

WORKSHOP INTERNAZIONALE SUL CAMOSCIO
INTERNATIONAL WORKSHOP ON CHAMOIS

26 NOVEMBRE 2013

26 NOVEMBER 2013



PARCO NAZIONALE GRAN PARADISO
VAL DI RHÊMES - AOSTA

GRAN PARADISO NATIONAL PARK
VAL DI RHÊMES - ITALY

Sandro Lovari, Francesco Ferretti

*Unità di Ricerca in Ecologia Comportamentale, Etologia e Gestione della Fauna,
Dipartimento di Scienze della Vita, Università di Siena. Via P.A. Mattioli 4, 53100, Siena
Email: lovari@unisi.it*

E' stato suggerito che due specie con identiche nicchie ecologiche non dovrebbero coesistere [1]. Su scala evolutiva, ci si attende che le specie si dividano le nicchie (per esempio, utilizzando risorse trofiche e/o habitat diversi, o essendo attive in differenti momenti della giornata), in modo da limitare le interazioni competitive, quindi di coesistere [2]. Tuttavia, spesso si verificano sovrapposizioni nell'utilizzo di risorse che, a loro volta, determinano situazioni di potenziale competizione [3]. La competizione interspecifica si verifica nel momento in cui due specie condividano la medesima –scarsa– risorsa naturale e, per questo, gli individui di una specie vadano incontro a riduzioni di fecondità, accrescimento o sopravvivenza in seguito a un'interferenza comportamentale o a uno sfruttamento della risorsa da parte degli individui dell'altra specie [4]. L'interferenza si verifica quando una risorsa è attivamente contesa; lo sfruttamento avviene invece quando alcuni individui esauriscono le risorse a disposizione di altri individui. In altre parole, due specie competono fra loro quando il livello di sovrapposizione nell'utilizzo di risorse determini effetti negativi sulla popolazione di almeno uno dei contendenti. Nelle interazioni competitive, spesso, una specie (il concorrente "superiore") provoca effetti negativi su un'altra specie (il concorrente "inferiore") senza venirne a sua volta influenzata.

In linea teorica, le specie dovrebbero evolvere adattamenti favorevoli alla coesistenza e alla riduzione della competizione. Per esempio, è stato mostrato come differenze morfologiche, anatomiche e fisiologiche abbiano portato gli ungulati a limitare la sovrapposizione interspecifica nell'utilizzo di habitat oppure nelle abitudini alimentari, riducendo così il potenziale di competizione [5, 6]. La disponibilità di risorse condivise può variare nello spazio e nel tempo, favorendo potenziali interazioni competitive nella misura in cui le risorse divengano scarse. Uno dei fattori che determinano variabilità nella disponibilità di risorse è la stagionalità: in ambienti stagionali, generalmente, la disponibilità di risorse trofiche varia in modo considerevole durante l'anno, con periodi di abbondanza di cibo alternati a periodi nei quali le risorse scarseggiano (Tab. 1). Pertanto, ci si potrebbe aspettare che le interazioni interspecifiche competitive siano più frequenti in zone temperate, stagionali, piuttosto che in aree equatoriali-tropicali, climaticamente più stabili. Più in particolare, ci si potrebbe aspettare che la stagionalità delle risorse possa giocare un ruolo importante negli ecosistemi montani, dove i rigori dell'inverno e la copertura nevosa limitano per lunghi periodi la disponibilità di cibo per gli ungulati [7]. Tuttavia, la disponibilità di risorse di qualità elevata è concentrata nel breve arco della stagione calda (3-4 mesi). In questa parte dell'anno, l'accesso a foraggio di elevata qualità è fondamentale per gli ungulati, soprattutto per le classi d'età più giovani, che devono crescere e accumulare riserve di grasso necessarie per la sopravvivenza invernale [per es. 8]. Anche l'allattamento e lo svezzamento dei piccoli comporta grandi sforzi energetici per le femmine, nei mesi caldi. Perciò, gli ungulati di montagna vanno incontro a 2 "colli di bottiglia" annuali: uno nei mesi freddi, quando la disponibilità di cibo è limitata, e uno nei mesi caldi, quando diventa fondamentale avere accesso a foraggio di elevata qualità per incrementare le possibilità di sopravvivere alla stagione invernale. È plausibile aspettarsi che, in questi periodi, una sovrapposizione nell'uso di risorse limitate da parte di specie simpatriche possa determinare un aumento del potenziale di competizione.

Tab. 1 Riassunto dei principali fattori che favoriscono la competizione interspecifica.

