

Zur Bestandesentwicklung des Feldhasen im Kanton Zürich

Kurt Eiberle, Jean-François Matter und Othmar Wettmann, ETH Zürich

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Frage überprüft, wie sich im Zeitraum zwischen 1930 und 1979 die Jahresstrecken des Feldhasen (*Lepus europaeus*) im Kanton Zürich unter dem Einfluss von Lufttemperatur und Niederschlag verändert haben. Es zeigte sich dabei, dass die Wirkung der Witterungsfaktoren zu verschiedenen Jahreszeiten an unterschiedlich lange Zeiträume gebunden ist und dass die meteorologischen Elemente einzelner Monate deutlichere Abhängigkeiten aufzeigen als diejenigen der Jahreszeiten. Von entscheidender Bedeutung für die Bestandesentwicklung des Feldhasen waren die Lufttemperatur während der Fortpflanzungszeit, insbesondere aber auch langjährige Folgen milder Winter, durch die das Aufkommen der Coccidiose begünstigt wird. Die Niederschläge spielten dagegen unter dem gegebenen Allgemeinklima nur eine untergeordnete Rolle. Durch das Zusammenwirken der massgebenden Witterungselemente liess sich der ausgewiesene Streckenverlauf mit dem bemerkenswert hohen Bestimmtheitsmass von 87 Prozent erklären.

On the Population Development of Field Hare in the Canton of Zurich (Switzerland)

The purpose of the present investigation was to assess the influence of air temperature and precipitation on the annual kill results of field hare (*Lepus europaeus*) in the canton of Zurich in the period of 1930 to 1979. The investigation showed that the influence of the weather factors at different seasons varies with the length of time involved and that the monthly meteorological values show more pronounced dependencies than seasonal values. Air temperatures were of decisive importance for the population development of the field hare during the reproductive season. However, the long-lasting consequences of mild winters too were particularly important since such winters encourage the outbreak of coccidiosis. Precipitation played merely a subordinate role within the given general climatic conditions. A combination of the relevant weather elements made it possible to explain the actual kill development with a remarkably high coefficient of determination of 87 percent.

1 Vorbemerkungen

Obschon die abundanzdynamische Bedeutung der Witterung für den Feldhasen in der wildkundlichen Literatur immer wieder stark betont worden ist (W. Huber, 1973), lassen die gegenwärtig vorhandenen Untersuchungsergebnisse noch zahlreiche Fragen offen. Diese Feststellung betrifft insbesondere die Kenntnisse der massgebenden Wetterfaktoren in verschiedenartigen Klimagebieten und das Verständnis für das Zusammenwirken der Witterungselemente im Jahresverlauf. Ohne diese beiden Grundlagen wird es aber nicht möglich sein, ein zutreffendes Urteil über den Einfluss der Witterung auf die regionale Entwicklung der Feldhasenbestände zu fällen und ihre Auswirkungen im Rahmen der gesamten Umweltveränderungen richtig zu werten.

1.1 Problemstellung

Die grundlegenden Elemente zur Erfassung der Abundanzdynamik wie etwa die Populationsgrösse (I. Salzmann-Wandeler und H. C. Salzmann, 1973), die Vermehrung (R. Hewson und M. Taylor, 1975) oder die Sterblichkeit (Z. Piłowski, 1968) lassen sich beim Feldhasen nur schwer auf direkte Weise mittels Feldbeobachtung feststellen. Zur Überprüfung der Witterungseinflüsse ist man deshalb auf die einfacheren Methoden der Streckenanalyse angewiesen, in denen die Anteile der Alt- und Junghasen im Herbst oder die Höhe der Jahresstrecken als Indikatoren für den Fortpflanzungserfolg und für die Häufigkeit der Tiere verwendet werden.

Für eine langfristige Analyse von Witterungseinflüssen, welche für ein bestimmtes Untersuchungsgebiet die kennzeichnenden Schwankungen im Witterungsverlauf hinreichend berücksichtigt, liefert die Streckenstatistik das einzig verfügbare Grundlagenmaterial. Es besteht folglich ein grosses Interesse daran, die diesbezüglichen Untersuchungsverfahren möglichst aussagekräftig zu gestalten, um so mehr, als die bisher vorliegenden Forschungsergebnisse oft keine Aussagen über die Signifikanz enthalten und die gegenseitige Störung der unabhängigen Variablen nur ausnahmsweise eliminiert worden ist. Ausserdem blieb der Zeitfaktor bei der Bemessung der meteorologischen Elemente stets unberücksichtigt, und für das Zusammenwirken der verschiedenen Witterungselemente kennen wir gegenwärtig nur wenige Hinweise (J. Andersen, 1957; H. Spittler, 1976). Bemerkenswert gering ist auch die Zahl der Arbeiten, die sich eingehend mit der Bedeutung der winterlichen Lebensbedingungen befassen.

Im Hinblick auf diese Tatbestände wurde von uns das Schwergewicht der Problemstellung auf folgende Fragen gelegt:

- Wie ist unter Ausschluss der gegenseitigen Störung die abundanzdynamische Bedeutung der Lufttemperatur und des Niederschlages zu werten?
- Gibt es im Jahresverlauf bestimmte Monate, die sich im Vergleich zur Fortpflanzungs- oder Winterperiode durch eine besondere Wirksamkeit der meteorologischen Elemente auszeichnen?
- In welchem Ausmass ist der Nachweis der abundanzdynamischen Effektivität abhängig von der Bemessungsdauer, die man den Wetterfaktoren zu Grunde legt?
- Inwieweit vermag der gemeinsame Einfluss mehrerer Witterungselemente den ausgewiesenen Streckenverlauf beim Feldhasen zu erklären?

