

Stürmische Zeiten für Raufusshühner im Bergwald

Kurt Bollmann



BOLLMANN, K. (2018): Stormy times for grouse species in mountain forests. *Ornithol. Beob.* 115: 239–254.

As forest-dwelling species and habitat specialists, Capercaillie and Hazel Grouse are two important bioindicators for studying the impact of environmental change on bird species of conservation concern. Numerous studies about the effects of forest use and climate change on the distribution and abundance of Capercaillie and Hazel Grouse in mountain forests have been conducted at the Swiss Federal Research Institute WSL since 2001. Here, I summarise the most important results of these studies, present it for each species separately and comparatively, complement conceptual aspects of habitat availability in used and unused forests with a new illustration, and finally, provide conclusions for species conservation. Analyses show that climate change should not be underestimated as new and significant threat for the native forest grouse species. This threat can only be partially compensated by an adaptive habitat management for which distinctions should be made for primary and secondary habitat. A management for sympatric occurrence of both species in the same forest is possible. However, the Capercaillie is more dependent on an active, intervention-based habitat management and the Hazel Grouse depends more on a passive, non-intervention management. The predicted increase in storm and wet snow events under climate change can improve the future habitat situation for both species in mountain forests, as natural disturbances increase the stand dynamics and the mosaic of semi-open forest stands. However, this requires that affected areas are not (completely) salvage logged by the forestry service and are naturally rejuvenated. In addition, supporting measures such as the control of human disturbance and predator abundance are required, especially at the lower, more productive sites with mixed mountain forests, so that the habitat measures can achieve the desired effect in terms of a population recovery.

Kurt Bollmann, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Forschungseinheit «Biodiversität und Naturschutzbiologie», Zürcherstrasse 111, CH–8903 Birmensdorf, E-Mail kurt.bollmann@wsl.ch

Als kälteadaptierte Arten der nördlichen Breiten und des Gebirges sind Raufusshühner hervorragende Bioindikatoren, um den Einfluss von Umweltveränderungen auf anspruchsvolle Vogelarten der Alpen zu untersuchen. Die ökologischen Nischen der einheimischen Raufusshühner verteilen sich in den Alpen auf die Waldstufe (Haselhuhn *Tetrastes bonasia*, Auerhuhn *Tetrao urogallus*), den Bereich der oberen

Waldgrenze (Birkhuhn *Tetrao tetrix*) und die alpine und subnivale Stufe (Alpensneehuhn *Lagopus muta*). Obwohl diese Stufen wegen ihrer rauen Topographie und Abgeschiedenheit noch relativ naturnah sind, haben sich die Umwelt- und Lebensbedingungen für Wildtiere in den Alpen in den letzten 150 Jahren stark verändert (Bätzing 2005). So vergrösserte sich die Fläche des Bergwaldes stetig (Mietkiewicz

et al. 2017), und seine Nutzung ist seit 1876 staatlich geregelt. Während heute die Alpwirtschaft an Bedeutung verliert (Kulakowski et al. 2011), sind die gleichen Gebiete vermehrt einer touristischen Erschliessung und Freizeitnutzung ausgesetzt (Ingold 2007). Zudem spürt man die Auswirkungen des Klimawandels im Gebirge besonders stark (Beniston et al. 1997). Als Konsequenz sind die Raufusshühner mehreren Gefährdungsfaktoren unterworfen, aber je nach Art und ökologischer Nische mit unterschiedlicher Intensität. Der Klimawandel macht vor allem dem Schneehuhn zu schaffen, da Schneehühner an warmen Sommertagen zu hecheln beginnen (Glutz von Blotzheim et al. 1973) und die thermoneutrale Nische der Art eng ist (Revermann et al. 2012, Imperio et al. 2013, Visinoni et al. 2015). Touristische Infrastrukturanlagen und Nutzungsänderungen in der Alpwirtschaft sind ein besonderes Problem für das Birkhuhn (Braunisch et al. 2011, 2016), da sich dessen Balzplätze im Zwergstrauchgürtel oberhalb des Waldes häufig an präferierten Lagen für Sportbahnen und Windkraftanlagen befinden (Meile 1982, Zeitler 2000). Auerhuhn und Haselhuhn dagegen werden vor allem durch die Art und Intensität der Waldnutzung beeinflusst (Zbinden 1979, Graf et al. 2007, Schäublin & Bollmann 2011) und sind – wie alle Raufusshuhnarten – vermehrt den menschlichen Outdooraktivitäten ausgesetzt (Thiel et al. 2008a, Braunisch et al. 2011). Die Zunahme von Prädatoren wie Fuchs und Marder (Kämmerle et al. 2017) und die Bestandserholungen von Habicht und Steinadler in den letzten Jahrzehnten (Bühler 1987, Schlosser & Bühler 1987, Haller 1996, Fasce et al. 2011) sind weitere Faktoren, welche den Druck auf die kleinen, diskreten Bestände der einheimischen Raufusshühner erhöhen. Im Kontext dieser Gefährdungsfaktoren hat der Lebensraumschutz eine zentrale Rolle bei der Artenförderung. Erstens ist ein intakter Lebensraum das Fundament für alle anderen flankierenden Artenschutzmassnahmen wie Störungslenkung, Jagdschutz und Prädatorenkontrolle, und zweitens erzielen Massnahmen auf der Ebene des Lebensraums die grösste Flächenwirkung – ein Punkt, der bei raumbeanspruchenden Arten wie den Raufusshühnern nicht zu unterschätzen ist,

wenn es darum geht, überlebensfähige Metapopulationen zu erhalten (Storch 1997, Grimm & Storch 2000, Bollmann et al. 2011).

Vor diesem Hintergrund wurden an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL seit 2001 mehrere grössere und kleinere Forschungsprojekte durchgeführt, die zum Ziel hatten, wissenschaftliche Grundlagen für den Schutz und die Förderung der beiden waldbewohnenden Raufusshuhnarten der Alpen – Auerhuhn und Haselhuhn – zu erarbeiten. Diese Arbeiten fanden vor allem im Rahmen von Doktor- und Masterarbeiten statt. Die meisten Resultate sind in englischsprachigen Fachzeitschriften publiziert und im Falle des Auerhuhns auch in kompakter und synthetisierter Form in einem deutschsprachigen Themenheft im Ornithologischen Beobachter veröffentlicht worden (Bollmann et al. 2008c).

Das Ziel dieses Artikels besteht darin, die wichtigsten Resultate dieser Untersuchungen zum Auerhuhn und Haselhuhn zusammenzufassen und im Lichte der heutigen Gefährdungen zu besprechen sowie die wichtigsten Empfehlungen für den Waldbau und die Naturschutzpraxis herzuleiten.

1. Potenzielle und realisierte ökologische Nischen von Auerhuhn und Haselhuhn im Bergwald

1.1. Landschaftsökologische Lebensraumpotenziale

Auerhuhn: Die Lebensraum-Eignungsmodelle für das Auerhuhn in den Alpen und im Jura haben wesentlich dazu beigetragen, das landschaftsökologische Potenzial für das Vorkommen der Art auf der nationalen Ebene einzugrenzen (Sachot et al. 2002, Graf et al. 2005, 2006, Graf & Bollmann 2008, Sachot et al. 2008) und damit Grundlagen für eine grossräumige Priorisierung der Auerhuhnförderung auf der Stufe des Bundes festzulegen (Mollet et al. 2008, Stadler et al. 2008; Abb. 1). Durch die Überlagerung des räumlichen Lebensraumpotenzials mit dem Vorkommen der Lokalpopulationen war es möglich, die Vorranggebiete erster und zweiter Bedeutung für die Förderung der Art im Rahmen des Aktionsplans



Abb. 1. Landschaftsökologisches Lebensraumpotenzial für das Auerhuhn in der Schweiz gemäss Sachot (2002) und Graf (2005). Aus Mollet et al. (2008). – *Landscape ecological habitat potential for the Capercaillie in Switzerland according to Sachot (2002) and Graf (2005). From Mollet et al. (2008).*

Auerhuhn Schweiz zu bestimmen (Mollet et al. 2008). Vertiefende Analysen zeigten, dass eine deutliche Beziehung zwischen dem Vorkommen einer Lokalpopulation und der Grösse und Vernetzung eines Auerhuhn-Lebensraums besteht (Bollmann & Graf 2008, Bollmann et al. 2011). Dabei hatte die Grösse des Lebensraums einen stärkeren Einfluss auf das Vorkommen einer Lokalpopulation als seine Vernetzung mit benachbarten Auerhuhn-Lebensräumen. Von Lokalpopulationen besiedelte Lebensräume hatten im Mittel eine Grösse von 862 ha (Minimum 54 ha, Maximum 4960 ha). Damit der Austausch von Individuen zwischen Lokalpopulationen unterstützt und eine genetische Isolation verhindert wird, sollten Vorranggebiete nicht weiter als 10 (besser nur 5) km voneinander entfernt liegen (Bollmann et al. 2011), auch wenn grössere Dispersionsdistanzen für die Art belegt sind (Storch & Segelbacher 2000, Kormann et al. 2012).