Determinante	Spiegazione
Stagionalità delle risorse	Se la disponibilità di risorse varia stagionalmente, possono verificarsi periodi di scarsità di cibo. Di conseguenza, l'utilizzo comune di risorse scarse (p. es. risorse di cibo limitate in inverno; piccole aree con cibo di qualità elevata in primavera-estate) può ridurre la loro disponibilità, con effetti negativi a carico del concorrente "inferiore".
Modifiche di habitat	La disponibilità e la dispersione delle risorse naturali può variare, conducendo a un incremento delle interazioni competitive, qualora le risorse divengano limitate. Le alterazioni degli habitat possono migliorare le condizioni ambientali per alcune specie che possono essere favorite rispetto ad altre: questo, di conseguenza, può portare a un aumento del potenziale di competizione interspecifica.
Alterazione di comunità animali naturali	L'introduzione di <i>taxa</i> alieni può comportare interazioni competitive con specie indigene con richieste ecologiche simili (p. es. dieta, uso dello habitat). L'eliminazione dei predatori può rimuovere un potenziale fattore di "regolazione" delle popolazioni di ungulati, favorendone così l'incremento demografico. Di conseguenza, qualora le popolazioni crescessero al punto da limitare la disponibilità di risorse naturali, potrebbero verificarsi interazioni competitive.

Un altro fattore in grado di favorire la competizione è l'alterazione di habitat / comunità naturali da parte dell'uomo (Tab. 1). Le modifiche di habitat, le alterazioni (per esempio attraverso l'introduzione di ungulati alloctoni o la rimozione di predatori) di comunità animali naturali co-evolute e/o l'uso di terreni da parte del bestiame domestico possono alterare la distribuzione / disponibilità di risorse naturali o il tipo d'interazioni interspecifiche, innescando un potenziale di competizione. Le conoscenze sulla competizione fra ungulati di montagna sono piuttosto frammentarie. Fra le possibili ragioni c'è la difficoltà di condurre ricerche di campo in ambienti montani. L'asprezza degli habitat utilizzati dagli ungulati di montagna rende infatti difficile l'adozione di protocolli sperimentali per indagare le interazioni competitive. Per esempio, un grande numero di specie di ungulati montani è localizzato nella regione Himalayana [6], ma le informazioni relative alle loro interazioni sono molto scarse. Queste specie si ripartiscono lo spazio in relazione alle caratteristiche degli habitat, per esempio la pendenza [6, 10]. Queste informazioni sono state confermate da un recente studio condotto in un'area del Ladakh, nell'India Trans-Himalayana, che ha indagato le interazioni ecologiche fra l'argali tibetano *Ovis ammon hodgsoni* e il bharal *Pseudois nayaur* [10]. Questi ungulati mostrano distribuzioni pressoché totalmente sovrapposte, che comprendono la maggior parte dell'altopiano tibetano e le zone di margine. Mentre nella stagione calda entrambi gli ungulati utilizzano aree alle stesse quote, l'argali tibetano seleziona habitat caratterizzati da pendenze dolci e lontane dalle pareti; al contrario, il bharal preferisce terreni scoscesi in prossimità di pareti rocciose [10]. Inoltre, le due specie differiscono anche in termini di abitudini alimentari: il bharal seleziona cespugli bassi e comunità vegetali dominate da graminoidi, mentre l'argali seleziona comunità vegetali dominate da erbe dicotiledoni [10]. Pertanto, l'argali e il bharal possono coesistere in virtù di una ripartizione di habitat e abitudini alimentari che, a sua volta, è collegata a strategie antipredatorie specie-specifiche, associate a relative differenze morfologiche. Le zampe slanciate dell'argali favoriscono una strategia di fuga rapida su terreni aperti e ondulati. All'opposto, le zampe relativamente corte e tozze del bharal ne favoriscono l'agilità su terreni ripidi e impervi (per es. pareti rocciose) dove può trovare rifugio dai predatori [6, 10].

L'aumento delle affinità in termini di requisiti ecologici e di morfologia fra due specie porta a un aumento nel potenziale di competizione, come mostrato da uno studio riguardante la selezione di habitat invernale del bharal e dello stambecco asiatico *Capra ibex sibirica*, in un'altra area del Ladakh [11]. Entrambi gli ungulati mostrano requisiti ecologici simili e usano terreni accidentati per sfuggire ai predatori: ci si può quindi aspettare che la distribuzione di una specie sia influenzata dalla presenza dell'altra. La selezione di habitat invernale dello stambecco asiatico e del bharal sono risultate molto simili: entrambe le specie preferiscono aree vicine alle pareti rocciose, a quote simili (circa 4100 m s.l.m.) con simile copertura nevosa, e con terreni a pendenza da media ad accentuata [11]. In un'area dove la produttività vegetale è generalmente bassa e nella stagione in cui la disponibilità di risorse è minima, un'ampia sovrapposizione nell'uso dell'habitat suggerisce un elevato potenziale di competizione [11]. Ulteriori studi sono necessari per indagare le abitudini alimentari di questi ungulati, per verificare se la sovrapposizione di habitat possa portare a sfruttamento delle risorse.

