gamsen steht in enger Beziehung zur Tagesmaximaltemperatur sowie zur aktuellen Niederschlagsart (Abb. 5.1, Seite 42). Auf Schneefeldern – eine im Sommer nur begrenzt und punktuell vorhandene Kühlungsressource – werden die sonst üblichen Distanzen zwischen den Tieren unterschritten (Abb. 6.3, Seite 55). Die Witterungsverhältnisse wirken sich aber auch sehr direkt auf den Bestand aus. Wie sich eindrücklich in der Val dal Botsch zeigte, kann einem verfrühten Wintereinbruch ein grosser Anteil der Kitze zum Opfer fallen (Abb. 4.3, Seite 30). Aufgrund meiner Beobachtungen drängt sich die Hypothese auf, dass das Wetter als effizienter Selektionsfaktor der zentrale limitierende Faktor im System der natürlichen Bestandesregulation der Gamsen ist – mittels entweder direktem oder indirektem Einfluss via Nahrungsressourcen.

Wo ausserordentliche und heftige Wetterereignisse in so kurzen Intervallen auftreten, dass erlittene Verluste kaum je vor Eintreffen des nächsten Ereignisses wettzumachen sind, entstehen Populationsgrössenkurven mit Sägezahnmuster (Newton 1998). Mit Bezug auf Gamspopulationen im Alpenraum registriert man in einigen Jahren schneereiche und nasskalte Perioden im oft kritischen Spätwinter und Frühling, unter anderem 1968, 1975 und 1999. Die Tiere erreichen kaum je ein Bestandesniveau, auf dem stabilisierende Mechanismen wirksam sind. Dichteunabhängige Faktoren verursachen Bestandesschwankungen in einer Grössenordnung, welche die Wirkung dichteabhängiger, regulierender Faktoren maskiert. In unberechenbarer Umwelt werden Populationen primär durch wiederkehrende Katastrophen limitiert und bleiben womöglich stets unter dem Niveau, das ohne sporadische Störungen theoretisch zu erreichen wäre. Dies kann bedeuten, dass die Individuenzahlen zu keinem Zeitpunkt die Kapazitätsgrenze des Habitats berühren. Trotz der verhältnismässig hohen Gamsdichte im

Schweizerischen Nationalpark halte ich die Idee der ständig rekonvaleszenten Population von MacArthur und Wilson (1967) für erwägenswert. Periodische Rückschläge werfen die Gemsbestände immer wieder in die Expansionsphase und bereiten dadurch den Boden für r-Selektion. Ihre Fähigkeit, auf unvorhergesehenes Ressourcenangebot mit rasch einsetzendem Populationswachstum zu reagieren, hat die Gemse nicht nur durch sehr hochfrequente Bestandesschwankungen unter Beweis gestellt, sondern auch durch zahlreiche äusserst erfolgreiche Kolonisationen, beispielsweise in Neuseeland. Diese Eigenheit der Gemse zeigt sich alljährlich auch im Wallis, indem die weitgehend leer geschossenen Gebiete zwischen dem dichten Netz an Schonrevieren nach der Jagd jeweils relativ rasch neu besiedelt werden. Die Gemse ist auf ein Leben unter wechselhaften Umweltbedingungen spezialisiert (Lovari 1987). In ihrer Flexibilität weist sich die Gemse im Vergleich zu anderen Huftieren ähnlicher Grösse als entschiedener r-Strategie aus.

In Abb. 8.1 habe ich versucht, die beschriebenen Verhältnisse zu veranschaulichen. Die Position der Gemse liegt eher auf der rechten Seite dieses Schemas. Auf der linken Seite sind tendenzielle K-Strategen in voraussagbarer Umwelt einzuordnen.

Instabilität einer Gempopulation im Spannungsfeld zwischen sozialem Umfeld und physischer Umwelt