1.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Im Rahmen des angestrebten Untersuchungszieles verdient der Kanton Zürich insofern besondere Beachtung, als er mit Ausnahme des montanen Einzugsgebietes der Töss und soweit dies die standörtlichen Verhältnisse betrifft, für die tieferen Lagen des Schweizerischen Mittellandes als repräsentativ betrachtet werden darf.

Das Klima ist feuchttemperiert und weist zugleich die Merkmale eines Übergangsklimas zwischen ozeanischer und kontinentaler Prägung auf. Kennzeichnend für diesen Umstand sind die mittleren Klimadaten von drei ostschweizerischen Stationen für den Zeitraum 1930 bis 1979 (Tabelle 1), aus denen abgeleitet werden kann, dass milde Winter und hohe Sommerniederschläge vorherrschen und die ozeanischen Klimaeinflüsse während des Untersuchungszeitraumes zeitweise stark zur Geltung kamen. Die langfristigen Klimabedingungen waren weit davon entfernt, was für den Feldhasen als optimal bezeichnet werden darf.

Tabelle 1 Veränderlichkeit von Lufttemperatur und Niederschlag, 1930 bis 1979. Mittelwerte der Stationen Zürich, Frauenfeld und St. Gallen.

Table 1 Changeability of air temperature and precipitation, 1930 to 1979. Average values of the observation stations of Zurich, Frauenfeld and St. Gallen.

Monat Periode	Lufttemperatur, °C			Niederschlagssumme, mm		
	Mittel	Minimum	Maximum	Mittel	Minimum	Maximum
X	8.50	4.6	11.5	74.8	1.7	217.7
XI	3.76	1.7	7.5	77.5	15.3	222.0
XII	- 0.07	- 4.9	3.8	67.0	7.3	163.3
I	- 1.03	- 6.7	3.2	70.1	23.7	141.3
II	0.30	- 9.3	5.4	71.2	7.7	239.7
III	3.95	- 0.1	8.0	65.9	9.3	131.3
IV	8.05	4.8	11.3	86.4	18.7	184.0
V	12.31	8.9	14.6	111.8	51.3	246.3
VI	15.74	13.1	18.3	133.6	50.0	231.7
VII	17.46	14.9	20.2	135.9	54.7	253.7
VIII	16.69	15.0	19.9	133.7	32.7	259.0
IX	13.64	9.1	16.5	99.2	27.3	239.7
X-II	11.46	- 3.0	19.0	360.7	174.3	523.0
III-IX	87.85	81.4	102.2	766.4	481.7	1046.0
X-IX	99.31	85.2	115.1	1127.1	656.0	1523.7

Das landwirtschaftliche Areal misst gegenwärtig im Kanton Zürich ohne Wald rund 777 km². Für die Bestandesentwicklung des Feldhasen ist dabei aber in Erwägung zu ziehen, dass die landwirtschaftliche Nutzfläche sich allein zwischen 1965 und 1980 um 52 km² vermindert hat (Statistisches Amt des Kantons Zürich, 1981) und dass – begünstigt durch die Güterzusammenlegungen – die landwirtschaftlichen Nutzungsmethoden zusehends auf eine kostengünstige Bewirtschaftung ausgerichtet wurden.

1.3 Jahresstrecken und Witterungsverlauf

Im langjährigen Durchschnitt der Periode 1930 bis 1979 betrug die Jahresstrecke (jährliche Abschussziffern) des Feldhasen im Kanton Zürich 1396

Stück und bewegte sich zwischen den beiden Extremwerten von 5192 Stück im Jahre 1945 und 322 Stück im Jahre 1956.

Die Untersuchungsperiode weist indessen drei deutlich voneinander unterscheidbare Zeitabschnitte auf, für die sich ein auffälliger Zusammenhang zwischen dem Witterungscharakter und den Streckenergebnissen abzeichnet (Tabelle 2). Während die Winterniederschläge langfristig in relativ ausgewogener Verteilung angefallen sind, wurden im Zeitabschnitt 1942 bis 1953 extrem hohe Lufttemperaturen während der Fortpflanzungsperiode registriert, verbunden mit geringen Sommerniederschlägen und tiefen Wintertemperaturen. Dieser zwölfjährige Zeitabschnitt zeichnete sich somit durch betont kontinentale Klimabedingungen aus, und dementsprechend hoch war auch die durchschnittliche Jahresstrecke des Feldhasen mit 3279 Stück. Vor und nach dieser langwährenden Trockenperiode erreichten die mittleren Abschussziffern lediglich den Wert von 1321 bzw. 561 Stück pro Jahr.

Tabelle 2 Periodische Summen der Monatsmitteltemperaturen und der Niederschläge während verschiedenen Zeitabschnitten. Mittelwerte der Stationen Zürich, Frauenfeld und St. Gallen.

Table 2 Periodic totals of the monthly mean temperatures and precipitations during specific time periods. Average values of the observation stations of Zurich, Frauenfeld and St. Gallen.

