

forstarchiv 84, 131-143
(2013)

DOI 10.4432/0300-
4112-84-131

© DLV GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:
Bauling@gmx.net

Eingegangen:
30.04.2013

Angenommen:
18.06.2013

Das Rotwild (*Cervus elaphus* L.) im Solling: Dynamik, Produktivität, Mortalität und Struktur von 1981 bis 1991

The red deer population (*Cervus elaphus* L.) in the Solling Mountains: dynamics, productivity, mortality and structure from 1981 to 1991

STEFFEN BAULING¹, JOACHIM SABOROWSKI² und FERDINAND RÜHE¹

¹ Georg-August-Universität Göttingen, Büsgen-Institut, Abteilung Forstzoologie und Waldschutz, Arbeitsbereich Wildbiologie und Jagdkunde, Büsgenweg 3, 37077 Göttingen, Deutschland

² Georg-August-Universität Göttingen, Büsgen-Institut, Abteilung für Ökoinformatik, Biometrie und Waldwachstum und Abteilung für Ökosystemmodellierung, Büsgenweg 4, 37077 Göttingen, Deutschland

Kurzfassung

Die Rotwildpopulation im Solling, Niedersachsen, war bis zum Jahr 2001 viele Jahrzehnte durch ein rotwildreiches Umfeld von benachbarten Populationen weitestgehend isoliert. Von 1981 bis 1994 schätzte man dort das erreichte Lebensalter jedes erfassten toten Stückes. Auf Basis dieser Daten wurde jüngst die damalige Größe der Population unter der Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit berechnet (Variante A bzw. B, Details s. Bauling et al. 2013).

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die Dynamik, Produktivität, Mortalität und Struktur der damaligen Population zu analysieren. Die Analyse erbrachte für die Jahre 1981 bis 1991 die folgenden Ergebnisse (Mittelwert \pm Standardfehler):

- (1) Der Zeitraum umfasste im Wesentlichen eine Reduktionsphase der Population: Die jährliche Wachstumsrate λ lag im Mittel bei $-8,17 \pm 0,72$ % bzw. $-6,30 \pm 0,47$ % (nach Variante A bzw. B).
- (2) Die jährliche Zuwachsrate betrug durchschnittlich zwischen $15,33 \pm 1,11$ % und $20,83 \pm 0,32$ % (Variante A und B); das Kalb/Alttier-Verhältnis lag im Mittel bei $0,54 \pm 0,09$ bzw. $0,83 \pm 0,03$ Kälbern je Alttier (Variante A bzw. B).
- (3) Die mittlere Abschussrate des Rotwildes (ohne Kälber) betrug zwischen $16,05 \pm 1,54$ % und $25,85 \pm 0,67$ % (Variante A und B). Die Abschussrate der Hirsche war im Mittel höher als die der Alttiere.
- (4) Die Population (ohne Kälber) verjüngte sich im Zeitverlauf: Ihr Durchschnittsalter sank von $6,73 \pm 0,34$ bzw. $5,45 \pm 0,18$ Jahre (Variante A bzw. B) in 1981 auf $5,02 \pm 0,27$ bzw. $4,41 \pm 0,10$ Jahre in 1991 (Variante A bzw. B). Diese Verjüngung spiegelte sich in der Altersstufenzusammensetzung beider Geschlechter wider.
- (5) Das Geschlechterverhältnis der Rotwildpopulation (ohne Kälber) war über den gesamten Zeitraum zugunsten des weiblichen Wildes verschoben: Im 11-jährigen Durchschnitt kamen $1,10 \pm 0,21$ bzw. $1,14 \pm 0,06$ weibliche Stücke auf ein männliches Stück (Variante A bzw. B).
- (6) Gemessen an der Altersstruktur des lebenden Rotwildes (ohne Kälber), wurde mehr junges und weniger altes Wild geschossen. Dies betraf vor allem den Populationsteil der Hirsche. Diese Altersdifferenz zwischen Lebenden und Geschossenen nahm im Laufe der Jahre tendenziell ab.
- (7) In der ersten Untersuchungshälfte (1981 bis 1985) wurde die Wachstumsrate stärker durch die Abschussrate als durch die Zuwachsrate beeinflusst. Diese Rangfolge kehrte sich nach 1985 um.
- (8) Zu den Schwankungen der Abschussrate des Rotwildes (ohne Kälber) trug die Abschussrate der Alttiere stärker bei als die der Hirsche und die der Einjährigen.
- (9) Die Zuwachsrate der Rotwildpopulation stieg mit sinkender Kahlwilddichte exponentiell an: Ab etwa < 4 bzw. $< 2,5$ Stück Kahlwild pro 100 ha war ihr Anstieg erheblich (nach Variante A bzw. B).

Wir schlussfolgern, dass es sich lohnt, Daten zur natürlichen Mortalität von Rotwild und zur Altersstruktur von Alttieren in bejagten Rotwildpopulationen Deutschlands zu erarbeiten.

Schlüsselwörter: Rothirsch, Populationsdichte, Altersstruktur, Populationsdynamik, Geschlechterverhältnis, Mortalitätsrate, Zuwachsrate, Jagd

Abstract

Over many decades until 2001 the red deer population in the Solling Mountains, Lower Saxony, Germany, had been isolated by an almost permanently leak-proof enclosure from neighbouring red deer populations. The age of each recorded deer, which had died from 1981 to 1994, was estimated. Based on these age-at-harvest-data the size of that former population was recently assessed, assuming either a high or a low rate of natural mortality (variant A or B, respectively). The aim of the study was to analyze the dynamics, productivity, mortality and structure of that deer population. Our analysis of the data of the years 1981 to 1991 yields the following results (mean \pm standard error):

- (1) The period mainly included a phase of shrinking population size: the yearly growth rate λ averaged out at approx. $-8.17 \pm 0.72\%$ respectively $-6.30 \pm 0.47\%$ (variant A respectively B).
- (2) The yearly rate of recruitment averaged between $15.33 \pm 1.11\%$ and $20.83 \pm 0.32\%$ (variant A and B), the mean calf-hind-ratio amounted to 0.54 calves per hind according to variant A, and to 0.83 calves per hind, according to variant B.

- (3) The mean harvest rate of the red deer population ranged between $16.05 \pm 1.54\%$ and $25.85 \pm 0.67\%$ (data of variant A and B, respectively, calves excluded). The mean harvest rate of the stags was higher than that of the hinds.
 - (4) The population (calves excluded) became younger during the study period: Its mean age dropped from 6.73 ± 0.34 years in 1981 to 5.02 ± 0.27 years in 1991 according to variant A. Based on variant B it decreased from 5.45 ± 0.18 years to 4.41 ± 0.10 years in that time span. This decrease in mean age was mirrored in the age composition of both sexes.
 - (5) The sex ratio of the deer population (calves excluded) was shifted in favour of the females during all years of the study period: On average there were 1.10 ± 0.21 respectively 1.14 ± 0.06 females per one male (variant A respectively B).
 - (6) If compared to the age structure of the living population, more young and less old deer were harvested. This difference in age between the living population and its harvested proportion decreased in the course of the years.
 - (7) During the first half of the study period (1981 - 1985), the growth rate was influenced by the harvest rate to a greater extent than by the recruitment rate, whereas in the second half of the study period (1986 - 1991) the recruitment rate showed a greater effect than the harvest rate.
 - (8) The variation of the harvest rate of the red deer population (calves excluded) was mainly affected by the harvest rate of the hinds; it was less affected by the harvest rate of the stags and the harvest rate of the yearlings.
 - (9) The recruitment rate of the red deer population increased exponentially as the density of hinds decreased: if the female density dropped below approx. 4 per 100 ha according to variant A or below approx. 2.5 per 100 ha according to variant B, the recruitment rate rose considerably.
- We conclude that it pays off to conduct studies on natural mortality of red deer and on the age structure of hinds in red deer populations in Germany.

Key words: red deer, population density, population structure, population dynamics, sex ratio, mortality, harvest rate, growth rate, recruitment rate

Einleitung

Die Dynamik zahlreicher Wildtierpopulationen in Deutschland wurde ursächlich bislang ungenügend untersucht. Hierzu zählt auch die Populationsdynamik einer der größten und am weitesten verbreiteten Wildarten in Europa: des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.). Untersuchungen mit einem populationsdynamischen Ansatz wurden bisher überwiegend an schottischen Populationen durchgeführt (s. Clutton-Brock et al. 1982b und Clutton-Brock und Albon 1989). Arbeiten, die die Dynamik, Produktivität, Mortalität und Struktur einer in Deutschland lebenden Population übergreifend analysieren, sind den Autoren nicht bekannt.

Die Bewirtschaftung des Rothirsches erfolgt in Deutschland nach jagdbehördlichen Richtlinien und jährlichen Abschussplänen, die sich auch nach den Schäden richtet, die das Rotwild in Feld und Wald verursacht. Im landeseigenen Wald muss eine waldverträgliche Rotwilddichte gewährleistet sein (s. z. B. Niedersächsische Landesforsten 2011).

Die Population des Sollings, eines walddreichen Gebietes in Niedersachsen, zeichnete sich von 1981 bis 1994 aufgrund günstiger Voraussetzungen für eine Populationsrekonstruktion auf der Grundlage von Abschussdaten aus (Bauling und Rühle 2012b). Die Größe bzw. Dichte der Rotwildpopulation in den 14 Jahren wurde jüngst rekonstruiert (Bauling et al. 2013). Die damalige Population hinsichtlich ihrer Dynamik, Produktivität, Mortalität und Struktur weiter zu analysieren, ist das Ziel der vorliegenden Untersuchung.

Untersuchungsmaterial und -methoden

Für den Zeitraum von 1981 bis 1994 wurden alle Jahrgänge der Rotwildpopulation ab der Altersstufe 1,5 rekonstruiert, um den Frühjahrsbestand am 1. April eines jeden Jahres zu ermitteln. Entsprechend den Untersuchungen von Wagenknecht (1981) und Raesfeld

und Reulecke (1988) wurde hierfür ein Höchstalter von 18,5 Jahren angenommen (Details s. Bauling et al. 2013).

Die rekonstruierten Jahrgänge und ihre jährliche Summe (= Populationsgröße bzw. -dichte) wurden in zwei Varianten auf Grundlage der Age-at-Harvest-Methode berechnet (s. Bauling et al. 2013):

- *Rekonstruktionsvariante A:* Hierfür wurde die Population mithilfe von Überlebensraten rekonstruiert, die an frei lebenden Rotwildpopulationen in relativ harscher Umwelt und ohne Winterfütterung ermittelt worden waren (natürliche Überlebensraten von Lowe (1969) für das männliche und von Mitchell et al. (1986) für das weibliche Rotwild).
- *Rekonstruktionsvariante B:* Hierfür wurde die im Winter gefütterte Population mithilfe von hohen Überlebensraten rekonstruiert (Annahme niedriger natürlicher Mortalität: 0 % natürliche Mortalität der 1,5- bis 10,5-Jährigen und 10 % natürliche Mortalität der > 10,5-Jährigen).

Mithilfe beider Rekonstruktionsvarianten wurde eine Spannweite ermittelt, in der sich die Populationsgröße des Rotwildes im Solling entwickelt haben müsste. Auf Basis der rekonstruierten Jahrgänge der Population wurden nachfolgend Kennzahlen ihrer Dynamik, Produktivität, Mortalität und Struktur berechnet, die sich zeitlich auf den Stichtag 1. April beziehen, sofern kein anderes Datum angegeben ist. Die Alters- und Sozialklassen sind in Tabelle 1 definiert, weitere Begriffe werden nachfolgend erläutert.

Analog zur Korridorschätzung von Bauling et al. (2013) wurden die nachfolgenden Parameter und Kennzahlen für beide Varianten (A und B) berechnet und mit ihrem jeweiligen Suffix gekennzeichnet (z. B. für die jährliche Wachstumsrate λ_A und λ_B).

Evaluierung der Rekonstruktionsergebnisse

Vorab wurden die Ergebnisse beider Rekonstruktionsvarianten hinsichtlich ihrer Genauigkeit und Zuverlässigkeit geprüft. Hierfür wurde die Entwicklung der Standardfehler (SDF) der Populationsparameter und -teile analysiert.