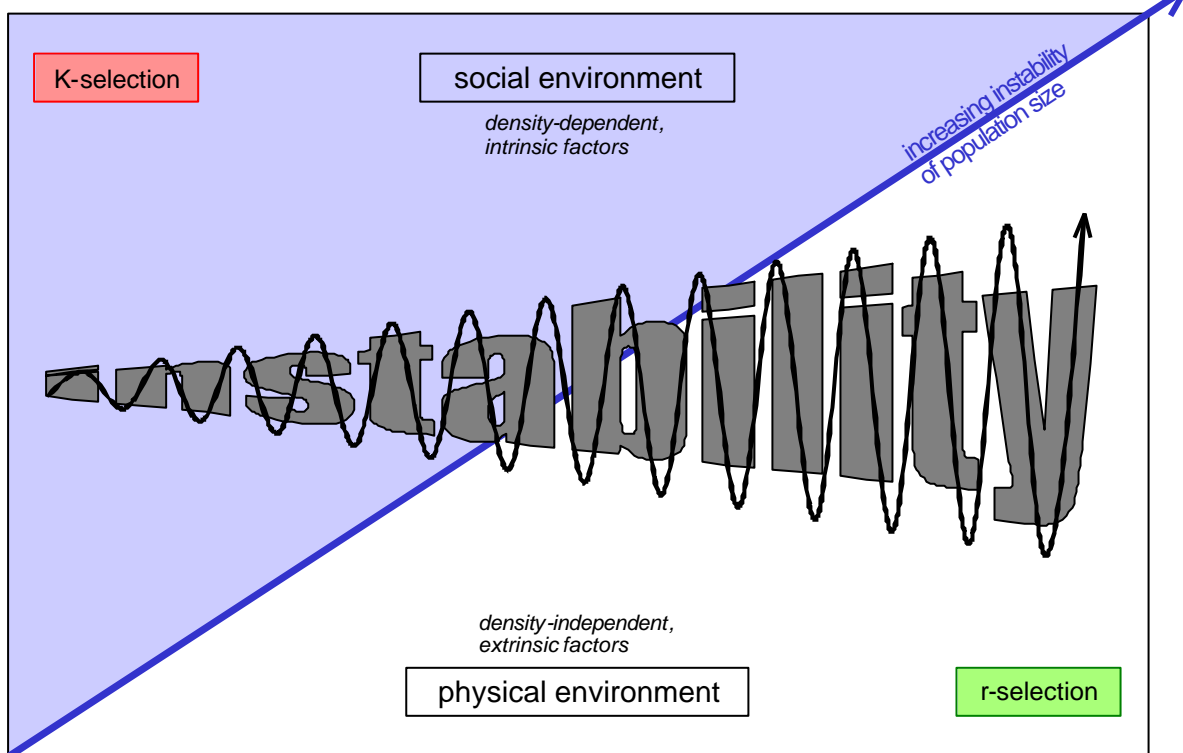


Abb. 8.1 Zusammenhang der Instabilität einer Population mit der Dominanz der bestandesbeeinflussenden Faktorkomplexe „soziales Umfeld“ (dichteabhängig) und „physische Umwelt“ (dichteunabhängig) in ihrem Habitat, nach Begon et al. (1996) und Newton (1998).

Die Gemen beider untersuchter Populationen des Schweizerischen Nationalparks haben aufgrund der vorliegenden Ergebnisse und Interpretation nicht mit der Kapazitätsgrenze ihres Habitats verbundene Probleme. Vielmehr sind sie gefordert, ihren Bestand an diese Grenze heranzuführen. Das soziale Umfeld wirkt nicht in erster Linie limitierend, sondern unterstützt die Regeneration des Bestandes innerhalb eines Gebietes und – durch Auswanderung – den Wiederaufbau reduzierter Bestände in

benachbarten Räumen. Als dichteabhängiger Faktor hinkt das soziale Umfeld in seiner Wirkung den Einflüssen dichteunabhängiger Faktoren hinterher. Der limitierende Effekt intrinsischer, dichteabhängiger Faktoren ist unter konstanten Lebensbedingungen, somit bei K-Strategen, wahrscheinlich um einiges bedeutender als in einer Umwelt, in der die Populationen in unberechenbarem Ausmass sporadisch dezimiert werden. Je stärker Wetter, Witterung und Klima reduzierend wirken, desto geringer wird der begrenzende Einfluss der sozialen Organisation ausfallen. Desto bedeutsamer wird jedoch, dass intrinsische Faktoren den Fortbestand der Population gewährleisten. Die Sozialstruktur samt Territorialität und Rangordnung erleichtert Regulierungsmechanismen im Bereich hoher und niedriger Dichte, eingeschlossen die bei einem abnehmenden Dichtegradienten nach aussen mutmasslich geförderte Emigration.

Die soziale Organisation der Gamsen muss sich in einer veränderlichen Umwelt bewähren. Sie muss für physiologische und ökologische Flexibilität genügend Freiraum lassen, damit erhöhte Mortalität im betreffenden Gebiet oder ausserhalb wieder ausgeglichen werden kann. Diese Fähigkeit, in „leere“ Räume vorzustossen, könnte in Beziehung stehen mit dem – im Vergleich zu den höher entwickelten, abgeleiteten Capriden – relativ tiefen Niveau in der sozialen Evolution der Rupicapriden, wie dies Geist (1987) vermutet. In Abb. 8.2 sind die Überlegungen umgesetzt, welche Geist zu dieser Hypothese geführt haben.

Einfluss des Habitats auf die soziale Evolution der Caprinae (nach Geist, 1987)

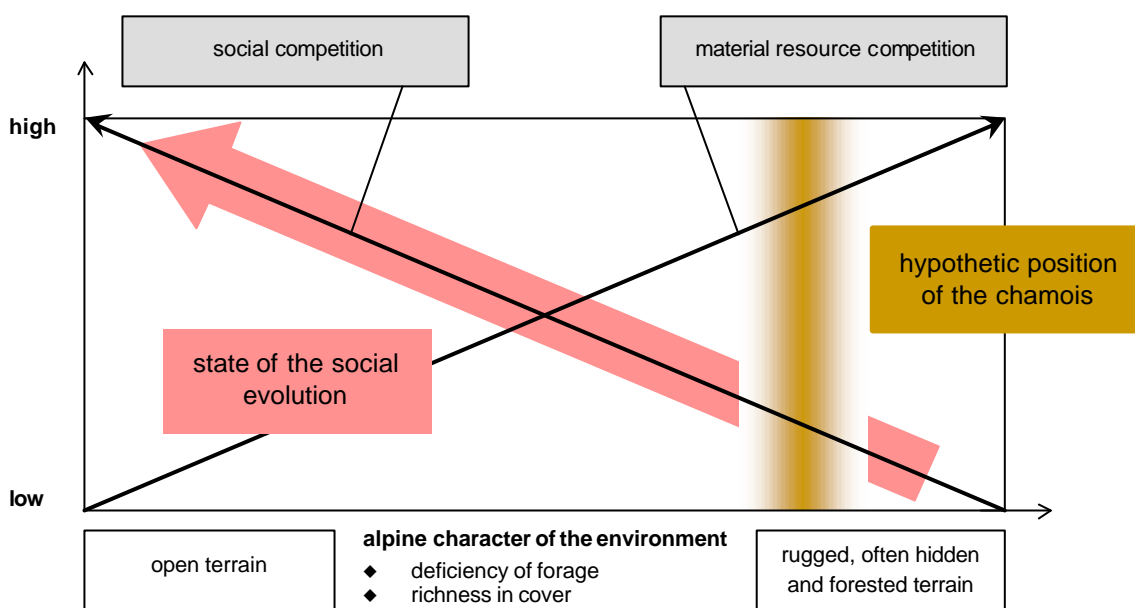


Abb. 8.2 Einfluss der Beschaffenheit des Habitats bezüglich Deckungs- und Nahrungsangebot auf den Grad der sozialen Evolution bei den Caprinae (Rupicaprini, Caprini, Oviboni) nach Geist (1971, 1985, 1987).