Zeitabschnitt	1930-1979	1930-1941	1942-1953	1954-1979
Mittlere jährliche Feldhasenstrecke	1395.9	1321.2	3279.2	561.3
Lufttemperatur, °C				
Winterperiode (Monate X-II)	11.46	9.95	10.43	12.63
Fortpflanzungsperiode (Monate III-IX)	87.85	85.31	92.66	86.81
Niederschlag, mm				
Winterperiode (Monate X-II)	360.7	362.7	349.5	364.5
Fortpflanzungsperiode (Monate III-IX)	766.4	839.8	667.0	778.6

1.4 Untersuchungsmethode

Die vorliegende Studie erstreckt sich über den Zeitraum 1930 bis 1979 und umfasst somit insgesamt 50 Jahre.

Die Abhängigkeiten der Jahresstrecken S von einzelnen Witterungselementen wurden durchwegs mit Hilfe der Regressions- und Korrelationsanalyse überprüft, wozu wir mit Rücksicht auf die gestellte Aufgabe sowohl die einfachen als auch die partiellen Korrelationskoeffizienten berechnet haben. Um den gemeinsamen Einfluss mehrerer Witterungselemente zu ermitteln, bedien-

ten wir uns zusätzlich noch des Verfahrens der schrittweisen, multiplen Regression (The IMSL-Library, 1979).

Die Auswahl der unabhängigen Variablen beschränkte sich auf die Lufttemperatur und auf die Niederschlagssumme, die wir in folgender Form für unsere Analyse verwendeten:

- Der Jahreszyklus beginnt mit dem Monat Oktober des Vorjahres und endet mit dem Monat September.
- Überprüft wurden sowohl die einzelnen Monate als auch die Messwerte der Jahresperiode, der Winterperiode (Monate Oktober bis Februar) und der Fortpflanzungsperiode (Monate März bis September).
- Als Periodenwerte benützten wir bei der Lufttemperatur die Summen der mittleren Monatstemperaturen.
- Die Bemessungsdauer der Witterungselemente wurde auf 1, 2, 4, 6, 8, 10 und 12 Jahre festgesetzt. Damit wird die Zahl der Jahre wiedergegeben, die zur Berechnung der Durchschnittswerte verwendet worden ist. Die entsprechenden Jahre liegen unmittelbar vor den einzelnen Jahresstrecken.

Gesamthaft ergibt sich aus dieser Definition die grosse Zahl von 210 verschiedenen Witterungselementen, welche vollumfänglich in unsere Analyse einbezogen worden sind. Die für sie benützten Abkürzungen kennzeichnen das Witterungselement, den Monat oder die Jahreszeit sowie die Bemessungsdauer (Tabelle 3).

Tabelle 3 Abkürzungen der Witterungselemente (Beispiele).

Table 3 List of abbreviations of weather elements (examples).

Symbole	Definition
T ₁ (1)	Mittlere Lufttemperatur, Monat Januar Bemessungsdauer 1 Jahr
N ₉ (12)	Niederschlagssumme, Monat September Bemessungsdauer 12 Jahre
T _W (4)	Summe der mittleren Monatstemperaturen Winterperiode, Monate Oktober bis Februar Bemessungsdauer 4 Jahre
N _F (2)	Niederschlagssumme Fortpflanzungsperiode, Monate März bis September Bemessungsdauer 2 Jahre
T (8)	Summe der mittleren Monatstemperaturen Jahresperiode, Monate Oktober bis September Bemessungsdauer 8 Jahre
N (6)	Niederschlagssumme Jahresperiode, Monate Oktober bis September Bemessungsdauer 6 Jahre

Sämtliche Daten über die Witterung entnahmen wir den langjährigen Messreihen (M. Schuepp, 1961; H. Uttinger, 1965; Schweiz. Meteorologische Zentralanstalt, 1961–1979) der Klimastationen Zürich (493 m ü. M.), Frauenfeld (433 m ü. M.) und St. Gallen (679 m ü. M.). Gerechnet wurde ausschliesslich mit den Mittelwerten dieser drei Stationen. Sie sind geeignet, den Witterungsverlauf in der Ostschweiz hinreichend genau wiederzugeben, vor allem für jene Lagen, wo der Verbreitungsschwerpunkt des Feldhasen liegt.

2 Untersuchungsergebnisse

2.1 Überprüfung der Einzelfaktoren

Die einfachen Korrelationskoeffizienten, die den Zusammenhang zwischen der Jahresstrecke S und den isolierten, als Einzelfaktoren überprüften Witterungselementen kennzeichnen (Tabelle 4), dienen ausschliesslich dem Vergleich mit den partiellen Korrelationskoeffizienten.

Tabelle 4 Abhängigkeit der Jahresstrecke S von Lufttemperatur und Niederschlag. Einfache Korrelationskoeffizienten.

Table 4 Dependence of annual kill S on air temperature and precipitation. Simple correlation coefficients.