Tab. 1. Definition der verwendeten Ausdrücke der Populationsteile des Rotwildes (als Geburtstermin wird nach Rieck (1955) der 31. Mai angenommen. Das Rotwild wird mit Beginn des neuen Jagdjahres zum 1. April der nächsten Altersklasse zugerechnet).

Definition of terms used for the parts of the red deer population (following Rieck (1955) the date of birth is assumed to be May 31st. According to German hunting rules red deer are defined to become one year older from March 31st to April 1st, i.e. from the last day of the former to the first day of the new hunting year).

	Anzahl	Geschlecht	Alter (Jahre)
Kälber	$N_{0,5}$	♀ + ♂	0 - 0,83
Schmaltiere (weibl. Einjährige)	$N_{1,5}^{\ominus}$	♀	0,83 - 1,83
Schmalspießer (männl. Einjährige)	$N_{1,5}^{\ominus}$	♂	0,83 - 1,83
Einjährige	$N_{1,5}$	♀ + ♂	0,83 - 1,83
Alttiere	$N_{\geq 2,5}^{\ominus}$	♀	≥ 1,83
Hirsche	$N_{\geq 2,5}^{\ominus}$	♂	≥ 1,83
Kahlwild*	$N_{\geq 2,5}^{\ominus}$	♀	≥ 0,83

* ohne Kälber
without calves

Wachstumsrate

Als Maß für die Änderung der Populationsgröße wurde die jährliche prozentuale Wachstumsrate λ_i verwendet. In den Schätzungen ist λ_i als Quotient aus nachfolgender (N_{i+1}) zu diesjähriger Bestandesgröße (N_i) minus 1, multipliziert mit 100 definiert:

$$\lambda_i = ((N_{i+1} / N_i) - 1) \cdot 100$$

wobei i dem Untersuchungsjahr entspricht.

Zuwachsrate und Kalb/Alttier-Verhältnis

Um die Produktivität der Population zu untersuchen, schätzten wir die jährliche prozentuale Zuwachsrate (Z_i) und das jährliche Verhältnis der Anzahl lebender Kälber pro lebendem Alttier (K_i).

Die jährliche prozentuale Zuwachsrate der Population Z_i des Jahres $i = 1$ wurde aus dem Quotienten der Anzahl einjährigen Rotwildes ($N_{i+1,1,5}$) des Jahres $i + 1$ und der Anzahl des lebenden Rotwildes des Jahres i (N_i), multipliziert mit 100 berechnet:

$$Z_i = (N_{i+1,1,5} / N_i) \cdot 100$$

Die Jahrgänge einjährigen Rotwildes wurden wie alle Rotwildjahrgänge für den Untersuchungszeitraum von Bauling et al. (2013) auf Basis der Maximum-Likelihood-Schätzung ermittelt.

Das Kalb/Alttier-Verhältnis wurde für den Tag vor Jagdbeginn auf Kälber und Alttiere geschätzt (i. d. R. für den 31. Juli). Es beruht auf der Annahme, dass sich die Anzahl der Alttiere vom 1. April bis zum 31. Juli desselben Jahres nicht änderte, und wurde nach folgender Gleichung berechnet:

$$K_i = N_{i0,5} / N_{i \geq 2,5}^{\ominus}$$

Die Anzahl an Kälbern wurde zuvor wie folgt berechnet:

$$N_{i0,5} = N_{i+1,1,5} + x_{i0,5}$$

wobei $x_{i0,5}$ die Anzahl geschossener Kälber des Jahres $i = 1$ bedeutet.

Abschussrate und natürliche Mortalitätsrate

Die Mortalitätsrate wurde nach anthropogen (A_i) und natürlich (T_i) verursachter Sterblichkeitsrate differenziert. Die Werte der natürlichen Mortalität wurden für die Populationsrekonstruktion von Bauling et al. (2013) in zweierlei Varianten zuvor angenommen.

Die fast nur auf Jagd, selten auf Verkehrsunfällen beruhende anthropogene Mortalitätsrate wurde als prozentualer Anteil der geschossenen und verunfallten Individuen $\geq 1,5$ Jahre eines Jahres ($x_{i \geq 1,5}$) an der geschätzten Populationsgröße berechnet:

$$A_i = (x_{i \geq 1,5} / N_i) \cdot 100$$

Die verkehrsunfallbedingte Mortalität wurde nachfolgend auch sprachlich der jagdbedingten Sterblichkeit zugeschlagen und die anthropogene Mortalitätsrate demzufolge als Abschussrate bezeichnet. Die Abschussraten der Alttiere ($A_{i \geq 2,5}^{\ominus}$), der Hirsche ($A_{i \geq 2,5}^{\ominus}$) und der Einjährigen ($A_{i,1,5}$) wurden auch analog zu dieser Gleichung berechnet.

Bei einer Verschiebung der Altersstruktur veränderten sich die relativen Anteile (in % der Frühjahrspopulation) der natürlichen Mortalität (T_i) gemessen an der Population am 1. April:

$$T_i = \left(1 - \left(\left(\sum_{j=1}^{18} (N_{ij} - x_{ij}) \cdot S_{fix,j} \right) / \left(\sum_{j=1}^{18} (N_{ij} - x_{ij}) \right) \right) \right) \cdot 100 \quad (1)$$

wobei N_{ij} die Anzahl der einzelnen Jahrgänge ($\geq 1,5$ Jahre) der Population des Jahres i und j die Altersstufe des Jahrgangs N_{ij} bezeichnet. Die x_{ij} entsprechen den nach Altersstufen differenzierten Abschüssen ab der Altersstufe 1,5. $S_{fix,j}$ ist die nach Altersstufen und Geschlecht differenzierte natürliche Überlebensrate des $\geq 1,5$ -jährigen Rotwildes (Details s. Bauling et al. 2013), wobei die natürliche Mortalität des 18,5-jährigen Rotwildes 100 % entspricht (Modellannahme, dass 18,5 Jahre das Höchstalter der Population ist und kein Stück Rotwild älter wird).

Struktur: Durchschnittsalter, Altersstruktur und Geschlechterverhältnis

Das jährliche Durchschnittsalter der Population D_i wurde nach folgender Gleichung berechnet:

$$D_i = \left(\sum_{j=1}^{18} (N_{ij} \cdot j) \right) / \left(\sum_{j=1}^{18} N_{ij} \right) \quad (2)$$

wobei N_{ij} die Anzahl der einzelnen Jahrgänge ($\geq 1,5$ Jahre) der Population des Jahres i und j die Altersstufen des Jahrganges N_{ij} bezeichnet. Das Durchschnittsalter der lebenden Alttiere ($D_{i \geq 2,5}^{\ominus}$) und das der Hirsche ($D_{i \geq 2,5}^{\ominus}$) wurde analog zu Gleichung 2 ab der jeweiligen Altersstufe berechnet.

Die Rotwildpopulation wurde zudem auf ihre Zusammensetzung nach Altersklassen im Zeitverlauf untersucht. Dazu wurden die Anteile der folgenden Altersklassen (AK x) an der Größe der Population (N_i) berechnet: AK 1 (Einjährige), AK 2 (2,5 bis 4,5 Jahre), AK 3 (5,5 bis 9,5 Jahre) und AK 4 ($\geq 10,5$ Jahre).

Das Geschlechterverhältnis der Rotwildpopulation R_i des Jahres $i = 1$ wurde wie folgt berechnet: $R_i = N_{i \geq 2,5}^{\ominus} / N_{i \geq 2,5}^{\ominus}$.

Analyse der Parameterbeziehungen

Vergleiche der Homogenität der Altersverteilungen des geschossenen mit der geschätzten Altersverteilung des lebenden Rotwildes wurden mit dem χ^2 -Test durchgeführt. Es wurde geprüft, ob sich die jährliche Altersstufenverteilung der lebenden Rotwildpopulation von der der Geschossenen unterscheidet. Mit Blick auf einen ausreichend großen Umfang wurden einzelne Altersgruppen zusammengefasst: 1,5; ...; 8,5; 9,5 + 10,5; 11,5 + 12,5; 13,5 + 14,5; 15,5 + ... + 18,5. Weiterhin wurde die Altersstruktur der geschossenen mit der der lebenden Alttiere in folgenden Altersgruppen verglichen: 2,5; 3,5; 4,5 + ... + 6,5; 7,5 + ... + 10,5; 11,5 + ... + 18,5. Diese Einteilung wurde analog beim Vergleich der Altersverteilung des Teils der Hirsche verwendet.

Monofaktorielle Zusammenhänge von Kennzahlen untereinander wurden mittels der Pearson-Korrelationsrechnung sowie der Regressionsrechnung und den zugehörigen Bestimmtheitsmaßen dargestellt.

Parameterschätzung und Software

Die Schätzung der Kennzahlen mit ihren jeweiligen SDF erfolgte mit dem Programm USER (Columbia Basin Research, User Specified Estimation Routine 4.7.0, www.cbr.washington.edu/paramest/user, 16.02.2012). Die Korrelationen, die Regressionsrechnungen

und der χ^2 -Test wurden mit den Programmen Microsoft Office Excel 2003 (Microsoft Corporation) und Statistica 10 (StatSoft, Inc.) durchgeführt. Für die Erstellung von Grafiken wurde das Programm SigmaPlot 9.0 (SYSTAT Software, Inc.) verwendet.

Ergebnisse

Ergebnisevaluierung

Für die Jahre 1992 bis 1994 wurden hohe SDF der Anzahl Einjähriger berechnet, während ihre SDF in früheren Jahren deutlich niedriger ausfielen (Abbildung 1A). Zudem wich in den letzten 3 Jahren das geschätzte Geschlechterverhältnis der Einjährigen der Variante A stark von dem der Variante B ab, während es zuvor, von 1981 bis 1991, meist nahe bei dem von Variante B lag (Abbildung 1B). Wegen der großen Streuung dieser Werte und des Effektes der Einjährigen auf die Schätzung der Produktivität, Mortalität, Struktur und Dynamik der Rotwildpopulation wurden im Folgenden nur die Daten der Jahre 1981 bis 1991 verwendet.

Populationswachstum

In den ersten 8 Jahren, von 1981 bis 1988, schrumpfte die Rotwildpopulation, ihre prozentuale Wachstumsrate ($\lambda \pm$ SDF) schwankte nach Variante A zwischen $-14,43 \pm 0,76$ % in 1983 und $-5,68$

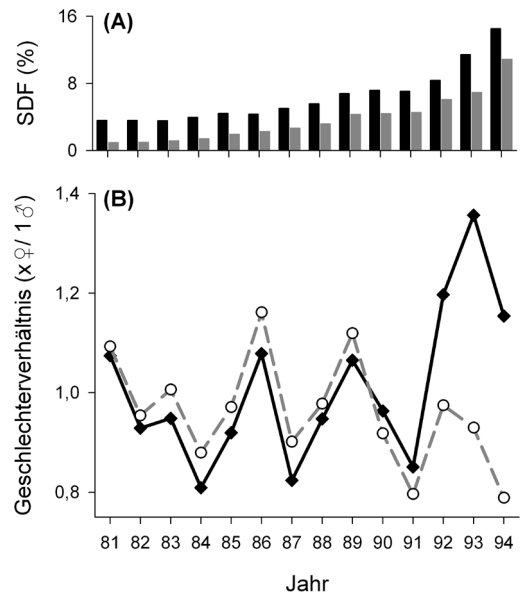


Abb. 1. (A) Standardfehler (SDF in %, schwarze Säulen: Rekonstruktionsvariante A unter der Annahme hoher natürlicher Sterblichkeit, graue Säulen: Rekonstruktionsvariante B unter der Annahme niedriger natürlicher Sterblichkeit). (B) Geschlechterverhältnisse einjähriger Rotwildes der beiden Varianten A (\blacklozenge) bzw. B (\circ). (A) Standard errors (SDF in %, black columns: reconstruction variant A assuming high natural mortality, gray columns: reconstruction variant B assuming low natural mortality). (B) Sex ratios of red deer yearlings according to variant A (\blacklozenge) and B (\circ).