In der vergleichsweise üppigen Vegetation der Val Trupchun erlebte ich die Gamsen lebhafter und häufiger in agonistische Auseinandersetzungen verwickelt als in der mageren Vegetation der Dolomitanlandschaft der Vals dal Botsch und Plavna. Das Leben in kargem Gebirgsraum – wie es in weiten Teilen des Schweizerischen Nationalparks geführt werden muss – ist gleichbedeutend mit einem Leben, das durch intensive Nahrungskonkurrenz geprägt wird. Wo ein fortwährender Kampf um genügend Energienachschub zur Deckung der reinen Lebenshaltungskosten den Tagesablauf bestimmt, bleibt

für soziale Konkurrenz wenig Zeit. Der Theorie von Geist (1971) zufolge erhält die soziale, sexuelle Selektion unter männlichen Tieren selbst einer polygynen Art kaum entscheidenden Stellenwert ohne wenigstens periodische Befreiung vom Nahrungswettbewerb. Körperform und -grösse widerspiegeln allein ökologische Anpassungen, da das restriktive Energiebudget die phänotypische Ausbildung von Luxusorganen nicht erlaubt (Geist 1985). Nach Geist (1987) ist geringer Sexualdimorphismus in urtümlichen, eher solitär lebenden Capridenformen zwar an kooperative Ressourcenverteidigung geknüpft, doch könnte er bei der adaptiv gregären Gemse auch Ausdruck intersexueller Konkurrenz sein – ein Phänomen, das in Erscheinung tritt, wenn die Nahrungskonkurrenz die soziale, intrasexuelle Konkurrenz dominiert (vgl. Abb. 8.2).

Neben wenig limitiertem Futterangebot hält Geist (1971, 1985, 1987) die Offenheit des besiedelten Geländes für die primär treibende Kraft der sozialen Evolution (vgl. Abb. 8.2). Gestützt wird diese Annahme durch die Hypothese von Jarman (1974), dass erhöhtes Prädationsrisiko aufgrund verbesserter Sichtbarkeit der Tiere den Herdentrieb auslöst. Den Schritt in teils besser überschaubares Habitat hat die Gemse gewagt – mit der von Geist (1987) postulierten morphologischen Konsequenz, dass die dolchartigen Hörner der primitiven Rupicapriden durch ein gekrümmtes Ende entschärft wurden: Physisch destruktive Waffen sind mit dem Herdenleben inkompatibel. Doch im Gegensatz zu ihren höher entwickelten Verwandten, entweder in produktiverer Umwelt beheimatet oder mit effizienterem Verdauungsapparat ausgerüstet, ist bei den Gamsen die Abwandlung der Hörner nicht so weit fortgeschritten, dass die ehemaligen Stichwaffen für verletzende Lateralangriffe nun für Kommentkämpfe geeignet wären (Geist 1985, 1987). Die mittlere Wachstumsrate des Gehörns wurde nicht derart gesteigert, dass merkliche Differenzen in der Horngrösse über das Kräfteverhältnis zwischen zwei Kontrahenten Auskunft geben könnten. Anscheinend ist die soziale Konkurrenz bei der Gemse zu wenig ausgeprägt, um ein – auch für den Menschen sichtbares – Instrument zu schaffen, mit welchem sich das gesellschaftliche Umfeld berechenbarer gestalten liesse.

Der mit dem vergleichsweise wenig entwickelten Sozialsystem verbundene Verzicht auf optisch klare Ranganzeiger fördert agonistisches Verhalten, Ausweichen in andere Gebiete und damit auch die ökologische Anpassungsfähigkeit. Der soziale Druck wirkt lokal hohen Dichten entgegen. Böcke erleben ein äusserst spannungsgeladenes Frühjahr, bis die Verteilung der Sommerstreifgebiete für eine weitere Saison geregelt ist, und auch Geissen verhalten sich bei der Rückkehr aus den teils getrennten Wintereinständen auffallend aggressiv (vgl. Abb. 7.1, Seite 65). Das flache soziale Gefälle im mittleren Rangbereich der adulten Weibchen könnte ebenfalls auf schwierige Taxierbarkeit der potentiellen Konfliktpartner hinweisen (vgl. Abb. 7.2, Seite 68). Für die betroffenen Geissen der hierarchischen Mittelschicht – damit der hauptsächlich reproduzierenden Altersklasse (vgl. Tab. 7.2, Seite 67) – bedeutete dies, dass soziale Unsicherheit noch in bereits etablierten Beziehungsnetzen einen permanenten Stressfaktor darstellt. Bei einer für die Kapazität des Lebensraums allzu hohen Gamsdichte liegt in diesem Stressmoment womöglich ein effizienter Mechanismus der Bestandesregulation – sei es via Senkung der Fertilitätsrate, sei es via Steigerung der Emigrationsrate (Begon et al. 1996).