Meteorologisches Element	Bemessungsdauer, Jahre	Korrelationskoeffizienten			Signifikanz, P		
		Jahreszeit (Monate)					
		X-II	III-IX	X-IX	X-II	III-IX	X-IX
Lufttemperatur	1	-0.194	+0.501	+0.206		0.001	
	2	-0.299	+0.548	+0.173	0.05	0.001	
	4	-0.510	+0.429	-0.002	0.001	0.01	
	6	-0.705	+0.275	-0.188	0.001	0.05	
	8	-0.778	+0.151	-0.314	0.001		0.05
	10	-0.776	+0.049	-0.390	0.001		0.01
	12	-0.767	-0.046	-0.475	0.001		0.001
Niederschlags-summe	1	-0.122	-0.410	-0.346		0.01	0.05
	2	-0.189	-0.465	-0.432		0.001	0.01
	4	-0.321	-0.435	-0.480	0.05	0.01	0.001
	6	-0.305	-0.299	-0.360	0.05	0.05	0.01
	8	-0.253	-0.145	-0.209	0.10		
	10	-0.210	-0.023	-0.093			
	12	-0.224	+0.095	+0.014			

Wie sich aus dieser Gegenüberstellung ergibt, kann die Wirkung verschiedener Witterungselemente nicht hinreichend präzise beurteilt werden, sofern dabei der statistische Zusammenhang zwischen Lufttemperatur und Nieder-

schlag unberücksichtigt bleibt. Mit den einfachen Korrelationskoeffizienten wird in unserem Fall insbesondere die Wirksamkeit der Lufttemperatur während der Fortpflanzungszeit überschätzt; die gleiche Feststellung trifft zu für die Niederschläge während der Winter- und Fortpflanzungsperiode. Einigermaßen zuverlässig liess sich mit den einfachen Korrelationskoeffizienten einzig der Einfluss der Wintertemperaturen erfassen.

2.2 Lufttemperatur und Niederschlag

Ein zutreffendes Urteil über die Wirkung der Lufttemperatur und des Niederschlages auf die Jahresstrecke S ist möglich unter der Voraussetzung, dass die Störung zwischen diesen beiden unabhängigen Variablen wechselseitig ausgeschaltet wird. Diese Bedingung ist bei den partiellen Korrelationskoeffizienten erfüllt (Tabelle 5).

Tabelle 5 Abhängigkeit der Jahresstrecke S von Lufttemperatur und Niederschlag. Partielle Korrelationskoeffizienten.

Table 5 Dependence of annual kill S on air temperature and precipitation. Partial correlation coefficients.

Meteorologisches Element	Bemessungsdauer, Jahre	Korrelationskoeffizienten			Signifikanz, P		
		Jahreszeit (Monate)					
		X-II	III-IX	X-IX	X-II	III-IX	X-IX
Lufttemperatur	1	- 0.170	+ 0.343	+ 0.136		0.05	
	2	- 0.258	+ 0.343	+ 0.038	0.10	0.05	
	4	- 0.435	+ 0.135	- 0.315	0.01		0.05
	6	- 0.668	+ 0.015	- 0.587	0.001		0.001
	8	- 0.760	+ 0.046	- 0.687	0.001		0.001
	10	- 0.783	+ 0.076	- 0.618	0.001		0.001
	12	- 0.792	+ 0.115	- 0.582	0.001		0.001
Niederschlags-summe	1	- 0.076	- 0.144	- 0.312			0.05
	2	- 0.107	- 0.110	- 0.403			0.01
	4	- 0.133	- 0.157	- 0.554			0.001
	6	- 0.032	- 0.122	- 0.640			0.001
	8	+ 0.018	- 0.016	- 0.663			0.001
	10	+ 0.270	+ 0.062	- 0.527	0.05		0.001
	12	+ 0.377	+ 0.141	- 0.382	0.01		0.01

Deutlich sichtbar ist der Tatbestand, wonach unter dem gegebenen Allgemeinklima sowohl während des Winters als auch zur Fortpflanzungszeit der Einfluss der Lufttemperatur wesentlich ausgeprägter ist als derjenige des Niederschlages. Ausserdem besteht eine auffällige Abhängigkeit der Witterungseinflüsse von der Jahreszeit. Der negative Effekt hoher Wintertemperaturen

erweist sich als unerwartet gross und übertrifft die positive Wirkung der Lufttemperatur während der Fortpflanzungszeit. Dementsprechend besitzen – im Gegensatz zum Niederschlag – die Jahreswerte der Lufttemperatur für die Streckenanalyse nur einen geringen Wert.

Tabelle 6 Einfluss der Lufttemperatur auf die Jahresstrecke S. Partielle Korrelationskoeffizienten für die Monats- und Periodenwerte.

Table 6 Effect of air temperature on annual kill S. Partial correlation coefficients for monthly and periodic values.