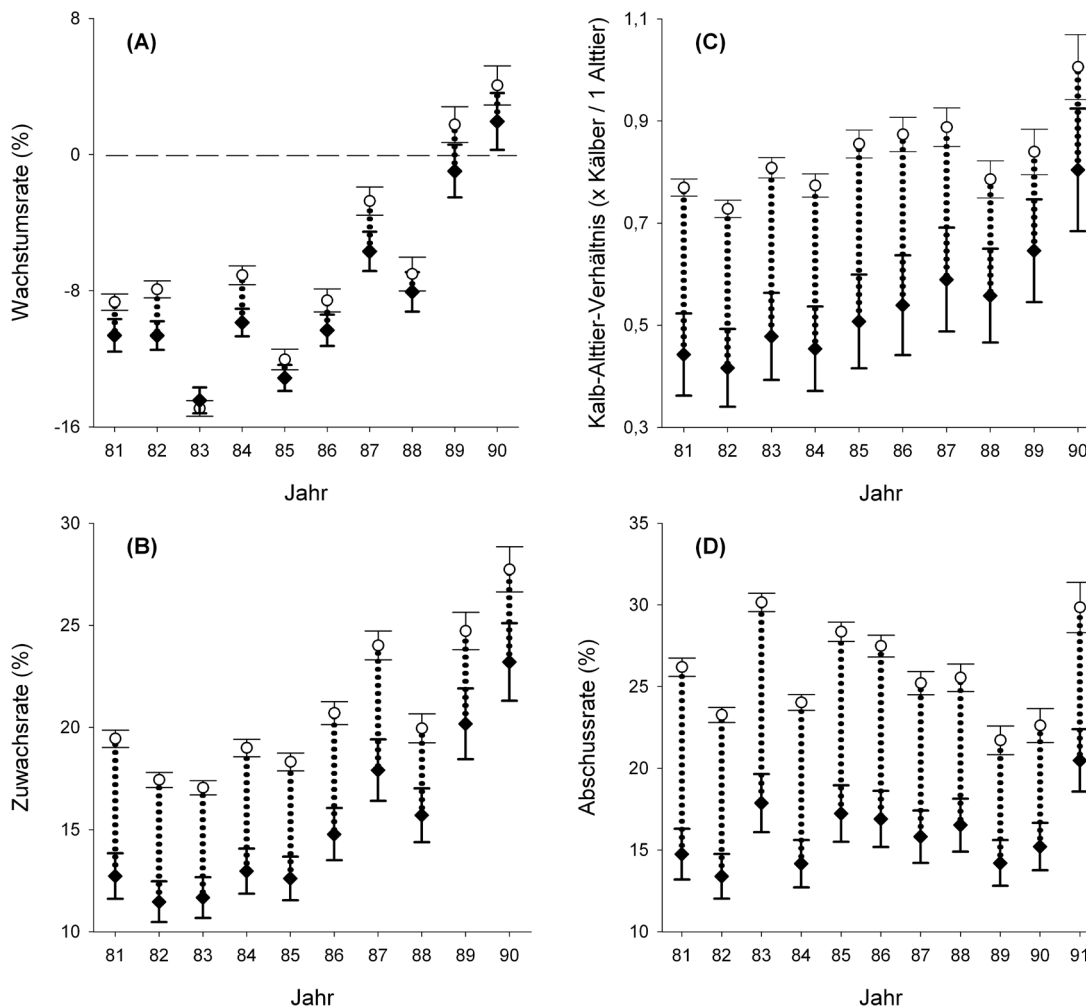


Abb. 2. Wachstumsrate (A), Zuwachsrate (B), Kalb7Altier-Verhältnis (C) und Abschussrate (D) der Rotwildpopulation im Solling von 1981 bis 1990 (A-C) und bis 1991 (D) unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (\blacklozenge) bzw. B (\circ): Schätzwerte (\blacklozenge , \circ) und SDF (\top , \perp); Spanne zwischen Schätzwert \blacklozenge und \circ : $\bullet\bullet\bullet\bullet$). Growth rate (A), recruitment rate (B), calf-hind-ratio (C) and hunting mortality rate (D) of the red deer population in the Solling Mountains from 1981 to 1990 (A-C) and to 1991 (D) assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A (\blacklozenge) and B (\circ), respectively; estimated value (\blacklozenge , \circ) and standard errors (\top , \perp); span between the estimated value \blacklozenge and \circ : $\bullet\bullet\bullet\bullet$).

± 1,15 % in 1987 und nach Variante B zwischen -14,91 ± 0,46 % in 1983 und -2,72 ± 0,82 % in 1987 (Abbildung 2A). Im Jahr 1990 wuchs die Population. 1989 schloss die Spannweite der Wachstumsrate zwischen den Varianten A und B den Wert 0 ein: Der überwiegende Teil der Spanne lag über dem Wert 0. Die Wachstumsraten der Variante A lagen meist unter denen von Variante B (Abbildung 2A).

Reproduktion

Die prozentuale Zuwachsrate ($Z \pm \text{SDF}$) schwankte in den ersten 5 Jahren wenig; sie lag nach Variante A zwischen minimal 11,47 ± 1,00 % im Jahr 1982 und maximal 12,97 ± 1,10 % im Jahr 1984 und nach Variante B zwischen 17,04 ± 0,35 % in 1983 und 19,44 ± 0,42 % in 1981 (Abbildung 2B). Danach war ein Anstieg der Zuwachsrate bis zum Jahr 1990 zu verzeichnen ($Z_{1990A} = 23,21 \pm 1,90$ % und $Z_{1990B} = 27,74 \pm 1,10$ %), wenn man vom Jahr 1988 absieht ($Z_{1988A} = 15,71 \pm 1,31$ % und $Z_{1988B} = 19,95 \pm 0,71$ %). Die Spannweite zwischen den Schätzwerten beider Varianten wurde im Verlauf der Untersuchung tendenziell kleiner, während ihre SDF größer wurden.

Nach unserer Schätzung waren vor Beginn der Jagd auf Kälber und Alttiere im Jahr 1981 mindestens 0,44 ± 0,08 bis 0,77 ± 0,02 Kälber je Alttier vorhanden (Werte von Variante A bis Werte von Variante B, Abbildung 2C). Bis 1984 änderten sich diese Werte kaum. In den 3 folgenden Jahren war ein geringer Anstieg zu verzeichnen: von 0,45 ± 0,08 in 1984 auf 0,59 ± 0,10 Kälber je Alttier in 1987 (Variante A) bzw. von 0,77 ± 0,02 in 1984 auf 0,89 ± 0,04 Kälber je Alttier in 1987 (Variante B). Im Jahr 1988 lag der Wert der Variante A nahe unter dem Wert von 1987; die Schätzungen der Variante B der Jahre 1988 und 1989 lagen im Gegensatz dazu deutlich unter der Schätzung von 1987. Für das Jahr 1990 wurde wieder ein höheres Kalb/Alttier-Verhältnis geschätzt. Bei Unterstellung geringer natürlicher Mortalität (Variante B) war das geschätzte Kalb/Alttier-Verhältnis größer als bei Unterstellung hoher natürlicher Sterblichkeit (Variante A, Abbildung 2C).

Mortalität

Die Abbildung 2D zeigt die Entwicklung der jährlichen Abschussraten ($A \pm \text{SDF}$) des Rotwildes. Von der am 1. April geschätzten Population wurden von 1981 bis 1991 nach der Variante A jährlich zwischen 13,39 ± 1,37 % (1982) und 20,49 ± 1,91 % (1991) erlegt; die Werte der Variante B variierten dagegen zwischen 21,71 ± 0,88 % (1989) und 30,15 ± 0,56 % (1983). Die Abschussraten schwankten in den ersten 5 Jahren relativ stark: zwischen 13,39 ± 1,37 % (1982, Variante A) und 30,15 ± 0,56 % (1983, Variante B). In den folgenden Jahren, bis 1989, sank die Abschussrate und blieb auch 1990 auf diesem niedrigen Niveau. Im Jahr 1991 lag sie wieder höher als zuvor. Bei Unterstellung hoher natürlicher Sterblichkeit (Variante A) wurden niedrigere Abschussraten geschätzt als bei Unterstellung niedriger natürlicher Mortalität (Variante B, Abbildung 2D).

Die Tabelle 2 zeigt die jährlichen Abschussraten der Alttiere, Hirsche und Einjährigen sowie die auf den o.g. Annahmen beruhenden natürlichen Mortalitätsraten des Rotwildbestandes ohne Kälber (Details s. Bauling et al. 2013).

Die Abschussrate der Alttiere ($A_{\pm 2,5}^{\circ} \pm \text{SDF}$) schwankte von 1981 bis 1985 zwischen 9,03 ± 1,73 % (1982, Variante A) und 27,23 ± 0,69 % (1983, Variante B). Von 1986 bis 1990 wurde mit 10,00 ± 1,83 % (1987, Variante A) bis 20,07 ± 0,84 % (1986, Variante B) ein Anteil der Alttiere abgeschossen, der innerhalb einer jeden Variante ziemlich konstant war. Im Jahr 1991 wurde dann wieder ein zunehmender Anteil der Alttiere erlegt. Die Abschussrate der Hirsche ($A_{\pm 2,5}^{\delta} \pm \text{SDF}$) lag mit Ausnahme der Jahre 1983 nach beiden Varianten und 1991 nach Variante A über denen der Alttiere.

Die Abschussrate der Einjährigen ($A_{1,5} \pm \text{SDF}$) lag in den ersten 6 Jahren nach beiden Varianten auf einem relativ stabilen Niveau und betrug im 6-jährigen Mittel zwischen 33,68 % und 38,81 % (Variante A und B). Danach war bis 1989 ein Rückgang der Abschussrate auf 16,64 ± 1,13 % bzw. 20,24 ± 0,87 % (Variante A bzw. B) zu verzeichnen. Für die Jahre 1990 und 1991 wurden dann nach beiden Varianten wieder höhere Abschussraten der Einjährigen geschätzt.

Tab. 2. Abschussraten (± SDF, in %) der Alttiere ($A_{\pm 2,5}^{\circ}$), Hirsche ($A_{\pm 2,5}^{\delta}$) und Einjährigen ($A_{1,5}$) sowie die natürlichen Mortalitätsraten (gemäß den Annahmen von Bauling et al. 2013) der Gesamtpopulation (T , $\bar{x} \pm \text{SDF}$, in %) im Solling von 1981 bis 1991 unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A bzw. B)

Hunting mortality rates (± standard error, in %) of the hinds ($A_{\pm 2,5}^{\circ}$), stags ($A_{\pm 2,5}^{\delta}$) and yearlings ($A_{1,5}$) and the natural mortality rates (according to Bauling et al. 2013) of the overall population (T , $\bar{x} \pm \text{standard error}$, in %) in the Solling Mountains from 1981 to 1991 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B).

