

**Das Feuerregime im Queen Elizabeth Nationalpark, Uganda –
Auswirkungen auf die Verbreitung und Habitatnutzung grosser Herbivoren**

Inauguraldissertation

Zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von
Claudia Jaksic-Born
aus Reinach BL

Basel 2008

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag von

Prof. Dr. David G. Senn und Dr. Jan Axmacher

Basel, den 25. März 2008

Prof. Dr. Hans-Peter Hauri
Dekan

Inhalt

Vorwort	6
I. Einführung	7
<hr/>	
II. Der Queen Elizabeth Nationalpark	10
<hr/>	
1. Hintergrund und Kontext der Untersuchung	10
1.1. Regionaler geografischer und ökologischer Hintergrund	10
1.2. Anthropogene Einflüsse im Kontext räumlicher Verhältnisse	12
1.2.1. Menschliche Präsenz und illegale Aktivitäten im Park	13
1.2.2. Landwirtschaft und Viehzucht in der Nachbarschaft des Parks	13
1.2.3. Habitatfragmentierung	14
2. Frühere Untersuchungen im Queen Elizabeth Nationalpark	15
3. Die Fokusspezies	16
4. Fragestellungen	19
III. Material und Methoden	20
<hr/>	
1. Das Untersuchungsgebiet	20
1.1. Geografische Lage und Topografie	20
1.2. Vegetation, Böden und Mineralsalze	22
1.3. Klima und Wetter	23
1.4. Siedlungen	23
1.5. Zonierung des Untersuchungsgebietes	24
2. Datenaufnahme – Felddaten	26
2.1. Kartengrundlage	26
2.2. Aufzeichnung der Brände	26
2.3. Vegetationsentwicklung nach Bränden	32
2.4. Tierzählungen	32
2.4.1. Transektaufnahmen <i>versus</i> Punktaufnahmen	32
2.4.2. Verteilung der Zählpunkte im UG	33
2.4.3. Tierzählungen an Land	34
2.4.4. Tierzählungen in Gewässern	34

2.5. Monitoring Büffelherden	35
2.6. Stratifizierung der Vegetation	35
3. Datenaufbereitung	37
3.1. Feuerökologische Parameter	37
3.2. Umweltparameter	38
3.3. Anthropogene Parameter	38
4. Statistische Auswertungsmethoden	38
4.1. Dichtebestimmungen mittels <i>Distance</i>	38
4.2. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung der Fokusspezies im UG	39
4.2.1. Hauptkomponentenanalyse	39
4.2.2. Multiple lineare und kategoriale Regression	39
4.2.3. Raum- und Zeitvariablen bei der Auswertung der Daten zu Uganda Kob	40
4.2.4. Raum- und Zeitvariablen bei der Auswertung der Daten zu den Büffeln	41

IV. Resultate **42**

1. Brandereignisse und Vegetationsentwicklung in Raum und Zeit	42
1.1. Lokalitäten und Ausdehnung der Brandflächen	42
1.2. Brandschäden und Vegetationsentwicklung nach Bränden	43
2. Verbreitung und Habitatnutzung des Uganda Kob	46
2.1. Dichtebestimmungen mittels <i>Distance</i>	46
2.2. Die Bedeutung der Einflussfaktoren für das Vorkommen von Uganda Kob im UG (Hauptkomponentenanalyse)	49
2.3. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung und Habitatwahl von Uganda Kob im UG (Regressionsanalyse)	49
2.3.1. Raumvariablen (Koordinaten)	50
2.3.2. Umweltparameter	50
2.3.3. Feuerökologische Parameter	51
2.3.4. Anthropogene Parameter	54
2.4. Regressionsmodelle und erklärte Varianzen	54
3. Verbreitung und Habitatnutzung der Büffel	55
3.1. Dichtebestimmungen mittels <i>Distance</i>	55
3.2. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung und Habitatwahl von Büffeln im UG	57
3.2.1. Räumliche Einheiten (Zonen)	57
3.2.2. Umweltparameter	58
3.2.3. Feuerökologische Parameter	61
3.2.4. Anthropogene Parameter	63
3.3. Regressionsmodelle und erklärte Varianzen	65
4. Verbreitung und Habitatnutzung der Flusspferde	68

1. Das Feuerregime im UG und seine Auswirkungen auf das Ökosystem	69
1.1. Das Feuerregime im Untersuchungsgebiet heute und vor 30 Jahren	69
1.2. Langfristige Veränderungen der Vegetationsstruktur und der Grasländer im QENP	70
2. Verbreitung und Habitatnutzung des Uganda Kob	72
2.1. Einflüsse auf die Habitatwahl vor Beginn der Brände	72
2.2. Einflüsse auf die Habitatwahl nach Beginn der Brände	74
2.3. Der Einfluss von Territorial- und Fortpflanzungsverhalten auf die Habitatwahl	75
3. Verbreitung und Habitatnutzung der Büffel	76
3.1. Verbreitung von Herden, Gruppen und Individuen	76
3.2. Einflüsse auf die Habitatwahl vor Beginn der Brände	78
3.3. Einflüsse auf die Habitatwahl nach Beginn der Brände	79
4. Verbreitung und Habitatnutzung der Flusspferde	81
5. Wechselwirkungen im Ökosystem	83
5.1. Konkurrenz oder Koexistenz ?	83
5.2. Einflüsse der Mega-Herbivoren auf die Vegetationszusammensetzung	84
5.3. Populationsentwicklung von Uganda Kob und Büffel	86
5.4. Wechselwirkungen anthropogene Störungen – Feuerregime	90
6. Möglichkeiten und Grenzen des Feuer-Management	92
6.1. Aktuelle Situation und Strategien	92
6.2. Empfehlungen	93
Zusammenfassung	97
Summary	99
Danksagung	101
Literatur	102
<i>Anhang 1 Methoden</i>	106
I. Dichtebestimmungen mittels Distance	
II. Die Hauptkomponentenanalyse	
III. Die Regressionsanalyse	
Datentransformation	
Multiple lineare Regression	
Kategoriale Regression	
<i>Anhang 2 Resultate-Tabellen</i>	112
Tab. 1 Uganda Kob – Resultate Dichtebestimmungen mittels Distance	
Tab. 2 Büffel – Resultate Dichtebestimmungen mittels Distance	
Tab. 3 Uganda Kob – Resultate Hauptkomponentenanalyse und lineare Regression	
Tab. 4 Büffel – Resultate kategoriale Regression (CATREG)	

Vorwort

Naturschutzgebiete gehören zu den wichtigsten und bedeutendsten Hinterlassenschaften an zukünftige Generationen. Auch unsere Nachkommen sollen Zugang zu intakten Naturlandschaften haben und von deren materiellem und spirituellem Wert profitieren. Allein Naturschutzgebiete vermögen letztlich eine Vielfalt pflanzlichen und tierischen Lebens in ihrem ursprünglichen Lebensraum zu erhalten. Artikel 8 (*in-situ* Conservation) der *Convention on Biological Diversity* fordert daher zur Einrichtung und Aufrechterhaltung von Schutzgebieten auf und zum effizienten Management ihrer Ressourcen als Instrument zur Erhaltung der Biodiversität.

Wirksame Schutzmassnahmen langfristig zu etablieren scheitert häufig nicht nur am politischen Willen, am Fehlen der notwendigen finanziellen Ressourcen oder an logistischen Problemen. Oft fehlen auch ausreichende Kenntnisse über die Eigenschaften der zu schützenden Ökosysteme und der Dynamik der Wechselwirkungen der sie beeinflussenden Faktoren. Management-Strategien müssen jedoch letztlich auf solchem Wissen basieren, wollen sie dem Anspruch auf Wirksamkeit und Nachhaltigkeit genügen. Es ist Aufgabe der Forschung, hierzu ihren Teil beizutragen und notwendiges Grundlagenwissen zur Verfügungen zu stellen.

Uganda hat zehn Nationalparks und eine grosse Zahl weiterer Schutzgebiete eingerichtet. Nebst Savannen, tropischen Wäldern, Sümpfen und Feuchtgebieten in den Flachländern sind auch alpine Ökosysteme und von Vulkanismus geprägte Landschaften als Schutzgebiete ausgewiesen. Uganda besitzt zufolge seiner geografischen Lage im Übergangsbereich zwischen den ostafrikanischen Savannen und den zentralafrikanischen tropischen Regenwäldern eine von kaum einem anderen Land Afrikas erreichte organismische und geo-ökologische Diversität. Uganda ist denn auch Heimat einer äusserst vielfältigen Tierwelt, einschliesslich einiger der weltweit am stärksten bedrohten Tierarten, wie zum Beispiel des Berggorillas (*Gorilla beringei*) im Bwindi Nationalpark.

Die Bedrohungen, denen die Schutzgebiete Ugandas heute unterliegen, sind ebenso vielfältig wie ihre Diversität. Mit der stark anwachsenden Bevölkerung im Umfeld der Schutzgebiete nehmen die illegale Nutzung von Ressourcen, Waldrodung, Buschbrände, Strassenbau, Luft- und Bodenverschmutzung rasant zu und treten nicht selten in fatale Wechselwirkung. Die bürgerkriegsähnlichen Zustände der 70er- und 80er-Jahre führten zu einem dramatischen Absinken der Wildtierpopulationen in Ugandas Nationalparks. Auch wenn sich diese seither wieder etwas erholt haben, bedürfen die verbleibenden stark dezimierten Arten besonders umsichtiger und nachhaltiger Schutzmassnahmen um erhalten werden zu können.

Das Management der Schutzgebiete und Nationalparks Ugandas ist heute nicht nur eine Herausforderung für die *Uganda Wildlife Authority* (UWA) als zuständiger Behörde, sondern auch für die Wissenschaft. Eine der zentralen Fragen ist, wie und welche Schutzmassnahmen eingeführt und trotz der stetig ansteigenden Bevölkerung und deren zunehmenden Bedürfnissen an Raum und Ressourcen nachhaltig wirksam werden können. Antworten auf diese Frage zu finden ist insbesondere dort von grösster Dringlichkeit wo Schutzgebiete in eine Matrix aus dicht besiedeltem und landwirtschaftlich genutztem Land eingebettet sind, oder wo Menschen und ihre Siedlungen Teil eines Schutzgebietes sind. Beides trifft auch für den Queen Elizabeth Nationalpark zu.

I. Einführung

Der Queen Elizabeth Nationalpark (QENP) liegt im *Albertine Rift Valley* auf dem Äquator an der Grenze zur Demokratischen Republik Kongo (DRC). Infolge jährlicher Niederschläge von durchschnittlich 850 mm finden sich im QENP sowohl sub-humide Vegetationselemente, wie halb-immergrüner Tropenwald und dichte, malakophylle Buschländer, als auch semi-aride offene Busch-Savanne und Grasländer mit Akazien. Die Landschafts- und Vegetationsdiversität ist gross (vgl. II. 1.1.). Die vorliegende Untersuchung betrifft die Savannenlandschaften im nördlichen Sektor des QENP. Die pflanzliche Biomassenproduktion ist aufgrund der klimatischen Verhältnisse sehr hoch. Entsprechend zahlreich sind in den Busch- und Grasländern grosse Herbivoren vertreten. Elefanten (*Loxodonta africana*), Flusspferde (*Hippopotamus amphibius*), Büffel (*Syncerus caffer*) und verschiedene Antilopenarten bevölkern diese wasserreiche Region.

In Savannen ist aufgrund der Wechsel von Trocken- und Regenzeiten die periodische Akkumulation von Biomasse mit nachfolgenden natürlichen oder anthropogenen Bränden charakteristisch (Remmert 1998). Diese Dynamik prägt auch die für Savannen typische Kombination von krautigen und holzigen Elementen. Weiter ist die jeweilige Artengemeinschaft von Pflanzenfressern und ihrer Ernährungsweisen ein massgebender Faktor für den Habitus von Savannen (vgl. V. 5.2., Barnes 2001, Cumming 1982, Du Toit & Cumming 1999, Hotlmeier 1999, McNaughton et al. 1988, Smart et al. 1985). Insbesondere Mega-Herbivoren beeinflussen die Vegetationsmuster (Lock 1972). Neben den natürlichen Einflussfaktoren werden Savannen aufgrund der Koevolution mit dem Menschen seit Urzeiten auch von einer Vielzahl anthropogener Faktoren beeinflusst.

Für die funktionellen Aspekte von Savannen sind vor allem die langfristigen Wechselwirkungen zwischen Weidedruck, Feuer und Niederschlagsmengen ausschlaggebend (Higgins et al. 2000, Mosugelo et al. 2002, Roques et al. 2001). Ein Mehr oder Weniger eines dieser Faktoren kann die Verhältnisse nachhaltig verändern. Beispielsweise können zunehmende Niederschläge und Humidität zu einer Verbuschung der Grasländer führen. Dadurch kann sich das Verhältnis von Blatt- und Grasfressern in einem Ausmass ändern, das seinerseits Einfluss auf die Vegetationsstruktur der Savanne hat (Belsky 1992, Lock 1993). Auch anhaltende Trockenperioden können die Habitate und damit die Bestände der Herbivoren-Arten so ändern, dass daraus Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung resultieren. Oft sind es die spezialisierten Pflanzenfresser, und damit die kleineren Herbivorenarten, die auf Habitatsveränderungen rasch mit einem Populationsrückgang reagieren (Arsenault & Owen-Smith 2002, Du Toit & Cumming 1999, Herve & Duncan 1994, Stoner et al. 2006). Hinsichtlich der Entwicklung der Vegetationsstruktur von Savannen und der Zusammensetzung der Fauna werden die (aktuellen) klimatischen Veränderungen und darauf folgende Schwankungen der Wetterverhältnisse daher in Zukunft eine entscheidende Rolle spielen (Ogutu & Owen-Smith 2003).

Nach Huston (1994) können die Savannen des QENP als sekundäre Savannen bezeichnet werden. Der Habitus sekundärer Savannen wird allein durch Wechselwirkungen zwischen natürlichen und anthropogenen Einflussfaktoren aufrecht erhalten, während klimatische Savannen stärker von klimatischen Einflussfaktoren, wie etwa Niederschlagsmengen, geprägt werden. Ein Merkmal sekundärer Savannen ist eine heterogene Vegetationszusammensetzung, da anthropogene Einflussfaktoren meist nicht homogen über weite Gebiete einwirken. Dies ist insbesondere dort der Fall, wo auch topografische und pedologische Heterogenität eine Region kennzeichnen. Folge davon ist ein Mosaik von unterschiedlichen Ökotypen und damit meist auch eine höhere β -Diversität als in klimatischen Savannen.

Mehr als andere Ökosystem-Typen unterliegen Savannen unterschiedlichsten Störungs-Regimen (Holtmeier 1999). Die *intermediate disturbance hypothesis* besagt, dass ein moderates Störungs-Regime die Diversität eines Ökosystems prinzipiell fördert (Hobbs & Huenneke 1992). Es ist jedoch im Einzelfall schwierig zu entscheiden, ob ein Störungs-Regime noch moderat oder bereits jenseits der Grenze der Belastbarkeit auf ein Ökosystem einwirkt. Es gibt diesbezüglich keine allgemeingültigen Kriterien. Eine Kombination von Störfaktoren kann unter gewissen Bedingungen günstig zum Fließgleichgewicht eines Ökosystems und zum Erhalt der Diversität beitragen, während die gleichen Störfaktoren unter anderen Bedingungen den Zusammenbruch herbeiführen können. Letztlich wird nur eine Analyse der Wechselwirkungen zwischen endogenen und exogenen Faktoren eine annähernde Einschätzung der Verhältnisse und Entwicklungstendenzen in einem bestimmten Gebiet erbringen. Auch die Frage, wieviel Diversität ein Ökosystem benötigt, um sich selbst stabil erhalten zu können, kann nicht generell beantwortet werden. Grundsätzlich gilt, dass höhere Diversität einem Ökosystemen mehr Stabilität und Resilienz verleiht, da die Wahrscheinlichkeit, dass einwirkende Störungen alle Spezies gleichermaßen betreffen mit zunehmender Zahl vorhandener Spezies sinkt (Huston 1994).

Im QENP scheint die hohe geo-ökologische Diversität, und die Heterogenität der Habitatstypen bis zu einem gewissen Grad einen Puffer gegenüber der Gesamtheit der einwirkenden Störfaktoren zu bilden, beziehungsweise einen nivellierenden Effekt zu haben. Jedoch mehren sich die Anzeichen, dass sich einige Störfaktoren in einem Ausmass intensivieren, dass die Stabilität des Ökosystems beziehungsweise die Dauer eines stabilen Zustandes in Frage gestellt werden muss. Zu diesen Störfaktoren gehören unter anderem die zunehmend häufigen anthropogenen Brände, aber auch die dauernde Präsenz von 30'000 Menschen im Park mit allen damit einher gehenden legalen und illegalen Aktivitäten (vgl. II. 1.2.).

Anthropogene Einflüsse sind im QENP vor allem im Zusammenhang mit den räumlichen Verhältnissen problematisch. Die relative Kleinheit und die enge, lang gestreckte Form des Parks sowie die Fragmentierung der Habitate durch Gewässer und Strassen schränken den Aktionsradius der Wildtiere ein und lassen wenig Ausweichmöglichkeiten (vgl. II. 1.2.). Infrastruktur, menschliche Aktivitäten oder auch die Einschränkung der Habitate nach Bränden, erweisen sich zusätzlich limitierend für die freie Habitatwahl und Habitatnutzung der grossen Herbivoren (vgl. V. 2. und 3.). Des Weiteren ist die Viehhaltung zu nennen, die zu einem Habitatsverlust für wilde Herbivoren führt (vgl. Bergström & Skarpe 1999, Fritz et al. 1996, Lewison 2007, Prins 1992).

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, natürliche und anthropogene Einflüsse auf die Habitatnutzung grosser Herbivoren im QENP zu analysieren. Daraus können Schlüsse zur Habitatqualität und damit auch zum Erhalt der Populationen der untersuchten Pflanzenfresser gezogen werden (vgl. V. 5.). Bei den zu untersuchenden Fragestellungen sollten insbesondere auch die Anliegen der Behörde *Uganda Wildlife Authority* (UWA) berücksichtigt werden. Es stellte sich heraus, dass das Feuerregime in besonderem Masse Anlass zur Sorge gibt. Entsprechend wurde es im *Management Plan 2000* für den QENP als Forschungspriorität deklariert (UWA 2000).

Natürliche oder anthropogene Feuer tragen in allen Savannengebieten der Erde zur Erneuerung und Aufrechterhaltung von Grasländern bei. Der Mensch nutzt das Feuer, um neue Weidegründe für domestizierte Huftiere zu erhalten oder Wildtiere durch frische Weide anzulocken (Hough 1993). Auch in Naturschutzgebieten werden kontrollierte Feuer heute als wichtiger Bestandteil des Managements zur Regulation der Vegetationszusammensetzung und damit zum Erhalt der Wildtierpopulationen eingesetzt (Trollope 1987, Van Wilgen et al. 2004). Feuer können jedoch nicht generell nur als vorteilhaft gewertet werden. Abhängig von ihrer Intensität, Häufigkeit, und Ausdehnung, sowie ihrer Wechselwirkungen mit anderen Faktoren, können

Feuer die funktionalen Aspekte der Savanne längerfristig so verändern, dass sich diese Veränderungen nachteilig auf die Habitatvielfalt und damit auf die Nahrungsgrundlage für Wildtiere auswirken (vgl. V. 1. und 5.3.). Eine Folge häufiger Brände kann beispielsweise die Ausbreitung von Pflanzenarten sein, die den Ansprüchen von Pflanzenfressern an die Nahrungsqualität auf die Dauer nicht genügen (Hobbs & Huenneke 1992, Mucunguzi & Oryem-Origa 1996). Weiter können Gras-, Buschländer und Wälder, durch häufige Feuer in ihrer Artenzusammensetzung verarmen (Edroma 1984, Nangendo et al. 2005). Auch können Habitate durch unkontrollierte, ausgedehnte Brände für längere Zeit unbewohnbar für Wildtiere werden. Wenn nicht ausreichend Ausweichmöglichkeiten vorhanden sind, kann sich dies letztlich auf die Fitness, die Fortpflanzungsrate und damit auf den Bestand einer Wildtierpopulation auswirken.

Anthropogene Feuer haben im QENP in den letzten Jahrzehnten ein Ausmass angenommen, welches den Erhalt der Habitatqualität und damit auch der Wildtierpopulationen in Frage stellt (vgl. IV. 1 und V. 1.). Natürliche Feuer kommen in dieser Region kaum vor. Man kann daher nicht davon ausgehen, dass alle Vegetationselemente an häufige Feuer angepasst sind (Hobbs & Huenneke 1992). Tatsächlich zeigt sich, dass als Folge der gegenwärtigen Brandfrequenz einige konkurrenzstarke, feuerresistente Arten die Entwicklung anderer Arten mehr und mehr unterdrücken. So sind beispielsweise die Wälder im Norden des Parks bis auf wenige Relikte geschrumpft, eine Entwicklung, die auf die häufigen Feuer zurückgeführt werden muss. An ihrer Stelle breiten sich Akazien-Gehölze und Buschland aus (Lock 1993). Die Ausbreitung des Baumwollgrases (*Imperata cylindrica*) steht ebenfalls in direktem Zusammenhang mit den zunehmend häufigen Feuern und hat gravierende Folgen für die Qualität der Grasländer (vgl. V. 1.2.).

Feuer werden ausschliesslich von der lokalen Bevölkerung gelegt und sind somit nicht wie natürliche Feuer allein von Faktoren wie Trockenheit und akkumulierter Biomasse abhängig. Daher sind die Brände von der Parkverwaltung kaum vorhersehbar und kontrollierbar. Sind sie einmal ausgebrochen, verbreiten sie sich schnell und können nicht gelöscht werden (vgl. V. 6.1.). Das Unbehagen der Behörde gründet jedoch nicht nur in den möglichen ökologischen Folgen des Feuerregimes. Das Abbrennen von Vegetation im Park durch die Anwohner ist mit weiteren illegalen Aktivitäten wie etwa Wilderei und Holzgewinnung verbunden, welche durch die häufigen Brände potenziert werden (vgl. II. 1.2.1.). Das Feuerregime stellt des Weiteren ein nicht unbedeutendes Problem im Zusammenhang mit dem Tourismus dar, welcher in den letzten zehn Jahren in Uganda wieder zugenommen hat und mittlerweile ein wichtiger Einkommenszweig ist. Die ausgedehnten Brandflächen sind nicht nur unansehnlich, sondern bleiben zwangsläufig eine gewisse Zeit arm an Wildtieren, womit der Park an Attraktivität für Touristen verliert. So ist die Eindämmung unkontrollierter Brände und ein effizientes Feuer-Management für den Park nicht nur aus ökologischen sondern auch aus wirtschaftlichen Gründen von grösster Bedeutung.

Die Behörde hat erkannt, dass das Feuerregime Dreh- und Angelpunkt unterschiedlicher anthropogener Störungen im QENP ist, und damit ein Schlüsselproblem im Kontext der Schutzbemühungen darstellt, welches letztlich nur durch ein an die Verhältnisse angepasstes Feuer-Management angegangen werden kann (UWA 2000). Entsprechende Massnahmen wurden erstmals im Jahre 2005 in Form kontrollierter Brände ergriffen. Allerdings fehlt es am Erfahrungshintergrund und einer breiten Wissensgrundlage hinsichtlich der zu berücksichtigenden Faktoren. Die vorliegende Untersuchung soll dazu beitragen, einige dieser Lücken zu füllen. Aufgrund der Ergebnisse werden Empfehlungen für das Feuer-Management im QENP formuliert (vgl. V. 6.2., Jaksic-Born, in prep.).

II. Der Queen Elizabeth Nationalpark

1. Hintergrund und Kontext der Untersuchung

Der QENP wurde 1952 unter dem Namen *Kazinga National Park* eingerichtet und 1954 anlässlich des Besuchs von Königin Elizabeth II. von England in *Queen Elizabeth National Park* umbenannt. In der Regierungszeit Idi Amins wurde er als *Rwenzori Mountains National Park* angesprochen.

1.1. Regionaler geografischer und ökologischer Hintergrund

Der Queen Elizabeth Nationalpark (QENP) liegt im Südwesten Ugandas und ist Teil eines überregionalen Schutzgebietsystems im *Albertine Rift Valley*. Dieses umfasst den QENP, den Rwenzori Mountains Nationalpark, den Kibale Nationalpark, zwei *Wildlife Reserves* (Kiambura und Kigezi) und die zwei *Forest Reserves* Kalinzu und Kasyoha sowie den Virunga Nationalpark in der Demokratischen Republik Kongo (Abb. 1). Mehrere Seen und Flüsse tragen zum Wasserreichtum der Region bei und unterhalten ausgedehnte Sumpf- und Feuchtgebiete. Die grössten liegen nördlich des Lake George und sind 1988 im Rahmen der *Ramsar Convention* in die Liste der *Wetlands of International Importance* aufgenommen worden.

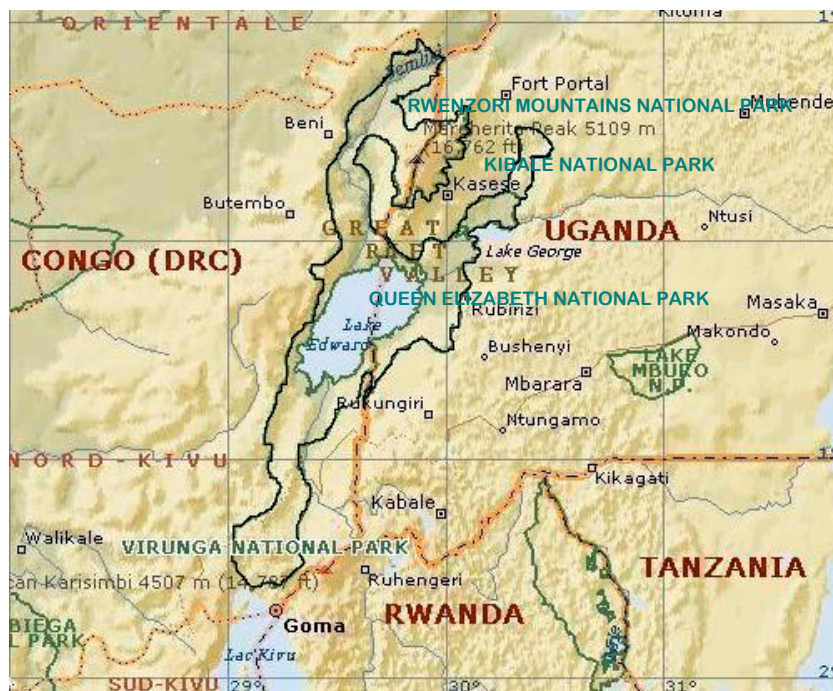


Abb. 1 Grenzüberschreitendes Schutzgebietsystem im *Albertine Rift Valley* an der Grenze Uganda – Demokratische Republik Kongo.

Der QENP umfasst eine Fläche von 1978 km². Die an den Park anschliessenden *Wildlife Reserves*, Kiambura (157 km²) und Kigezi (330 km²) bilden Pufferzonen zum äusserst dicht besiedelten Umland des Parks. Mit zwei Regenzeiten pro Jahr, einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von etwa 850 mm und vorwiegend vulkanischen Böden ist die Region äusserst fruchtbar und bietet ideale Bedingungen für eine intensive landwirtschaftliche Nutzung. 50'000 Menschen ballen sich in unmittelbarer Nähe des Nationalparks (UWA 2000).

Der QENP liegt eingebettet zwischen den Ausläufern des Rwenzori-Massiv im Norden und vulkanischen Hügelketten im Süden und Osten. Im Westen wird der Park vom Lake Edward begrenzt (Abb. 2). Insgesamt weist der QENP über 250 km Uferlinie auf. Im mittleren Teil des QENP erstreckt sich über ein Gebiet von etwa 200 km² ein halb-immergrüner Wald, der Maramagambo Forest, der mehrere Primatenarten beheimatet, unter anderem den Schimpansen (*Pan troglodytes*), den schwarz-weißen Stummelaffen (*Colobus guereza*) und die Rotschwanzmeerkatze (*Cercopithecus ascanius*). Südlich des Waldes herrscht Grassavanne mit *Acacia sieberiana* vor. Nördlich des Maramagambo Forest findet sich Gras- und Buschsavanne dominiert von *Euphorbia candelabrum*. Zuzufolge der Landschafts- und Vegetationsvielfalt weist der QENP die höchste Biodiversität aller Schutzgebiete Ugandas auf (UWA 2000).

Der QENP beheimatet eine grosse Zahl grosser Säugetiere, darunter typische Savannenbewohner wie Elefant (*Loxodonta africana*), Büffel (*Syncerus caffer*), sowie die Antilopenarten Uganda Kob (*Kobus kob thomasi*) und Topi (*Damaliscus lunatus*). In Verbindung mit den ausgedehnten Gewässern und der angrenzenden Sumpf- und Buschvegetation steht das Vorkommen von Wasserbock (*Kobus ellipsiprymnus*), Buschbock (*Tragelaphus scriptus*) und Riedbock (*Redunca redunca*). Bekannt ist der QENP vor allem für die grosse Flusspferdpopulation (*Hippopotamus amphibius*). Weiter bietet der QENP ideale Habitate für Waldschwein (*Hylochoerus meinertzhageni*), Buschschwein (*Potamochoerus larvatus*) und Warzenschwein (*Phacochoerus africanus*). Die grossen Raubtiere sind vertreten durch Löwe (*Panthera leo*), Leopard (*Panthera pardus*) und Tüpfelhyäne (*Crocuta crocuta*). Weiter kommen kleinere Raubtiere aus den Familien der Schleichkatzen und Mangusten vor, sowie viele Arten von Nagetieren und Insektenfresser (Hoffmann 1999). Der QENP weist überdies mit über 600 Arten eine der weltweit höchsten Artenzahlen an Vögeln auf (UWA 2000).

Die Populationen der meisten Grosssäuger haben sich nach den politischen Unruhen der 70er- und 80er-Jahre, als einige Arten nahezu ausgerottet waren, wieder etwas erholt (vgl. V. 5.2. und 5.3.). Dennoch ist das am weitesten verbreitete Säugetier im QENP heute der Mensch. Lange bevor der Park eingerichtet wurde, haben hier Fischer und Viehzüchter gelebt. Viele von ihnen wurden 1952 anlässlich der Eröffnung des Parks umgesiedelt. Jedoch nimmt die Bevölkerung in den verbleibenden Dörfern seither konstant zu. Mehr als 30'000 Menschen leben heute in elf Siedlungen auf dem Gebiet des Nationalparks (UWA 2000).

Aufgrund der hohen Biodiversität auf der einen Seite und der starken Präsenz des Menschen im und um den Park auf der anderen Seite, wurde der QENP 1979 von der UNESCO als *Man and the Biosphere* (MAB) Reserve deklariert. Das Management von MAB *Reserves* soll hinsichtlich einer ausgewogenen Beziehung zwischen Mensch und Natur Lösungen für eine nachhaltige Nutzung natürlicher Ressourcen im Umfeld des Nationalparks erarbeiten, die auch zum Wohlstand der lokalen Bevölkerung beitragen. Dem Menschen soll eine konstruktive Rolle bei der Bewahrung von Natur und Umwelt zukommen (UWA 2000).

Trotz vielfältiger Bemühungen seitens der Behörden, die Dorfbewohner ideell und finanziell an unterschiedlichen Programmen zu beteiligen, ist die Akzeptanz zuzufolge der Restriktionen, von denen sie durch das Leben im Park betroffen sind, nach wie vor gering. Die Rolle der Parkverwaltung ist daher zur Zeit im Wesent-

lichen auf das Verhindern illegaler Aktivitäten beschränkt. Die kontinuierliche Überwachung aller Regionen des Parks ist unter den gegebenen personellen und finanziellen Mitteln der Behörde jedoch unmöglich.

1.2. Anthropogene Einflüsse im Kontext räumlicher Verhältnisse

Die grosse Zahl der auf Parkgebiet lebenden Menschen ist eine von drei Besonderheiten, die den Schutz und das Management des QENP äusserst schwierig gestalten. Mit der menschlichen Besiedlung auf Parkgebiet sind zahlreiche legale und illegale Aktivitäten verbunden (s. unten 1.2.1.). Des Weiteren macht die lang gestreckte Form des Parks diesen in hohem Masse angreifbar für anthropogene Einflüsse von aussen (Abb. 2). Dies zeigt sich unter anderem darin, dass die Anwohner immer wieder versuchen, Randgebiete des Parks für Felder zu nutzen, Holz zu schlagen oder ihre Rinder zum Weiden in den Park zu treiben (s. unten 1.2.2.). Zum Dritten führt eine der wenigen grossen Hauptverkehrsstrassen Ugandas mitten durch den Park (s. unten 1.2.3.). Zusammen mit den Regionalstrassen hat dies zu einer starken Fragmentierung des Parkgebietes geführt. Es gibt somit keine grösseren Gebiete im QENP, die vor anthropogenen Einflüssen geschützt wären.

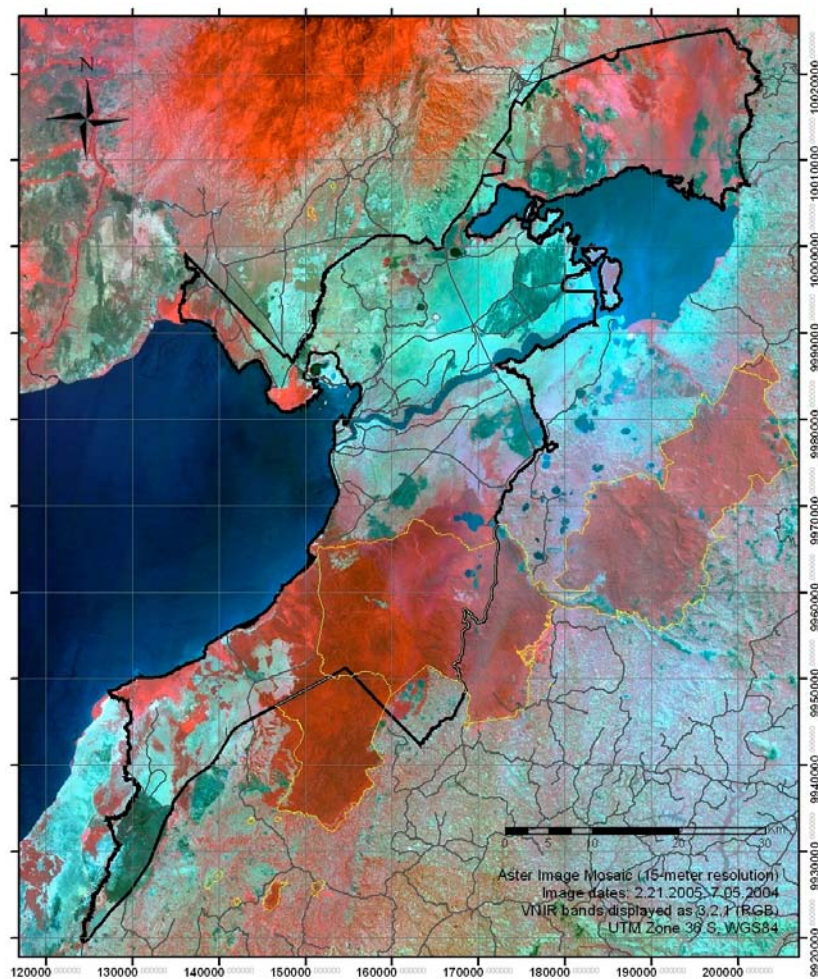


Abb. 2 Satellitenaufnahme (Aster Sensor) vom QENP mit Umland¹
(schwarz: Parkgrenze, rot: Waldgebiete, hellblau: Savanne, dunkelgrün: verbrannte Gebiete, braun: Strassen).

¹ Wir danken dem Woods Hole Research Center WHRC, Massachusetts, USA, für das zur Verfügung gestellte Satellitenbild.

1.2.1. Menschliche Präsenz und illegale Aktivitäten im Park

Die hauptsächlichlichen Einflüsse, die von der menschlichen Besiedlung auf Parkgebiet ausgehen, und sowohl auf die Vegetation als auch direkt und indirekt auf die Wildtierpopulationen einwirken, sind Buschbrände, Wilderei und illegale Ressourcennutzung, wie etwa Holzschlag oder Abernten von Schilf und anderen Nutzpflanzen. Die illegalen Aktivitäten bedingen sich zum Teil gegenseitig.

Feuer werden in den Trockenzeiten zwischen März und Mai, sowie zwischen Juli und September von der lokalen Bevölkerung gelegt. In der näheren Umgebung der Dörfer brennen die Bewohner dichte Vegetation ab um Wildtiere fernzuhalten oder sie besser sichten zu können. Letzteres ist insbesondere bei der Wilderei ausschlaggebend. Das Abrennen von Vegetation ist jedoch auch durch andere illegalen Aktivitäten begründet, wie etwa das Sammeln von Feuerholz. Elefanten, Büffel, Raubtiere oder auch Schlangen können zur Gefahr werden, entdeckt man sie in dichter Vegetation nicht rechtzeitig. Die lokalen Bewohner der Siedlungen (Enklaven) im Park leben im Wesentlichen von der Fischerei (Abb. 3). Innerhalb der Enklaven ist im Allgemeinen Hühner- und Ziegenhaltung erlaubt, in gewissen Dörfern auch Rinderhaltung. Dort wo Rinder gehalten werden, legen die Bewohner im Umfeld ihrer Dörfer Brände um frische Weide für die Tiere zu erhalten. Nicht selten werden Feuer aber auch einfach gelegt, um Unzufriedenheit mit Vorschriften und Restriktionen der Parkverwaltung auszudrücken (Hough 1993).



Abb. 3 Fischerdorf Kazinga am Kazinga Kanal im QENP.

1.2.2. Landwirtschaft und Viehzucht in der Nachbarschaft des Parks

Die traditionelle Rinderhaltung ist eines der grössten Probleme, denen sich viele Nationalparks Afrikas heute gegenüber sehen (Bergström & Skarpe 1999, DuToit & Cumming 1999, Fritz et al. 1996, Field et al. 1973). Im Umland des QENP werden mehrere Zehntausend Rinder gehalten (vgl. V. 5.3.). Herden werden in den Park getrieben oder sie werden sich selbst überlassen, und somit auch nicht daran gehindert, auf Parkgebiet zu weiden. Die Schäden an Vegetation und Böden, die durch die Rinderherden mit oft mehreren Hundert Tieren entstehen, sind teilweise massiv. Ein weiteres Problem im Zusammenhang mit der Viehhaltung ist, dass Raubtiere wie Löwen oder Hyänen von Rindern und Ziegen angezogen werden. Die Viehhalter wiederum versuchen ihr Vieh zu schützen, indem sie vergiftete Köder für die Raubtiere auslegen. Einige der Nationalparks Ugandas, beispielsweise der Lake Mburo Nationalpark, haben auf diese Weise alle Prädatoren verloren. In QENP ist die Zahl der grossen Raubtiere auf jeweils wenige Dutzend gesunken (L. Siefert, pers. Komm).

Dort wo Parkgebiet an landwirtschaftlich genutzte Fläche stösst, kommt es zu weiteren Konfliktsituationen zwischen Mensch und Tier. Die Nahrungsgrundlage der grossen Pflanzenfresser ist insbesondere in den Trockenzeiten, wenn weite Teile des Parks verbrannt sind, eingeschränkt. Daher versuchen sie nicht selten auch ausserhalb des Parks an Nahrung zu gelangen. So können beispielsweise Elefanten ganze Jahresernten zerstören (Naughton-Treves 1998). Die betroffenen Bauer erhalten keinen Schadenersatz.

1.2.3. Habitatfragmentierung

Die Habitatfragmentierung hat im QENP ein kritisches Ausmass angenommen. Der Park besteht aus kleineren Gebietseinheiten, die teilweise nur über schmale Korridore mit anderen Gebieten verbunden sind (Abb. 8, Korridore A und B). Die Korridore unterliegen jedoch intensiver Begehung und Aktivitäten durch Menschen, so dass sie von vielen Grosssäugetieren ganz gemieden werden. Auch ist hier die Vegetation stellenweise so degeneriert, dass sie Herbivoren keine Nahrungsgrundlage mehr bietet (vgl. V. 5.4.). Die einschränkenden Verhältnisse in den Korridoren sind vor allem auch deshalb problematisch, weil die Korridore indirekt die Verbindungen zu den benachbarten Nationalparks Virunga und Kibale schaffen. Das überregionale Schutzgebietsystem (Abb. 1) existiert heute *de facto* kaum noch.

Der QENP ist durch den von Ost-West verlaufenden Kazinga Kanal zweigeteilt (Abb. 2). Der Fluss ist nur wenige Meter tief, mit 1.0 bis 1.5 km Breite jedoch für die meisten Tiere kaum überwindbar. Eine zusätzliche Fragmentierung der Habitate im QENP ergibt sich durch die Hauptverkehrsstrasse und stark befahrene Regionalstrassen (Abb. 8). Diese Strassen müssen fast ununterbrochen unterhalten werden, da sie nach jeder Regenzeit grössere Schäden aufweisen. Dabei stellen nicht nur die Arbeiter und Maschinen ein Störfaktor für die freie Bewegung der Wildtiere dar. Fahrgeschwindigkeiten über 100 km/h sind auf der Hauptverkehrsstrasse trotz Bremsschwellen keine Seltenheit (Abb. 4). Unfälle mit Wildtieren häufen sich. Dazu kommen zunehmend gravierende Staubemissionen im Umfeld der nicht befestigten Strassen, die für Mensch und Tier eine Belastung darstellen.

Zieht man all Störfaktoren und das stete Wachstum der menschlichen Population im und um den Park in Betracht, scheint Tier- und Landschaftsschutz im QENP nahezu aussichtslos. Es überrascht, dass sich unter den vorherrschenden Bedingungen nach wie vor eine ansehnliche Zahl grosser Säugtiere im Park gehalten hat. Es fragt sich allerdings, wie lange das Ökosystem und die Tierpopulationen dem steten Druck noch standhalten können.



Abb. 4 Hauptverkehrsstrasse durch den QENP.

2. Frühere Untersuchungen im Queen Elizabeth Nationalpark

Uganda, und insbesondere der QENP mit dem ehemaligen *Uganda Institute of Ecology* (UIE), hat traditionell eine rege Forschungstätigkeit in Ökologie und Verhaltensbiologie unterstützt. Zahlreiche verhaltensbiologische Untersuchungen wurden in den 60er- und 70er-Jahren durchgeführt; ökologische Studien kamen in den 80er-Jahren dazu.

Eine der ersten umfassenden Untersuchungen zu Vorkommen, Verbreitung und Ökologie aller grossen Herbivoren wurde in den Jahren 1963 bis 1967 im nördlichen Sektor des QENP durchgeführt (Field 1968, Field & Laws 1970). Field (1968) untersuchte insbesondere deren Nahrungsgewohnheiten und -präferenzen. Im Anschluss an diese Studie erweiterten Field & Laws (1970) die Untersuchung auf Korrelationen zwischen ihren Verbreitungsmustern, Vegetationsmustern und Umweltfaktoren. Daten zu Buschbränden wurden ebenfalls aufgenommen, Schlussfolgerungen zu deren Einflussnahme jedoch lediglich tendenziell beschrieben. An die umfassenden Studien von Field & Laws (1968, 1970) schlossen sich Untersuchungen zu Büffeln an (Grimsdell 1969, Eltringham & Woodford 1973). Im gleichen Zeitraum untersuchte Lock (1972) die Auswirkungen von Begrasung durch Flusspferde auf die Grasländer und die Vegetationszusammensetzung (vgl. V. 5.2.). Balmford und Deutsch fokussierten in den 90er-Jahren auf verhaltensbiologische Aspekte von Büffel und Uganda Kob (Balmford 1990, Deutsch 1992, Deutsch 1994). Letztere zwei Spezies sind mittlerweile die am besten untersuchten Herbivoren im QENP (vgl. V. 2. und V. 3.).

In den Jahren 1990 und 1991 wurde in Zusammenarbeit mit dem damals noch bestehenden *Uganda Institute of Ecology* (UIE) und der Firma *Agriconsulting Rom* ein den ganzen Park umfassendes Vegetationsinventar erstellt. Es umfasste insbesondere Busch- und Baumarten (Zandri & Viskanac 1992). Grasländer und ihre Zusammensetzung wurden von Field & Laws (1970), Strugnell & Pigott (1970) und von Lock (1972) beschrieben. Eine Inventarisierung der Grasarten in einigen Gebieten des nördlichen Sektors des QENP erfolgte auch in den Jahren 1995 bis 1997 anlässlich einer Untersuchung über Kleinsäuger (Hoffmann 1999). Zu den Auswirkungen von Buschbränden auf einzelne Vegetationselemente im QENP fanden in den letzten 30 Jahren mehrere Untersuchungen statt (Edroma 1984, Eltringham 1976, Eltringham 1980, Lock 1993, Sabiti & Wein 1988). In den Jahren 1970 bis 1973 wurde von Eltringham (1976) erstmals eine umfassende Untersuchung zum Feuerregime im QENP vorgenommen. Er zeichnete alle Buschbrände, ihre Häufigkeit in einzelnen Gebieten und die Ausdehnung der verbrannten Gebiete auf (vgl. V. 1.1.). Auswirkungen von Bränden auf die Akazienbestände, wurden unter anderem von Edroma (1984) untersucht.

Die vorliegende Untersuchung erklärt die Habitatwahl und Habitatnutzung von grossen Herbivoren in erster Linie auf dem Hintergrund naturräumlicher und saisonal veränderlicher Einflussfaktoren im Untersuchungsgebiet (UG). Weiteren, wie etwa verhaltensbiologischen Aspekten, konnte zufolge der Grösse des UG und der Vielzahl zu berücksichtigender Faktoren keine Beachtung zukommen. Die bisher im QENP durchgeführten Studien bilden diesbezüglich eine wertvolle Ergänzung.

3. Die Fokusspezies

Grasfresser sind die am stärksten von den Auswirkungen von Bränden betroffenen Arten. Die vorliegende Untersuchung fokussiert daher auf Uganda Kob, den Afrikanischen Büffel und das Flusspferd. Diese sind zugleich die zahlenmässig am stärksten vertretenen Herbivoren im UG (Tab. 1). Die Elefanten können nur am Rande in die Diskussion eingehen. Zwar sind sie von den Auswirkungen des Feuerregimes teilweise stark betroffen und spielen als Schlüsselarten eine wichtige Rolle im Gleichgewicht des Ökosystems (vgl. V. 5.2.). Ihre Wanderungsbewegungen im QENP sind jedoch überregional. Häufig wandern sie in den Virunga Nationalpark ab, oder sie überqueren den Kanal, um in den südlichen Sektor des Parks zu gelangen. Sie bilden keine in sich geschlossene Population im UG, was eine verlässliche Quantifizierung von Einflussfaktoren auf ihr Vorkommen unmöglich macht. Auch ist ihre Zahl insgesamt zu klein, als dass repräsentative Aussagen über allfällige Einflüsse feuerökologischer Faktoren gemacht werden könnten. Es wurden deshalb keine Zählungen vorgenommen. Büffel, Uganda Kob und Flusspferd verbleiben hingegen im UG. Sie haben wenig Ausweichmöglichkeiten. Die Korridore zu anderen Gebieten im Park werden kaum genutzt, da diese ein hohes Mass anthropogener Störungen zeigen.

In den 60er-Jahren unterhielt der QENP mit etwa 30 t/km² die weltweit höchste Biomasse an grossen Herbivoren (Eltringham 1977, Field & Laws 1970, Lock 1972, Strugnell & Pigott 1978). Die Populationen aller Mega-Herbivoren waren bis zu 2.5 Mal grösser als heute (vgl. Tab. 1, und V. 5.2.). Seit den 60er-Jahren werden im QENP regelmässig Zählungen per Flugzeug durchgeführt. Tabelle 1 zeigt die Zahlen für die Fokusspezies und für die Elefanten bis zum Jahr 2000 im Vergleich mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung (2006). Die politischen Unruhen der 80er-Jahre haben zu einem drastischen Rückgang aller Wildtierpopulationen geführt. Erst zu Beginn der 90er-Jahre zeigten sich wieder steigende Trends. Die aufgrund von Flugzählungen für Uganda Kob und Büffel ausgewiesenen Zahlen fluktuieren stark (vgl. V. 5.3.). Es ist unsicher, wie weit sie die tatsächlichen Verhältnisse wiedergeben (Lamprey 2000).

Tab. 1 Entwicklung der Populationsgrössen grosser Herbivoren im QENP (inkl. *Wildlife Reserves*) nach Lamprey 2000, Rwetsiba et al. 2002, UWA 2000. Die Zahlen basieren auf Flugzählungen. Bei den fehlenden Werten (-) variieren die Angaben in verschiedenen Quellen.
* Schätzung, ** Transsekt-Zählungen, *** Punktzählungen

	Vor 1973	1980	1988/1989	1995	1999	2000	2006
Elefant	2500	150	400	1100	1300	1100	1200*
Flusspferd	11000	5000	2200	2800	2900	3400	4200**
Büffel	18000	4200	5000	17000	7000	10000	11000***
Uganda Kob	-	20000	-	31000	21000	32000	23-26000***

Im UG leben heute noch etwa 350 Elefanten, 2400 Flusspferde, 3300 Büffel und 7500 Uganda Kobs (vgl. IV. 2.-4., V. 5.2. und 5.3.). Auch der Wasserbock ist stark vertreten. Er lässt sich jedoch sowohl vom Flugzeug aus als auch an Land schlecht zählen, da er vor allem Gebiete mit dichter Buschvegetation entlang der Gewässer bewohnt. Wasserbock und Buschbock werden in der vorliegenden Untersuchung nicht berücksichtigt. Deren Habitate sind weit weniger von Feuern betroffen. Das Topi ist lediglich im südlichen Teil des Parks verbreitet und kommt im UG nicht vor.



Abb. 5 Adultes Männchen von Uganda Kob mit Weibchen im QENP.



Abb. 6 Savannenbüffel und Mischling von Savannen- und Waldbüffeln (helles Tier Mitte) im QENP.



Abb. 7 Flusspferde im Kazinga Kanal im QENP.

Uganda Kob (Kobus kob thomasi)

Der Uganda Kob ist eine Kleinantilope und das zahlenmässig häufigste Säugetier im QENP (Abb. 5). Im UG beläuft sie die Population auf etwa 7500 Individuen (vgl. IV. 2.1.). Der Bestand von Uganda Kob ist in einigen Gebieten des Parks in den letzten Jahren deutlich zurückgegangen (vgl. V. 5.3., Lamprey 2000). Ihre Verbreitung ist vorwiegend auf die westliche Hälfte des UG beschränkt (Abb. 46).

Uganda Kobs bevorzugen offene Savanne und Grasländer mit kurzem bis mittelhohem Grasbewuchs. Sie sind ausschliesslich Grasfresser. Ihre Hauptverbreitungsgebiete liegen in Reichweite von Wasser, da sie auf tägliches Trinken angewiesen sind (Deutsch 1992, Fryxell & Sinclair 1988, Kingdon 1997). Nach Bränden, wenn sich die Vegetation erholt hat und frisches Gras spriest, wandern sie auch in Gebiete, die sie sonst nicht nutzen.

Uganda Kobs gesellen sich in Gruppen mit bis zu 200 Individuen. Männchen bilden oft auch kleinere Männchentrupps. Eine Besonderheit bei Uganda Kob sind die geschlechtsspezifischen Bewegungsmuster (Deutsch 1994, Fischer & Linsenmair 1999, vgl. V. 2.3.). Männchen halten sich gehäuft im Umfeld der Fortpflanzungsgründe (*leks*) auf, während Weibchen einen grösseren Aktionsradius haben und weite Gebiete durchstreifen.

Afrikanischer Büffel (Syncerus caffer)

Der Savannenbüffel (*Sycerus caffer caffer*) hat sich im QENP mit der Unterart der Waldbüffel (*Syncerus caffer nanus*) vermischt (Abb. 6). Letztere kommen in Reinform in den benachbarten Wäldern des Virunga Nationalpark vor. Sie sind kleiner von Wuchs, von hellerer Fellfarbe, und unterscheiden sich auch in Hornform und Horngrösse vom Savannenbüffel. In den Büffelherden finden sich immer einige Tiere mit den entsprechenden Merkmalen, wodurch sich eine Herde gut identifizieren lässt (vgl. III. 2.5.).

Büffel sind im UG mit etwa 3300 Individuen vertreten (vgl. IV. 3.1.). Sie nutzen alle Habitats- beziehungsweise Vegetationstypen (Abb. 47). Die Büffelherden sind relativ klein mit durchschnittlich 50 bis 80 Individuen. Junge Männchen formieren sich zu Junggesellengruppen während adulte Männchen meist allein anzutreffen sind. Büffel zeigen kein eigentliches Territorialverhalten, bewegen sich aber vorwiegend in ihren angestammten Gebieten. Diese verlassen sie nur ungern, auch wenn sich die Habitatsbedingungen verändern (Kingdon 1997). Ihre Reaktionen auf die häufigen Brände im UG sind daher von besonderem Interesse.

Flusspferd (Hippopotamus amphibius)

Mehr als die Hälfte der ganzen Flusspferdpopulation des QENP ist im UG konzentriert. Zur Zeit leben im ganzen Park noch etwa 4200 Individuen, in den Gewässern, die das UG umgeben, ungefähr 2400 Individuen (vgl. IV. 4.). Das UG bietet sehr gute Lebensbedingungen für Flusspferde. Die Populationsgrösse der Flusspferde steigt seit den 80er-Jahren an (vgl. Tab. 1). Die sozialen Einheiten der Flusspferde, die so genannten 'Schulen', können mehrere Dutzend Individuen umfassen. Dominante Männchen verteidigen die Gruppe und einen bestimmten Uferabschnitt als Territorium (Kingdon 1997, Field 1970). Flusspferde ernähren sich ausschliesslich von Gras. Sie grasen nachts in einem Gürtel von 2 bis 3 km Breite entlang der Ufer (vgl. V. 4. und Abb. 49). Da sie darüber hinaus zufolge ihrer Gebundenheit ans Wasser wenig Bewegungsspielraum haben, können sie stark von Bränden in ihren Nahrungsgründen betroffen sein (vgl. V. 5.2 und 5.4.).

4. Fragestellungen

Im Zentrum der vorliegenden Untersuchung steht die Frage, wie grosse Herbivoren in unterschiedlichen Phasen der Vegetationsentwicklung nach Bränden ihre Habitate im UG nutzen, beziehungsweise wie ihre Verbreitungsmuster von den Bränden beeinflusst werden. Nebst dem Zustand der Vegetation („feuerökologische Parameter“) werden weitere Parameter quantifiziert und ihrem Einfluss auf die Habitatnutzung der Fokusspezies analysiert. Dazu gehören einerseits die Umweltparameter 'Vegetationstyp und Graslandtyp, die Nähe zu einem Gewässer und die Verfügbarkeit von Mineralsalzen (vorliegend repräsentiert durch die Salzseen), andererseits anthropogene Einflussfaktoren, wie die Nähe zu Dörfern und Strassen.

Quantität und Qualität der Nahrungsgrundlage für die Herbivoren im UG werden nicht nur unmittelbar, sondern auch langfristig von den Auswirkungen des Feuerregimes bestimmt. Dabei determinieren vor allem die Wechselwirkungen zwischen den Bränden und nachfolgender Beweidung die langfristige Entwicklung und Güte der Grasländer. Die Mega-Herbivoren Flusspferd und Elefant haben ebenfalls einen starken Einfluss auf die Vegetationsstruktur und beeinflussen somit die Dynamik der Populationsentwicklung der anderen Herbivoren (vgl. V. 5.2.). Langfristige diesbezügliche Entwicklungstendenzen im UG werden aufgrund verschiedener Untersuchungen der letzten 50 Jahre aufgezeigt (vgl. V. 1.2. und 5.2.).

Im Einzelnen stellen sich folgende Fragen:

Wie verteilen sich die Fokusspezies im Raum vor und nach Beginn der Brände, und von welchen natürlichen oder anthropogenen Faktoren hängen diese Verbreitungsmuster wesentlich ab ?

Wie werden verbrannte Gebiete in verschiedenen Phasen der Regeneration nach den Bränden von den Fokusspezies genutzt ?

Gibt es bevorzugte Ausweichgebiete, wenn angestammte Gebiete verbrannt sind ? Von welchen Faktoren hängt die Wahl von Ausweichgebieten ab ?

Welche Reaktionsmuster auf Habitatsveränderungen durch Brände sind bei Büffeln und bei Uganda Kob zu erkennen, und wie unterscheiden sich diese ?

Kann es in Trockenzeiten zu Konkurrenz zwischen den grossen Pflanzenfressern im UG kommen ?