Haselhuhn: Für das Haselhuhn liegen keine nationalen Erhebungen zum Lebensraumpotenzial vor. Für den Parc régional Chasseral wurde eine flächendeckende Analyse der Lebensraumeignung basierend auf hochaufgelösten Daten zur dreidimensionalen Bestandsstruktur des Waldes durchgeführt (Rechsteiner et al. 2017). Dabei zeigte sich, dass geeignete Bestände sehr unregelmässig und geklumpt im Naturpark verteilt vorkommen (Abb. 2) und sich durch Jungwaldentwicklungsstadien (Vegetationshöhe von 5–10 m) mit variabler Kronenhöhe und einen Strauchschichtanteil von etwa 30 % auszeichnen. Zellweger et al. (2013) haben bereits für die Alpen gezeigt, dass die Verlässlichkeit und Genauigkeit von Lebensraumeignungsmodellen für das Haselhuhn erheblich gesteigert werden kann, wenn neben Variablen zur Topographie und Waldzusammensetzung auch dreidimensionale Variablen zur vertikalen und horizontalen Bestands-

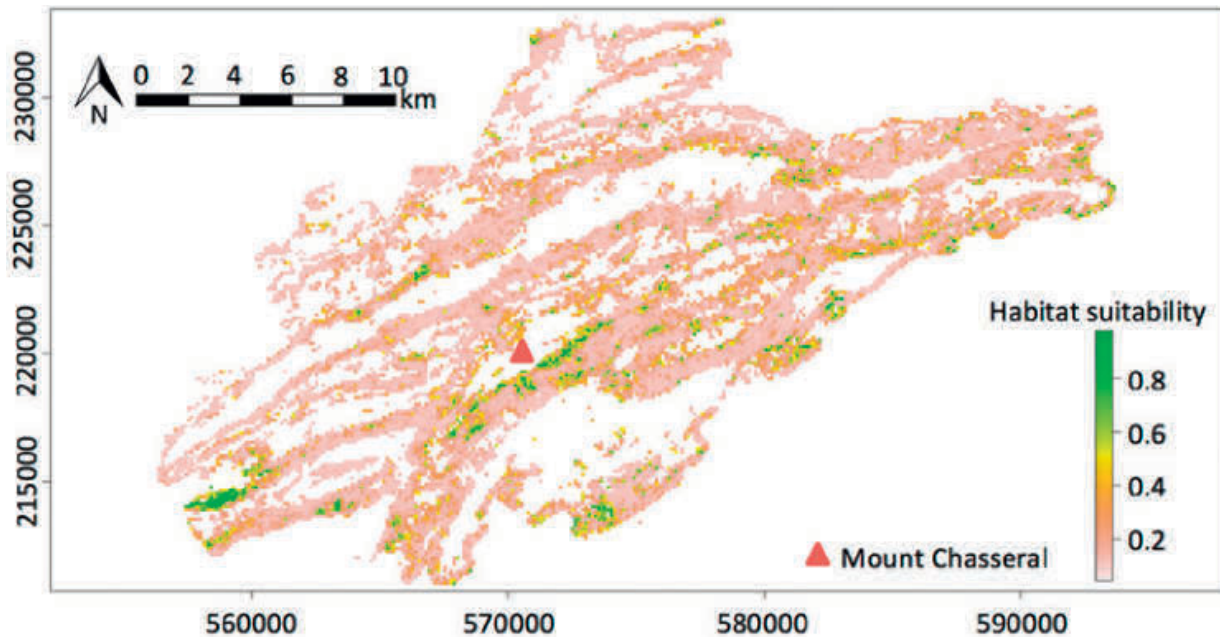


Abb. 2. Lebensraumeignung (Habitat suitability 0–1) für das Haselhuhn im Regionalpark Chasseral. Aus Rechsteiner et al. (2017). – *Habitat suitability for the Hazel Grouse in the Parc régional Chasseral illustrated as values from 0 to 1. According to Rechsteiner et al. (2017).*

struktur in den Modellen berücksichtigt werden. Dadurch ist es möglich, flächendeckende Analysen zum Lebensraumangebot und zur Lebensraumvernetzung durchzuführen (Milanesi et al. 2017), welche bisherige Studien auf der lokalen (Zbinden 1979) bzw. regionalen (Mathys et al. 2006) Ebene ideal ergänzen. Dies ist für das Management einer standorttreuen, territorialen Waldart in einer fragmentierten Kulturlandschaft entscheidend (Rolstad 1991), u.a. deshalb, weil das Haselhuhn isolierte Waldgebiete aufgibt (Kajtoch et al. 2012).

1.2. Regionale Lebensraumpotenziale und Habitatangebot

Auerhuhn: Die Eignung eines Waldgebiets für die Auerhuhnförderung wird massgeblich durch die Zusammensetzung der Wälder mit Beständen unterschiedlicher Qualität bestimmt. Storch (1997) propagierte, dass im Streifgebiet einer Lokalpopulation bzw. in einem Forstrevier der Anteil von guten und geeigneten Waldbeständen zusammen zwei Drittel und ungeeignete Bestände höchstens ein Drittel der Fläche umfassen sollten. An der

WSL wurden 52 Waldgebiete in den Alpen hinsichtlich ihrer Mosaikstruktur auf der Ebene der Waldbestände untersucht (Graf et al. 2007, Graf & Bollmann 2008). Diese Gebiete waren auf die zentralen und östlichen Voralpen und die östlichen Zentralalpen verteilt, je 5 km² gross und repräsentierten Lokalpopulationen mit stabilen, abnehmenden und erloschenen Beständen. Das Waldbestandsmosaik war ein wichtiger Faktor, um die Populationstrends der letzten Jahrzehnte zu erklären. Die über Luftbilder klassifizierten Waldbestände zeigten, dass die Gebiete mit stabilen Lokalpopulationen die höchsten Anteile an lichtem Wald und mehrschichtigen Beständen aufwiesen. Dagegen konnte für Gebiete, wo das Auerhuhn seit 1960 verschwunden ist, kein genereller Trend zur Habitatverschlechterung nachgewiesen werden. Dies deutet darauf hin, dass für den Rückgang von Lokalpopulationen im Alpenraum noch andere Faktoren wie die Zunahme von menschlichen Störungen (Thiel et al. 2008b) und erhöhter Prädationsdruck (Kämmerle et al. 2017) verantwortlich sind, oder dass die entscheidenden Veränderungen bei der Habitatqualität auf der lokalen Skala innerhalb

der einzelnen Waldbestände stattgefunden haben.

Haselhuhn: Regionale Analysen liegen für das Haselhuhn in der Schweiz vor allem im Jura vor und zeigen die Abhängigkeit der Art von Verjüngungs- und Jungwaldflächen (Zbinden 1979, Blattner 1998, Sachot et al. 2003). Vertikal gut strukturierte Bestände mit einem mittleren Kronenschluss und gutem Randlinienangebot sowie einer gut entwickelten Strauchschicht (Optimum von 30 %) und Bodenvegetation charakterisieren diese Habitate (Mathys et al. 2006, Rechsteiner et al. 2017). Das Vorkommen solcher Habitate hängt stark mit der historischen Bewirtschaftung (z.B. Waldweide, Nutzungsaufgabe) zusammen und ist lokal auch an schlechte Wuchsbedingungen (z.B. flachgründige Böden) oder natürliche Störungen (z.B. Windwurf, Schneebruch, Insektenkalamitäten) geknüpft.

1.3. Lokale Habitatqualität im Waldbestand

Auerhuhn: Das Auerhuhn wird in der Literatur immer wieder als Habitatspezialist dargestellt. Dabei darf aber nicht vergessen werden, dass die Art hinsichtlich ihrer fundamentalen ökologischen Nische plastisch ist und Waldgebiete zwischen dem kantabrischen Gebirge in Spanien (u.a. Buchen-Eichen-Mischwälder mit Stechpalme) und der russischen Taiga (Nadelwälder) besiedelt, aber sehr spezifische Ansprüche bezüglich Nahrungsangebot, Brut- und Schlafplätzen sowie der Deckung und Feindvermeidung in diesen unterschiedlichen Waldökosystemen hat (Scherzinger 2002). Dies ist auch in der Schweiz der Fall, wo die Art klimatisch, topographisch und waldbaulich sehr unterschiedliche Gebiete im Jura und in den Alpen besiedelt (Mollet et al. 2003), die aber bezüglich Struktur und Zusammensetzung der Waldbestände grosse Gemeinsamkeiten aufweisen (Bollmann et al. 2008a). Die Untersuchungen der WSL zeigen, dass das Auerhuhn lichte Waldbestände mit mittlerem Baumschichtdeckungsgrad bevorzugt, die häufig von Schneisen durchbrochen sind und ein gutes Angebot an Strukturelementen wie liegendes Totholz oder aufgestellte Wurzelteller aufweisen, die eine gute Deckung bieten. Eine

ausserordentliche Bedeutung diesbezüglich haben einzeln stehende, tiefbeastete Fichten, die vom Auerhuhn häufig als gedeckte Ruheplätze genutzt werden (Bollmann et al. 2005, Lanz & Bollmann 2008). Eine gut entwickelte, lockere Bodenvegetation (vorzugsweise mit Heidelbeere *Vaccinium myrillus*) ist ebenfalls essenziell, wobei ihre Zusammensetzung regionale Unterschiede aufweisen kann (Tab. 1).