Jahr	$A_{\pm 2,5}^{\circ}$	$A_{\pm 2,5}^{\delta}$	$A_{1,5}$	T
Variante A				
1981	11,49 ± 2,21	12,77 ± 1,52	33,64 ± 1,21	8,60 ± 1,09
1982	9,03 ± 1,73	11,31 ± 1,29	33,07 ± 1,19	8,74 ± 0,96
1983	14,97 ± 2,76	14,73 ± 1,61	38,11 ± 1,35	8,30 ± 0,87
1984	09,73 ± 1,87	12,92 ± 1,45	32,45 ± 1,28	8,67 ± 0,82
1985	13,72 ± 2,60	16,65 ± 1,89	29,79 ± 1,32	8,50 ± 0,84
1986	11,35 ± 2,14	16,57 ± 2,01	35,05 ± 1,53	8,19 ± 0,84
1987	10,00 ± 1,83	16,98 ± 2,22	28,87 ± 1,45	7,84 ± 0,85
1988	11,00 ± 1,93	18,11 ± 2,48	25,92 ± 1,45	7,24 ± 0,83
1989	11,33 ± 1,87	16,28 ± 2,33	16,64 ± 1,13	7,00 ± 0,80
1990	12,52 ± 1,97	14,61 ± 2,18	21,94 ± 1,57	6,04 ± 0,74
1991	18,36 ± 2,82	17,71 ± 2,65	28,46 ± 2,01	5,16 ± 0,68
Variante B				
1981	21,85 ± 0,49	24,75 ± 1,22	39,13 ± 0,37	1,92 ± 0,51
1982	17,06 ± 0,41	21,47 ± 0,98	38,44 ± 0,38	2,13 ± 0,52
1983	27,23 ± 0,69	26,61 ± 1,00	43,58 ± 0,50	1,92 ± 0,44
1984	18,13 ± 0,57	23,20 ± 0,82	37,49 ± 0,53	2,05 ± 0,41
1985	24,74 ± 0,87	28,92 ± 0,95	34,50 ± 0,67	1,98 ± 0,39
1986	20,07 ± 0,84	28,81 ± 1,02	39,72 ± 0,90	1,78 ± 0,30
1987	16,89 ± 0,82	29,87 ± 1,23	33,49 ± 0,90	1,61 ± 0,28
1988	17,53 ± 0,97	31,65 ± 1,49	30,81 ± 0,98	1,42 ± 0,28
1989	17,11 ± 1,10	28,48 ± 1,57	20,24 ± 0,87	1,35 ± 0,29
1990	18,05 ± 1,35	25,33 ± 1,61	27,37 ± 1,20	1,04 ± 0,26
1991	26,03 ± 2,32	29,87 ± 2,08	35,41 ± 1,61	0,90 ± 0,24

Im Zeitverlauf sank der Anteil natürlicher Mortalität (T ; $\bar{x} \pm SDF$) der Population: von $8,60 \pm 1,09$ % im Jahr 1981 auf $5,16 \pm 0,63$ % in 1991 bzw. von $1,92 \pm 0,51$ % in 1981 auf $0,90 \pm 0,24$ % in 1991 (nach Variante A bzw. B; Tabelle 2).

Struktur

Das Durchschnittsalter (D , $\bar{x} \pm SDF$) der Population betrug 1981 $6,73 \pm 0,34$ Jahre bei Annahme hoher natürlicher Sterblichkeit (Variante A) und $5,45 \pm 0,18$ Jahre bei Unterstellung geringer natürlicher Mortalität (Variante B; Abbildung 3). Die Werte änderten sich in den ersten 5 Jahren kaum. Von 1986 bis 1991 verjüngte sich die Rotwildpopulation, das Durchschnittsalter sank auf $5,02 \pm 0,27$ bzw. $4,41 \pm 0,10$ Jahre in 1991 (Variante A bzw. B).

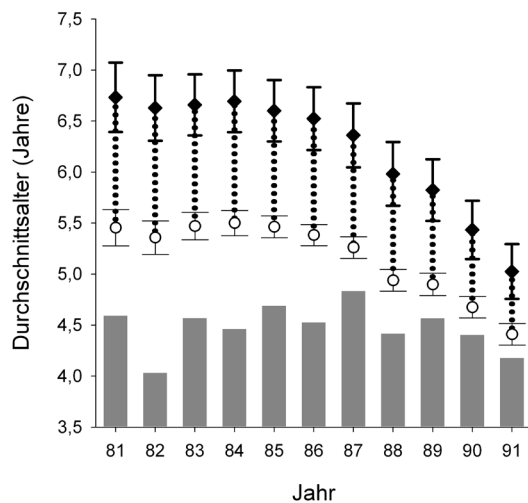


Abb. 3. Durchschnittsalter des geschossenen Rotwildes $\geq 1,5$ Jahre (Säulen) und des lebenden Rotwildes $\geq 1,5$ Jahre von 1981 bis 1991 unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (\blacklozenge) bzw. B (\circ): Schätzwerte (\blacklozenge , \circ) und SDF (\top , \perp); Spanne zwischen Schätzwert \blacklozenge und \circ : $\bullet\bullet\bullet\bullet$). Mean age of harvested red deer ≥ 1.5 years old (grey columns) and mean age of the living red deer ≥ 1.5 years from 1981 to 1991 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A (\blacklozenge) and B (\circ), respectively: estimated values (\blacklozenge , \circ) and standard errors (\top , \perp); span between the estimated value \blacklozenge and \circ : $\bullet\bullet\bullet\bullet$).

Die Verjüngung der Population betraf auch die Alttiere (Tabelle 3). Unter Annahme niedriger bzw. hoher natürlicher Sterblichkeit sank deren Durchschnittsalter ($D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\circ}$, $\bar{x} \pm SDF$) von $7,64 \pm 0,44$ bzw. $6,53 \pm 0,12$ (Variante A bzw. B) Jahre zu Beginn der Untersuchung auf $6,51 \pm 0,43$ bzw. $5,99 \pm 0,14$ (Variante A bzw. B) Jahre zum Ende der Untersuchung ab. Auch die Hirsche (Tabelle 3) unterlagen einer stetigen Verjüngung: Deren Durchschnittsalter ($D_{\text{♂} \geq 2,5}^{\blacklozenge}$, $\bar{x} \pm SDF$) sank von $7,43 \pm 0,45$ bzw. $6,43 \pm 0,40$ (Variante A bzw. B) Jahre in 1981 auf $5,88 \pm 0,27$ bzw. $5,20 \pm 0,20$ (Variante A bzw. B) Jahre in 1991.

Die Abnahme des Durchschnittsalters der Population beruhte auf einer Zunahme des Anteils Einjähriger (AK 1) und 2,5- bis 4,5-Jähriger (AK 2) bei gleichzeitiger Abnahme der Anteile 5,5- bis 9,5-Jähriger (AK 3) und Älterer (AK 4): Die Abbildung 4 zeigt die

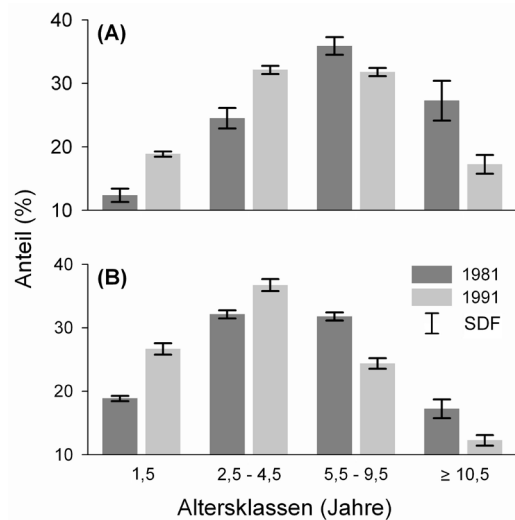


Abb. 4. Altersstruktur der Rotwildpopulation $\geq 1,5$ Jahre im ersten und letzten Untersuchungs-jahr (1981 und 1991) unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (A) bzw. B (B)). Age structure of the red deer population ≥ 1.5 years old in the first and the last year of the study (1981 and 1991) assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B (B)).

Tab. 3. Durchschnittsalter (D , $\bar{x} \pm SDF$, Jahre) der Hirsche ($D_{\text{♂} \geq 2,5}^{\blacklozenge}$) und der Alttiere ($D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\circ}$) unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A bzw. B). Mean age (D , $\bar{x} \pm$ standard error, years) of stags ($D_{\text{♂} \geq 2,5}^{\blacklozenge}$) and hinds ($D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\circ}$) assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B).

Jahr	Variante A		Variante B	
	$D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\circ}$	$D_{\text{♂} \geq 2,5}^{\blacklozenge}$	$D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\circ}$	$D_{\text{♂} \geq 2,5}^{\blacklozenge}$
1981	$7,64 \pm 0,44$	$7,43 \pm 0,45$	$6,53 \pm 0,12$	$6,43 \pm 0,40$
1982	$7,64 \pm 0,43$	$7,47 \pm 0,38$	$6,49 \pm 0,12$	$6,59 \pm 0,37$
1983	$7,65 \pm 0,42$	$7,31 \pm 0,31$	$6,51 \pm 0,11$	$6,51 \pm 0,29$
1984	$7,82 \pm 0,42$	$7,33 \pm 0,27$	$6,60 \pm 0,12$	$6,65 \pm 0,25$
1985	$7,88 \pm 0,43$	$7,17 \pm 0,25$	$6,63 \pm 0,13$	$6,58 \pm 0,20$
1986	$7,78 \pm 0,44$	$7,11 \pm 0,24$	$6,42 \pm 0,14$	$6,66 \pm 0,18$
1987	$7,73 \pm 0,44$	$7,06 \pm 0,24$	$6,37 \pm 0,14$	$6,67 \pm 0,19$
1988	$7,56 \pm 0,45$	$6,68 \pm 0,26$	$6,27 \pm 0,15$	$6,17 \pm 0,20$
1989	$7,22 \pm 0,45$	$6,35 \pm 0,27$	$6,13 \pm 0,14$	$5,73 \pm 0,21$
1990	$6,88 \pm 0,44$	$6,20 \pm 0,27$	$6,03 \pm 0,14$	$5,61 \pm 0,21$
1991	$6,51 \pm 0,43$	$5,88 \pm 0,27$	$5,99 \pm 0,14$	$5,20 \pm 0,20$

Altersklassenanteile der Rotwildpopulation zu Beginn und am Ende der Untersuchung. Die Variante A schätzte die Anteile jüngerer Individuen (AK 1 und AK 2) meist niedriger und die Anteile älteren Rotwildes meist höher ein als die Variante B. Auch die Abnahme des Durchschnittsalters der Alttiere beruhte auf einer Zunahme des Anteils junger Alttiere und auf einer Abnahme des Anteils alter Stücke (Abbildung 5). Eine ähnliche Veränderung der Altersstruktur vollzog sich auch bei den Hirschen.

Von 1981 bis 1991 betrug das Durchschnittsalter des geschossenen Rotwildes ohne Kälber (\bar{x}) 4,26 Jahre (Minimum 4,03 Jahre in 1982 und Maximum 4,83 Jahre in 1987). Von 1982 bis 1987 zeigte das Durchschnittsalter der Geschossenen eine steigende Tendenz. Danach kehrte sich dieser Trend um und sank bis auf 4,18 Jahre in 1991 herab. Das Durchschnittsalter der Geschossenen blieb in den ersten Jahren deutlich unter den Werten der Korridorschätzung der Lebenden beider Varianten (Abbildung 3; ohne Kälber).

Das geschätzte Geschlechterverhältnis ($R \pm SDF$) der Rotwildpopulation (Abbildung 6) war im gesamten Zeitraum durch einen Überhang weiblichen Rotwildes gekennzeichnet. Dieser Überhang betrug zwischen 3 und 28 %. Er nahm von 1981 bis zum Jahr 1985 tendenziell ab: von $1,14 \pm 0,23$ bzw. $1,16 \pm 0,05$ (Variante A bzw. B) im Jahr 1981 auf $1,03 \pm 0,04$ bzw. $1,06 \pm 0,21$ (Variante B bzw. A) im Jahr 1985. In den Folgejahren bis 1989 stieg das Geschlechterverhältnis an, und die Spanne zwischen seinen auf niedriger und hoher natürlicher Sterblichkeit beruhenden Werten wurde größer. Danach sank es bei abnehmender Spanne zwischen den Werten der Varianten A und B bis 1991 (Variante A: $1,04 \pm 0,19$; Variante B: $1,15 \pm 0,12$). Je mehr männliches als weibliches Rotwild in einem Jahr geschossen wurde (Säulen in Abbildung 6), umso stärker änderte sich das Geschlechterverhältnis der überlebenden Population zum Folgejahr in Richtung des weiblichen Teils (ohne Berücksichtigung von Kälbern). Diese Beziehung war bei niedriger natürlicher Sterblichkeit stärker als bei hoher natürlicher Mortalität (Korrelation von Abschuss-Geschlechterverhältnis des Jahres i mit der Änderungsrate des Geschlechterverhältnisses der Lebenden (R_i/R_{i+1}) vom Jahr i zum Jahr $i + 1$: $r = 0,67$ bzw. $0,81$ (Variante A bzw. B)).