Welche Dynamik lässt sich erkennen in den Wechselwirkungen zwischen dem herrschenden Feuerregime, der Beweidung durch Herbivoren und anderen Einflussfaktoren ?

Mit welchen Folgen dieser Wechselwirkungen muss langfristig für die Vegetationszusammensetzung und die Wildtierpopulationen im QENP gerechnet werden ?

Welche Faktoren spielen eine Rolle bei der Wahl von Massnahmen zur Kontrolle des Feuerregimes ?

III. Material und Methoden

1. Das Untersuchungsgebiet

1.1. Geografische Lage und Topografie

Das UG liegt am Äquator zwischen 10°10' S– 0°05' N und 29°45'–30°10' E im nördlichen Sektor des QENP. Randgebiete eingeschlossen umfasst es rund 250 km². Zu den Randgebieten gehören die Hänge der Krater-Region und die Uferzonen entlang des Kazinga Kanals und des Lake George (Abb. 8). Das UG ist im Wesentlichen flach. Es liegt zwischen 913 und 982 Meter über Meer. Im Osten fällt das Gebiet nur leicht zum Lake George hin ab. Zum Kazinga Kanal, einem natürlichen Fluss, gibt es stellenweise steil abfallende Hänge. Ein wesentlicher Höhenunterschied besteht jedoch lediglich zwischen dem UG und den nordwestlich davon gelegenen Hügeln der Krater-Region. Die Krater sollen sich vor etwa 10-12000 Jahren während einer kurzen Periode vulkanischer Aktivität gebildet haben (Lock 1972).

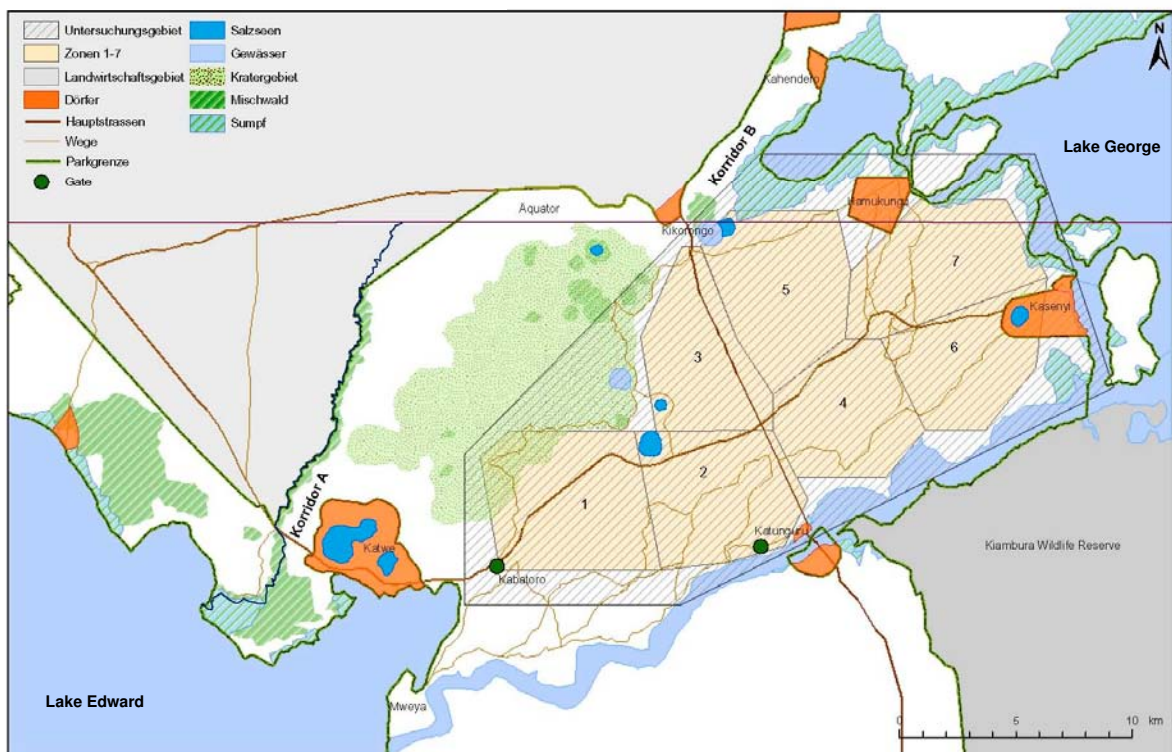


Abb. 8 Untersuchungsgebiet im QENP. Zonen 1-7.

Eines der besonderen Merkmale der Region sind die grossen Wasservorkommen. Auch das UG ist zu grossen Teilen von Wasser umgeben. Im Süden liegt der Kazinga Kanal, im Osten der Lake George und im Westen der Lake Edward (Abb. 8). In Savannengebieten spielt die Verfügbarkeit von Wasser normalerweise eine entscheidende Rolle bei der Verbreitung und Habitatnutzung von Tieren. Im UG herrschen diesbezüg-

lich besondere Verhältnisse. Die Distanz zu einem Gewässer ist von keinem Punkt grösser als etwa 7 km. In den zahlreichen Gewässern des UG lebt eine grosse Flusspferdpopulation. Flusspferde sind ‚Landschaftsarchitekten‘ (McCarthy et al. 1998). Die meisten Tierpfade vom beziehungsweise zum Wasser werden von Flusspferden angelegt, jedoch von allen grossen Herbivoren frequentiert. Dies kann über Jahre zu tiefen Einschnitten im Gelände führen, die sich zu Erosionskanälen ausweiten und schliesslich eine beträchtliche Breite erreichen. Viele Uferabschnitte im westlichen Teil des UG sind solchermassen zerklüftet (Abb. 9).



Abb. 9 Flusspferdweg – Erosionsrinne im Gelände im QENP.

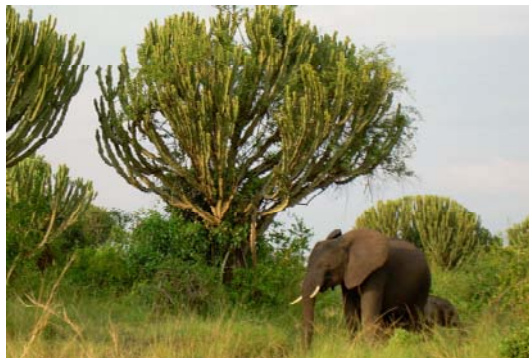


Abb. 10 Euphorbien (*Euphorbia candelabrum*) im QENP.



Abb. 11 Akazien-Hain (*Acacia sieberiana*) im QENP.

1.2. Vegetation, Böden und Mineralsalze

Das UG weist unterschiedliche Vegetationstypen auf (Abb. 12). Vorherrschend sind Gras- und Buschland. Die einzigen vorkommenden Baumarten sind Akazien (vorwiegend *Acacia sieberiana*) und Euphorbien (*Euphorbia candelabrum*). Letztere sind teilweise mit hohem Buschwerk vergesellschaftet (Abb. 10). Die dominanten Arten sind hier *Capparis tomentosa* und *Dichrostachys cinerea* (Zandri & Viskanic 1992, Lock 1993). Entlang der Gewässer wird das Buschland sehr dicht und geht in Dickicht über. In unmittelbarer Nähe zum Wasser finden sich unterschiedliche Typen von Ufervegetation, dominiert von *Vossia cuspidata*, *Aeschynomene elaphroxylon* oder *Cyperus articulatus* (Lock 1993). In den Randzonen des UG gibt es einige kleinere Bestände von Mischwald. Dichtere Bestände von Akazien (*A. sieberiana*, *A. gerrardi* und *A. hockii*) finden sich ebenfalls vor allem in den Randzonen des UG, insbesondere in der Krater-Region und ihren Hängen oder in leicht abfallenden Gebieten und Senken (Hoffmann 1999).

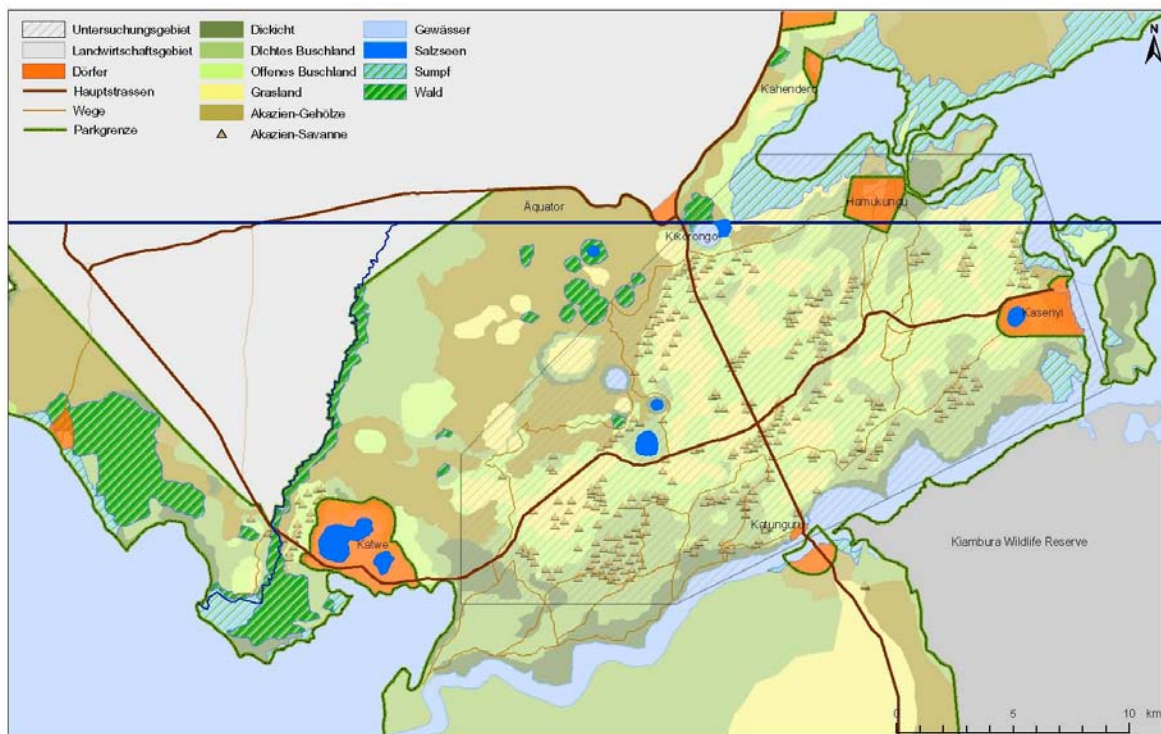


Abb. 12 Vegetationsmuster im Untersuchungsgebiet im QENP.

Die Böden liegen auf pleistozänen Silten, Sanden und Lehmen (Hoffmann 1999, Zandri & Viskanic 1992, Lock 1972). Sie sind meist mit einer Ascheschicht holozäner Vulkanaktivitäten überzogen. Die Verwitterung der Aschen erzeugte dunkelbraune bis schwarze Lehme. Gegen Süden und Osten gehen die schwarzen in graue Lehme über. Diese sind ärmer an Stickstoff, Calcium, Kalium und Phosphor (Lock 1972). Die Grasländer im Osten des UG weisen daher weniger nährstoffreiche Gräser auf, während vor allem die schwarzen Böden an den Kraterhängen das Wachstum hochwertiger Grasarten wie beispielsweise *Themeda triandra* begünstigen (Strugnell & Pigott 1978). Mineralsalze werden auch im Umfeld der Salzseen vermehrt abgelagert. Sie finden sich überdies in höherer Konzentration als Rückstände abgebrannter Vegetation in der Asche (Dörgeloh 1999, Moe et al. 1990, Lock 1972).

1.3. Klima und Wetter

Uganda liegt in der tropischen Klimazone mit ganzjährig warmen Temperaturen. Wie alle ostafrikanischen Länder ist Uganda grösstenteils hoch gelegen. Die Temperaturen liegen daher das ganze Jahr über in einem moderaten Bereich von 20°C bis 30°C. Diese Spanne bezeichnet gleichzeitig auch die Tag-Nacht-Unterschiede. In Uganda gibt es zwei Regenzeiten pro Jahr. Die Frühjahrsregenfälle fallen im März und April, während sich die Hauptregenfälle der zweiten Regenzeit über einen längeren Zeitraum von August bis Dezember ereignen (Tab. 2). Wetterdaten für den QENP werden täglich in der Wetterstation Mweya im nördlichen Sektor des Parks aufgezeichnet.

Tab. 2 Monatliche und tägliche Niederschlagsmengen (in mm) von 2002 bis 2006 im UG (Quelle: UWA, Wetterstation Mweya, QENP).

	2002		2003		2004		2005		2006	
	Total Mt.	Mittel/Tag	Total Mt.	Mittel/Tag	Total Mt.	Mittel/Tag	Total Mt.	Mittel/Tag	Total Mt.	Mittel/Tag
Januar	0.0	0.0	20.0	0.6	43.5	1.4	26.6	0.9	15.5	0.6
Februar	12.4	0.4	21.5	0.8	31.6	1.1	28.6	1.0	45.3	1.6
März	140.0	4.5	122.9	4.0	33.1	1.1	114.6	3.7	171.1	5.5
April	117.0	3.9	177.6	5.9	213.7	7.1	55.8	1.9	101.8	3.4
Mai	83.0	2.7	57.2	1.8	67.1	2.2	43.6	1.4	54.7	1.8
Juni	51.4	1.7	61.6	2.1	21.3	0.7	44.6	1.5	41.4	1.4
Juli	14.5	0.5	10.9	0.4	5.0	0.2	7.6	0.3	46.9	1.7
August	56.2	1.8	37.7	1.2	21.5	0.7	102.1	3.3	95.5	3.1
September	40.8	1.4	128.3	4.3	134.1	4.5	56.2	1.9	59.4	1.9
Oktober	163.1	5.3	49.0	1.6	54.9	1.8	76.6	2.5	54.6	1.8
November	125.0	4.2	98.4	3.3	127.5	4.3	135.7	4.5	85.8	2.8
Dezember	76.4	2.5	53.8	1.7	83.1	2.7	23.1	0.7	100.3	3.3
Total	879.8	2.4	838.9	2.3	836.4	2.2	715.1	2.0	856.8	2.3

1.4. Siedlungen

Fünf Dörfer liegen in den Randzonen des UG (Abb. 8). Im Umfeld des Dorfes Hamukungu finden die meisten illegale Aktivitäten statt (L. Onzima, pers. Komm.). Wilderei und das Weiden von Rindern auf Parkgebiet sind hier alltäglich. Auch Brände sind in diesem Gebiet sehr zahlreich (vgl. IV. 1.1.). Die Einwohner des Dorfes Kikorongo sind ebenfalls bekannt für häufiges Wildern, wie auch für das Abbrennen der Gehölze entlang der Hauptstrasse um Feuerholz zu gewinnen. Im Umfeld des Dorfes Kasenyi werden vor allem Papyrus und Schilf illegal abgeerntet. Im Flussabschnitt zwischen Kasenyi und Katunguru ist die Wildereirate von Flusspferden hoch. Auch Büffel werden hier häufig gewildert.

Das Flusspferd ist das meistgewilderte Tier im QENP. Da in den meisten Dörfern im Park nur die Fischerei erlaubt ist, wird Wildtierfleisch nicht nur für den eigenen Verzehr geschätzt, sondern auch um das Einkommen aufzubessern. Das Fleisch wird in der näheren Umgebung verkauft. Ein überregionaler Grosshandel mit Wildtierfleisch scheint im QENP dagegen nicht mehr etabliert.

Die grösste Enklave im nördlichen Sektor des QENP ist Katwe mit mehr als 10000 Einwohnern. Zwar liegt das Dorf nicht mehr im eigentlichen UG, hat aber zufolge seiner Grösse und dem Umstand, dass es lediglich auf der Regionalstrasse durch das UG erreichbar ist, Einfluss auf die Verhältnisse im UG. Viele der verheerenden Brände in der Krater-Region nehmen ihren Anfang im Umfeld des Dorfes Katwe. Hier werden auch mehrere Tausend Rinder gehalten, welche die Büffel im Park konkurrenzieren (vgl. V. 5.3.)

1.5. Zonierung des Untersuchungsgebietes

Eine Aufteilung des UG in Zonen erwies sich als zweckmässig für die Feldforschung, aber auch im Hinblick auf Analyse und Interpretation der Daten. Es wurden sieben Zonen definiert (Abb. 8). Die Zonierung erfolgte im Wesentlichen nach zwei Kriterien: einerseits aufgrund anthropogener Infrastruktur, das heisst Strassen und Lokalitäten von Dörfern (s. oben 1.4.), und andererseits aufgrund naturräumlicher Gegebenheiten, die mit unterschiedlichen Umweltfaktoren gekoppelt sind. Die Zonierung des UG soll letztlich auch der Übersichtlichkeit im Hinblick auf Management-relevante Aussagen dienen (Jaksic-Born, in prep.).

Die **Zone 1** unterscheidet sich in vieler Hinsicht von den anderen sechs Zonen. Sie liegt ganz im Westen des UG. Das Gebiet ist leicht hügelig und steigt zur Krater-Region hin an. Zone 1 wird von Elefanten stark frequentiert. Büffel sind lediglich im südlichen Teil der Zone 1 zahlreich verbreitet (Abb. 47). Die Vegetation ist heterogen und umfasst alle Vegetationstypen (vgl. III. 2.6.). Charakteristisch für diese Zone ist das *Imperata cylindrica*-Grasland (Graslandtyp 4). Die Präsenz des Menschen ist hier im Wesentlichen auf den touristischen Verkehr zur Halbinsel Mweya sowie auf den Durchgangsverkehr zum Dorf Katwe beschränkt. Brände sind sehr häufig im nördlichen Teil der Zone 1 an den Hängen der Krater-Region.

Zone 2 liegt entlang der Hauptverkehrsstrasse, die durch den Park führt. Hier herrscht Hochgrassavanne mit teilweise dicht stehenden Buschinseln vor. Südlich liegt sie im Einflussbereich des Dorfes Katunguru. Da sich in Zone 2 einer der offiziellen Parkeingänge mit *Ranger Post* befindet, sind illegale Aktivitäten hier seltener als im Umfeld der anderen Dörfer. Diese Zone ist das am seltensten von Buschfeuern betroffene Gebiet. Zone 2 stösst nördlich an die Regionalstrasse Katwe-Kasenyei und an Lake Njamunuka, einen stark schwefelhaltigen Salzsee. Hier halten sich vermehrt Büffelherden auf.

Zone 3 liegt zwischen der Hauptverkehrsstrasse und den im Westen liegenden Hängen der Krater-Region. An den Hängen herrschen Akazien vor (*A. sieberiana* und *A. gerrardi*). In Zone 3 dominiert *Themeda triandra*-Grasland, ein Graslandtyp, der im UG meistentorts durch reines *Sporobolus pyramidalis*-Grasland oder *Imperata cylindrica*-Grasland verdrängt wurde. Dies ist die einzige Zone, die nicht in unmittelbarem Einflussbereich eines Dorfes oder anderer menschlicher Aktivitäten liegt, sieht man vom Durchgangsverkehr auf der Hauptverkehrsstrasse ab (Abb. 8). Zone 3 ist eines der Hauptverbreitungsgebiete der Büffel. Sie ist alternierend in jeder zweiten Trockenzeit von Bränden betroffen.

Die **Zone 4** liegt zwischen der Hauptverkehrsstrasse und der diese kreuzende Regionalstrasse. Offenes und dichtes Buschland sind vorherrschend. Die Grasländer sind sehr heterogen in ihrer Artenzusammensetzung. Das Gelände in Zone 4 fällt steil zum Kanal ab. Diese Zone liegt noch im Einflussbereich des Dorfes Katunguru. Zone 4 gehört zu den Hauptverbreitungsgebieten der Büffel (Abb. 47). Buschfeuer betreffen meist nur Teile dieser Zone.

Zone 5 liegt im Einflussbereich der zwei Dörfer Hamukungu und Kikorongo. Diese Zone ist weitgehend von offenem Buschland und Grasland beherrscht und weist den im Park meist verbreiteten Graslandtyp (2) mit einer Dominanz von *S. pyramidalis* auf. Das Gebiet stösst im Norden des UG an den Lake George welcher hier einen abgetrennten Ausläufer, den Lake Kikorongo, gebildet hat. Zone 5 gehört zu den Hauptverbreitungsgebieten von Uganda Kob (Abb. 46). Illegale Aktivitäten wie Wilderei und Holzschlag sind in diesem Gebiet in besonderes hohem Ausmass zu verzeichnen. Die Zone 5 ist auch das am stärksten von Buschfeuern betroffenen Gebiet.

Zone 6 ist sowohl hinsichtlich morphologischer und topografischer Aspekte als auch hinsichtlich der Art der Grasländer heterogen. Das Gebiet fällt ganz im Osten mit einem ausgedehnten Sumpfgebiet leicht zum Lake George ab. In Zone 6 ist die Dichte der Flusspferde am höchsten, entsprechend sind die Böden stark

beansprucht (Abb. 49). Hingegen wird diese Zone von Uganda Kob nur moderat genutzt (Abb. 46). Löwen werden hier häufiger gesichtet als in anderen Zonen. Entsprechend wird das Gebiet von Touristen stark frequentiert. Brände sind häufig, betreffen aber meist nur Teile dieser Zone.

Zone 7 liegt im Osten des UG zwischen den Dörfern Kasenyi und Hamukungu. Hier dominiert die Kurzgrassavanne (Graslandtyp 1). Das Gebiet ist flach und in Regenzeiten vielerorts überschwemmt. Die Böden sumpfiger Gelände werden durch Begehung grosser Herbivoren stark beansprucht. Hier findet sich daher eine Grasartenzusammensetzung, die sonst kaum vorkommt. Die Ufer angrenzend an diese Zone werden von einer grossen Zahl an Flusspferden bevölkert (Abb. 49). Büffel sind eher selten (Abb. 47 und 48). Zone 7 ist eines der Hauptverbreitungsgebiete von Uganda Kob, da die Ufer sehr flach sind und somit die besten Trinkstellen bieten (Abb. 46). Brände sind sehr häufig in dieser Zone.

2. Datenaufnahme – Felddaten

2.1. Kartengrundlage

Räumliche Referenz aller Aufzeichnungen von Felddaten bilden die offiziellen Landeskarten des *Department of Lands and Surveys Uganda* von 1972 (Sheets 66/3, 75/2, 76/1, Massstab 1:50000). Das Strassen- und Wegnetz im UG hat sich seither teilweise verändert und wurde daher mittels globalem Positionierungssystem (GPS GARMIN *eTrex*) neu vermessen. Alle räumlichen Daten wurden ursprünglich entsprechend den Landeskarten im Koordinatensystem ARC 1960 erfasst. Da dieses Koordinatensystem jedoch heute kaum mehr Verwendung findet, wurden die Felddaten in das gängige Koordinatensystem UTM WGS 84 transformiert. Alle vorliegenden Karten basieren auf dem UTM WGS 84-Koordinatensystem.

2.2. Aufzeichnung der Brände

In den Jahren 2003 bis 2006 wurden in den insgesamt acht Trockenzeiten die von Bränden betroffenen Flächen im UG aufgezeichnet (Abb. 14 a-h). Die Verhältnisse im UG erlaubten eine nahezu vollständige und akkurate Aufzeichnung der Brände und der verbrannten Flächen. Das UG weist ein weit verzweigtes Strassen- und Wegnetz auf (Abb. 8). Die Feuer wurden ausschliesslich von den Strassen und Wegen ausgehend gelegt und kamen meist erst beim nächsten Weg zum Stillstand (Abb. 13). Daher umfasste eine verbrannte Fläche oft das gesamte Gebiet zwischen sich kreuzenden Wegen. Wo dies nicht der Fall war, konnte die verbrannte Fläche erfasst werden, indem die Brandlinie abgefahren und deren Verlauf mittels GPS aufgezeichnet wurde. Sämtliche Regionen des UG wurden wöchentlich besucht; neue Brände konnten daher innerhalb weniger Tage entdeckt und aufgezeichnet werden. Alle verbrannten Gebiete wurden kartiert und in ein Geografisches Informationssystem (GIS *ArcMap*) integriert. Die entsprechenden Karten zeigen das Ausmass der Brände in jeder Trockenzeit (Abb. 14 a-h).

Über die Brände in der Krater-Region können nur ungenaue Angaben gemacht werden. Sie sind auf den Karten (Abb. 14 a-h) mit 'wahrscheinlich verbrannt' bezeichnet. Die Krater-Region gehört nicht mehr zum eigentlichen UG. Dennoch hat sie als potenzielles Ausweichgebiet für Büffel und Elefanten grosse Bedeutung (vgl. V. 6.2.). Der Versuch, das Ausmass der Brände in dieser unzugänglichen Region für die Zeitdauer der Untersuchung mittels Satellitenbilder zu ermitteln, war erfolglos. Brandflächen sind auf Satellitenbildern meist nicht oder nur unvollständig zu erkennen, da sich am Äquator fast täglich eine Wolkendecke bildet. Überdies liegen kaum Satellitenbilder für diese Region vor.



Abb. 13 Weg als Feuerschranke im QENP.

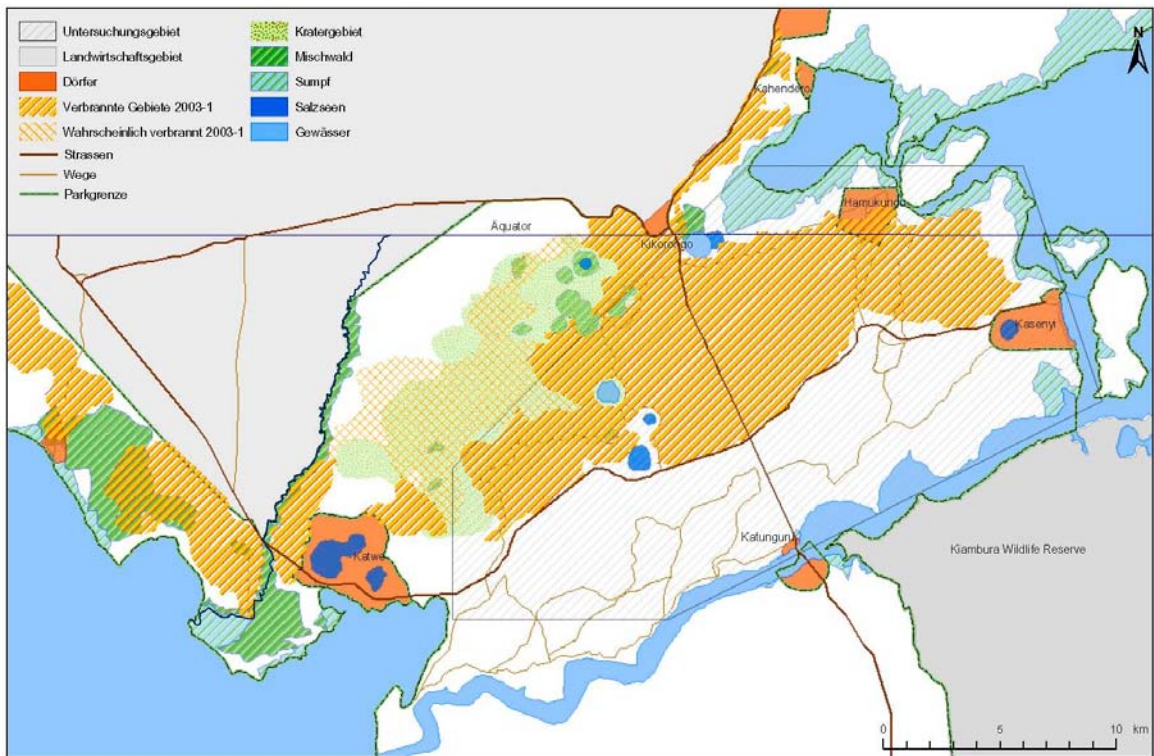
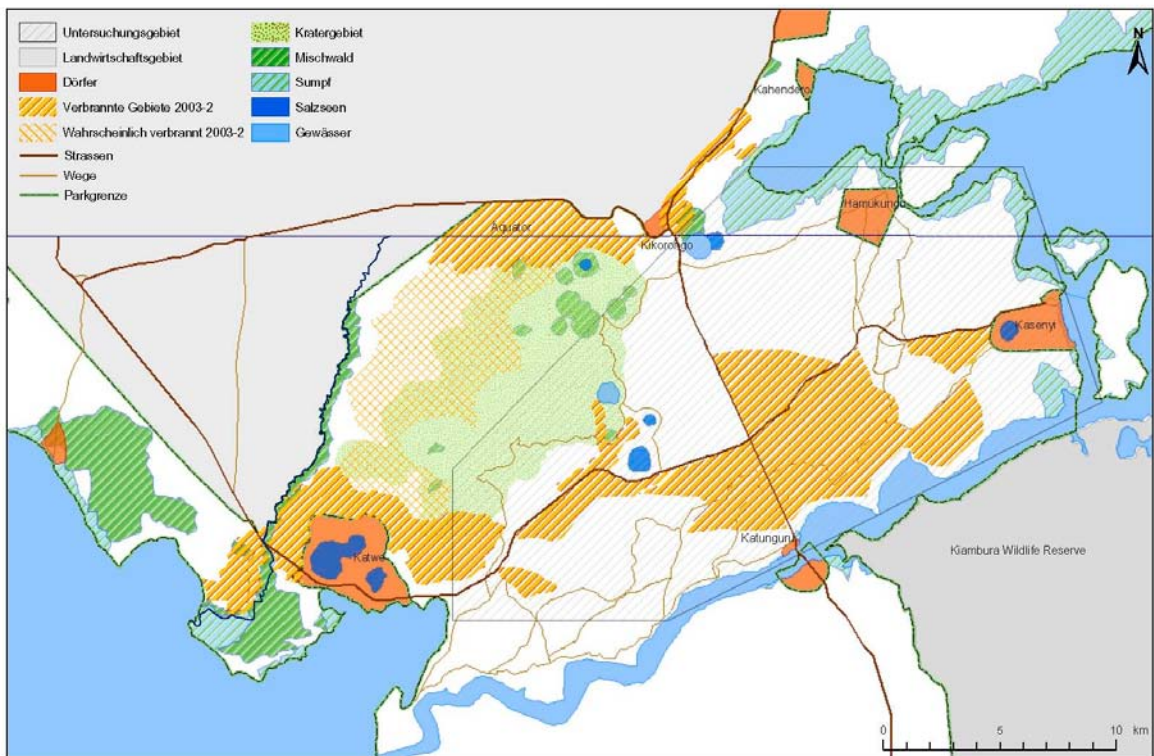
a**b**

Abb. 14 Verbrannte Gebiete im UG in der ersten (a) und zweiten (b) Trockenzeit des Jahres 2003.

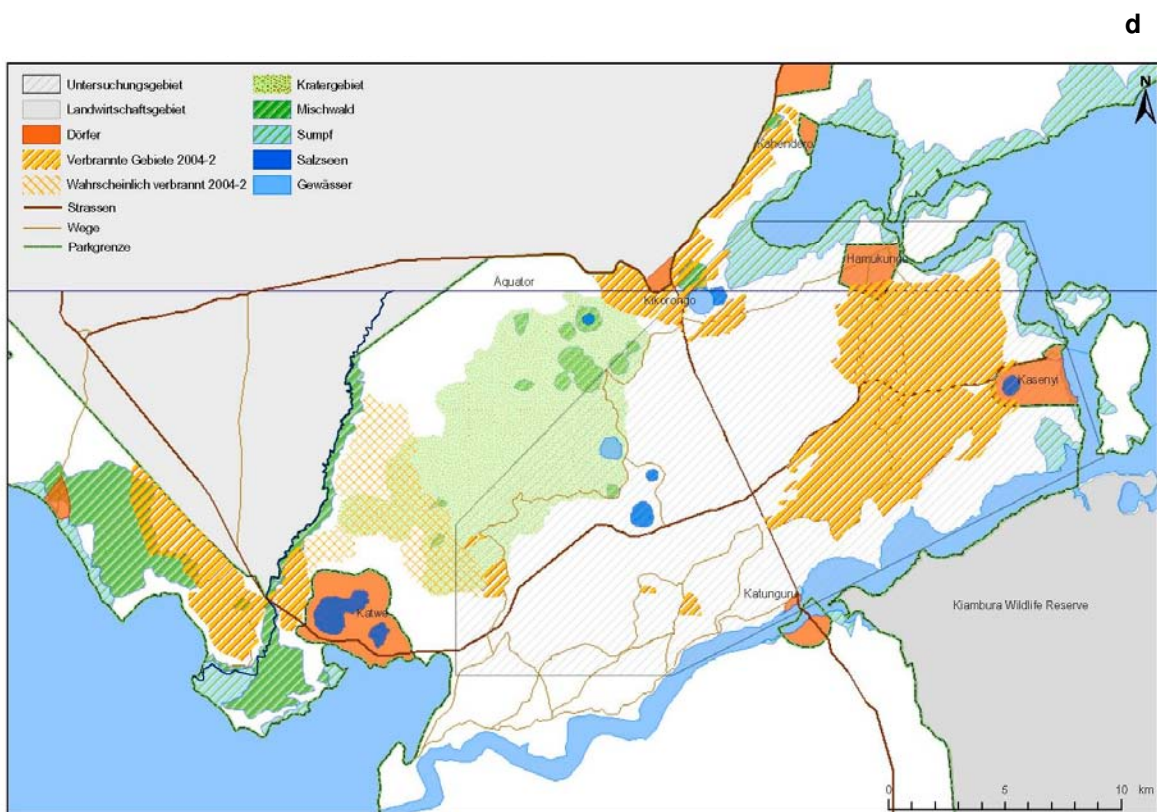
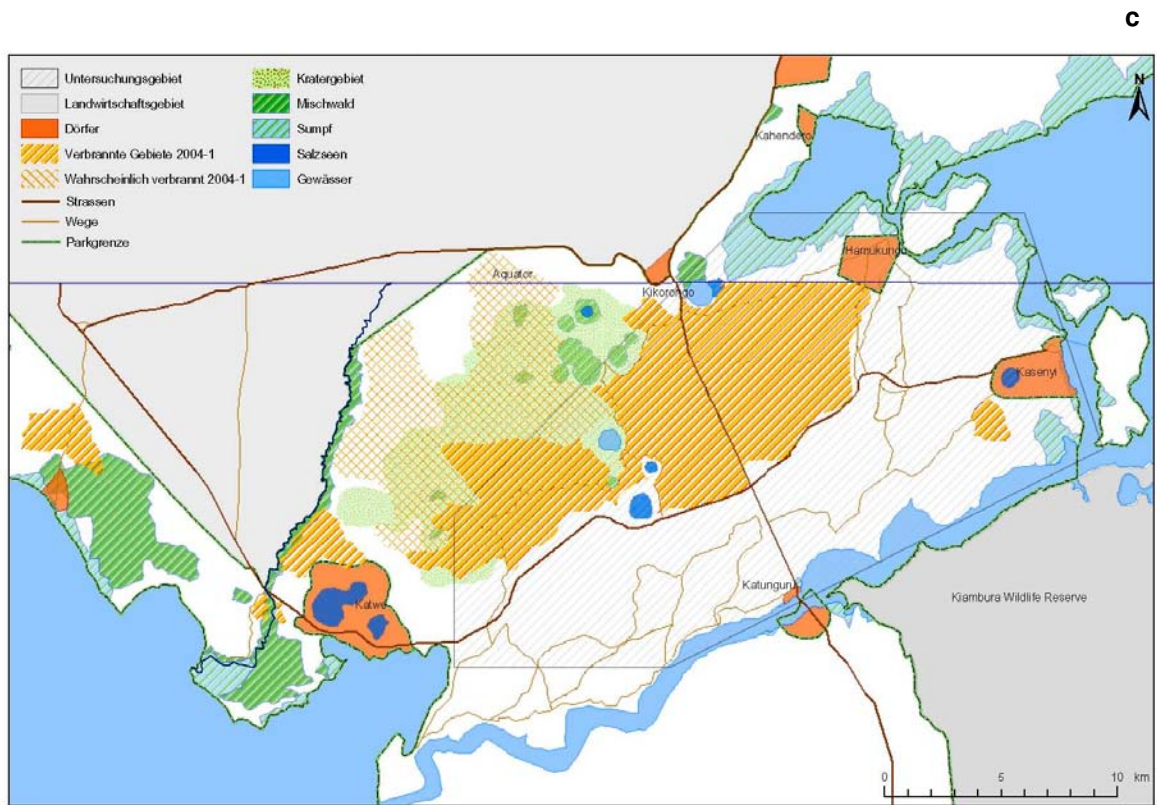
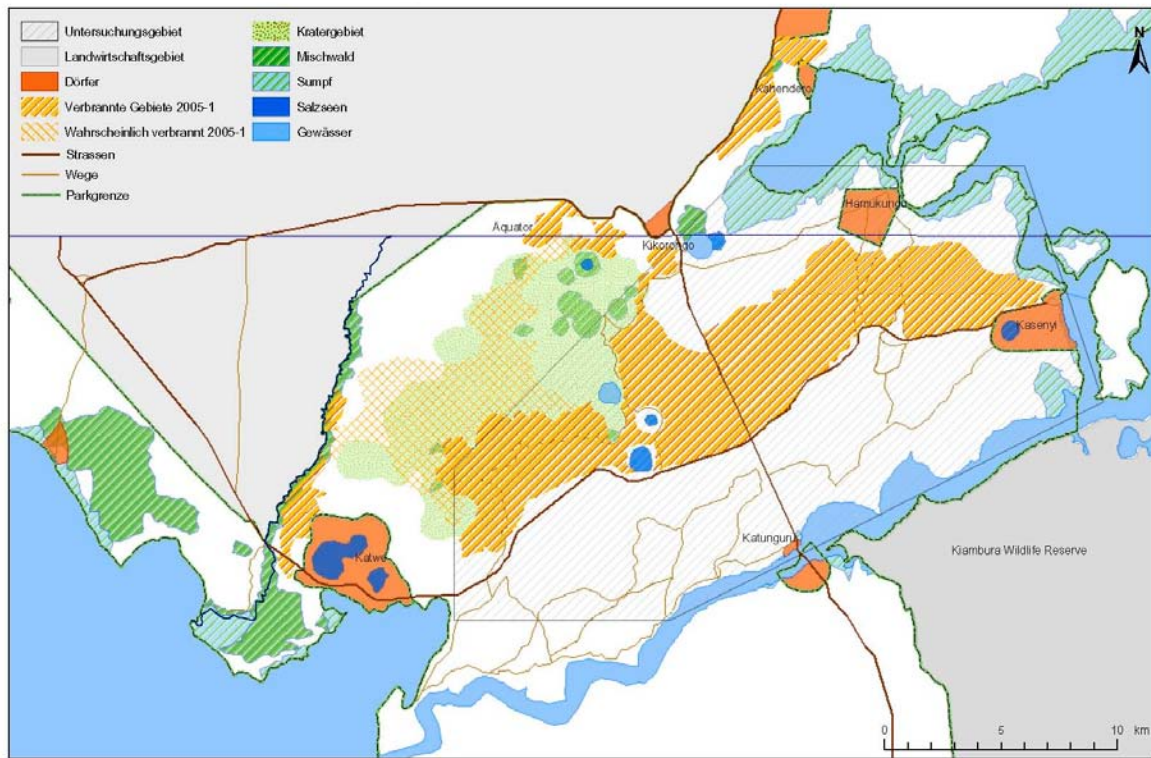


Abb. 14 Verbrannte Gebiete im UG in der ersten (c) und zweiten (d) Trockenzeit des Jahres 2004.

e



f

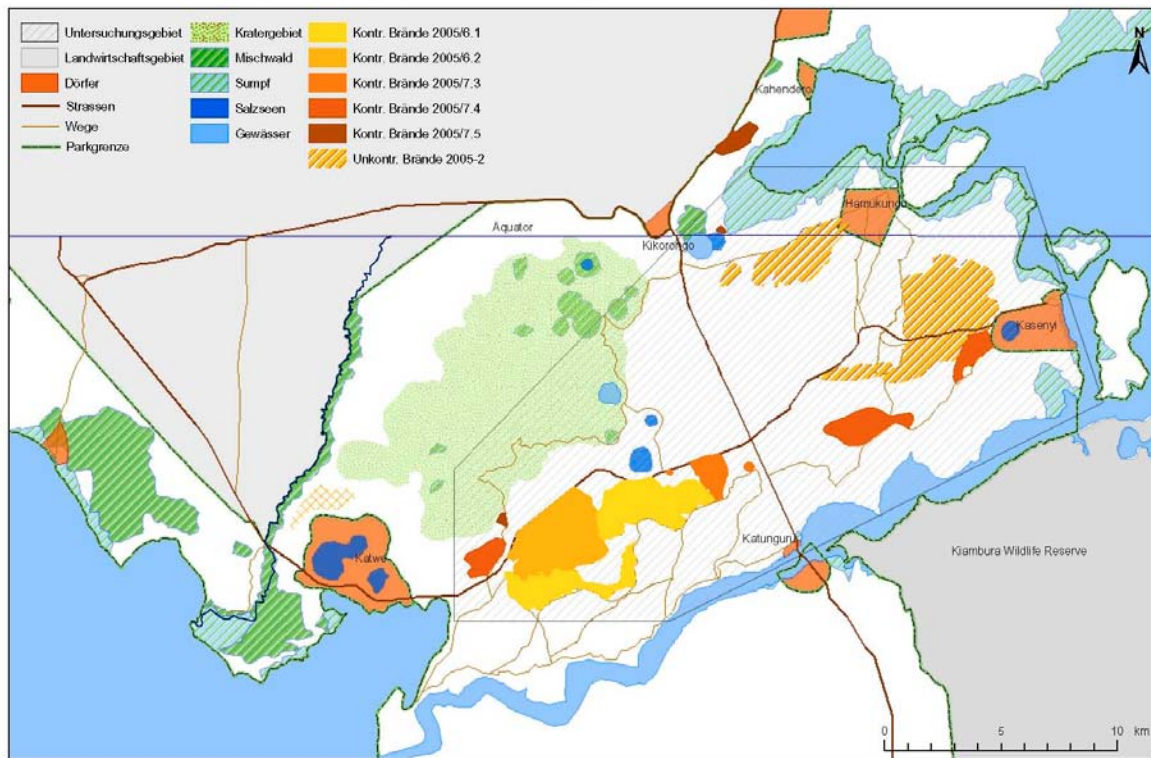
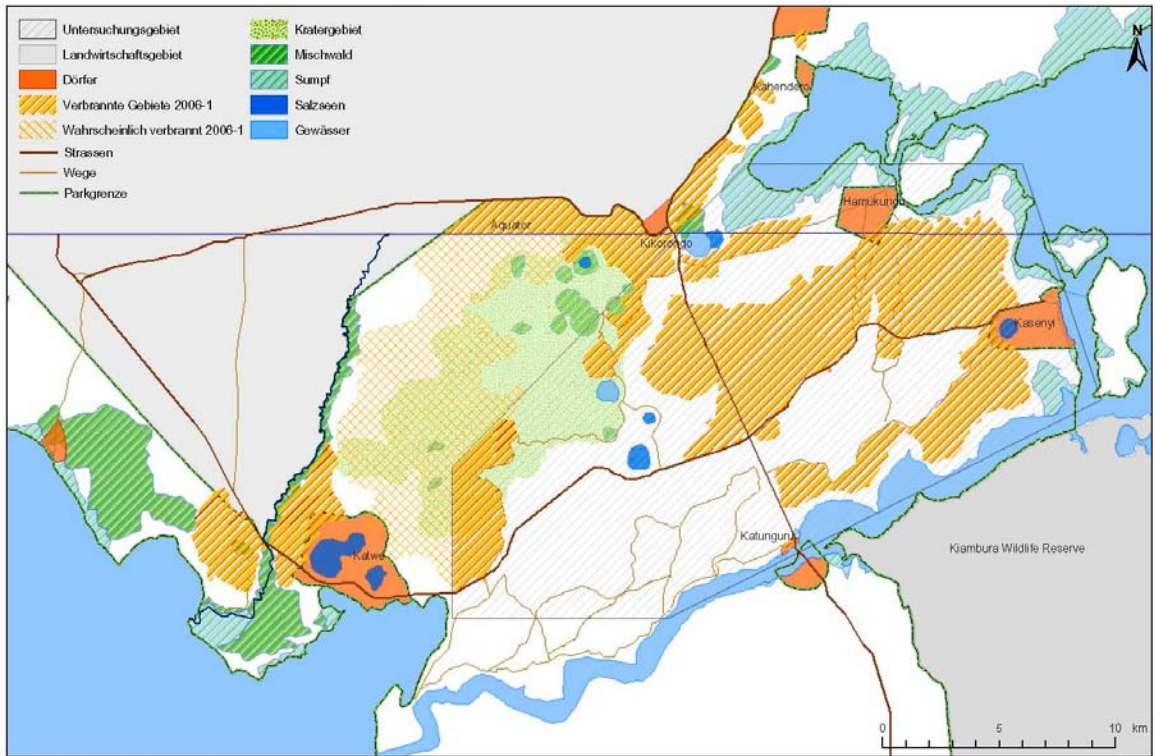


Abb. 14 Verbrannte Gebiete im UG in der ersten (e) und zweiten (f) Trockenzeit des Jahres 2005.

g



h

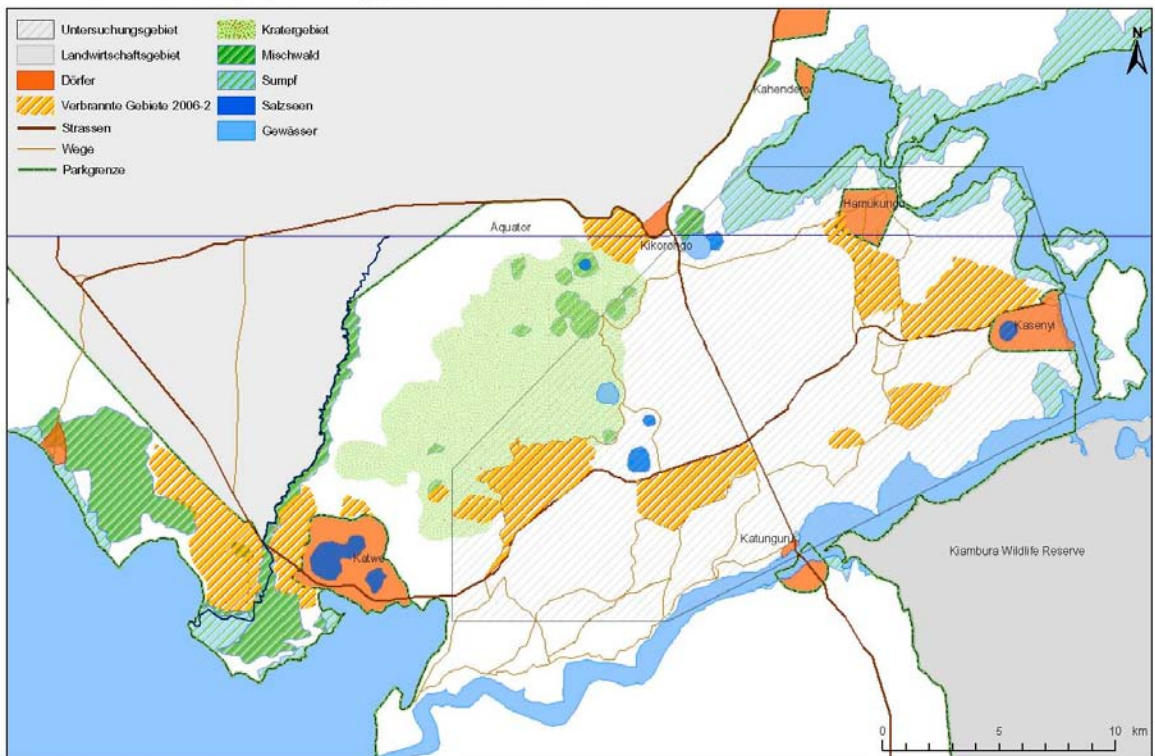


Abb. 14 Verbrannte Gebiete im UG in der ersten (g) und zweiten (h) Trockenzeit des Jahres 2005.



Abb. 15 *Acacia hockii*-Gehölz im QENP im *postfire* 1-Zustand.



Abb. 16 *Chloris gayana*-Grasland im QENP im *postfire* 2-Zustand. Links vom Weg ein unverbranntes Gebiet.



Abb. 17 Offenes Buschland im QENP im *postfire* 3-Zustand.

2.3. Vegetationsentwicklung nach Bränden

Die vorliegende Untersuchung soll unter anderem die Frage beantworten, wie die Habitatwahl der Pflanzenfresser durch den Zustand der Vegetation vor und nach Bränden beeinflusst wird. Die fokussierten Herbivoren, Uganda Kob, Büffel und Flusspferd sind Grasfresser. Aus diesem Grund erschien es sinnvoll, die Entwicklung der Grasdecke nach Bränden zu quantifizieren, beziehungsweise in einzelne Stadien aufzuteilen. Zu diesem Zweck wurde im ersten Jahr der vorliegenden Untersuchung im ganzen UG die Vegetationsentwicklung nach den Bränden über einen Zeitraum von drei Monaten beobachtet und aufgezeichnet. So konnte der Zusammenhang zwischen Vegetationstyp, Brandschäden und dem Verlauf der Vegetationsentwicklung evaluiert werden (vgl. IV. 1., Tab. 6). In der Folge wurden drei voneinander deutlich unterscheidbare *postfire*-Zustände definiert. Diese entscheiden wesentlich über Quantität und Qualität des Nahrungsangebotes in einem Gebiet, und damit über die potenzielle Anziehungskraft des Gebietes für Grasfresser.

Postfire 1 ist der Zustand unmittelbar nach dem Brand, in dem sich noch keine oder nur an wenigen sehr feuchten Stellen eine neue Grasvegetation entwickelt hat (Abb. 15).

Postfire 2 charakterisiert den Zustand, in welcher ein Brandgebiet flächendeckend mit frischem noch sehr kurzem Gras bedeckt ist (Abb. 16).

Postfire 3 bezeichnet eine spätere Phase der Vegetationsentwicklung, in der die Grasdecke wieder eine gewisse Höhe erreicht (je nach Graslandtyp 20 bis 30 cm). Überdies beginnen in dieser Phase meist auch die verbrannten Büsche wieder auszutreiben (Abb. 17).

Der Begriff *postfire*-Stadium ist dadurch definiert, dass sich alle verbrannten Gebiete im entsprechenden *postfire*-Zustand befinden. Da es auch Zeiträume gibt, in welchen zwei *postfire*-Zustände gleichzeitig vorkommen, werden entsprechend Übergangsstadien definiert (s. unten 4.2.3.). Ein Stadium dauert durchschnittlich 2 bis 4 Wochen, abhängig von den Niederschlägen. Die Zeit vor Beginn der Brände wird als *prefire*-Stadium bezeichnet.

2.4. Tierzählungen

2.4.1. Transektaufnahmen versus Punktaufnahmen

Nebst der Aufnahme der verbrannten Gebiete im UG bildete die quantitative Erfassung des Vorkommens der Fokusspezies einen Hauptbestandteil der Untersuchung. Es war zu entscheiden, welche Zählmethode den lokalen Verhältnissen und den Fragestellungen am Besten angepasst ist. Häufig werden grössere Tiere auf Linientransekten gezählt (Bookhout 1994, Buckland et al. 2001, Krebs 1999). Dabei ergeben sich bei relativ wenigen Zählungen vergleichsweise viele Tierbeobachtungen, womit der Aufwand der Feldarbeit verringert werden kann. Diese Methode schien jedoch im vorliegenden Fall aus verschiedenen Gründen nicht geeignet.

a) Die Fragestellungen erfordern eine Art der Datenerhebung, bei welcher jede Tiersichtung eindeutig mit einem bestimmten Zustand der Vegetationsentwicklung nach einem Brand korrelierbar ist (s. oben 2.3.). Transekte könnten letztlich aber sowohl durch verbrannte als auch unverbrannte Gebiete laufen. Die Zuordnung der Tierbeobachtungen eines Transekts zu einem bestimmten *postfire*-Zustand wäre dann unmöglich.

b) Die in der vorliegenden Untersuchung berücksichtigten Umwelt- und anthropogenen Parameter werden quantitativ mittels (kürzesten) Distanzen erfasst (s. unten 4.). Von Punkten aus können solche einfach gemessen werden, nicht aber von Linien aus.

c) Linientransekte sind im Feld dann schwierig abzufahren, wenn sich, wie im UG der Fall, überall verstreut Buschinseln befinden. Eine wiederholte Begehung unter Beibehaltung eines bestimmten Transektverlaufs wäre in der Realität kaum durchführbar.

Aus den genannten Gründen wurde für die standardisierte Erfassung der Tierdaten an Land die Zählung von Punkten aus gewählt (Abb. 18). Die Zahl der Tierbeobachtungen an Punkten ist zwar geringer, so dass mehr Zählungen vorgenommen werden müssen, um statistisch gut verwertbare Daten zu erhalten (vgl. Methoden, Anhang 1). Hingegen ist ein Punkt in all seinen Umwelteigenschaften und in seinem räumlichen Verhältnis zu anderen Punkten klar definiert. Ungeachtet dessen, dass sich die gezählten Tiere in einem gewissen Radius vom Punkt bewegen, repräsentiert der Punkt eine Lokalität mit einer bestimmten Merkmalskombination (Bookhout 1994, Krebs 1999).

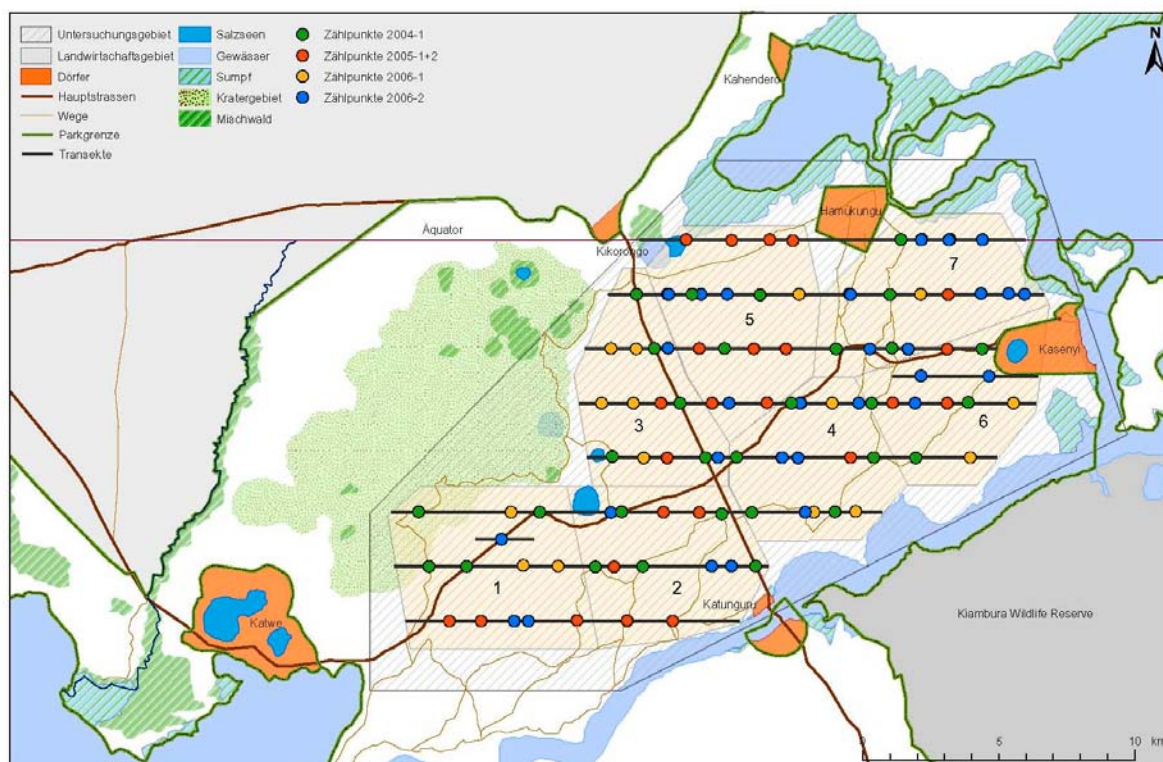


Abb. 18 Verteilung der Zählpunkte im UG.

2.4.2. Verteilung der Zählpunkte im UG

Insgesamt wurden über den ganzen Untersuchungszeitraum 100 Zählpunkte in zufälliger Anordnung auf acht parallele von Ost nach West verlaufende Transekte verteilt (Abb. 18). Diese Transekte haben einen Abstand von jeweils 2 km zueinander. Für jede Zählperiode wurden jeweils neue Punkte definiert. Die Bestimmung neuer Punkte wurde vor Beginn der Zählperiode auf einer Karte vorgenommen und die entsprechenden Punkte dann im Feld per GPS gesucht. Wo ein Punkt zufällig in einer Buschinsel lag oder aus anderen Gründen schlecht zugänglich war, wurde er auf dem Transekt geringfügig nach links oder rechts verschoben. Eine Zählperiode umfasste manchmal nur Teile des UG, oder die Zählpunkte lagen völlig ungleichmässig (zufällig) über das UG verstreut (Abb. 18).