Meinen subjektiven Eindrücken zufolge, aber auch nach objektiven Befunden haben dieser Mechanismus sowie andere Kaskaden rein intrinsischer Faktoren auf Boden des Schweizerischen Nationalparks kaum je limitierende Wirkung in erfassbarer Grössenordnung entfaltet. Wetter, Witterung und

Klima – extrinsisch, daher dichteunabhängig – agieren als reduzierende Variablen, wodurch die soziale Organisation in erster Linie regenerierende oder wenigstens nicht hemmende Charakterzüge trägt. Dies gilt sowohl für die Vals dal Botsch und Plavna als auch, noch in höherem Masse, für die Val Trupchun. Die Tiere geniessen dort zwar die bessere Kondition, doch sehen sie sich zusätzlich dem limitierenden, ebenso mächtigen wie nicht regulierenden Faktor der interspezifischen Konkurrenz gegenüber.

Die Gamsen sind nicht ausgestorben, aber sie fristen im Alpenraum eine Randexistenz – dank physiologischer und ökologischer Flexibilität, die durch ein wenig ausdifferenziertes Sozialsystem kaum eingeschränkt werden, allerdings eine ungefährdete, sogar recht erfolgreiche, und dies seit mehr als 80'000 Jahren.

9 Zusammenfassung

Die Gemse ist die einzige Huftierart, die den Schweizerischen Nationalpark seit seiner Gründung in konstant hoher Dichte besiedelt, obschon das Ausmass kurzfristiger Bestandesschwankungen auf erhebliche Instabilität der einzelnen Populationen schliessen lässt. Die Mechanismen hinter dieser dynamischen Stabilität werden zur Zeit im von der Nationalparkdirektion initiierten Forschungsprojekt „Populationsbiologie der Gemse *Rupicapra rup. rupicapra* im Schweizerischen Nationalpark“ untersucht. Die vorliegende Studie, basierend auf Daten aus dem Sommerhalbjahr 1999, bewegt sich im Rahmen dieses Projekts.

Empirisch entstandene Hypothesen verschiedener Autoren über Wechselbeziehungen bestandesbeeinflussender Faktoren bei Huftieren fügte ich zu einem allgemeinen Modell der natürlichen Regulation von Gemsepopulationen zusammen. Im Grundsatz besagt dieses Modell, dass das soziale Umfeld der Individuen die Populationsgrösse reguliert: Je höher die Bestandsdichte ist, desto kritischer ist die Versorgungslage bezüglich Nahrungsressourcen, entsprechend aggressiver verhalten sich die Tiere. Bei knapperen Ressourcen werden deshalb mehr subordinate Individuen gezwungen, in minderwertiges Habitat auszuweichen. Der geschmälerte Fortpflanzungserfolg dieser Tiere setzt die Reproduktionsrate der gesamten Population herunter. Die Individuenzahlen sinken allmählich, und der Druck auf die Nahrungsgrundlage nimmt ab. Dieser Regelkreis findet jedoch nicht in einem geschlossenen System statt, sondern ist den Störungen der physischen Umwelt ausgesetzt. Unter Einbezug der in unterschiedlicher Konkurrenz- und Nahrungssituation lebenden Gemsepopulationen „Val dal Botsch“ und „Trupchun“ wurde das vorgeschlagene Modell auf mehreren Beobachtungsebenen auf Widerspruchsfreiheit geprüft.

Auf den Ebenen der Populationsentwicklung und -struktur liessen beide untersuchten Bestände ein zugunsten der Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis erkennen. Es hat sich gezeigt, dass die an sich erhöhte Mortalität der Böcke bei vergleichsweise guter Kondition der Individuen in schneereichen Wintern zusätzlich ansteigt, während die Geissen durch unvorhergesehene Nahrungsknappheit seltener oder in geringerer Zahl an ihre Existenzgrenzen stossen. Nicht nur bei männlichen Tieren, sondern hauptsächlich auch bei Jährlingen und Kitzen erwies sich der Winter als kritische Phase. Ein verfrühter Wintereinbruch Ende September im Anschluss an einen nasskalten Sommer verursachte zahlreiche Todesfälle unter den Kitzen. In der kargen Dolomitlandschaft der Val dal Botsch zeigte sich die jüngste Gemsegeneration besonders empfindlich. Dass die Geissen gerade zu dieser Zeit die Entwöhnung von der Muttermilch vorantrieben, dürfte die „Notlage der Kitze“ verschärft haben.

Auch auf der Ebene der räumlichen Verteilung erwies sich das Wetter als einflussreicher Faktor: Mit der aktuellen Niederschlagsart liess sich die Standortwahl der Gemen zum grösseren Teil, mit der Maximaltemperatur des betreffenden Tages beinahe fehlerfrei erklären. Die Standortwahl ihrerseits wirkte gemeinsam mit der Jahreszeit auf die Grösse gemischter Geissverbände ein: Bei grösserer Offenheit des Geländes und weiter fortgeschrittenem Sommer wuchs deren Kopfzahl. Die kleinräumi-