Monat Pe- riode	Bemessungsdauer, Jahre						
	1	2	4	6	8	10	12
T ₁₀	+0.083	+0.079	+0.099	+0.022	+0.012	-0.013	+0.047
T _W	-0.209	-0.308*	-0.516***	-0.705***	-0.769***	-0.742***	-0.710***
T ₁₁	-0.182	-0.315*	-0.421**	-0.302*	-0.133	-0.064	+0.137
T _W	-0.158	-0.304*	-0.551***	-0.705***	-0.769***	-0.768***	-0.771***
T ₁₂	-0.022	-0.026	-0.137	-0.329*	-0.362*	-0.389**	-0.494***
T _W	-0.159	-0.241	-0.409**	-0.615***	-0.692***	-0.669***	-0.631***
T ₁	-0.136	-0.160	-0.262	-0.297*	-0.294*	-0.199	-0.182
T _W	-0.060	-0.077	-0.137	-0.378***	-0.543***	-0.602***	-0.630***
T ₂	+0.195	+0.303*	+0.536***	+0.727***	+0.685***	+0.637***	+0.647***
T _W	-0.272	-0.416**	-0.687***	-0.871***	-0.886***	-0.871***	+0.867***
T ₃	-0.077	-0.135	-0.099	-0.045	+0.042	+0.099	-0.048
T _F	+0.496***	+0.548***	+0.422**	+0.257	+0.093	-0.039	+0.012
T ₄	+0.130	+0.229	+0.247	+0.268	+0.240	+0.231	+0.253
T _F	+0.346*	+0.295*	+0.075	-0.086	-0.142	-0.184	-0.249
T ₅	+0.021	-0.073	-0.226	-0.380**	-0.497***	-0.593***	-0.604***
T _F	+0.444**	+0.476***	+0.447**	+0.458***	+0.484***	+0.509***	+0.439**
T ₆	-0.059	-0.073	-0.131	+0.022	+0.185	+0.303*	+0.318*
T _F	+0.498***	+0.549***	+0.444**	+0.245	+0.051	-0.131	-0.218
T ₇	-0.063	-0.050	-0.028	-0.121	-0.155	-0.210	-0.221
T _F	+0.460**	+0.495***	+0.358*	+0.274	+0.215	+0.192	+0.162
T ₈	+0.236	+0.237	+0.345*	+0.319*	+0.320*	+0.329*	+0.377**
T _F	+0.396**	+0.386**	+0.098	-0.063	-0.175	-0.259	-0.354*
T ₉	-0.122	-0.097	-0.100	-0.151	-0.176	-0.122	-0.120
T _F	+0.496***	+0.523***	+0.388*	+0.294*	+0.230	+0.123	+0.062
T _W	-0.204	-0.400**	-0.660***	-0.764***	-0.784***	-0.775***	-0.770***
T _F	+0.504***	+0.595***	+0.614***	+0.484***	+0.215	+0.025	-0.127

Signifikanz: $P < 0.05$: *

$P < 0.01$: **

$P < 0.001$: ***

Tabelle 7 Einfluss des Niederschlages auf die Jahresstrecke S. Partielle Korrelationskoeffizienten für die Monats- und Periodenwerte.

Table 7 Effect of precipitation on annual kill S. Partial correlation coefficients for monthly and periodic values.

Monat Pe- riode	Bemessungsdauer, Jahre						
	1	2	4	6	8	10	12
N ₁₀	-0.141	-0.137	-0.048	+0.038	+0.147	+0.267	+0.405**
N _W	-0.053	-0.122	-0.291*	-0.306*	-0.267	-0.223	-0.190
N ₁₁	+0.245	+0.263	+0.230	+0.124	+0.023	-0.059	-0.154
N _W	-0.232	-0.274*	-0.366**	-0.319*	-0.254	-0.196	-0.181
N ₁₂	-0.087	-0.140	-0.281*	-0.354*	-0.399**	-0.517***	-0.617***
N _W	-0.055	-0.065	-0.157	-0.143	-0.100	-0.008	-0.053
N ₁	-0.001	+0.004	+0.126	+0.226	+0.274	+0.304*	+0.313*
N _W	-0.115	-0.185	-0.342*	-0.356*	-0.314*	-0.292*	-0.326*
N ₂	-0.037	-0.057	-0.178	-0.217	-0.300*	-0.345*	-0.353*
N _W	-0.092	-0.146	-0.269	-0.127	+0.013	+0.092	+0.145
N ₃	-0.021	+0.113	-0.215	+0.234	+0.242	+0.227	+0.207
N _F	-0.400**	-0.469***	+0.476***	-0.363*	-0.230	-0.119	-0.022
N ₄	-0.219	-0.396**	-0.624***	-0.748***	-0.775***	-0.744***	-0.783***
N _F	-0.332*	-0.385**	-0.280*	+0.168	+0.442**	+0.516***	+0.669***
N ₅	-0.048	+0.072	+0.218	+0.359*	+0.419**	+0.414**	+0.429**
N _F	-0.335*	-0.399**	-0.457**	-0.454**	-0.410**	-0.338*	-0.286*
N ₆	-0.124	-0.222	-0.319*	-0.517***	-0.589***	-0.642***	-0.662***
N _F	-0.384**	-0.451**	-0.391**	-0.181	+0.102	+0.350*	+0.481***
N ₇	+0.057	+0.038	+0.023	-0.014	-0.041	-0.014	+0.043
N _F	-0.393*	-0.433**	-0.380**	-0.252	-0.107	-0.013	+0.057
N ₈	-0.016	-0.060	-0.097	-0.032	-0.040	-0.101	-0.172
N _F	-0.376**	-0.412**	-0.335*	-0.210	-0.085	+0.046	+0.183
N ₉	+0.331*	+0.434**	+0.547***	+0.602***	+0.702***	+0.799***	+0.863***
N _F	-0.503***	-0.593***	-0.635***	-0.575***	-0.493***	-0.043	-0.121
N _W	+0.004	-0.048	-0.230	-0.245	-0.233	-0.209	-0.223
N _F	-0.395**	-0.435**	-0.379**	-0.238	-0.106	-0.016	+0.093

Signifikanz: P < 0.05: *

P < 0.01: **

P < 0.001: ***

2.3 Monats- und Periodenwerte

Wie die Überprüfung der partiellen Korrelationskoeffizienten für die Monats- und Periodenwerte unmissverständlich zeigt, gab es innerhalb jeder Jahreszeit

gewisse Monate, deren Witterungselemente das Streckenergebnis auch bei konstanten Periodenwerten noch wesentlich beeinflussten (Tabellen 6 und 7). Bei der Lufttemperatur handelt es sich dabei um die Monate Dezember und Februar, und bei den Niederschlägen sind es die Monate Dezember, Februar, April, Juni und September.