Von den 100 Zählpunkten lagen insgesamt 54 in verbrannten, 46 in unverbrannten Gebieten. Wurde ein Gebiet anfangs in unverbranntem Zustand beprobt, jedoch später in der gleichen Zählperiode abgebrannt, wurden dort keine Zählungen mehr vorgenommen. Ein Zählpunkt ist daher – abgesehen vom *prefire*-Stadium – immer entweder in unverbranntem oder in verbranntem Zustand beprobt worden.

2.4.3. Tierzählungen an Land

Die Tierzählungen fanden in den Jahren 2004 bis 2006 in den Trockenzeiten jeweils über einen Zeitraum von zwei bis drei Monaten statt. Insgesamt liegen Daten von fünf Zählperioden vor (Tab. 3). An Land wurden Büffel und Uganda Kob gezählt. Die Zählungen fanden in den Morgenstunden zwischen 07.00 und 12.00 Uhr statt. Während 10 Minuten wurden an jedem angefahrenen Punkt alle gesichteten Individuen der Fokusspezies im gewählten Radius gezählt. Dieser beträgt bei Büffeln für Herden 800 m, für Individuen und Junggeselengruppen 650 m, und für Uganda Kob 580 m (vgl. Methoden, Anhang 1). Die jeweilige Distanz zu jedem Tier, beziehungsweise einer Tiergruppe, wurde mit einem Laser-Distanzmesser (*LEICA*, Reichweite 800 m) gemessen. Der gewählte Radius für die Tierbeobachtungen ergibt sich im Wesentlichen aus der Reichweite, beziehungsweise der Zuverlässigkeit des Laser-Distanzmessers, welche von der Grösse der Tierart abhängt. Eine Unterscheidung der Geschlechter konnte, zumal bei grösseren Distanzen, nicht zuverlässig vorgenommen werden. Von der Auswertung entsprechender Daten wurde daher abgesehen. Bezüglich geschlechtsspezifischer Unterschiede in Verbreitungs- und Bewegungsmustern wird auf frühere verhaltensökologische Studien über die Fokusspezies im QENP verwiesen (Deutsch 1994, Balmford 1990, Field & Laws 1970, Grimsdell 1969).

Tab. 3 Zählperioden, aufgeteilt in die jeweiligen *pre*- und *postfire*-Stadien. Der Zusatz -1 oder -2 bei den Zählperioden bezeichnet die erste oder die zweite Trockenzeit des Jahres. Der Zusatz I oder II beim Stadium bezeichnet frühe oder späte Beobachtungen. (Daten in Klammern: Zählungen der Zählperiode 2005-1 wurden nicht von der Autorin persönlich durchgeführt).

Zählperiode	Stadium							
	<i>prefire</i> I	<i>prefire</i> II	<i>postfire</i> 1/ I	<i>postfire</i> 1/ II	<i>postfire</i> 2/ I	<i>postfire</i> 2/ II	<i>postfire</i> 3/ I	<i>postfire</i> 3/ II
2004-1	3.–6.2.	9.–12.2.	4.2.–3.3.		10.2.–15.3.		24.2.–25.3.	
2005-1	(14.1.)	(2.2.)			(8.3.)		(23.3.–1.4.)	
2005-2	16.–24.6.	28.6.–1.7.		16.6.–1.8.		30.6.–28.8.		25.8.–4.9.
2006-1			13.12.–5.3.		16.2.–26.3.			
2006-2	12.–24.12.	27.12.06.–3.1.07						8.8.–9.9.

Bei jede Begehung wurde jeweils auch der *postfire*-Zustand am Zählpunkt bestimmt (s. oben 2.3.). Daten aus unverbrannten Gebieten wurden jenem *postfire*-Stadium zugeordnet, welches dem Zustand der verbrannten Gebiete entsprach. Insgesamt wurden im Untersuchungszeitraum 2004 bis 2006 ungefähr 750 Zählungen (Begehungen), das heisst durchschnittlich rund 110 Zählungen pro Zone, oder 7 bis 8 Zählungen pro Zählpunkt vorgenommen. Für jedes *pre*-, beziehungsweise *postfire*-Stadium resultieren insgesamt etwa 180 bis 200 Zählungen.

2.4.4. Tierzählungen in Gewässern

Innerhalb des Untersuchungszeitraums wurden in Zusammenarbeit mit dem *Research & Monitoring Department* der UWA drei Flusspferdzählungen vorgenommen. Diese umfassten sämtliche Gewässerabschnitte

innerhalb des UG und der angrenzenden Gebiete im nördlichen Sektor des QENP, im Jahr 2006 auch den südlichen Sektor. In etwa 20 bis 30 m Entfernung vom Ufer wurden in langsamer Fahrt von einem Motorboot aus sämtliche sichtbaren Individuen gezählt. Jede Lokalität einer Gruppe oder eines Einzeltieres wurde mit einem GPS-Punkt festgehalten. So kann die Verbreitung und Dichte der Flusspferde in einzelnen Gewässerabschnitten aufgezeigt werden (vgl. IV. 4., Abb. 49).

2.5. Monitoring Büffelherden

Um zusätzliche Informationen zur Verbreitung der Büffel zu erhalten, wurden im Jahre 2004 parallel zu den standardisierten Punktzählungen entlang festgelegter Strecken alle Standorte, an welchen Büffelherden gesehen wurden, aufgezeichnet. Im Jahre 2005 wurde von Juli bis Oktober auch die Grösse der angetroffenen Herden, sowie einzelne Individuen der Herden, die sich durch besondere Merkmale auszeichnen, erfasst, um eine Herde bei erneuter Begegnung allenfalls als dieselbe identifizieren zu können (vgl. Abb. 6). Dabei wurden nicht entlang festgelegter Strecken, sondern in einer zuvor bestimmten Untersuchungszone gezielt Herden gesucht und diese dann über einen bestimmten Zeitraum beobachtet². Dadurch sollte insbesondere auch Information zum Aktionsradius einzelner Herden gewonnen werden (vgl. V. 3.1.). Insgesamt liegen 75 Beobachtungseinheiten vor.

2.6. Stratifizierung der Vegetation

Das UG weist fleckenhafte Vegetationsmuster auf. Die Übergänge von Grasland mit geringem Anteil an Büschen über offenes Buschland bis hin zu dichtem Buschland mit zum Teil ausgedehnten und nahe stehenden Buschinseln sind fließend (Abb. 19 und 20). Lediglich in Gewässernähe hebt sich meistens ein Gürtel von Dickicht oder typischer Ufervegetation von der Vegetation benachbarter Gebiete ab. Für die Zuweisung der Tierdaten zu einem Vegetationstyp wurde die Vegetation im UG stratifiziert. Es erwies sich als sinnvoll, zu diesem Zweck die Buschdichte zu messen. An 250 gleichmässig über das ganze UG verteilten Punkten (einschliesslich der 100 Zählpunkte) wurde jeweils in alle vier Himmelsrichtungen mit dem Laser-Distanzmesser die Distanz vom Beobachter bis zum nächsten Busch gemessen. Das Mittel der vier an einem Punkt gemessenen Distanzen wurde in eine Skala eingeordnet. Auf Grund dieser Skala wurden folgende Vegetationstypen definiert:



Abb. 19 Dichtes Buschland im QENP.



Abb. 20 Grasland im QENP.

² Wir danken Simone Bütler für die logistische Unterstützung beim Büffel-Monitoring.

Dickicht	Distanz zwischen Buschinseln 0 bis 40 cm
Dichtes Buschland	Distanz zwischen Buschinseln 41 bis 100 cm (Abb. 19)
Offenes Buschland	Distanz zwischen Buschinseln 101 bis 170 cm
Grasland	Distanz zwischen Buschinseln > 171 cm (Abb. 20)

An weiteren etwa 200 Punkten wurde der Vegetationstyp ohne Messung lediglich visuell eingeschätzt. Alle Messdaten zur Stratifizierung der Vegetation wurden mit dem GIS *ArcMap* verarbeitet (Abb. 12). Im Vegetationstyp ‚Dickicht‘ wurden keine Tierzählungen durchgeführt, da sich die Fokusspezies ausschliesslich in offenem Gelände aufhalten und eine Beprobung im Dickicht kaum Beobachtungen ergäben hätte.

Hinsichtlich der Grasländer werden je nach Höhe und Dichte der Gräser, das heisst vorwiegend aufgrund morphologischer Aspekte, ebenfalls vier Typen unterschieden (Abb. 21-24). Die Grasland-Typen sind zudem durch die Dominanz von einer oder mehrerer Grasspezies charakterisiert. Die deskriptiven Angaben zur Biomasse ergeben sich grundsätzlich aus der Grasartenzusammensetzung. Die Quantität an Biomasse hängt jedoch unter anderem auch davon ab, in welchem *postfire*-Stadium sich ein Gebiet befindet, oder wie stark dieses zu bestimmten Zeiten begrast wird.



Abb. 21 Graslandtyp 1 – Kurzgrassavanne im QENP.



Abb. 22 Graslandtyp 2 – Mittelhohe Grassavanne im QENP.



Abb. 23 Graslandtyp 3 – Hochgrassavanne im QENP.



Abb. 24 Graslandtyp 4 – *Imperata cylindrica*-Grasland im QENP.

Graslandtyp 1	Kurzgrassavanne (etwa 20 bis 40 cm hoch) mit wenig Biomasse (Abb. 21)
Graslandtyp 2	Mittelhohe Grassavanne (40 bis 100 cm hoch) mit mittlerer Biomasse (Abb. 22)
Graslandtyp 3	Hochgrassavanne (100 bis 120 cm hoch) mit sehr hoher Biomasse (Abb. 23)
Graslandtyp 4	<i>Imperata cylindrica</i> -Grasland (20 bis 150 cm hoch) mit hoher Biomasse (Abb. 24)

Der Graslandtyp 1, die Kurzgrassavanne, findet sich vor allem in einer Zone entlang der Gewässer. Die intensive Begehung durch die Flusspferde und die daraus resultierende Bodenverdichtung hat zur Folge, dass oft nur Kurzgräser und Kriecher wie *Microchloa kunthii*, *Sporobolus stapfianus* und *Botriochloa spp.* (Abb. 21) vorkommen, welche in kompakten undurchlässigen Böden wachsen können (vgl. V. 4. und V. 5.2., Lock 1972). Der Graslandtyp 2 mit mittelhohen Grasarten wie *Sporobolus pyramidalis*, *Heteropogon contortus* (Abb. 22) und stellenweise *Themeda triandra* (Abb. 45) überwiegen im UG in allen zentralen Bereichen. Der Graslandtyp 3 mit hohen und dicht wachsenden Grasarten wie *Hyparrhenia filipendula* und *Cymbopogon afronardus* (Abb. 23), kommt im westlichen Teil des UG vor, ebenso der zweite Typ der Hochgrassavanne, das *I. cylindrica*-Grasland (Abb. 24 und 44). *I. cylindrica* ist eine typische, nach Bränden ausserordentlich schnell spriessende Feuer-Klimax-Art, die durch ihren hohen Anteil an Silizium scharfkantig und nahezu ungeniessbar für Pflanzenfresser ist (Browilow 1995, Van Oudtshoorn 1992).

3. Datenaufbereitung

3.1. Feuerökologische Parameter

Für die Analyse der Daten zu Uganda Kob wurde zusätzlich zur Unterteilung in *pre*- und *postfire*-Stadien für jede Begehung an einem Zählpunkt mittels GIS *ArcMap* die jeweils kürzeste Distanz zum nächsten unverbrannten und zu den nächsten verbrannten Gebieten jedes *postfire*-Zustandes gemessen (Tab. 4). Jeder Zählpunkt erhielt pro Beobachtung somit maximal vier zusätzliche feuerökologische Parameter, eine Distanz für das nächstliegende unverbrannte, und drei Distanzen für die nächstliegenden verbrannten Gebiete (*postfire* 1, 2 und 3), sofern alle *postfire*-Zustände gleichzeitig vorkamen, was kaum je der Fall war.

Tab. 4 Ausschnitt aus einem Datensatz für Uganda Kob mit jeweils fünf Begehungen an drei Zählpunkten. Fett markiert sind die feuerökologischen Parameter ‚Zustand‘ und ‚Stadium‘. Der *postfire*-Zustand 4 bezeichnet Beobachtungen in unverbrannten Gebieten. Diese Beobachtungen werden jenem *postfire*-Stadium zugeordnet, welches dem Zustand der verbrannten Gebiete im gleichen Zeitraum entspricht.

Zählpunkt	Datum	Anzahl Individuen	postfire-Zustand	postfire-Stadium	Distanz in m zu unverbrannt	Distanz in m zu <i>postfire</i> 1	Distanz in m zu <i>postfire</i> 2	Distanz in m zu <i>postfire</i> 3
58	21.08.2005	0	2	2	679	-	0	2396
58	24.08.2005	19	2	2	679	-	0	2396
58	28.08.2005	5	2	2	679	-	0	2396
58	31.08.2005	34	3	3	679	-	-	0
58	04.09.2005	78	3	3	679	-	-	0
59	21.08.2005	18	2	2	1340	-	0	891
59	24.08.2005	43	2	2	1340	-	0	891
59	28.08.2005	31	2	2	1340	-	0	891
59	31.08.2005	50	3	3	1340	-	-	0
59	04.09.2005	15	3	3	1340	-	-	0
60	14.01.2006	3	4	1	0	1594	-	-
60	19.01.2006	0	4	1	0	1594	-	-
60	06.03.2006	0	4	2	0	-	1594	-
60	21.03.2006	0	4	2	0	-	1594	-
60	24.03.2006	0	4	2	0	-	1594	7226

3.2. Umweltparameter

Als Einflussfaktoren werden insgesamt vier Umweltfaktoren berücksichtigt: Der Vegetationstyp beziehungsweise die Vegetationsdichte, der Graslandtyp, sowie das Vorkommen von Wasser und die Lokalitäten der Salzseen (Vorkommen von Mineralsalzen). Der Vegetationstyp und der Graslandtyp gehen bei der Auswertung der Daten zu Uganda Kob in Form erwähnter Dichte- beziehungsweise Höhenmasse (s. oben 2.6.) in die Analysen ein, bei der Auswertung der Daten zu den Büffeln in Form von Kategorien (s. unten 4.2.2.). Bei den Parametern ‚Wasser‘ und ‚Salzsee‘ wurden die jeweilige kürzeste Distanz zwischen jedem Zählpunkt und dem nächstliegenden Wasservorkommen, beziehungsweise dem nächsten Salzsee gemessen. Alle Distanzen wurden mittels GIS *ArcMap* berechnet.

Weitere natürliche Einflussfaktoren, wie etwa das Vorkommen von Prädatoren, konnten nicht quantitativ erfasst werden. Es gibt jedoch nur noch eine sehr geringe Zahl an Prädatoren; im nördlichen Sektor des QENP ungefähr 60 Löwen, etwa die gleiche Anzahl Hyänen und einige Leoparden (L. Siefert, pers. Komm.).

3.3. Anthropogene Parameter

Bei den anthropogenen Einflussfaktoren kommen insbesondere die Parameter ‚Strasse‘ und ‚Dorf‘ zur Berücksichtigung. Es wurden jeweils die kürzesten Distanzen von jedem Zählpunkt zur nächsten Strasse beziehungsweise zum nächstgelegenen Dorf mittels dem GIS berechnet. Distanzen zu unbefestigten Wegen wurden ebenfalls erhoben. Diese stellen jedoch weder ein Hindernis dar, noch werden sie von Wildtieren in irgendeiner Form bevorzugt genutzt und spielen daher für die Verbreitung der untersuchten Arten kaum eine Rolle. Sie werden in den Analysen nicht als Einflussfaktor berücksichtigt.

Es gibt eine ganze Reihe anderer anthropogener Faktoren, welche die Verbreitung der Fokusspezies beeinflussen könnten. Beispiele sind etwa die Wilderei, und grundsätzlich alle menschlichen Aktivitäten im Park, nicht zuletzt die Präsenz des Menschen als solche. Diese Faktoren sind jedoch kaum quantifizierbar. Sie müssen jedoch bei der Interpretation von Ergebnissen zu Vorkommen und Verbreitung der untersuchten Arten berücksichtigt werden.

4. Statistische Auswertungsmethoden

4.1. Dichtebestimmungen mittels *Distance*

Die Dichtebestimmungen erfolgen mit der Software *Distance* (Version 3.5, Buckland et al. 2001). Die Dichte gilt als Basisinformation hinsichtlich der Verbreitung einer Art in einer Region (vgl. IV. 2.1. und IV. 3.1.). Es werden Dichten für die einzelnen Vegetationstypen, für verbrannte und unverbrannte Gebiete, sowie für die Zählperioden und die einzelnen Stadien der Vegetationsentwicklung (*pre-* und *postfire*-Stadien) ermittelt. Die Ergebnisse der Dichtebestimmungen können Aussagen anderer Analysen verifizieren.

Bei den Büffeln werden Individuen und Junggesellengruppen beziehungsweise Herden separat ausgewertet, da sie als unterschiedliche soziale Gruppierungen klar erkennbar sind und Habitate im UG ungleich nutzen (vgl. V. 3.1). Für die einzelnen Zählperioden, aber auch für die einzelnen *pre-* und *postfire*-Stadien lassen sich für Büffel keine Dichtebestimmungen vornehmen, da ein sehr grosser Teil aller Beobachtungen Nullbeobachtungen sind. Die Zahl positiver Sichtungen beträgt bei Individuen und Gruppen ungefähr 30% aller Beobachtungen, bei den Herden nur etwa 10%.

Die für Punktzählungen empfohlene Probegrösse (k) von mindestens 100 pro *Distance*-Analyse wird in allen Datensätzen mit Ausnahme der *postfire*-Zeit des Jahres 2006 erreicht (Buckland et al. 2001). Für letztere liegen lediglich 89 Begehungen vor. Für die *prefire*-Zeit der einzelnen Zählperioden werden keine Analysen gemacht, da die Anzahl Begehungen jeweils unter 100 liegt. Nähere Hinweise zur Anwendung von *Distance* werden im Anhang 1 (Methoden) gegeben. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 1 und 2, Anhang 2, zusammengefasst.

4.2. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung der Fokusspezies im UG

4.2.1. Hauptkomponentenanalyse

Die Bedeutung der Einflussparameter für das Vorkommen von Uganda Kob wird zunächst mittels der Hauptkomponentenanalyse (HKA) erfasst (vgl. IV. 2.2.). Da nicht alle Daten gesamthaft ausgewertet werden können, werden eine Reihe von Teildatensätzen erstellt (s. unten 4.2.3.). Für jeden Datensatz wird eine HKA durchgeführt.

Um Korrelationen zwischen den unabhängigen Variablen (Einflussfaktoren) auszuschliessen werden diese mittels der HKA auf mathematisch voneinander unabhängige Komponenten (Faktoren) verteilt. Es resultieren weniger Komponenten als ursprünglich Einflussparameter vorhanden sind. Mittels der HKA kann eine Rangfolge für die Erklärungskraft der Einflussparameter für das Vorkommen von Uganda festgelegt werden, je nach dem auf welcher Hauptkomponente ein Einflussparameter liegt (vgl. IV. 2.2.). Die Hauptkomponenten tragen jeweils unterschiedlich grosse Anteile zur Erklärung der Varianz in einem Datensatz bei. Eine Zusammenstellung der Ergebnisse der HKA findet sich in Tabelle 3, Anhang 2. Weitere Hinweise zur HKA werden in Anhang 1 (Methoden) gegeben.

Für die Analyse der Daten zu den Büffeln ist die Anwendung der HKA infolge der Datenstruktur (zuwenig positive Beobachtungen) nicht möglich. Die Einflussparameter gehen hier direkt (in Form von Z-Werten) in die Regression ein. Allfällige Korrelationen zwischen den unabhängigen Parametern müssen bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden.

4.2.2. Multiple lineare und kategoriale Regression

Die Stärke und die Art des Zusammenhangs zwischen dem Vorkommen der Fokusspezies und den verschiedenen Einflussparametern wird mittels Regressionsanalyse erfasst. Durch multiple Regression wird ermittelt, wie viel Varianz in den Daten die Einflussparameter insgesamt erklären können (multi-variate Analyse). Es kommen unterschiedliche Regressionsmodelle für die Auswertung der Daten zu Uganda Kob beziehungsweise zu den Büffeln zur Anwendung.

Das lineare Modell wird bei der Analyse der Daten zu Uganda Kob angewendet. Die Transformation der abhängigen Variablen wird im Anhang 1 (Methoden) erläutert. Die von der HKA gebildeten Komponenten gehen anstelle der unabhängigen Variablen in die Regressionsanalyse ein und werden auf die Stärke ihres Zusammenhangs mit der abhängigen Variablen, sowie auf ihre Signifikanz in den Modellen geprüft.

Für Datensätze mit vielen Nullbeobachtungen, wie bei den Büffeln, erweist sich die kategoriale Regression als geeignet. Die kategoriale Regression (*CATREG*) verarbeitet ebenfalls einen Satz von Einflussfaktoren (multiples Verfahren). Hier werden alle Parameter in ihren Merkmalsausprägungen kategorisiert. Die metrischen

Daten der Umwelt- und der anthropogenen Einflussfaktoren werden dabei von *CATREG* automatisch diskretisiert, das heisst in fünf bis sieben Kategorien eingeteilt (vgl. Methoden, Anhang 1). Bei den feuerökologischen Parametern bilden die *pre*- und *postfire*-Stadien beziehungsweise *pre*- und *postfire*-Zustände je vier Kategorien. Für die abhängige Variable wurden folgende Kategorien definiert:

Kategorie 3	Keine Büffel
Kategorie 4	Einzeltiere und Gruppen bis 15 Individuen
Kategorie 5	Kleine Herden von 16 bis 65 Individuen
Kategorie 6	Grosse Herden von 66 bis 150 Individuen

Auch bei der Analyse der Daten zu den Büffeln wird der Gesamtdatensatz in Teildatensätze aufgeteilt (s. unten 4.2.4.). Nähere Angaben zu den Regressionsanalysen finden sich in Anhang 1 (Methoden). Eine Zusammenstellung aller Modelle und Analyse-Ergebnisse wird in Anhang 2, Tabellen 3 und 4, gegeben.

4.2.3. Raum- und Zeitvariablen bei der Auswertung der Daten zu Uganda Kob

Bei der linearen Regression müssen alle Einflussparameter in metrischer Form vorliegen. Für den Einflussfaktor ‚Raum‘ bot sich an, die West-Ost-, beziehungsweise die Nord-Süd-Koordinate jedes Zählpunktes als jeweils ein Parameter zu definieren. Die vorliegend benutzten WGS 84-Koordinaten basieren auf einem 1 km²-Netz, haben demnach eine dezimale Form. Die Koordinaten der Zählpunkte können so in Distanzen von einem (angenommenen) Nullpunkt transformiert werden. Der Nullpunkt wird bei der N/S-Koordinate durch den südlichsten, bei der W/E-Koordinate durch den westlichsten Zählpunkt repräsentiert. Somit resultieren zwei zusätzliche Parameter, die den Raum repräsentieren.

Der Raum kann demnach in metrischer Form wiedergegeben werden, nicht aber die verschiedenen Zeitabschnitte (Stadien) beziehungsweise Zustände. Eine Aufteilung des Gesamtdatensatzes entsprechend den *pre*-, beziehungsweise *postfire*-Stadien liegt daher nahe. Dabei werden jeweils zwei Datensätze von ein- und demselben Stadium zusammengestellt. Diese umfassen die jeweils früheren und die späteren Begehungen eines Stadiums (s. unten). In den Datensätzen ist ein Zählpunkt jeweils nur mit einer Begehung vertreten, sofern er im entsprechenden Stadium beprobt wurde. Liegen von einem Zählpunkt aus einem Stadium mehr als zwei Begehungen vor (frühe und späte), wurde jede zweite gestrichen (vgl. oben 3.1., Tab. 4, und Anhang 1, Methoden). Es ergeben sich insgesamt zwischen 60 und 70 Beobachtungen (Probegrösse *k*) pro Datensatz. Für das Übergangsstadium *postfire* 2/3 liegen zu wenig Zählungen vor.

<i>prefire</i> früh	alle Gebiete unverbrannt
<i>prefire</i> spät	alle Gebiete unverbrannt
<i>postfire</i> 1 früh	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 1
<i>postfire</i> 1 spät	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 1
<i>postfire</i> 1/2 früh	unverbrannte, und verbrannte Gebiete in den <i>postfire</i> -Zuständen 1 + 2
<i>postfire</i> 1/2 spät	unverbrannte, und verbrannte Gebiete in den <i>postfire</i> -Zuständen 1 + 2
<i>postfire</i> 2 früh	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 2
<i>postfire</i> 2 spät	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 2
<i>postfire</i> 3 früh	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 3
<i>postfire</i> 3 spät	unverbrannte, und verbrannte Gebiete im <i>postfire</i> -Zustand 3

Bei der gewählten Aufteilung des Gesamtdatensatzes kann der Einfluss der feuerökologischen Parameter, das heisst die unterschiedliche Nutzung von verbrannten Gebieten in verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung vor und nach Bränden nicht direkt aufgezeigt werden, da ein Datensatz jeweils nur Beobachtungen aus einem Stadium umfasst. Die feuerökologischen Parameter gehen als solche nicht in die Analyse ein. Die Frage, welchen Einfluss der Zustand der Vegetation im Vergleich verschiedener Stadien auf die Habitatnutzung von Uganda Kob hat, muss daher durch den Vergleich der Ergebnisse für die einzelnen Stadien beantwortet werden (vgl. IV. 2.4.).

Zu Vergleichszwecken werden Datensätze für die einzelnen Zählperioden sowie Datensätze für Beobachtungen aus allen verbrannten beziehungsweise allen unverbrannten Gebieten ausgewertet. Diese enthalten Daten aus verschiedenen *pre*- und *postfire*-Stadien. Letztere können nicht in metrischer Form wiedergegeben werden und gehen hier in nominaler Form in die lineare Regression ein, was zu einer eingeschränkten Zuverlässigkeit der Modelle führen kann (vgl. Methoden, Anhang 1).

4.2.4. Raum- und Zeitvariablen bei der Auswertung der Daten zu den Büffeln

Für die Auswertung der Daten zu den Büffeln bietet sich hinsichtlich des Einflussfaktors ‚Raum‘ die einführend vorgeschlagene Zonierung des UG an (vgl. III. 1.5). Es ergeben sich somit sieben Kategorien für die Raumvariable entsprechend den sieben Zonen. Wie bei Uganda Kob wird der Gesamtdatensatz in die einzelnen Stadien aufgeteilt. Es liegen jedoch lediglich vier Datensätze für das *prefire*-, das *postfire* 1-, das *postfire* 2- und das *postfire* 3-Stadium vor, ohne Unterteilung in frühe und späte Beobachtungen, da die Anzahl positiver Beobachtungen in einem Datensatz zu klein wäre. Nebst den Modellen für die einzelnen *pre*- und *postfire*-Stadien, werden ebenfalls Regressionsmodelle für die einzelnen Zählperioden sowie für verbrannte und unverbrannte Gebiete erstellt (Tab. 4, Anhang 2).

Der Raum ist ein wichtiger Einflussfaktor hinsichtlich Verbreitung und Habitatnutzung der Fokusspezies (vgl. V. 2.3. und V. 3.1.). Er hat insofern eine andere Bedeutung als die anderen Einflussfaktoren, als er grundsätzlich mehrere Eigenschaften gleichzeitig repräsentiert. Darunter können bekannte und quantifizierte Parameter sein, als auch Eigenschaften, die nicht bekannt sind. Der Einflussparameter Raum weist daher zwangsläufig Korrelation zu anderen quantifizierten Parameter auf. Um letztere in ihrem Einfluss auf das Vorkommen von Uganda Kob und Büffel unabhängig von allfälligen Korrelationen zum Raum erfassen zu können, werden für beide Fokusspezies auch Datensätze ohne Raumvariablen ausgewertet (Vergleichsmodelle). Die Ergebnisse sind zusammenfassend in den Tabellen 3 und 4, Anhang 2, ausgewiesen.

Zur Verdeutlichung eines Wirkungszusammenhangs werden in Einzelfällen auch einfache lineare Regression für einen Einflussparameter erstellt (Hilfsmodelle). Die Regressionsanalysen umfassen somit die Modelle, die Vergleichsmodelle und die Hilfsmodelle, die im Folgenden jeweils als solche angesprochen werden. Alle statistischen Standard-Verfahren wurden mit SPSS Version 13.0 durchgeführt (vgl. Methoden, Anhang 1, Meulmann & Heiser 2004).

IV. Resultate

1. Brandereignisse und Vegetationsentwicklung in Raum und Zeit

1.1. Lokalitäten und Ausdehnung der Brandflächen

Die Feuer im QENP werden jeweils in den trockensten Monaten, im Januar und Februar, sowie Juli und August, von der lokalen Bevölkerung gelegt. Sie nehmen ihren Anfang entlang der zwei Hauptstrassen durch den Park oder im Umfeld der Dörfer (Abb. 8). Von dort verbreiten sie sich in die zentralen Gebiete des Parks. Feuer kommen meist an Wegen oder Strassen zum Stillstand (Abb. 13).

Es haben sich während der Untersuchungszeit 2003 bis 2006 folgende Brandmuster gezeigt. In der ersten Trockenzeit im Januar und Februar sind vor allem Gebiete nördlich der Hauptstrasse Katwe-Kasenyi betroffen. Die Feuer werden innerhalb eines verhältnismässig kurzen Zeitraums von etwa 2 bis 3 Wochen gelegt (Tab. 6). In der zweiten Trockenzeit von Juli bis September sind die Brandereignisse über einen längeren Zeitraum verteilt. Nun sind vor allem Gebiete südlich der Hauptstrasse betroffen (Abb. 14 a-h).

Die Intensität der Feuer und damit oft auch die flächenmässige Ausdehnung, die sie erreichen, hängen in erster Linie von der Quantität der vorhandenen trockenen Biomasse ab. Sehr hohe Biomasse wird einerseits in der Hochgrassavanne (Graslandtyp 3 und 4) oder in Gebieten mit hohem Buschanteil produziert (s. unten 1.2). Entscheidend für die Ausbreitung eines Feuers ist jedoch nicht die pflanzliche Gesamtbiomasse, sondern ausreichend Grasbiomasse, welche die Feuer zwischen Buschinseln weiterleiten kann. Wenn das Buschland dicht wird, kommen Feuer zum Stillstand, weil im Buschwerk mehr Feuchtigkeit gespeichert ist und überdies weniger Grasfläche vorhanden ist (Roques et al. 2001). Zonen mit einem höheren Anteil an dichtem Buschland, wie beispielsweise die Zone 2, weisen daher verglichen mit anderen Zonen weniger verbrannte Fläche auf (Tab. 5).

Tab. 5 Prozentuale Anteile verbrannter Fläche und Häufigkeit der Brände in den Zonen 1 bis 7 für die Jahre 2003 bis 2006 (weniger als 5% verbrannte Fläche einer Zone werden nicht angegeben) sowie totale Ausdehnung verbrannter Gebiete in km² und prozentuale Anteile des UG.

Trockenzeit	Zonen							Total UG	
	1	2	3	4	5	6	7	km ²	%
2003-1	35	0	100	0	95	0	90	133	53.2
2003-2	15	45	0	100	25	35	0	70	28.0
2004-1	35	0	100	0	100	10	0	123	49.2
2004-2	0	0	0	80	0	70	90	75	30.0
2005-1	35	0	80	0	60	0	85	102	40.8
2005-2	45	25	0	15	15	30	35	74	29.6
2006-1	10	0	65	30	75	55	95	118	47.2
2006-2	35	30	0	0	0	15	55	45	18.0
Ø verbr. Fläche pro Zone (%)	26	13	43	28	46	27	56		
Häufigkeit (Index)	7/8	3/8	4/8	4/8	6/8	6/8	6/8		

Tabelle 5 zeigt prozentuale Anteile verbrannter Fläche in den einzelnen Zonen und die Ausdehnung der Brandflächen im ganzen UG. In der ersten Trockenzeit des Jahres ist jeweils rund die Hälfte des UG verbrannt. In der

zweiten Trockenzeit beträgt der Anteil verbrannter Fläche meist um die 30%. Die maximale Ausdehnung der Brände im UG belief sich auf 133 km² verbrannte Fläche in der Trockenzeit Januar/Februar 2003, die minimale Ausdehnung 45 km² im niederschlagsreichen Sommer 2006 mit (Abb. 25). Die Zonen 5 und 7 im nördlichen Teil des UG waren während des Untersuchungszeitraums mit durchschnittlich 46% beziehungsweise 56% verbrannter Fläche pro Trockenzeit flächenmässig am stärksten von Bränden betroffen, gefolgt von Zone 3 mit 43%. Die Zonen 1, 4 und 6 erreichten lediglich Werte von 20 bis 30%. Die Zone 2 ist mit durchschnittlich 13% pro Trockenzeit am wenigsten von Bränden betroffen. Der ganze nördliche Teil des UG ist flächenmässig weit mehr von Bränden betroffen als der südliche Teil (Abb. 14 a-h).

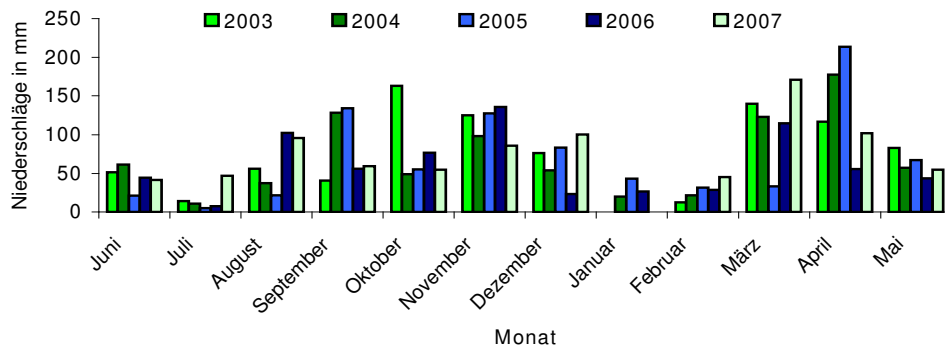


Abb. 25 Monatliche Niederschläge im UG der Jahre 2003 bis 2007 (Quelle: UWA, Wetterstation Mweya, QENP).

In den insgesamt acht Trockenzeiten waren die am häufigsten von Feuer betroffenen Zonen 1, 5, 6 und 7 (Abb. 8). Sie waren jeweils sechs oder sieben Mal teilweise oder ganz abgebrannt, das heisst nahezu in jeder Trockenzeit. Ebenso wurden auch weite Teile der an das UG angrenzenden Krater-Region zwei- oder sogar mehrmals jährlich abgebrannt. Diese Gebiete sind auf den Abbildungen 14 a-h mit ‚wahrscheinlich verbrannt‘ bezeichnet. Es liegen keine detaillierten Aufzeichnungen vor. Mit rund 200 km² Ausdehnung hat die Krater-Region einen grossen Flächenanteil im nördlichen Sektor des QENP. Sie liegt ausserhalb des UG, hat jedoch Einfluss auf die Verhältnisse im UG, da sie das einzige unmittelbar benachbarte potenzielle Ausweichgebiet für die grossen Pflanzenfresser ist (vgl. V. 6.2.). Alle anderen Zonen sind von Wasser umgeben (Abb. 8).

1.2. Brandschäden und Vegetationsentwicklung nach Bränden

Im Jahre 2003 wurde das Ausmass der Brandschäden in den verbrannten Gebieten aufgenommen und danach wöchentlich die Vegetationsentwicklung aufgezeichnet (Tab. 6). Dadurch konnte Einsicht in die Auswirkungen von Feuern auf die unterschiedlichen Vegetations- und Graslandtypen und den zeitlichen Ablauf der Regeneration gewonnen werden. Anhand des Zerstörungsgrades der Vegetation wurden folgende Schadensklassen definiert:

- Schadensklasse 1: Stellenweise abgebrannte Grasdecke
- Schadensklasse 2: Grasdecke weitgehend verbrannt, Büsche kaum betroffen (Abb. 26)
- Schadensklasse 3: Grasdecke flächendeckend und Büsche teilweise abgebrannt (Abb. 27)
- Schadensklasse 4: Vegetationsdecke vollständig zerstört (Abb. 28)



Abb. 26 Buschland im QENP nach Oberflächenbrand. Grasdecke weitgehend abgebrannt (Büsche unbeschädigt). Schadensklasse 2



Abb. 27 *Acacia sieberiana*-Savanne im QENP nach Brand. Grasdecke und Büsche abgebrannt (Bäume unbeschädigt). Schadensklasse 3



Abb. 28 Offenes Buschland im QENP nach sehr heissem Brand. Totale Zerstörung der Vegetationsdecke. Schadensklasse 4

In der ersten Trockenzeit 2003 waren die Zonen 1, 3, 5 und 7 von Bränden betroffen (Tab. 6). Die grössten Schäden an der Vegetation waren dort zu verzeichnen, wo das Verhältnis von Hoch- und Niederwuchs sehr heisse Feuer bewirkte. Meistens handelte es sich um offenes Buschland in Kombination mit den Graslandtypen 3 oder 4. Der Graslandtyp 4, das *Imperata cylindrica*-Grasland, ist dominant in Zone 1 und kommt stellenweise auch in den Zonen 2 und 3 vor. Die Feuer verbreiten sich im *I. cylindrica*-Grasland sehr schnell und erreichen eine grosse Hitze. Nach sehr heissen Feuern sind Büsche und Bäume meist völlig verbrannt (Abb.

27 und 28). An den Hängen zur Krater-Region, in den Zonen 1 und 3, werden die Feuer zusätzlich dadurch verstärkt, dass sie aufsteigend brennen. Diese Gebiete wiesen in der ersten Trockenzeit des Jahres 2003 fast überall Schäden der Klassen 3-4 auf. Die Graslandtypen 1 und 2 sind in den Zonen 5, 6 und 7 vorherrschend. Die Feuer werden hier zufolge der geringeren Grasbiomasse nicht sehr heiss. Büsche sind hier oft gar nicht von den Feuern betroffen, mit Ausnahme einiger Hitzeschäden an den Ränder des Buschwerks (Abb. 26).

Tab. 6 Entwicklung der Vegetation nach Bränden in der ersten Trockenzeit des Jahres 2003, sowie Schadensbewertung in den verbrannten Gebieten der Zonen 1, 3, 5 und 7.
X = Brände, 0 = frisch verbrannt, 1 = stellenweise beginnendes Graswachstum, 2 = geschlossene kurze Grasdecke, 3 = fortgeschrittene Regeneration der Grasdecke und beginnende Regeneration der Büsche.

Lokalitäten	Tag/Monat der Begehung							Schadens- klassen	Tage bis <i>postfire</i> 2	
	31.1. 7.2.	14.2./ 17.2.	18.2./ 22.2.	25.2./ 26.2.	28.2./ 1.3.	8.3./	16.3.			
Zone 1										
Krater SW	X		2/3			2/3		2-4	17	
Gebiet A	X	0	X	2		2/3	2/3	3	2-3	18
Zone 3										
Krater SE	X		2	2					3-4	18
Gebiet A	X	0	1/2	2		2			3-4	20
Gebiet B	X	0	1/2		2	2	2		2-4	20
Kikorongo Pav.	X	0		/2		2			3-4	22
Zone 5										
Kikorongo-See		X				1/2			2-3	>26
Gebiet A	X	0	1	1/2	2	2			3-4	20
Gebiet B	X	0	0	1		2	2		2-4	21
Zone 7										
Gebiet S		X	1		X		1	1	1-3	>34
Gebiet E			X		1		1	1/2	1-3	>30
Gebiet W		X	0				1	1/2	1-3	>34
Gebiet N		X		0			1	1/2	1-3	>34

Die Regeneration der Gräser und Büsche dauert unterschiedlich lange. Der Austrieb bei Büschen kann zwischen 5 bis 8 Wochen dauern und benötigt gegenüber der Regeneration der Grasdecke deutlich länger. Die Entwicklung einer neuen Grasdecke dauert durchschnittlich 2 bis 3 Wochen. Die Regenerationsdauer hängt dabei nicht vom Zerstörungsgrad, sondern wesentlich vom Graslandtyp, von lokalen Regenfällen und vom Zustand der Böden ab.

Tabelle 6 zeigt die Dauer der Entwicklung einer geschlossenen Grasdecke (*postfire* 2-Stadium) in den von Bränden betroffenen Gebieten in der ersten Trockenzeit des Jahres 2003. Regenfälle gibt es im UG in höherem oder geringerem Ausmass in allen Monaten (Tab. 7). Kurze Schauer genügen oft, die Gräser spriessen zu lassen. In den Monaten Januar und Februar fielen nur sehr geringe Regenmengen (Tab. 7). Die Bildung einer geschlossenen Grasdecke benötigte in den unterschiedlichen Zonen zwischen 17 bis 34 Tage, wobei sich das *I. cylindrica*-Grasland der Zone 1 am schnellsten entwickelte. Die Kurzgrassavanne der Zone 7 benötigte am längsten um sich zu regenerieren, obwohl sie insgesamt die geringsten Schäden aufwies.

Bleiben Regenfälle aus, kann sich auch die Regeneration der Grasdecke stark verzögern. Beispielsweise dauerte es in der ersten Trockenzeit 2006 (Januar/Februar) mehr als zwei Monate bis sich eine geschlossene Grasdecke entwickelte. Im Januar jenes Jahres wurden lediglich 15.5 mm Niederschlag gemessen, der tiefste Januar-Wert im Untersuchungszeitraum. Bereits der vorangegangene Dezember 2005 lag mit 23.1 mm weit unter den üblichen Dezemberwerten (Tab. 7). Die Vegetation war entsprechend trocken als die Brände einsetzten. Da die Parkbehörde im Dezember 2005 zusätzlich kontrollierte Brände legte, erreichte die Ausdeh-

nung der Brandflächen letztlich annähernd 50% des UG. Das Ausmass verbrannter Flächen zeigt jedoch insgesamt keine Korrelation mit den Niederschlagsmengen. Dies begründet sich dadurch, dass anthropogene Brände nur sehr beschränkt von jenen Faktoren beeinflusst werden, die natürlicherweise die Ausdehnung von Brandflächen beeinflussen, wie etwa die Quantität und Trockenheit der Biomasse (Eltringham 1976).

Tab. 7 Monatliche Niederschläge im UG der Jahre 2003 bis 2006. (Quelle: UWA, Wetterstation Mweya, QENP).

	2003 mm/Mt.	2004 mm/Mt.	2005 mm/Mt.	2006 mm/Mt.
Januar	20.0	43.5	26.6	15.5
Februar	21.5	31.6	28.6	45.3
März	122.9	33.1	114.6	171.1
April	177.6	213.7	55.8	101.8
Mai	57.2	67.1	43.6	54.7
Juni	61.6	21.3	44.6	41.4
Juli	10.9	5.0	7.6	46.9
August	37.7	21.5	102.1	95.5
September	128.3	134.1	56.2	59.4
Oktober	49.0	54.9	76.6	54.6
November	98.4	127.5	135.7	85.8
Dezember	53.8	83.1	23.1	100.3
Total	838.9	836.4	715.1	856.8

Ein weiterer Faktor hinsichtlich der Regeneration der Vegetation nach Bränden ist der Zustand der Böden. Es hat sich herausgestellt, dass die Regeneration der Grasdecke in Gebieten, in welchen vermehrt Rinder grasen, deutlich verlangsamt verläuft. Dies ist im UG insbesondere in Teilen der Zonen 7, in der Umgebung des Dorfes Hamukungu der Fall (vgl. Tab. 6, Zone 7). Auch westlich des UG, im Umfeld des Dorfes Katwe, wo besonders viele Rinder gehalten werden, wurde zu Vergleichszwecken die Vegetationsentwicklung nach Bränden aufgezeichnet und dieselbe Verzögerung der Vegetationsentwicklung festgestellt. Wo viele Rinder grasen sind die Böden stark komprimiert (Lock 1972). An vielen Stellen wächst gar keine Grasdecke mehr.

2. Verbreitung und Habitatnutzung des Uganda Kob

2.1. Dichtebestimmungen mittels *Distance*

Dichte in den Vegetationstypen

Die Dichte von Uganda Kob betrug im Durchschnitt aller vier Zählperioden der Jahre 2004 bis 2006 25.54 Ind./km². Vor Beginn der Brände, im *prefire*-Stadium, war die Dichte mit 32.13 Ind./km² im Durchschnitt aller Zählperioden deutlich höher als nach Beginn der Brände mit 20.82 Ind./km² (Tab. 8). Uganda Kob hält sich demzufolge nach Beginn der Brände in grösserer Zahl ausserhalb des UG, beziehungsweise in nicht beprobten Gebieten auf. Zu letzteren gehören insbesondere die Uferzonen (vgl. V. 2.2.).

Die Zählungen umfassten die Vegetationstypen Grasland, offenes Buschland und dichtes Buschland. Andere Vegetationstypen wie Dickicht und Sumpfbereiche waren von der Beprobung ausgeschlossen. Diese Habitate

liegen ausschliesslich in meist unzugänglichen Randgebieten des UG (Abb. 12). Für den Vegetationstyp ‚dichtes Buschland‘ werden in den folgenden Tabellen keine Dichten angegeben, da die Vertrauensbereiche (CV) mit über 30% sehr hoch sind. Sie sind jedoch dennoch Bestandteil der stratifizierten *Distance*-Analysen. Es ergibt sich für ‚dichtes Buschland‘ im Durchschnitt aller Zählperioden eine Dichte von lediglich etwa 10 Ind./km². Daher resultiert über alle beprobten Vegetationstypen eine durchschnittliche Dichte von 25.54 Ind./km².

Uganda Kob nutzt vor allem Habitate im offenen Buschland und im Grasland. Die Dichte im offenen Buschland wird im Total aller Zählperioden mit 25.88 Ind./km² errechnet (CV 11.91%), diejenige für Grasland mit 38.88 Ind./km² (CV 14.33%). Dieses Ergebnis dürfte zu einem geringen Teil auch aus der abnehmenden Sichtbarkeit der Tiere bei zunehmender Buschdichte resultieren. Insgesamt ist jedoch eine deutliche Bevorzugung von Grasland gegenüber offenem Buschland ausgewiesen (Tab. 8). In der Zeit vor Beginn der Brände (2004-06 *prefire*) wird offenes Buschland stärker genutzt als in der Zeit nach Beginn der Brände (2004-06 *postfire*). Jedoch ist die Dichte auch in der *postfire*-Zeit im offenen Buschland deutlich niedriger als im Grasland.

Tab. 8 *Distance*-Dichten für Uganda Kob im UG, und stratifiziert nach den Vegetationstypen Grasland und offenes Buschland für die Jahre 2004 bis 2006. *k* = Anzahl Begehungen, CV = Vertrauensbereich.

Zählperiode	<i>k</i>	Ganzes UG		Grasland		Offenes Buschland	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>pre-</i> und <i>postfire</i>	756	25.54	11.20	38.88	14.33	25.88	11.91
2004-06 <i>prefire</i>	126	32.13	18.73	38.52	27.78	30.62	24.05
2004-06 <i>postfire</i>	630	20.82	13.55	38.22	15.55	25.80	12.80

Für die einzelnen Zählperioden können für die Zeit vor Beginn der Brände (*prefire*-Stadium) keine zuverlässigen Dichten angegeben werden. Die Vertrauensbereiche (CV) sind jeweils grösser als 30%. Die errechneten Dichten für die Zeit nach Beginn der Brände (*postfire*-Stadien) unterscheiden sich in den einzelnen Zählperioden stark (Tab. 9). Dies hängt unter anderem von der Lokalität der jeweils beprobten Zählpunkte ab. Das UG wurde nicht in allen Zählperioden flächendeckend beprobt (Abb. 18). Da Uganda Kob nicht in allen Gebieten gleich stark vertreten ist, ergibt sich bei einer Mehrbeprobung unterbesetzter Gebiete eine geringere totale Dichte, bei einer Mehrbeprobung stark besetzter Gebiete eine höhere Dichte. Die unterschiedlichen Dichten in den einzelnen Zählperioden können auch mit dem Ausmass verbrannter Fläche einer Trockenzeit zusammenhängen. Eine entsprechende Korrelation lässt sich jedoch insgesamt nicht nachweisen.

Dichte in verbrannten und unverbrannten Gebieten

Eine der zentralen Fragen dieser Untersuchung ist, wie verbrannte und unverbrannte Gebiete von Uganda Kob verhältnismässig genutzt werden. Die Dichte in verbrannten Gebieten ist in allen Zählperioden sowie auch im Durchschnitt aller Zählperioden deutlich höher als in unverbrannten Gebieten (Tab. 9).

Berechnet man die Dichten in verbrannten und unverbrannten Gebieten für die einzelnen *postfire*-Stadien (im Durchschnitt aller Zählperioden), kann die Mehrnutzung verbrannter Gebiete noch präzisiert werden (Tab. 10). Es zeigt sich, dass im *postfire*-1 Stadium verbrannte und unverbrannte Gebiete von Uganda Kob etwa gleich

genutzt werden. Im *postfire* 2-Stadium halten sich demgegenüber fast fünf Mal mehr Individuen in verbrannten Gebieten auf. Hier wird mit 46 Ind./km² die maximale Dichte in Raum und Zeit erreicht. Im *postfire* 3-Stadium sind immer noch doppelt so viele Individuen in verbrannten verglichen mit den unverbrannten Gebieten anzutreffen. Insgesamt ist die Dichte im UG im *postfire* 3-Stadium geringer als in den beiden vorangehenden Stadien (vgl. V. 5.1.). Die unterschiedlichen Dichten für die einzelnen Zählperioden (Tab. 9 und 11) lassen sich aufgrund der Ergebnisse für die *postfire*-Stadien (Tab. 10) nun auch damit begründen, dass in den Zählperioden einzelne *postfire*-Stadien mehr oder weniger beprobt wurden. Beispielsweise gab es in der Zählperiode 2006-1 lediglich Zählungen im *postfire* 1- und im *postfire* 2-Stadium. Entsprechend ist auch die Dichte für diese Zählperiode höher als für diejenige in den anderen Zählperioden.

Tab. 9 *Distance*-Dichten für Uganda Kob im UG, und stratifiziert nach unverbrannten, beziehungsweise verbrannten Gebieten nach Beginn der Brände in den Jahren 2004 bis 2006. Das Total 2004-06 *postfire* unterscheidet sich hinsichtlich der Zahl an Begehungen vom Total, welches sich aus den einzelnen Zählperioden ergibt, da in der Zählperiode 2005-1 die nicht von der Autorin selbst durchgeführten Zählungen nicht berücksichtigt wurden. *k* = Anzahl Begehungen, CV = Vertrauensbereich.

Zählperiode	<i>k</i>	Ganzes UG		Unverbrannte Gebiete		Verbrannte Gebiete	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>postfire</i>	621	25.50	9.73	14.91	11.56	40.71	13.01
2004-1 <i>postfire</i>	181	19.26	13.35	13.38	20.70	24.46	16.48
2005-2 <i>postfire</i>	107	20.67	16.30	21.09	21.74	22.03	19.58
2006-1 <i>postfire</i>	212	29.27	13.92	22.01	21.89	38.73	17.62
2006-2 <i>postfire</i>	90	26.87	22.40	18.72	18.96	49.07	30.90

Tab. 10 *Distance*-Dichten für Uganda Kob im UG, und stratifiziert nach *postfire*-Stadien beziehungsweise verbrannten und unverbrannten Gebieten im Durchschnitt der Jahre 2004 bis 2006. *k* = Anzahl Begehungen, CV = Vertrauensbereich.

Stadium	<i>k</i>	Ganzes UG		Unverbrannte Gebiete		Verbrannte Gebiete	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
<i>postfire</i> 1 (2004-06)	218	26.18	12.90	26.94	20.30	24.17	22.03
<i>postfire</i> 2 (2004-06)	233	25.88	14.00	10.33	22.54	46.02	17.34
<i>postfire</i> 3 (2004-06)	152	18.76	13.23	15.99	18.89	29.66	19.28

Tab. 11 *Distance*-Dichten für Uganda Kob im UG, und stratifiziert nach unverbrannten, beziehungsweise verbrannten Gebieten nach Beginn der Brände in den Jahren 2004 bis 2006 im Vergleich mit dem prozentualen Anteil verbrannter Fläche pro Zählperiode. Ergebnisse mit CV < 30% werden nicht angegeben.

Zählperiode	Ganzes UG	Unverbrannte Gebiete	Verbrannte Gebiete	Anteil verbrannte Fläche im UG (%)
	Ind./km ²	Ind./km ²	Ind./km ²	
2004-1 <i>postfire</i>	19.26	13.38	24.46	49
2005-2 <i>postfire</i>	20.67	21.09	22.03	30
2006-1 <i>postfire</i>	29.27	22.01	38.73	47
2006-2 <i>postfire</i>	24.78	18.72	-	18

Korrelation der Dichten mit der Ausdehnung verbrannter Gebiete

Das Vorkommen von Uganda Kob im UG ist weder mit der Ausdehnung noch mit der Lokalität verbrannter Gebiete direkt korrelierbar (Tab. 11). Die Dichten für die *postfire*-Zeit der einzelnen Zählperioden liegen zwischen 20-30 Ind./km², ohne dass ein Zusammenhang mit der Ausdehnung verbrannter, beziehungsweise

unverbrannter Gebiete gesehen werden kann. Für die Zählperioden 2004-1, 2005-2 und 2006-2 ist die Korrelation zwischen totaler Dichte im UG und Anteil an verbrannter Fläche negativ. Die Dichte war geringer, je grösser der Anteil verbrannter Fläche im UG war. In der Zählperiode 2006-1, der ersten Trockenzeit des Jahres 2006, waren die Hauptverbreitungsgebiete von Uganda Kob (Zonen 3, 5 und 7) fast vollständig verbrannt (Abb. 14 g). Gleichzeitig ergab jene Zählperiode jedoch die höchste Dichte von Uganda Kob. Die in einer Zählperiode erfassten Dichten hängen wie erwähnt auch wesentlich von der Lokalität der Zählpunkte und von der Anzahl Begehungen in den einzelnen *postfire*-Stadien ab.

2.2. Die Bedeutung der Einflussfaktoren für das Vorkommen von Uganda Kob im UG (Hauptkomponentenanalyse)

Die Hauptkomponentenanalyse ergibt im Vergleich aller Stadien ein relativ eindeutiges Bild hinsichtlich der Einflussstärke der einzelnen Parameter. In allen Modellen liegen die Raumvariablen zusammen mit der Variable ‚Graslandtyp‘ auf der 1. Hauptkomponente. Die 1. Hauptkomponente erklärt anteilmässig 24 bis 32% Gesamtvarianz in den Modellen für das *prefire* und das *postfire* 1-Stadium. In den späteren *postfire*-Stadien, wo zusätzlich die feuerökologischen Parameter eine Rolle spielen, reduzieren sich die Anteile der 1. Hauptkomponente (Raum und Graslandtyp) auf 21 bis 24% der Gesamtvarianz. Die Raumvariablen und der Graslandtyp erweisen sich demnach in allen Stadien als die wichtigsten Einflussfaktoren für die Verbreitung von Uganda Kob. Das Zusammentreffen dieser beiden Variablen auf der gleichen Hauptkomponente begründet sich im Wesentlichen durch ihre hohe Korrelation. Auch wenn die mathematische Korrelation durch die HKA ausgeschaltet wird, bleibt doch der reale Zusammenhang bestehen. So kommen die Graslandtypen 1 und 2 lediglich im Norden und Osten, die Graslandtypen 3 und 4 im Süden und Westen des UG vor.

Die 2. Hauptkomponente erklärt anteilmässig zwischen 19 bis 25% der Gesamtvarianz in den verschiedenen Modellen. Auf die 2. Hauptkomponente laden meist jeweils die Umweltparameter ‚Vegetation‘ und ‚Wasser‘, sowie die Variable ‚Strasse‘. Lediglich im *postfire* 2-Stadium (späte Beobachtungen) verdrängen die feuerökologischen Parameter diese Einflussfaktoren von der 2. Hauptkomponente. In diesem Stadium haben die feuerökologischen Parameter nebst den Raumvariablen den stärksten Einfluss auf die Verbreitung von Uganda Kob. In allen anderen Stadien laden die feuerökologischen Parameter auf die 3. oder 4. Hauptkomponente. Die 3. Hauptkomponente erklärt anteilmässig 14 bis 18% der Varianz, die 4. Hauptkomponente 12 bis 15%. Die Variable ‚Dorf‘ lädt in allen Modellen auf die jeweils letzte Hauptkomponente.