Haselhuhn: Das Haselhuhn als Nahrungsspezialist ist auf holzvorratsmindernde Störfaktoren angewiesen, wenn es im multifunktionalen Nutzwald genügend Jungwaldflächen finden will, die auf kleinem Raum Deckung und Nahrung bieten. Naturgegeben sind solche Bestände sowohl räumlich als auch zeitlich unregelmässig im Wald verteilt, und die grossflächige Umstellung auf Hochwaldbewirtschaftung in Europa in den letzten 100–150 Jahren schränkt das Angebot an solchen Lebensräumen ein (Askins 2001, Swanson et al. 2011). Deshalb ist es bedeutend, die wichtigsten bestandsspezifischen Habitateigenschaften zu kennen, wenn es darum geht, diese bei der waldbaulichen Nutzung und Pflege der Wälder zu berücksichtigen (Ludwig & Klaus 2017, Matysek et al. 2018). Schäublin & Bollmann (2011) haben in ihrer Untersuchung in den Voralpen gezeigt, dass das Vorkommen von Haselhuhnrevieren im Tannen-Buchenwald und Tannen-Fichtenwald sehr eng an das Angebot an Winternahrung und Deckung gebunden ist. So wiesen Waldbestände mit Vorkommen von vitalen Vogelbeerbäumen *Sorbus aucuparia* von mehr als 5 m Höhe, einem hohen Anteil an Randlinien und einer gut entwickelten Strauchschicht Haselhuhnreviere auf. Dabei hatte die Vogelbeere den stärksten Einfluss auf die Vorkommenswahrscheinlichkeit. In diesen Wäldern ist die Vogelbeere hauptsächlich in Windwurf- und Borkenkäferbefallsflächen sowie entlang von Bachläufen zu finden oder auch in sich natürlich verjüngenden Holzschlagflächen. Etwas anders ist die Ausgangslage in tieferen, an natürlichen Störungen ärmeren Lagen des Bergmischwaldes, so z.B. in grossen Teilen des Juras, wo die ubiquitäre Buche die dominante Baumart in den Beständen ist. Ausser bei Extremereignissen wie dem Sturm Lothar im Dezember 1999 sind grossflächige

Tab. 1. Charakterisierung eines Waldbestands zur Förderung von Auerhuhn und Haselhuhn in Bergwäldern. – *Forest stand characteristics for Capercaillie and Hazel Grouse habitat conservation measures in mountain forests.*

Stratum/Variablentyp	Auerhuhn <i>Tetrao urogallus</i>	Haselhuhn <i>Tetrastes bonasia</i>
Baumschicht	Hoher Anteil an Altholz Deckungsgrad 30–60 % Nadelholzanteil >2/3 Anteil Tanne/Föhre >10 %	Hoher Anteil an Pionierwaldelementen (Verjüngungsflächen, Windwurfflächen, Waldweide), geringer Holzvorrat Deckungsgrad 30–60 % Dominante Baumart: Fichte
Strauchschicht	Geringe Ausprägung Fichten-Stangenholz und flächig-buschig verjüngende Buchenbestände werden gemieden	Anteil >30 % >5–10 % an kätzchen- und beerentragenden Weichlaubholzarten wie Vogelbeere, Mehlbeere, Hasel, Erle, Weide, Holunder etc. Fichtendickung oder Stangenholz als Ruhe- und Schlafplatz
Krautschicht	Heterogen verteilte Bodenvegetation (>60 %) mit einer Höhe von 30–50 cm und einem Beerenkrautanteil von >30 % Wo möglich vitale Heidelbeerbestände begünstigen	Heterogen verteilte Bodenvegetation (>60 %) mit einem Beerenkrautanteil von >30 % Wo möglich vitale Heidelbeerbestände begünstigen
Lücken/Schneisen Grenzlinien	1 bis mehrere pro ha Tiefbeastete Nadelbäume erhalten und fördern Liegendes Totholz fördern	Mehrere pro ha oder einzelne grössere Tiefbeastete Nadelbäume erhalten und fördern Liegendes Totholz fördern Im Böschungsbereich von Bachläufen und Forststrassen natürliche Vegetation begünstigen
Ressourcen	Vegetationsfreie Bodenstellen Ameisenhaufen	Vegetationsfreie Bodenstellen Ameisenhaufen

Zusammenbrüche in Bergmischwäldern im Vergleich zu Bergnadelwäldern selten, und die meisten Lücken gehen auf umgestürzte Einzelbäume oder kleine Baumgruppen zurück, wobei diese Ereignisse durch Gewitterböen, Nassschneefälle oder Eisregen ausgelöst werden können (Leibundgut 1982). Die Lücken sind meistens kleiner als 200 m² (Tabaku & Meyer 1999, Meyer et al. 2003, Brang et al. 2011) – also zu klein, um für das Haselhuhn Lebensraum auf grösserer Fläche zu bieten. In diesen Wäldern ist es vielmehr der Mensch mit seiner Waldnutzung, der in der Vergangenheit durch Starknutzungsformen (Mittel- und Niederwaldbewirtschaftung) und stete Beweidung für gute Lebensbedingungen für das Haselhuhn gesorgt hat (Zbinden 1979). Auch heute noch

finden sich die besten Haselhuhnhabitate im Jura in Zonen mit Waldweidenutzung (Rechsteiner et al. 2017), die zu einem überdurchschnittlichen Anteil an Fichte und Vegetationsübergangszonen (Randlinien) führt und das Aufkommen von dornen- und beerentragenden Sträuchern (z.B. Weissdorn *Crataegus* sp., Schwarzdorn *Prunus* sp., Mehl- und Vogelbeere *Sorbus* sp.) als wichtige Nahrungspflanzen fördert. Alternativ kann auch die Strauchbegleitvegetation von Waldstrassenböschungen – sofern sie nicht regelmässig zurückgeschnitten wird – von Haselhühnern genutzt werden und zu linear verteilten Nachweisen in Hochwaldbeständen führen, die sonst von der Art gemieden werden.

Abb. 3. Beispiel von Auerhuhn-Primärhabitat: NaiS-Standorttyp 46, Typischer Heidelbeer-Tannen-Fichtenwald (Frehner et al. 2015). Illustration: © Andrea Klaiber i.A. Ortsgemeinde Amden und Waldregion 4 Rieden. – *Example of Capercaillie primary habitat: NaiS-Standardtyp 46, typical Bilberry-Fir-Spruce Forest.* Illustration: © Andrea Klaiber on behalf of Ortsgemeinde Amden and Waldregion 4 Rieden.



1.4. Primär- und Sekundärhabitat: der Schlüssel für Prioritäten im adaptiven Artenmanagement

Auerhuhn und Haselhuhn haben ihr ökologisches Optimum in den borealen Gebieten der Paläarktis mit ihren kalten Wintern mit pulvrigen Schnee und den relativ trockenen Sommern mit sporadischen Waldbränden. Die kargen Wuchsbedingungen lassen nur einen langsamen, lockeren und verjüngungsarmen

Baumwuchs zu. Die lichten Bestände begünstigen eine stetige Zwergstrauchvegetation mit Heidelbeere, Preiselbeere *Vaccinium vitis-idaea* und Heidekraut *Calluna vulgaris*. Diese Art von Primärhabitat ist in den mitteleuropäischen Verbreitungsgebieten von Auerhuhn und Haselhuhn viel seltener und beschränkt sich hauptsächlich auf wenig produktive, lichte Waldstandorte der Hochlagen, auf nadelbaumdominierte Waldgebiete mit flachgründigen,

Abb. 4. Beispiel von Auerhuhn-Sekundärhabitat: NaiS-Standorttyp 20, Hochstauden-Tannen-Buchenwald (Frehner et al. 2015). Illustration: © Andrea Klaiber i.A. Ortsgemeinde Amden und Waldregion 4 Rieden. – *Example of Capercaillie secondary habitat: NaiS-Standardtyp 20, Tall forb-Fir-Beech Forest.* Illustration: © Andrea Klaiber on behalf of Ortsgemeinde Amden and Waldregion 4 Rieden.



sauren, durchnässten oder sandigen Böden oder nadelbaumdominierte Waldstandorte, deren Entwicklung stark von natürlichen Störungen geprägt ist (Bollmann et al. 2008c). In der Schweiz decken vor allem die subalpinen Nadelwald- und die voralpinen Moorwaldgesellschaften diese Umweltbedingungen ab, wie z.B. der Heidelbeer-Tannen-Fichtenwald (Abb. 3). Auf tiefgründigeren Böden der montanen und hochmontanen Lagen, wo Bergmischwälder mit Fichte, Tanne und Buche vorkommen, sorgen die produktiveren Wuchsbedingungen dafür, dass schattentolerante Laubbaumarten wie die Buche dominant werden, sich ein dichter Kronenschluss einstellt und die Kraut- und Zwergstrauchvegetation wegen Lichtmangels und der Laubstreue nur geringe Deckungsgrade hat (Abb. 4). Unter diesen Bedingungen sind die Waldhühner stärker auf abiotische und biotische Störfaktoren angewiesen, damit sich eine lückige Waldstruktur einstellt und nutzbares Habitat entsteht (Mikolas et al. 2017). Die häufigsten Störfaktoren bei uns sind Sturmwurf, Insektengradation, Lawinen, Nassschnee, Feuer und Beweidung (Bollmann et al. 2008b, Kulakowski et al. 2017). Gerade das Haselhuhn als Bewohner von jungen Waldentwicklungsphasen ist stark auf solche Störungen angewiesen (Abb. 5). Grundsätzlich ist es dem Auerhuhn und dem Haselhuhn aber egal, ob solche Störungen natürlichen Ursprungs sind oder durch menschliche Waldnutzung (z.B. Holzschlag, Waldweide) oder landwirtschaftliche Nutzungsaufgabe entstehen, also Sekundärhabitats sind. Dies erklärt auch, warum beide waldbewohnenden Raufusshuhnarten zu Beginn des 20. Jahrhunderts nach einer langen Epoche des grossen «Holzhungers» und der grossflächigen Abholzungen ihre grösste Verbreitung in Mitteleuropa hatten. Damals kamen beide Arten auch im Schweizer Mittelland vor (Fischer-Sigwart 1908, Göldi 1914, Koch & Eiberle 1978). Durch das Aufkommen des staatlich regulierten Waldbaus und der Hochwaldbewirtschaftung als dominante Nutzungsform im 20. Jahrhundert und der vollständigen Trennung von Wald und Weide haben sich die Lebensraumbedingungen für Auerhuhn und Haselhuhn auf produktiven Waldstandorten verschlechtert, was sich u.a. daran zeigt, dass

viele Vorkommen in Sekundärhabitaten wieder erloschen sind. So ist beispielsweise das Haselhuhn in der Zwischenzeit wieder aus dem Schweizer Mittelland und dem Schwarzwald verschwunden (<http://www.wildtiermonitoring.de/haselhuhn/haselhuhn.html>, Gedeon et al. 2014), und das Auerhuhnvorkommen in der Schweiz konzentriert sich auf Höhenstufen oberhalb von 1000 m ü.M.