Analysen zur Populationsdynamik

Die Tabelle 4 zeigt die Ergebnisse der χ^2 -Tests auf Homogenität der Altersverteilungen des geschossenen und des lebenden Rotwildes der Jahre 1981 bis 1991 nach beiden Rekonstruktionsvarianten.

Nach Variante A unterschied sich die Altersklassenverteilung des geschossenen Rotwildes (ohne Kälber) in jedem Jahr signifikant von der des in dem jeweiligen Jahr lebenden Bestandes (ohne Kälber),

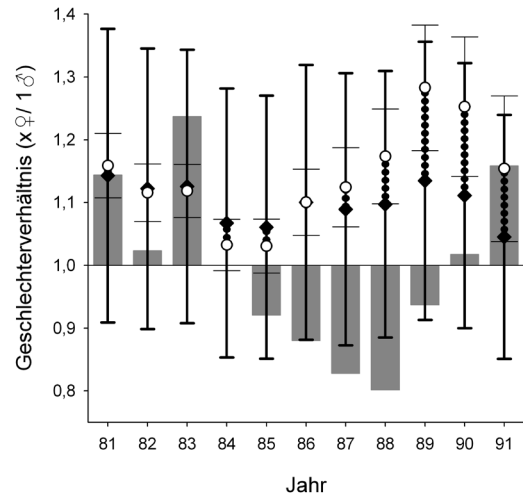


Abb. 6. Geschlechterverhältnis der lebenden Rotwildpopulation ohne Kälber nach den Rekonstruktionsvarianten A (unter Annahme hoher natürlicher Mortalität) und B (unter Annahme niedriger natürlicher Mortalität) und Geschlechterverhältnis der Jagdstrecke ohne Kälber (graue Säulen) von 1981 bis 1991 (Variante A (♠) und B (○): Schätzwerte (♠, ○) und SDF (⊖, ⊕); Spanne zwischen Schätzwert ♠ und ○: ●●●). Sex ratio of the living red deer population, calves excluded, and sex ratio of the harvested red deer, calves excluded (grey columns) from 1981 to 1991 (reconstruction variant A (♠, assuming high natural mortality) and B (○, assuming low natural mortality): estimated values (♠, ○) and standard errors (⊖, ⊕); span between estimated value ♠ and ○: ●●●).

das Durchschnittsalter des geschossenen Rotwildes lag dabei niedriger. Nach Variante B war das in den meisten Jahren der Fall; in den Jahren 1987 und 1991 unterschied sich die Alterszusammensetzung des lebenden vom geschossenen Rotwild nicht signifikant voneinander. Der Altersunterschied nahm im Zeitverlauf ab (Abbildung 3; Tabelle 4). Die geschossenen Hirsche waren nach beiden Varianten in fast allen Jahren im Mittel jünger als der in dem betreffenden Jahr lebende Hirschbestand: Nach Variante A betrug in 1981 die Altersdifferenz zwischen lebenden und geschossenen Hirschen 2,24 Jahre. Dieser Unterschied verringerte sich im Zeitverlauf und betrug 0,73 Jahre in 1991. Nach der Variante B war diese Altersdifferenz kleiner, zeigte aber auch einen sinkenden Trend entlang des Untersuchungsverlaufs. Nach Variante A war in allen Jahren das Durchschnittsalter der erlegten Alttiere niedriger als das der lebenden Alttiere; in 7 der 11 Jahre unterschied sich die Alterklassenzusam-

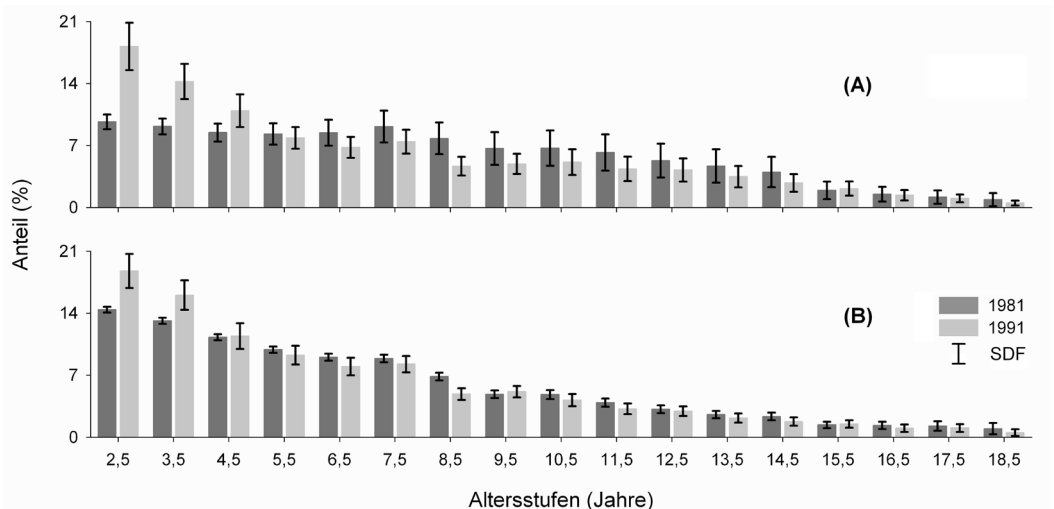


Abb. 5. Altersstruktur der Alttiere zu Anfang (1981) und am Ende (1991) der Untersuchung, unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (A) bzw. B (B)). Age structure of hinds in the beginning (1981) and in the end (1991) of the study assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A (A) and B (B), SDF = standard errors).

Tab. 4. Differenz des Durchschnittsalters (Lebende – Geschossene) der Rotwildpopulation ohne Kälber, der Alttiere und der Hirsche der Rekonstruktionsvarianten A (Annahme hoher natürlicher Mortalität) und B (Annahme niedriger natürlicher Mortalität) von 1981 bis 1991 (χ^2 -Test der Gleichheit der Altersklassenverteilungen: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).
Annual differences of mean age (living deer – harvested deer) of the red deer population calves excluded, the hinds and the stags from 1981 to 1991 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B). χ^2 -test for homogeneity of age class distributions: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Jahr	Rotwild		Hirsche		Alttiere		
	Variante	A	B	A	B	A	B
1981		2,14***	0,86***	2,24***	1,23***	0,86*	-0,25
1982		2,60***	1,33***	2,32***	1,42***	1,40***	0,23
1983		2,09***	0,90**	2,07***	1,30***	1,15***	0,00
1984		2,23***	1,04**	2,11***	1,43**	0,83	-0,38
1985		1,91***	0,77*	1,95***	1,38***	1,19**	-0,07
1986		2,00***	0,85***	1,16***	0,69***	1,62***	0,27
1987		1,53***	0,43	0,80***	0,43*	0,89	-0,48
1988		1,57***	0,52*	0,91***	0,41**	1,59*	0,30
1989		1,26***	0,33*	1,33***	0,72**	1,21	0,14
1990		1,03***	0,27*	0,47***	-0,12***	0,96*	0,12
1991		0,85*	0,23	0,73***	0,07*	0,42	-0,10

Tab. 5. Jährliche Dichte (\pm SDF) der Rotwildpopulation (Ergebnisse aus Bauling et al. 2013), der Hirsche und der Alttiere (Anzahl pro 100 ha) im Solling von 1981 bis 1991 nach den Rekonstruktionsvarianten A bzw. B (Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Mortalität).
Annual density (\pm standard error) of the red deer population (results from Bauling et al. 2013), of the stags and of the hinds (number per 100 hectare) in the Solling Mountains from 1981 to 1991 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B).

Jahr	Rotwildpopulation		Hirsche		Alttiere		
	Variante	A	B	A	B	A	B
1981		14,54 \pm 1,53	8,19 \pm 0,17	5,92 \pm 0,70	3,05 \pm 0,15	6,82 \pm 1,31	3,59 \pm 0,08
1982		12,99 \pm 1,33	7,48 \pm 0,15	5,16 \pm 0,59	2,72 \pm 0,12	5,98 \pm 1,14	3,17 \pm 0,08
1983		11,61 \pm 1,16	6,89 \pm 0,13	4,70 \pm 0,51	2,60 \pm 0,10	5,42 \pm 1,00	2,98 \pm 0,08
1984		9,94 \pm 1,01	5,86 \pm 0,12	4,06 \pm 0,46	2,26 \pm 0,08	4,52 \pm 0,87	2,43 \pm 0,08
1985		8,96 \pm 0,90	5,44 \pm 0,11	3,67 \pm 0,42	2,12 \pm 0,07	3,99 \pm 0,76	2,21 \pm 0,08
1986		7,78 \pm 0,79	4,79 \pm 0,12	3,16 \pm 0,38	1,82 \pm 0,06	3,49 \pm 0,66	1,97 \pm 0,08
1987		6,98 \pm 0,70	4,38 \pm 0,12	2,71 \pm 0,35	1,54 \pm 0,06	3,12 \pm 0,57	1,85 \pm 0,09
1988		6,58 \pm 0,64	4,26 \pm 0,14	2,50 \pm 0,34	1,43 \pm 0,07	2,84 \pm 0,50	1,78 \pm 0,10
1989		6,05 \pm 0,60	3,96 \pm 0,16	2,33 \pm 0,33	1,33 \pm 0,07	2,68 \pm 0,44	1,78 \pm 0,11
1990		5,99 \pm 0,57	4,03 \pm 0,19	2,22 \pm 0,33	1,28 \pm 0,08	2,55 \pm 0,40	1,77 \pm 0,13
1991		6,11 \pm 0,57	4,20 \pm 0,22	2,24 \pm 0,33	1,33 \pm 0,09	2,48 \pm 0,38	1,75 \pm 0,16

mensetzung signifikant voneinander. Nach Variante B waren keine signifikant unterschiedlichen Altersklassenverteilungen gegeben.

Der Altersunterschied zwischen Lebenden und Geschossenen war von 1981 bis 1985 bei den Hirschen größer als bei den Alttieren und in 2 bzw. 3 der folgenden 6 Jahre kleiner (nach Variante A bzw. B).

Die Klärung der Frage, ob die Wachstumsrate λ des Rotwildbestandes stärker von seiner Zuwachsrate Z oder von seiner Abschussrate A beeinflusst wurde, erbrachte das folgende Ergebnis: Über den gesamten Untersuchungszeitraum war die Korrelation von λ und Z größer als die Korrelation von λ und A ($r(\lambda_A, Z_A): 0,96$; $r(\lambda_B, Z_B): 0,93$; $r(\lambda_A, A_A): -0,41$; $r(\lambda_B, A_B): -0,85$).

Bei einer differenzierten Betrachtung des Zeitraumes fiel auf, dass im Fall beider Varianten in der ersten Untersuchungshälfte (1981 bis 1985) die Wachstumsrate stärker mit der Abschussrate korrelierte

als mit der Zuwachsrate: $r(\lambda_A, Z_A): 0,39$; $r(\lambda_B, Z_B): 0,59$; $r(\lambda_A, A_A): -0,95$; $r(\lambda_B, A_B): -0,96$. Im Zeitraum von 1986 bis 1990 hatte die Zuwachsrate einen größeren Effekt als die Abschussrate: $r(\lambda_A, Z_A): 0,99$; $r(\lambda_B, Z_B): 0,96$; $r(\lambda_A, A_A): -0,85$; $r(\lambda_B, A_B): -0,93$.

Ob die Abschussrate des Rotwildes ohne Kälber stärker von der Abschussrate der Alttiere, der Hirsche oder der Einjährigen beeinflusst wurde, zeigt der Vergleich der entsprechenden Korrelationen: Nach beiden Varianten war die Korrelation der Abschussrate des Rotwildbestandes mit der Abschussrate der Alttiere am höchsten ($r(A_A, A_{1,5A}): 0,19$; $r(A_A, A_{\uparrow 2,5A}^{\circ}): 0,89$; $r(A_A, A_{\uparrow 2,5A}^{\circ}): 0,67$; $r(A_B, A_{1,5B}): 0,65$; $r(A_B, A_{\uparrow 2,5B}^{\circ}): 0,89$; $r(A_B, A_{\uparrow 2,5B}^{\circ}): 0,38$).