In der Zusammenstellung der Ergebnisse der HKA (Tabelle 3, Anhang 2) werden nur jene Variablen ausgewiesen, die mit einer Faktorladung von mindestens 0.700 auf eine der Hauptkomponenten laden, die signifikant zu einem Regressionsmodell beitragen. Das Signifikanzniveau für die Aufnahme einer Komponente ins Regressionsmodell liegt bei 99.5% ($p < 0.050$). Vorliegend erreichen die aufgenommenen Komponenten in fast allen Modellen $p < 0.005$ (vgl. Tab. 3, Anhang 2). Wo die HKA keine Hauptkomponenten extrahieren kann, gehen die einzelnen Variablen in Form von Z-Werten in die Regressionsanalysen ein, insbesondere in den Modellen für die Zählperioden (Vergleichsmodelle, Tab. 3, Seite 3, Anhang 2).

2.3. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung und Habitatwahl von Uganda Kob im UG (Regressionsanalyse)

Die Einflussstärke (*Beta*) der Einflussparameter, beziehungsweise die Stärke des Zusammenhangs mit dem Vorkommen von Uganda Kob, wird vorliegend nicht für die einzelnen Parameter, sondern für die Hauptkom-

ponenten ermittelt. Laden mehrere Variablen auf eine Hauptkomponente, kann für diese grundsätzlich eine vergleichbare Einflussstärke angenommen werden, sofern die Faktorladungen ebenfalls vergleichbare Werte zeigen. Die Faktorladungen (FI) der Variablen auf die Komponenten werden im Folgenden jeweils in Klammern angegeben (vgl. Tab. 3, Anhang 2). Zunächst wird die Stärke und die Art des Zusammenhangs der einzelnen Variablen (Komponenten) mit dem Vorkommen von Uganda Kob unter Berücksichtigung partieller Korrelationen diskutiert. Auf die Regressionsmodelle als solche wird in IV. 2.4. eingegangen.

2.3.1. Raumvariablen (Koordinaten)

Der Raum als solcher ist kein Einflussfaktor vergleichbar der anderen Einflussfaktoren, sondern eine Kombination von Faktoren, die eine bestimmte Lokalität charakterisieren. Dabei können Einflussfaktoren vertreten sein, die vorliegend quantifiziert, aber auch solche, die nicht bekannt oder erfasst sind. Da die Raumvariablen mehrere Einflüsse vereinen, liegen sie auf der 1. Hauptkomponente und erhalten auch in den Regressionsmodellen meist höhere *Beta*-Werte als andere Einflussfaktoren (Tab. 3, Anhang 2). Den stärksten Zusammenhang mit dem Vorkommen von Uganda Kob zeigen die Raumvariablen im *prefire*- und im *postfire 1*-Stadium. Die *Beta*-Werte liegen zwischen 0.361 und 0.435 (Tab. 3, Anhang 2). In den anderen Stadien ist die Habitatwahl von Uganda Kob mehr von der Lokalität verbrannter Gebiete beziehungsweise frischer Weide nach Bränden abhängig. Entsprechend erhalten dann die feuerökologischen Parameter die höheren *Beta*-Werte.

Die Korrelationen beider Raumvariablen sind einheitlich positiv. Die Individuenzahl von Uganda Kob nimmt demnach mit zunehmender östlicher Länge beziehungsweise nördlicher Breite zu (vgl. Abb. 46). Im Verlaufe der Vegetationsentwicklung nach Bränden (*postfire*-Stadien) zeigt sich eine leichte Verlagerung des höchsten Vorkommens von Norden nach Osten, von den Zonen 5 hin zu den Zonen 6 und/oder 7. Dies erklärt sich damit, dass die Zone 5 meist zuerst von Bränden betroffen ist.

2.3.2. Umweltparameter

Graslandtyp und Vegetationsdichte

Die Hauptverbreitung von Uganda Kob ist stark vom Graslandtyp abhängig. Dieser ist insbesondere durch die Wuchshöhe der Gräser, gleichzeitig aber auch durch die Grasarten definiert, und bestimmt somit auch die Qualität der Nahrungsgrundlage (vgl. III. 2.6.). Man kann erwägen, dass die Variable ‚Graslandtyp‘ zumindest in den verbrannten Gebieten in frühen Stadien der Vegetationsentwicklung (*postfire 1*) keine Rolle spielt, da ja die Grasdecke verbrannt ist. Gleichzeitig mit verbrannten sind jedoch die unverbrannten Gebiete zu berücksichtigen, in denen die Grasdecke noch intakt ist. Im *postfire 2*- und *postfire 3*-Stadium, wenn die Gräser sich wieder entwickeln und als Nahrungsquelle zur Verfügung stehen, kann dem Graslandtyp auch in den verbrannten Gebieten wieder eine Bedeutung zukommen. Die Variable ‚Graslandtyp‘ wurde daher als Einflussparameter in allen Datensätzen beibehalten.

Die Variable ‚Graslandtyp‘ lädt in allen Modellen auf die 1. Hauptkomponente mit den Raumvariablen, mit jeweils höheren Faktorladungen als die Raumvariablen (Tab. 3, Anhang 2). Die *Beta*-Werte liegen zwischen 0.284 und 0.435. Die Korrelation der Variable ‚Graslandtyp‘ ist in allen Modellen negativ. Je höher das Gras, desto geringer ist die Individuenzahl von Uganda Kob. Das Hauptvorkommen von Uganda Kob ist aus-

schliesslich mit den Graslandtypen 1 und 2 assoziiert. Damit wird die überwiegende Verbreitung von Uganda Kob in der Kurzgrassavanne und den Gebieten mit mittelhohem Grasbewuchs in den Zonen 3, 5, 6 und 7 erklärt, in welchen diese Graslandtypen dominieren (Abb. 46).

Die Variable ‚Vegetationsdichte‘ ist durch den Abstand zwischen den Buschinseln zueinander definiert (vgl. III. 2.6.). Im Gegensatz zur Variable ‚Graslandtyp‘ kommt der Einfluss der Variable ‚Vegetationsdichte‘ in den Regressionsmodellen nicht eindeutig zum Ausdruck. Sie erscheint zusammen mit wechselnden Variablen auf der 2. Hauptkomponente (Tab. 3, Anhang 2). Im *postfire* 2-Stadium erreicht diese den höchsten *Beta*-Wert von 0.486. Die Dichtebestimmungen mittels *Distance* ergeben für den Vegetationstyp eine klare Bevorzugung von Grasland gegenüber offenem Buschland (s. oben 2.1.). Dies wird in den Regressionsanalysen insofern bestätigt, als die Korrelationen der Variable ‚Vegetationsdichte‘ immer positiv sind, das heisst, mit zunehmender Offenheit der Landschaft steigt die Individuenzahl.

Wasser und Salzsee

Die Variablen ‚Wasser‘ und ‚Salzsee‘ erscheinen lediglich je ein Mal in den Regressionsmodellen. In beiden Fällen laden sie zusammen mit den Variablen ‚Vegetation‘ und ‚Strasse‘ auf die 2. Hauptkomponente. Die *Beta*-Werte betragen 0.246 beziehungsweise -0.248 (Tab. 3, Anhang 2). Dass die Bedeutung der Nähe zum Wasser für das Vorkommen von Uganda Kob in den Regressionsanalysen kaum nachweisbar ist, hängt unter anderem damit zusammen, dass das UG in weiten Teilen von Wasser umgeben ist und alle Gewässer in einer von Uganda Kob täglich mühelos zu überwindenden Distanz liegen. Die Bedeutung der Variablen ‚Wasser‘ kommt jedoch indirekt auch in den Raumvariablen zum Ausdruck, und zwar insofern, als Uganda Kob vor allem die Gewässer mit flachen Ufern im Norden und Osten des UG aufsucht (Abb. 46). Zieht man die Vergleichsmodelle ohne Raumvariablen hinzu, zeigt sich denn auch in fast allen Fällen ein signifikanter Einfluss der Variable ‚Wasser‘ mit teilweise hohen *Beta*-Werten von > 0.500 (Tab. 3, Seite 3, Anhang 2). Die Variable korreliert in den Vergleichsmodellen immer negativ, das heisst die Individuenzahl nimmt mit zunehmender Entfernung zum Wasser ab.

2.3.3. Feuerökologische Parameter

Da die feuerökologischen Parameter in Form von Distanzen zu verbrannten beziehungsweise unverbrannten Gebieten in die Regression eingehen, sind die Aussagen prinzipiell im Sinne von Anziehung und Vermeidung zu interpretieren. Es ist überdies folgender Zusammenhang zu beachten: Die Distanz zu unverbrannten Gebieten bedeutet grundsätzlich, dass sich Uganda Kob in verbrannten Gebieten aufhält, mit Ausnahme der Distanz Null, die ein unverbranntes Gebiet bezeichnet. Umgekehrt sagt die Distanz zu verbrannten Gebieten vor allem etwas über das Vorkommen in unverbrannten Gebieten aus. Im Vergleich der beiden Diagramme (Abb. 30) für verbrannte und unverbrannte Gebiete im *postfire* 3-Stadium zeigt sich beispielsweise, dass in diesem Stadium einerseits die verbrannten Gebiete sowie unverbrannte Gebiete bis zu einer Entfernung von etwa 2 km zu den verbrannten vermehrt genutzt werden.

postfire 1 und *postfire* 1/2

Für das *postfire* 1-Stadium werden die feuerökologischen Parameter beziehungsweise die entsprechende Komponenten weder bei den frühen noch bei den späten Beobachtungen ins Regressionsmodell aufgenom-

men, das heisst sie tragen nicht signifikant zur Erklärung der Varianz in den Datensätzen bei (Tab. 3, Anhang 2). Auch die *Distance*-Analysen belegen für Uganda Kob insgesamt eine annähernd gleiche Dichte in verbrannten und unverbrannten Gebieten im *postfire* 1-Stadium (s. oben 2.1., Tab. 10). Erst wenn gleichzeitig Gebiete im *postfire* 1- und im *postfire* 2-Zustand vorkommen wird der Einfluss der feuerökologischen Parameter in den Regressionsmodellen erkennbar. Sie laden in diesem Übergangsstadium auf die 3. Hauptkomponente und erklären 14.2% beziehungsweise 17.3% der Varianz in den Daten. Die Regressionskoeffizienten sind mit $Beta = 0.410$ für die frühen (Datensatz 1/2 früh) und $Beta = 0.345$ für die späten Beobachtungen (Datensatz 1/2 spät) jedoch weniger hoch als in den darauf folgenden Stadien (Tab. 3, Anhang 2).

Bei den frühen Beobachtungen ist die Individuenzahl mit zunehmender Nähe zu verbrannten Gebieten im *postfire* 1-Zustand steigend ($FI = -0.791$). Gleichzeitig ist auch eine positive Korrelation zur Entfernung zu unverbrannten Gebieten ausgewiesen ($FI = 0.816$). Uganda Kob hält sich demnach vorwiegend in oder in unmittelbarer Nähe von frisch verbrannten Gebieten auf. Bei den späten Beobachtungen zeigt sich demgegenüber eine Abnahme der Individuenzahl hin zu Gebieten im *postfire* 1-Zustand ($FI = 0.813$), während die Individuenzahl mit zunehmender Nähe zu verbrannten Gebieten im *postfire* 2-Zustand zunimmt ($FI = -0.725$). Uganda Kob verschiebt sich demnach im Laufe der Zeit zunehmend von verbrannten Gebieten im *postfire* 1-Zustand zu verbrannten Gebieten im *postfire* 2-Zustand.

postfire 2 und *postfire* 3

Im *postfire* 2-Stadium sind die Korrelationen der feuerökologischen Parameter mit $Beta = 0.525$ für die frühen und $Beta = 0.486$ für die späten Beobachtungen im Vergleich zu allen anderen Stadien am stärksten. Bei den frühen Beobachtungen erklärt allein die Distanz zu verbrannten Gebieten anteilmässig 17.6% der Varianz im Vorkommen von Uganda Kob. Die Anziehung von verbrannten Gebieten ist in diesem Zeitraum am stärksten (Abb. 31). Bei den späten Beobachtungen erklärt der *postfire*-Zustand zusammen mit der Variablen ‚Vegetationsdichte‘ anteilmässig 19.0% der Varianz. Unverbrannte Gebiete werden im *postfire* 2-Stadium lediglich in nächster Nähe zu den verbrannten Gebieten genutzt (Abb. 29, Diagramm a). Hier bestätigen sich die *Distance*-Resultate, wonach im *postfire* 2-Stadium die Dichte in verbrannten Gebieten um ein Mehrfaches höher ist als in unverbrannten Gebieten (s. oben 2.1., Tab. 10). In den Modellen für das *postfire* 3-Stadium laden jeweils beide feuerökologischen Parameter auf dieselbe Hauptkomponente. Bei den frühen Beobachtungen des *postfire* 3-Stadiums erreichen sie auf der 3. Hauptkomponente $Beta = 0.556$. Bei den späten Beobachtungen errechnet die Regression für die feuerökologischen Parameter auf der 4. Hauptkomponente noch einen $Beta$ -Wert von 0.373 (Tab. 3, Anhang 2). In beiden Modellen erklären sie anteilmässig rund 15% der Varianz. Die Diagramme in Abbildung 30 zeigen, dass Uganda Kob auch vermehrt wieder in unverbrannten Gebieten vorkommt.

Die einfachen linearen Modelle (Hilfsmodelle) errechnen für die Distanz zu unverbrannten Gebieten, das heisst für den Aufenthalt in verbrannten Gebieten, ein R^2 von 0.265 im *postfire* 2-Stadium (korr. $R^2 = 0.260$, $p = <0.001$) und ein R^2 von 0.194 (korr. $R^2 = 0.189$, $p = <0.001$) im *postfire* 3-Stadium (vgl. Tab. 3, Anhang 2). Die grosse Bedeutung der feuerökologischen Parameter für die Verbreitung von Uganda Kob im UG wird auch im Vergleich mit den anderen Variablen deutlich. Sie weisen meist die höchsten Regressionskoeffizienten auf und damit den stärksten Zusammenhang mit dem Vorkommen von Uganda Kob.

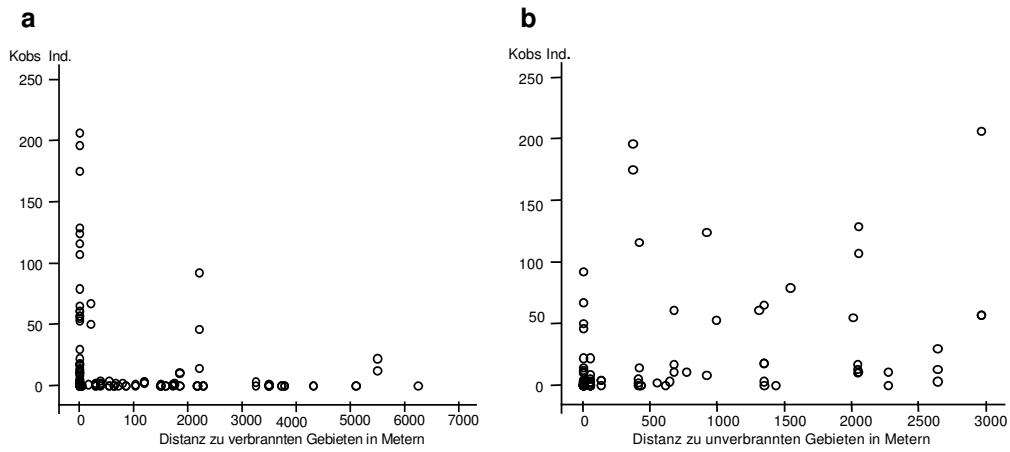


Abb. 29 Streudiagramme für das Vorkommen von Uganda Kob in Abhängigkeit der Distanz (in m) zu verbrannten (a) und unverbrannten Gebieten (b) im *postfire* 2-Stadium.

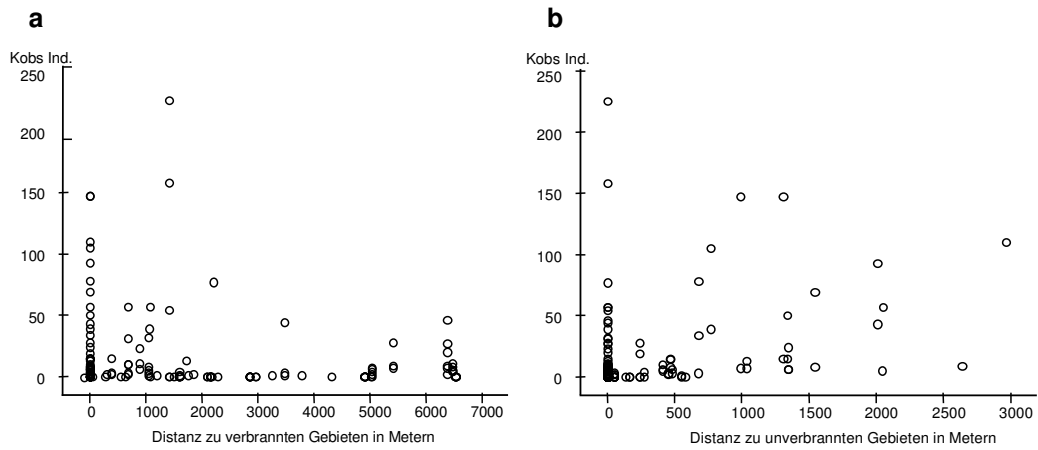


Abb. 30 Streudiagramme für das Vorkommen von Uganda Kob in Abhängigkeit der Distanz (in m) zu verbrannten (a) und unverbrannten Gebieten (b) im *postfire* 3-Stadium.

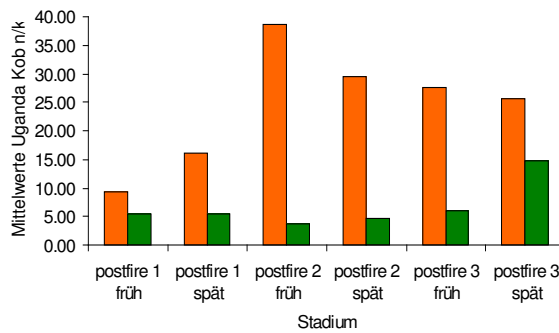


Abb. 31 Mittelwertvergleich (n/k) zur Nutzung verbrannter (rot) und unverbrannter Gebiete (grün) durch Uganda Kob in verschiedenen *postfire*-Stadien. n = Anzahl Individuen, k = Anzahl Begehungen.

Der Mittelwertsvergleich (Abb. 31) veranschaulicht die verhältnismässige Nutzung von verbrannten und unverbrannten Gebieten durch Uganda Kob in den verschiedenen *postfire*-Stadien. Entgegen den Ergebnissen der *Distance*-Dichtebestimmungen (s. oben 2.1., Tab. 10) wird im Mittelwertsvergleich eine geringe Mehrnutzung verbrannter Gebiete im *postfire* 1-Stadium ausgewiesen. Da dem Mittelwertsvergleich die (gekürzten) Datensätze der Regressionsanalysen mit jeweils nur einer Beobachtung pro Zählpunkt zugrunde liegen, während in die *Distance*-Analysen alle Beobachtungen eingehen, sind die Mittelwerte entsprechend durch die geringeren Probengrössen (k) beeinflusst.

2.3.4. Anthropogene Parameter

Die anthropogenen Parameter ‚Strasse‘ und ‚Dorf‘ haben kaum einen nachweisbaren Einfluss auf das Vorkommen von Uganda Kob. Diese Variablen werden lediglich jeweils in drei Modellen als signifikante Einflussfaktoren ausgewiesen. Die Korrelation der beiden anthropogenen Parameter ist dabei wechselnd positiv oder negativ. Ihre Bedeutung beziehungsweise die Art des Einflusses kann daher im Einzelfall nur unzureichend interpretiert werden. Während die Variable ‚Strasse‘ mit wechselnden Variablen zusammen auf die 2. Hauptkomponente lädt, liegt die Variable ‚Dorf‘ in allen Fällen allein auf der 5. und letzten Hauptkomponente, trägt demnach anteilmässig am wenigsten zur Erklärung der Gesamtvarianz bei (Tab. 3, Anhang 2).

2.4. Regressionsmodelle und erklärte Varianzen

Ein Satz von Variablen kann in ökologischen Modellen lediglich einen Teil der Varianz erklären, da viele Einflussfaktoren entweder unerkannt bleiben oder nicht quantitativ erfasst werden können. Das Bestimmtheitsmass R^2 erreicht vorliegend maximal 0.480 (korr. $R^2 = 0.444$) im Modell für das frühe *postfire* 2-Stadium (Tab. 3, Anhang 2). In diesem Zeitraum können demnach maximal 48% der Gesamtvarianz im Datensatz durch die Hauptkomponenten erklärt werden. Hier sind vier Hauptkomponenten mit insgesamt sieben hoch ladenden Variablen im Modell beteiligt. Das Modell für die späten Beobachtungen des *postfire* 2-Stadiums erklärt mit drei Hauptkomponenten und ebenfalls sieben Variablen noch 44% der Gesamtvarianz ($R^2 = 0.441$, korr. $R^2 = 0.409$). Das Modell für das frühe *postfire* 3-Stadium erklärt mit nur zwei Hauptkomponenten und fünf Variablen noch 39% ($R^2 = 0.390$, korr. $R^2 = 0.372$) der Varianz in den Daten. Alle anderen Modelle vermögen nicht mehr als 20 bis 35% der Varianz zu erklären. In beiden Modellen für das *prefire*-Stadium und im Modell für die frühen Beobachtungen des *postfire* 1-Stadiums liegt R^2 noch unter 20% (Tab. 3, Anhang 2).

Für die Zeit vor und unmittelbar nach Beginn der Brände (*prefire* und *postfire* 1) können die quantifizierten Einflussparameter die Verbreitung von Uganda Kob insgesamt nur zu einem geringen Teil zu erklären. Lediglich die Raumvariablen auf der 1. Hauptkomponente leisten zusammen mit dem Graslandtyp einen signifikanten Beitrag zu den Modellen für diese frühe Stadien (Tab. 3, Anhang 2). Wird die Variable ‚Graslandtyp‘ einer einfachen linearen Regression unterzogen (Hilfsmodelle), erklärt sie jeweils rund 9 bis 13% der Gesamtvarianz in den Datensätzen ($R^2 = 0.090$ - 0.130). Da die Modelle für die frühen Stadien insgesamt weniger als 20% der Varianz erklären, hat der Graslandtyp demnach einen etwas höheren Anteil als die Raumvariablen. Auch weist er in allen Modellen eine höhere Faktorladung auf als die Raumvariablen (Tab. 3, Anhang 2).

In allen nachfolgenden *postfire*-Stadien (*postfire* 2 und 3) erklären die Raumvariablen und der Graslandtyp auf der 1. Hauptkomponente weiterhin den grössten Teil der Varianz in den Datensätzen. Jedoch zeigen nun die feuerökologischen Parameter den stärkeren Zusammenhang mit dem Vorkommen von Uganda Kob. Sie erreichen höhere Regressionskoeffizienten (Abb. 32).

Die Regressionsanalysen ergeben deutlich, dass die Raumvariablen, der Graslandtyp und die feuerökologischen Parameter die Verbreitungsmuster von Uganda Kob im UG am stärksten beeinflussen. Bei den Umweltparametern hat nach dem Graslandtyp die Vegetationsdichte den stärksten Einfluss. Die Bedeutung der Variable ‚Wasser‘ kommt lediglich in der Bedeutung der Raumvariablen zum Ausdruck. Die anthropogenen Parameter ‚Strasse‘ und ‚Dorf‘ zeigen wechselnde Korrelationen. Als solche dürften sie kaum einen starken Einfluss auf die Verbreitung von Uganda Kob haben. Gleiches gilt für die Variable ‚Salzsee‘ (Tab. 3, Anhang 2). Da fast alle quantifizierten Parameter wechselnd als nicht signifikant aus den Modellen für die einzelnen *postfire*-Stadien ausgeschlossen werden, lässt sich ihre Bedeutung im Vergleich der Stadien nur unzureichend ermitteln.

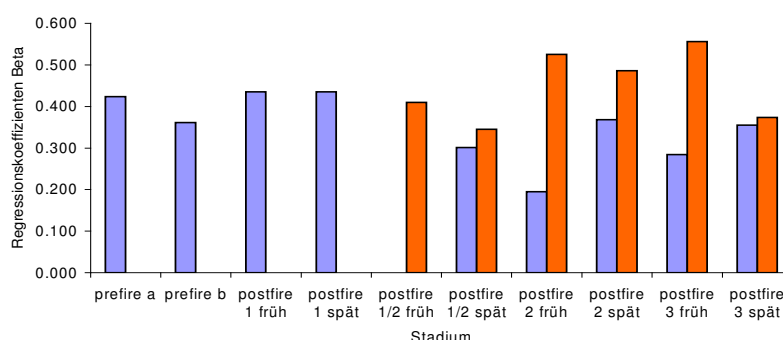


Abb. 32 Regressionskoeffizienten (*Beta*) für das Vorkommen von Uganda Kob in Abhängigkeit von Graslandtyp und den Raumvariablen = W/E- und N/S-Koordinaten (1. Hauptkomponente, blau) sowie in Abhängigkeit der feuerökologischen Variablen (3. oder 4. Hauptkomponente, rot) in den einzelnen Stadien der Vegetationsentwicklung vor und nach Bränden der Jahre 2004 bis 2006.

3. Verbreitung und Habitatnutzung der Büffel

3.1. Dichtebestimmungen mittels *Distance*

Dichtebestimmungen für Büffel wurden lediglich für die Zeit nach Beginn der Brände durchgeführt, da für die Zeit vor Beginn der Brände insgesamt zu wenig positive Beobachtungen vorliegen. Die Dichte der Büffel wird für die Zeit nach Beginn der Brände mit 1.31 Ind./km² für Individuen und Gruppen, beziehungsweise 9.44 Ind./km² für Herden errechnet. Es ergeben sich demnach für das UG rund 11 Ind./km² (Tab. 12 und Anhang 2, Tab. 2). Die durchschnittliche Herdengröße wird von *Distance* mit 55.87 Individuen errechnet (Tab. 13).

Dichte in den Vegetationstypen

Für Individuen und Gruppen ergibt sich eine höhere Dichte im Grasland, für Büffelherden hingegen im offenen Buschland (Tab. 12). Demgegenüber ist die durchschnittliche Herdengröße im Grasland grösser als im offenen Buschland (Tab. 13). Die Vertrauensbereiche liegen jedoch bei den Dichtebestimmungen für die Herden über 30%, sind demnach weniger zuverlässig als für die Individuen und Gruppen. Für dichtes Buschland sind die Vertrauensbereiche hoch, da dort kaum Beobachtungen gemacht wurden. Die Werte werden daher in den folgenden Tabellen nicht angegeben.

Tab. 12 Dichten von Individuen und Gruppen beziehungsweise Herden von Büffeln im UG, und stratifiziert nach Vegetationstyp (offenes Buschland und Grasland). k = Anzahl Begehungen, CV = Vertrauensbereich.

Individuen und Gruppen							
Zählperiode	k	Ganzes UG		Offenes Buschland		Grasland	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>postfire</i>	659	1.31	13.19	1.03	21.09	1.71	22.50

Herden							
Zählperiode	k	Ganzes UG		Offenes Buschland		Grasland	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>postfire</i>	659	9.44	20.04	12.02	34.63	8.36	32.10

Tab. 13 Durchschnittliche Herdengrößen von Büffeln nach *Distance* für das ganze UG, im offenen Buschland und im Grasland.

Ø Herdengröße	Ganzes UG	Offenes Buschland	Grasland
2004-06 <i>postfire</i>	55.87	56.03	59.72

Dichte in verbrannten und unverbrannten Gebieten

Bei der Verbreitung in unverbrannten und verbrannten Gebieten zeigt sich ebenfalls ein Unterschied zwischen den Büffelherden einerseits, und den Individuen und Gruppen andererseits (Tab. 14). Individuen und Gruppen halten sich mehr in den unverbrannten Gebieten auf, während die Dichten für die Herden in verbrannten Gebieten deutlich höher sind als in unverbrannten Gebieten. Auch die durchschnittliche Herdengröße ist in verbrannten Gebieten grösser als in unverbrannten Gebieten (Tab. 15).

Tab. 14 Dichten von Individuen und Gruppen beziehungsweise Herden von Büffeln im UG, und stratifiziert nach unverbrannten und verbrannten Gebieten. k = Anzahl Begehungen, CV = Vertrauensbereich.

Individuen und Gruppen							
Zählperiode	k	Ganzes UG		Unverbrannte Gebiete		Verbrannte Gebiete	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>postfire</i>	659	1.31	13.19	1.42	19.78	1.23	21.23

Herden							
Zählperiode	k	Ganzes UG		Unverbrannte Gebiete		Verbrannte Gebiete	
		Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV	Ind./km ²	%CV
2004-06 <i>postfire</i>	659	9.44	20.04	7.82	27.81	12.96	28.98

Tab. 15 Durchschnittliche Herdengrößen von Büffeln nach *Distance* im ganzen UG, in verbrannten und in unverbrannten Gebieten.

Ø Herdengröße	Ganzes UG	Unverbrannte Gebiete	Verbrannte Gebiete
2004-06 <i>postfire</i>	55.87	49.56	62.18

3.2. Analyse der Einflüsse auf die Verbreitung und Habitatwahl von Büffeln im UG
(Regressionsanalyse)

3.2.1. Räumliche Einheiten (Zonen)

Die vorliegend als Raumvariablen in die Analyse eingehenden ‚Zonen‘ sind aufgrund naturräumlicher Gegebenheiten und anthropogener Einflussfaktoren definiert (vgl. III. 1.5., Abb. 8). Sie repräsentieren jeweils eine unterschiedliche Kombination von Habitatqualitäten. Die so definierte Unterschiedlichkeit muss jedoch die Habitatwahl der Büffel nicht zwingend beeinflussen. Die Zonen sind primär ein Hilfsmittel, die Verbreitungsmuster der Büffel im UG zu benennen, beziehungsweise zu veranschaulichen (Abb. 47).

In den Regressionsmodellen für die einzelnen Zählperioden, wo Bewegungen im Raum für einen bestimmten Zeitabschnitt analysiert werden, erhält die Raumvariable höhere *Beta*-Werte als in den Modellen für die *postfire*-Stadien, welche Daten aus verschiedenen Zählperioden und damit mehrere nicht kohärente Zeitabschnitte umfassen (Tab. 16 und Tab. 4, Anhang 2). Die stärkeren Korrelationen mit dem Raum in den Modellen für die Zählperioden sind zum Teil von der Lokalität der beprobten Zählpunkte abhängig, da in einer Zählperiode nicht immer alle Zonen gleich stark beprobt wurden. Grundsätzlich muss jedoch davon ausgegangen werden, dass sich die Büffel auch innerhalb einer Trockenzeit (Zählperiode) in verschiedene Zonen bewegen, beziehungsweise je nach *postfire*-Stadium und Lokalität verbrannter und unverbrannter Gebiete unterschiedliche Zonen bevorzugen.

Tab. 16 Bewertung der Zonen hinsichtlich der Nutzung durch Büffel in verschiedenen Stadien (Quantifizierungen nach CATREG).

Stadium	Stark besetzte Zone(n)	Schwach besetzte Zone(n)	Beta	p
<i>prefire</i>	2, 4	3, 7	0.559	<0.001
<i>postfire 1</i>	2, 4, 7	6	-0.242	<0.001
<i>postfire 2</i>	4, 7	6	-0.279	<0.001
<i>postfire 3</i>	3, 4, 6	1, 2	-0.395	<0.001

Tab. 17 Mittelwertsvergleich (n/k) für das Vorkommen von Büffeln in den einzelnen Zonen des UG in den verschiedenen Stadien. n = Anzahl Individuen, k = Anzahl Begehungen.

Stadium	Zonen						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>prefire</i>	2.22	5.14	2.00	3.80	16.30	6.95	2.14
<i>postfire 1</i>	5.22	3.21	4.91	8.08	2.93	6.93	2.00
<i>postfire 2</i>	6.28	11.23	12.81	13.03	5.39	8.39	4.94
<i>postfire 3</i>	16.19	0.84	14.76	11.19	6.97	15.91	2.27
2004-06 <i>postfire</i> total	9.27	5.46	10.29	10.57	5.15	11.61	3.22

Vergleicht man die einzelnen *pre*- und *postfire*-Stadien hinsichtlich der Nutzung der Zonen ist lediglich eine gewisse Bevorzugung, beziehungsweise ein höheres Vorkommen von Büffeln in der Zone 4 festzustellen (Tab. 16). Der Mittelwertsvergleich bestätigt ein generell höheres Vorkommen in Zone 4 (Tab. 17). Im *postfire* 2-Stadium sind zusätzlich die Zonen 2 und 3 stark besetzt. Die Zonen 1 und 6 weisen lediglich im *postfire* 3-

Stadium höhere Werte auf. Im Verlaufe der Vegetationsentwicklung zeigt sich tendenziell eine Zunahme der Büffeldichten Richtung Westen des UG (Abb. 48). Deutlich weniger Büffel kommen in den *postfire*-Stadien in den Zonen 5 und 7 vor (vgl. V. 3.3.). Es kann davon ausgegangen werden, dass dies sowohl mit der Häufigkeit der Brände als auch mit der Ausdehnung der verbrannten Gebiete zusammenhängt, da in diesen zwei Zonen den Aufenthalt für Büffel nach Beginn der Brände nur eingeschränkt möglich ist (s. oben 1.1., Tab. 5). Insgesamt lässt sich erkennen, dass sich Büffel in grösserer Zahl in jenen Zonen aufhalten, die weniger häufig verbrannt sind.

Die Ergebnisse der kategorialen Regression und des Mittelwertsvergleichs decken sich nicht vollständig. Dies ist dadurch begründet, dass in die Regression lediglich Kategorien von Büffeln (vgl. III. 4.2.2.), in den Mittelwertsvergleich hingegen Individuenzahlen eingehen. So bedeutet etwa eine hohe Quantifizierung der Zone 4 in der kategorialen Regression, dass häufig Herden, möglicherweise vermehrt grosse Herden in dieser Zone angetroffen wurden (vgl. Methoden, Anhang 1). Die Streudiagramme (Abb. 33) aller Beobachtungen in verbrannten und in unverbrannten Gebieten verdeutlichen, dass in unverbranntem Zustand lediglich die Zonen 4 und 6 von den grossen Herden (> 65 Individuen) frequentiert werden, in verbranntem Zustand auch die Zonen 1, 2 und 3. Bei den kleineren Herden gibt es keine eindeutigen Unterschiede bei der Nutzung der Zonen. Individuen und Gruppen kommen ebenfalls in allen Zonen unabhangig vom Zustand vor.

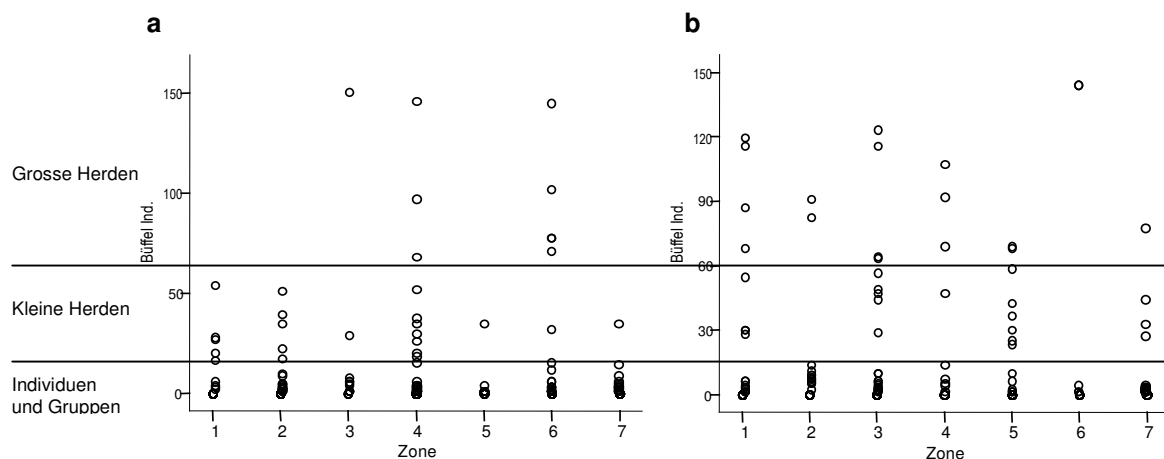


Abb. 33 Streudiagramme für das Vorkommen von Büffeln in Abhängigkeit der Variable ‚Zone‘ für alle unverbrannten Gebiete (a) und alle verbrannten Gebiete (b). Die Nullbeobachtungen sind ebenfalls aufgetragen.

3.2.2. Umweltparameter

Graslandtyp und Vegetationstyp

Für den Graslandtyp zeigt sich insgesamt keine eindeutige Präferenz in den Regressionsmodellen (Tab. 18). Die Ergebnisse der Regressionsanalysen können hinsichtlich der Variablen ‚Graslandtyp‘ allenfalls unter Berücksichtigung der Raumvariable ‚Zone‘ interpretiert werden, da diese beiden Variablen stark korreliert sind. So beträgt die Korrelation beispielsweise im *prefire*-Stadium $r = -0.744$. Der Wichtigkeitswert für den Graslandtyp ist in diesem Stadium mit 0.230 sehr hoch. Im Mittelwertsvergleich zeigt sich für das *prefire*-Stadium eine deutliche Mehrnutzung der Zone 5 (Tab. 17), wo der Graslandtyp 2 dominiert. Eine entsprechende Präferenz für den Graslandtyp 2 kommt aber in der Regression nicht als solche zum Ausdruck (Tab. 18). Es wird

lediglich ein starker negativer Effekt auf das Vorkommen von Büffeln für die Graslandtypen 3 und 4 ausgewiesen. Damit kann aber gleichzeitig auf ein höheres Vorkommen im Graslandtyp 2 geschlossen werden.

Der hohe negative Wichtigkeitswert der Variablen ‚Graslandtyp‘ im Modell für alle verbrannten Gebiete ergibt sich vorliegend ebenfalls aus der Korrelation mit der Variablen ‚Zone‘ (Tab. 4, Anhang 2). Negative Wichtigkeitswerte weisen generell auf eine starke Korrelation mit einer anderen Variablen im Modell hin. Die Korrelation der beiden Variablen beträgt in diesem Fall $r = -0.793$. Auch die *Beta*-Werte sind für die beiden Variablen vergleichbar hoch. In verbranntem Zustand wird wie im *prefire*-Stadium die Hochgrassavanne (Graslandtypen 3 und 4) gemieden (Tab. 18), was auf eine Mehrnutzung der Graslandtypen 1 und 2 hinweist.

Aus Tabelle 18 kann insgesamt lediglich entnommen werden, dass Büffel vor Beginn der Brände seltener in der Hochgrassavanne (Graslandtypen 3 und 4) anzutreffen sind, während sie diese in allen *postfire*-Stadien bevorzugen. Dies hängt zweifellos mit den zur Verfügung stehenden Nahrungsressourcen vor und nach Bränden zusammen (vgl. V. 3.2. und V. 3.3.).

Tab. 18 Bewertung der Graslandtypen hinsichtlich der Nutzung durch Büffel im Vergleich verschiedener Datensätze (Modelle nach *CATREG*). Keine Bewertung (-) bedeutet Quantifizierungen um Null (weder positiver noch negativer Effekt auf das Vorkommen von Büffeln).

Datensatz	Stark besetzter Gl'typ	Schwach besetzter Gl'typ	<i>Beta</i>	Wichtigkeit	<i>p</i>
<i>prefire</i>	-	3, 4	-0.437	0.230	<0.001
<i>postfire 1</i>	4	1, 2	0.166	0.089	0.001
<i>postfire 3</i>	1, 3, 4	2	-0.240	-0.055	0.003
alle unverbrannten Gebiete	1, 3	2	0.330	0.092	<0.001
alle verbrannten Gebiete	-	3, 4	0.702	-0.292	<0.001

Tab. 19 Bewertung der Vegetationstypen hinsichtlich der Nutzung durch Büffel im Vergleich verschiedener Datensätze (Hilfsmodelle nach *CATREG*). hoch = hoch quantifiziert.

Datensatz	Stark besetzter Veg'typ	Schwach besetzter Veg'typ	B	R ²	<i>p</i>
2005-2 <i>pre-</i> und <i>postfire</i>	1 (hoch)	2,3,4	-0.317	0.100	<0.001
2006-1 <i>postfire</i>	1 (hoch)	2,3,4	-0.333	0.111	<0.001
<i>prefire</i>	1 (hoch)	4 (hoch)	-0.261	0.068	<0.001
<i>postfire 2</i>	1 (hoch)	4 (hoch)	-0.264	0.070	<0.001
alle unverbrannten Gebiete	1 (hoch)	2 (hoch)	-0.279	0.078	<0.001

Auch die Bedeutung des Vegetationstyps für die Verbreitung der Büffel kommt in den Modellen nur undeutlich zum Ausdruck (Tab. 4, Anhang 2). Für jene Datensätze wo der Vegetationstyp in den Modellen den höchsten *Beta*-Wert erreicht, soll der allfällige Einfluss des Vegetationstyps mittels einfacher Regression (Hilfsmodelle) erfasst werden (Tab. 19). Die Hilfsmodelle zeigen schliesslich eine eindeutige Präferenz der Büffel für den Vegetationstyp 1 (Grasland), und in den meisten Fällen ein Vermeiden des Vegetationstyps 4 (dichtes Buschland). Im dichten Buschland werden zufolge der Dichte der Vegetation möglicherweise weniger Büffel gesehen. Eine Mehrbesetzung von Grasland gegenüber offenem Buschland wird dennoch deutlich. Demgegenüber weisen die *Distance*-Analysen für die Zeit nach Beginn der Brände zumindest bei den Herden eine deut-

lich höhere Dichte für das offene Buschland im Vergleich zum Grasland aus (s. oben 3.1., Tab.12). Diese Unstimmigkeit ergibt sich hier wiederum daraus, dass bei den Dichtebestimmungen Individuenzahlen in die Analysen eingehen, in die Regression jedoch Kategorien von Büffeln. Das Ergebnis der Regressionsanalyse besagt entsprechend, dass im Grasland mehr grosse Herden vorkommen als im offenen Buschland. Eine durchschnittlich grössere Individuenzahl in den Herden im Grasland gegenüber offenem Buschland wird auch durch die *Distance*-Analysen bestätigt (Tab. 13).

Wasser und Salzsee

Verglichen mit dem Vegetationstyp und dem Graslandtyp erreicht die Variable 'Wasser' insgesamt höhere *Beta*-Werte (Tab. 20, und Tab. 4, Anhang 2). Der Einfluss auf das Vorkommen von Büffel ist stärker. Die Korrelationen sind durchwegs positiv, das heisst mit zunehmender Entfernung zum Wasser wurden mehr Büffel gesichtet. In der einfachen Regression erreicht die Variable 'Wasser' Bestimmtheitsmasse (R^2) von bis zu 0.218 (Tab. 20).

In Tabelle 20 werden die Entfernungsbereiche (Kategorien) mit den jeweils höchsten (positiven oder negativen) Quantifizierungen angegeben. Der Entfernungsbereich mit positivem Effekt auf das Vorkommen von Büffeln liegt bei den Hilfsmodellen zwischen rund 3500 bis 7000 m vom Wasser entfernt, derjenige mit einem negativen Effekt zwischen rund 600 bis 3200 m. Auch wenn in gewässernahen Gebieten weniger Zählpunkte liegen, und damit zwangsläufig ein eher negativer Effekt für die geringen Entfernungen zum Wasser ausgewiesen sein muss, ist die Mehrbesetzung der vom Wasser weiter entfernten Gebiete dennoch aussagekräftig.

Tab. 20 Vergleich der Entfernungsbereiche zum Wasser hinsichtlich ihrer Besetzung durch Büffel im Vergleich verschiedener Datensätze (Hilfsmodelle nach *CATREG*).

Datensatz	Stark besetzte Entfernungsbereiche	Schwach besetzte Entfernungsbereiche	B	R ²	<i>p</i>
2004-1 <i>postfire</i>	3709 – 5610 m	926 – 1638 m	0.393	0.154	<0.001
2005-2 <i>postfire</i>	4373 – 6822 m	--	0.446	0.199	<0.001
2006-2 <i>pre- und postfire</i>	3992 – 4573 m	846 – 2588 m	0.360	0.130	<0.001
alle unverbr. Gebiete	3466 – 5354 m	750 – 1628 m	0.235	0.055	<0.001
<i>prefire</i>	3299 – 4373 m	750 – 3145 m, 6071 – 6861 m	0.299	0.089	<0.001
<i>postfire</i> 1	3450 – 7122 m	656 – 1735 m	0.204	0.042	<0.001
<i>postfire</i> 3	4172 – 5071 m	656 – 3145 m	0.467	0.218	<0.001

Die Streudiagramme für das *postfire* 2- und das *postfire* 3-Stadium (Abb. 34) zeigen die Verbreitung der Herden in verschiedenen Entfernungsbereichen zum Wasser. Die grossen Herden (65 bis 150 Individuen) werden vorwiegend 3.0 bis 5.5 km vom Wasser entfernt gesehen, während die kleineren Herden in mehreren Entfernungsbereichen vorkommen. Die Individuen und Gruppen verteilen sich ebenfalls über alle Entfernungsbereiche. Die positive Korrelation der Variable 'Wasser' ist somit vorwiegend durch die räumlich unterschiedliche Nutzung zwischen grossen und kleinen Herden begründet (vgl. V. 3.1.). Dieses Ergebnis deckt sich mit der Aussage bezüglich des Vegetationstyps. Im Grasland kommen mehr grosse Herden vor, beziehungsweise sind die Herden grösser. Da der Anteil an Grasland in zentralen Bereichen des UG grösser ist als in den Randgebieten, muss entsprechend auch ein höheres Vorkommen von Büffeln für grössere Entfernungen zum Wasser resultieren. Diese Korrelation ist im *postfire* 3-Stadium am stärksten (Tab. 20 und Abb. 34).

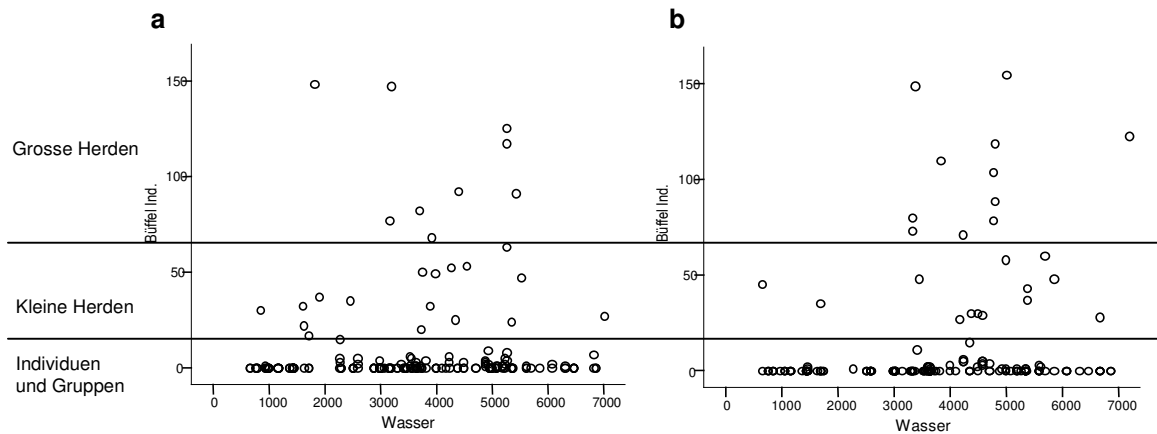


Abb. 34 Streudiagramme für das Vorkommen von Büffeln in Abhängigkeit der Distanz (in m) zum Wasser im *postfire* 2- (a) und im *postfire* 3-Stadium (b).

Die Variable ‚Salzsee‘ weist vor allem in den Modellen für die Zählperioden teilweise sehr hohe *Beta*-Werte um 0.700 auf (Tab. 4, Anhang 2). In den Hilfsmodellen werden für diese Variable Bestimmtheitsmasse um 15% ($R^2 = 0.150$) errechnet. In allen Modellen werden die Kategorien 1, teilweise noch die Kategorien 2 und 3 hoch quantifiziert (Abb. 35). Im Umkreis von bis zu 4 km (Entfernungskategorien 1 bis 3) zu den Salzseen gibt es deutlich mehr Büffel (Abb. 47). Die Bedeutung dieser Variablen kann unabhängig von Zeit und Raum als relativ hoch eingestuft werden (s. unten 3.3.). Insbesondere im *postfire* 1- und *postfire* 2-Stadium scheinen sich die Büffel vermehrt im Umfeld der Salzseen aufzuhalten.

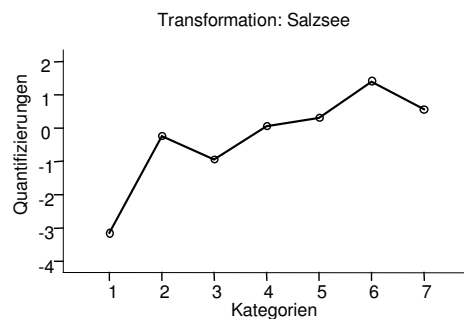


Abb. 35 Transformationsdiagramm (nach *CATREG*) für die Entfernungskategorien der Variable ‚Salzsee‘ im Modell für das *postfire* 2-Stadium (Hilfsmodell, $B = -0.343$, $R^2 = 0.117$, $p = 0.001$).

3.2.3. Feuerökologische Parameter

Die feuerökologischen Parameter ‚Zustand‘ und ‚Stadium‘ tragen insgesamt wenig zur Erklärung der Verbreitungsmuster und Dichte von Büffeln im UG bei (Tab. 4, Anhang 2). Während die feuerökologischen Parameter nicht in die Modelle für das *postfire* 1- und das *postfire* 2-Stadium aufgenommen werden, ist für das *postfire* 3-Stadium ein signifikanter Unterschied in der Nutzung verbrannter und unverbrannter Gebiete nachgewiesen (Abb. 36, Diagramm a). Verbrannte Gebiete im *postfire* 3-Zustand werden mehr genutzt als unverbrannte im gleichen Zeitraum. Mit einem *Beta*-Wert von -0.240 ist die Korrelation jedoch nicht stark. Auch der Wichtig-

keitswert ist mit 0.102 nicht hoch. Der *postfire*-Zustand (verbrannt / nicht verbrannt) erklärt somit anteilmässig nur etwa 10% der Varianz (s. unten 3.3. und Tab. 4, Anhang 2). Im Modell für alle Beobachtungen in verbrannten Gebieten (Abb. 36, Diagramm b) zeigt sich demgegenüber für den *postfire* 2-Zustand der stärkste positive Effekt auf das Vorkommen von Büffeln. Hier muss jedoch berücksichtigt werden, dass im *postfire* 2-Stadium die Probegrösse deutlich grösser ist ($k = 119$) als im *postfire* 3-Stadium ($k = 77$), was sich in der Regression auf die Quantifizierung der Kategorien auswirkt. Die Tatsache, dass die Variable ‚Zustand‘ lediglich im *postfire* 3-Stadium einen signifikanten Beitrag zum Regressionsmodell leistet spricht dafür, dass der Unterschied in der Nutzung verbrannter und unverbrannter Gebiete im *postfire* 3-Zustand grösser ist als in den anderen *postfire*-Stadien (Tab. 4, Anhang 2).

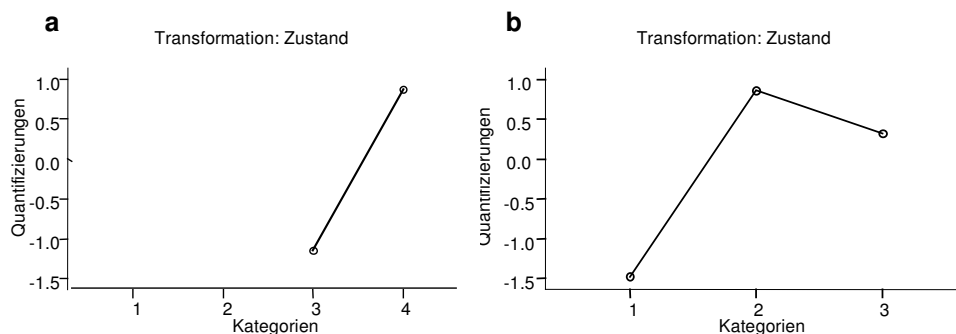


Abb. 36 Transformationsdiagramme (nach *CATREG*) für die Kategorien der Variable ‚Zustand‘ in den Modellen für das *postfire* 3-Stadium (Diagramm a, $Beta = -0.240$) und der Beobachtungen in verbrannten Gebieten (Diagramm b, $Beta = 0.132$).

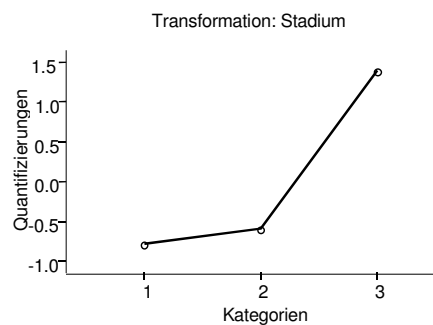


Abb. 37 Transformationsdiagramm (nach *CATREG*) für die Kategorien der Variablen ‚Stadium‘ im Modell für alle Beobachtungen in unverbrannten Gebieten ($Beta = -0.191$).

Auch das Modell für alle unverbrannten Gebiete zeigt für das Vorkommen der Büffel im Verlaufe der Vegetationsentwicklung eine abnehmende Nutzung, das heisst, die Nutzung unverbrannter Gebiete ist im *postfire* 3-Stadium am geringsten (Abb. 37). Dies ist gleichbedeutend mit einer Mehrnutzung von verbrannten Gebieten im selben Stadium. Die Probegrösse ist im *postfire* 3-Stadium jedoch deutlich grösser ($k = 101$) als im *postfire* 2-Stadium ($k = 76$), was wiederum einen Einfluss auf die Quantifizierung der Kategorien haben kann. Allein anhand der Regressionsmodelle lassen sich demnach keine eindeutigen Aussagen hinsichtlich der Nutzung verbrannter und unverbrannter Gebiete in den einzelnen Stadien machen. Ein Mittelwertsvergleich präzisiert

die Ergebnisse der Regression dahingehend, dass im *postfire* 2-Zustand deutlich weniger Büffel in verbrannten Gebieten als im *postfire* 3-Zustand beobachtet worden sind (Tab. 21). Ebenso zeigt sich, dass der Unterschied in der Nutzung zwischen verbrannten und unverbrannten Gebieten im *postfire* 3-Stadium deutlich grösser ist.

Tab. 21 Mittelwertsvergleich (n/k) für das Vorkommen von Büffeln im ganzen UG, und anteilmässig in verbrannten und in unverbrannten Gebieten des *postfire* 2- und des *postfire* 3-Stadiums sowie der Zählperioden 2004-1, 2005-2 und 2006-1. n = Anzahl Individuen, k = Anzahl Begehungen.

Zählperiode/Stadium	Ganzes UG	Unverbrannte Gebiete	Verbrannte Gebiete
<i>postfire</i> 2	9.05	7.29	10.17
<i>postfire</i> 3	9.98	6.41	14.60
2004-1 <i>postfire</i>	5.70	5.64	6.66
2005-2 <i>postfire</i>	12.74	6.87	15.54
2006-1 <i>postfire</i>	5.74	4.62	7.05

In den einzelnen Zählperioden zeigt sich im Mittelwertsvergleich ebenfalls durchgehend eine Mehrnutzung verbrannter Gebiete. Die sehr unterschiedlichen Werte für verbrannte und unverbrannte Gebiete in den einzelnen Zählperioden (Tab. 21) haben verschiedene Ursachen. Beispielsweise war in der Zählperiode 2006-1 das UG zu fast 50% verbrannt, weshalb sich tendenziell mehr Büffel in verbrannten Gebieten aufgehalten haben dürften (Abb. 14 g). Bemerkenswert ist der hohe Mittelwert für verbrannte Gebiete der Zählperiode 2005-2, als erstmals Feuer-Management-Massnahmen eingeführt, und gezielt Gebiete im südlichen Bereich des UG abgebrannt wurden (Abb. 14 f). Auch in dieser Zählperiode waren weit mehr Büffel in verbrannten Gebieten anzutreffen. Da jedoch auch der Wert für die unverbrannten Gebiete deutlich höher ist als in den anderen Zählperioden, muss man davon ausgehen, dass in jener Zählperiode Büffel aus Randgebieten oder Gebieten ausserhalb des UG zugewandert sind (vgl. V. 6.2.). Insgesamt bestätigen sich die Ergebnisse der *Distance*-Analysen, wonach die Dichte vor allem bei den Herden in verbrannten Gebieten grösser ist als in unverbrannten Gebieten (s. oben 3.1., Tab. 14).