Primär- und Sekundärhabitat brauchen ein anderes Lebensraummanagement (Bollmann et al. 2008b). Naturschutzfachlich besonders wertvoll sind Waldgebiete mit sympatrischem Vorkommen der beiden waldbewohnenden Raufusshuhnarten. Solche Vorranggebiete der Raufusshuhnförderung befinden sich vor allem in biologisch alten Wäldern mit mosaikartig eingestreuten Lichtungen und Weichhölzern in der Strauchschicht. Biologisch alte Waldentwicklungsstadien sind aber in den Kulturlandschaften Mitteleuropas nur noch selten zu finden (Parviainen 2005). Als Folge davon sind die optimalen Habitatbedingungen für Auerhuhn und Haselhuhn in den Bergwäldern Europas im Vergleich mit Wäldern ohne nennenswerte menschliche Eingriffe («Urwälder») untervertreten (Abb. 5). Entsprechend gibt es einen ausgewiesenen Bedarf, naturnahe Primärhabitats als Vorranggebiete für die Förderung von Auerhuhn und Haselhuhn mittels Naturwaldreservaten zu schützen. Sie brauchen keine forstlichen Massnahmen, dafür ein begleitendes Konzept für die Besucherlenkung, welche die negativen Auswirkungen der Outdooraktivitäten auf störungssensible Wildtiere reduziert (Mollet et al. 2007, Bollmann et al. 2008b, Thiel et al. 2008b). Da aber nur zwischen 40–50 % der Auerhuhnvorkommen in der Schweiz in Primärhabitats liegen, genügen Naturwaldreservate (Prozessschutzgebiete) alleine nicht, um die Art in den Bergwäldern der Schweiz zu erhalten. Deshalb erachte ich das Instrument des Sonderwaldreservats als besonders geeignet, um Kerngebiete der Auerhuhnvorkommen längerfristig zu sichern und den Lebensraum mit waldbaulichen Lebensraummassnahmen zu verbessern (Bollmann et al. 2008b). 13 Gebirgskantone beteiligen sich am nationalen Aktionsplan Auerhuhn Schweiz und haben Waldreservate zur Förderung des

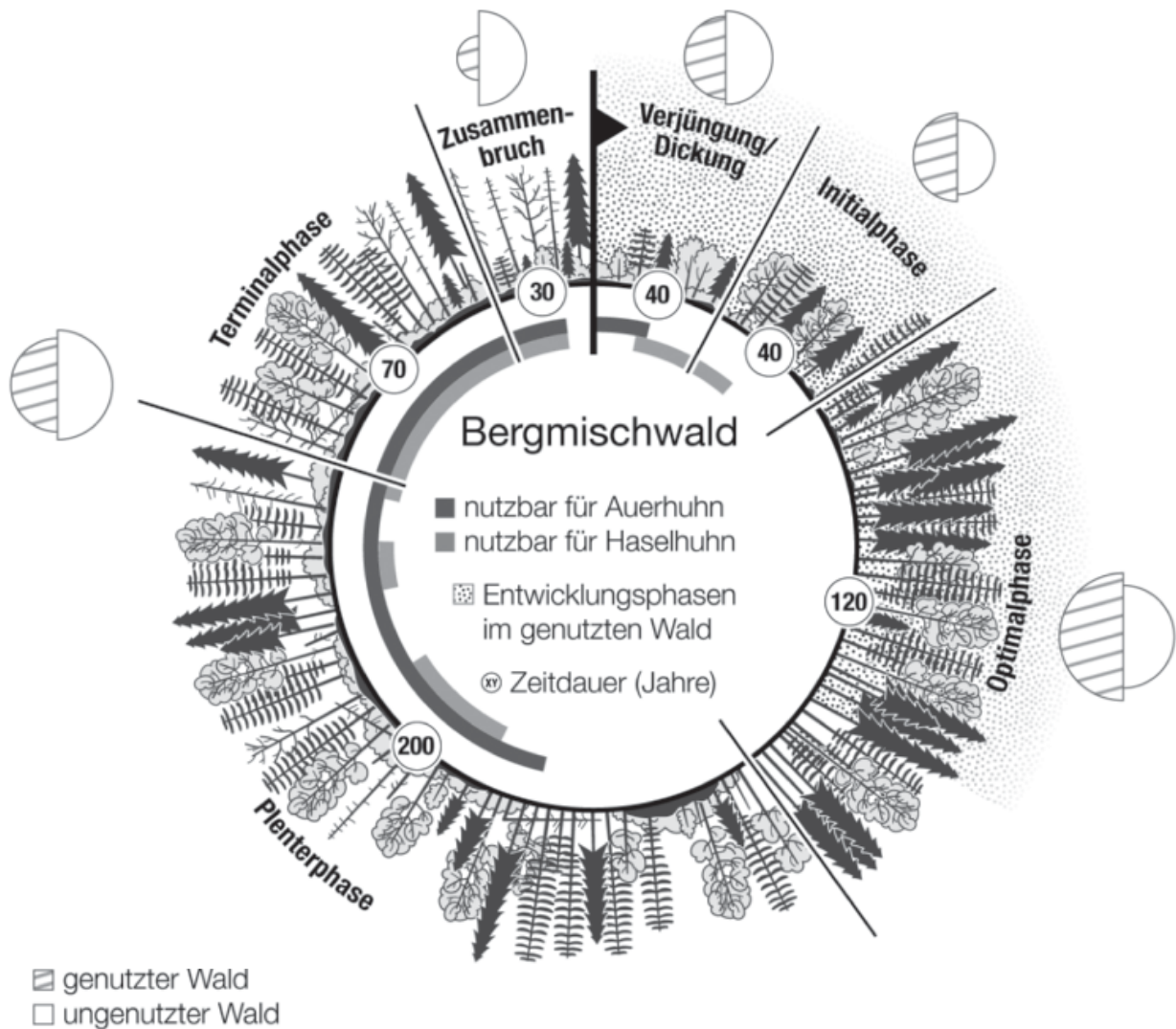


Abb. 5. Schematischer Waldentwicklungszyklus für einen Bergmischwald unterteilt nach verschiedenen Entwicklungsphasen und dargestellt für einen ungenutzten Wald (ganzes Kreisschema) und einen genutzten Wald (punktiertes Teil des Kreisschemas). Die Eignung der verschiedenen Entwicklungsphasen für das Auerhuhn und das Haselhuhn ist mit den breiten Linien im inneren Kreis angegeben. Daraus geht hervor, dass beide waldbewohnenden Raufusshühner die optimalen Lebensbedingungen unter natürlicher Waldentwicklung vorfinden und dass im genutzten Wald nur dann alle Lebensraumanforderungen erfüllt sind, wenn Elemente des biologisch alten Waldes in den Bewirtschaftungszyklus (punktierte Entwicklungsphasen) integriert werden. Ein solches integratives Lebensraummanagement ist vor allem dort notwendig, wo ein geringer Anteil an Naturwäldern und Primärhabitat vorkommt. Das Flächenverhältnis der verschiedenen Waldentwicklungsphasen unter natürlicher und waldbaulich beeinflusster Entwicklung ist mit den Kreissymbolen an der äußeren Peripherie angedeutet. Daten für ungenutzte Bergmischwälder Mitteleuropas: Mayer et al. (1980), Mayer & Neumann (1981) vs. LFI-Daten für Bergwälder > 1000 m ü.M. in der Schweiz: WSL (2018). – *Forest succession scheme of a mixed mountain forest with different succession phases under natural development (full circle) and under silvicultural development (dotted part of circle). The suitability of the different succession phases for Capercaillie (Auerhuhn) and Hazel Grouse (Haselhuhn) is indicated by the wide grey lines in the inner circle. They show that both forest-dwelling grouse species find the optimal living conditions under natural forest development whereas in managed forests only all habitat requirements are met when elements of the biologically ancient forest are integrated into the silvicultural cycle (dotted succession phases). Such an integrative habitat management is in particular required where only small amounts of natural forests and primary habitat occur. The area ratios of natural (white area) to managed (hatched area) forests for the different succession phases are illustrated by the surfaces of the peripheral circles. Data of natural mixed mountain forests of central Europe: Mayer et al. (1980), Mayer & Neumann (1981) vs. mountain forests of Switzerland > 1000 m a.s.l.: WSL (2018).*