Zu Untersuchungsbeginn war die Rotwildpopulation durch eine hohe Dichte (von 8,19 \pm 0,17 bis 14,5 \pm 1,5 Stück pro 100 ha; Tabelle 5), einen niedrigen Anteil junger, einen hohen Anteil alter In-

dividuen und durch ein hohes Durchschnittsalter gekennzeichnet (Abbildung 3 und 4). Mit sinkender Größe der Population nahm das Durchschnittsalter ab, während die Produktivität anstieg: Die Zuwachsrate nahm bei sinkender Populationsgröße zu (Abbildung 7).

Die Tabelle 6 zeigt die Anteile erklärter Varianz der Regressionen ($y = y_0 + ax^b$) der Zuwachsrate auf die Parameter Rotwild-, Kahlwild- und Alttierdichte sowie auf die Parameter Alttier- und Kahlwilddurchschnittsalter (Tabelle 6, Abbildung 8). Im Fall beider Rekonstruktionsvarianten waren die R^2 -Werte der Regression der Zuwachsrate auf die Kahlwilddichte sehr hoch. Hierbei zeigte sich,

dass das asymptotische Minimum der Zuwachsrate nach Variante A, ca. 12 %, erheblich niedriger lag als der Minimalgrenzwert der Zuwachsrate nach Variante B, rund 18 %. Die zu Beginn niedrige Zuwachsrate stieg bei einer 40 %igen Absenkung der Kahlwilddichte von 7,75 Stück pro 100 ha nach Variante A bzw. von 4,39 Stück pro 100 ha nach Variante B kaum an; erst bei Unterschreiten einer Alttierdichte von etwa 4 bzw. 2,5 Stück pro 100 ha wurden deutlich größere Zuwachsrate erreicht (nach Variante A bzw. B, Abbildung 8).

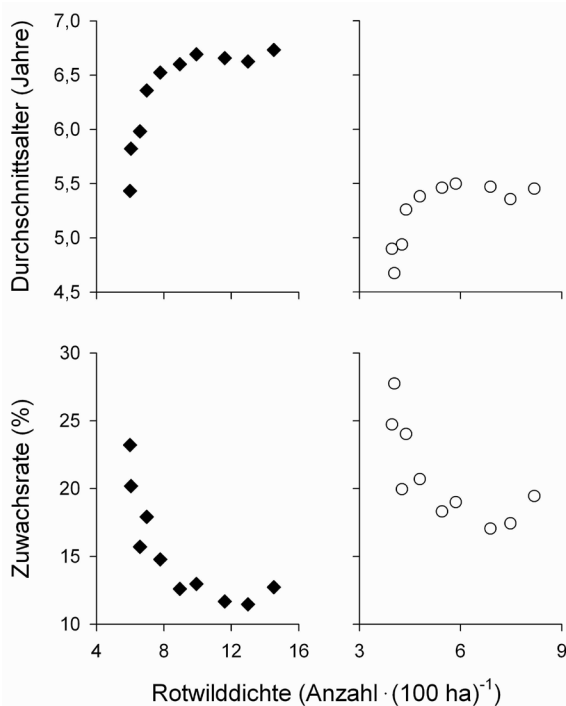


Abb. 7. Beziehung der Zuwachsrate und des Durchschnittsalters mit der Dichte des lebenden Rotwildes von 1981 bis 1991 unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (♦) bzw. B (○)).

Relationship of the recruitment rate and mean age of living red deer to the red deer population density, calves excluded, from 1981 to 1991 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A (♦) and B (○)).

Tab. 6. R^2 -Werte der Regressionen ($y = y_0 + ax^b$) der Zuwachsrate (Z) auf die Parameter Populationsdichte (N), Kahlwilddichte ($N_{\text{♀}}^{\text{○}}$), Alttierdichte ($N_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$), Durchschnittsalter des Kahlwildes ($D_{\text{♀}}^{\text{○}}$) und Durchschnittsalter der Alttiere ($D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$) für den Zeitraum von 1981 bis 1990 unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A bzw. B).

R^2 -values of regressions ($y = y_0 + ax^b$) of the recruitment rate (Z) on the parameters population density (N), density of females ($N_{\text{♀}}^{\text{○}}$), density of hinds ($N_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$), the mean age of the females ($D_{\text{♀}}^{\text{○}}$) and of the hinds ($D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$) from 1981 to 1990 assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A and B).

Parameter	Variante A	Variante B
N	0,91	0,77
$N_{\text{♀}}^{\text{○}}$	0,92	0,78
$N_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$	0,91	0,68
$D_{\text{♀}}^{\text{○}}$	0,79	0,66
$D_{\text{♀} \geq 2,5}^{\text{○}}$	0,71	0,78

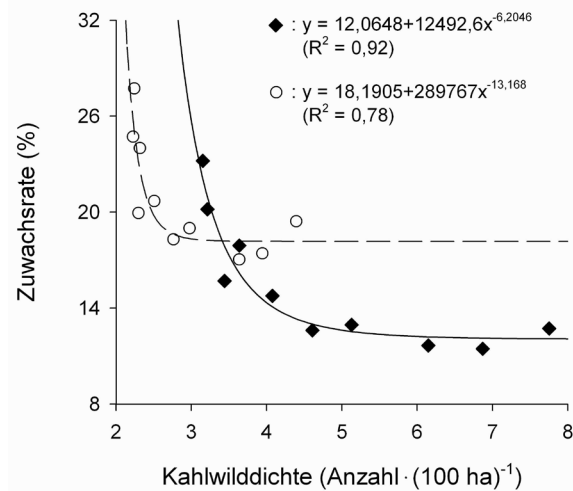


Abb. 8. Regression der Zuwachsrate auf die Kahlwilddichte unter Annahme hoher bzw. niedriger natürlicher Sterblichkeit (Rekonstruktionsvariante A (♦) bzw. B (○)). Regression of the recruitment rate on the female red deer (≥ 1.5 years old) density assuming high and low natural mortality (reconstruction variant A (♦) and B (○)).

Diskussion

Methodenkritik

Die Ergebnisse fußen auf der erstmals von Gove et al. (2002) beschriebenen Age-at-Harvest-Methode, mit der sie den weiblichen Teil einer Wapiti-Population (*Cervus e. canadensis*) rekonstruierten. Kalibrierungen bzw. Weiterentwicklungen der Age-at-Harvest-Methode wurden im Wesentlichen an Wildwiederkäuern, Vögeln und Raubsäugetern vorgestellt: *Odocoileus hemionus* (Gilbert et al. 2007, Skalski et al. 2007, 2012), *Cervus e. elaphus* (Bauling et al. 2013), *Centrocercus urophasianus* (Broms et al. 2010), *Martes americana* (Skalski et al. 2011) und *Ursus americanus* (Skalski et al. 2005, Conn et al. 2008, Fieberg et al. 2010).

Je dichter man bei solchen Populationsrekonstruktionen dem jüngsten Jahrgang kommt, umso weniger Beobachtungen stehen für die auf dem Maximum-Likelihood-Verfahren basierende Schätzung der Individuenanzahl der einzelnen Jahrgänge zur Verfügung. Somit werden die Schätzergebnisse zum jüngsten Jahr hin tendenziell unsicherer, und die SDF werden mitunter größer, was es bei der weiteren Auswertung der Ergebnisse zu beachten galt. Für die Analyse von Produktivität, Mortalität, Struktur und Dynamik des Rotwildes im Solling von 1981 bis 1994 wurden deshalb die Schätzergebnisse der 3 letzten Jahre (1992 - 1994) vorab ausgeschlossen.

Die Population wurde in zwei Varianten auf Basis einer hohen und einer niedrigen konstanten natürlichen Mortalität des subadult-

ten und adulten Wildes analysiert, weil die natürliche Mortalität von adulten Individuen langlebiger Wildwiederkäuer gemäß Gaillard et al. (1998) der konstanteste Parameter der Populationsdynamik ist. Dichteabhängige Schwankungen der natürlichen Mortalität des adulten Rotwildes (im Sinne einer dynamischen natürlichen Mortalität) wurden aus diesem Grunde von uns zuvor ausgeschlossen. Auch die Ergebnisse von Coulson et al. (2004) bestätigen, dass die natürliche Mortalität des adulten Rotwildes als letzter Parameter von einer Erhöhung der Dichte betroffen ist. Die von uns berechnete Abnahme der natürlichen Mortalität bezogen auf die Gesamtpopulation (in %) beruht auf einer stetigen Verjüngung der Rotwildpopulation im Zeitverlauf.

Ergebnisdiskussion

Reproduktionsparameter

Die weite Spanne des Kalb/Alttier-Verhältnisses des Rotwildes im Solling schließt die von 0,44 bis 0,88 streuenden Werte schottischer Populationen ein (vgl. Abbildung 2C und Tabelle 7). In den meisten Rotwildbeständen Europas wurde mit Blick auf die Reproduktion die Trächtigkeitsrate erlegter Alt- und Schmaltiere untersucht. Auffällig ist, dass unsere berechneten Kalb/Alttier-Verhältnisse vor allem in den letzten Untersuchungsjahren auf einem ähnlichen hohen Niveau liegen wie die von anderen Autoren berichteten Trächtigkeitsraten nord- und mitteleuropäischen Rotwildes (vgl. Abbildung 2C und Tabelle 7).

Abschussraten

Das Rotwild im Solling wurde im Untersuchungszeitraum fast ausschließlich in staatlicher Regiejagd nach dem Erlass „Grundsätze und

Richtlinien für die Hege und Bejagung des Schalenwildes in Niedersachsen vom 09.07.1971“ und nach den Planvorgaben der Jagdkommission Solling bewirtschaftet (Dieckert 1984a). Die Ende der 1970er-Jahre beginnende Reduktion der Größe der Rotwildpopulation im Solling war laut Steinhoff (1986) nach den Sturmschäden der Jahre 1972 und 1976 nötig geworden, als der Bestand wegen nicht ausreichender Bejagung im Zuge der Aufarbeitung der Windwürfe anwuchs. Die Einschätzung, dass die Rotwildsdichte anstieg, deckt sich mit Modellrechnungen, nach denen die jährlichen Abschüsse des Rotwildes im Solling in der Zeit von 1969 bis 1978 ständig unter dem jährlichen Zuwachs lagen (Schulte 1986).

Die mittlere Abschussrate des Rotwildes betrug von 1981 bis 1991 zwischen 16 % und 26 % (Variante A und B). Die Rate der Variante A lag somit nahe bei den mittleren Abschussraten schottischen Rotwildes (15 %, Mitchell et al. 1986; 17 %, Lowe 1969), deren natürliche Mortalitätsraten für unsere Populationsrekonstruktion verwendet wurden. Laut Clutton-Brock und Albon (1989) wiesen die Abschussraten schottischen Rotwildes eine große Spanne auf und schwankten zwischen < 5 % und > 20 %. Im Pfälzer Wald, Rheinland-Pfalz, wurde auf Basis der ein Jahr umfassenden Untersuchung von Hohmann et al. (2011) im Jahr 2010 etwa die Hälfte des jährlichen Zuwachses des Rotwildbestandes erlegt. Im Solling wurden im Mittel von 1981 bis 1990 zwischen 105 % bzw. 124 % (Variante A bzw. B) des Zuwachses durch Jagd abgeschöpft.

Die Schwankungen der jährlichen Abschussrate des Rotwildes (ohne Kälber) im Solling wurden insgesamt erheblich stärker durch die Abschussraten der Alttiere beeinflusst als durch Abschussraten anderer Populationsteile. Dass eine erfolgreiche Alttierbejagung eng mit der Größe der Rotwildstrecke verbunden ist, zeigt die 30 Jahre umfassende Abschussstatistik des Rotwildes im Solling (Bauling und Rühle 2012a): Je größer der Alttieranteil an der jährlichen Rotwild-

Tab. 7. Reproduktionsmerkmale europäischen Rotwildes.
Reproduction characteristics of red deer in Europe.