3.2.4. Anthropogene Parameter

Die anthropogenen Parameter erreichen vergleichsweise hohe Wichtigkeitswerte in den Modellen (s. unten 3.3.). Beide Variablen beinhalten jedoch eine starke räumliche Komponente. Die Variable ‚Dorf‘ ist ‚positiv‘, die Variable ‚Strasse‘ negativ mit der Variable ‚Wasser‘ korreliert. Ihre Bedeutung widerspiegelt demnach zumindest teilweise wiederum die räumliche Aufteilung der kleinen und grossen Herden im UG. Die Streudiagramme in Abbildung 38 für die einzelnen Stadien zeigen die Bewegungsmuster der Herden im Verlauf der Stadien in Abhängigkeit der Variable ‚Strasse‘. Im *prefire*- und im *postfire* 1-Stadium (Abb. 38 a+b) halten sich alle Kategorien von Büffeln in einem nahen Bereich von etwa 2.5 km zur Strasse auf, während sich insbesondere die kleinen Herden im *postfire* 2- und im *postfire* 3-Stadium (Abb. 38 c+d) mehr über das UG verteilen. Die grossen Herden halten sich in keinem der Stadien weiter als 3 km entfernt von den zwei Hauptstrassen auf. Im *postfire* 3-Stadium bewegen sie sich jedoch tendenziell weiter weg von den Strassen. Damit wird auch bei der Variable ‚Strasse‘ zunächst vor allem die unterschiedliche Raumnutzung durch die verschiedenen Kategorien von Büffeln deutlich. Diese Raumnutzung steht in Verbindung mit dem höheren Anteil an Grasland in den zentralen Gebieten des UG, und der entsprechend besseren Nahrungsgrundlage für grössere Herden (vgl. V.

3.1.). Im *postfire* 3-Stadium dürfte der Einfluss der Strasse als solcher auf die Habitatwahl am ehesten ersichtlich sein, wenn Nahrungsressourcen im ganzen UG reichlich vorhanden sind und die Büffel gewissermassen freie Habitatwahl haben. Das Streudiagramm (Abb. 38 d) zeigt, dass die unmittelbare Nähe zur Strasse zumindest von den grossen Herden gemieden wird. Auch in der Regression wird für das *postfire* 3-Stadium eine mittlere Entfernungskategorie von 1870 bis 2400 m von der Strasse entfernt am höchsten quantifiziert. Die Variable ‚Strasse‘ erhält hier nach der Variablen ‚Wasser‘ den zweithöchsten Wichtigkeitswert (0.188) im Modell. In allen anderen Stadien sind auch in Strassennähe mehr grosse Herden anzutreffen.

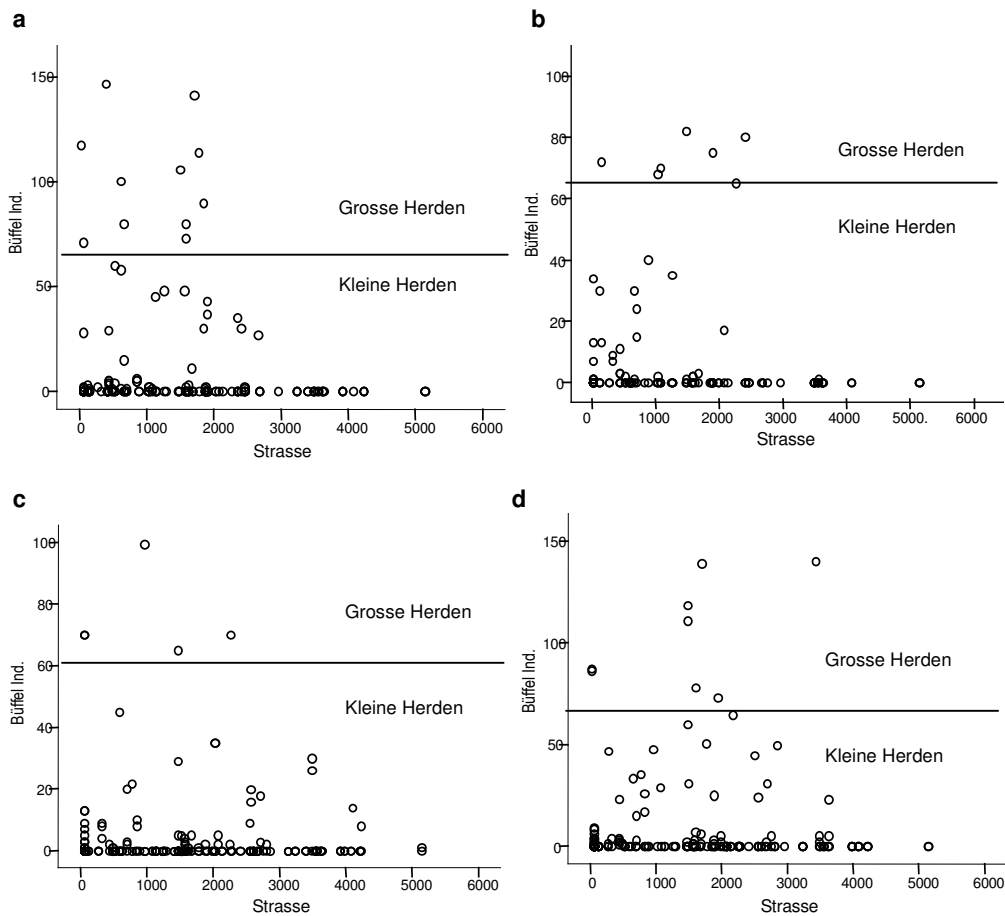


Abb. 38 Streudiagramme für das Vorkommen von Büffeln in Abhängigkeit der Distanz (in m) zur Strasse in den verschiedenen Stadien: *prefire* (a), *postfire* 1 (b), *postfire* 2 (c) und *postfire* 3 (d).

Die Variable ‚Dorf‘ erreicht in den Modellen für das *pre-*, das *postfire* 1- und das *postfire* 2-Stadium Wichtigkeitswerte um 0.250, erklärt somit anteilmässig 25% der Varianz. Mit zunehmender Entfernung zu den Dörfern nimmt, auch entsprechend ihrer Korrelation mit der Variable ‚Wasser‘, die Zahl der Büffel zu (s. oben 3.2.2.). Die Streudiagramme (Abb. 39) verdeutlichen diese Korrelation für alle Beobachtungen in unverbrannten Gebieten. Es zeigt sich nahezu kein Unterschied zwischen den zwei Variablen hinsichtlich der Verteilung der Büffelherden. Von Bedeutung ist jedoch, dass auch kleine Büffelherden selten näher als 3 km von den Dörfern vorkommen. Die Nähe zu den Siedlungen wird offensichtlich gemieden.

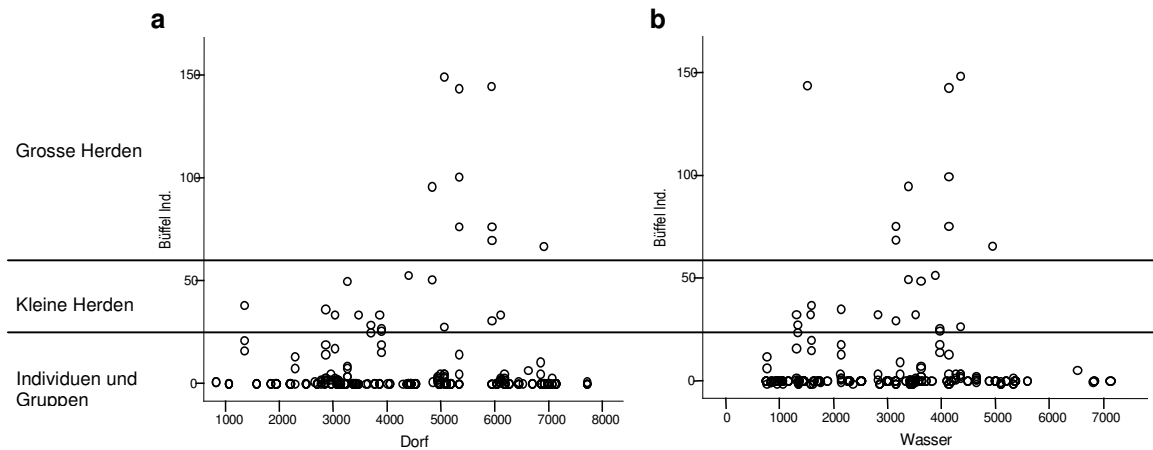


Abb. 39 Streudiagramme für das Vorkommen von Büffeln in Abhängigkeit der Distanz (in m) zu einem Dorf (a) und in Abhängigkeit zur Distanz (in m) zum Wasser (b) für alle Beobachtungen in unverbrannten Gebieten.

3.3. Regressionsmodelle und erklärte Varianzen

Der Varianz in den Daten, die mit den gewählten Einflussfaktoren erklärt werden kann, liegt insgesamt zwischen 30 bis 40%, mit Ausnahme der Zählperiode 2005-2 *postfire* mit $R^2 = 0.513$ (Abb. 40 und 41, sowie Tab. 4, Anhang 2). Zunächst werden die Modelle (mit Raumvariable) für die Zählperioden mit jenen für die einzelnen Stadien hinsichtlich der Bedeutung der einzelnen Variablen verglichen (Abb. 40 a und b).

Da die Habitatnutzung der Büffel, insbesondere der verschiedenen Kategorien von Büffeln, nur teilweise mit der Zoneneinteilung übereinstimmt, hat die Variable ‚Zone‘ insgesamt keine grosse Bedeutung. In den Zählperioden erklärt sie zwar einen grossen Anteil der Varianz, was jedoch zumindest teilweise mit der ungleichmässigen Verteilung der beprobten Zählpunkte zusammenhängt (Abb. 40 a). In den Modellen für die einzelnen Stadien zeigt die Raumvariable ‚Zone‘ denn auch deutlich geringere Wichtigkeitswerte (Abb. 40 b).

Die Umweltfaktoren ‚Vegetationstyp‘ und ‚Graslandtyp‘ sind mit wechselnden Beiträgen zur Erklärung der Varianz vertreten. Es zeigen sich keine deutlichen Unterschiede zwischen den Modellen für die Zählperioden einerseits und den Modellen für die Stadien andererseits. Die Variable ‚Wasser‘ ist in den Modellen für die Zählperioden nebst der Raumvariablen die einflussreichste aller Variablen. Dies zeigt sich sowohl in den hohen Wichtigkeitswerten als auch in der Stärke der Korrelationen (*Beta*-Werte) (Abb. 40 und 42). In den Hilfsmodellen liegen die Bestimmtheitsmasse für die Variable ‚Wasser‘ bei R^2 0.150 bis 0.200 (s. oben 3.2., Tab. 20). Da jedoch mit zunehmender Entfernung vom Wasser eine höheres Vorkommen von Büffeln ausgewiesen ist, liegt die Bedeutung dieser Variablen nicht in der Nähe zum Wasser an sich, sondern widerspiegelt die Raumaufteilung zwischen kleinen und grossen Herden im UG. Deshalb verliert die Variable ‚Wasser‘ auch ihre Bedeutung in den Modellen für die einzelnen Stadien, wo kein zeitliches Kontinuum und damit auch keine räumliche Kohärenz hinsichtlich der Beobachtungen vorliegt. Die Variable ‚Salzsee‘ hat demgegenüber insbesondere in den Modellen für die einzelnen Stadien einen grossen Anteil an der erklärten Varianz, das heisst, dieser Einflussfaktor spielt unabhängig von Zeit und Raum eine wichtige Rolle für die Verbreitung der Büffel im UG. Bei den Umweltparametern ändert sich somit insgesamt vor allem die Bedeutung der Variablen ‚Wasser‘ und ‚Salzsee‘ zwischen den Modellen für die Zählperioden und jenen für die Stadien.

Die feuerökologischen Parameter werden in den meisten Fällen aus den Modellen ausgeschlossen (Abb. 40 und 41). Ihr Einfluss auf die Verbreitung der Büffel muss insgesamt als gering beurteilt werden. Auch die *Beta*-Werte liegen meist unter 0.250, sofern sie als signifikant in die Modelle eingehen (Tab 4, Anhang 2). Im *postfire* 3-Stadium ist der Unterschied in der Nutzung verbrannter und unverbrannter Gebiete am höchsten. Der Zustand erreicht in diesem letzten *postfire*-Stadium einen Anteil von nahezu 20% an der erklärten Varianz (Abb. 40 b).

Bei den anthropogenen Parametern zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Modellen für die Zählperioden einerseits und den Modellen für die einzelnen Stadien, insbesondere bei der Variablen ‚Dorf‘. Deren Einfluss kommt vor allem in den Modellen für die einzelnen Stadien zum Ausdruck. Sie hat offensichtlich unabhängig vom Zustand der Vegetation nach Bränden eine gleichbleibende Bedeutung für die Verbreitung der Büffel im UG, und zwar im Sinne einer negativen Korrelation (Abb. 40 b). Der unmittelbare Einfluss der Strassen auf die Büffel wird dagegen als gering bewertet.

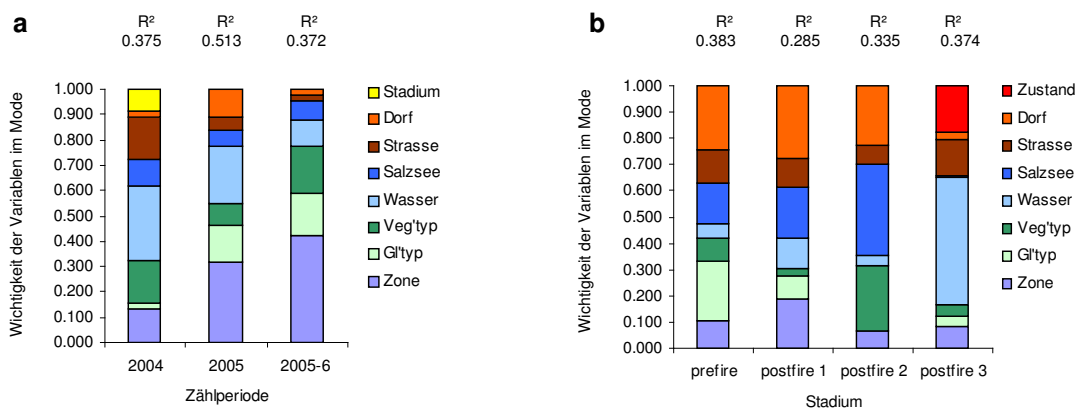


Abb. 40 Die Wichtigkeit (Anteil erklärte Varianz) der Einflussparameter für das Vorkommen von Büffeln in den Zählperioden (a) sowie in den Stadien (b) (Modelle nach *CATREG* mit Raumvariable ‚Zone‘). (Ausgewiesen sind signifikant zu den Modellen beitragende Einflussparameter).

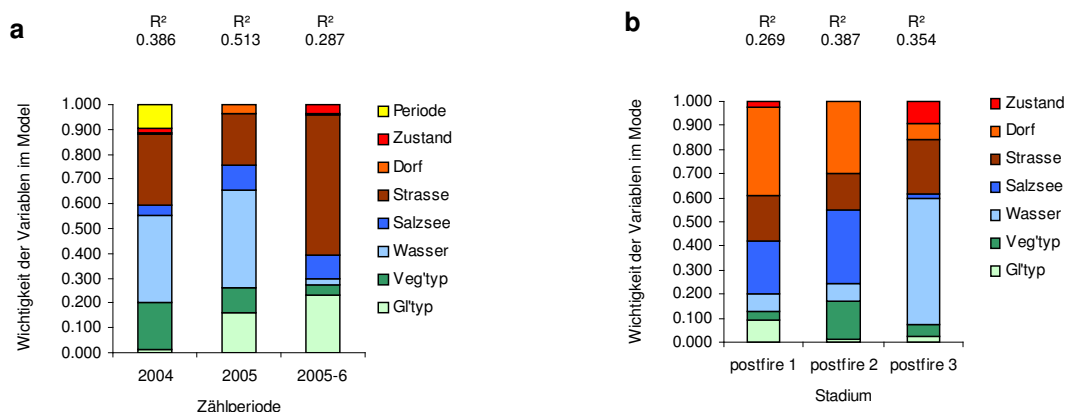


Abb. 41 Die Wichtigkeit (Anteil erklärte Varianz) der Einflussparameter für das Vorkommen von Büffeln in den Zählperioden (a) sowie in den Stadien (b) (Vergleichsmodelle nach *CATREG* ohne Raumvariable ‚Zone‘). (Ausgewiesen sind signifikant zu den Modellen beitragende Einflussparameter).

Im Folgenden werden die Modelle (mit Raumvariable) mit den Vergleichsmodellen (ohne Raumvariable) verglichen. In den Vergleichsmodellen für die einzelnen Zählperioden übernehmen die Variablen ‚Wasser‘ und ‚Strasse‘ weitgehend den Anteil der Raumvariablen zur Erklärung der Varianz (Abb. 41 a). Wo ein zeitliches Kontinuum in den räumlichen Bewegungsmustern vorhanden ist (Zählperioden), erhält die Variable ‚Strasse‘ die höchsten Wichtigkeitswerte in den Modellen. Dies bestätigt wiederum, dass insbesondere die Variable ‚Strasse‘, aber teilweise auch die Variable ‚Wasser‘ den Raum, beziehungsweise die räumliche Verteilung der sozialen Einheiten der Büffel repräsentieren. Diese beiden Variablen erklären in den Vergleichsmodellen zusammen anteilmässig 60 bis 70% der Varianz. Verglichen mit den Modellen für die Zählperioden erklären in den Modellen für die *postfire*-Stadien generell jene Parameter mehr Varianz (= höhere Wichtigkeitswerte), die insgesamt geringere Korrelationen mit der Variable ‚Zone‘ haben (Abb. 41 b). Dazu gehören insbesondere die Variablen ‚Salzsee‘ und ‚Dorf‘. Diese beeinflussen die Verbreitungsmuster der Büffel unabhängig von Zeit und Raum im Sinne von tatsächlicher Anziehung beziehungsweise Vermeidung.

Hinsichtlich der Einflussstärke der Variablen im Verlauf der Stadien ergeben sich folgende Schlüsse. Im *postfire* 1- und im *postfire* 2-Stadium ist die Verbreitung der Büffel stärker davon abhängig, wo noch ausreichend Nahrungsressourcen zur Verfügung stehen. Dies hängt unter anderem auch von den Lokalitäten verbrannter beziehungsweise unverbrannter Gebiete ab. Deshalb sind die Regressionskoeffizienten einiger Variablen in den früheren Stadien der Vegetationsentwicklung insgesamt etwas weniger hoch als im *postfire* 3-Stadium (Abb. 42). Einzig die Variable ‚Dorf‘ weist in allen Stadien eine annähernd gleichbleibend starke (negative) Korrelation zum Vorkommen von Büffeln auf. Die Nähe zu den Dörfern wird generell gemieden.

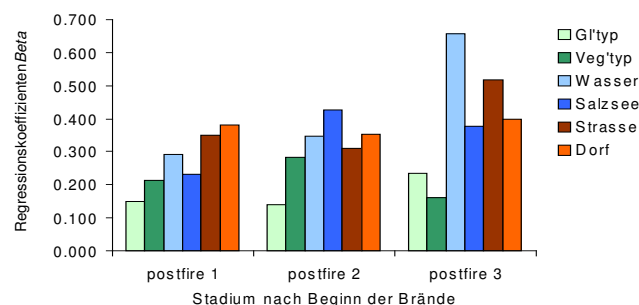


Abb. 42 Regressionskoeffizienten für das Vorkommen von Büffeln in Abhängigkeit der quantifizierten Einflussparameter in verschiedenen *postfire*-Stadien der Jahre 2004 bis 2006 (Vergleichsmodelle nach CATREG).

Das *postfire* 3-Stadium unterscheidet sich sowohl in den Modellen als auch in den Vergleichsmodellen wesentlich von den beiden vorangehenden Stadien. Dies spricht dafür, dass dieses Stadium der Vegetationsentwicklung eine deutliche Veränderung in den Verbreitungsmustern der Büffel mit sich bringt (Abb. 48). Im *postfire* 3-Stadium nimmt insbesondere die Bedeutung der Variable ‚Wasser‘ zu und auch die Korrelation wird stärker (Abb. 42). Alle Kategorien von Büffeln bewegen sich vermehrt in grösserer Entfernung zu den Gewässern. Dies hängt zweifellos damit zusammen, dass jetzt auch kleinere Herden in den zentralen Grasländern des UG weiden, wo mehr Flächen verbrannt waren, und daher mehr frisches Gras zur Verfügung steht als im Buschland (Abb. 48). Entsprechend findet auch die grössere Bedeutung der Variable ‚Zustand‘ in diesem Stadium ihre Erklärung.

4. Verbreitung und Habitatnutzung der Flusspferde

In den an das UG angrenzenden Gewässern leben aktuell etwa 2400 Flusspferde. Die Flusspferdzählungen der Jahre 2003, 2004 und 2006 ergaben eine leicht ansteigende Populationsgrösse, obwohl durch den Ausbruch einer Milzbrand-Infektion im August 2004 etwa 10% der Flusspferde starben (Mapesa et al. 2005). Die Population hat sich danach rasch erholt. Im Jahre 2006 wurden anlässlich der vorliegenden Untersuchung in den Gewässern des ganzen QENP rund 4200 Flusspferde gezählt.

Tab. 22 Anzahl Flusspferde in den Gewässerabschnitten angrenzend an die Zonen 2, 4, 6 und 7 des UG in den Jahren 2003, 2004 und 2006. *Schätzung (unvollständige Zählung).

Zählung	Zonen				Total
	2	4	6	7	
Mai 2003	216	51	195	195*	657
Sept. 2004	155	52	230	199	636
Jan. 2006	207	53	313	278	851

Tabelle 22 gibt die absoluten Zahlen der drei Zählungen für die an die Zonen 2, 4, 6 und 7 anliegenden Gewässerabschnitte. Die Individuenzahlen stellen ein Minimum dar, da sich während der Zählung immer eine gewisse Zahl an Tieren unter Wasser befindet. Man kann eine Abweichung von schätzungsweise 10 bis 15% nach oben annehmen (Bennett et al. 2000). Die Zonen 1, 3 und 5 liegen jeweils weiter entfernt vom Wasser und daher kaum mehr im Einflussbereich der Weidegründe von Flusspferden (Abb. 49).

Die Weidegründe der Flusspferde umfassen einen Gürtel von etwa 2,5 bis 3 km entlang der Gewässer (vgl. V. 4.). Man kann davon ausgehen, dass sich die Flusspferde bei ihren nächtlichen Wanderungen mehr oder weniger im rechten Winkel zum Wasser bewegen (Lock 1972). Der Verlauf der Pfade im Gelände bestätigt dies. Weiter kann davon ausgegangen werden, dass die Flusspferde von der Südseite des Kazinga Kanals die nordseitigen Weidegründe nicht nutzen, sondern die entsprechenden südseitigen Uferabschnitte beweiden. Flusspferde zeigen eine starke territoriale Gebundenheit an bestimmte Gewässerabschnitte. Die dominanten Männchen der einzelnen ‚Schulen‘ dulden das Eindringen unbekannter Individuen in ihrem Territorium nicht (Harrison et al. 2007, Lock 1972).

Die Zone 6 umfasst etwa 30 km² Weidegrund, nimmt man eine Fläche im Entfernungsbereich von 3 km zum Wasser an. Rechnet man mit den aktuellsten Individuenzahlen von 313 Flusspferden in den der Zone 6 anliegenden Gewässerabschnitten, ergibt sich eine Dichte von mindestens 11 und maximal 13 Ind./km² (Weidegrund). Für die Zonen 2 und 7 ergeben sich bei Weideflächen von 20 km² beziehungsweise 22 km² ebenfalls Dichten von 11 bis 13 Ind./km². Die Zone 4 ist deutlich weniger stark besetzt. Dies hängt teilweise damit zusammen, dass dieser Abschnitt zum Teil sehr steil abfallende Hänge aufweist, die sogar für Flusspferde kaum mehr begehbar sind um in die höher gelegenen Weidegründe zu gelangen. Möglich ist jedoch auch, dass hier in der Nähe der Hauptverkehrsstrasse der Wildereindruck sehr hoch ist (vgl. V. 4.). Im ganzen nördlichen Teil des UG gibt es ebenfalls nur wenige Flusspferde. Dies kann einerseits mit den sumpfigen Ufern erklärt werden, die weniger günstige Aus- und Einstiegsmöglichkeiten bieten. Andererseits ist diese Gegend bekannt für Wilderei, die möglicherweise ebenfalls dazu beiträgt, dass die Flusspferde diese Regionen eher meiden (L. Onzima, pers. Komm.).

V. Diskussion

1. Das Feuerregime im UG und seine Auswirkungen auf das Ökosystem

1.1. Das Feuerregime im Untersuchungsgebiet heute und vor 30 Jahren

Das Feuerregime im UG ist heute im Wesentlichen charakterisiert durch alternierendes Abbrennen von Gebieten südlich und nördlich der Hauptstrasse Katwe-Kasenyi in den zwei Trockenzeiten eines Jahres (Abb. 14 a-h). Anthropogene Brände haben in ihrer Häufigkeit und hinsichtlich ihrer Ausdehnung in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen (vgl. IV. 1.1. und Tab. 5). In den Jahren 1970 bis 1973 dokumentierte Eltringham (1976) alle Brände im QENP. Sein Gebiet 3 entspricht den Zonen 4, 5, 6 und 7 der vorliegenden Untersuchung und lässt einen direkten Vergleich zu. Dieses Gebiet umfasst eine Fläche von rund 150 km². In den sechs Trockenzeiten von Eltringhams Untersuchung war es lediglich zwei Mal von Bränden betroffen, jeweils mit einem Flächenanteil von 25.0% beziehungsweise 12.5%. Im Untersuchungszeitraum 2003 bis 2006 wurden in jeder Trockenzeit, also insgesamt acht Mal, durchschnittlich 35% dieses Gebietes abgebrannt. Dies bedeutet eine Steigerung der Brandhäufigkeit um den Faktor 3, hinsichtlich der Ausdehnung verbrannter Flächen um den Faktor 6. Insgesamt muss demnach heute von einem Mehrfachen an Einfluss durch Feuer auf die Vegetation, die Grasartenzusammensetzung und damit auch auf die Tierpopulationen in diesem Gebiet ausgegangen werden. In den Jahren 1970 bis 1973 wurde lediglich ein Mal mehr als 30% verbrannter Fläche im ganzen Park gemessen. Heute wird dieses Ausmass im UG in jeder zweiten Trockenzeit überschritten (vgl. IV. 1.1. und Tab. 5).

Am häufigsten und stärksten von Bränden betroffen ist im nördlichen Sektor des QENP die Krater-Region. Sie umfasst ungefähr 200 km² Fläche. Diese Region war bereits vor 30 Jahren in hohem Ausmass von Bränden betroffen (Eltringham 1976). Obwohl im Untersuchungszeitraum 2003 bis 2006 in der Krater-Region keine genauen Aufzeichnungen zu den Bränden gemacht werden konnten, lässt sich sagen, dass die Häufigkeit und die Ausdehnung der Brände verglichen mit den frühen 70er-Jahren noch einmal stark zugenommen haben (Abb. 14 a-h). Es gibt kaum eine Trockenzeit, in der nicht die Hälfte des Gebietes verbrannt ist. Das Feuerregime hat hier unübersehbare Auswirkungen auf die Vegetation. Degenerationserscheinungen zeigen sich unter anderem durch die Dominanz von Feuer-Klimax-Arten, welche insbesondere die Qualität der Grasländer als Nahrungsgründe für Pflanzenfresser beeinträchtigen (s. unten 1.2.).

Die Habitatwahl der Pflanzenfresser wird grundsätzlich durch das Vorhandensein von Nahrung und Wasser bestimmt (Fritz & Duncan 1994, Fryxell & Sinclair 1988, Huston 1994). Auch morphologische Aspekte der Vegetation und topografische Eigenschaften des Geländes bestimmen die Habitatnutzung einer Art (Ben-Shahar 1995). Brände können gewisse Habitateigenschaften kurz- oder langfristig in einem Ausmass verändern, das zwangsläufig Auswirkungen auf die Herbivoren haben muss. Die unmittelbaren, kurzfristigen Veränderungen nach Feuern können sowohl vorteilhaft als auch nachteilig sein. Für Grasfresser ist die Erneuerung der Grasdecke im Zusammenhang mit ihren Nahrungsbedürfnissen grundsätzlich von Vorteil (Moe et al. 1990, Tomor & Owen-Smith 2002, Wilsey 1996). Andererseits können Brände ein Habitat für längere Zeit als Weideland unbenutzbar machen. Zudem kann es durch die Zerstörung der Vegetation zu einem Mangel an Rückzugsmöglichkeiten und den vor allem für die Verdauung benötigten Ruheplätzen kommen. Auch der Wilderiedruck kann bei fehlender Vegetation zunehmen, da Tiere leichter gesehen werden (s. unten 5.4).

Im UG sind die unmittelbaren Auswirkungen der Brände hinsichtlich Nahrungsverfügbarkeit für die Herbivoren dann problematisch, wenn innerhalb einer kurzen Zeitspanne gleichzeitig grosse Gebiete abgebrannt werden, wie jeweils in der ersten Trockenzeit eines Jahres (vgl. IV. 1.1., Tab. 5). Da in der ersten Trockenzeit vor allem der nördliche Teil des UG, die Zonen 3, 5 und 7, von Bränden betroffen sind, betrifft die Einschränkung der Nahrungsressourcen vor allem den Uganda Kob, der hier seine Hauptverbreitungsgebiete hat (s. unten 2.2. und 2.3., sowie Abb. 46). In der zweiten Trockenzeit ist der südliche Teil des UG und somit eher die Habitate der Büffel von Bränden betroffen (Abb. 47 und 48). Da sich Brände in der zweiten Trockenzeit jedoch über einen längeren Zeitraum verteilt ereignen, sind die Habitate jeweils in unterschiedlichem Zustand der Vegetationsentwicklung und es bieten sich daher im Allgemeinen ausreichend Ausweichmöglichkeiten für die Büffel (s. unten 3.3.). Die Weidegründe von Flusspferden entlang des Kazinga Kanals sind selten von Bränden betroffen (Abb. 49). Hingegen werden in der Zone 7 in jeder Trockenzeit stellenweise Brände gelegt. Die Dichte an Flusspferden im dortigen Gewässerabschnitt unterscheidet sich aktuell jedoch nicht von derjenigen anderer Abschnitte.

Auswirkungen von Feuer können sich, wenn auch kurzfristig positiv, langfristig als negativ herausstellen, je nachdem wie häufig und in welchem Ausmass sie in einem Ökosystem auftreten, und welche Habitatqualitäten sie betreffen. Das Verhältnis von kurzfristigen und langfristigen Auswirkungen auf die Habitatqualitäten ist entscheidend dafür, wie die Folgen eines Feuerregimes hinsichtlich des Bestandes und der Populationsentwicklung von Herbivoren beurteilt werden müssen (s. unten 5.1. und 5.3.).

1.2. Langfristige Veränderungen der Vegetationsstruktur und der Grasländer im QENP

Ende der 80er-Jahre versuchte Lock (1993) anhand von Fotografien die Entwicklung der Vegetation im QENP zwischen 1970 und 1988 zu rekonstruieren. Er stellte folgende Veränderungen fest: 1) Ausbreitung aller in der Region vorkommenden Akazien-Arten, 2) zunehmende Verbuschung mit *Capparis tomentosa* und *Dichrostachys cinerea* als dominanten Arten, 3) starke Ausbreitung von *Euphorbia candelabrum*, sowie 4) Verschwinden der Mischwälder.

Die zunehmende Verbuschung scheint die augenfälligste Veränderung der Vegetationsstruktur im QENP in den letzten 30 Jahren. Im UG sind insbesondere die südlichen Gebiete entlang des Kazinga Kanals davon betroffen (Lock 1993, Sabiti & Wein 1988). Lock sieht ihre Ursache in der geringen Anzahl an Elefanten, die verglichen mit den Verhältnissen vor 1970 um die Hälfte abgenommen hat (s. unten 5.2.). Die Ausbreitung von Buschvegetation wird in sekundären Savannen lediglich durch Feuer und Beweidung eingeschränkt (Huston 1994, Roques et al. 2001). Feuer sind entlang des Kazinga Kanals deutlich seltener und weniger ausgedehnt als im nördlichen Teil des UG (vgl. IV. 1.1.). Das Vordringen von dichtem Buschland reduziert den Anteil an Grasland und damit die Weidegründe für die Grasfresser (s. unten 5.3.).

Die Ausbreitung von Akazien und Euphorbien im UG ist eine Folge häufiger Feuer. Die Keimung von Akazien-samen wird durch Hitzeeinwirkung gefördert (Mucunguzi & Oryem-Origa 1996, Sabiti & Wein 1987). In der Krater-Region und in der nördlichen Zone 1 des UG hat sich insbesondere *Acacia hockii* stark vermehrt (Lock 1993, Sabiti & Wein 1988). Dieser dornige Strauch bildet undurchdringliche Gebüsche, welche auch für grössere Tiere eigentliche Barrieren darstellen kann (vgl. Abb. 15). *Acacia sieberiana* und *Acacia gerrardi* sind hoch wachsende Schirmakazien, die sich ausgehend von der Krater-Region ins Umland ausbreiten (Abb. 43). Auch Euphorbien können insofern als Feuer-Klimax-Art gesehen werden, als sie oft als einziges Vegetationselement sehr heisse Brände relativ unbeschadet überstehen.



Abb. 43 *Acacia sieberiana*-Savanne nach Brand.



Abb. 44 *Imperata cylindrica*.



Abb. 45 *Themeda triandra*-Grasland.

Eine der weniger offensichtlichen, aber weit dramatischeren Folgen häufiger Feuer im UG ist die Ausbreitung von *Imperata cylindrica*, einer typischen Feuer-Klimax-Grasart (Abb. 44). Diesen Entwicklungstrend hat bereits Lock (1993) Ende der 80er-Jahre in seiner Untersuchung zu den Vegetationsveränderungen im QENP erkannt. Das *I. cylindrica*-Gras ist scharfkantig, da es reich an Silizium ist. Für Herbivoren ist es lediglich in juvenilem Zustand genießbar. *I. cylindrica* dominiert heute weite Teile der Krater-Region und der Zone 1, und breitet sich, als Folge der hohen Brandfrequenz in der Region um das Dorf Kikorongo, auch in die Zonen 3 und 5 aus (Abb. 8). Die zunehmende Ausbreitung von *I. cylindrica* ist besonders besorgniserregend im Zu-

sammenhang mit der Populationsentwicklung der Pflanzenfresser (s. unten 5.3.). Zählungen vom Flugzeug aus bestätigen, dass in der Krater-Region mit Ausnahme der Elefanten kaum mehr grosse Herbivoren vorkommen (Lamprey 2000, Rwetsiba et al. 2002). Auch die Zone 1 des UG hatte ehemals weit höhere Dichten an Herbivoren (Deutsch 1994). Wo *I. cylindrica* einmal Fuss gefasst hat, verdrängt es sukzessive alle anderen Arten. Die *I. cylindrica*-Grasländer produzieren ausserdem hohe Biomasse, welche sehr heisse und schnelle Feuer unterhalten, die oberirdische Teile anderer Vegetationselemente vollständig zerstören und dadurch deren Wachstum stark verzögern.

Weitere indirekte Einflüsse auf die Vegetation, insbesondere auf die Grasländer, zeigen sich in der Wechselwirkung zwischen Feuer und Begrasung. Am häufigsten von Bränden betroffen sind die Zonen 5 und 7, sowie der nördliche Teil der Zone 1. Die Zonen 5 und 7 gehören zu den Hauptverbreitungsgebieten von Uganda Kob (Abb. 46). Uganda Kob profitiert kurzfristig von der häufigen Erneuerung der Grasdecke durch Feuer und weidet aufkommenden Grasbewuchs intensiv (vgl. IV. 2.3.3.). Starke Begrasung unmittelbar nach Bränden führt jedoch zu einer Verarmung an konkurrenzschwachen Grasarten (Edroma 1984, Lock 1972). Beispielsweise reagiert *Themeda triandra* (Abb. 45) – eine nährstoffreiche Grasart – in einem frühen Entwicklungsstadium empfindlich auf starke Begrasung nach dem Abbrennen. In den Zonen 5 und 7, wo die Begrasung durch Uganda Kob am stärksten ist, kommt *Th. triandra* deshalb nicht vor. Die Kombination von häufigen Bränden und starker Begrasung hat in den Zonen 5 und 7 zu einer Dominanz von *Sporobolus pyramidalis* geführt. *S. pyramidalis* wächst ausgehend von basalen Meristemen und nimmt daher sowohl durch Feuer als auch durch starke Begrasung wenig Schaden (Lock 1993). Die eigentlichen Fortpflanzungsgründe (*leks*) in Zone 7 weisen durch die Dominanz von *Chloris gayana* ebenfalls auf einen hohen Grad an Begrasung hin (Abb. 16, Bromilow 1995). Da es für den östlichen Teil des UG kein umfassendes Grasarteninventar aus früheren Untersuchungen gibt, lässt sich die Entwicklung der Grasartenzusammensetzung der letzten Jahrzehnte im Einzelnen jedoch nicht nachvollziehen. Sie dürfte aber die Populationsentwicklung von Uganda Kob entscheidend beeinflusst haben (s. unten 2.3. und 5.3.).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich die Weidegründe der Grasfresser im Westen des UG (Zonen 1 und 2) aufgrund der Zunahme von dichtem Buschland, insbesondere aber durch die starke Ausbreitung von *I. cylindrica* in ihrer Ausdehnung in den letzten Jahrzehnten kontinuierlich reduziert haben. Uganda Kob ist aus diesem Grund in diesen Regionen kaum mehr zu finden. Die Übergrasung nach Bränden in anderen Gebieten führt teilweise auch zu einer Verarmung an Grasarten und verringert die Habitatqualität der verbleibenden Weidegründe. Eine weitere Schrumpfung nutzbarer Weidegründe könnte in absehbarer Zukunft auch die Büffel betreffen.

2. Verbreitung und Habitatnutzung des Uganda Kob

2.1. Einflüsse auf die Habitatwahl vor Beginn der Brände

Die Hauptverbreitungsgebiete von Uganda Kob im UG können in den Zonen 3, 5 und 7 lokalisiert werden (Abb. 46). In diesen Zonen ist der Anteil an Grasland gegenüber Buschland deutlich höher verglichen mit den Zonen 2, 4 und 6 (Abb. 12). Uganda Kob bevorzugt offene Grasländer mit wenig eingestreuten Buschinseln. Mit zunehmender Dichte der Buschinseln finden sich weniger Individuen von Uganda Kob (vgl. IV. 2.1.1.).

Die Hauptverbreitung von Uganda Kob im Norden und Osten des UG weist auch auf die Bedeutung der leicht begehbaren Trinkstellen hin. Die Nähe zum Wasser ist wichtig, da sie täglich trinken müssen (Balmford 1990,

Fischer & Linsenmair 1999, Kingdon 1997). Die Ufer des Lake George und des Lake Kikorongo, angrenzend an die Zonen 5, 6 und 7, sind flach abfallend. Im Süden des UG entlang des Kazinga Kanals sind die Hänge für Uganda Kob vielerorts zu steil um ans Wasser zu gelangen. Ausserdem werden die Gebiete entlang des Kazinga Kanals von dichtem Buschland dominiert und von Uganda Kob gemieden (Abb. 12). Da das UG grösstenteils von Wasser umgeben ist, und es kaum Gebiete gibt, die mehr als 6 bis 7 km von einem Gewässer entfernt sind, lässt sich ein direkter Zusammenhang zwischen der Dichte von Uganda Kob und der Wassernähe jedoch kaum nachweisen. Deutsch (1994) untersuchte Ende der 80er-Jahre das Territorialverhalten von Uganda Kob und fand ebenfalls keine starke Korrelation zwischen dem Vorkommen von Uganda Kob und der Nähe zu Gewässern. Dennoch kann die Nähe zu Gewässern als einer der wichtigsten Faktoren für die Verbreitung von Uganda Kob im UG gelten. Vor allem in der Zeit nach Beginn der Brände halten sie sich in sehr viel höherer Zahl in den Uferzonen auf verglichen mit der Zeit vor Beginn der Brände.

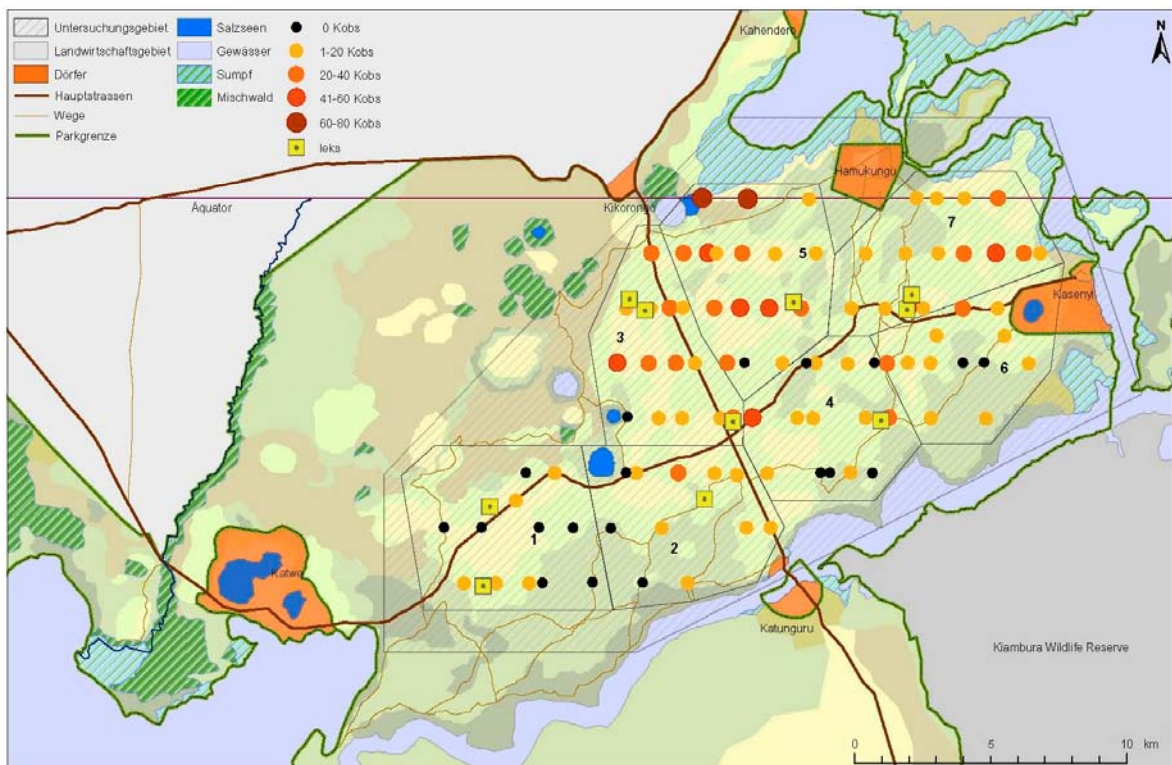


Abb. 46 Verbreitung von Uganda Kob im UG.

Hinsichtlich der Nutzung der Graslandtypen zeigt sich bei Uganda Kob eine Präferenz der Kurzgrassavanne (Graslandtyp 1) und der Savanne mit mittelhohen Gräsern (Graslandtyp 2), wie es für kleine Antilopenarten charakteristisch ist (McNaughton 1985, Wronski 2003). In den Hauptverbreitungsgebieten von Uganda Kob sind die Graslandtypen 1 und 2 dominierend. In den südlichen Gebieten des UG ist die Hochgrassavanne (Graslandtyp 3) vorherrschend. Diese wird von Uganda Kob im Allgemeinen gemieden. Allerdings zeigt die vorliegende Untersuchung, dass sich der Aktionsradius zumindest der Weibchen von Uganda Kob nach Beginn der Brände, insbesondere im *postfire* 2-Stadium beliebig ausweitet, je nach Lokalität verbrannter Gebiete (s. unten 2.2.). Nebst der Wuchshöhe der Gräser spielt bei kleinen Antilopen auch deren Nährwert und somit

die Grasartenzusammensetzung in den Grasländern eine wichtige Rolle (Demmet & Van Soest 1985, Deutsch 1992). Field & Laws (1970) belegen für Uganda Kob in der Regenzeit eine Präferenz von *Themeda triandra*, *Heteropogon contortus* und *Hyparrhenia filipendula*, Gräser der Graslandtypen 2 und 3, in der Trockenzeit eine Präferenz für die Kurzgräser *Microchloa kunthii* und *Sporobolus stapfianus*. Gänzlich gemieden werden nach Field & Laws *Imperata cylindrica* und *Cymbopogon afronardus*, Gräser der Graslandtypen 3 und 4. *Th. triandra* und *H. contortus* haben hohe Nährwerte, während viele Hochgräser zufolge hoher Zelluloseanteile proteinarm und für Uganda Kob besonders in der Trockenzeit kaum verdaulich sind. Die vorliegende Untersuchung bestätigt, dass Gebiete mit Hochgräsern, insbesondere auch das *I. cylindrica*-Grasland, von Uganda Kob lediglich nach Bränden genutzt werden.

Deutsch (1992) hebt hinsichtlich der Habitatnutzung von Uganda Kob ebenfalls die Bedeutung der Kurzgrassavanne hervor (s. unten 2.3.). Diese dominiert im UG vor allem die gewässernahen Gebiete. Dort wird die Grasartenzusammensetzung vor allem durch die Nahrungsgewohnheiten der Flusspferde beeinflusst, welche durch intensives Grasens die Kurzgräser fördern (vgl. V. 4., Lock 1972). Kurzgräser wie *Botriochloa insculpta* und *Sporobolus stapfianus* sind jedoch keine hochwertigen Nahrungspflanzen (Bromilow 1995, Van Oudtshoorn 1992). Vermeintliche Präferenzen hinsichtlich der Grasarten können daher darauf zurückzuführen sein, dass Uganda Kob in seinen Habitaten – als Folge der Begrasung durch Flusspferde – nichts anderes vorfindet (s. unten 5.1.). So hat beispielsweise auch *S. pyramidalis*, eine der dominanten Grasarten in den Hauptverbreitungsgebieten von Uganda Kob einen eher geringen Nährwert und kann daher nicht als optimal hinsichtlich dessen Nahrungsbedürfnissen gewertet werden (Bromilow 1995). Dennoch kann Uganda Kob nur beschränkt auf andere Gebiete ausweichen, da Faktoren wie Vegetationsdichte, Wuchshöhe der Gräser oder Wassernähe im Allgemeinen limitierend auf ihren Aktionsradius wirken. Die freie Habitatwahl, beziehungsweise selektive Nutzung qualitativ guter Grasländer, ist prinzipiell nur dort gegeben, wo solche im möglichen Aktionsradius einer Art tatsächlich vorhanden sind (Ben Shahar 1990, Fritz & Duncan 1994).

2.2. Einflüsse auf die Habitatwahl nach Beginn der Brände

Untersuchungen in afrikanischen Savannen belegen, dass kleine Antilopenarten mehr Nutzen aus den unmittelbaren Folgen von Bränden ziehen als grosse (Moe et al. 1989, Tomor & Owen-Smith 2002, Wilsey 1996, Wronski 2003). Die Nutzung verbrannter Gebiete in frühen Stadien der Grasentwicklung kommt vor allem den Nahrungsbedürfnissen der kleineren Herbivoren entgegen. Der Proteingehalt von Gräser und Blätter ist im juvenilen Stadium am grössten und nimmt dann mit zunehmender Entwicklung ab. Kleinere Herbivoren benötigen mengenmässig weniger Nahrung als grosse Herbivoren, sind hingegen auf Pflanzen mit höherem Nährwert angewiesen, da ihr Stoffwechsel im Verhältnis zur Körpergrösse mehr Energie umsetzen muss (Wilsey 1996).

Die vorliegende Untersuchung bestätigt, dass der Uganda Kob aufkommenden Grasbewuchs nach Bränden deutlich stärker nutzt als Büffel. Verglichen mit allen anderen quantifizierten Einflussfaktoren beeinflusst der *postfire*-Zustand der Vegetation die Habitatwahl von Uganda Kob am stärksten (vgl. IV. 2.3.). Jene Faktoren, welche seine Verbreitung vor Beginn der Brände bestimmen, insbesondere der Graslandtyp und die Vegetationsdichte, spielen in der Zeit nach Beginn der Brände weiterhin eine Rolle, nehmen aber in ihrem Einfluss ab. Die Verbreitung von Uganda Kob wird nun zunehmend von der Lokalität verbrannter Gebiete bestimmt. Frisch verbrannte Gebiete werden zunächst teilweise genutzt um frische Asche zu lecken, die Mineralsalze und Spurenelemente enthält (Dörgeloh 1999). Mit beginnendem Grasbewuchs beschränkt sich die Habitatnutzung von Uganda Kob dann fast ausschliesslich auf verbrannte Gebiete, insbesondere im *postfire* 2-Stadium.

Wenn nach Bränden frisches Gras spriesst, werden auch Gebiete aufgesucht, die sonst gemieden werden, wie etwa die Hochgrassavanne der Zone 1 im Westen des UG. So kann Uganda Kob in einer frühen Phase des *postfire* 2-Stadiums auch im *I. cylindrica*-Grasland gesehen werden, da *I. cylindrica* nach Bränden schneller spriesst als andere Gräser. *I. cylindrica* wird von Uganda Kob jedoch nur in einem sehr frühen Wachstumsstadium konsumiert. In den frühen Stadien der Vegetationsentwicklung werden somit gezielt diejenigen Gebiete aufgesucht, welche das beste Nahrungsangebot aufweisen, unabhängig davon, ob sie innerhalb oder ausserhalb der Hauptverbreitungsgebiete liegen. Dies kann zumindest für die Weibchen von Uganda Kob postuliert werden (s. unten 2.3.) Sie nehmen während dieser Zeit offenbar auch längere Distanzen zum Wasser zugunsten besserer Nahrungsqualität in Kauf. Erst wenn alle verbrannten Gebiete eine frische Grasdecke aufweisen, findet sich Uganda Kob wieder vorwiegend in seinen Hauptverbreitungsgebieten. Im *postfire* 3-Stadium werden schliesslich auch unverbrannte Gebiete wieder genutzt. Dies dürfte mit den zunehmenden Niederschlägen gegen Ende der Trockenzeit zusammenhängen, denen zufolge es auch in unverbrannten Gebieten wieder frischen Grasbewuchs gibt. Die Dichte von Uganda Kob ist aber auch in diesem Stadium in verbrannten Gebieten noch deutlich höher als in unverbrannten Gebieten.

Deutsch (1994) erfasste in seiner Untersuchung zur Verbreitung und zum Territorialverhalten von Uganda Kob unter anderem den Graslandtyp (Wuchshöhe der Gräser), die Vegetationsdichte, die Nähe zum Wasser, die topografische Lage sowie die Nähe zu den *leks*. Er quantifizierte keine feuerökologischen Parameter, führte aber eine Variable ‚greenness‘ ein, welche die Frische des Grases bezeichnet und frischen Graswuchs nach Bränden mit einschloss. Er stellte eine geschlechtsspezifisch unterschiedliche Habitatnutzung fest. Bei den Weibchen war die Frische des Grases und damit der Nährstoffgehalt der einflussreichste Faktor. Beim männlichen Uganda Kob wirkte – nebst den Lokalitäten der Fortpflanzungsgründe (*leks*) – die Wuchshöhe (morphologischer Aspekt) der Gräser am stärksten auf die Habitatwahl. Die unterschiedliche Habitatnutzung bei männlichen und weiblichen Uganda Kob hängt mit dem Territorial- und Fortpflanzungsverhalten zusammen.

2.3. Der Einfluss von Territorial- und Fortpflanzungsverhalten auf die Habitatwahl

Bei Kob-Antilopen lassen sich zwei unterschiedliche Territorialverhalten feststellen (Fischer & Linsenmair 1999). Im Vergleich verschiedener Populationen von Kob-Antilopen fanden Fischer & Linsenmair einen Zusammenhang zwischen der Populationsdichte und dem Territorial- beziehungsweise Fortpflanzungsverhalten. In Gebieten mit geringen Dichten unter 15 Ind./km² verteidigen die Männchen grössere Territorien als Nahrungs- und Fortpflanzungsgründe. Der Zugang zu Weibchen wird hier dadurch gewährleistet, dass die Weibchen die Territorien der Männchen besuchen um dort zu weiden. In Gebieten mit grossen Dichten gibt es dagegen keine Territorien basierend auf Nahrungsressourcen. Das Territorialverhalten der Männchen beschränkt sich auf die Örtlichkeiten der Fortpflanzung, die *leks*. In den *leks* verteidigen die Männchen über einen gewissen Zeitraum sehr kleine, meist nur wenige Quadratmeter grosse Territorien (Fischer & Linsenmair 1999, 2001). Die Weibchen besuchen die *leks* auf ihren Wanderungen regelmässig. Ihr Verweilen ist hier nicht primär vom Nahrungsangebot sondern von der Anwesenheit der Männchen abhängig.

Das Territorialverhalten bei Kob-Antilopen ist nicht artspezifisch, sondern verändert sich offensichtlich mit der Populationsgrösse. So zeigte sich bei *Kobus kob kob* im Comoé Nationalpark an der Elfenbeinküste in den 70er-Jahren bei einer Dichte von über 15 Ind./km² noch das *lek*-Territorialverhalten. Ende der 90er-Jahre war bei derselben Population bei einer Dichte von 2 Ind./km² dann jenes Territorialverhalten festzustellen, welches auf das Verteidigen von Nahrungsressourcen abzielt und mit grösseren Territorien verbunden ist (Fischer & Linsenmair 1999).

Die vorliegende Untersuchung ergibt für Uganda Kob Dichten von 25 bis 30 Ind./km². Sie zeigen ausschliesslich das *lek*-Territorialverhalten (Deutsch 1994). Die Bindung der männlichen Uganda Kobs an die *leks* ist sehr stark (Deutsch 1994). Der Grundsatz der Sozio-Ökologie, wonach die Verbreitung von Ressourcen die Verbreitung von Weibchen einer Spezies, und diese wiederum die Verbreitung der Männchen einer Spezies bestimmt, ist für Uganda Kob kaum zutreffend (Deutsch 1994, Krebs & Davies 1996). Die Verbreitung der (adulten) Männchen im UG ist durch eine hohe Konzentration im Umfeld der *leks* gekennzeichnet (Deutsch 1994). Die *leks* befinden sich in den Zonen 3, 5 und 7 (Abb. 46). Im Umkreis von etwa 1 bis 2 km zu den *leks* wies Deutsch die grössten Dichten von adulten Männchen nach. Deutsch fand – abgesehen von der Nähe zu den *leks* – kaum Faktoren, die wesentlich Einfluss auf deren Verbreitung hatte. Allein die Wuchshöhe der Gräser, vorliegend als Graslandtyp bezeichnet, erwies sich als ein vergleichbar wichtiger Einflussfaktor.

Abhängig von der Stärke der Bindung an Streifgebiete oder Territorien, reagieren Arten – oder auch die Geschlechter einer Art – ungleich opportunistisch auf sich verändernde Umweltparameter. Entgegen Wilsey's (1996) Postulat, wonach kleine Herbivoren verbrannte Gebiete stärker nutzen als grosse Herbivoren, konnten Tomor & Owen-Smith (2002) im Nylsvley Nature Reserve in Südafrika beim Topi (*Damaliscus lunatus*) eine geringere Nutzung verbrannter Gebiete im Vergleich zu drei grösseren Herbivorenarten feststellen. Sie brachten dies mit der Tatsache in Verbindung, dass Topi die kleinsten Streifgebiete unter den verglichenen Arten haben, und die Herden diese Territorien ungern verlassen. Ein vergleichbarer Unterschied findet sich auch zwischen den Geschlechtern von Uganda Kob (Deutsch 1994). Eine opportunistische Habitatnutzung im Zusammenhang mit dem Feuerregime kann daher vor allem für die Weibchen von Uganda Kob postuliert werden. Männchen dürften insgesamt weniger Nutzen aus der veränderten Situation nach Bränden ziehen. Dass die Männchen einen kleineren Aktionsradius haben als die Weibchen, kann sich im Zusammenhang mit den in Kapitel 1.2. genannten Problemen der langfristigen Auswirkungen des Feuerregimes auf die Vegetationsentwicklung nachteilig auf den Bestand von Uganda Kob im UG auswirken (s. unten 5.3.).