Gemäss diesem Befund muss allgemein damit gerechnet werden, dass die Witterungselemente einzelner Monate die Höhe der Jahresstrecken selbst unter vergleichbaren, jahreszeitlichen Bedingungen wirkungsvoll zu verändern vermögen. Diese Monate sind folglich verantwortlich dafür, dass durch die meteorologischen Kennwerte der Jahreszeiten der Einfluss der Witterung nur unvollständig erfasst werden kann. Die Periodenwerte liefern deshalb bei der Streckenanalyse bedeutend ungünstigere Ergebnisse als die zugeordneten Monatswerte, wie dies einwandfrei auch aus den Bestimmtheitsmassen ersichtlich ist, die bei der schrittweisen, multiplen Regression berechnet worden sind (Tabelle 9).

2.4 Einjährige Messwerte und mehrjährige Mittel

Mit der Gegenüberstellung der partiellen Korrelationskoeffizienten für die einjährigen Messwerte und die mehrjährigen Mittel wird belegt, dass die Wirksamkeit der meteorologischen Elemente zu verschiedenen Jahreszeiten an unterschiedlich lange Zeiträume gebunden war (Tabelle 8).

Während die winterlichen Lufttemperaturen die Feldhasenstrecken um so stärker beeinflussten, je länger die entsprechenden Witterungsbedingungen andauerten, war dies bei der Lufttemperatur und bei den Niederschlägen zur Fortpflanzungszeit nicht der Fall. Diese beiden Elemente wirkten bereits sehr kurzfristig auf das Streckenergebnis ein, so dass bei ihnen auch die Gefahr von Scheinkorrelationen besteht, die nicht auf ursächlichen Zusammenhängen beruhen. Der Vorzeichenwechsel bei den Korrelationskoeffizienten der Sommertemperaturen und der Sommerniederschläge bei einer Bemessungsdauer von acht bis zehn Jahren lässt sich jedenfalls nicht mit biologischen Tatbeständen begründen.

2.5 Zusammenwirken mehrerer Witterungselemente

Eine beschränkte Zahl von Witterungselementen, die eine hohe Wirksamkeit erwarten lassen, wurden gemeinsam in ein Regressionsmodell eingeführt. Damit ergaben sich die massgebenden Mehrfachkorrelationen samt den zugeordneten Bestimmtheitsmassen B , die Aufschluss über das Zusammenwirken der verschiedenartigen Witterungsfaktoren erteilen (Tabelle 9).

Wie nicht anders zu erwarten war, lieferten die Periodenwerte wesentlich kleinere Bestimmtheitsmasse als die zugehörigen Monatswerte. Deutlich treten nun aber in der Regressionsgleichung 1 auch die für die Abundanzdynamik des Feldhasen entscheidenden Witterungselemente hervor. Bei der Luft-

Tabelle 8 Abhängigkeit der Jahresstrecke S von den einjährigen Messwerten und den mehrjährigen Mitteln. Partielle Korrelationskoeffizienten.

Table 8 Dependence of annual kill S on annual values and average values of several years. Partial correlation coefficients.

Bemes- sungs- dauer, Jahre	Korrelationskoeffizienten				Signifikanz, P			
	Lufttemperatur		Niederschlag		Lufttemperatur		Niederschlag	
	Jahreszeit (Monate)							
	X-II	III-IX	X-II	III-IX	X-II	III-IX	X-II	III-IX
1	+ 0.020	+ 0.135	- 0.000	- 0.092				
2	- 0.233	+ 0.288	- 0.146	- 0.257		0.05		0.10
1	+ 0.067	+ 0.324	- 0.023	- 0.218		0.05		
4	- 0.484	+ 0.158	- 0.301	- 0.267	0.001		0.05	0.10
1	+ 0.128	+ 0.435	+ 0.022	- 0.324		0.01		0.05
6	- 0.697	+ 0.026	- 0.283	- 0.143	0.001		0.05	
1	+ 0.221	+ 0.486	- 0.019	- 0.388		0.001		0.01
8	- 0.781	- 0.068	- 0.224	- 0.006	0.001			
1	+ 0.169	+ 0.514	- 0.043	- 0.422		0.001		0.01
10	- 0.773	- 0.145	- 0.178	+ 0.114	0.001			
1	+ 0.206	+ 0.534	- 0.051	- 0.447		0.001		0.01
12	- 0.768	- 0.220	- 0.196	+ 0.215	0.001			

Tabelle 9 Ergebnisse der schrittweisen, multiplen Regression. Signifikanzniveau P = 0.05.

Table 9 Results of stepwise multiple regression. Level of significance P = 0.05.