ge Verteilung der Tiere innerhalb dieser Gruppen liess ebenfalls eine zeitliche Variabilität erkennen, erwies sich jedoch weitgehend als Funktion der beteiligten Sozialklassen. Geissen mit Kitz tendierten im Vergleich zu Geissen ohne Kitz zu kürzeren Individualdistanzen. Die Wirkung anwesender Kitze auf die Entfernung ihrer Mütter zu dritten Tieren machte deutlich, dass Kitze von Artgenossen bereits als eigenständige Individuen wahrgenommen werden. Allgemein ergaben die mittleren Abstandswerte eine ungefähr komplementäre Kurve zum Verlauf der durchschnittlichen Gruppengrösse: Ab Juli begannen sich die Individualdistanzen zu verringern. Dieses Resultat widerspiegelt sehr wahrscheinlich den Jahr für Jahr ablaufenden Prozess der sozialen Neuorganisation im Sommerstreifgebiet. Wie die Struktur der Nachbartiere verriet, sondern sich trächtige Geissen im Juni während der Setzzeit ab und stossen erst allmählich wieder zu kleineren Gruppen aus Weibchen mit ebenfalls Neugeborenen. Sukzessive schliessen sich Geissen ohne Kitz und Jährlinge diesen Verbänden an. Die Ergebnisse, dass Jährlinge im Juni wider Erwarten oft mit Geissen in Konflikt gerieten und agonistische Auseinandersetzungen in gemischten Geissverbänden im Juli am häufigsten zu beobachten waren, sprechen für dasselbe Zeitmuster sozialer Neuorganisation.

Auf der Ebene des Sozialverhaltens zeigte es sich, dass das soziale Gefälle der Weibchen im Bereich der mittleren Alters- und Rangstufen vermutlich sehr flach verläuft. Im Gegensatz dazu schälte sich bei den ranghohen und rangtiefen Tieren eine klare Hierarchie heraus. Die mehrfach beobachtete Bildung temporär stabiler Untergruppen könnte als Strategie zur Verminderung des Konfliktpotentials interpretiert werden.

Die Synthese sämtlicher Resultate liess mich zum Schluss kommen, dass die Gemspopulationen des Schweizerischen Nationalparks primär durch den dichteunabhängigen, extrinsischen Wetterfaktor und erst sekundär – wenn überhaupt – durch dichteabhängige, intrinsische Variablen limitiert werden. Der intrinsische Faktor der sozialen Organisation hat sogar eher regenerierenden Charakter. Das Sozialsystem der Gemen ist auf einem relativ tiefen Evolutionsniveau stehengeblieben und garantiert damit rasches Abfedern erhöhter Mortalität, weil es für physiologische und ökologische Flexibilität genügend Freiraum lässt.

10 Dank

Feldarbeit ist mit prägenden Erlebnissen verbunden. Nicht nur die Gamsen stossen im Verlauf ihres Daseins an Grenzen der verschiedensten Art, sondern auch ich habe während der Zeit im Nationalpark einige Grenzerfahrungen machen müssen, machen dürfen: physisch und psychisch. Von einem kräftigen Gewitter im Schuttkessel der Val Plavna überrascht zu werden, nach heftigen Regenfällen plötzlich durchnässt vor einem angeschwollenen Bergbach zu stehen, der einem den Rückzug ins Tal versperrt (noch dazu am eigenen Geburtstag), die verzweifelte Hilfestellung einer Gamsgeiss mitansetzen zu müssen, die in ergreifender Weise mit Hufen und Hörnern ihrem sterbenden Kitz wieder auf die Beine zu helfen versucht – all das sind Ereignisse, welche die Arbeit im Feld nicht immer einfach gestaltet, sich im Nachhinein aber als ungemein wertvoll und eben – prägend erwiesen haben.

Während des Aufenthalts im Nationalpark, aber auch bereits im Vorfeld und erst recht bei der Aufbereitung des Datenmaterials durfte ich von zahlreichen Personen grosse Unterstützung erfahren: in fachlicher und – zeitweise mindestens so wichtig – in moralischer Hinsicht. Bei all diesen Menschen möchte ich mich herzlich bedanken:

- ◆ Prof. Dr. Bernhard Nievergelt. Als Betreuer hat er mir die grösstmöglichen Freiheiten bei Konzeption und Durchführung meiner Diplomarbeit eingeräumt; immer habe ich ihn jedoch unterstützend im Hintergrund gespürt.
- ◆ Prof. Dr. Heinrich Haller (Nationalparkdirektor). Er hat als Mitbetreuer fungiert und mir die Erlaubnis erteilt, in einem Schutzgebiet der Kategorie 1 (Richtlinien der International Union for the Conservation of Nature IUCN) Daten zu erheben. Für dieses Vertrauen danke ich ihm.
- ◆ Flurin Filli (wissenschaftlicher Adjunkt des Schweizerischen Nationalparks). Er hat verschiedene Datensätze zu den Huftieren im Nationalpark für mich aufbereitet.
- ◆ Mario Negri (technischer Leiter des Nationalparks), die Parkwächter und Peter Roth. Unterkunft im Labor „Il Fuorn“ und in Parkhütten, Sicherheit durch Funkkontakt, Fallen erstellen, Gamsen fangen und markieren – dies nur einige Stichworte zu Bereichen, wo ich die Dienste dieser Personen in Anspruch nehmen durfte. Nicht zu vergessen sind auch all die aufmunternden Gespräche bei Wind und Wetter, die selbst einer Zürcherin das Gefühl vermitteln konnten, im Bündnerland nicht ganz unwillkommen zu sein. Dass nun in der Val Trupchun eine Gemse meinen Namen trägt, freut mich ganz besonders.
- ◆ Dr. Thomas Scheurer und die WNPk. Dr. Thomas Scheurer hat das Konzept zu meiner Diplomarbeit kritisch durchgesehen und mit nützlichen Kommentaren versehen. Die WNPk hat einen Teil der Spesen übernommen.
- ◆ Mathias Federspiel. Jäger in der Val Plavna; mit seiner aufgeschlossenen Art hat er mir gezeigt, dass bei gegenseitiger Akzeptanz selbst Jäger und angehende Wildbiologinnen zu einem konstruktiven Dialog finden können. Ein grosses Danke auch für das Zusenden seines selbstgedrehten Films über die Val Plavna.