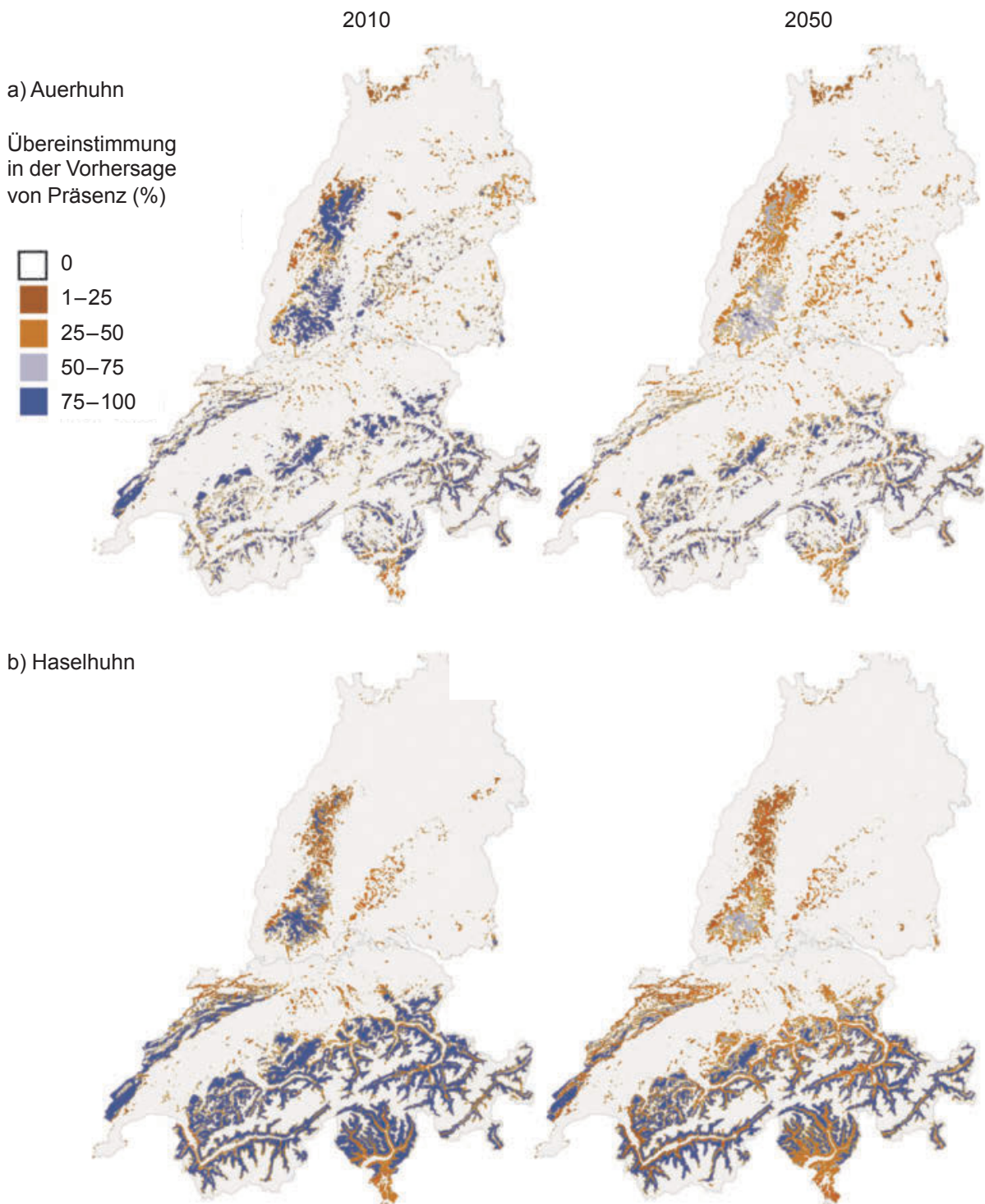


Abb. 6. Vorhersage der Verbreitung von Auerhuhn (a) und Haselhuhn (b) in Baden-Württemberg und in der Schweiz unter heutigen (links) und zukünftigen (rechts) Klimabedingungen. Farblich dargestellt ist die prozentuale Übereinstimmung von unterschiedlich parametrisierten Modellen, die für eine Untersuchungsfläche das Vorkommen (Präsenz) der Art vorhersagen. Quelle: Bollmann & Braunisch (2016). – *Predicted occurrences of Capercaillie (a) and Hazel Grouse (b) in Baden-Württemberg and Switzerland under actual (left) and future (right) climate conditions. Colours indicate the ratio of accordance of different climate models which predicted species presence for a particular grid cell. Source: Bollmann & Braunisch (2016).*

Auerhuhns eingerichtet. Ein gut dokumentiertes Beispiel ist das Sonderwaldreservat Amden (Kanton St. Gallen; Bollmann 2006, Ehrbar et al. 2011). Hier werden seit 2016 waldbauliche Massnahme für das Auerhuhn ergriffen (Bircher et al. 2014) und mit Massnahmen für das Haselhuhn und totholzabhängige Arten wie den Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* ergänzt (Ehrbar et al. 2015). Dabei zeigte sich, dass Auerhuhn und Haselhuhn im gleichen Waldreservat gefördert werden können. Dazu sollte die eigentliche Reservatsfläche mehrheitlich für die konservative und flächenbedürftige Art Auerhuhn aktiv gemanaged werden, indem

- (1) Altholzbestände (>150 Jahre) geschützt,
- (2) jüngere Äquivalente gemäss den artspezifischen Lebensraumanforderungen durchforstet (Mollet & Marti 2001, Bollmann et al. 2008b: Tab. 2) und
- (3) die Waldreservate mit Besucherlenkungs-massnahmen versehen werden,

während für das Haselhuhn eine mehrheitlich passive Vorgehensweise in Windwurf- und Borkenkäferflächen und entlang von linearen Strukturen wie Forststrassen oder Gebirgsbächen verfolgt werden sollte. Das Unterlassen von Räumungen nach Windwurf und Borkenkäferbefall fördert die Verjüngung mit lichtbedürftigen Gehölzarten wie Vogelbeere, Weiden *Salix* sp., Mehlbeere *Sorbus aria*, Birken *Betula* sp., Erlen *Alnus* sp., die eine wichtige Winternahrung für das Haselhuhn sind. Auch der Verzicht auf Pflegemassnahmen an Forststrassenböschungen und Bachläufen verbessert die Lebensbedingungen für Haselhühner gerade in Wäldern, die wenig lichte Strukturen aufweisen.

2. Neue Gefährdungsfaktoren und Chancen

2.1. Klima

Zweifelsohne ist heute der Klimawandel eine zusätzliche Gefährdung für kalteadaptierte Vogelarten. In einem aufwendigen Projekt habe ich zusammen mit Veronika Braunisch und Mitarbeitenden den Einfluss des Klimawandels auf die zukünftige Verbreitung von vier Bergwaldvogelarten, darunter Auerhuhn und

Haselhuhn, im Schwarzwald, im Jura und in den Voralpen und Alpen untersucht (Bollmann & Braunisch 2013). Dabei wurden auch die potenziellen Effekte der forstlichen Bewirtschaftung und von Lebensraumaufwertungen berücksichtigt (Bollmann & Braunisch 2016). Die Modelle sagen für beide Vogelarten für das Jahr 2050 kleinere Verbreitungsareale voraus. Das Ausmass des Arealverlusts variiert mit der Art und der Region, gesamthaft beträgt der Verlust für das Auerhuhn gemäss Modellrechnungen 41 %, für das Haselhuhn 30 % (Braunisch et al. 2014). Die stärksten Arealverluste sind in den Mittelgebirgen und die geringsten in den Alpen zu erwarten (Abb. 6).

Die Ergebnisse weisen auf eine direkte negative Wirkung der Klimaveränderung auf die Studienarten hin sowie auf einen indirekten Effekt durch Vegetationsveränderungen. Die daraus resultierenden Veränderungen in der Lebensraumqualität verstärken den Arealverlust, vor allem in tieferen Lagen. Ein adaptives Lebensraummanagement muss daher den direkten Klimaeinfluss und die verschlechterte Lebensraumqualität kompensieren. Positiv zu werten ist, dass wir unter dem gewählten Klimaszenario (A1B, ECHAM5/CLM) ein nennenswertes Kompensationspotenzial ermitteln konnten. Dabei zeigte sich, dass eine wesentliche Kompensation des erwarteten Arealverlusts dann erzielt werden kann, wenn mindestens zwei Lebensraumvariablen entsprechend den Bedürfnissen der Arten waldbaulich gefördert werden. Für das Auerhuhn kann mit einer kombinierten Erhöhung des Heidelbeeranteils und der Dichte an Lichtungen die Diskrepanz zwischen heutigem und künftigem Vorkommen um maximal 65 % verringert werden, beim Haselhuhn sind es 73 % mit einer wesentlichen Erhöhung des Anteils an Nahrungsgehölzen und der Heidelbeere (Bollmann & Braunisch 2016). Zukünftig wird sich also die Artenzusammensetzung der Raufusshühner an vielen Orten verändern. Dies dürfte bei den Waldarten Auerhuhn und Haselhuhn vor allem in den tieferen Lagen, an der sogenannten Rückzugsfront der Fall sein, wo es zum Verschwinden von Lokalpopulationen kommen wird. Dieser Prozess wird auch Auswirkungen auf den Gesamtbestand haben. Es ist zu bezweifeln,

dass diese Rückgänge an der Ausbreitungsfrent kompensiert werden können, weil die zur Verfügung stehende Fläche mit der Höhe über Meer abnimmt. Gerade in tiefer gelegenen Gebieten des Schwarzwalds und des Juras, die zum Teil durch hohe Anteile an standortfremden Fichtenbeständen charakterisiert sind, dürfte eine natürliche oder waldbaulich gesteuerte Umwandlung in Bestände mit wärme- und trockenheitstoleranteren Baumarten nicht aufzuhalten sein. Bei natürlicher Verjüngung dürfte die Buche in diesen Gebieten zur bestandsbildenden Art werden und das Lebensraumpotenzial für die untersuchten Raufusshuhnarten deutlich schmälern. Falls die Fichte durch Waldföhre und Weisstanne ersetzt wird, könnte mindestens für die beiden Raufusshühner das Gegenteil eintreten. Um die untersuchten Zielarten des Waldnaturschutzes in den Bergwäldern Mitteleuropas zu erhalten, wird aber in Zukunft mehr Aufwand für das Lebensraummanagement nötig sein als heute. Der Grund dafür ist, dass die waldbaulichen Lebensraummassnahmen in vielen Fällen den durch den Klimawandel hervorgerufenen Vegetationsveränderungen entgegenwirken müssen (Bollmann & Braunisch 2016).