3. Verbreitung und Habitatnutzung der Büffel

3.1. Verbreitung von Herden, Gruppen und Individuen

Es zeichnet sich eine recht deutlich erkennbare Raumaufteilung zwischen den unterschiedlichen sozialen Einheiten der Büffel im UG ab. Die Büffel bilden Herden von 25 bis 180 Individuen. Grosse Herden (> 65 Individuen) halten sich ausschliesslich in den zentralen Gebieten des UG auf, während kleinere Herden die gewässernäheren Gebiete besetzen (vgl. IV. 3.2.2.). Zählungen vom Flugzeug aus bestätigen diese Verbreitungsmuster (Rwetsiba et al. 2002). Auch die Aufzeichnungen der Jahre 2004 und 2005 der vorliegenden Untersuchung ergaben entsprechende Beobachtungen. Dass sich in den zentralen Gebieten die grossen Herden aufhalten, lässt sich zweifellos mit dem höheren Anteil an Grasland gegenüber Buschland erklären (Abb. 12 und 47). Grosse Herden benötigen ausreichend grosse Flächen an Weidegrund. Kleinere Herden können ihre Nahrungsbedürfnisse auch auf kleineren Weideflächen im Buschland decken. Einzelindividuen und Junggesellen-Gruppen halten sich vermehrt in einem relativ kleinen zentralen Bereich, vornehmlich in der Region um die grosse Strassenkreuzung auf. Diese Konzentration ist jedoch zeitlich nicht stabil, da sich vor allem die Bullen in der Zeit der Fortpflanzung zwischen und in den Herden bewegen (Grimsdell 1969).

Die Zahl der Herden im UG beläuft sich heute schätzungsweise auf 30 bis 35 Herden. Dies ist nicht eindeutig festzustellen, weil sich die Herden häufig teilen und wieder zusammenschliessen. Die meisten Herden sind mit etwa 50 bis 80 Individuen eher klein. Eine Untersuchung zum Gesundheitszustand der Büffel in der Region

konnte lediglich fünf Herden mit einer Individuenzahl von über 120 Tieren anhand einzelner Individuen eindeutig identifizieren, wobei sich diese grossen Herden während des Untersuchungszeitraums mehrere Male aufteilten (Bütler 2006). Grimsdell (1969) fand vor 50 Jahren eine übers Jahr gleichbleibende Zahl an Individuen in den Büffelherden in einem Gebiet westlich des UG. Die Herden waren mit durchschnittlich 91 Individuen überdies deutlich grösser zu jener Zeit. Für die Trockenzeit meinte Grimsdell (1969) lediglich eine leichte Tendenz zur Aufteilung der Herden festzustellen. Demgegenüber scheint heute bei den Büffelherden im UG das Phänomen des sich Aufteilens zumindest in den Trockenzeiten sehr stark ausgeprägt. Dies muss mit den wechselhaften Bedingungen im Ökosystem, insbesondere der räumlichen Einschränkung der Weidegründe nach Bränden begründet werden.

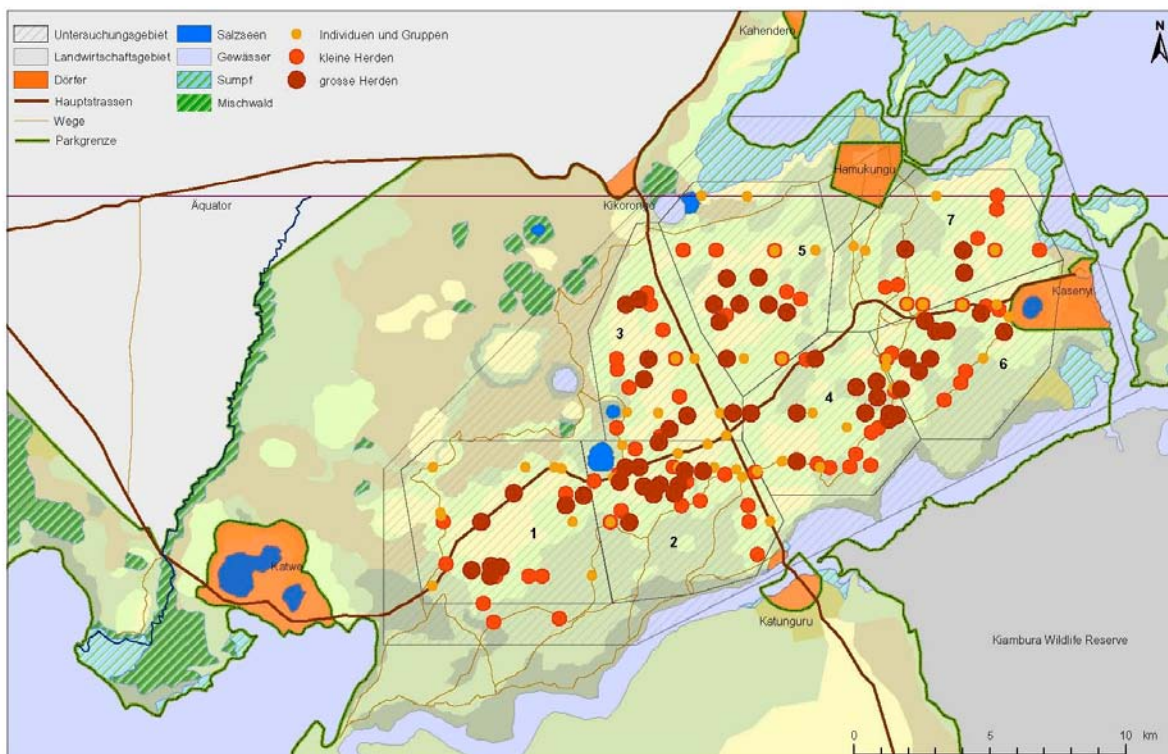


Abb. 47 Verbreitung der Büffel im UG.

Das UG ist auf drei Seiten von Wasser umgeben und daher gegen aussen weitgehend abgeschlossen. Der Aktionsradius und die Grösse der Streifgebiete der Büffelherden sind daher zwangsläufig klein. Eltringham & Woodford (1973) haben zu Beginn der 70er-Jahre für Büffel im QENP eine mittlere Grösse der Streifgebiete von 9.4 bis 9.6 km² errechnet. Dies dürfte zumindest für die grossen Herden in den zentralen Gebieten des UG nach wie vor zutreffen. Viele Herden können über mehrere Wochen in einem Umkreis von wenigen Kilometern ihrer ursprünglichen Position wieder aufgefunden werden (Bütler 2006). Die Streifgebiete der einzelnen Herden, insbesondere der kleineren Herden in den gewässernahen Gebieten, überlappen sich ausserdem in hohem Masse, wie auch aus der Untersuchung von Bütler (2006) hervorgeht. Grimsdell (1969) fand in der westlich an das UG angrenzenden Region ebenfalls eine stärkere Überlappung in Gebieten, die näher am Wasser liegen.

Büffel gelten als ortstreu in dem Sinne, als sie ihre angestammten Gebiete auch unter ungünstigen beziehungsweise wechselnden Bedingungen nicht ohne Weiteres aufgeben (Kingdon 1997, Prins 1996). Bütler (2006) hat drei Regionen lokalisiert, die jeweils von mehreren Herden gemeinsam genutzt, und zumindest von den identifizierten Herden während des Untersuchungszeitraums nicht verlassen wurden. Die Region 1 von Bütler umfasst die Zonen 4 bis 7 der vorliegenden Untersuchung, die Region 2 die Zonen 1 bis 3, und die Region 3 das Umland des Dorfes Katwe westlich des UG (Abb. 8). Die Regionen 1 und 2 von Bütler werden durch die von Norden nach Süden verlaufende Hauptverkehrsstrasse getrennt. Die Büffelherden überqueren diese Strasse im Allgemeinen nicht. Nach Bütler (2006) wurde lediglich ein einziges Mal eine Herde auf der rechten Seite der Hauptverkehrsstrasse gesehen, deren Streifgebiet ansonsten auf der linken Strassenseite liegt. Wie weit diese Aufteilung der Streifgebiete durch die Habitatfragmentierung erzwungen wird oder einer natürlichen Aufteilung von Weidegründen entspricht, ist nicht ohne Weiteres erkennbar. Sie kann jedenfalls dann zum kritischen Faktor hinsichtlich Nahrungsversorgung werden, wenn angestammte Gebiete auf einer Strassenseite zu grösseren Teilen verbrannt sind.

3.2. Einflüsse auf die Habitatwahl vor Beginn der Brände

Die vorliegende Untersuchung ergibt, dass Büffel alle Region des UG nutzen, vermehrt jedoch im südlichen Teil des UG, in den Zonen 1, 4 und 6 sowie in Zone 3 vorkommen (Abb. 47). Im offenen Buschland ist die Dichte insgesamt deutlich höher als in den Grasländern. Letztere werden vor allem von den grossen Herden besetzt, von denen es im UG nur wenige gibt (s. oben 3.1.). Schattige Ruheplätze für die langen Phasen des Wiederkäuens und Verdauens sind für Büffel generell wichtig. So zeigen sie eine Affinität zu Gebieten, in welchen vermehrt Akazien vorkommen (Akazien-Savanne). Dies ist insbesondere in den Zonen 1, 3, 4 und 6 der Fall, welche auch die höchsten Dichten an Büffeln aufweisen (vgl. IV. 3.2.1. Tab. 17, Abb. 47).

Für die Zeit vor Beginn der Brände zeigt sich bei den quantifizierten Umweltparametern lediglich für den Graslandtyp eine verhältnismässig grosse Bedeutung für das Vorkommen von Büffeln. Der Graslandtyp erklärt in diesem Stadium anteilmässig rund 20% der Varianz (vgl. IV. 3.3., Abb. 40). Dies lässt sich mit der starken Besetzung der Zone 5 erklären, wo der Graslandtyp 2 dominiert. Field & Laws (1970) belegten für die Büffel in der Trockenzeit generell eine Präferenz für *Sporobolus pyramidalis*, eine der dominanten Arten im Graslandtyp 2, was sich vorliegend lediglich für das *prefire*-Stadium bestätigt. Seit der Untersuchung von Field & Laws Ende der 60er-Jahre haben sich die Verhältnisse im UG dahingehend verändert, dass die Zonen 5 und 7, wo *S. pyramidalis* am stärksten verbreitet ist, annähernd in jeder Trockenzeit ganz oder teilweise verbrannt sind, und den Verbleib der Büffel nach Beginn der Brände in diesen Zonen stark einschränkt (vgl. IV. 1.1., Tab. 5).

Die quantifizierten anthropogenen Faktoren wirken in allen Stadien wesentlich stärker auf die Verbreitung und Habitatwahl der Büffel als bei Uganda Kob (vgl. IV. 3.3., Abb. 40). Auch im Vergleich mit den Umweltfaktoren zeigen sie einen verhältnismässig starken Einfluss. Generell meiden Büffel die Nähe der Dörfer und der Menschen (Bergström & Skarpe 1999). Herden werden nie näher als 3 km, Einzeltiere nur selten in nächster Nähe von Siedlungen angetroffen. Die Strassen haben als solche kaum einen Effekt auf die Verbreitung der Büffel, hingegen bestimmen sie deren Bewegungsspielraum. Die zwei grossen Strassen kreuzen sich im zentralen Bereich des UG, wo sich die grossen Herden aufhalten (Abb. 8). Das Überqueren zumindest der von Nord nach Süd verlaufenden Hauptverkehrsstrasse ist für eine grosse Herde tagsüber kaum möglich. Die Streifgebiete und der Aktionsradius der Herden beschränken sich entsprechend auf die linke oder rechte Seite der Hauptstrasse (s. oben 3.1.). Die Bewegungsrichtung der Herden verläuft generell von Norden nach Süden zu den Trinkstellen am Kazinga Kanal.

3.3. Einflüsse auf die Habitatwahl nach Beginn der Brände

In der vorliegenden Untersuchung lässt sich kein starker Einfluss von Bränden auf die Habitatwahl der Büffel nachweisen. Deutlich wird hingegen, dass Büffel verbrannte Gebiete nicht im gleichen Ausmass nutzen wie Uganda Kob. Nach Wilsey (1996) korreliert die Präferenz für verbrannte Gebiete negativ zur Körpergrösse der verschiedenen Pflanzenfresser-Arten. Er untersuchte die Habitatnutzung grosser und kleiner Herbivoren nach Bränden im Serengeti Nationalpark. Die grossen Herbivoren suchten verbrannte Gebiete weit weniger häufig auf als diejenigen von kleinem Körperwuchs. Wilsey begründet diese unterschiedliche Nutzung damit, dass die grossen Herbivoren versuchen, ihre Ernährung in der Trockenzeit dadurch zu optimieren, dass sie abwechselnd in verbrannten Gebieten mit quantitativ wenig aber proteinreicher Nahrung und in unverbrannten Gebieten mit quantitativ mehr aber qualitativ schlechter Nahrung grasen.

Die Nahrungsaufnahme mittels Zunge, wie sie für Büffel typisch ist, bedingt eine gewisse Mindestwuchshöhe der Gräser, was nach Bränden längere Zeit nicht gegeben ist (Gordon & Illius 1996). Die benötigten Nahrungsmengen können deshalb in verbrannten Gebieten zumindest in frühen Stadien der Entwicklung der Gräser nicht gedeckt werden. Eine deutliche Präferenz in der Nutzung verbrannter gegenüber unverbrannter Gebiete zeigt sich deshalb lediglich im *postfire* 3-Stadium (vgl. IV. 3.2.3., Tab. 17). Dies gilt zumindest für Herden. Bei den Individuen und Gruppen ist die Dichte in unverbrannten Gebieten in allen Stadien grösser als in verbrannten Gebieten.

Hinsichtlich Nahrungsqualität zeigen Büffel im Allgemeinen grosse Toleranz. Sie sind wenig selektiv und können ihren Energiehaushalt auch in Trockenzeiten bei minderer Nahrungsqualität lange stabil erhalten. Erst wenn der Proteingehalt der Gräser zufolge anhaltender Trockenheit unter ein gewisses Niveau fällt, leidet ihr Gesundheitszustand (Beekman & Prins 1989). Beekman & Prins fanden, dass die Büffel im Lake Manyara Nationalpark in jenem Zeitraum am selektivsten grasen, wenn die Nahrungsqualität am geringsten ist. Die für das Weiden beziehungsweise Suchen geeigneter Nahrung aufgewendete Zeit war gegenüber der für das Widerkauen und Ruhen aufgewendeten Zeit deutlich länger. Am geringsten ist die Nahrungsqualität im UG im *postfire* 1-Stadium, wenn die Trockenheit der Biomasse ihren Höhepunkt erreicht hat.

Im *postfire* 1-Stadium ist die Dichte der Büffel im UG insgesamt nur halb so gross wie in den folgenden Stadien (vgl. IV. 3.2.3., Tab. 17). Da in den südlichen Zonen des UG höhere Dichten nachgewiesen sind, kann geschlossen werden, dass sich unmittelbar nach Beginn der Brände mehr Büffel im dichten Buschland und damit auch in der Nähe der Gewässer aufhalten (Abb. 48). In den südlichen Zonen des UG dominiert überall die Hochgrassavanne (Graslandtyp 3) mit hoher Biomasse. Graslandtyp 3 bietet in diesem Zeitraum die grösste Quantität an Nahrung. Auch weist er im Vergleich zu den anderen Graslandtypen die grösste Artenvielfalt an Gräsern auf, was die Qualität der Nahrungsgrundlage generell steigert. Ein günstiges Verhältnis von Quantität und Qualität ist in dieser Zeit allgemeiner Nahrungsknappheit für Büffel wichtig. Der Graslandtyp vermag in diesem Stadium anteilmässig etwa 10% der Varianz zu erklären, während er in den darauf folgenden Stadien das Vorkommen von Büffeln weniger beeinflusst (vgl. IV. 3.3., Abb. 40).

Im *postfire* 2-Stadium zeigen die quantifizierten Einflussfaktoren eine annähernd gleichbleibende Bedeutung wie im *postfire* 1-Stadium (vgl. IV. 3.3., Abb. 40 und 41). Die südlichen Zonen des UG mit der hier dominierenden Hochgrassavanne sind stärker besetzt. Der vermehrte Aufenthalt näher am Kazinga Kanal kann überdies mit einem höheren Wasserbedarf in den trockensten Perioden, da am wenigsten Niederschlag fällt, erklärt werden (Abb. 48). In beiden frühen Stadien der Trockenzeit zeigen Büffel auch eine grosse Affinität zu den Salzseen. Westlich des UG bewegen sich die Büffelherden ebenfalls vorwiegend im Umfeld des Salzsees

Lake Katwe (Bütler 2006). Die Attraktivität der Salzseen nimmt erst im *postfire* 3-Stadium deutlich ab. Nun richtet sich die Verbreitung der Büffel stärker nach den Lokalitäten frischer Weide in verbrannten Gebieten.

Im *postfire* 3-Stadium zeigt sich eine deutliche Veränderung in der Bedeutung der Einflussfaktoren im Vergleich zu den ersten beiden Stadien (vgl. IV. 3.3., Abb. 40 und 41). Die Einflussparameter ‚Wasser‘ und ‚Strasse‘, welche vorliegend vor allem die räumlichen Aspekte der Habitatnutzung repräsentieren, haben nun einen Anteil von 80% an der insgesamt erklärten Varianz von 37.5% ($R^2 = 0.375$, korr. $R^2 = 0.215$). Mit zunehmender Entfernung zu den Gewässern, das heisst in zentralen Gebieten des UG, finden sich tendenziell wieder mehr Büffel. Dies lässt sich vor allem durch die Mehrnutzung verbrannter Gebiete in diesem Stadium begründen. Da die gewässernahen Gebiete selten verbrannt sind, sind nun die zentralen Gebiete stärker besetzt, wo der frische Grasbewuchs genutzt wird. Der *postfire*-Zustand, beziehungsweise ob ein Gebiet verbrannt oder unverbrannt ist, erklärt jedoch anteilmässig lediglich 10% der Varianz in der Verbreitung von Büffeln (vgl. IV. 3.2.3.).

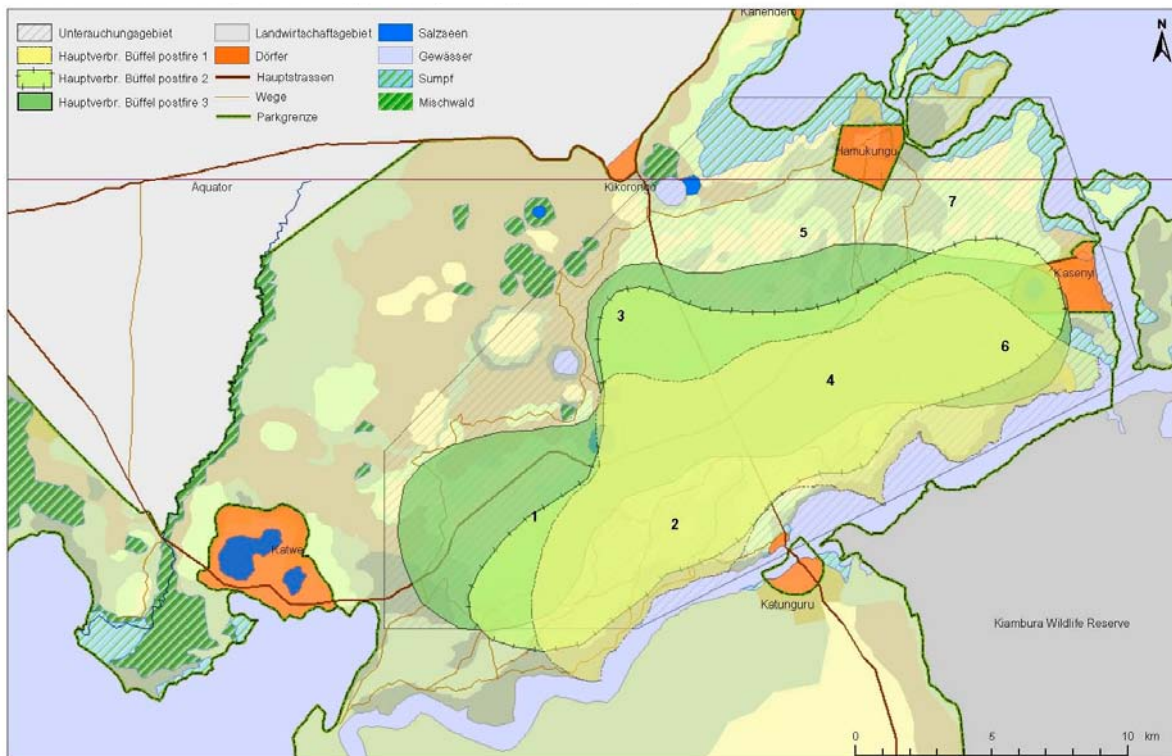


Abb. 48 Hauptverbreitungsgebiete der Büffel im UG (Zonen 1-7) in den drei *postfire*-Stadien.

Büffel sind insgesamt weniger als Uganda Kob vom Feuerregime betroffen, da sie die südlichen Zonen des UG mehr nutzen, wo Brände generell weniger häufig vorkommen. Eine Situation, wie sie sich im Frühjahr 2006 ergab, als nahezu 50% des UG verbrannt waren, und sich überdies zwei Monate lang keine neue Vegetation entwickelte, dürfte jedoch auch die Nahrungsressourcen für Büffel in einem kritischen Ausmass reduzieren. Die Einschränkung des Bewegungsspielraums der Büffel auf der West-Ost-Achse als Folge der Habitatfragmentierung durch die Hauptverkehrsstrasse kann sich dann erschwerend auf die Nahrungsversorgung auswirken.

4. Verbreitung und Habitatnutzung der Flusspferde

Etwa die Hälfte der Flusspferdpopulation des QENP ist im UG beziehungsweise in den anliegenden Gewässern konzentriert. Die letzte Zählung im Januar 2006 ergab rund 2400 Individuen (vgl. IV. 4.). Die Population im ganzen Park ist tendenziell steigend. Am höchsten ist die Dichte der Flusspferde in den Uferabschnitten angrenzend an die Zonen 6 und 7, insbesondere in unmittelbarer Nähe des Fischerdorfes Kasenyi (vgl. IV. 4 und Abb. 49). Generell zeigt sich eine höhere Dichte an Flusspferden in der Nähe der Dörfer. Hier ist die Wilderei erschwert, weil in den Dörfern Ranger stationiert sind. Abbildung 49 zeigt die Verbreitung der Flusspferde im UG und ihre mutmasslichen Weidegründe. Da sich das Flusspferd tagsüber in Gewässern und ihren Ufern aufhält, werden ihre Bedürfnisse hinsichtlich der Weidegründe im Allgemeinen unterschätzt. Im UG nehmen diese flächenmässig etwa einen Drittel der Gesamtfläche ein (Abb. 49).

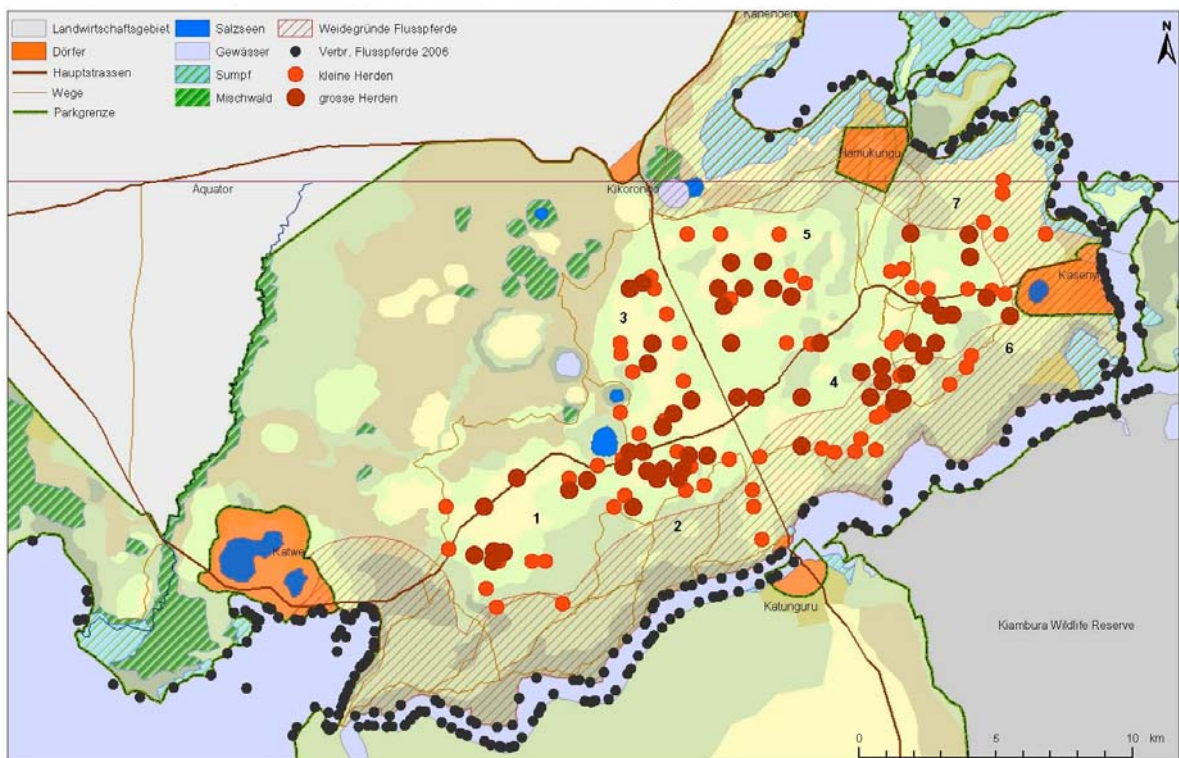


Abb. 49 Weidegründe der Flusspferde im UG (schraffiert) und ihre Verbreitung entlang der Gewässer (schwarze Punkte) sowie Verbreitung der grossen und kleinen Büffelherden (hell- und dunkelrote Punkte).

Flusspferde ernähren sich ausschliesslich von Gras. Eine Untersuchung von Lock (1972) ergab, dass Flusspferde bevorzugt Bulte bildende Arten wie *Sporobolus pyramidalis*, *Sporobolus stapfianus* und *Microchloa kunthii* konsumieren. Diese Wuchsform ermöglicht den Flusspferden, mit einem Biss die grösstmögliche Menge an Pflanzenmaterial aufzunehmen. Durch intensive Begrasung werden die genannten Grasarten in ihrem Wachstum gefördert. *S. stapfianus* und *M. kunthii* sind vor allem in den Zonen 6 und 7 dominante Bestandteile der Kurzgrassavanne der ufernahen Gebiete.

Lewison & Carter (2004) untersuchten bei einer Flusspferdpopulation im Katavi Nationalpark im Südwesten Tansanias die aufgenommenen Nahrungsmengen in unterschiedlicher Entfernung zum Wasser. In einem Bereich von 2.0 bis 2.5 km vom Wasser entfernt, war die Quantität an Nahrung, gemessen in Bisshäufigkeit, am grössten. Demgegenüber meint Lock (1972) in seiner Untersuchung zu den Ernährungsgewohnheiten der Flusspferde zeigen zu können, dass der Weidedruck mit zunehmender Distanz zum Wasser abnimmt. Da die Weidegründe der Flusspferde entlang des Kazinga Kanals jedoch einen hohen Anteil an Büschen aufweisen, und somit entsprechend weniger Weidefläche bieten, könnte das Modell zunehmender Nahrungszufuhr mit zunehmender Entfernung zum Wasser vorliegend zutreffen. Es ist jedoch davon auszugehen, dass auch die Qualität und Quantität der Gräser letztlich eine entscheidende Rolle dabei spielen, wie gross die Nahrungszufuhr der Flusspferde in unterschiedlichen Entfernungsbereichen vom Wasser ist (Harrison et al. 2007). Lewison & Carter (2004) zeigten, dass mit zunehmender Güte des Grasbewuchses die Schritthäufigkeit der Flusspferde abnahm, das heisst mehr Nahrung an einer Stelle aufgenommen wurde. Eine maximale Entfernung vom Wasser von bis zu 3 km dürfte auch im UG kaum überschritten werden.

Prinzipiell kann davon ausgegangen werden, dass der Weidedruck auf das umliegende Grasland umso grösser wird, je höher die Dichte an Flusspferden in einzelnen Gewässerabschnitten ist (Arsenault & Owen-Smith 2002). Für die Zonen 2, 6 und 7 wurde eine Dichte von 11 bis 13 Ind./ km² Weidegrund errechnet (vgl. IV. 4.). In diesen Gebieten treten die Zeichen starker Begrasung teilweise klar zu Tage (Abb. 50). Die Zone 4 weist demgegenüber weit weniger Flusspferde auf. Hier zeichnet sich möglicherweise eine negative Korrelation zum durchschnittlich höheren Vorkommen von Büffeln ab (s. unten 5.1).

Flusspferde sind dann direkt von Bränden betroffen, wenn ihre Weidegründe abgebrannt werden, da sie kaum Ausweichmöglichkeiten haben. Eine solche Situation ergab sich im Frühjahr 2006, als annähernd 90% der von Flusspferden begrasteten Gebiete im östlichen Teil des UG verbrannt waren (Abb. 14 g). Es ist davon auszugehen, dass die Flusspferde unter solchen Umständen ihre Weidegründe ausdehnen. Würden Brände entlang des Kazinga Kanals häufiger, könnte daraus eine stärkere Nahrungskonkurrenz zwischen Flusspferden und Büffeln resultieren, da sich Büffel diese Weidegründe mit den Flusspferden teilen (s. unten 5.1.).

Die Nahrungsgewohnheiten der Flusspferde beeinflussen den Zustand und die Zusammensetzung der Grasländer und damit auch die Verbreitung und Habitatnutzung anderer Grasfresser in hohem Masse (Harrison et al. 2007, Verweij et al.2006). Daher wird im Folgenden die Rolle des Flusspferdes als potentieller Nahrungskonkurrent und Antagonist zu Büffel und Uganda Kob geprüft.



Abb. 50 Ufernahes Gebiet in der Zone 2 des UG mit charakteristischen Zeichen starker Flusspferdbegrasung.

5. Wechselwirkungen im Ökosystem

5.1. Konkurrenz oder Koexistenz ?

Der Nahrungsbedarf der untersuchten Pflanzenfresser unterscheidet sich sowohl hinsichtlich Quantität als auch Qualität. Wo Meso- und Mega-Herbivoren mit unterschiedlichen Ernährungsgewohnheiten und Nahrungsbedürfnissen zusammen leben, ist Konkurrenz normalerweise ausgeschlossen (Arsenault & Owen-Smith 2002, DeBoer & Prins 1990, McNaughton & Georgiadis 1986, Sinclair 1985, Wilsey 1996). Kleinere Herbivoren sind im Gegenteil oft davon abhängig, dass grosse Herbivoren den Grasbewuchs auf eine bestimmte Wuchshöhe reduzieren (Arsenault & Owen-Smith 2002, Verweij et al. 2006). Dies gilt auch für Uganda Kob. Beispielsweise scheint die vorgängige Beweidung durch Büffel in der mittelhohen Grassavanne der Zone 3 eine Voraussetzung für die Beweidung durch Uganda Kob. Dort mischen sich mittelhohe und einzelne hochwüchsige Grasarten und bilden eine sehr dichte Grasdecke (*Themeda triandra*-Grasland, Abb. 45). Die unterschiedlichen Bedürfnisse hinsichtlich der Wuchshöhe der Gräser, wie sie einerseits aus der Körpergrösse und andererseits aus der Art der Nahrungszufuhr von Uganda Kob und Büffel resultieren, schliessen Konkurrenzsituationen zwischen diesen zwei Arten grundsätzlich aus. Allerdings kann das geringere Vorkommen von Büffeln in den Zonen 5 und 7 unter anderem auch dadurch begründet sein, dass die Grasländer in den Hauptverbreitungsgebieten von Uganda Kob dauerhaft stark begrast werden und den Büffeln keine ausreichende Nahrungsgrundlage bieten.

Die Weidegründe von Uganda Kob überlappen sich mit jenen der Flusspferde vor allem in den Zonen 6 und 7 (Abb. 49). Uganda Kob profitiert möglicherweise von der Dominanz der Kurzgräser, die in den Zonen 6 und 7 durch die starke Begrasung durch Flusspferde gefördert werden. Verweij et al. (2006) untersuchten die Auswirkungen von Flusspferdebegrasung auf Habitate von *Kobus kob kob* im Benue Nationalpark in Kamerun. Sie verglichen dabei Grasartenzusammensetzung, Nährstoffgehalt und Wuchshöhe der Gräser in von Flusspferden begrastem und unbegrastem Gebieten. Es zeigte sich, dass die von Flusspferden begrastem Gebiete die Nahrungsgrundlage für *Kobus kob kob* bis zur frühen Trockenzeit günstig beeinflussten. Ausschlaggebend waren ein höherer Nährstoffgehalt und die kürzere Wuchsform in den von Flusspferden beweideten Gebieten. Im weiteren Verlauf der Trockenzeit stellte sich jedoch die Kürze des Grases beziehungsweise der Mangel an frischem Grasbewuchs in den von Flusspferden abgegrastem Gebieten als unzureichend zur Deckung der Nahrungsbedürfnisse von *Kobus kob kob* heraus. Entsprechende Verhältnisse dürften im UG für das *postfire* 1- und *postfire* 2-Stadium postuliert werden. Tatsächlich zeigen sich höhere durchschnittliche Dichten von Uganda Kob im UG im *postfire* 1- und im *postfire* 2-Stadium verglichen mit dem *postfire* 3-Stadium (vgl. IV. 2.1., Tab. 10). Dies deutet darauf hin, dass Uganda Kob im *postfire* 3-Stadium in nicht beböten Randgebieten, insbesondere den Uferzonen, stärker vertreten ist. Entsprechend kann man schliessen, dass sich Uganda Kob in den Uferzonen, die stark von Flusspferden begrast werden, erst dann häufiger oder länger zur Nahrungsaufnahme aufhält, wenn zufolge sporadischer Regenfälle im *postfire* 3-Stadium dort wieder mehr frische Weide vorhanden ist.

Harrison et al. (2007) bestätigen die Konkurrenz zwischen Flusspferd und anderen Herbivoren für einen Zeitraum in der Trockenzeit, da keine oder kaum mehr neue Biomasse produziert wird. Konkurrenz ist generell abhängig von der Quantität der verfügbaren Nahrungsressourcen. Daher können potenziell auch kleine Herbivoren durch starke Begrasung gewisser Gebiete grosse Herbivoren konkurrenzieren, da diesen dort nicht mehr ausreichende Mengen an Nahrung zur Verfügung stehen (Arsenault & Owen-Smith 2002). Diesbezüglich muss vor allem das Umfeld der *leks* in Betracht gezogen werden, welches von adulten Männchen von Uganda

Kob dauerhaft stark begrast wird. Da die *leks* jedoch in grösserer Entfernung zu den Gewässern und damit ausserhalb der Weidegründe der Flusspferde liegen, sind Flusspferde kaum davon betroffen (Abb. 46 und 49). Hingegen könnte die starke Begrasung durch Uganda Kob wie erwähnt für das geringe Vorkommen von Büffeln in den Zonen 5 und 7 verantwortlich sein.

Im Süden des UG entlang des Kazinga Kanals teilen die Flusspferde die Weidegründe mit den Büffeln (Abb. 48 und 49). Flusspferde haben ein weniger breites Nahrungsspektrum als Büffel; sie grasen selektiver. Field (1970) postulierte, dass die Ernährungsgewohnheiten der Flusspferde den Büffeln im UG insofern entgegen kommen, als sie das Wachstum der Bulte bildenden Grasarten (*Sporobolus* ssp.) fördern, die auch von Büffeln vorzugsweise konsumiert werden. Büffel sind jedoch insgesamt wenig selektiv. Die Art der Nahrungsaufnahme mittels Zunge lässt eine gezielte Auswahl von Gräsern nur bedingt zu. Überdies sind in den Weidegründen der Flusspferde vielerorts Kurzgräser und Kriecher dominant, die für Büffel zufolge ihrer Wuchsform kaum als Nahrungspflanzen geeignet sind. Von einem eigentlichen Vorteil für die Büffel in den Weidegründen der Flusspferde kann daher nicht generell ausgegangen werden. Im Gegenteil zeigt sich im UG tendenziell ein geringeres Vorkommen von Büffeln in jenen Zonen, die grössere Dichten an Flusspferden aufweisen (vgl. IV. 3.2.1., Tab. 17). Die Zonen 2 und 7 weisen über alle Stadien eine sehr geringe Dichte an Büffeln auf. Die Zone 6 wird von Büffeln lediglich im *postfire* 3-Stadium stark frequentiert, wenn mit zunehmenden Niederschlägen mehr frische Weide vorhanden ist. Insgesamt wurden in den Weidegründen der Flusspferde in den Zonen 2, 6 und 7 weniger Büffelherden gesehen als in Zone 4. In Zone 4 ist die Flusspferddichte deutlich geringer, die Büffeldichte hingegen höher als in den anderen Zonen (Abb. 49). Daraus könnte geschlossen werden, dass die Weidegründe der Flusspferde als Nahrungsgrundlage für Büffel nicht optimal sind.

Nähme die Zahl der Flusspferde im UG weiterhin zu, käme es in den südlichen Zonen des UG zu einer verschärften Konkurrenzsituation zwischen Büffeln und Flusspferden. Eine negative Korrelation zwischen der Populationsentwicklung von Büffeln und von Flusspferden zeigte sich im QENP auch in den Jahren nach 1967. Damals wurden die Flusspferde von den Behörden durch Abschuss um mehr als die Hälfte reduziert um die Zerstörung der Vegetationsdecke aufzuhalten. In jenen Gebieten nahm die Zahl der Büffel in den darauf folgenden Jahren stark zu (Eltringham 1980, Field 1970).

5.2. Einflüsse der Mega-Herbivoren auf die Vegetationszusammensetzung

Die zwei Arten mit dem stärksten Einfluss auf die Vegetationszusammensetzung im UG sind Flusspferd und Elefant. Das Vorkommen von Mega-Herbivoren ist massgebend für die Zusammensetzung der Vegetation in Savannen (Barnes 2001, Bell & Jachmann 1984, Cumming 1982, Lock 1993). Elefanten halten die Landschaft offen, während Flusspferde die Grasdecke niedrig halten, so dass sich wiederum auch Büsche entwickeln können. Das aktuelle Verhältnis der Populationsgrössen dieser zwei Schlüsselarten im UG scheint das Wachstum von Büschen im Verhältnis zu Grasland zu favorisieren. Ob und in welchem Ausmass die Ausbreitung von Buschland seit Lock's (1993) Untersuchung Ende der 80er-Jahre weiter fortgeschritten ist, kann in der vorliegenden Untersuchung nicht nachvollzogen werden.

Die Zahl der Elefanten im QENP war in den 60er-Jahren mit 2400 Individuen noch doppelt so gross wie heute (Abb. 51, Eltringham 1977). In den 70er- und 80er- Jahren im Laufe der kriegerischen Auseinandersetzungen des Idi Amin-Regimes nahmen die Individuenzahlen zufolge massiver Wilderei drastisch ab. Der Elefant war im QENP nahezu verschwunden. Erst nach 1988 erholte sich die Population allmählich wieder. Seit Mitte der 90er-Jahre ist die Populationsentwicklung der Elefanten im QENP scheinbar stagnierend oder wieder leicht abnehmend (Abb. 51, Lamprey 2000, Rwetsiba et al. 2002). Verlässliche Angaben zur Zahl der Elefanten sind

jedoch kaum möglich, da sie oft in den Virunga Nationalpark in der Demokratischen Republik Kongo abwandern. Dort werden sie auch heute noch häufig gewildert. Es kann vermutet werden, dass eine allfällige Populationszunahme der Elefanten in der Region fortlaufend durch den Verlust durch Wilderei im Virunga Nationalpark aufgewogen wird. Die aktuellen politischen Verhältnisse in der Demokratischen Republik Kongo und die rebellischen Aktivitäten im Grenzgebiet zu Uganda dürften diese Verhältnisse zur Zeit nicht positiv beeinflussen.

Elefanten sind heute in grösserer Zahl nur im Westen des UG anzutreffen. Im östlichen Teil wurden selten Elefanten gesichtet. Sie meiden die Nähe zu Dörfern und Gebiete mit menschlichen Aktivitäten (Fischerei, Verkehr, etc.). Häufig frequentiert wird von Elefanten die Krater-Region, wo Akazien-Gehölze dominieren (Abb. 12). Die Ausbreitung von Akazien wird dort durch häufige Brände gefördert (s. oben 1.2.). Eine grosse Elefantenpopulation könnte Akazienbestände reduzieren, da Elefanten viele Bäume knicken (Barnes 2001, Edroma 1984, Mosugelo et al. 2002, Sabiti & Wein 1988, Western & Maitumo 2004). Im UG ist die Elefantenpopulation jedoch zu klein, um sichtlich Einfluss auf den Bestand von Akazien zu nehmen. Auch führt die hohe Brandfrequenz in der Krater-Region dazu, dass die Elefanten zumindest in der Trockenzeit in anderen Regionen verbleiben. Mehr als jede andere Art meiden sie verbrannte Gebiete für längere Zeit (Bell & Jachmann 1984).

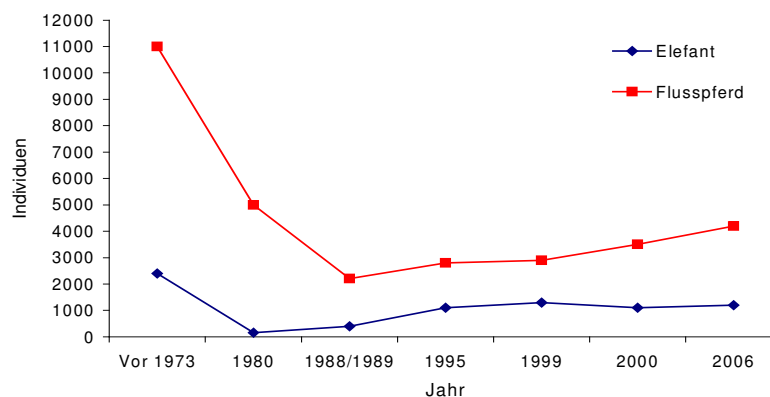


Abb. 51 Populationsentwicklung von Elefant und Flusspferd im QENP in den letzten 30 Jahren (nach Lamprey 2000, Rwetsiba et al 2002, UWA 2000).

Flusspferde gelten als zerstörerisch hinsichtlich ihres Einflusses auf die Vegetationsdecke. In den 60er-Jahren stieg die Zahl der Flusspferde im QENP so stark an, dass sich 1967 die damalige Behörde *Uganda National Parks* gezwungen sah, mehr als die Hälfte der Tiere zu erlegen, um die Vegetation zu schützen (Field & Laws 1970, Lock 1972, UWA 2000). Die Dichte der Flusspferde war mit rund 31 Ind./km² Weidegrund etwa drei Mal so hoch wie heute (Field 1970, vgl. VI. 4.). Ende der 60er-Jahre fand Lock (1972) das Gebiet südlich der Zone 1 bis zu 2 km von den Ufern entfernt stark übergrast mit einem hohen Flächenanteil ohne Grasbewuchs. Das Gebiet wurde von Hunderten von Flusspferden beweidet. Die hohe Elefantenpopulation trug gleichzeitig dazu bei, dass sich auch Buschvegetation nicht ausbreiten konnte (Eltringham 1977). Heute werden die Uferzonen entlang des Kazinga Kanals in einem Gürtel von 2 bis 3 km von dichter Vegetation dominiert (Abb. 12 und 52). Eine weitere Ausbreitung von Büsche zu Lasten von Grasflächen könnte dazu führen, dass der Weidedruck durch Flusspferde auf Gebiete weiter vom Wasser entfernt zunimmt, was insbesondere Auswirkungen auf die

Büffel hätte (s. oben 5.1.). Dabei werden auch allfällige Wechselwirkungen zwischen Bränden und Beweidung eine Rolle spielen. Solche Wechselwirkungen sind insbesondere im Zusammenhang mit aktuellen und zukünftigen klimatischen Veränderungen schwer vorhersehbar (Higgins et al. 2000, Ogutu & Owen-Smith 2003). Auch die Entwicklung der Flusspferdpopulation selbst kann nicht ohne Weiteres prognostiziert werden. Extreme Trockenzeiten und jahreszeitlich sich ändernde Niederschlagsmengen haben in weiten Teilen Afrikas bei vielen Herbivorenarten zu einem deutlichen Populationsrückgang durch Habitatverlust geführt (Herve & Duncan 1994, Ogutu & Owen-Smith 2003, Stoner et al. 2006). Flusspferde gehören zu den Arten, die zufolge ihres eingeschränkten Lebensraums unmittelbar auf wechselnde Habitatsbedingungen reagieren, insbesondere wenn sich verändernde Umweltbedingungen mit anthropogenen Störungen einhergehen (Lewison 2007). Die Habitate der Flusspferde im UG scheinen jedoch zum heutigen Zeitpunkt nicht unmittelbar bedroht, dies im Gegensatz zu entlegenen Regionen des QENP, wo eine hohe Wildereirate die Flusspferde gänzlich vertrieben hat.



Abb. 52 Flusspferde in dichter Vegetation der Uferzonen im QENP.

5.3. Populationsentwicklung von Uganda Kob und Büffel

Uganda Kob

Die Dichte von Uganda Kob im UG beträgt entsprechend der Dichtebestimmungen mittels *Distance* im Durchschnitt aller Vegetationstypen 25.5 Ind./km² (vgl. IV. 2.1.). Zu berücksichtigen ist dabei, dass die vorliegende Untersuchung lediglich Trockenzeiten umfasst. In der Regenzeit lässt sich eine höhere Dichte nachweisen (Deutsch 1992). So ergibt sich auch in der vorliegenden Untersuchung für die Zeit vor Beginn der Brände eine höhere Dichte von 32.1 Ind./km².

Die Dichte von Uganda Kob ist im UG erwiesenermassen deutlich höher als in allen anderen Gebieten des QENP (Lamprey 2000). Die ausgewiesenen Dichten gelten somit nicht parkweit. In den dem UG angrenzenden Gebieten des nördlichen Sektors und im südlichen Sektor liegt die Dichte bei höchstens 75% der Dichte des UG. Nach Lamprey (2000) ergab sich anlässlich der Zählung per Flugzeug im Mai 2000 für den nördlichen Sektor des QENP eine durchschnittliche Dichte von 35 Ind./km². Er zählte rund 25000 Individuen auf 700 km², wobei wie erwähnt die grösste Dichte im UG (250 km²) zu verzeichnen war. Für den südlichen Sektor ergaben sich etwa 25 Ind./km². Insgesamt ergab die letzte Zählung per Flugzeug im Jahre 2000 parkweit 32000 Individuen, was einer durchschnittlichen Dichte von 32 Ind./km² für den ganzen Park entspräche. Aufgrund der vorliegenden Untersuchung ergäbe sich, nähme man den maximalen *Distance*-Wert von 32 Ind./km² im UG

und eine 25 %ige Reduktion für die übrigen Gebiete des Parks als Grundlage der Berechnung, eine Populationsgrösse von 26000 Individuen im ganzen Park.

Die Zahlen der letzten Jahre, wie sie aus den Zählungen per Flugzeug resultieren, fluktuieren stark (Tab. 23) und sind daher insgesamt mit Vorbehalt zu betrachten, wie auch Lamprey (2000) einräumt. Es sei unklar, wie weit dies mit den Zählmethoden in Zusammenhang zu bringen sei. So kann beispielsweise eine Zunahme der Populationsgrösse von 30% zwischen den Jahren 1999 und 2000, wie sie aufgrund der Zählung per Flugzeug angezeigt ist, kaum der Realität entsprechen. Gänzlich undenkbar ist auch, dass sich die Populationsgrösse zwischen Ende der 80er-Jahre und Mitte der 90er-Jahre nahezu verdoppelt hat. Aufgrund der Zählungen von Deutsch ergäben Hochrechnungen für den ganzen Park für die Zeit um 1990 eine Populationsgrösse von mehr als 40000 Individuen, aufgrund von Flugzählungen jedoch lediglich 18000 (Tab. 23).

Tab. 23 Populationsgrössen von Uganda Kob und Büffel im QENP (inkl. *Wildlife Reserves*) der letzten 30 Jahre nach Lamprey 2000 und UWA 2000. Die Zahlen basieren auf Zählungen per Flugzeug. Bei fehlenden Werten (-) stimmen die Angaben in unterschiedlichen Quellen nicht überein.
 * Dichtebestimmungen der vorliegenden Untersuchung im UG hochgerechnet auf den ganzen Park.
 ** Zählungen am Boden von Deutsch (1994) ergäben für diesen Zeitraum hochgerechnet auf den ganzen Park eine Populationsgrösse von mehr als 40000.

	Vor 1973	1980	1988/1989	1995	1999	2000	2006
Uganda Kob	-	20000	18000 (**)	31000	21000	32000	23-26000*
Büffel	18000	4200	5000	17000	7000	10000	11000*

Generell gelten Zählungen von kleineren Tieren aus der Luft als weniger zuverlässig als Zählungen von grossen Tieren (Jachmann 2002). Im Falle von Uganda Kob scheint es daher richtig, zunächst auf Ergebnisse von Zählungen am Boden abzustützen, um die Populationsentwicklung aufzuzeigen. Als Vergleich zur vorliegenden Untersuchung bietet sich die Untersuchung von Deutsch (1994) in den Jahren 1989 und 1990 an. Sein Untersuchungsgebiet umfasst rund 200 km² und deckt sich grösstenteils mit dem Gebiet der vorliegenden Untersuchung, mit Ausnahme der Zonen 6 und 7, welche von Deutsch nur teilweise beprobt wurden.

Deutsch errechnete eine durchschnittliche Dichte von 71 Ind./km². Sein Ergebnis basiert auf Zählungen auf sechs Transekten (totale Länge 56 km, Breite 400 m) mit einer resultierenden Fläche von 22.5 km². Somit beprobte er rund 10% seines Untersuchungsgebietes. Demgegenüber basiert das Ergebnis der vorliegenden Untersuchung auf Punktzählungen an 100 Punkten (Radius 580 m) mit einer resultierenden Fläche von rund 105 km² und somit auf einer Beprobung von 42% des UG. Da die Verbreitung und auch die Dichte von Uganda Kob im UG nicht gleichmässig sind, muss sich bei einer geringeren prozentualen Beprobung der Gesamtfläche eine höhere Abweichung von der Gesamtdichte ergeben, abhängig davon welche Gebiete beprobt werden (Jachmann 2002). So liegen bei Deutsch (1994) beispielsweise die Hälfte aller *leks* auf den Transekten. Die *leks* sind jedoch gerade jene Gebiete, welche die höchsten Dichten an Individuen aufweisen. Die errechnete Dichte von 71 Ind./km² ist demnach ein Ergebnis der gewählten Beprobung beziehungsweise des Verlaufs der Transekte und kann nicht als repräsentativ für das ganze UG angesehen werden. Andererseits ist bekannt, dass Punktzählungen tendenziell weniger Beobachtungen ergeben als Linienzählungen, so dass die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung eher an der unteren Grenze liegen dürften (Buckland et al. 2001, Ruetze et al. 2003).

Der grosse Unterschied zwischen der vorliegenden Untersuchung mit maximal 32 Ind./km² und der Untersuchung von Deutsch mit 71 Ind./km² ist demnach zu einem nicht unwesentlichen Teil durch die unterschiedlichen Methoden begründet. Ein Vergleich der absoluten Zahlen im Hinblick auf die Populationsentwicklung der letzten 15 Jahre ist demnach nicht zuverlässig. Hingegen lässt ein Vergleich der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung mit derjenigen von Deutsch (1994) eine Veränderung in der Verbreitung von Uganda Kob in einzelnen Zonen des UG deutlich werden. Während Deutsch für die Zonen 1, 2 und 3 jeweils nahezu gleich hohe Dichten ausweist, ergibt die vorliegende Untersuchung für die Zone 1 nur noch etwa 20% der Dichte der Zonen 2 und 3 (Abb. 53). Demgegenüber ist das Verhältnis zwischen den Zonen 2 und 3 einerseits verglichen mit den Zonen 4 und 5 andererseits bei beiden Untersuchungen gleich. Die Zonen 2 und 3 erreichen in beiden Fällen rund 75% der Dichten der Zonen 4 und 5. Ein Vergleich der Dichten in den Zonen 6 und 7 ist nur beschränkt möglich, da Deutsch diese wie erwähnt nur teilweise beprobt hat. Somit kann mit grosser Wahrscheinlichkeit auf eine deutliche Abnahme im Vorkommen von Uganda Kob seit Ende der 80er-Jahre in der Zone 1 geschlossen werden.

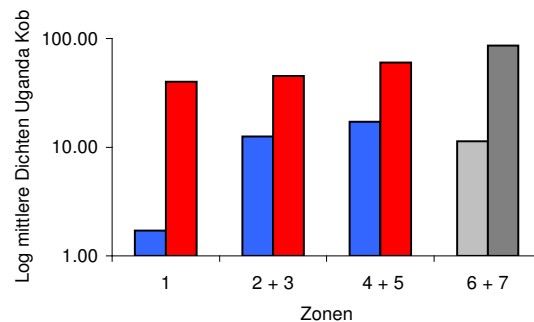


Abb. 53 Mittlere Dichten (log) von Uganda Kob in vier Gebieten des UG nach Deutsch (1994) für die Jahre 1989 und 1990 (rot) im Vergleich mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung der Jahre 2004 bis 2006 (blau). Die Zonen 6 und 7 wurden von Deutsch nur teilweise beprobt und können nicht zuverlässig verglichen werden.

Auch wenn exakte Angaben zur Populationsgrösse im Falle von Uganda Kob schwierig sind, scheint es doch offenkundig und wird auch von langjährigen Mitarbeitern der Behörde vor Ort bestätigt, dass der Bestand von Uganda Kob im QENP in den letzten Jahren abgenommen hat (L. Siefert, pers. Komm.). Für diese Entwicklung müssen Ursachen gefunden werden. Prädatoren spielen eine vergleichsweise geringe Rolle im Zusammenhang mit der Populationsentwicklung von Uganda Kob, da sie im UG nur noch vereinzelt vorkommen. Krankheiten waren im benannten Zeitraum ebenfalls nicht zu verzeichnen. Der Ausbruch von Milzbrand im Jahre 2004 hat nur wenige Opfer bei Uganda Kob gefordert (Mapesa et al. 2005).

Wie in Kapitel 1.2. dargestellt hat sich die Vegetationsstruktur und insbesondere auch die Graslandzusammensetzung im UG in den letzten Jahrzehnten verändert. Nutzbare Weideflächen haben in ihrer Ausdehnung als Folge der Verbreitung von *I. cylindrica*, möglicherweise auch zufolge fortschreitender Verbuschung in einigen Teilen des UG abgenommen (Abb. 54). Damit ist ein Erklärungsansatz für den deutlichen Abfall der Dichte von Uganda Kob in der Zone 1 gegeben (Abb. 53). Sie ist das am stärksten von den genannten Vegetations-Veränderungen betroffene Gebiet. Die Nahrungsansprüche von Uganda Kob werden hier kaum mehr erfüllt. Ein weiterer Grund für die Populationsreduktion zeichnet sich im Zusammenhang mit dem Territorialverhalten der adulten Männchen von Uganda Kob ab. Da die Häufigkeit und Ausdehnung von Bränden in den letzten Jahrzehnten vor allem in den Zonen 5 und 7 um ein Mehrfaches zugenommen haben, sind vermehrt

auch einige der *leks* betroffen (Abb. 46). Die starke Bindung an die *leks* bewirkt, dass die Männchen auch in Trockenzeiten, wenn die *leks* abgebrannt oder übergrast sind und kaum mehr Nahrung bieten, oft nicht bereit sind, ihre Territorien aufzugeben und andere Nahrungsgründe aufzusuchen. Dies kann sich negativ auf ihre Verfassung auswirken (Fischer & Linsenmair 2001). Da die Männchen wesentlich die Dynamik der Populationsentwicklung bestimmen (Mysterud et al. 2002), kann sich die Frage stellen, ob die Populationsreduktion, die sich im QENP abzeichnet, auch durch eine Abnahme der Anzahl Männchen beziehungsweise einer reduzierte Fortpflanzungsrate begründet ist (Owen-Smith & Mason 2005).