- ◆ PD Dr. Wolf Blanckenhorn und Dr. Werner Stahel. Sie appellierten an mein statistisches Gewissen.
- ◆ Dr. Dieter Burckhardt. Man muss nicht alles wissen, man muss wissen, wo es steht. Danke für den entscheidenden Literaturhinweis betreffend Weltkriegsvergangenheit des Nationalparks.
- ◆ Schweizerische Meteorologische Anstalt. Die SMA hat mir Wetterdaten der Station Buffalora zur Verfügung gestellt.
- ◆ Eliane Leuzinger. In mancher Hinsicht durfte ich von ihren Erfahrungen im Nationalpark profitieren. Danke für all die Karten und Telefonate, welche mich im Labor „Il Fuorn“ erreichten, und für jegliche sonstige Unterstützung.
- ◆ Cristina Boschi. Mit ihrer Diplomarbeit hat sie die Basis zur meinigen gelegt. Immer wieder haben sich anregende Gespräche zwischen uns entwickelt.
- ◆ René Güttinger und Isabelle Minder. Besonders in der Anfangsphase habe ich von René Güttinger wertvolle Gedankenanstösse erhalten. Isabelle Minder hat Zeit gesucht und gefunden, mein Manuskript durchzusehen.
- ◆ Marion Schmid und Claude Steck. Allein schon Gedanken an Menschen, die sich in derselben Situation befinden, können das eigene Schicksal erleichtern.
- ◆ Susanne Reimann. Ihr möchte ich für die Unterstützung bei der graphischen Gestaltung des Titelblattes danken.
- ◆ Reto Pauli. Er hat die Datenbank zu meiner Diplomarbeit erstellt und mich in deren Benützung unterrichtet; ein Computerprogramm zum koordinatengetreuen Setzen von Punkten in Dreiecksdiagrammen (Kap. 6 Die Gruppenstruktur) ist ebenfalls von ihm geschrieben worden – und er war der einzige, der um 04:55 Uhr morgens im Nationalpark angerufen hat, um mir einen angenehmen Tag zu wünschen...
- ◆ Meine Eltern. Sie haben mir das Studium ermöglicht und – sie haben ihre Tochter ziehen lassen, als sie beschloss, zwei Sommer lang in der „Wildnis“ den Spuren der Gamsen nachzugehen.

- ◆ Gemsbock Nr. 196 (1987 – 2000). Mein Kollege im Feld, der stets an meiner Seite weilte.



GRAZIA FICH!

11 Literatur

- Alcock, J. 1996. Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Gustav Fischer, Stuttgart, 464p.
- Allaine, D., H. Houssin et J.M. Gaillard. 1990. Étude de la variabilité spatio-temporelle d'un indice de reproduction dans une population de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage* 7:85-94.
- Allaine, D., P. Menaut, M. Catusse, J.M. Gaillard et D. Pépin. 1991. Estimation des taux de survie par sexe chez l'isard adulte (*Rupicapra pyrenaica*). *Gibier Faune Sauvage* 8:55-64.
- Andrewartha, H.G. and L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago, 782p.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1996. Ecology - Individuals, Populations, Communities. Blackwell Science, Oxford, 1068p.
- Berlie, J. 1997. Dynamique de la population du chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans la région de la Dôle de 1962 à 1987. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 84:223-234.
- Bon, R. and R. Campan. 1989. Social tendencies of the Corsican mouflon (*Ovis ammon musimon*) in the Caroux-Espinouse Massif (South of France). *Behav. Process.* 19:57-78.
- Boschi, C. 1999. "La bella", "La pigra", "Il solitario",...: Raumnutzung weiblicher und männlicher Gamsen (*Rupicapra rup. rupicapra*) im Gebiet Il Fuorn des Schweizerischen Nationalparks. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Universität Zürich, 98p.
- Boschi, C., T. Maddalena e M. Moretti. 1998. Cacciare o osservare i camosci sul Monte Generoso. Valutazione della situazione attuale del camoscio *Rupicapra rup. rupicapra* nella regione del Monte Generoso e probabile conseguenze di un' apertura della caccia. *nostro paese* 245:39-51.
- Braun-Blanquet, J. 1917. Die xerothermen Pflanzenkolonien der Föhrenregion Graubündens. *Vierteljahresschr. Nat.forsch. Ges. Zür.* 62.
- Buchli, C. 1973. Konditionsuntersuchungen an Hirschen in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. *Rev. Suisse Zool.* 80:671-674.
- Buchli, C. und W. Abderhalden. 1998. Das Steinbockprojekt Albris / Schweizerischer Nationalpark (SNP). *Z. Jagdwiss.* 44:102-107.
- Bühl, A. und P. Zöfel. 2000. SPSS Version 9 - Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. Addison-Wesley, München, 686p.
- Campbell, G.S., A.J. McArthur and J.L. Monteith. 1980. Windspeed dependence of heat and mass transfer through coats and clothing. *Bound. Layer Meteor.* 18:485-493.
- Capurro, A.F., M. Gatto and G. Tosi. 1997. Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography* 20:37-47.
- Cassinello, J. 1995. Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 45:175-180.
- Chadwick, D.H. 1977. The influence of mountain goat social relationship on population size and distribution. *In Proc. 1st international mountain goat symposium*. Eds. W. Samuel and W.G. Macgregor. Fish and Wildlife Branch, Province of British Columbia, Victoria, pp 74-91.
- Clarke, C.M.H. 1986. Chamois movements and habitat use. *N.Z. J. Zool.* 13:175-198.
- Clarke, C.M.H. and C.M. Frampton. 1991. Structural changes in an apparently stable chamois population in Basin Creek, New Zealand. *N.Z. J. Zool.* 18:233-241.
- Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness and S.D. Albon. 1982. Red deer - behavior and ecology of two sexes. The University of Chicago Press, Chicago, 378p.
- Corti, R. 1995. Le chamois et l'isard en France. *Off. Nat. Chasse Bull. Mens.* 198:14-27.
- Dice, L.R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26:297-302.