Gleichung Nr.	unabhängige Variablen	Regressionsgleichungen $Y = a + bx_1 + cx_2 + dx_3 + \dots$	B %
1	T ₁₀ (10) bis T ₂ (10) T ₃ (1) bis T ₉ (1) T ₃ (2) bis T ₉ (2) N ₁₀ (4) bis N ₂ (4) N ₁₀ (6) bis N ₂ (6) N ₃ (1) bis N ₉ (1) N ₃ (2) bis N ₉ (2)	$S = + 1085.87 - 1494.52 T_{10} (10) - 796.821 T_{12} (10) - 627.075 T_1 (10) + 223.302 T_5 (2) + 578.181 T_8 (2) - 8.83987 N_6 (2) + 7.17935 N_8 (2)$	86.97
2	T _W (10) T _F (1), T _F (2) N _W (4), N _W (6) N _F (1), N _F (2)	$S = - 1608.77 - 596.250 T_W (10) + 109.287 T_F (2)$	68.36

temperatur sind dies die langjährigen Mittelwerte der Wintermonate Oktober bis Januar sowie die zweijährigen Durchschnittswerte der Monate Mai und August. Der Einfluss des Niederschlages dagegen ist beschränkt auf die zweijährigen Mittelwerte der Monate Juni und August, wobei für die Diskussion vorgemerkt werden muss, dass der Regressionskoeffizient der Augustniederschläge unerwarteterweise ein positives Vorzeichen trägt.

Insbesondere die Mehrfachkorrelation 1 zeichnet sich aus durch ein bemerkenswert hohes Bestimmtheitsmass von 87 Prozent. Durch die Regressionsgleichung 1 lässt sich somit der ausgewiesene Streckenverlauf mit hoher Genauigkeit nachvollziehen (Tabelle 10), was indessen nur möglich war, weil das gewählte Regressionsmodell die ungleiche Wirkungsdauer der Witterungselemente berücksichtigt.

Tabelle 10 Vergleich der ausgewiesenen mit den berechneten Strecken.

Table 10 Comparison of the actual kill results with the calculated ones.

Zeitabschnitt	mittlere Jahresstrecke			
	gemäss Statistik	gemäss Gleichung 1	Differenz	prozentuale Abweichung
	1	2	1-2 = 3	3 in Prozenten von 1
1930-1941	1321.2	1450.2	- 129.0	- 9.76
1942-1953	3279.2	3095.8	+ 183.4	+ 5.59
1954-1979	561.3	586.4	- 25.1	- 4.47

Als Hauptursache der grossen Bestandesschwankungen des Feldhasen im Kanton Zürich muss eindeutig der Witterungsverlauf in Betracht gezogen werden. Mit dem ausgewiesenen Bestimmtheitsmass verbleibt nur ein unverhältnismässig kleiner Spielraum für den Einfluss anderweitiger Umweltfaktoren wie etwa die Jagd, die Raubtiere, die Arealverluste oder landwirtschaftliche Nutzungsmethoden.

3 Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung geben Anlass zu den folgenden Feststellungen:

- In methodischer Hinsicht ist hervorzuheben, dass die gleitenden Durchschnittswerte der meteorologischen Elemente zu Erkenntnissen führten, die mit der ausschliesslichen Verwendung von einjährigen Messwerten verborgen geblieben wären. Um die Streckenanalyse möglichst aufschlussreich zu gestalten, muss deshalb stets berücksichtigt werden, dass der Einfluss von

Wetterfaktoren zu verschiedenen Jahreszeiten an unterschiedlich lange Zeiträume gebunden ist. Ausserdem sollte die Untersuchung – aufgegliedert nach Monaten – einen ganzen Jahreszyklus umfassen und das Zusammenwirken der verschiedenartigen Witterungselemente abklären.

- Da der Einfluss der einzelnen Witterungselemente auf die Feldhasenstrecken in hohem Mass vom allgemeinen Klimacharakter des Untersuchungsgebietes abhängig ist, besteht eine spezifische Reihenfolge für die Wirksamkeit der Wetterkomponenten. Obschon sowohl die direkten als auch die mittelbaren Einflüsse der Witterung auf der kombinierten Wirkung von Temperatur und Niederschlag beruhen, unterscheiden sich diese beiden Elemente dennoch deutlich in ihrer abundanzdynamischen Wertigkeit. Die Lufttemperaturen zur Winterzeit und während der Monate Mai und August erlangten die Bedeutung von eigentlichen Schlüsselfaktoren, wogegen die Niederschläge einzig im Juni und August eine eher untergeordnete Rolle spielten.
- Der Bestand des Feldhasen zur Jagdzeit wird sehr stark beeinflusst von der Zahl der Jungtiere, die bis zu diesem Zeitpunkt überleben. Auf diesen Sachverhalt ist die ausgeprägte und kurzfristige Wirkung der sommerlichen Witterungsbedingungen zurückzuführen, die im ungünstigen Fall eine hohe Sterblichkeit während der ersten Lebensphase zur Folge haben können (M. Spagnesi und V. Trocchi, 1980), ausserdem aber auch die Verbreitung der Coccidien fördern, die sich in kühlen, regennassen Sommern stark vermehren und ab August hohe Verluste insbesondere unter den Junghasen fordern (A. von Braunschweig, 1976).
- Als überaus schwerwiegend müssen die ungünstigen Folgen hoher Wintertemperaturen gewertet werden, die nur auf einem indirekten Einfluss beruhen können. Nach den bisherigen Kenntnissen kommt als Ursache wiederum die Coccidiose in Frage, bei der die Ansteckungsmöglichkeiten offenbar erhalten bleiben, solange sie nicht durch Frost und Schnee unterbunden werden (A. von Braunschweig, 1975). Nach dem vorliegenden Befund ist anzunehmen, dass eine langjährige Folge milder Winter die Verseuchung der Feldhasenbestände und ihrer Lebensräume wirkungsvoll begünstigt.
- Die Feststellung, wonach geringe Augustniederschläge sich negativ auf die Jahresstrecken des Feldhasen ausgewirkt haben, kann in diesem Klimagebiet eigentlich nur im Zusammenhang mit dem zeitlichen Ablauf der Erntearbeiten gedeutet werden. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass bei einem raschen und grossräumigen Verlust der Deckungen im Herbst die starke Konzentration der Tiere auf wenige Äsungsplätze sehr vorteilhafte Voraussetzungen für die Übertragung der Coccidiose schafft (E. Kutzer und H. Frey, 1977).
- Der Umstand, dass unter ozeanischen Klimabedingungen regelmässig viele Junghasen ohnehin der Coccidiose erliegen würden, vermag die jagdliche Nutzung der Feldhasenbestände (E. Schneider, 1978) in der gegenwärtigen