Die Habitatnutzung beider Geschlechter von Uganda Kob ist letztlich in einem hohen Ausmass von morphologischen Aspekten und der Güte von Weideland abhängig. Einerseits profitiert Uganda Kob kurzfristig mehr als andere Herbivoren von frischer Weide nach Bränden, andererseits hat das Feuerregime der letzten Jahrzehnte deren Habitate insgesamt in einem Ausmass verändert, welches sich als negativ für die Populationsentwicklung zu erweisen scheint, vorbehaltlich anderer nicht erkennbarer Einflussfaktoren. Eine anhaltendes Monitoring der Bestände von Uganda Kob im QENP nebst effizienten Feuer-Management-Massnahmen unter besonderer Berücksichtigung der Verbreitungsgebiete und Verhaltensmuster von Uganda Kob scheint unter den gegebenen Umständen zwingend notwendig (s. unten 6.2., Jaksic-Born, in prep.).



Abb. 54 Ausbreitung von *Imperata cylindrica*-Grasland in der Zone 1 des UG im QENP.

Büffel

Die Dichte der Büffel im UG beträgt rund 11 Ind./km². Damit ergäbe sich eine Populationsgrösse von 11000 Individuen parkweit, nimmt man eine Fläche von 1000 km² möglicher Habitate (ohne Sümpfe und Wälder) an. Da sich die Büffel jedoch zeitweise auch im *Maramagambo-Forest* aufhalten ist die Fläche der von Büffeln genutzten Habitate im QENP und damit auch die tatsächliche Populationsgrösse möglicherweise grösser. Die Dichte der Büffel ist im südlichen und im nördlichen Sektor des Parks ungefähr gleich (Lamprey 2000).

Zählungen per Flugzeug ergaben für die letzten Jahre stark fluktuierende Ergebnisse für Büffel (Lamprey 2000, Rwetsiba et al. 2002). Es zeichnet sich ein Hiatus zwischen Ende der 80er- und Mitte der 90er-Jahre ab (Tab. 23). Wie weit dies methodisch begründet ist, kann nicht festgestellt werden. Lamprey (2000) schliesst auf eine abnehmende Tendenz der Büffelpopulation im QENP seit Mitte der 90er-Jahre. Ob dies tatsächlich zutrifft, ist aufgrund der vorliegenden Untersuchung nicht zu belegen. Zählungen per Flugzeug ergeben für Büffel generell geringere Zahlen als Zählungen am Boden (Eltringham 1980, Jachmann 2002). Insgesamt unterscheiden sich die Methoden und die Ergebnisse der Zählungen zu stark, als dass man die Populations-

entwicklung der Büffel der letzten 30 Jahre zuverlässig nachvollziehen könnte. Gewiss ist hingegen, dass Büffel in diesem Zeitraum aus einigen Gebieten des Parks nahezu verschwunden sind (Lamprey 2000, Rwet-siba et al. 2002).

Die grösste Gefahr für die Büffelpopulation scheint zur Zeit die grosse Zahl an Rindern und die damit verbundene Nahrungskonkurrenz zu sein. Das Weiden von Rindern im Park ist illegal. Dennoch weiden Rinder oft mehrere Kilometer von den Dörfern entfernt auf Parkgebiet. Wenn sich die Nahrungsgründe grosser Herbivoren überlappen, kommt es dann zu Nahrungskonkurrenz, wenn die Anforderungen an Raum und Nahrung ähnlich sind (Bromilow 1995, Fritz et al. 1996, Young et al. 1998). Dies trifft zweifellos für Büffel und Rinder zu (Bergström & Skarpe 1999, Field et al. 1973, Prins 1992). Büffel sind jedoch gegenüber den Rindern konkurrenzschwächer und werden abgedrängt (Bergström & Skarpe 1999, Du Toit & Cumming 1999, Prins 1992). Die vorliegende Untersuchung bestätigt, dass die Nähe der Dörfer von Büffeln gemieden wird. Dies dürfte nicht nur mit der Präsenz der Menschen, sondern vor allem auch mit dem dortigen Vorkommen von Rindern erklärbar sein. Sind Weidegründe ausserdem infolge häufiger Brände degeneriert, kann dies zusammen mit einer Konkurrenzierung durch Rinder zu einem totalen Habitatverlust für die Büffel führen. Eine solche Situation herrscht heute im westlich an das UG angrenzenden Gebiet im Umfeld des Dorfes Katwe (Abb. 8). Dieses Gebiet zeigt alle Zeichen fortschreitender Degeneration durch Überweidung durch Rinder und häufiges Abbrennen. Die Böden sind stark beansprucht und lassen vielerorts kein Graswachstum mehr zu. Anstelle dessen dominiert in weiten Bereichen dorniges Akaziengbüsch (*A. hockii*, vgl. Abb. 15). Die dort ansässigen Büffel sind im Laufe der letzten 40 Jahre von mehreren Hundert Tieren auf wenige Dutzend dezimiert worden (Grimsdell 1969, Grimsdell & Field 1976). Heute sind lediglich noch drei kleinere Herden von etwa 30 bis 40 Tieren zu finden. Da diese Herden fast vollständig von der Population im UG getrennt sind, kann als sicher gelten, dass sie längerfristig keine Überlebenschancen haben.

Im Frühjahr 2006 haben Viehalter der Region einige Gebiete des Parks, insbesondere die westliche Krater-Region besetzt, um von der Regierung Weideland zu erpressen. Im Verlaufe des Jahres wurden von den Viehaltern auf Parkgebiet auch Wohncontainer und Zelte aufgestellt. Diesem Beispiel folgten die Viehalter anderer an den Park angrenzender Regionen. Nach einiger Zeit befanden sich im QENP über 40000 Rinder. Die Regierung hat den Viehaltern nach langem Zögern letztlich ein Gebiet nördlich des QENP als Weideland zugewiesen. Bis heute konnten die Viehalter jedoch nicht vollständig aus dem Park vertrieben werden (L. Onzima, pers. Komm.). Die Folgen dieses schwerwiegenden Eingriffs in das Ökosystems werden zur Zeit untersucht und in ihrer ganzen Tragweite erst mittelfristig klar zu Tage treten (Okot, in prep.).

5.4. Wechselwirkungen anthropogene Störfaktoren – Feuerregime

Die naturräumlichen Bedingungen im UG haben Vor- und Nachteile für die Tierpopulationen. Einerseits steht Wasser überall in geringer Entfernung zur Verfügung. Auf der anderen Seite beschränkt die Abgeschlossenheit des Gebietes durch die Gewässer den Bewegungsspielraum der Tiere und damit auch potenzielle Ausweichmöglichkeiten. Anthropogene Störfaktoren können unter solchen Bedingungen schwer wiegen. Landkorridore bilden zwar Verbindungen zu Gebieten ausserhalb des UG (Abb. 8). Sie sind jedoch lediglich 1 bis 2 km breit und noch stärker als das UG von anthropogenen Störungen und Bränden betroffen. Beobachtungen ergaben, dass die Korridore von Uganda Kob lediglich nach Bränden und von Büffeln generell kaum genutzt werden.

Wenn angestammte Habitate der Herbivoren während der Trockenzeit als Folge von Bränden für einen gewissen Zeitraum nicht nutzbar sind, müssen diese in unverbrannte Gebiete ausweichen. Da die untersuchten

Arten nicht in Gebiete ausserhalb des UG abwandern können, ziehen sie sich vorwiegend in Randzonen des UG zurück. Dort sind sie jedoch in grösserem Ausmass mit anthropogenen Störungen konfrontiert. Dazu gehören 1) starke menschliche Präsenz in den Dörfern und an den Ufern der Gewässer, 2) Fahrzeuge und Verkehr im Umfeld der Dörfer, 3) Rinderhaltung, sowie 4) illegale Aktivitäten im Umfeld der Dörfer und an den Gewässern, im Besonderen die Wilderei.

Für Uganda Kob scheint zur Zeit keiner dieser Störfaktoren eine unmittelbare Einschränkung in der Habitatnutzung mit sich zu bringen. Weder die Siedlungen noch die Strassen haben einen nachweisbaren Einfluss auf seine Verbreitungsmuster. Auch reagiert Uganda Kob kaum auf menschliche Präsenz. Die genannten Störfaktoren zeigen auch in den verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung nach Bränden keine nachweisbar unterschiedlichen Auswirkungen auf die Habitatnutzung von Uganda Kob. Lediglich die Wilderei dürfte im Zusammenhang mit dem Feuerregime schwerer wiegen. Uganda Kob wird jedoch laut Behörde (UWA) insgesamt in geringem Masse gezielt gewildert (L. Onzima, pers. Komm.). Die Frage, wie weit entsprechende Verluste tatsächlich erkennbar und quantifizierbar wären, muss hier offen bleiben. Weit mehr als durch die anthropogenen Störfaktoren als solche ist Uganda Kob durch mittel- und langfristige Veränderungen der Vegetationszusammensetzung und der Grasländer als Folge anthropogener Einflüsse betroffen (Abb. 55).

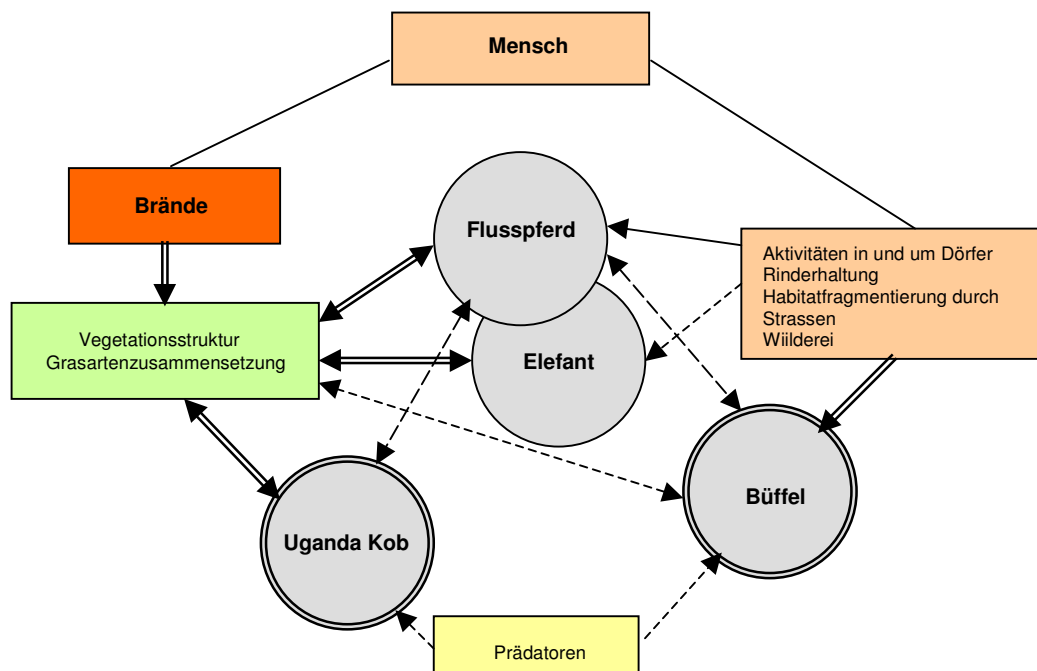


Abb. 55 Direkte und indirekte anthropogene Einflüsse auf grosse Herbivoren beziehungsweise ihre Habitate im QENP und deren Wechselwirkungen. Die Abbildung veranschaulicht, dass Uganda Kob am stärksten von den Auswirkungen der Brände auf seine Habitate, das heisst indirekt von menschlichen Einflüssen betroffen ist, Büffel hingegen direkt durch andere anthropogene Störungen beeinträchtigt werden. Gestrichelte Pfeile = schwache Einflüsse; ganze Pfeile = moderate Einflüsse; Doppelpfeile = starke Einflüsse; einseitige Pfeile = vorwiegend einseitige Einwirkungen; zweiseitige Pfeile = Wechselwirkungen oder interspezifische Konkurrenz.

Für Büffel bringen die genannten anthropogenen Störfaktoren demgegenüber direkte Einschränkungen in der Habitatnutzung mit sich. Ihre Verbreitungsmuster zeigen insbesondere ein Vermeiden der Nähe zu menschlichen Siedlungen. Das Strassennetz wirkt sich für Büffel dann nachteilig aus, wenn angestammte Gebiete verbrannt sind und ein Ausweichen in andere Gebiete durch Habitatfragmentierung erschwert wird. Nahrungskonkurrenz und Verdrängung durch Rinder wirken sich ebenfalls direkt auf das Vorkommen von Büffeln aus. In Kombinationen mit den Auswirkungen häufiger Bränden auf die Vegetation können diese Faktoren den Bestand an Büffeln in einem Gebiet erkennbar reduzieren oder diese völlig verdrängen. Wenn sich Büffel nach Bränden vermehrt in Randgebieten aufhalten, werden sie ausserdem häufiger Opfer von Wilderern. Die Wilderei im UG nimmt vor allem in gewässernahen Gebieten ein grösseres Ausmass an, da sie in erster Linie auf die Flusspferde abzielt. Unter den Büffeln betrifft es insbesondere juvenile oder adulte Männchen, die als Einzelindividuen unterwegs sind.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich das Feuerregime im UG vor allem im Zusammenhang mit den beschränkten Raumverhältnissen als gefährdend für die Weidegründe der Herbivoren erweist. Diese werden zufolge häufiger Brände, und der damit verbundenen Ausbreitung von Feuer-Klimax-Arten minderer Nahrungsqualität, in ihrer Ausdehnung reduziert. Die Präsenz des Menschen und seine Aktivitäten tragen zusätzlich dazu bei, dass die Herbivoren gewisse Gebiete nicht mehr nutzen können. Vor allem Elefanten und Büffel meiden die Nähe zu Siedlungen und alle Gebiete, die von Menschen stark frequentiert werden. In solchen Gebieten kann sich in der Folge Buschvegetation ausbreiten, die wiederum zu einer Reduktion der Grasländer führt. Die zunehmende Flusspferdpopulation potenziert diese Entwicklung. Halten diese Entwicklungstendenzen an, wird auch die interspezifische Konkurrenz zunehmen. Dies kann zu einer Populationsreduktion der weniger konkurrenzstarken Herbivoren führen. Eine entsprechende Entwicklung zeichnet sich bereits für Uganda Kob ab.

6. Möglichkeiten und Grenzen des Feuer-Management

6.1. Aktuelle Situation und Strategien

Die Brände im QENP sind vollständig anthropogen. Brände werden von der lokalen Bevölkerung als nützlich erachtet, sei es zu eigenen Zwecken, um Wilderei oder andere illegale Aktivitäten zu erleichtern, oder aus falscher Einsicht in vermeintliche Bedürfnisse der Wildtiere. Häufig ist Feuerlegen aber einfach Ausdruck der Unzufriedenheit und des Unverständnisses den Vorschriften der Parkbehörden gegenüber (Hough 1993). Diesbezüglich sind intensive Bemühungen durch die Behörden (UWA) im Gange. Auch versucht man zunehmend die lokale Bevölkerung in Programme zur Einkommenssteigerung einzubinden, um illegale Ressourcennutzung einzudämmen, nicht zuletzt durch Beteiligung der Einkünfte vom Tourismus.

Die Parkbehörde hat keine Handhabe Brände zu verhindern. Auch können Brände in der Gras- und Buschsavanne, wenn sie einmal ausgebrochen sind, kaum gestoppt werden. Gelingt dies in Einzelfällen dennoch, wird am gleichen Ort am nächsten Tag wieder Feuer gelegt. Um diesen Verhältnissen etwas entgegenzusetzen hat die Parkbehörde im Jahre 2005 erstmals Feuer-Management-Massnahmen ergriffen, indem sie kontrollierte Brände gelegt hat (Abb. 14 e). Für kontrolliertes Abbrennen werden Gebiete ausgewählt, die in der vorangegangenen Trockenzeiten nicht verbrannt waren, wobei die Parkbehörde zur Zeit kein standardisiertes Aufzeichnungsverfahren zur Lokalität und Ausdehnung von (unkontrollierten und kontrollierten) Bränden anwendet. Folglich fehlen in der folgenden Trockenzeit oft die Auswahlkriterien für das Feuermanagement (FM). Der Auswahl liegen meist spontane Entscheidungen einer einzelnen zuständigen Person zugrunde. Auch mangelt

es an Erfahrungswissen und ausreichend Informationen zu den Auswirkungen von Bränden auf die Vegetation, die Grasländer und die Habitatnutzung der Pflanzenfresser. Das FM im QENP bedarf dringend einer strategischen Planung, nicht nur hinsichtlich Zeitpunkt und Wahl von Lokalitäten für kontrollierte Brände, sondern insbesondere auch bezüglich der eigentlichen Durchführung, der Aufzeichnung und der nachhaltigen Kontrolle von entsprechenden Massnahmen. Diesbezügliche Empfehlungen wurden in einem Arbeitspapier formuliert (Jaksic-Born 2004a).

Es hat sich vielerorts gezeigt, dass FM die räumliche Heterogenität von Bränden erhöhen und unkontrollierte Feuer einschränken kann (Edroma 1984, Van Wilgen et al. 2004). Kontrollierte Brände sind in den meisten Gebieten des QENP relativ leicht durchzuführen, wenn man gewisse Faktoren berücksichtigt. Dazu gehören unter anderem der richtige Zeitpunkt vor oder nach der Trockenzeit, Wetterverhältnisse sowie naturräumliche Gegebenheiten. Für ein kontrolliertes Abbrennen von Gras- und Buschland gibt es zudem allgemeingültige Regeln. Beispielsweise sollen Brände nie am Fusse von Hängen gelegt werden, da sie beim Steigen schnell an Geschwindigkeit und Hitze zunehmen und leicht ausser Kontrolle geraten. Auch sollte in jedem Fall nur dort Feuer gelegt werden, wo mit einem Stillstand des Feuers bei einer Feuerschranke, beispielsweise beim nächsten Weg sicher zu rechnen ist. Sind solche Schranken nicht vorhanden, können sich Feuer in ungewolltem Ausmass ausbreiten (Jaksic-Born 2004a).

Brände sind prinzipiell vorteilhaft für die Erneuerung von Grasländern. Jedoch ist es von der Vegetations- und Graslandszusammensetzung sowie von der Beweidung abhängig, ob regelmässiges Abbrennen auch längerfristig für einen Habitattyp von Vorteil ist. Im UG zeigt sich, dass Gebiete, die alternierend nur in jeder zweiten Trockenzeit abgebrannt werden, einen höheren Reichtum an Arten und somit eine höhere Qualität als Weidegründe aufweisen als Gebiete, in denen Brände in jeder Trockenzeit auftreten. Im Zusammenhang mit der Wahl von FM-Strategien stellt sich auch die Frage, ob unter ökologischen Gesichtspunkten kontrolliertes Abbrennen vor der Trockenzeit oder nach der Trockenzeit zweckmässig ist (Edroma 1984, Sabiti & Wein 1988). Diesbezüglich müssen die Reaktionen verschiedener Grasarten auf Feuer, beziehungsweise auf nachfolgende Begrasung berücksichtigt werden (Jaksic-Born, in prep.).

6.2. Empfehlungen

Im Zusammenhang mit dem Schutz der Herbivoren im QENP und insbesondere hinsichtlich des FM ist es notwendig, die den einzelnen Arten zur Verfügung stehenden Habitate in ihrer Ausdehnung, ihrer Qualität und auch hinsichtlich ihrer jeweiligen Funktion zu kennen (Ben-Shahar 1990, 1995, Usher & Erz 1994). Zu diesem Zweck werden die Habitate der Fokusspezies aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zu ihrer Verbreitung und ihrer Habitatnutzung klassifiziert und gleichzeitig Implikationen für FM-Massnahmen aufgezeigt.

Habitatklasse A – Hauptverbreitungsgebiete, bevorzugte Aufenthaltsgebiete

Verfügbarkeit und Quantität von Wasser und Nahrung, sowie die Vegetationsstruktur sind primär entscheidend für die Habitatwahl einer Art (Ben-Shahar 1990, 1995). Sind diesbezügliche Anforderungen ausreichend erfüllt, wird sich eine (nicht migrierende) Art vorwiegend in diesen Habitaten aufhalten (Huston 1994, Krebs & Davies 1996). Solche Habitate können als Hauptverbreitungsgebiete bezeichnet werden.

Die Hauptverbreitungsgebiete von Uganda Kob liegen heute im nordöstlichen Teil des UG angrenzend an den Lake George (Abb. 46). Sie sind die am stärksten von Bränden betroffenen Regionen im UG. Die Kombination

von häufigen Bränden und starker Begrasung zeigt sich hier deutlich an der Morphologie und der Artenarmut der Grasländer. Der Umstand, dass Uganda Kob sehr unmittelbar auf Brände beziehungsweise frische Weide reagiert, kann im Zusammenhang mit dem FM vorteilhaft genutzt werden, da sie leicht in ein gewünschtes Gebiet gelenkt werden können. Dabei muss jedoch berücksichtigt werden, dass der Aktionsradius von adulten männlichen Uganda Kobs eingeschränkter ist als derjenige der Weibchen. Teilgebiete im Umfeld der *Ieks* sollen deshalb früh abgebrannt werden um sicherzustellen, dass diese Gebiete nicht weiträumig durch spätere unkontrollierte Brände betroffen sind. Frühes kontrolliertes Abbrennen von Teilgebieten im nördlichen Teil des UG, insbesondere in den Zonen 3 und 5, in der ersten Trockenzeit des Jahres käme auch der Habitatnutzung der Büffel entgegen.

Büffel sind im ganzen UG verbreiten, nutzen jedoch in der Zeit nach Beginn der Brände vermehrt die südlichen Regionen, da hier in weiten Teilen die Hochgrassavanne vorherrscht und daher insgesamt mehr Nahrungsressourcen vorhanden sind, und auch weil diese Gebiete normalerweise weniger grossflächig verbrannt sind. Büffel nutzen verbrannte Gebiete erst in fortgeschrittenem Stadium der Vegetationsentwicklung nach Bränden und benötigen in allen *postfire*-Stadien genügend unverbrannte Flächen. Die Zweiteilung der Hauptverbreitungsgebiete der Büffel im UG durch die Hauptverkehrsstrasse impliziert auch die Notwendigkeit, dass auf beiden Seiten jeweils ausreichend unverbrannte Gebiete vorhanden sein müssen. Die aktuellen Brandmuster unkontrollierter Brände lassen es sinnvoll erscheinen, jeweils vor der zweiten Trockenzeit des Jahres kleinere Teilgebiete auf beiden Seiten der Hauptstrasse abzubrennen, so dass spätere unkontrollierte Brände nicht allzu grosse Teile des südlichen UG betreffen (vgl. Abb. 14 f.)

Generell muss FM in den Hauptverbreitungsgebieten darauf hinarbeiten, dass den Herbivoren genügend Nahrungsressourcen zur Verfügung stehen. Da das Verhindern unkontrollierter Brände vor allem im nördlichen Teil des UG unmöglich scheint, ist eine gezielte und rigorose Durchführung kontrollierter Brände in diesem Teil des UG vordringliche Aufgabe des FM. Allein dadurch kann erreicht werden, dass nicht ganze Zonen flächendeckend und gleichzeitig von unkontrollierten Bränden betroffen sind und die Nahrungsgrundlage von Uganda Kob weitgehend zerstören. Da es im nördlichen Teil des UG, abgesehen von den Wegen und Strassen kaum natürliche Feuerschwellen, wie feuchte Senken, dichte Vegetationsabschnitte, etc. gibt, müssen hier beim kontrollierten Abbrennen möglicherweise auch Mittel angewendet werden, die bisher aufgrund der Kosten oder der Logistik nicht in Betracht gezogen wurden. Dazu gehört unter anderem das Errichten von Feuerschwellen an günstigen Stellen im Gelände (Jaksic-Born, in prep.).

Habitatklasse B – Saisonale Verbreitungsgebiete

Saisonal können sich die Hauptverbreitungsgebiete ausweiten, verkleinern oder verschieben. Trockenzeiten bringen meist eine Reduktion der zur Verfügung stehenden Nahrungsressourcen mit sich und zwingen die Herbivoren im Allgemeinen zu einer Ausweitung ihrer Weidegründe. Wo in der Trockenzeit das Wasserangebot auf gewisse Lokalitäten beschränkt ist, wird sich die Verbreitung hingegen auf entsprechende Gebiete konzentrieren und den Aktionsradius von Herbivoren verkleinern (Bergström & Skarpe 1999). So ist Uganda Kob im UG in der Regenzeit weiter verbreitet als in der Trockenzeit, wo sich ein grösseres Vorkommen in der Nähe der Gewässer zeigt. Umgekehrt nutzen zumindest die Weibchen von Uganda Kob auch Gebiete ausserhalb ihrer Hauptverbreitungsgebiete, wenn frische Weide nach Bränden vorhanden ist.

FM in saisonal genutzten Gebieten ist dann besonders angezeigt, wenn grossflächige Brände in den eigentlichen Hauptverbreitungsgebieten nur schwer verhindert werden können, insbesondere in der ersten Trockenzeit des Jahres. Für Uganda Kob können insbesondere die Zonen 1 und 2 durch FM-Massnahmen saisonal

besser erschlossen werden, indem dort durch kontrollierte Brände zeitweise frische Weide geboten wird. Dabei muss jedoch berücksichtigt werden, dass Büffel abgebrannte Gebiete für längere Zeitabschnitte meiden werden.

Bei den Büffeln zeichnet sich in der Trockenzeit eine Verlagerung in dichtere Vegetation entlang des Kazinga Kanals und somit ebenfalls in die Nähe der Gewässer ab. Saisonal dürfte von den Büffeln auch die Krater-Region mehr oder weniger stark begangen werden. Auch für Elefanten ist die Krater-Region eines der wenigen grossflächigen Refugien im QENP. Die Krater-Region ist jedoch das am häufigsten von Bränden betroffene Gebiet im nördlichen Sektor des QENP und kommt daher sowohl für Büffel als auch für Elefanten selten als alternatives Aufenthaltsgebiet in Frage. Mehr noch als andere Herbivoren meiden Elefanten verbrannte Gebiete für längere Zeit (Bell & Jachmann 1984). Die häufigen Brände in den Kratern und die damit verbundenen Folgen für die Vegetation führen unter anderem auch dazu, dass Elefanten vermehrt in die landwirtschaftlich genutzten Gebiete ausserhalb des Parks eindringen (Naughton-Treves 1998). Das FM in der Krater-Region verlangt unter diesem Aspekt begleitende Massnahmen zum Schutz der Landwirtschaftsgebiete und der lokalen Bevölkerung (Hackel 1998).

In der Krater-Region muss ein rigoroses FM dazu führen, dass Häufigkeit und Ausdehnung unkontrollierter Brände drastisch eingeschränkt werden (Jaksic-Born 2004b). Durch sehr frühes Abbrennen, insbesondere der Randzonen dieser Region könnten zumindest einige der grossflächigen Brände verhindert werden. Kontrolliertes Abbrennen nach der Trockenzeit kann ebenfalls dazu beitragen, die Biomasse zu reduzieren, so dass sie in der nächsten Trockenzeit ausgedehnten Feuern weniger Nahrung bietet. Weiter könnte das Errichten von Feuerschwellen verhindern, dass sich Brände ungehindert ausbreiten. Solche Massnahmen scheinen jedoch unter den naturräumlichen Bedingungen in der Krater-Region mit Hinblick auf den technischen und personellen Aufwand zur Zeit kaum durchführbar. Hingegen könnte diesbezüglich auch durch das Wiederinstandstellen alter Wege etwas gewonnen werden.

Habitatklasse C – Ausweichgebiete / Rückzugsgebiete

Ausweich- und Rückzugsgebiete werden vorliegend solche Gebiete genannt, die den untersuchten Arten periodisch als Aufenthaltsort, wenn auch nicht zur vollständigen Deckung der Nahrungsbedürfnisse dienen. Sowohl für Uganda Kob als auch für die Büffel zeichnen sich als Rückzugsgebiete vor allem die Ufer der Gewässer ab. Dies ist auch mit dem höheren Wasserbedarf in den trockensten Zeiten des Jahres zu erklären. In den gewässernahen Gebieten können die Nahrungsbedürfnisse jedoch nur unzureichend gedeckt werden, da hier auch Flusspferde weiden und überdies über weite Strecken dichtere Vegetation vorherrscht. Hinsichtlich der potenziellen Konkurrenz der Herbivoren in gewässernahen Gebieten, aber auch aus ökologischer Sicht, scheint es notwendig, diesen Gebieten auch im Zusammenhang mit FM-Massnahmen mehr Aufmerksamkeit zukommen zu lassen. Vor allem im Westen des UG könnte durch kontrolliertes Abbrennen möglicherweise das Buschwachstum eingedämmt und mehr Weidefläche geschaffen werden. Allerdings ist kontrolliertes Abbrennen von dichter Buschvegetation schwierig und unberechenbar. Brände könnten lediglich in der trockensten Zeit des Jahres gelegt werden, wenn ein Minimum an Feuchtigkeit in der oberirdischen Biomasse gespeichert ist. Zu dieser Zeit können Brände jedoch leicht ausser Kontrolle geraten. Eine sorgfältige Auswahl und Absicherung der Lokalitäten, so dass sich Brände nicht in das Umland ausbreiten, wäre unabdingbar. Bei FM-Massnahmen in gewässernahen Gebieten müssen in jedem Fall primär die Nahrungsbedürfnisse der Flusspferde berücksichtigt werden, da deren Aktionsradius bei der Nahrungssuche beschränkt ist.

Habitatklasse D – Risikogebiete / Randgebiete

Zu den Risikogebieten im UG gehören prinzipiell alle Gebiete, in welchen menschliche Präsenz oder menschliche Aktivitäten gehäuft vorkommen, und Wildtiere entweder direkt oder indirekt in ihrer Habitatnutzung beeinträchtigt werden. Dazu gehören insbesondere die gewässernahen Gebiete und das Umfeld der Dörfer. Die Risikogebiete decken sich deshalb im Wesentlichen mit den Ausweichgebieten (s. oben). Da in diesen Gebieten deutlich mehr anthropogene Störungen auftreten als in anderen Gebieten, sind neben FM-Massnahmen auch andere Schutzmassnahmen erforderlich (Jaksic-Born 2004b). Insbesondere in gewässernahen Gebieten muss FM von Schutz- und Kontroll-Massnahmen hinsichtlich Wilderei begleitet sein, da die Wilderei hier ein grösseres Ausmass erreicht. Risikogebiete sind prinzipiell auch alle abgebrannten Gebiete, da Wildtiere hier leichter Opfer von Wilderen werden. Ein gezieltes Patrouillieren in den Zeitabschnitten und Gebieten, in welchen Herbivoren frische Weide nach Bränden am häufigsten nutzen, ist daher angezeigt.

Habitatklasse E – Gemiedene Regionen, nicht nutzbare Gebiete

Der Schutz und Erhalt des Ökosystems im QENP verlangt heute auch einen Fokus auf Gebiete, die kaum mehr nutzbar für die Herbivoren sind. Dazu gehören unter anderem die Landkorridore, die das UG mit anderen Gebieten im nördlichen Sektor des Parks verbinden (Abb. 8). Hier haben anthropogene Störungen in einem Ausmass zugenommen, welche den Aufenthalt für Herbivoren nahezu unmöglich machen. Abgesehen von der menschlichen Präsenz, stellt in diesen Korridoren die Rinderhaltung das grösste Problem dar. Sie geht mit einer starken Übernutzung der Weideflächen und einer Degeneration der Böden und der Vegetation einher. Da Weideflächen vor allem im Umfeld der Dörfer auch regelmässig abgebrannt werden, bilden solche Gebiete zudem Zellen für die Ansiedlung von Feuer-Klimax-Arten, die sich von hier ins Umland ausbreiten.

Die Eindämmung der Verbreitung von Feuer-Klimax-Arten, insbesondere *Imperata cylindrica*, ist im Zusammenhang mit dem FM die grösste Herausforderung und gleichzeitig die dringlichste Aufgabe. Die damit einhergehende Habitatverschlechterung und Reduktion der Weidegründe betrifft alle Herbivoren und damit das ganze Ökosystem. Da solche und ähnliche Entwicklungen in vielen Savannengebieten Süd- und Ostafrikas zu verzeichnen sind, dürfte es von Nutzen sein, einen Erfahrungsaustausch zu suchen, beziehungsweise sich über bekannte Massnahmen zu informieren.

Veränderungen der Vegetationsstruktur im UG sind auch für die Zukunft zu erwarten. Die vorliegende Klassifizierung von Habitaten ist nicht endgültig. Fortlaufende Aufzeichnungen von Veränderungen in allen Habitatklassen gewährleisten, dass einmal gewählte Schutz-Strategien rechtzeitig angepasst werden können.

Zusammenfassung

Der Queen Elizabeth Nationalpark (QENP) im Südwesten Ugandas ist eines der bedeutendsten Schutzgebiete des Landes. Aufgrund seiner Lage im Übergangsbereich zweier Klima- und Vegetationszonen, den ostafrikanischen Savannen und den Regenwaldgebieten Zentralafrikas, weist der QENP eine grosse Biodiversität auf. Auf relativ kleinem Raum findet sich im QENP eine Vielzahl verschiedener Landschafts- und Vegetationstypen. Die Biomassenproduktion ist sehr hoch. Der QENP unterhielt einst die weltweit höchsten Dichten an grossen Säugetieren.

Intensive landwirtschaftliche Nutzung, traditionelle Nutztierhaltung und eine hohe Bevölkerungszuwachsrates im fruchtbaren Umland des Parks verursachen heute einen grossen Druck auf die natürlichen Ressourcen im QENP. Auch im Park selbst leben etwa 30'000 Menschen. Entsprechend gross ist das Ausmass menschlicher Aktivitäten und der Probleme, die daraus hinsichtlich Schutz und Erhalt der Naturräume und Tierbestände resultieren.

Die vorliegende Untersuchung analysiert die Einflüsse anthropogener Störungen auf grosse Herbivoren im nördlichen Sektor des QENP. Das Untersuchungsgebiet ist von Grasländern mit mehr oder weniger dicht stehenden Buschinseln dominiert. Der Fokus der Untersuchung liegt auf den saisonalen von der lokalen Bevölkerung gelegten Bränden und deren Auswirkungen auf die Habitatnutzung von Büffeln (*Syncerus caffer*), Kob-Antilopen (*Uganda Kob*) und Flusspferden (*Hippopotamus amphibius*). Zusammen mit den vielfältigen – häufig illegalen – menschlichen Aktivitäten stellt das herrschende Feuerregime einen kritischen Faktor im Hinblick auf die Entwicklung der Tierpopulationen dar. Negative Auswirkungen von Bränden werden im Untersuchungsgebiet durch dessen Abgeschlossenheit verschärft, da dieses in weiten Teilen von Wasser umgeben ist und daher kaum Ausweichmöglichkeiten für die Wildtiere bietet.

Bei der Analyse kurzfristiger Folgen von Bränden wird das Vorkommen von Uganda Kob und Büffel in einzelnen Stadien der Vegetationsentwicklung nach Bränden in Relation zu den Brandflächen und zu weiteren Umwelt- und anthropogenen Parametern untersucht. Das Vorkommen von Uganda Kob und Büffel wurden im Feld mittels standardisierter Punkt-Zählungen (*Distance sampling*) erfasst. Als Einflussfaktoren wurden nebst den feuerökologischen Parametern (Entwicklungsstadium der Vegetation nach Bränden) die Dichte der Vegetation (Vegetationstyp), der Graslandtyp, die Entfernung zu stehenden Gewässern und Salzseen, sowie die Entfernung zu Siedlungen und Strassen quantifiziert. Mittels multi-variater Modelle werden Einzel- und Synergiewirkungen dieser Einflussfaktoren auf die Verbreitung und Habitatnutzung der Fokusspezies ermittelt. Dabei kommen Hauptkomponentenanalyse und Regressionsanalyse zur Anwendung.

Für die Einschätzung langfristiger Auswirkungen des Feuerregimes auf die Vegetationszusammensetzung können aufgrund früherer Untersuchungen Entwicklungstendenzen der letzten 40 Jahre aufgezeigt und mit den heutigen Verhältnissen verglichen werden. Häufigkeit und Ausdehnung von Bränden haben in den letzten Jahrzehnten im Untersuchungsgebiet um ein Vielfaches zugenommen. Das Feuerregime hat in einigen Gebieten des Parks unübersehbare Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung bewirkt. Degenerationerscheinungen zeigen sich in einzelnen Regionen unter anderem durch die Dominanz von Feuer-Klimax-Arten, wie beispielsweise *Imperata cylindrica* und *Acacia hockii*, welche die Qualität der Grasländer als Nahrungsgründe für Pflanzenfresser deutlich herabsetzen. Daraus resultiert unter anderem eine stärkere Beweidung anderer Gebiete, welche in Wechselwirkung mit den häufigen Bränden wiederum zu einer Verarmung an Grasarten führt. Die Weidegründe der Grasfresser haben sich vor allem im Westen des Untersuchungsgebietes

tes in den letzten Jahrzehnten auch aufgrund der Zunahme von Gebüsch entlang des Kazinga Kanals in ihrer Ausdehnung reduziert.

Diese Entwicklungstendenzen haben deutliche Auswirkungen auf die Verbreitung von Uganda Kob. Gewisse Regionen des Untersuchungsgebietes werden von Uganda Kob kaum mehr genutzt. Ihre Habitatnutzung ist in hohem Masse von strukturellen Aspekten und der Güte von Grasländern beeinflusst. Sie profitieren kurzfristig mehr als andere Herbivoren von frischer Weide nach Bränden, da sie verbrannte Gebiete nutzen, sobald dort frisches Gras zu spriessen beginnt. Allerdings sind die Männchen von Uganda Kob zufolge ihrer räumlichen Gebundenheit an die Fortpflanzungsgründe (*leks*) in ihrem Aktionsradius und damit in ihrer Habitatwahl eingeschränkt. Sie können daher von einem nicht unerheblichen Nahrungsmangel betroffen sein, wenn in ausgeprägten Trockenzeiten in ihren Weidegebieten nach Bränden längere Zeit kein neues Gras wächst.

Die Hauptverbreitungsgebiete der Büffel sind insgesamt weniger von Bränden betroffen als diejenigen von Uganda Kob. Büffel zeigen erst in einem späten Stadium der Vegetationsentwicklung nach Bränden eine Präferenz für frisches Gras. Sie sind in allen Phasen der Trockenzeit auf unverbrannte Weideflächen angewiesen. Büffel sind in ihrem Bewegungsspielraum vor allem durch die Habitatfragmentierung durch Strassen, aber auch durch die Siedlungen entlang der Gewässer beeinträchtigt. Eines der grössten Probleme im Hinblick auf die Populationsentwicklung der Büffel sind jedoch die Rinder im Umfeld der Siedlungen. Büffel werden durch Rinder direkt konkurrenziert. Starke Begrasung durch Rinder führt zusammen mit häufigen Feuern ausserdem zu schwerwiegenden Degenerationserscheinungen der Böden und der Vegetation. Diese Kombination von Faktoren hat in einigen Teilen des QENP in den letzten Jahrzehnten zu einem drastischen Rückgang des Bestandes an Büffeln geführt. Potenzielle Konkurrenz muss zumindest während der Trockenzeiten auch zwischen Büffeln und Flusspferden postuliert werden. Die Population der Flusspferde ist im UG aktuell leicht steigend. Wird diese Zunahme anhalten, resultiert ein zunehmender Beweidungsdruck durch Flusspferde auf Weidegründe, die auch von Büffeln genutzt werden. Dies kann insbesondere dann schwer wiegen, wenn die Ausbreitung von *Imperata cylindrica* andere Weidegründe der Büffel in ihrer Ausdehnung weiter reduziert.

Das Feuerregime der letzten Jahrzehnte hat auf die Mega-Herbivoren Elefant (*Loxodonta africana*) und Flusspferd bisher keinen nachweisbaren Einfluss. Dynamische Wechselwirkungen zwischen dem Feuerregime und der Populationsentwicklung von Elefanten und Flusspferden werden die Entwicklung der Vegetationszusammensetzung im Untersuchungsgebiet weiterhin wesentlich mitbestimmen. Welche Rolle klimatische Veränderungen mit extremen Trockenzeiten oder starken Regenfällen im Zusammenhang mit dieser Entwicklung spielen werden, bleibt Gegenstand weiterer Forschung.

Im Hinblick auf einen nachhaltigen Schutz der Bestände grosser Herbivoren im Untersuchungsgebiet werden deren Habitate aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung klassifiziert. Es werden Hauptverbreitungs-, saisonale Ausweich- und Rückzugsgebiete der Fokusspezies definiert und die kritischen einwirkenden Faktoren in diesen Teilgebieten beschrieben. Darauf basierend werden mögliche und notwendige Massnahmen, insbesondere im Zusammenhang mit dem Feuer-Management, empfohlen.

Summary

The conservation of biodiversity and natural resources relies to a large extent on the establishment of protected areas. However, protected areas often fail to meet the objectives that lead to their establishment, due to poor control over the manifold, legal and illegal human activities within protected areas, insufficient knowledge about system characteristics, in particular with respect to disturbance regimes, and due to inappropriate management strategies and means of implementation.

The study investigates the responses of large herbivores to anthropogenic disturbances in Queen Elizabeth National Park (QENP), Uganda. Unique features of QENP are high human population densities within and outside the park and a high degree of habitat fragmentation, resulting from natural (topography, lakes, channel) and anthropogenic (villages, roads, cattle pastures) factors. Outstanding disturbances are man-made fires that frequently devastate large parts of the park. Fire frequency and severity have increased over the last decades, leading to widespread and long-lasting loss of herbivore feeding grounds.

The study is based on the assumption that the present fire regime, in combination with other anthropogenic disturbances adversely affects the population development of the abundant large grazers in QENP under the local geo-ecological conditions. The main goals of this study are (1) to establish spatial and temporal habitat utilisation patterns of buffalo (*Syncerus caffer*), Uganda kob (*Kobus kob thomasi*) and hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in relation to the prevailing fire regime and other anthropogenic disturbances, and (2) to provide baseline data for the elaboration of a fire management plan.

The study area is dominated by grassland in the central parts and bush-land with variable densities of bushes towards the water. Most of the study area is surrounded by water. Point surveys were conducted to estimate the distribution and abundance of the focal species, using *Distance* sampling. Environmental and anthropogenic factors were quantified by distances from each observation point using a Geographic Information System (GIS). All geo-referenced data were subject to multiple regression analyses. Regression models for several stages of vegetation development before and after burning were used to evaluate the spatial and temporal relationship between different disturbance factors and large herbivore abundance.

The effects of increasingly frequent fires over the last decades in the study area are the spread of fire climax plant species such as *Acacia sieberiana* and shrubs of *Acacia hockii*, the spread of *Imperata cylindrica*, a widely indigestible grass species, and species-poor overgrazed grasslands in the main distribution area of Uganda kob.

The distribution of Uganda kob is generally restricted to open grasslands and near to water in the North and East of the study area. Their movements in *postfire*-periods largely depend on the locality of burnt areas. Fresh pasture after burns is highly attractive to Uganda kob in all stages of *postfire*-development. However, adult males can suffer from food shortage after burns due to their strong attachment to their mating grounds (*leks*). Uganda kob does not show significant avoidance with regard to human activities, villages and roads. They are mostly affected by the decrease of suitable pasture in parts of the study area due to the encroachment of *Imperata cylindrica*. The data collected show that density of Uganda kob has significantly reduced in the western part of the study area where they were widely distributed two decades ago. In addition, the combination of frequent fires and heavy grazing after burns led to a loss of high quality grass species in their main distribution areas.

The distribution patterns of buffalo are characterised by an accumulation of large herds in the central grasslands of the study area, while smaller herds occupy bush-land closer to the water. In *postfire*-periods buffaloes prefer tall grass savanna in the southern part of the study area. They utilise *postfire* pasture in burnt areas only in advanced stages of vegetation development. Buffaloes are affected by all quantified anthropogenic disturbances. They clearly avoid the vicinity of villages. The main road through the park restricts the movements of buffalo herds. Adverse effects of the habitat fragmentation become evident when home ranges of buffalo herds are burnt to a large extent. One of the outstanding threats to buffalo is, however, competition with live-stock. Over the last decades buffaloes have nearly disappeared in areas with live-stock occupancy. Furthermore, inter-specific competition is probable between buffalo and hippopotamus in their feeding grounds along the water in *postfire*-periods. Hippopotamuses are still abundant in large numbers in the study area. At present, they seem not to be affected by anthropogenic disturbances, apart from poaching.

The equilibrium of population sizes of the mega-herbivores hippopotamus and elephant (*Loxodonta africana*) is important for maintaining the savanna structure in the study area, and in consequence for the viability of other herbivores. Since elephants are not abundant in high numbers, the spread of bushes is one of the aspects to be monitored with respect to habitat availability (open grasslands) for other large herbivores. Appropriate fire management strategies could regulate the grassland-bushland mosaic in the study area.

Fire management is a tool to avoid adverse and amplify advantageous effects of fire on the habitats of herbivores. Recommendations for fire management in terms of controlled burning and protection from fires are given on the base of habitat classification that specifies temporal, spatial and functional aspects of the habitat use of large herbivores in time and space. The dynamic interrelations of anthropogenic and natural factors described may additionally contribute to adaptive strategies for the protection of wildlife in QENP.

Danksagung

Ich danke Prof. Dr. David G. Senn für seine fraglose Unterstützung und das anhaltende Vertrauen, welches er mir und meiner Forschungsarbeit all die Jahre entgegengebracht hat. Meinem Co-Referenten Dr. Jan Axmacher möchte ich ganz herzlich dafür danken, dass er sich im kritischen Moment dieser Arbeit angenommen hat und mir über die unüberwindlich erscheinenden Hürden der Statistik hinweg geholfen hat. Weiter danke ich Dr. Johannes Refisch, Dr. Ralf Peveling, Dr. Ludwig Siefert und Prof. Dr. Nagel für die Unterstützung, die sie mir in der einen oder anderen Weise gewährt haben.

Dieses Projekt wäre nicht zustande gekommen ohne das Wohlwollen der Behörden in Uganda, der *Uganda Wildlife Authority*. Ich danke insbesondere Aggrey Rwetsiba, Charles Tumwesigye, Joshua Masereka, Tom Okello und Nuwe John Bosco für die tatkräftige Unterstützung und das anhaltende Vertrauen in den Nutzen meiner Arbeit.

Meine Feldforschung in Uganda hätte ohne das Zutun unzähliger Helfer vor Ort nicht durchgeführt werden können. Mein ganz besonderer Dank gilt Louis Onzima, *Warden Law Enforcement*, für die gute Nachbarschaft, für seine Interesse an meiner Arbeit und die äusserst fruchtbare Zusammenarbeit, aber insbesondere auch dafür, dass er Kraft seines Amtes für die nötige Sicherheit gesorgt und mir in Notlagen geholfen hat. Allen meinen Assistenten und Helfern im Feld, vor allem Godwills, Jotham, Milton, Peter, Sam und Sula, sowie allen Rangern, die mir bei meiner Feldarbeit geholfen haben, möchte ich herzlich für ihre Geduld und ihren unermüdlichen Einsatz danken.

Meine Freunde im In- und Ausland, die mir mit Rat und Tat zur Seite standen, haben wesentlich dazu beigetragen, dass meine Forschungsarbeit erfolgreich abgeschlossen werden konnte. Ich möchte mich namentlich bei Anita Springer, Sonia Rodriguez, Markus Gusset, Petra Ohnsorg, Georg Matter, Daniela Dattoli, Francesca Ginella, Dennis Candia, Ziwa Noel und Evelyn Kyomukama herzlich bedanken.

Unterstützt wurde dieses Projekt von der Personenförderung des Schweizerischen Nationalfonds SNF, Forschungskommission der Universität Basel, von der Freiwilligen Akademischen Gesellschaft, Basel, vom Reisetfonds der Universität Basel, von der Josef und Olga Tomcsik-Stiftung, Basel, von Frau S. Born-Borer, Unterägeri, und von Frau B. Born Trapp, Bern. Meinen Geldgebern und Sponsoren, sowie allen Personen, die sich persönlich dafür eingesetzt haben, dass mir finanzielle Unterstützung zuteil wurde, möchte ich meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Mehr als Dank gebührt meiner Mutter und meinen Geschwistern, die mich alle die Jahre in jeder erdenklichen Weise unterstützt haben. Sie waren die Quelle meiner Zuversicht.

Literatur

- Arsenault, R. & Owen-Smith, N. 2002. Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos* 97, 313-318.
- Backhaus, K., Erichson, B., Plinke, W. & Weiber, R. 1996. Multi-variate Analysemethoden. Springer, Berlin.
- Balmford, A.P. 1990. Lekking in Uganda kob. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Barnes, M.E. 2001. Effects of large herbivores and fire on the regeneration of *Acacia erioloba* woodlands in Chobe National Park, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 39, 340-350.
- Barracough, R.K. 2000. Distance sampling. A discussion document produced for the Department of Conservation. Science & Research Internal Report 175. Department of Conservation, Wellington.
- Beekman, J.H. & Prins, H.H.T. 1989. Feeding strategies of sedentary large herbivores in East Africa, with emphasis on the African buffalo. *Afr. J. Ecol.* 27, 129-147.
- Bell, R.H.V. & Jachmann, H. 1984. Influence of fire on the use of *Brachystegia* woodland by elephants. *Afr. J. Ecol.* 22, 157-163.
- Belsky, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition in grassland communities. *J. Veg. Sci.* 3, 187-200.
- Ben-Shahar, R. 1990. Resource availability and habitat preferences of three African ungulates. *Biol. Conserv.* 54, 357-365.
- Ben-Shahar, R. 1995. Habitat classification in relation to movements and densities of ungulates in a semi-arid savanna. *Afr. J. Ecol.* 33, 50-63.
- Bennet, D., Green, N. & Basuglo, B. 2000. The abundance of *Hippopotamus amphibius* in the Black Volta River at Bui National Park, Ghana. *Afr. J. Ecol.* 38, 372-373.
- Bergström, R. & Skarpe, C. 1999. The abundance of large wild herbivores in a semi-arid savanna in relation to seasons, pans and livestock. *Afr. J. Ecol.* 37, 12-26.
- Bookhout, T.A. (ed.) 1994. Research and wildlife management techniques for wildlife and habitats. The Wildlife Society, Bethesda.
- Bromilow, C. 1995. Problem plants of South Africa. Briza Publ., Cape Town.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.-P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & Thomas, L. 2001. Distance sampling. Estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, Oxford.
- Bütler, S. 2006. Der Gesundheitszustand des Afrikanischen Büffels (*Syncerus caffer*). Eine Studie aus dem Queen Elizabeth Nationalpark (Uganda). MSc Arbeit, Universität Basel, Basel.
- Burnham, K.-P. & Anderson, D.R. 1998. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Cassey, P. & McArdle, B.H. 1999. An assessment of distance sampling techniques for estimating animal abundance. *Environmetrics* 10, 261-278.
- Cumming, D.H.M. 1982. The influence of large herbivores on savanna structure. *Ecological Studies* 42. Ecology of tropical savannas. Huntley, B.J. & Walker, B.H. (eds.), 292-306. Springer, Berlin.
- De Boer, W.F. & Prins, H.H.T. 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia* 82, 264-274.
- Demmet, M.W. & Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *Am. Nat.* 125, 641-672.
- Deutsch, J.C. 1992. Reproductive strategies in a lek-breeding Antelope, the Uganda kob. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Deutsch, J.C. 1994. Lekking by default: female habitat preferences and male strategies in Uganda kob. *J. Anim. Ecol.* 63, 101-115.
- Dörgeloh, W.G. 1999. Chemical quality of the burnt and non-burnt grass layer in the Nylsvlei Nature Reserve, South Africa. *Afr. J. Ecol.* 37, 168-179.
- Du Toit, J.T. & Cumming, D.H.M. 1999. Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodivers. Conserv.* 8, 1643-1661.
- Edroma, E.L. 1984. Effects of burning and grazing on the productivity and number of plants in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 22, 165-174.
- Eltringham, S.K. 1973. An assessment of variability in repeated ground counts of large African mammals. *J. Appl. Ecol.* 10, 409-415.
- Eltringham, S.K. 1976. The frequency and extent of uncontrolled grass fires in the Rwenzori National Park, Uganda. *E. Afr. Wildl. J.* 14, 215-222.

- Eltringham, S.K. 1977. The numbers and distribution of elephant *Loxodonta africana* in the Rwenzori National Park and Chambura Game Reserve, Uganda. *E. Afr. Wildl. J.* 15, 19-39.
- Eltringham, S.K. 1980. A quantitative assessment of range usage by large African mammals with particular reference to the effects of elephants on trees. *Afr. J. Ecol.* 18, 53-71.
- Eltringham, S.K. & Woodford, M.H. 1973. The numbers and distribution of buffalo in the Rwenzori National Park, Uganda. *E. Afr. Wildl. J.* 11, 151-164.
- Field, C.R. 1968. The food habits of some wild ungulates in Uganda. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Field, C.R. 1970. A study of the feeding habits of the hippopotamus in the Queen Elizabeth National Park, Uganda, with some management implications. *Zool. Afr.* 5, 71-86.
- Field, C.R. & Laws, R.M. 1970. The distribution of the larger herbivores in the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *J. Appl. Ecol.* 7, 273-294.
- Field, C.R., Harrington, G.N. & Prachett, D. 1973. A comparison of the grazing preferences of buffalo (*Syncerus caffer*) and Ankole cattle (*Bos indicus*) on three different pastures. *E. Afr. Wildl. J.* 11, 19-29.
- Fischer, F. & Linsenmair, K.E. 1999. The territorial system of the kob antelope (*Kobus kob kob*) in the Comoé National Park, Côte D'Ivoire. *Afr. J. Ecol.* 37, 386-399.
- Fischer, F. & Linsenmair, K.E. 2001. Spatial and temporal habitat use of kob antelopes (*Kobus kob kob*, Erxleben 1777) in the Comoé National Park, Ivory Coast as revealed by radio tracking. *Afr. J. Ecol.* 39, 249-256.
- Fritz, H. & Duncan, P. 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proc. Biol. Sc.* 256, 77-82.
- Fritz, H., De Garine-Wichatitsky, M. & Letessier, G. 1996. Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland: the influence of cattle spatial behaviour. *J. Appl. Ecol.* 33, 589-598.
- Fryxell, J.M. & Sinclair, A.R.E. 1988. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *Afr. J. Ecol.* 26, 17-31.
- Gordon, I.J. & Illius, A.W. 1996. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. *J. Anim. Ecol.* 65, 18-28.
- Grimsdell, R.J.J. 1969. Ecology of the buffalo, *Syncerus caffer*, in western Uganda. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Grimsdell, J.J.R. & Field, C.R. 1976. Grazing patterns of buffaloes in the Rwenzori National park, Uganda. *E. Afr. Wildl. J.* 14, 339-344.
- Hackel, D. 1998. Community conservation and the future of Africa's wildlife. *Conserv. Biol.* 13, 726-734.
- Harrison, M.E., Kalindekafu, M.P. & Banda, B. 2007. The ecology of the hippopotamus in Liwonde National Park, Malawi: implications for management. *Afr. J. Ecol.* In press.
- Herve, F. & Duncan, P. 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savannah ecosystems. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256, 77-82
- Higgins, St. I., Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *J. Ecol.* 88, 213-229.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6, 324-337.
- Hoffmann, A. 1999. Habitatnutzung und Populationsdynamik von Kleinsäugetern im Grasland des Queen Elizabeth National Park, Uganda. Dissertation, Technische Universität Carolo-Wilhelmina, Braunschweig.
- Holtmeier, F.-K. 1999. Tiere als ökologische Faktoren in der Landschaft. Band 6. Institut für Landschaftsökologie Münster.
- Hough, J.L. 1993. Why burn the bush? Social approaches to bush-fire management in West African national parks. *Biol. Conserv.* 65, 23-28.
- Hounsom, T.D., Young, R.P., Davison, J., Yarnell, R.W., Trewby, I.D., Garnett, B.T., Delahay, R.J. & Wilson, G.J. 2005. An evaluation of distance sampling to estimate badger (*Meles meles*) abundance. *J. Zool.* 266, 81-87.
- Huston, M.A. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jachmann, H. 2002. Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *J. Appl. Ecol.* 39, 841-852.
- Jaksic-Born, C. 2004a. Fire management in conservation areas. Working paper. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Jaksic-Born, C. 2004b. Fire management in Queen Elizabeth National Park (QENP) 1. Approach to the ecological context and anthropogenic factors related to the fire regime in QENP. Report. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Jaksic-Born, C. 2008. Effects of anthropogenic disturbances on the distribution and abundance of large herbivores in Queen Elizabeth National Park, Uganda. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Kingdon, J. 1997. The Kingdon field guide to African mammals. Academic Press, San Diego.
- Köhler, W., Schachtel, G. & Voleske, P. 2002. Biostatistik. Springer, Berlin.
- Krebs, C.J. 1999. Ecological methodology. Addison-Wesley Educ. Publ., Inc., Menlo Park.

- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1996. Einführung in die Verhaltensökologie. Springer, Berlin.
- Lamprey, R. 2000. Results of aerial wildlife surveys, Murchison Falls National Park, June 1999, Queen Elizabeth National Park, June 1999, Queen Elizabeth National Park, May 2000. Report to UWA Protected Area Assessment Programme. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Leuthold, W. 1977. African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioral ecology. Springer, Berlin.
- Lewison, R.L. 2007. Population responses to natural and human-mediated disturbances: assessing the vulnerability of the common hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*). *Afr. J. Ecol.* 45, 407-415.
- Lewison, R.L. & Carter, J. 2004. Exploring behavior of an unusual megaherbivore: a spatially explicit foraging model of the hippopotamus. *Ecol. Model.* 171, 127-138.
- Lock, J.M. 1972. The effects of hippopotamus grazing on grasslands. *J. Ecol.* 60, 445-467.
- Lock, J.M. 1993. Vegetation change in Queen Elizabeth National Park, Uganda: 1970-1988. *Afr. J. Ecol.* 31, 106-117.
- Mapesa, M.W., Atimnedi, P. & Tumwesigye, C. 2005. Managing the 2004/05 anthrax outbreak in Queen Elizabeth and Lake Mburo National Parks, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 46, 24-31.
- McCarthy, T.S., Ellery, W.N. & Bloem, A. 1998. Some observations on the geo-morphological impact of hippopotamus (*Hippopotamus amphibius* L.) in the Okavango Delta, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 36, 44-56.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecol. Monogr.* 55, 259-294.
- McNaughton, S.J. & Georgiadis, N.G. 1986. Ecology of African grazing and browsing animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 39-65.
- McNaughton, S.J., Ruess, R.W. & Seagle, S.W. 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *Bio-science* 38, 794-800.
- Meulman, J.J. & Heiser, W.J. 2004. SPSS categories 13.0. SPSS Inc., München.
- Moe, S.R., Wegge, P. & Kapela, E.B. 1990. The influence of man made fires on large herbivores in Lake Burungi area in northern Tanzania. *Afr. J. Ecol.* 28, 35-43.
- Mosugelo, D.K., Moe, S.R., Ringrose, S. & Nellemann, C. 2002. Vegetation changes during a 36-year period in northern Chobe National Park, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 40, 232-240.
- Mucunguzi, P. & Oryem-Origa, H. 1996. Effects of heat and fire on the germination of *Acacia sieberiana* D.C. and *Acacia gerrardii* Benth. in Uganda. *J. Trop. Ecol.* 12, 1-10.
- Mühlenberg, M. & Slowik, J. 1997. Kulturlandschaft als Lebensraum. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- Mysterud, A., Coulson, T. & Stenseth, N.C. 2002. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *J. Anim. Ecol.* 71, 907-915.
- Nangendo, G., Stein, A., ter Steege, H. & Bongers, F. 2005. Changes in woody plant composition of three vegetation types exposed to a similar fire regime for over 46 years. *Forest Ecol. and Managm.* 217, 351-364.
- Naughton-Treves, L. 1997. Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park, Uganda. *Conserv. Biol.* 12/1, 156-168.
- Ogutu, J.O. & Owen-Smith, N. 2003. ENSO, rainfall and temperature influence on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecol. Lett.* 6, 415-419.
- Okello, J.B.A., Nyakaana, S., Masembe, C., Siegismund, H.R. & Arctander, P. 2005. Mitochondrial DNA variation of the common hippopotamus: evidence for a recent population expansion. *Heredity* 95, 206-215.
- Okot Omoya, E. In prep. Effects of cattle grazing on biodiversity with reference to birds and large mammals in QENP. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Owen-Smith, N. & Mason, D.R. 2005. Comparative changes in adult vs. juvenile survival affecting population trends of African ungulates. *J. Anim. Ecol.* 74, 762-773.
- Prins, H.H.T. 1992. The pastoral road to extinction: competition between wildlife and traditional pastoralism in East Africa. *Environ. Conserv.* 19, 117-123.
- Prins, H.H.T. 1996. Behaviour and ecology of the African buffalo: social inequality and decision making. Chapman & Hall, London.
- Remmert, H. 1998. Spezielle Ökologie. Terrestrische Systeme. Springer, Berlin.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G & Watkinson, A.R. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *J. Appl. Ecol.* 38, 268-280.
- Ruette, N., Stahl, P. & Albaret, M. 2003. Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. *J. Appl. Ecol.* 40, 32-43.
- Rwetsiba, A., Lamprey, R.H., Tumwesigye, C. & Aleper, D. 2002. Aerial total counts of elephants and other herbivores in Queen Elizabeth Conservation Area and Murchison Falls Conservation Area, Uganda, May 2002. Uganda Wildlife Authority, Kampala.

- Sabiti, E.N., Wein, R.W. & Edroma, E.L. 1984. Post-fire regeneration of *Acacia sieberiana* D.C. from seeds in Queen Elizabeth National Park, Uganda. Proc. Can. Bot. Assoc. and Americ. Bot. Assoc. 17, 44-49.
- Sabiti, E.N. & Wein, R.W. 1987. Fire and *Acacia* seeds: a hypothesis of colonization success. J. Ecol. 74, 937-946.
- Sabiti, E.N. & Wein, R.W. 1988. Fire behaviour and the invasion of *Acacia sieberiana* into savanna grassland openings. Afr. J. Ecol. 26, 301-313.
- Sinclair, A.R.E. 1977. The African buffalo: a study in resource limitations of populations. University of Chicago Press, Chicago.
- Sinclair, A.R.E. 1985. Does inter-specific competition or predation shape the African ungulate community ? J. Anim. Ecol. 54, 899-918.
- Smart, N.O.E., Hatton, J.C. & Spence D.H.N. 1985. The effect of long-term exclusion of large herbivores on vegetation in Murchison Falls National Park, Uganda. Biol. Cons. 33, 229-245.
- Stoner, Ch., Caro, T., Mduma, S., Mlingwa, Ch., Sabuni, G., Corner, M. & Schelten, Ch. 2006. Changes in large herbivore populations across large areas of Tanzania. Afr. J. Ecol. 45, 202-215.
- Strugnell, R.G. & Pigott, C.D. 1978. Biomass, shoot-production and grazing of two grasslands in the Rwenzori National Park, Uganda. J. Ecol. 66, 73-96.
- Thomas, L., Laake, J.L., Derry, J.F., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Strindberg, S., Hedley, S.L., Burt, M.L., Marques, F., Pollard, J.H. & Fewster, R.M. 1998. Distance 3.5. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, St. Andrews.
- Tomor, B.M. & Owen-Smith, N. 2002. Comparative use of grass re-growth following burns by four ungulate species in the Nylsvley Reserve, South Africa. Afr. J. Ecol. 40, 201-204.
- Trollope, W.S.W. 1987. Effect of season of burning on grass recovery in the false thornveld of the eastern cape. J. Grassld. Soc. South. Afr. 4, 2, 74-77.
- UWA (Uganda Wildlife Authority) 2000. Queen Elizabeth National Park. Management Plan 2000. Uganda Wildlife Authority, Kampala.
- Usher, M.B. & Erz, W. 1994. Erfassen und Bewerten im Naturschutz. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- Van Oudtshoorn, F. 1992. Guide to grasses of Southern Africa. Nat. Bot. Inst., Cape Town.
- Van Wilgen, B.W., Everson, C.S. & Trollope, W.S.W. 1990. Fire management in southern Africa: some examples of current objectives, practices, and problems. Ecological Studies 84. Fire in the tropical biota. Goldammer, J.G. (ed.). 179-215. Springer, Berlin.
- Van Wilgen, B.W., Govender, N., Biggs, H.C., Ntsala, D. & Funda, X.N. 2004. Response of savanna fire regimes to changing fire management policies in a large African National Park. Conserv. Biol. 18, 1533-1540.
- Western, D. & Maitumo, D. 2004. Woodland loss and restoration in a savanna park: a 20-year experiment. Afr. J. Ecol. 42, 111-121.
- Wilsey, B.J. 1996. Variation in use of green flushes following burns among African ungulate species: the importance of body size. Afr. J. Ecol. 34, 32-38.
- Wronski, T. 2003. Fire induced changes in the foraging behaviour of impala *Aepyceros melampus* in Lake Mburo National Park, Uganda. Afr. J. Ecol. 41, 56-60.
- Verweij, R.J.T., Verrelst, J., Heitkönig, I.M.A. & Brunstinig, A.M.H. 2006. Grazing lawns contribute to the subsistence of mesoherbivores on dystrophic savannas. Oikos 114, 108-116.
- Young, T.P., Okello, B. Kinyua, D. & Palmer, T. 1998. KLEE: a long-term multi-species herbivore exclusion experiment in Laikipia, Kenya. Afr. J. Range Forage Sci. 14, 92-104.
- Zandri, E. & Viskanic, P. 1992. Vegetation survey and mapping in the Queen Elizabeth National Park, Kiambura Game Reserve and Kigezi Game Reserve. Agriconsulting, Rome.

Anhang 1 Methoden

I. Dichtebestimmungen mittels *DISTANCE*

Die Dichten der Fokusspezies werden mittels *Distance* (Version 3.5) erhoben. Die Daten basieren auf Zählungen an 100 zufällig verteilten Punkten auf 8 Transekten im Abstand von jeweils 2 km zueinander. Es liegen Zählungen aus 5 Trockenzeiten (Zählperioden) vor (vgl. III. 1.4.3.). Die einzelnen Zählperioden umfassen 100 bis 200 Begehungen. Die totale Probegröße (k) beläuft sich auf rund 750 Begehungen, das heisst durchschnittlich 7 bis 8 Begehungen an einem Zählpunkt.

Bei der Datenanalyse mittels *Distance* ist entscheidend, dass für jede Tierbeobachtung die Distanz zwischen Beobachter und Objekt gemessen wurde. Der *Distance*-Analyse liegt die Annahme zugrunde, dass am Beobachtungspunkt selbst (Distanz 0) jedes Tier, und mit zunehmender Distanz weniger Tiere gesehen werden (Barraclough 2000, Buckland et al. 2001, Thomas et al. 1998). *Distance* ermittelt aufgrund der Datenstruktur jene mathematische Funktion, welche die Entdeckungsrate mit zunehmender Distanz am wahrscheinlichsten wiedergibt. Vorliegend wurden jeweils 10 mathematische Modelle geprüft. Die Wahl des Modells erfolgte schliesslich aufgrund 1) des geringsten AIC-Wertes (*Akaike's Information Criteria*) und 2) des geringsten Vertrauensbereichs (CV) (Burnham & Anderson 1998, Tab. 1 und 2, Anhang 2).

Die Zuverlässigkeit von *Distance-sampling* gegenüber herkömmlichen Zähl- und Berechnungsmethoden wurde verschiedentlich getestet und diskutiert (Barraclough 2000, Burnham & Anderson 1998, Cassey & McArdle 1999, Hounscome et al. 2005). Da für wildlebende Säugetiere oft gar keine Zahlen zu ihrem Vorkommen in einem Gebiet vorliegen, ist es schwierig die mit *Distance* ermittelten Ergebnisse auf ihre Wahrscheinlichkeit beziehungsweise Richtigkeit hin zu überprüfen. Der Vergleich mit Zahlen von Lokalitäten, wo genaue Zahlen zu Populationsgrössen vorliegen, zeigt jedoch, dass *Distance sampling* zuverlässige Resultate erbringt (Hounscome et al. 2005, Thomas et al. 1998). Allerdings erfordert die Analyse mittels *Distance*, insbesondere bei Punktzählungen, relativ viele Daten um Resultate in einem akzeptablen Vertrauensbereich (CV < 20%) zu erhalten. Eine Probegrösse von 60-80 Begehungen für Zählungen auf Linientransekten und von mindestens 100 Begehungen für Zählungen an Punkten wird empfohlen (Buckland et al. 2001). Für Punktzählungen muss generell mit höheren Vertrauensbereichen gerechnet werden, da Punktzählungen weniger Beobachtungen ergeben (Ruelle et al. 2003). Für Datensätze mit vielen Nullbeobachtungen, wie im vorliegenden Fall bei den Büffeln, ist ebenfalls mit grossen Vertrauensbereichen zu rechnen. Die Vertrauensbereiche (CV) basieren in den vorliegenden Analysen auf einem Wahrscheinlichkeitsniveau von 95% ($p = 0.050$).

II. Hauptkomponentenanalyse

HKA der Daten zu Uganda Kob

Bei der Auswertung der Daten zu Uganda Kob geht der (multiplen) linearen Regression eine Hauptkomponentenanalyse (HKA) voraus. Die Werte der Einflussfaktoren (Distanzen) gehen als Z-transformierte Werte in die HKA ein. Die vorliegenden quantifizierten Einflussfaktoren weisen unter sich teilweise starke (räumliche) Korrelationen auf. Ziel der HKA ist eine möglichst umfassende Wiedergabe aller Einflussfaktoren durch mathematisch voneinander unabhängige Komponenten (Backhaus et al. 1996).

Die HKA unterstellt, dass korrelierte Variablen durch eine hinter diesen beiden Variablen stehende dritte, unbekannte Grösse erklärt werden können. Die HKA gibt solche hinter den Variablen stehende Grössen in Form der Komponenten wieder. Mathematisch handelt es sich dabei um senkrecht aufeinander stehende Achsen im (mehrdimensionalen) Raum ($r = 0.001$). Die Variablen werden als Vektoren in diesem Raum dargestellt. Zur Optimierung wird das Achsenkreuz so lange im Raum gedreht, bis alle Variablen einen geringst möglichen Abstand zu einer Achse (Komponente) haben (Varimax Rotation). Der

Abstand eines Vektors, das heisst einer Variable, zu einer Achse wird durch die Faktorladung (FI) wiedergegeben. Je geringer der Abstand des Vektors zu einer Hauptkomponente, desto höher ist die Faktorladung der entsprechenden Variablen. Sie ist Mass dafür, wie gut eine Variable durch eine Komponente repräsentiert wird. Die Komponenten erhalten einen Eigenwert entsprechend der Summe der quadrierten Faktorladungen der Variablen, welche auf die Komponenten laden. Je grösser der Eigenwert einer Komponente ist, desto grösser ist der Anteil der Varianz in den Daten, welchen sie zu erklären vermag. Die Komponenten gehen anstelle der Variablen in die Regression ein (s. unten). Vorliegend werden alle Komponenten mit Eigenwert > 0.950 berücksichtigt.

Die HKA soll nur dann angewendet werden, wenn es zutrifft, dass eine dritte Grösse für die Korrelation zwischen Variablen verantwortlich ist, nicht aber dann, wenn ein positiver oder negativer Zusammenhang zwingend ist (Backhaus et al. 1996). Ein solcher bestünde etwa dann, wenn ein Dorf *per definitionem* an einer Strasse liegen muss, oder umgekehrt, ein Dorf grundsätzlich nicht an einer Strasse liegen kann. In diesem Fall müsste einer der korrelierten Variablen von der Analyse ausgeschlossen werden. Bei den vorliegend quantifizierten Einflussfaktoren gibt es keine solchen zwingenden Zusammenhänge. Man kann versuchen, die Komponenten zu benennen, beispielsweise ‚Infrastruktur‘ für die Variablen ‚Strasse‘ und ‚Dorf‘, falls diese auf eine Komponente laden. Vorliegend zeigt sich jedoch, dass die meisten Einflussfaktoren räumliche Aspekte der Verbreitung repräsentieren und weniger im Sinne von eigentlichen Einflüssen interpretiert werden können.

Eine Zusammenstellung der Ergebnisse der HKA für alle Datensätze findet sich in Tabelle 3 (Seiten 1-3), Anhang 2. Es werden nur jene Variablen ausgewiesen, die mit einer Faktorladung von mindestens 0.700 auf eine jener Hauptkomponenten laden, die signifikant ($p < 0.050$) zu den Regressionsmodellen beitragen.

III. Regressionsanalyse

Datentransformation

Normalverteilung der Daten ist eine Bedingung für die Auswertung mittels linearer Regression. Die abhängige Variable (Individuenzahlen Uganda Kob) hat eine negativ binomiale Form. Üblich für negativ binomiale Datensätze ist die Wurzeltransformation. Dabei kommen je nach Variationsbreite der Daten unterschiedliche Exponenten (e) in Frage. Vorliegend wurde $e = 0.25$ gewählt. Es wird auch die zusätzliche Addition eines Faktors 0.375 empfohlen (Köhler et al. 2002, Krebs 1999). Bei den Daten zu den Büffeln ist eine Transformation der abhängigen Variablen nicht nötig, da diese in Form von Kategorien in die kategoriale Regression eingeht. Gleiches gilt für die unabhängigen Variablen.

Multiple lineare Regression

Die multiple lineare Regression analysiert Datensätze mit mehreren unabhängigen Variablen. Es können prinzipiell lediglich metrische Daten in die Analyse eingehen. Die Stärke der Beziehung zwischen der abhängigen und einer unabhängigen Variable wird durch den Regressionskoeffizienten (B bei der einfachen, *Beta* bei der multiplen linearen Regression) ausgedrückt. Der Regressionskoeffizient definiert auch die Form der Regressionsfunktion, die sich aus dem Wirkungszusammenhang ergibt (Köhler et al. 2002, Backhaus 1996). Die Wahrscheinlichkeit $p(y)$, dass das lineare Modell für jede Merkmalsausprägung zutrifft, soll mindestens 95% sein ($p < 0.050$). Anhand der Regressionsfunktion lassen sich für jede beliebige Merkmalsausprägung x einer unabhängigen Variablen Voraussagen über den Wert der abhängigen Variablen y , das heisst zu Vorkommen einer Art unter sich verändernden Bedingungen (Merkmalsausprägungen) machen.

Bei der Auswertung der Daten zu Uganda Kob gehen anstelle der Einflussfaktoren die Hauptkomponenten in die Regression ein. Es gilt für alle Variablen, die auf eine Hauptkomponente laden, der *Beta*-Koeffizient der jeweiligen Hauptkomponente. Hauptkomponenten werden dann aus den Regressionsmodellen ausgeschlossen, wenn sie nicht signifikant zur Erklärung der Gesamtvarianz beitragen ($p > 0.050$). Vorliegend wurde der schrittweise Ausschluss der Komponenten gewählt. Um Wert und Richtung (Vorzeichen) der Einflussstärke der einzelnen Variablen zu erhalten, werden der Koeffizienten *Beta* der Hauptkomponente mit den Faktorladungen der jeweiligen Variablen multipliziert. Vorliegend werden jedoch keine entsprechenden Werte errechnet, da eine weitergehende Differenzierung des Wirkungszusammenhangs nicht viel mehr Information

erbringt. Zur Interpretation der Korrelation wird jeweils lediglich das Vorzeichen der Faktorladung berücksichtigt (vgl. Tab. 3 Seiten 1-3, Anhang 2). Die quadrierten Faktorladungen der Variablen, welche auf die vom Regressionsmodell ausgewählten Hauptkomponenten laden gehen jedoch in das Bestimmtheitsmass R^2 (R-Quadrat) ein.

Die Daten zu Uganda Kob werden in mehrere Datensätze aufgeteilt und ausgewertet. Insbesondere werden die Daten aus den unterschiedlichen *pre*- und *postfire*-Stadien zusammengefasst und jeweils separat analysiert. Es liegen dabei Datensätze für frühe und späte Beobachtungen eines Stadiums vor (vgl. III. 1.4.3. und 3.2.3). In einem Datensatz ist ein Zählpunkt lediglich mit einer Begehung vertreten. Ein Datensatz umfasst 60 bis 70 Begehungen (Probegrösse k). Die Daten eines Datensatzes betreffen jeweils ein- und dasselbe Stadium, stammen jedoch aus verschiedenen Zählperioden. In den verschiedenen Zählperioden herrschten unterschiedliche Verhältnisse hinsichtlich Lokalität und Ausdehnung verbrannter Gebiete. Es kann sich daher die Frage stellen, ob Datensätze die verschiedene Zählperioden einschliessen, in sich ausreichend kohärent sind. Die feuerökologischen Parameter sind jedoch eindeutig durch die Distanz zu einem verbrannten beziehungsweise unverbrannten Gebiet definiert. Die Grundlage der statistischen Analyse sind also Entfernungen. Es wird dabei geprüft, ob die Entfernungen von einem Zählpunkt zu den nächsten verbrannten beziehungsweise unverbrannten Gebieten für das Vorkommen beziehungsweise die Dichte von Uganda Kob eine Rolle spielt. Die unterschiedliche Lokalität und Ausdehnung der verbrannten beziehungsweise unverbrannten Gebiete in den verschiedenen Zählperioden kann in diesem Zusammenhang vernachlässigt werden.

Bei den Datensätzen für die Zählperioden (Vergleichsmodelle) erbringt die HKA meist keine Ergebnisse. Es können keine Komponenten extrahiert werden, da die Zahl der beprobten Zählpunkte zu klein ist und damit zu wenig unterschiedliche Merkmalsausprägungen der unabhängigen Variablen vorliegen. Die unabhängigen Variablen gehen bei den Modellen für die Zählperioden daher in Form der Z-Werte in die Regression ein. Korrelationen zwischen den Variablen sind somit nicht ausgeschlossen. Da die stärksten Korrelationen meist zwischen den Raumvariablen und einer oder mehreren anderen Variablen bestehen, werden die Raumvariablen bei der Auswertung dieser Datensätze ausgeschlossen. Die feuerökologischen Parameter gehen hier mit den Werten 1-4 (für die einzelnen Stadien beziehungsweise Zustände) in die Regression ein. Da Stadien beziehungsweise Zustände jedoch weder inhaltlich noch mathematisch metrische Variablen darstellen, können die Ergebnisse der Regression unzuverlässig sein. Fortschreitende *postfire*-Stadien (beziehungsweise Zustände) müssen zudem nicht zwingend eine Zu- oder Abnahme im Vorkommen von Uganda Kob bedeuten. Bei den feuerökologischen Parametern liegt demnach auch keine ordinale Form vor. Tatsächlich lassen die feuerökologischen Parameter in den Vergleichsmodellen kaum einen Einfluss auf das Vorkommen von Uganda Kob erkennen. Sie werden in den meisten Fällen aus den Modellen ausgeschlossen. In den Vergleichsmodellen können demnach insbesondere die Einflüsse der Umwelt- und der anthropogenen Parameter beurteilt werden.

Eine Zusammenstellung aller Ergebnisse der linearen Regression findet sich in Tabelle 3, Anhang 2 (Seiten 1-3).

Kategoriale Regression CATREG

Da sich zu Büffeln bei gleicher Anzahl Begehungen weit weniger positive Beobachtungen ergaben als bei Uganda Kob, erweist sich die lineare Regression als nicht durchführbar. Wenn von 100 Begehungen durchschnittlich nur etwa 30% positive Beobachtungen, also nur 30 Werte für die abhängige Variable vorliegen, ergeben sich bei einer grossen Zahl an unabhängigen Variablen, beziehungsweise unterschiedlichen Merkmalsausprägungen der Variablen, kaum statistisch signifikante Resultate. Für solche Datensätze bietet sich die kategoriale Regression an, bei welcher die Merkmalsausprägungen der Variablen in Kategorien zusammengefasst werden.

SPSS (Version 13) bietet mit der Methode *CATREG* ein Verfahren, welches für die vorliegenden Datensätze optimal scheint. Hier können unterschiedlich skalierte Daten in einem Analysevorgang verarbeitet werden. *CATREG* gibt im Wesentlichen die gleichen Grössen wie die lineare Regression aus: den *Beta*-Koeffizienten, das Bestimmtheitsmass R^2 (sowie korr. R^2) und den Wichtigkeitswert als Mass für die anteilmässig erklärte Varianz der Variablen im Modell (Meulmann & Heiser 2004). Die Wichtigkeitswerte summieren auf 1.0.

Alle metrischen Werte der Umwelt- und der anthropogenen Parameter (Distanzen) können bei *CATREG* automatisch diskretisiert, das heisst in Kategorien umgewandelt werden. Meist errechnet *CATREG* fünf bis sieben Kategorien für eine ein-

zelle Variable als optimal. Die Anzahl Kategorien kann aber auch frei gewählt werden. Es hat sich herausgestellt, dass eine unterschiedliche Anzahl an Kategorien zu deutlichen Unterschieden in den *Beta*-Werten für die einzelnen Variablen führen kann. Prinzipiell wurden 7 Kategorien für die unabhängigen Variablen gewählt. Erwies sich eine Variable mit 7 Kategorien in ihrem Beitrag zum Modell als nicht signifikant, wurde ein Modell mit 5 oder 6 Kategorien der Variablen gerechnet. Es wurde letztlich jenes Modell mit dem besseren Bestimmtheitsmass (R^2) und/oder dem besseren Wert für die ANOVA gewählt. Die Raumparameter (Zonen) und die feuerökologischen Parameter gehen ebenfalls in Form von Kategorien in die Analyse ein⁵.

Die einzelnen Kategorien der Variablen werden von *CATREG* quantifiziert und gehen in der Folge als numerische Werte in die Regression ein. Die Quantifizierungen gibt *CATREG* auch in Form von Transformationsdiagrammen. Die Transformationsdiagramme veranschaulichen den erhöhenden oder senkenden Effekt einer Kategorie (einer unabhängigen Variablen) auf die abhängige Variable, wobei sich der negative oder positive Einfluss durch Summieren der Vorzeichen der Quantifizierung für die Kategorie einerseits und des Regressionskoeffizienten *Beta* andererseits ergibt. Anhand des Modells für die *postfire*-Zeit der Zählperiode 2004 (s. Tabelle) wird im Folgenden die Bedeutung der berücksichtigten Grössen aufgezeigt und einige Interpretationshinweise gegeben.

Modellzusammenfassung

Multipl. R	R-Quadrat	Korrigiertes R-Quadrat
.612	.375	.229

Koeffizienten

	Standardisierte Koeffizienten		Df	F	p
	Beta	Standardfehler			
Zustand	-.450	.108	3	17.206	.000
Stadium	-.244	.070	2	12.191	.000
Zone	-.481	.106	6	20.455	.000
Gl'typ	.487	.111	3	19.163	.000
Veg'typ	-.484	.098	3	24.473	.000
Wasser	.792	.105	5	56.361	.000
Salzsee	-.653	.125	6	27.136	.000
Strasse	-.318	.077	3	17.053	.000
Dorf	.861	.131	5	43.277	.000

Korrelationen und Toleranz

	Korrelationen			Wichtigkeit	Toleranz	
	Nullte Ordnung	Partiell	Teil		Nach Transformation	Vor Transformation
Zustand	.030	-.317	-.264	-.036	.345	.588
Stadium	-.178	-.271	-.222	.116	.832	.824
Zone	-.143	-.342	-.288	.183	.359	.383
Gl'typ	-.021	.333	.279	-.028	.327	.361
Veg'typ	-.178	-.370	-.315	.230	.424	.466
Wasser	.189	.518	.478	.399	.365	.364
Salzsee	.079	-.387	-.332	-.138	.258	.758
Strasse	-.269	-.316	-.263	.228	.685	.615
Dorf	.014	.468	.419	.032	.237	.633

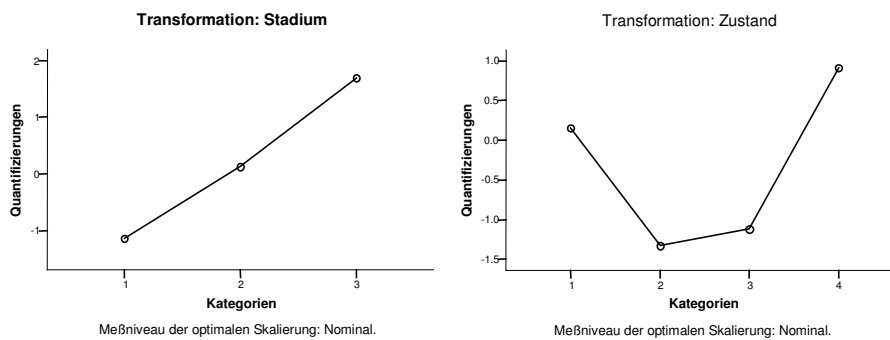
Beide feuerökologischen Parameter tragen im Datensatz 2004 *postfire* signifikant ($p = 0.001$) zum Modell bei. Die *Beta*-Koeffizienten betragen -0.450 für den ‚Zustand‘ und -0.244 für das ‚Stadium‘ (s. Tab. *Koeffizienten*). Die ‚Wichtigkeit‘ der beiden Variablen im Modell wird mit -0.036 für den ‚Zustand‘ und mit 0.116 für das ‚Stadium‘ angegeben (s. Tab. *Korrelationen und Toleranz*). Beide Variablen tragen also – obwohl in diesem Fall signifikant – wenig zur Erklärung der Gesamtvarianz bei. Die erklärte Gesamtvarianz wird im Modell mit $R^2 = 0.375$ angegeben (s. Tab. *Modellzusammenfassung*). Den

⁵ Für Variablen nominaler Skalierung, vorliegend die Variablen Zone, Gl'typ, Veg'typ, Zustand, Stadium, erwartet man grundsätzlich keinen konstant zu- oder abnehmenden Effekt auf die abhängige Variable. Auch für die im Prinzip ordinalen Entfernungskategorien der anderen Variablen (Distanzen) muss nicht zwingend gelten, dass sie einen durchgehend positiv oder negativen Einfluss auf das Vorkommen von Büffel haben. Daher gehen vorliegend auch die Variablen mit ursprünglich metrischer Merkmalsausprägung nominal skaliert in die Regression ein.

grössten Anteil an der erklärten Gesamtvarianz haben in diesem Modell die Variablen ‚Wasser‘, ‚Vegetationstyp‘ und ‚Strasse‘ mit Werten von 0.399, 0.230 und 0.228 für deren ‚Wichtigkeit‘ (s. Tab. *Korrelationen und Toleranz*).

Die Transformationsdiagramme für die Quantifizierungen der feuerökologischen Parameter zeigen für den Zeitraum ‚Stadium‘ eine steigende Linie (s. Abb. unten). Da der *Beta*-Koeffizient negativ ist, hat die Kategorie 1 einen positiven Effekt, die Kategorie 3 einen negativen Effekt auf das Vorkommen von Büffeln. Quantifizierungen um Null weisen darauf hin, dass die jeweilige Kategorie keinen nachweisbaren positiven oder negativen Effekt auf das Vorkommen von Büffeln hat. Das Vorkommen von Büffeln hat also im Verlauf der Zählperiode 2004 *postfire* im Untersuchungsgebiet abgenommen. Dieses Ergebnis kann jedoch auch mit der Probegrösse in den einzelnen Stadien zusammenhängen, welche für diese Zählperiode im *postfire* 3-Stadium deutlich geringer ist als im *postfire* 2-Stadium.

Im Gegensatz zur Variable ‚Stadium‘ zeigt die Variable ‚Zustand‘ keine geradlinig verlaufende Kurve. Die Quantifizierungen für die *postfire* 2- und *postfire* 3-Zustände haben den höchsten negativen Wert. Da der *Beta*-Koeffizient für diese Variable negativ ist, ist das Vorkommen von Büffeln in verbrannten Gebieten im *postfire* 2- und im *postfire* 3-Zustand demnach höher als in Gebieten im *postfire* 1-Zustand (Kategorie 1) und in den unverbrannten Gebieten (Kategorie 4).



Der *postfire* 2-Zustand wird etwas höher negativ quantifiziert als der *postfire* 3-Zustand. Daraus kann jedoch nicht zwingend geschlossen werden, dass Gebiete im *postfire* 2-Zustand in der Zählperiode 2004 *postfire* häufiger genutzt wurden als solche im *postfire* 3-Zustand. Es muss berücksichtigt werden, dass für das *postfire* 3-Stadium der Zählperiode 2004 insgesamt ein geringeres Vorkommen von Büffeln ausgewiesen ist als für das *postfire* 2-Stadium (Diagramm oben links), was die Quantifizierungen beeinflussen kann. Das geringere Vorkommen hängt wiederum auch damit zusammen, dass die Probegrösse im *postfire* 3-Stadium kleiner ist als im *postfire* 2-Stadium. Entsprechende Einschränkungen der Aussagekraft der Transformationsdiagramme gelten grundsätzlich für alle Einflussfaktoren und können zutreffende Interpretationen im Einzelnen erschweren.

Im Zusammenhang mit den Quantifizierungen ist überdies zu beachten, dass die abhängige Variable nicht mit Individuenzahlen in die Regression eingeht, sondern in Form von Kategorien. Die Quantifizierungen beziehen sich demnach auf diese Kategorien, also auf das Vorkommen der einzelnen Gruppierungen von Büffeln (Kategorien), nicht auf Individuenzahlen. Die ursprünglichen Grössenkategorien der Büffel (Kategorien 3 bis 6) werden von *CATREG* in vielen Fällen so quantifiziert, dass lediglich eine Unterscheidung gemacht wird (Bsp. 1 unten), nämlich ob keine Büffel vorkommen (Kategorie 3) oder ob Büffel vorkommen (Kategorien 4-6).

In seltenen Fällen errechnet *CATREG* einen zusätzlichen Wert für grosse Herden (Kategorie 6, s. Bsp. 2 oben). Im ersten Fall vermag das Modell lediglich etwas über positive oder negative Effekte von Einflussvariablen auf das Vorkommen von Büffeln generell auszusagen. Entsprechend sind auch die Transformationsdiagramme für den Datensatz 2004 *postfire* zu interpretieren.

Korrelationen zwischen den Einflussvariablen sind bei der kategorialen Regression nicht vollständig ausgeschaltet, da der Regression keine HKA vorausgeht. Diesem Umstand muss bei der Interpretation ebenfalls Rechnung getragen werden. *CATREG* minimiert zwar die Korrelationen durch die Transformation der Daten. Bestehen starke Korrelationen zwischen

zwei Variablen, kann die Bewertung der Einflussfaktoren im Modell dennoch unzuverlässig werden (Meulmann & Heiser 2004). Die Ergebnisse der kategorialen Regression finden sich zusammengefasst in Tabelle 4 (Seiten 1-2), Anhang 2.

Bsp. 1 2004 *postfire*

<u>Kategorie</u>	<u>Quantifikation</u>
3	-.735
4	1.360
5	1.360
6	1.360

Bsp. 2 2005-06 *postfire*

<u>Kategorie</u>	<u>Quantifikation</u>
3	-.495
4	1.325
5	1.325
6	4.067

Alle obgenannten Einschränkungen führen dazu, dass die Ergebnisse der kategorialen Regression mit Vorsicht interpretiert werden müssen. In der vorliegenden Untersuchung werden daher oft nur tendenzielle Aussagen gemacht. In Kombination mit den anderen Auswertungsverfahren werden die Ergebnisse teilweise präzisiert und verifiziert.

Anhang 2 Resultate-Tabellen

Tabelle 1 Resultate Dichtebestimmungen mittels *Distance* für Uganda Kob

Tabelle 2 Resultate Dichtebestimmungen mittels *Distance* für Büffel

Tabelle 3 Resultate lineare Regression für Uganda Kob – Modelle (Seiten 1-2)
Resultate lineare Regression für Uganda Kob – Vergleichsmodelle (Seite 3)

Tabelle 4 Resultate kategoriale Regression (*CATREG*) für Büffel – Modelle (Seite 1)
Resultate kategoriale Regression (*CATREG*) für Büffel – Vergleichsmodelle (Seite 2)

Tabelle 1 **Resultate Dichtebestimmungen mittels *Distance* für Uganda Kob**

Alle Zählperioden 2004-2006, *pre-* und *postfire*, stratifiziert nach Vegetationstypen

	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>					<i>Grasland</i>					<i>Offenes Buschland</i>				
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell
2004-06 <i>pre-</i> und <i>postfire</i>	756	25.54	11.20	20.52	31.79	Hazard/Cosine	38.88	14.33	29.38	51.43	Half-normal/Cosine	25.88	11.91	20.50	32.66	Half-normal/Hermite
2004-06 <i>prefire</i>	126	32.13	18.73	22.27	46.35	Uniform/Cosine	38.52	27.78	22.31	66.51	Uniform/Polynom.	30.62	24.05	19.10	49.10	Uniform/Polynom.
2004-06 <i>postfire</i>	630	20.82	13.55	15.99	27.13	Uniform/Cosine	38.22	15.55	28.22	51.78	Half-normal/Cosine	25.80	12.80	20.09	33.13	Half-normal/Cosine

Zählperioden, *postfire*, stratifiziert nach verbrannten und unverbrannten Gebieten

	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>					<i>Verbrannte Gebiete</i>					<i>Unverbrannte Gebiete</i>				
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell
2004-06 <i>postfire</i>	621	25.50	9.73	15.99	27.13	Half-normal/Hermite	40.71	13.01	31.57	52.49	Hazard/Cosine	14.91	11.56	11.89	18.69	Hazard/Cosine
2004-1 <i>postfire</i>	181	19.26	13.35	14.82	25.02	Uniform/Polynom.	24.46	16.48	17.68	33.83	Half-normal/Polynom.	13.38	20.70	8.92	20.06	Uniform/Polynom.
2005-2 <i>postfire</i> (trunc)	107	20.67	16.30	15.01	28.45	Uniform/Cosine	22.03	19.58	14.98	32.39	Uniform/Cosine	21.09	21.74	12.17	36.56	Uniform/Cosine
2006-1 <i>postfire</i>	212	29.27	13.92	22.29	38.45	Hazard/Cosine	38.73	17.62	27.39	54.75	Hazard/Cosine	22.01	21.89	14.36	33.72	Hazard/Cosine
2006-2 <i>postfire</i>	90	26.87	22.40	17.39	41.53	Neg. exp./Polynom.	49.07	30.90	26.02	92.55	Uniform/Cosine	18.72	18.96	12.90	27.17	Uniform/Polynom.

***postfire*-Stadien, stratifiziert nach verbrannten und unverbrannten Gebieten**

	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>					<i>Verbrannte Gebiete</i>					<i>Unverbrannte Gebiete</i>				
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich		Modell
<i>postfire</i> 1	218	26.18	12.90	20.33	33.72	Uniform/Cosine	24.17	22.03	15.68	37.25	Uniform/Cosine	26.94	20.30	19.07	38.05	Hazard/Cosine
<i>postfire</i> 2	233	25.88	14.00	19.68	34.03	Uniform/Polynom.	46.02	17.34	32.78	64.60	Uniform/Cosine	10.33	22.54	6.65	16.03	Uniform/Cosine
<i>postfire</i> 3	152	18.76	13.23	14.47	24.33	Uniform/Polynom.	29.66	19.28	20.30	43.34	Half-normal/Cosine	15.99	18.89	11.04	23.16	Uniform/Polynom.

Tabelle 2 Resultate Dichtebestimmungen mittels *Distance* für Büffel

Individuen und Gruppen (1-15 Individuen)

Alle Zählperioden, stratifiziert nach Vegetationstypen

(Radius 650 m)	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>				<i>Grasland</i>				<i>Offenes Buschland</i>			
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell
2004-06 <i>postfire</i>	659	1.31	13.19	1.02-1.70	Uniform/Cosine	1.71	22.50	1.10-2.65	Uniform/Polynom.	1.03	21.09	0.69-1.55	Uniform/Polynom.

Alle Zählperioden, stratifiziert nach verbrannten und unverbrannten Gebieten

(Radius 650 m)	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>				<i>Verbrannte Gebiete</i>				<i>Unverbrannte Gebiete</i>			
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell
2004-06 <i>postfire</i>	659	1.31	13.19	1.02-1.70	Uniform/Cosine	1.23	21.23	0.82-1.86	Uniform/Polynom.	1.42	19.78	0.97-2.09	Half-normal/Cosine

Herden (ab 16 Individuen)

Alle Zählperioden, stratifiziert nach Vegetationstypen

(Radius 800 m)	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>				<i>Grasland</i>				<i>Offenes Buschland</i>			
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell
2004-06 <i>postfire</i>	656	9.44	20.04	6.39-13.96	Half-normal/Cosine	8.36	32.10	4.50-15.56	Uniform/Cosine	12.02	34.63	6.15-23.49	Uniform/Cosine
Durchschnittliche Herdengröße		55.87				59.72				56.03			

Alle Zählperioden, stratifiziert nach verbrannten und unverbrannten Gebieten

(Radius 800 m)	Anzahl Begehungen	<i>total UG</i>				<i>Verbrannte Gebiete</i>				<i>Unverbrannte Gebiete</i>			
		Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell	Ind./km ²	%CV	Vertrauensbereich	Modell
2004-06 <i>postfire</i>	656	9.44	20.04	6.39-13.96	Half-normal/Cosine	12.959	28.98	7.39-22.74	Half-normal/Cosine	7.8218	27.81	4.56-13.43	Half-normal/Cosine
Durchschnittliche Herdengröße		55.87				62.18				49.56			

Tabelle 3, Seite 1

Resultate lineare Regression für Uganda Kob - Modelle

	prefire früh		prefire spät		postfire 1 früh		postfire 1 spät		postfire 1/2 früh		postfire 1/2 spät	
Anzahl Begehungen <i>k</i>	63		66		67		66		61		63	
Mittelwert	17.52		13.2		8.22		12.08		7.89		11.43	
Hauptkomponentenanalyse*	Eva (%)		Eva (%)		Eva (%)		Eva (%)		Eva (%)		Eva (%)	
Faktorladungen HK 1	-0.904-GI	31.57	-0.900-GI	29.03	-0.853-GI	24.05	-0.840-GI	24.67			0.890-Nord	21.58
Faktorladungen HK 2	0.880-Nord		0.875-Nord		0.851-Nord		0.805-Ost		-0.799-Strasse	19.87		
Faktorladungen HK 3	0.869-Ost		0.779-Ost		0.789-Ost		0.775-Nord		0.747-Veg			
Faktorladungen HK 4			0.768-Strasse	25.11					0.744-Wasser	14.21		
Faktorladungen HK 5			0.738-Salz						0.816-Dist.nb		0.813-Dist.pf1	17.28
			-0.736-Veg				0.868-Veg	12.75	-0.791-Dist.pf1		-0.725-Dist.pf2	
									0.969-Dorf	10.58		
Eva total (%)	31.57		54.14		24.05		37.42		44.66		38.86	
Regressionsanalyse	<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>	
R-Quadrat	0.179		0.192		0.189		0.319		0.293		0.210	
korr.R-Quadrat	0.166		0.166		0.177		0.298		0.255		0.183	
Beta Regr'faktor HK 1	0.423	0.001	0.361	0.002	0.435	<0.001	0.435	<0.001			0.301	0.011
Beta Regr'faktor HK 2			-0.248	0.032					0.246	0.033		
Beta Regr'faktor HK 3									0.410	0.001	0.345	0.004
Beta Regr'faktor HK 4							0.360	0.001				
Beta Regr'faktor HK 5									-0.256	0.027		
ANOVA	0.001		0.001		<0.001		<0.001		<0.001		0.001	

*Komponenten mit Eigenwert > 0.950, und Einflussfaktoren mit Faktorladungen > 0.700 berücksichtigt

Eva = Erklärte Varianz der Komponenten

HK = Hauptkomponente

Fett hervorgehoben sind die feuerökologischen Faktoren

Tabelle 3, Seite 2

Resultate lineare Regression für Uganda Kob - Modelle

	postfire 2 früh		postfire 2 spät		postfire 2 total (Hilfsmodell)		postfire 3 früh		postfire 3 spät		postfire 3 total (Hilfsmodell)	
Anzahl Begehungen <i>k</i>	63		57		131		73		68		154	
Mittelwert	19.24		18.19		16.60		13.42		19.69		15.19	
Hauptkomponentenanalyse*	E _{Va} (%)		E _{Va} (%)				E _{Va} (%)		E _{Va} (%)			
Faktorladungen HK 1	-0.892-GI 0.838-Ost 0.713-Nord	22.21	-0.916-GI 0.752-Ost 0.719-Nord	21.86			-0.892-GI 0.884-Ost 0.854-Nord	24.47	-0.904-GI 0.896-Ost 0.805-Nord	23.83		
Faktorladungen HK 2	0.776-Strasse -0.725-Veg	20.21	0.743-Veg -0.724-Dist.pf2	19.05								
Faktorladungen HK 3	-0.848-Dist.pf2	17.62					0.838-Dist.nb -0.777-Dist.pf3	15.52				
Faktorladungen HK 4	0.869-Dorf	14.03	0.813-Dorf 0.701-Dist.nb	14.71					0.826-Dist.nb -0.817-Dist.pf3	14.99		
E _{Va} total (%)	74.07		55.62		keine HKA		39.99		38.82		keine HKA	
Regressionsanalyse	<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>		<i>p</i>	
R-Quadrat	0.480		0.441		0.265		0.390		0.265		0.194	
korr.R-Quadrat	0.444		0.409		0.260		0.372		0.242		0.189	
<i>Beta</i> Regr*faktor HK 1	0.195	0.044	0.368	0.001	0.515-Dist.nb	<0.001	0.284	0.003	0.355	0.001	0.441-Dist.nb	0.001
<i>Beta</i> Regr*faktor HK 2	-0.280	0.005	0.486	<0.001								
<i>Beta</i> Regr*faktor HK 3	0.525	<0.001					0.556	<0.001				
<i>Beta</i> Regr*faktor HK 4	0.296	0.003	0.262	0.014					0.373	0.001		
ANOVA	<0.001		<0.001				<0.001		<0.001			

*Komponenten mit Eigenwert > 0.950, und Einflussfaktoren mit Faktorladungen > 0.700 berücksichtigt

E_{Va} = Erklärte Varianz der Komponenten

HKA = Hauptkomponentenanalyse, HK = Hauptkomponente

Fett hervorgehoben sind die feuerökologischen Faktoren

Tabelle 3, Seite 3

Resultate lineare Regression für Uganda Kob - Vergleichsmodelle

	2004-1-postfire	2006-1-postfire	2006-2-postfire	Unverbrannte Gebiete	Verbrannte Gebiete	
Anzahl Begehungen <i>k</i>	120	93	51	188	116	
Mittelwert	8.69	22.49	15.94	9.58	5.91	
Hauptkomponentenanalyse*	EVa (%)	EVa (%)	EVa (%)	EVa (%)	EVa (%)	
Faktorladungen HK 1				0.809-Veg	30.87	
Faktorladungen HK 2			0.792-GI 0.776-Dorf 0.721-Wasser	-0.783-Strasse 0.864-Dorf	23.14	
Faktorladungen HK 3				0.851-Stadium	15.66	
EVa total (%)	keine HKA	keine HKA	34.68	69.67	keine HKA	
Regressionsanalyse	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	
R-Quadrat	0.278	0.291	0.434	0.324	0.235	
korr.R-Quadrat	0.253	0.275	0.422	0.313	0.214	
<i>Beta</i> Regr'faktor 1 (HK 1)	-0.451-Z-GI <0.001	-0.507-Z-Wasser <0.001		0.154	0.012	0.538-Z-Dorf <0.001
<i>Beta</i> Regr'faktor 2 (HK 2)	-0.315-Z-Strasse 0.001	0.462-Z-Veg <0.001	-0.659 <0.001	-0.513 <0.001	<0.001	-0.464-Z-Wasser <0.001
<i>Beta</i> Regr'faktor 3 (HK 3)	0.322-Z-Veg 0.003			0.194	0.002	0.172-Zustand 0.044
<i>Beta</i> Regr'faktor 4 (HK 4)	-0.261-Z-Wasser 0.020					
ANOVA	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

*Komponenten mit Eigenwert > 0.950, und Einflussfaktoren mit Faktorladungen > 0.700 berücksichtigt

EVa = Erklärte Varianz der Komponenten

HKA = Hauptkomponentenanalyse, HK = Hauptkomponente

Fett hervorgehoben sind die Variablen bzw. HK mit dem höchsten *Beta*-Wert im Modell

Parameter

Nord=Koordinate WGS 84 Nord, Ost=Koordinate WGS 84 Ost, GI=Graslandtyp, Veg=Vegetationsdichte, Wasser=Distanz zum nächsten Gewässer, Salz=Distanz zum nächsten Salzsee, Dist.nb=Distanz zum nächsten unverbrannten Gebiet, Dist. pf 1 (2 oder 3)=Distanz zum nächsten verbrannten Gebiet im *postfire* 1-(2- oder 3-)Zustand, Strasse=Distanz zur nächsten Hauptstrasse, Dorf=Distanz zum nächsten Dorf

Tabelle 4, Seite 1 Resultate kategoriale Regression (CATREG) für Büffel – Modelle

	Feb.-März 2004-1 pre- und postfire			Feb.-März 2004-1 postfire			Jan.-Sept. 2005-1+2 pre- und postfire			Juni-Sept. 2005-2 postfire			Dez.-März 2006-1 postfire			Aug.-Dez. 2006-2 pre- und postfire		
Anzahl Begehungen <i>k</i>	246			191			129			93			182			140		
Mittelwert	5.700			6.170			12.170			12.830			5.740			7.410		
R-Quadrat	0.341			0.375			0.359			0.513			0.372			0.295		
korr.R-Quadrat	0.213			0.229			0.161			0.241			0.247			0.125		
Einflussparameter	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit
Zustand (<i>postfire</i>)	-0.288	<0.001	0.012	-0.450	<0.001	-0.036	-0.482	<0.001	0.053	n.s.			-0.329	0.001	-0.007	n.s.		
Stadium	-0.207	<0.001	0.097	-0.244	<0.001	0.116	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
Zone	-0.474	<0.001	0.080	-0.481	<0.001	0.183	-0.704	<0.001	0.129	-0.751	<0.001	0.444	-0.746	<0.001	0.426	0.660	<0.001	0.735
Gl'typ	-0.285	<0.001	0.075	0.487	<0.001	-0.028	0.257	<0.001	0.105	-0.500	<0.001	0.201	0.479	<0.001	0.168	-0.303	<0.001	0.080
Veg'typ	-0.378	<0.001	0.102	-0.484	<0.001	0.230	-0.754	<0.001	0.264	-0.312	0.001	-0.119	-0.357	<0.001	0.188	-0.438	<0.001	0.111
Wasser	0.586	<0.001	0.030	0.792	<0.001	0.399	1.037	<0.001	0.283	0.604	<0.001	0.313	0.353	<0.001	0.101	0.797	<0.001	0.177
Salzsee	0.388	<0.001	-0.001	-0.653	<0.001	-0.138	-0.597	<0.001	-0.223	-0.522	<0.001	0.087	-0.711	<0.001	0.076	-0.485	<0.001	-0.216
Strasse	-0.769	<0.001	0.473	-0.318	<0.001	0.228	-1.271	<0.001	0.322	-0.418	<0.001	-0.078	-0.420	<0.001	0.021	-0.221	0.001	0.058
Dorf	0.580	<0.001	0.127	0.861	<0.001	0.032	-0.738	<0.001	0.046	0.981	<0.001	0.151	-0.388	<0.001	0.026	0.318	<0.001	0.053
ANOVA	<0.001			<0.001			0.015			0.017			<0.001			0.025		

	prefire			postfire 1			postfire 2			postfire 3			Unverbrannte Gebiete			Verbrannte Gebiete		
Anzahl Begehungen <i>k</i>	142			204			195			178			292			282		
Mittelwert	5.770			4.170			9.050			9.950			6.264			9.603		
R-Quadrat	0.383			0.285			0.335			0.375			0.296			0.230		
korr.R-Quadrat	0.188			0.137			0.204			0.215			0.196			0.124		
Einflussvariablen	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit
Zustand (verbr./unverbr.)	n.s.			n.s.			n.s.			-0.240	0.001	0.102	0.132	0.005	0.058			
Stadium	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.			-0.191	<0.001	0.038	n.s.		
Zone	0.559	<0.001	0.103	-0.242	<0.001	0.189	-0.279	<0.001	0.068	-0.395	<0.001	0.111	-0.450	<0.001	0.060	-0.721	<0.001	0.380
Gl'typ	-0.437	<0.001	0.230	0.166	0.001	0.089	n.s.			-0.240	0.003	-0.055	0.330	<0.001	0.092	0.702	<0.001	-0.292
Veg'typ	-0.257	<0.001	0.088	-0.180	<0.001	0.024	-0.332	<0.001	0.247	-0.163	0.028	-0.058	-0.263	<0.001	0.152	n.s.		
Wasser	0.280	<0.001	0.051	0.314	<0.001	0.115	0.278	<0.001	0.040	0.706	<0.001	0.672	0.568	<0.001	0.137	0.407	<0.001	0.288
Salzsee	-0.412	<0.001	0.156	0.202	<0.001	0.198	-0.454	<0.001	0.345	0.373	<0.001	-0.004	-0.593	<0.001	0.150	-0.488	<0.001	0.475
Strasse	-0.335	<0.001	0.127	-0.239	<0.001	0.109	-0.246	<0.001	0.074	-0.486	<0.001	0.188	-0.537	<0.001	0.406	-0.308	<0.001	0.012
Dorf	0.553	<0.001	0.244	-0.330	<0.001	0.275	0.270	<0.001	0.225	0.382	<0.001	0.043	0.427	<0.001	-0.035	0.377	<0.001	0.071
ANOVA	0.005			0.003			<0.001			<0.001			<0.001			<0.001		

grau eingefärbt: nicht signifikante Variablen

Tabelle 4, Seite 2 Resultate kategoriale Regression (CATREG) für Büffel – Vergleichsmodelle

	Feb.-März 2004-1 postfire			Jan.-Sept. 2005-1+2 pre- und postfire			Juni-Sept. 2005-2 postfire			Dez.-März 2006-1 postfire			Aug., Sept. 2006-2 postfire		
Anzahl Begehungen <i>k</i>	191			129			93			182			89		
Mittelwert	6.170			12.170			12.830			5.740			9.030		
R-Quadrat	0.386			0.467			0.513			0.287					
korr.R-Quadrat	0.270			0.254			0.300			0.163					
Einflussvariablen	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit
Zustand (<i>postfire</i>)	-0.265	<0.001	-0.026	0.225	0.005	0.107		n.s.		-0.175	0.003	0.038			
Stadium	-0.254	<0.001	0.110		n.s.			n.s.			n.s.				
Gl'typ	0.307	<0.001	-0.017	-0.549	<0.001	-0.261	-0.474	<0.001	0.200	0.579	<0.001	0.266			
Veg'typ	-0.481	<0.001	0.220	-1.175	<0.001	-0.463	-0.263	0.009	-0.128	-0.213	<0.001	-0.046			
Wasser	0.846	<0.001	0.419	1.653	<0.001	0.836	1.168	<0.001	0.496	0.337	<0.001	-0.030			
Salzsee	-0.729	<0.001	-0.047	0.819	<0.001	0.388	-0.850	<0.001	0.124	-0.551	<0.001	0.108			
Strasse	-0.439	<0.001	0.336	-0.596	<0.001	0.183	-0.706	<0.001	0.264	-0.774	<0.001	0.648			
Dorf	0.830	<0.001	0.004	1.143	<0.001	0.193	1.060	<0.001	0.043	-0.497	<0.001	0.013			
ANOVA	<0.001			0.004			0.002			0.001			n.s.		

	prefire			postfire 1			postfire 2			postfire 3			Unverbrannte Gebiete			Verbrannte Gebiete		
Anzahl Begehungen <i>k</i>				204			195			178			292			282		
Mittelwert				4.170			9.050			9.950			6.264			9.603		
R-Quadrat				0.669			0.387			0.354			0.294			0.247		
korr.R-Quadrat				0.140			0.279			0.222			0.213			0.160		
Einflussvariablen				<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit	<i>Beta</i>	<i>p</i>	Wichtigkeit
Zustand (verbr./unverbr.)				0.165	0.027	0.023		n.s.		-0.242	0.001	0.113		n.s.		0.106	0.025	0.034
Stadium					n.s.			n.s.			n.s.		-0.148	0.001	0.029		n.s.	
Gl'typ				0.148	0.012	0.093	0.139	0.006	-0.013	-0.233	<0.001	-0.028	0.354	<0.001	0.154	0.217	<0.001	-0.033
Veg'typ				-0.213	<0.001	0.034	-0.283	<0.001	0.161	-0.162	0.009	-0.065	-0.322	<0.001	0.215	-0.113	0.013	0.072
Wasser				0.292	<0.001	0.077	0.347	<0.001	0.075	0.658	<0.001	0.644	0.668	<0.001	-0.112	0.420	<0.001	0.335
Salzsee				0.231	<0.001	0.214	-0.426	<0.001	0.313	0.378	<0.001	-0.022	-0.456	<0.001	0.108	-0.387	<0.001	0.480
Strasse				-0.349	<0.001	0.189	-0.310	<0.001	0.159	-0.517	<0.001	0.277	-0.725	<0.001	0.651	-0.340	<0.001	0.135
Dorf				-0.379	<0.001	0.369	0.353	<0.001	0.303	0.400	<0.001	0.082	0.554	<0.001	-0.047	0.344	<0.001	-0.024
ANOVA	n.s.			0.001			<0.001			<0.001			<0.001			<0.001		

grau eingefärbt: nicht signifikante Variablen