- Eisfeld, D. 1976. Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen. *Rev. Suisse Zool.* 83:914-928.
- ENPK. 1940-1942. Jahresberichte der Eidgenössischen Nationalparkkommission. Bern.
- Estabrook, C.B. and F.E. Estabrook. 1987. ACTUS: A solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Histor. Meth.* 82:5-8.
- Eugster, H. 1966. Die Geologie. *In* Durch den Schweizerischen Nationalpark - Ein wissenschaftlicher Führer. Ed. Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Nationalparkes. P. Attinger S.A., Neuchâtel, pp 36-42.
- Ewer, R.F. 1968. *Ethology of mammals*. Logos Press, London, 418p.
- Fairbanks, W.S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology* 97:278-293.
- Filli, F. 1995. Projekt zur Untersuchung der Populationsbiologie der Gemse *Rupicapra rup. rupicapra* im Schweizerischen Nationalpark. *Ornith. Beob.* 92:251-252.
- Forsyth, D.M. and G.J. Hickling. 1998. Increasing Himalayan thar and decreasing chamois densities in the eastern Southern Alps, New Zealand: evidence for interspecific competition. *Oecologia* 113:377-382.
- Garin, I. and J. Herrero. 1997. Distribution, abundance and demographic parameters of the Pyrenean chamois (*Rupicapra p. pyrenaica*) in Navarre, Western Pyrenees. *Mammalia* 61:55-63.
- Geist, V. 1971. *Mountain sheep: a study in behavior and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, 383p.
- Geist, V. 1985. On evolutionary patterns in the caprinae with comments on the punctuated mode of evolution, gradualism and a general model of mammalian evolution. *In* The biology and management of mountain ungulates. Ed. S. Lovari. Croom Helm, London, pp 15-30.
- Geist, V. 1987. On the evolution of the caprinae. *In* The biology and management of *Capricornis* and related mountain antelopes. Ed. H. Soma. Croom Helm, London etc., pp 3-40.
- Gerard, J. and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behav. Process.* 28:111-122.
- Haldane, J.B.S. 1953. Animal populations and their regulation. *New Biol.* 15:9-24.
- Haller, H. 1996. Der Steinadler in Graubünden. Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaëtos* im Zentrum der Alpen. *Ornith. Beob. Beiheft* 9:167.
- Hamr, J. and H. Czakert. 1986. Circadian activity rhythms of chamois in Northern Tyrol, Austria. *In* Proc. of the Fifth Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council, Missoula 1986. Ed. G. Joslin. The Northern Wild Sheep Council, Helena, Montana, pp 178-191.
- Hass, C.C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. *J. Zool.* 225:509-523.
- Hediger, H. 1996. *Jagdzoologie auch für Nichtjäger*. Friedrich Reinhardt, Basel, 202p.
- Hillman, J.H. 1987. Group size and association patterns of the common eland (*Tragelaphus oryx*). *J. Zool.* 213:641-663.
- Hofmann, A. 1978. Unterschiedliche Entwicklungsleistungen von Appenzeller und Schwyzer Gamsen (*Rupicapra rupicapra* L.) und ihre möglichen Ursachen. Dissertation, Universität Zürich, 124p.
- Ingold, P. and H. Marbacher. 1991. Dominance relationships and competition for resources among chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra* female social groups. *Z. Säugetierkd.* 56:88-93.
- Jarman, P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:216-267.
- Knaus, W. 1960. *Das Gamswild: Naturgeschichte, Krankheiten, Hege und Jagd*. Paul Parey, Hamburg, 188p.
- Köhler, W., G. Schachtel und P. Voleske. 1995. *Biostatistik*. Springer Verlag, Berlin, 285p.
- Krämer, A. 1969. Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gamspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. *Z. Tierpsychol.* 26:889-957.