2.2. Klimawandel, Stürme und Habitatgestaltung

In unseren Modellen sind Faktoren wie die zwischenartliche Konkurrenz oder Räuber-Beute-Beziehungen sowie die Auswirkungen von menschlichen und natürlichen Störungen nicht berücksichtigt. Gerade der letzte Punkt ist naturschutzfachlich relevant, da er das Potenzial hat, die strukturellen Eigenschaften der untersuchten Wälder erheblich zu verändern und zu verbessern. Die unter dem Klimawandel prognostizierte Zunahme von meteorologischen Starkereignissen wie die Stürme Vivian und Lothar (Usbeck et al. 2010, Seidl et al. 2014), von Trockenheitsperioden wie im Sommer 2003 oder von Nassschneeereignissen fördert die Bestandsdynamik in den Bergwäldern. Was waldbaulich negativ beurteilt wird, muss aus naturschutzbiologischer Sicht positiv gewertet werden, weil

- (1) solche Ereignisse die geschlossenen Hochwälder auflichten und die für Waldhühner

wichtigen lichten Waldstrukturen mit brutbiologisch vorteilhaften Mikroklimabedingungen am Boden fördern,

- (2) durch das einfallende Licht das Wachstum der Vaccinien-Krautschicht (u.a. Heidelbeere) begünstigt und
- (3) die Verjüngung von Lichtbaumarten wie Vogelbeere, Mehlbeere, Birke, Hasel und Weiden ermöglicht wird sowie
- (4) unregelmässige Baumverjüngungsmuster mit einem hohen Randlinienanteil entstehen.

Solche jungen Bestände bilden während ein paar Jahrzehnten gute Voraussetzungen für die Ansiedlung des Haselhuhns und als Aufzucht-lebensraum für das Auerhuhn. Wichtig ist dabei, dass die Sturmwurfllächen nicht oder nur teilweise geräumt werden und dass die natürliche Waldverjüngung zugelassen wird.

2.3. Schlussfolgerungen

Es sind mehrere Faktoren, die die Verbreitung und Bestände der einheimischen Raufusshühner limitieren oder die Mortalität erhöhen: Lebensraumnutzung, Klimawandel, Outdooraktivitäten, Jagd, Prädatoren, Kabel und Zäune. In den verfügbaren Art-Lebensraummodellen sind nicht alle dieser Faktoren berücksichtigt. Neuere Analysen zeigen aber, dass der Klimawandel einen erheblichen Teil zum prognostizierten Arealverlust von Auerhuhn und Haselhuhn beiträgt (Braunisch et al. 2014), sowohl direkt als auch indirekt über die Entwicklung bei wichtigen Habitatvariablen. So müssen die waldbaulichen Lebensraummassnahmen zukünftig in vielen Fällen den klimabedingten Vegetationsveränderungen (z.B. Ausbreitung und Zunahme der Buche) entgegenwirken. Dabei wird der erforderliche Aufwand umso grösser, je mehr die künftigen Klimabedingungen vom Optimalbereich für Auerhuhn und Haselhuhn abweichen. Insbesondere in den tieferen Lagen der Mittelgebirge, die teilweise bereits heute suboptimale Bedingungen für die Waldhühner aufweisen, wird die Zweck- und Verhältnismässigkeit der Massnahmen davon abhängen, inwieweit diese Gebiete für den Populationsverbund notwendig sind. Dennoch gehören Lebensraumaufwertungen zu

den vielversprechendsten Massnahmen für den Schutz, die Förderung und das Management von einheimischen Arten in einer Zukunft mit komplexen, interagierenden Umweltveränderungen (Jeltsch et al. 2011). Die vorgestellten Art-Lebensraummodelle für das Auerhuhn und das Haselhuhn haben sich bewährt, um räumliche Prioritäten bei solchen Artenförderungsmaßnahmen zu setzen. Dabei muss zwischen Primär- und Sekundärhabitat unterschieden werden (Bollmann et al. 2008b). Die artspezifischen Lebensraumanforderungen auf der Ebene des Waldbestands sind bekannt: Bestandslücken, innere Waldränder und tief bestete Einzelbäume oder Rotten sowie Dürrständer und eine beerenkrautreiche Bodenvegetation können bei der waldbaulichen Artenförderung berücksichtigt werden. Auch Hodgson et al. (2009) vertreten die Meinung, dass es angesichts der Unsicherheiten für die Zukunft und der limitierten Ressourcen die einzige robuste Strategie ist, den Anteil an geeigneten Lebensräumen zu erhalten und zu erhöhen. Dieses Vorgehen stärkt die Resistenz und Resilienz des Systems, verzögert dadurch die klimainduzierten Veränderungen in den Ökosystembeziehungen und unterstützt die Anpassungsmöglichkeiten der betroffenen Zielarten. Ein adaptives Lebensraummanagement alleine dürfte aber zu wenig effektiv sein, um den Arealverlust bei Auerhuhn und Haselhuhn zu stoppen. Gerade in Sekundärhabitaten und in tiefer gelegenen Vorkommensgebieten sind flankierende Massnahmen wie Besucherlenkung und Prädatorenkontrolle erforderlich, um minimale Populationsdichten von 1,5 bis 2 Individuen pro km² Lebensraumpotenzial zu erhalten – ein Erfahrungswert, welcher Populationen charakterisiert, die in den letzten 20 Jahren relativ stabile Bestände aufwiesen.

Dank. Ich danke Christian Marti, der Ala und der Schweizerischen Vogelwarte dafür, dass sie mir die Möglichkeit gaben, anlässlich des Raufusshühner-Symposiums am Naturhistorischen Museum in Bern ein Übersichtsreferat zu meinen naturschutzbiologischen Untersuchungen am Auerhuhn und Haselhuhn zu halten. Diese waren nur möglich, weil ich dabei über Jahre von einer Vielzahl von motivierten und talentierten Masterstudierenden und Doktoranden unterstützt wurde und im In- und Ausland einen regen Austausch mit Raufusshuhnexperten und Wald-

fachleuten pflegen konnte. Ihnen allen möchte ich hier meinen grossen Dank aussprechen.

Zusammenfassung

Als waldbewohnende Raufusshühner und Habitatspezialisten sind Auerhuhn und Haselhuhn zwei wichtige Bioindikatoren, um den Einfluss von Umweltveränderungen auf naturschutzfachlich relevante Vogelarten zu untersuchen. Seit dem Jahr 2001 wurden an der Eidg. Forschungsanstalt WSL zahlreiche Studien zum Einfluss der Waldbewirtschaftung und des Klimawandels auf die Verbreitung und den Bestand von Auerhuhn und Haselhuhn in Bergwäldern durchgeführt. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Studien habe ich in diesem Beitrag zusammengefasst, artspezifisch und vergleichend dargestellt, mit einer neuen Übersichtsgrafik zum Habitatangebot in genutzten und ungenutzten Wäldern ergänzt und naturschutzfachlich interpretiert. Die Analysen zeigen, dass der Klimawandel ein nicht zu unterschätzender, neuer Gefährdungsfaktor für die einheimischen Raufusshühner darstellt, der nur teilweise mit adaptiven Lebensraummaßnahmen kompensiert werden kann. Bei den Massnahmen muss zwischen Primär- und Sekundärhabitat unterschieden werden. Eine Förderung beider Arten im gleichen Waldgebiet ist möglich, wobei das Auerhuhn stärker auf ein aktives, gestaltendes Lebensraummanagement und das Haselhuhn auf ein passives, unterlassendes Management angewiesen ist. Die unter Klimawandel prognostizierte Zunahme von Sturm- und Nassschneeereignissen kann die Lebensraumsituation für Auerhuhn und Haselhuhn im Bergwald verbessern, weil dadurch die Bestandsdynamik und das Mosaik an lichten Beständen erhöht werden. Dies setzt aber voraus, dass solche Bestände durch den Forstdienst nicht oder nicht vollständig geräumt werden und sich natürlich verjüngen können. Zudem sind vor allem in den tiefer gelegenen, produktiveren Lagen des Bergmischwaldes flankierende Massnahmen für die Begrenzung von menschlichen Störungen und des Prädatorendrucks erforderlich, damit die Lebensraummaßnahmen ihre Wirkung hinsichtlich einer Bestandserholung erzielen können.