Land	Autor/en	Trächtigkeitsrate	Region, Zeitraum, Sonstiges
Schottland	Lowe (1969)	75 % des Kahlwildes (n = 1.043)	Insel Rhum, 1958 - 1965
	Putman et al. (2005)	76 % der Alttiere (n = 370)*	Creag Meagaidh National Nature Reserve, 1992 - 2001
Norwegen	Langvatn et al. (1996)	61 % der Schmaltiere (n = 526) 87 % der Alttiere (n = 1.886)	Gebiete in ganz Norwegen, 1969 - 1991
	Wegge (1975)	12 % der Schmaltiere (n = 17) 95 % der Alttiere (n = 104)	Hitra u. Aure, 1969 - 1991
Niederlande	De Crombrughe (1964)	94 % der Alttiere (n = 147) 25 % der Schmaltiere (n = 40)	Veluwe, 1960 - 1963
Belgien	Bertouille u. De Crombrughe (2002)	73 % der Schmaltiere (n = 186) 97 % der Alttiere (n = 568)	Hautes Fagnes, Zentral Ardennen u. Famenne, 1992 - 1999
Deutschland	Kröning u. Vorreyer (1957)	49 % der Schmaltiere (n = 313)	Mitteldeutschland, 1939 - 1942
	Schröder (1976)	76 % des Kahlwildes (n = 244)	Westharz, 1971/72 u. 1974/75
	Ahrens (1994)	68 % der Schmaltiere (n = 31) 87 % der Alttiere (n = 181)	Rothemühl, Hohenbukko, Eibenstock u. a., 1987 - 1991
	Ansorge et al. (1999)	94 % des Kahlwildes (n = 65)	Sächsische Schweiz, 1995 - 1998
Kalb/Alttier-Verhältnis			
Schottland	Guinness et al. (1978a)	0,81 Kälber je Alttier (n = 275)*	nördl. Bereich der Insel Rhum, 1971 - 1976, ab 1974 nicht bejagt, Anzahl Kälber nach Geburt im Frühjahr
	Mitchell et al. (1986)	0,44 Kälber je Alttier	Glenfeshie, Inverness-shire, 1966 - 1975, Modellrechnung, Anzahl Kälber nach Geburt im Frühjahr
Deutschland	eigene Ergebnisse	0,54 (0,44 - 0,80) bzw. 0,83 (0,77 - 1,00) Kälber je Alttier (Variante A bzw. B)**	Solling, 1981 - 1990, Modellrechnung, Anzahl Kälber im Sommer

* Alttiere ≥ 3 Jahre alt, hinds ≥ 3 years old

** ohne Kälbermortalität, without calf mortality

strecke war, umso höher fiel die Strecke aus. Ein positiver Zusammenhang zwischen der jährlichen Rotwildstrecke und ihrem Alttieranteil bestand auch im Rotwildring Harz (1984 - 2007) sowie von 1991 bis 2010 im Osthaz. Von 1974 bis 1989 sank im Osthaz der Alttieranteil der Rotwildstrecke mit steigenden Rotwildabschüssen; damals hatte die dortige staatliche Forstverwaltung weniger Einfluss auf die Rotwildbewirtschaftung als nach der politischen Wende (Abbildung 9A-D, Datenquellen: Jagdkommission Solling 1982-1998, Hegegemeinschaft Solling 1999-2011, Rotwildring Harz 1985-2008, Hegegemeinschaft Schalenwild Osthaz: Kreisjägerschaft Wernigerode 2005-2009, Gebauer 2013).

Jagdstrecken- und Populationsstruktur

Das Durchschnittsalter des erlegten Rotwildes (ohne Kälber) war in den meisten Jahren geringer als das Durchschnittsalter des lebenden Bestandes (ohne Kälber), und die Altersklassenverteilung erwies sich zwischen Strecke und Bestand als signifikant unterschiedlich. Diese Differenz war bei den Hirschen größer als bei den Alttieren (Abbildung 3, Tabelle 4). Der Altersunterschied zwischen lebenden und geschossenen Hirschen lässt sich auf den selektiven Abschuss der Hirsche zurückzuführen, bei dem nach Altersklassen und Geweihmerkmalen festgesetzte Abschussvorgaben zu berücksichtigen waren. Darüber hinaus wurde die Anzahl der abzuschießenden Hirsche der jeweiligen Altersklassen auf die einzelnen Forstämter (Reulecke 2013) aufgeteilt, was es insbesondere erschwerte, die jeweils dort frei gegebenen älteren Hirsche zu erlegen. Diese Differenz war von 1981 bis 1985 recht groß (Abbildung 3; Tabelle 4). In Folge der Lockerung der Abschussvorgaben für Hirsche (Dieckert 1984b) stieg deren Abschussrate ab Mitte der 1980er-Jahre auf ein deutlich höheres Niveau (Tabelle 2), und die Altersdifferenz zwischen Lebenden und Erlegten sank auf ein niedrigeres Level (Abbildung 3; Tabelle 4). Für die Bejagung der Alttiere gab es keine Abschussvorgaben nach Altersklassen. Dies spiegelte sich auch in der Alterszusammensetzung wider: Nach der Variante B bestand kein signifikanter Unterschied zwischen den Altersklassenverteilungen der lebenden und geschossenen Alttiere. Nach der Variante A kamen signifikante Unterschiede bei den Alttieren nicht so häufig vor, und sie waren meistens auch nicht so groß wie bei den Hirschen.

Das Rotwildbewirtschaftungsziel eines ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses entsprechend den Vorstellungen von Uecker-mann (1960), Raesfeld und Reulecke (1988) und Drechsler (2004) wurde nach unseren Ergebnissen in allen Jahren knapp verfehlt. Das Geschlechterverhältnis der Rotwildpopulation im Solling lag auf einem ähnlichen Niveau wie das des im benachbarten Westharz lebenden Rotwildes ohne Kälber: Nach den Rechnungen von Drechsler (1978) betrug es von 1954 bis 1961 im Mittel 1,17 ♀: 1 ♂ (min. 1,10 ♀ bis max. 1,20 ♀: 1 ♂). Im Vergleich zu den Geschlechterverhältnissen des Rotwildes in Westharz und Solling war das der nicht bejagten Rotwildpopulation im nördlichen Bereich der Insel Rhum stark zugunsten des weiblichen Wildes verschoben (s. Clutton-Brock und Albon 1989, Clutton-Brock und Coulson 2002, Catchpole et al. 2004). Da die dortige Populationsdichte um ihre ökologische Kapazitätsgrenze schwankte und Hirsche mobiler sind als Jung- und Kahlwild, wanderten vor allem männliche Individuen in den bejagten Südtteil der Insel ab (s. Clutton-Brock und Albon 1989 sowie Clutton-Brock et al. 2002). Zudem beeinflussten auf Rhum Variationen der Umweltbedingungen und der Rotwilddichte die natürliche Mortalität und den Zuwachs des männlichen Populationsteils stärker als den des weiblichen Teils (Clutton-Brock et al. 1985, 1997, Rose et al. 1998, Clutton-Brock und Coulson 2002).

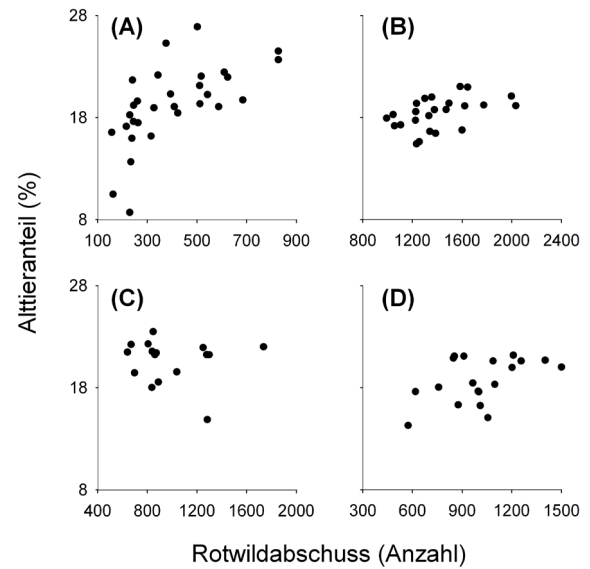


Abb. 9. Zusammenhang zwischen der jährlichen Rotwildstrecke und deren Alttieranteil im Solling (A) und im Westharz (B) von 1981 bis 2010 sowie im Wernigeröder Osthaz von 1974-1989, vor der politischen Wende Ostdeutschlands (C) und danach, von 1991-2010 (D).

Relationship between the annual red deer harvest counts and its proportion of hinds in the Solling Mountains from 1981-2010 (A), and in the western Harz mountains from 1981-2010 (B) as well as in the eastern Harz mountains in the district of Wernigerode from 1974 to 1989, before the political change in eastern Germany (C) and thereafter, from 1991-2010 (D).

Populationsdynamik

Die Schwankungen der Wachstumsrate des Rotwildes im Solling wurden von 1981 bis 1985, während der wesentlichen Reduktionsphase der Rotwilddichte, stärker durch die Abschussrate als durch die Zuwachsrate beeinflusst. Ab Mitte der 1980er-Jahre reagierte die Population mit einem gesteigerten Zuwachs: Die Variabilität der Wachstumsrate von 1986 bis 1991 wurde stärker durch die Zuwachsrate als durch die Abschussrate beeinflusst. Die Zuwachsrate hat nach Gaillard et al. (2000) einen stärkeren Einfluss auf die Wachstumsrate großer Herbivorenarten als ihre Überlebensrate.

Eine wesentliche Ursache für den größeren Einfluss der Zuwachsrate auf die Wachstumsrate des Rotwildes in der zweiten Hälfte unserer Studie scheint auf einer mit abnehmender Bestandesdichte sinkenden Konkurrenz um Ressourcen zu beruhen. Die starke Abhängigkeit der Zuwachsrate von der Dichte (Tabelle 6), insbesondere von der Kahlwilddichte (Abbildung 8), lässt sich ebenfalls mit einer sinkenden innerartlichen Ressourcenkonkurrenz begründen. Klima und Wetter beeinflussen zudem die Ressourcenproduktion direkt und somit auch die Abhängigkeit der Fruchtbarkeit, des Zuwachses und/oder der Mortalität von der Dichte der Population (Albon et al. 1992, Benton et al. 1995, Illius und Gordon 1999).

Vermutlich spielten auch Waldschadensereignisse eine große Rolle für die Dynamik des Rotwildes. Durch die Stürme der Jahre 1972 und 1976 entstanden zahlreiche Freiflächen und somit ein größeres Nahrungsangebot für das im Solling lebende Wild. Es ist denkbar, dass die Rotwildpopulation vor dem Zeitraum unserer Untersuchung auch aufgrund des höheren Nahrungsangebotes und der damit verbundenen höheren Zuwachsleistung in den ersten Jahren nach den Stürmen stark anwachsen konnte.

Der negative Zusammenhang zwischen der Rotwilddichte und seiner Reproduktion sowie der positive Zusammenhang zwischen der Populationsdichte und der natürlichen Sterblichkeit von Rotwildkälbern ist bekannt: Clutton-Brock et al. (1982b, 1987), Albon

et al. (1983), Ratcliffe (1984), Clutton-Brock und Albon (1989), Guinness et al. (1978b), Albon et al. (1987) und Clutton-Brock et al. (1997) stellten an dem auf Rum lebenden Rotwild fest, dass vor allem die Überlebensrate der Kälber und die Fruchtbarkeit der Alttiere dichteabhängige Parameter sind; nach der Einstellung der Bejagung auf Rhum nahm die Bestandesgröße zu, während zeitgleich die Fruchtbarkeit des weiblichen Rotwildes und die Überlebensrate der Kälber sanken. Ferner waren die Alttiere bei der ersten Geburt mit 3 bis 4 Jahren vergleichsweise alt (s. Guinness et al. 1978a, Clutton-Brock et al. 1982b). Schröder (1976) fand in dem nahe am Solling liegenden Westharz im Vergleich dazu eine hohe Trächtigkeit der Schmaltiere und der jungen Alttiere. Infolge der abgesunkenen Bestandesdichte sind vermutlich auch die Größen der Kahlwildrudel geschrumpft. Nach Clutton-Brock et al. (1982a) werden in kleinen Rudeln mehr Kälber pro Alttier geboren als in großen Rudeln.