- Kruuk, L.E.B., T.H. Clutton-Brock, S.D. Albon, J.M. Pemberton and F.E. Guinness. 1999. Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399:459-461.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford, 343p.
- Levet, M., J. Appolinaire, M. Catusse et N. Thion. 1995. Éléments démographiques, comportement spatial et dispersion d'une population d'isard (*Rupicapra p. pyrenaica*) en phase de colonisation. *Mammalia* 59:489-500.
- Locati, M. and S. Lovari. 1991. Clues for dominance in Female Chamois: Age, Weight, or Horn Size? *Aggress. Behav.* 17:11-15.
- Loison, A. and J.M. Gaillard. 1994. New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Can. J. Zool.* 72:591-597.
- Loison, A., J.-M. Jullien and P. Menaut. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *J. Mammal.* 80:620-632.
- Lovari, S. 1987. Evolutionary aspects of the biology of chamois, *Rupicapra* spp. (Bovidae, Caprinae). *In* The biology and management of capricornis and related mountain antelopes. Ed. H. Soma. Croom Helm, London etc., pp 51-61.
- Lovari, S. and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Boll. Zool.* 53:73-78.
- Lovari, S. and G. Rosto. 1985. Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. *In* The biology and management of mountain ungulates. Ed. S. Lovari. Croom Helm, London, pp 102-105.
- MacArthur, R.H. and E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 203p.
- Meile, P. 1985. Ökologie der Gemse, 1. Teil: Habitat, Nahrung, Konkurrenz. *Wildbiologie* 13:1-7.
- Meile, P. 1986. Ökologie der Gemse, 2. Teil: Winterökologie. *Wildbiologie* 14:1-9.
- Meile, P. 1994. Jährlingsabschuss - warum? *Wild Hund* 25:16-18.
- Moen, A.M. 1973. *Wildlife ecology*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 458p.
- Moerikofer, W. 1959. Grundzüge der Bioklimatologie. *Mitt. Nat.forsch. Ges. Bern* 17.
- Newton, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biol. Rev.* 67:129-173.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London, 597p.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2:131-178.
- Nicholson, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Austral. J. Zool.* 2:9-65.
- Nicholson, A.J. 1957. The self adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22:153-172.
- Nievergelt, B. 1966a. Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 85p.
- Nievergelt, B. 1966b. Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (*Capra ibex* L.). *Rev. Suisse Zool.* 73:446-454.
- Pachlatko, T. 1998. Die Gemse (*Rupicapra rupicapra*). *Wildbiologie* 4/98: Beilage.
- Parker, K.L. and C.T. Robbins. 1985. Thermoregulation in ungulates. *In* Bioenergetics of wild herbivores. Eds. R.J. Hudson and R.G. White. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 161-182.
- Pépin, D. et F. Lamerenx. 1995. Environnement socio-spatial d'une femelle d'isard (*Rupicapra pyrenaica*) avant et après mise bas. *Gibier Faune Sauvage* 12:271-288.
- Pépin, D., C. Abegg and C. Richard. 1991. Diurnal activity patterns within female herds of isards around parturition time. *Can. J. Zool.* 69:776-782.
- Pépin, D., J. Joachim and E. Ferrié. 1997. Variability of spring habitat selection by isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Can. J. Zool.* 75:1955-1965.
- Pérez-Barbería, F.J. and C. Nores. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriol.* 39:295-305.

- Pérez-Barbería, F.J. and C. Nores. 1996. Grazing activity of breeding and non-breeding female Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Ethol. Ecol. Evol.* 8:353-363.
- Pérez-Barbería, F.J., M. Oliván, K. Osoro and C. Nores. 1997. Sex, seasonal and spatial differences in the diet of Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriol.* 42:37-46.
- Reglement der Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Nationalparkes (WNPK) 1917. *Verh. SNG* 1916.
- Richard, C. and D. Pépin. 1990. Seasonal variation in intragroup-spacing behaviour of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *J. Mammal.* 71:145-150.
- Richard-Hansen, C. and R. Campan. 1992. Social environment of isard kids, *Rupicapra pyrenaica p.*, during their ontogeny. *Z. Säugetierkd.* 57:351-363.
- Romer, A.S. und T.S. Parsons. 1991. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 624p.
- Ruckstuhl, K. and P. Ingold. 1994. On the suckling behaviour of Alpine chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Z. Säugetierkd.* 59:230-235.
- Ruckstuhl, K.E. and P. Ingold. 1998. Baby-sitting in chamois: a form of cooperation in females? *Mammalia* 62:125-128.
- Schloeth, R. 1988. Nationalpark, Huftierbelastung: Bestandeszahlen von Hirsch, Gemse, Reh und Steinbock seit 1918 (total) und seit 1961 (Teilgebiete): Stand 1987. *In Arbeitsberichte zur Nationalparkforschung: Methodisches Vorgehen zur Forschungsfrage: Reaktionen alpiner Ökosysteme auf hohe Huftierdichten*. Eds. K. Bollmann and B. Nievergelt. Wissenschaftliche Nationalparkkommission, Anhang 2, pp 1-9.
- Schröder, W. 1971. Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in einem Vorkommen der Alpen. *Z. Jagdwiss.* 17 (3-4):114-168, 197-235.
- Schröder, W. and H. Kofler. 1984. Coexistence and competitive exclusion between ibex *Capra ibex* L. and chamois *Rupicapra rupicapra* L. *Acta Zool. Fenn.* 172:87-88.
- SNG. 1917. *Reglemente und Programme der Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Nationalparkes*. Schweizerische Naturforschende Gesellschaft, Lausanne und Zürich.
- Trivers, R.L. 1985. *Social evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, California, 462p.
- Trivers, R.L. and D.E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92.
- Tschudi, F., von 1890. *Das Tierleben der Alpenwelt*. Verlagsbuchhandlung J.J. Weber, Leipzig, 582p.
- Turner, D.C. 1980. A multi-variate analysis of roe deer (*Capreolus capreolus*) population activity. *Rev. Suisse Zool.* 87:991-1002.
- Wilson, E.O. 2000. *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 697p.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Hafner, New York, 653p.
- Wynne-Edwards, V.C. 1965. Social organisation as a population regulator. *Symp. Zool. Soc. London* 14:173-178.
- Zöfel, P. und A. Bühl. 1996. *SPSS für Windows Version 6.1*. Addison Wesley Longman Verlag, Bonn, 671p.
- Zoller, H. 1966. Die Flora und Vegetation. *In Durch den Schweizerischen Nationalpark - Ein wissenschaftlicher Führer*. Ed. Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Nationalparkes. P. Attinger S.A., Neuchâtel, pp 58-75.
- Zoller, H. 1995. *Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks*. Kommission der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften SANW zur wissenschaftlichen Erforschung des Nationalparkes (WNPK), Nr. 85, Zerne, 108p.