Literatur

- ASKINS, R. A. (2001): Sustaining biological diversity in early successional communities: the challenge of managing unpopular habitats. *Wildl. Soc. Bul.* 29: 407–412.
- BÄTZING, W. (2005): Die Alpen. Geschichte und Zukunft einer europäischen Kulturlandschaft. 4. Aufl. Beck, München.
- BENISTON, M., H. F. DIAZ & R. S. BRADLEY (1997): Climatic change at high elevation sites: an overview. *Clim. Chang.* 36: 233–251.

- BIRCHER, N., H. BUGMANN & K. BOLLMANN (2014): Waldbauliche Massnahmen für das Auerhuhn im Sonderwaldreservat Amden: ein erstes Fazit. *Schweiz. Z. Forstwes.* 165: 87–96.
- BLATTNER, M. (1998): Der Arealschwund des Haselhuhns *Bonasa bonasia* in der Nordwestschweiz. *Ornithol. Beob.* 95: 11–38.
- BOLLMANN, K. (2006): Das Auerhuhn: imposant und gefährdet. S. 200–221 in: R. EHRBAR (Hrsg.): Veränderungen als Chance für den Wald: Ortsgemeinde Amden. Sophie und Karl Binding Stiftung, Basel.
- BOLLMANN, K. & V. BRAUNISCH (2013): Artenförderung – Kimawandel im Gebirge. *Hotspot* 27: 20–21.
- BOLLMANN, K. & V. BRAUNISCH (2016): Auswirkungen des Klimawandels auf Bergwaldvogelarten. S. 287–309 in: A. R. PLUESS, S. AUGUSTIN & P. BRANG (Hrsg.): Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Haupt, Bern.
- BOLLMANN, K., A. FRIEDRICH, B. FRITSCH, R. F. GRAF, S. IMHOF & P. WEIBEL (2008a): Kleinräumige Habitatnutzung des Auerhuhns im Alpenraum. *Ornithol. Beob.* 105: 53–61.
- BOLLMANN, K. & R. F. GRAF (2008): Der Einfluss von Lebensraumangebot und -fragmentierung auf die Verbreitung von Lokalpopulationen. *Ornithol. Beob.* 105: 45–52.
- BOLLMANN, K., R. F. GRAF, G. JACOB & D. THIEL (2008b): Von der Forschung zur Auerhuhnförderung: eine Projektsynthese. *Ornithol. Beob.* 105: 107–116.
- BOLLMANN, K., R. F. GRAF & W. SUTER (2011): Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34: 276–286.
- BOLLMANN, K., N. PERRIN, L. JENNI & W. SUTER (2008c): Naturschutzforschung am Auerhuhn in der Schweiz: eine Übersicht. *Ornithol. Beob.* 105: 5–16.
- BOLLMANN, K., P. WEIBEL & R. F. GRAF (2005): An analysis of central Alpine capercaillie spring habitat at the forest stand scale. *For. Ecol. Manage.* 215: 307–318.
- BRANG, P., C. HEIRI & H. BUGMANN (2011): Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz. Haupt, Bern.
- BRAUNISCH, V., J. COPPES, R. ARLETTAZ, R. SUCHANT, F. ZELLWEGGER & K. BOLLMANN (2014): Temperate mountain forest biodiversity under climate change: Compensating negative effects by increasing structural complexity. *PLoS ONE* 9: e97718.
- BRAUNISCH, V., P. PATTHEY & R. ARLETTAZ (2016): Where to combat shrub encroachment in Alpine timberline ecosystems: Combining remotely-sensed vegetation information with species habitat modelling. *PLoS ONE* 11: e0164318.
- BRAUNISCH, V., P. PATTHEY & R. ARLETTAZ (2011): Spatially explicit modeling of conflict zones between wildlife and snow sports: prioritizing areas for winter refuges. *Ecol. Appl.* 21: 955–967.
- BÜHLER, U. (1987): Bestand und Bestandsentwicklung des Habichts *Accipiter gentilis* in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 84: 71–94.
- EHRBAR, R., K. BOLLMANN & P. MOLLET (2011): Ein Sonderwaldreservat für das Auerhuhn – das Beispiel Amden (Kanton St. Gallen). *Schweiz. Z. Forstwes.* 162: 11–21.
- EHRBAR, R., K. BOLLMANN & P. MOLLET (2015): Die Förderung des Auerhuhns im Waldreservat Amden. *Ber. St.Gall. Nat.wiss. Ges.* 92: 53–78.
- FASCE, P., L. FASCE, A. VILLERS, F. BERGESE & V. BRETAGNOLLE (2011): Long-term breeding demography and density dependence in an increasing population of Golden Eagles *Aquila chrysaetos*. *Ibis* 153: 581–591.
- FISCHER-SIGWART, H. (1908): Das Auerwild im schweizerischen Molasseland. *Ornithol. Beob.* 6: 20–25.
- FREHNER, M., B. WASSER & R. SCHWITTER (2005): Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Vollzug Umwelt. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern.
- GEDEON, K., C. GRÜNEBERG, A. MITSCHKE, C. SUDFELDT, W. EIKHORST, S. FISCHER, M. FLADE, S. FRICK, I. GEIERSBERGER, B. KOOP, M. KRAMER, T. KRÜGER, N. ROTH, T. RYSLAVY, S. STÜBING, S. R. SUDMANN, R. STEFFENS, F. VÖKLER & K. WITT (2014): Atlas Deutscher Brutvogelarten. Atlas of German Breeding Birds. Stiftung Vogelmonitoring Deutschland und Dachverband Deutscher Avifaunisten, Münster.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5, Galliformes und Gruiformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GÖLDI, E. A. (1914): Die Tierwelt der Schweiz in der Gegenwart und in der Vergangenheit. Franke, Bern.
- GRAF, R. F. (2005): Analysis of capercaillie habitat at the landscape scale using aerial photographs and GIS. Diss. Eidg. Techn. Hochschule ETH, Zürich.
- GRAF, R. F. & K. BOLLMANN (2008): Der Lebensraum des Auerhuhns auf verschiedenen räumlichen Skalen. *Ornithol. Beob.* 105: 33–43.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, H. BUGMANN & W. SUTER (2007): Forest and landscape structure as predictors of capercaillie occurrence. *J. Wildl. Manage.* 71: 356–365.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, W. SUTER & H. BUGMANN (2005): The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landsc. Ecol.* 20: 703–717.
- GRAF, R. F., K. BOLLMANN, W. SUTER & H. BUGMANN (2006): On the generality of habitat suitability models: a case study of capercaillie in three Swiss regions. *Ecography* 29: 319–328.
- GRIMM, V. & I. STORCH (2000): Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. *Wildl. Biol.* 6: 219–225.
- HALLER, H. (1996): Der Steinadler in Graubünden – Langfristige Untersuchungen zur Populations-

- ökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen. Ornithol. Beob. Beiheft 9.
- HODGSON, J. A., C. D. THOMAS, B. A. WINTLE & A. MOILANEN (2009): Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *J. Appl. Ecol.* 46: 964–969.
- IMPERIO, S., R. BIONDA, R. VITERBI & A. PROVENZALE (2013): Climate change and human disturbance can lead to local extinction of Alpine rock ptarmigan: New insight from the Western Italian Alps. *PLoS ONE* 8: e81598.
- INGOLD, P. (2007): Freizeitaktivitäten im Lebensraum der Alpentiere: Konfliktbereiche zwischen Mensch und Tier mit einem Ratgeber für die Praxis. Haupt, Bern.
- JELTSCH, F., K. A. MOLONEY, M. SCHWAGER, K. KÖRNER & N. BLAUM (2011): Consequences of correlations between habitat modifications and negative impact of climate change for regional species survival. *Agric. Ecosyst. Environ.* 145: 49–58.
- KAJTOCH, L., M. ZMIHORSKI & Z. BONCZAR (2012): Hazel Grouse occurrence in fragmented forests: habitat quantity and configuration is more important than quality. *European J. For. Res.* 131: 1783–1795.
- KÄMMERLE, J.-L., J. COPPES, S. CIUTI, R. SUCHANT & I. STORCH (2017): Range loss of a threatened grouse species is related to the relative abundance of a mesopredator. *Ecosphere* 8: e01934.
- KOCH, N. & K. EIBERLE (1978): Umfrage beim Forstpersonal der Schweiz zum Vorkommen des Haselhuhns. *Schweiz. Z. Forstwes.* 129: 71–80.
- KORMANN, U., F. GUGERLI, N. RAY, L. EXCOFFIER & K. BOLLMANN (2012): Parsimony-based pedigree analysis and individual-based landscape genetics suggest topography to restrict dispersal and connectivity in the endangered capercaillie. *Biol. Conserv.* 152: 241–252.
- KULAKOWSKI, D., P. BEBI & C. RIXEN (2011): The interacting effects of land use change, climate change and suppression of natural disturbances on landscape forest structure in the Swiss Alps. *Oikos* 120: 216–225.
- KULAKOWSKI, D., R. SEIDL, J. HOLEKSA, T. KUULUVAINEN, T. A. NAGEL, M. PANAYOTOV, M. SVOBODA, S. THORN, G. VACCHIANO, C. WHITLOCK, T. WOHLGEMUTH & P. BEBI (2017): A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 388: 120–131.
- LANZ, M. & K. BOLLMANN (2008): Eigenschaften der Schlaf-, Ruhe- und Äsungsbäume des Auerhuhns *Tetrao urogallus* im Waldreservat Amden. *Ornithol. Beob.* 105: 63–75.
- LEIBUNDGUT, H. (1982): Europäische Urwälder der Bergstufe, dargestellt für Forstleute, Naturwissenschaftler und Freunde des Waldes. Haupt, Bern.
- LUDWIG, T. & S. KLAUS (2017): Habitat selection in the post-breeding period by Hazel Grouse *Tetrastes bonasia* in the Bohemian Forest. *J. Ornithol.* 158: 101–112.
- MATHYS, L., N. E. ZIMMERMANN, N. ZBINDEN & W. SUTER (2006): Identifying habitat suitability for hazel grouse *Bonasa bonasia* at the landscape scale. *Wildl. Biol.* 12: 357–366.
- MATYSEK, M., R. GWIAZDA & Z. BONCZAR (2018): Seasonal changes of the Hazel Grouse *Tetrastes bonasia* habitat requirements in managed mountain forests (Western Carpathians). *J. Ornithol.* 159: 115–127.
- MAYER, H. & M. NEUMANN (1981): Struktureller und entwicklungsdynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald/Niederösterreich und Čorkova Uvala/Kroatien. *Forstwiss. Cent.bl.* 100: 111–132.
- MAYER, H., M. NEUMANN & H.-G. SOMMER (1980): Betandsaufbau und Verjüngungsdynamik unter dem Einfluss natürlicher Wilddichten im Kroatischen Urwaldreservat Čorkova Uvala/Plitvicer Seen. *Schweiz. Z. Forstwes.* 131: 45–70.
- MEILE, P. (1982): Wintersportanlagen in alpinen Lebensräumen des Birkhuhns. *Veröff. Univ. Innsbruck* 135: 1–101.
- MEYER, P., V. TABAKU & B. VON LUPKE (2003): Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder – Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwiss. Cent.bl.* 122: 47–58.
- MIETKIEWICZ, N., D. KULAKOWSKI, J. ROGAN & P. BEBI (2017): Long-term change in sub-alpine forest cover, tree line and species composition in the Swiss Alps. *J. Veg. Sci.* 28: 951–964.
- MIKOLAS, M., M. SVITOK, K. BOLLMANN, J. REIF, R. BACE, P. JANDA, V. TROTSIUK, V. CADA, L. VITKOVA, M. TEODOSIU, J. COPPES, J. S. SCHURMAN, R. C. MORRISSEY, H. MRHALOVA & M. SVOBODA (2017): Mixed-severity natural disturbances promote the occurrence of an endangered umbrella species in primary forests. *For. Ecol. Manage.* 405: 210–218.
- MILANESI, P., R. HOLDEREGGER, K. BOLLMANN, F. GUGERLI & F. ZELLWEGER (2017): Three-dimensional habitat structure and landscape genetics: a step forward in estimating functional connectivity. *Ecology* 98: 393–402.
- MOLLET, P., R. ARLETTAZ, P. PATTHEY & D. THIEL (2007): Birkhühner und Auerhühner brauchen Schutz vor Störungen. *Faktenblatt, Schweizerische Vogelwarte, Sempach.*
- MOLLET, P., B. BADILATTI, K. BOLLMANN, R. F. GRAF, R. HESS, H. JENNY, B. MULHAUSER, A. PERRENOUD, F. RUDMANN, S. SACHOT & J. STUDER (2003): Verbreitung und Bestand des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz 2001 und ihre Veränderungen im 19. und 20. Jahrhundert. *Ornithol. Beob.* 100: 67–86.
- MOLLET, P. & C. MARTI (2001): Auerhuhn und Waldbewirtschaftung. *Vollzug Umwelt. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern.*
- MOLLET, P., B. STADLER & K. BOLLMANN (2008): Aktionsplan Auerhuhn Schweiz. *Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern, Schweizerische Vogelwarte, Sempach, Schweizer Vogelschutz SVS/BirdLife Schweiz, Zürich.*
- PARVIAINEN, J. (2005): Virgin and natural forests in

- the temperate zone of Europe. *For. Snow Landsc. Res.* 79: 9–18.
- RECHSTEINER, C., F. ZELLWEGER, A. GERBER, F. T. BREINER & K. BOLLMANN (2017): Remotely sensed forest habitat structures improve regional species conservation. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 3: 247–258.
- REVERMANN, R., H. SCHMID, N. ZBINDEN, R. SPAAR & B. SCHRÖDER (2012): Habitat at the mountain tops: how long can Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) survive rapid climate change in the Swiss Alps? A multi-scale approach. *J. Ornithol.* 153: 891–905.
- ROLSTAD, J. (1991): Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biol. J. Linnean Soc.* 42: 149–163.
- SACHOT, S. (2002): Viability and management of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) meta-population. *Diss. Univ. Lausanne*.
- SACHOT, S., L. FUMAGALLI & P. MOLLET (2008): Das Auerhuhn im Jura: Qualität des Lebensraums, Demographie, Habitatwahl und nicht-invasive genetische Untersuchungen. *Ornithol. Beob.* 105: 97–106.
- SACHOT, S., B. LECLERCQ & M. MONTADERT (2002): Population trends of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Jura mountains between 1991 and 1999. *Biol. Conserv.* 112: 373–382.
- SACHOT, S., N. PERRIN & C. NEET (2003): Winter habitat selection by two sympatric forest grouse in western Switzerland: implications for conservation. *Biol. Conserv.* 112: 373–382.
- SCHÄUBLIN, S. & K. BOLLMANN (2011): Winter habitat selection and conservation of Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*) in mountain forests. *J. Ornithol.* 152: 179–192.
- SCHERZINGER, W. (2002): Biotopschutz für Auerhühner im Spiegel der artspezifischen Einnischung der Grossen Waldhühner. S. 1–14 in: Bayerische Landesanstalt für Wald- und Forstwirtschaft LWF (Hrsg.): Auerhuhnschutz und Forstwirtschaft: Lösungsansätze zum Erhalt von Reliktpopulationen unter besonderer Berücksichtigung des Fichtengebirges. Bayerische Landesanstalt für Wald- und Forstwirtschaft, Freising.
- SCHLOSSER, W. & U. BÜHLER (1987): Langjährige Entwicklung des Brutbestands und Brutgeschehens beim Habicht *Accipiter gentilis* in der Nordostschweiz. *Ornithol. Beob.* 107: 161–178.
- SEIDL, R., M.-J. SCHELHAAS, W. RAMMER & P. J. VERKERK (2014): Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Chang.* 4: 806–810.
- STADLER, B., R. SCHNIDRIG, P. MOLLET, R. SPAAR, U. REHSTEINER & K. BOLLMANN (2008): Der Aktionsplan Auerhuhn Schweiz – Die nationale Strategie zum Schutz und zur Förderung des Auerhuhns *Tetrao urogallus* in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 105: 117–121.
- STORCH, I. (1997): The importance of scale in habitat conservation for an endangered species: the capercaillie in Central Europe. S. 310–330 in: J. A. BISSONNETTE (ed.): *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale*. Springer, New York.
- STORCH, I. & G. SEGELBACHER (2000): Genetic correlates of spatial population structure in central European capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix*: a project in progress. *Wildl. Biol.* 6: 305–310.
- SWANSON, M. E., J. F. FRANKLIN, R. L. BESCHTA, C. M. CRISAFULLI, D. A. DELLA SALA, R. L. HUTTO, D. B. LINDENMAYER & F. J. SWANSON (2011): The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers Ecol. Environ.* 9: 117–125.
- TABAKU, V. & P. MEYER (1999): Lückennuster albanischer und mitteleuropäischer Buchenwälder unterschiedlicher Nutzungsintensität. *Forstarchiv* 70: 87–97.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN, V. BRAUNISCH, R. PALME & L. JENNI (2008a): Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. *J. Appl. Ecol.* 45: 845–853.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2008b): Der Einfluss von Freizeitaktivitäten auf das Fluchtverhalten, die Raumnutzung und die Stressphysiologie des Auerhuhns *Tetrao urogallus*. *Ornithol. Beob.* 105: 85–96.
- USBECK, T., T. WOHLGEMUTH, M. DOBBERTIN, C. PFISTER, A. BÜRGI & M. REBETZ (2010): Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agric. For. Meteorol.* 150: 47–55.
- VISINONI, L., C. A. PERNOLLET, J.-F. DESMET, F. KORNEN-NIEVERGELT & L. JENNI (2015): Microclimate and microhabitat selection by Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) during summer. *J. Ornithol.* 156: 407–417.
- WSL (2018): Schweizerisches Landesforstinventar LFI. Spezialauswertung der Erhebung 2004–06 vom 18. März 2018 (U.-B. BRÄNDLI). Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf.
- ZBINDEN, N. (1979): Zur Ökologie des Haselhuhns *Bonasa bonasia* in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura. *Ornithol. Beob.* 76: 169–214.
- ZEITLER, A. J. (2000): Human disturbance, behaviour and spatial distribution of Black Grouse in skiing areas in the Bavarian Alps. *Cah. Ethol.* 20: 381–402.
- ZELLWEGER, F., V. BRAUNISCH, A. BALTENSWEILER & K. BOLLMANN (2013): Remotely sensed forest structural complexity predicts multi species occurrence at the landscape scale. *For. Ecol. Manage.* 307: 303–312.