Coulson et al. (2004) bestätigten am Rotwild auf Rhum die von Eberhardt (1977, 2002) formulierte These, wonach eine Veränderung der Populationsdichte bei langlebigen altersstrukturierbaren Populationen eine bestimmte Abfolge von Veränderungen der Zuwachs- und Mortalitätsraten generiert: Eine Erhöhung der Dichte führt zunächst zu einer höheren Mortalität des Jungwildes, gefolgt vom Anstieg des Alters bei der ersten Fortpflanzung und einer anschließenden Reduktion der Reproduktionsrate aller Alttiere; als letzter Parameter ist möglicherweise die Mortalitätsrate des adulten Wildes betroffen.

Schlussfolgerungen

- (1) Am Rotwildbestand im Solling wurde gezeigt, welche wesentlichen Kenntnisse über eine Wildtierpopulation auf Basis von Alter-bei-Abschuss-Daten gewonnen werden können. Für eine Analyse der Populationsdynamik des Rotwildes auf Basis der Age-at-Harvest-Methode ist es notwendig, dass Alter des erlegten weiblichen Rotwildes genau zu erfassen.
- (2) Die natürliche Mortalität des einheimischen Rotwildes sollte genauer untersucht werden, um zukünftige Entwicklungen der Populationsdynamik besser abschätzen zu können.
- (3) Genauere Kenntnisse zur Populationsdynamik könnten als Entscheidungshilfen für ein wildbiologisch besser fundiertes Management genutzt werden.

Danksagung

Für das bereitgestellte Datenmaterial und wertvolle Informationen danken wir den Herren F.-K. Lehmann und A. Gräbeldinger des niedersächsischen Forstamtes Dassel, für hilfreiche Kommentare den zwei anonymen Gutachtern.

Literatur

- Ahrens M. 1994. Untersuchungen zur Reproduktion beim Rotwild *Cervus elaphus* (L., 1758). Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 19, 57-63
- Albon S.D., Mitchell B., Staines B.W. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density dependent relationship. *J. Animal Ecol.* 52, 969-980
- Albon S.D., Clutton-Brock T.H., Guinness F.E. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Animal Ecol.* 56, 69-81
- Albon S.D., Clutton-Brock T.H., Langvatn R. 1992. Cohort variation in reproduction and survival: implications for population demography. In: Brown R.D. (Hrsg.) *The biology of deer*. New York, 15-21
- Ansoerge H., Grunwald J., Jeschke D. 1999. Altersstruktur und Reproduktion des Rotwildes (*Cervus elaphus*) in der Sächsischen Schweiz. Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 24, 133-138
- Bauling S., Rühle F. 2012a. Jagdstreckenanalyse des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im Solling – Bestandesmerkmale aus 30 Jagdjahren. Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 37, 273-281
- Bauling S., Rühle F. 2012b. Der Rothirsch (*Cervus elaphus* L.) im Solling – Musterfall einer Populationsrekonstruktion anhand von Abschussdaten? Beitr. Naturk. Niedersachsens 65, 73-77
- Bauling S., Saborowski J., Rühle F. 2013. Schätzung der Rotwildichte (*Cervus elaphus* L.) im Solling mit der Age-at-Harvest-Methode. Forstarchiv 84, 13-23
- Benton T.G., Grant A., Clutton-Brock T.H. 1995. Does environmental stochasticity matter? Analysis of red deer life-histories on Rum. *Evolutionary Ecology* 9, 559-574
- Bertouille S.B., De Crombrugge S.A. 2002. Fertility of red deer in relation to area, age, body mass, and mandible length. *Z. Jagdwiss.* 48, 87-98
- Broms K., Skalski J.R., Millspaugh J.J., Hagen C.A., Schulz J.H. 2010. Using statistical population reconstruction to estimate demographic trends in small game populations. *J. Wildl. Manage.* 74, 310-317
- Catchpole E.A., Fan Y., Morgan B.J.T., Clutton-Brock T.H., Coulson T. 2004. Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 9, 1-26
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. 1989. *Red deer in the Highlands*. Oxford
- Clutton-Brock T.H., Coulson T. 2002. Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 357, 1285-1298
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D. 1982a. Competition between female relatives in a matrilineal mammal. *Nature* 300, 178-180
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D. 1982b. Red deer – Behavior and ecology of two sexes. Edinburgh
- Clutton-Brock T.H., Major M., Guinness F.E. 1985. Population regulation in male and female red deer. *J. Anim. Ecol.* 54, 831-846
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.* 56, 857-871
- Clutton-Brock T.H., Illius A., Wilson K., Grenfell B.T., MacColl A.D., Albon S.D. 1997. Stability and instability in ungulate populations: An empirical analysis. *Am. Nat.* 149, 195-219
- Clutton-Brock T.H., Coulson T., Milner-Gulland E.J., Thomson D., Armstrong H.M. 2002. Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* 415, 633-637
- Conn P.B., Diefenbach D.R., Laake J.L., Ternent M.A., White G.C. 2008. Bayesian analysis of wildlife age-at-harvest data. *Biometrics* 64, 1170-1177
- Coulson T., Guinness F.E., Pemberton J., Clutton-Brock T.H. 2004. The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85, 411-422
- De Crombrugge S.A. 1964. Untersuchungen über die Reproduktion des Rotwildes in den Niederlanden. *Z. Jagdwiss.* 10, 91-101
- Dieckert H. 1984a. Vom Rotwild im Solling (1) – Vortrag im Rahmen des Wildbiologischen Seminars am 30. November 1983. *Niedersächsischer Jäger* 29, 1032-1036
- Dieckert H. 1984b. Vom Rotwild im Solling (2) – Vortrag im Rahmen des Wildbiologischen Seminars am 30. November 1983. *Niedersächsischer Jäger* 29, 1165-1170
- Drechsler H. 1978. Bestandserfassung beim Rotwild am Beispiel einer Modellrechnung – Vortrag vor dem Rotwildring Meißner-Kaufunger Wald am 15. Februar 1978. *Niedersächsischer Jäger* 23, 1071-1079
- Drechsler H. 2004. Rotwild konkret. Melsungen
- Eberhardt L.L. 1977. Optimal policies for the conservation of large mammals, with special reference to marine ecosystems. *Environmental Conservation* 4, 205-211
- Eberhardt L.L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83, 2841-2854
- Fieberg J.R., Shertzer K.W., Conn P.B., Noyce K.V., Garshelis D.L. 2010. Integrated population modelling of black bears in Minnesota: Implications for monitoring and management. *PLoS ONE* 5(8), e12114
- Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Tree* 13, 58-63
- Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G., Loison A., Toigo C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393
- Gebauer M. 2013. Schriftliche Mitteilungen vom 07.03.2013.
- Gilbert B.A., Raedeke K.J., Skalski J.R., Stringer A.B. 2007. Modeling black-tailed deer population dynamics using structured and unstructured approaches. *J. Wildl. Manage.* 71, 144-154

- Gove N.E., Skalski J.R., Zager P., Townsend R.L. 2002. Statistical models for population reconstruction using age-at-harvest data. *J. Wildl. Manage.* 66, 310-320
- Guinness F.E., Albon S.D., Clutton-Brock T.H. 1978a. Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rum. *J. Reprod. Fert.* 54, 325-334
- Guinness F.E., Clutton-Brock T.H., Albon S.D. 1978b. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.* 47, 817-832
- Hegegemeinschaft Solling. 1999-2011. Kataloge zur Solling-Jagdschau. Neuhaus
- Hohmann U., Ebert C., Huckschlag D., Marell R.R., Rahlfs M., Spielberger B., Thiele B. 2011. Calibrating harvest rates – Ungulate management of harvested wild boar and red deer population by using non-invasive population estimates in Germany. In: Puigcerver M., Teijeiro J.D.R., Buner F.B. XXXth International Union of Game Biologist Congress. Barcelona, 99
- Illius A.W., Gordon I.J. 1999. Scaling up from functional response to numerical response in vertebrate herbivores. In: Oliff H., Brown V.K., Drent R.H. (Hrsg.) 38th Symposium of the British Ecological Society. Herbivores: between plants and predators. Oxford, 397-427
- Jagdkommission Solling. 1982-1998. Kataloge zur Solling-Jagdschau. Neuhaus
- Kreisjägerschaft Wernigerode. 2005-2009. Hageschau-Kataloge. Wasserleben
- Kröning E., Vorreyer F. 1957. Untersuchungen über Vermehrungsraten und Körpergewichte beim weiblichen Rotwild. *Z. f. Jagdw.* 3, 145-153
- Langvatn R., Albon S.D., Burkey T., Clutton-Brock T.H. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J. Anim. Ecol.* 65, 653-670
- Lowe V.P.W. 1969. Population dynamics of the Red Deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *J. Anim. Ecol.* 38, 425-457
- Mitchell B., McCowan D., Parish T. 1986. Performance and population dynamics in relation to management of red deer *Cervus elaphus* at Glenfeshie, Inverness-shire, Scotland. *Biol. Conserv.* 37, 237-267
- Niedersächsische Landesforsten. 2011. Das LÖWE-Programm – 20 Jahre langfristige ökologische Waldentwicklung. Braunschweig
- Putman R.J., Duncan P., Scott R. 2005. Demographic changes in a Scottish red deer population (*Cervus elaphus* L.) in response to sustained and heavy culling: an analysis of trends in deer populations of Creag Meagaidh National Nature Reserve 1986-2001. *For. Ecol. Manage.* 206, 263-281
- Raesfeld F., Reulecke K. 1988. Das Rotwild. 9. Aufl. Hamburg u. Berlin
- Ratcliffe P.R. 1984. Population density and reproduction in scottish commercial forests. *Acta Zool. Fennica* 172, 191-192
- Reulecke T. 2013. Telefonische Mitteilungen vom 27.03.2013
- Rieck W. 1955. Die Setzzeit bei Reh-, Rot- und Damwild in Mitteleuropa. *Z. f. Jagdw.* 1, 69-75
- Rose K.E., Clutton-Brock T.H., Guinness F.E. 1998. Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *J. Anim. Ecol.* 67, 979-986
- Rotwildring Harz. 1985-2008. Kataloge zur Geweishschau. Bad Lauterberg
- Schröder W. 1976. Zur Populationsökologie und zum Management des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) – Dargestellt an einem Simulationsmodell und an der Reproduktionsleistung des Rothirschbestandes im Harz. Habilitationsschrift Ludwig-Maximilians-Universität, München
- Schulte V. 1986. Zur Jagdstatistik und Bestandesentwicklung im Rotwildgebiet Solling. Diplomarbeit Georg-August-Universität, Göttingen (unveröff.)
- Skalski J.R., Ryding K.E., Millspaugh J.J. 2005. Wildlife demography: Analysis of sex, age, and count data. Burlington
- Skalski J.R., Townsend R.L., Gilbert B.A. 2007. Calibrating statistical population reconstruction models using catch-effort and index data. *J. Wildl. Manage.* 71, 1309-1316
- Skalski J.R., Millspaugh J.J., Clawson M.V., Belant J.L., Etter D.R., Frawley B.J., Friedrich P.D. 2011. Abundance trends of American martens in Michigan based on statistical population reconstruction. *J. Wildl. Manage.* 75, 1767-1773
- Skalski J.R., Millspaugh J.J., Clawson M.V. 2012. Comparison of statistical population reconstruction using full and pooled adult age-class data. *PLoS ONE* 7, e33910
- Steinhoff W. 1986. Die Jagd im Solling nach dem Kriege. Vortrag im Rahmen der Solling-Jagdschau am 10. und 11. Mai 1986 in Neuhaus. In: Jagdkommission Solling (Hrsg.) Solling-Jagdschau – Jagdjahr 1985 – mit Rückblick auf vergangene Jahrzehnte. Neuhaus
- Ueckermann E. 1960. Wildstandsbewirtschaftung und Wildschadenverhütung beim Rotwild – Ein Leitfaden für die erfolgreiche Rotwildhege. Hamburg u. Berlin
- Wagenknecht E. 1981. Rotwild. Verlag Neumann-Neudamm, Melsungen
- Wegge P. 1975. Reproduction and early calf mortality in Norwegian red deer. *J. Wildl. Manage.* 39, 92-100