Situation nur teilweise zu rechtfertigen. Da einer massvollen Bejagung aber bisher keine Nachteile für den Anfangsbestand des folgenden Frühjahres nachgewiesen werden konnten (A. Szaniawsky, 1974), besteht die Annahme zu Recht, dass durch die jagdlich herbeigeführte Bestandesverminderung im Herbst die krankheitsbedingten Abgänge unter den nicht erlegten Tieren wesentlich herabgesetzt werden können.

4 Schlussbemerkung

Mit der Lufttemperatur und dem Niederschlag sind die Witterungselemente zwar noch nicht vollumfänglich erfasst, die für die Häufigkeit des Feldhasen wichtig sein könnten. Dennoch verfügt die multiple Regression, die allein mit diesen beiden Faktoren berechnet worden ist, bereits über ein Bestimmtheitsmass von 87 Prozent. Im Vergleich zur Witterung spielten deshalb alle übrigen Umweltfaktoren nur eine stark untergeordnete Rolle. Im Hinblick auf diese Feststellung darf dem heute verbliebenen «Eisernen Bestand» auch unter den gegenwärtigen, landwirtschaftlichen Bedingungen noch ein erhebliches Regenerationsvermögen beigemessen werden, vorausgesetzt, dass die Witterung eine stärkere Populationszunahme erlaubt. Die langwährende, stark kontinental getönte Klimaperiode der Jahre 1942 bis 1953 ist aber leider als ausserordentlich seltenes Ereignis zu werten.

5 Literatur

- Andersen, J. (1957), Studies in Danish hare-populations I, Population fluctuations. Danish review of game biology 3: 89–131.
- Anonym (1979), The IMSL Library. Volume 3. International Mathematical and Statistical Libraries. Inc. Huston.
- Braunschweig, A. von (1975), Über die Hasencoccidiose. Wild und Hund 77 (24): 951.
- Braunschweig, A. von (1976), Untersuchungen an Jung- und Althasen. Wild und Hund 78 (24): 985–987.
- Hewson, R. und Taylor, M. (1975), Embryo counts and length of the breeding season in European hares in Scotland from 1960–1972. Acta Theriologica 20 (19): 247–254.
- Huber, W. (1973), Biologie und Ökologie des Feldhasen. Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins 52: 223–237.
- Kutzer, E. und Frey, H. (1977), Der Feldhase in Österreich. Der Anblick 32 (6): 200–204, 226–233.
- Pielowski, Z. (1968), Die Jahresbilanz einer Hasenpopulation in Polen. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung 6: 129–137.
- Salzmann-Wandeler, I. und Salzmann, H. C. (1973), Erste Erfahrungen bei Feldhasenzählungen mit Scheinwerfern. Naturhistorisches Museum Bern, Jahrbuch 5 (1972–1974): 201–216.
- Schneider, E. (1978), Der Feldhase. Biologie-Verhalten-Hege und Jagd. BLV Verlagsgesellschaft München Bern Wien, 198 Seiten.
- Schuepp, M. (1961), Klimatologie der Schweiz. C, 2. Teil. Langjährige Temperaturreihen. Beiheft zu den Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt, 62 Seiten.
- Schweizerische Meteorologische Zentralanstalt (1961–1979), Annalen, Jahrgänge 98–116.

- Spagnesi, M. und Trocchi, V. (1980), Riproduzione in cattività della lepre europaea (*Lepus europaeus* PALLAS). *Coniglicoltura* 17 (3): 47–52.
- Spittler, H. (1976), Witterungsfaktoren als Grundlage für Vorhersagen über die Entwicklung des Hasenbesatzes. *Ecology and management of European hare populations*. Warszawa, 4 Seiten.
- Statistisches Amt des Kantons Zürich (1981), *Statistische Berichte des Kantons Zürich* 31 (1): 19.
- Szaniawski, A. (1974), Versuche über die optimale Ausnützung einer Hasenpopulation (*Lepus europaeus* PALLAS). *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 9: 311–314.
- Uttinger, H. (1965), *Klimatologie der Schweiz*. E, 1.–3. Teil. Niederschlag. Beiheft zu den *Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt*, 124 Seiten.