Ci si può aspettare che gli ungulati adattino le loro modalità di utilizzo delle risorse secondo il numero dei competitori. Recentemente, un confronto nell'uso dell'habitat e nella dieta del bharal in 4 aree di studio, con numeri differenti di specie simpatriche, ha suggerito che i bharal regolino il loro comportamento in relazione all'intensità della competizione interspecifica [12]. L'ampiezza dell'habitat del bharal ha mostrato una relazione negativa con il numero di specie simpatriche, risultando maggiore in un'area dove il bharal era presente da solo rispetto ad aree dove coesisteva con 1 (argali) o 2 (argali e stambecco) specie. Questi risultati suggeriscono che, quando il numero di specie di ungulati aumenta, queste possano coesistere grazie a una ripartizione dello habitat. Inoltre, la relazione fra l'ampiezza della dieta del bharal e il numero di specie simpatriche ha mostrato un andamento a campana: la prima è risultata più ristretta in condizioni di allopatria, e in un'area con 5 specie simpatriche, e maggiore in aree con moderata abbondanza di specie di grandi erbivori (1-2 specie) [12]. Gli stessi autori hanno suggerito come la minore ampiezza della dieta del bharal in condizioni di allopatria fosse una scelta deliberata, e fosse invece una scelta obbligata in aree con elevata presenza di specie, dove la coesistenza sarebbe permessa solo attraverso una ripartizione delle risorse.

L'introduzione di ungulati alloctoni con richieste ecologiche simili agli ungulati autoctoni, può innescare un elevato potenziale di competizione interspecifica (Tab. 1). Un esempio è il caso del muflone *Ovis aries musimon* e il camoscio alpino *Rupicapra rupicapra rupicapra* sulle Alpi. Una sovrapposizione ecologica (habitat, dieta) fra questi ungulati è stata evidenziata in diverse aree di studio [13, 14, 15], suggerendo che la competizione si possa manifestare quando le risorse siano limitate. In un'area delle Alpi francesi è stata osservata una ripartizione di risorse dove il camoscio mostrava preferenza per pascoli dominati da *Sesleria* sp. e *Carex sempervirens*, mentre il muflone selezionava pascoli dominati da *Carex ferruginea* [14]. All'opposto, un recente studio condotto sulle Alpi italiane ha suggerito come la selezione delle aree di pascolo del camoscio fosse influenzata dalla vicinanza di gruppi di mufloni [15]. Questi risultati confermano l'importanza di indagare le interazioni fra ungulati, soprattutto dove *taxa* alloctoni possano influire sulla vitalità delle specie indigene.

Un altro modo attraverso il quale l'uomo può influenzare le relazioni fra specie, determinando un aumento delle interazioni competitive, è la modifica degli habitat. Un esempio può essere rappresentato da uno studio attualmente in corso sugli Appennini centrali (Parco Nazionale di Abruzzo, Lazio e Molise, PNALM, ente finanziatore, a integrazione del LIFE 09NAT/IT/000183 COORNATA) su una specie reintrodotta, il cervo *Cervus elaphus*, in relazione a una specie minacciata, il camoscio d'Abruzzo *Rupicapra pyrenaica ornata* ("vulnerabile", *sensu* IUCN: 1500-2000 individui presenti in natura). Nei secoli passati, il taglio delle foreste, la caccia, l'agricoltura di pianura e il pascolo di bestiame domestico nelle praterie di alta quota, operati dall'uomo dove in precedenza dominavano le foreste appenniniche, modificarono profondamente il paesaggio. Di conseguenza, il cervo si estinse e le popolazioni di camoscio appenninico, nel primo decennio del secolo scorso, si ridussero a qualche decina di individui localizzati in una piccola area montuosa che divenne poi il PNALM (nel 1922). Negli ultimi 50 anni si sono verificati nuovi cambiamenti nello habitat del camoscio: i cervi sono stati reintrodotti nel Parco (1972-

1987), mentre l'intensità del pascolo di bestiame domestico nelle praterie alpine è progressivamente diminuito, fino a scomparire dall'area di riserva naturale integrale che costituisce la zona centrale dell'areale di distribuzione del camoscio. Nel corso degli ultimi decenni, il numero di cervi è aumentato, mostrando una crescente sovrapposizione spaziale con l'areale del camoscio. Queste specie condividono oggi un habitat differente rispetto a quello nel quale si sono coevolute nei millenni passati. Nell'ultimo decennio, una marcata diminuzione (ca. 50%; 1980-2000: ca. 150 individui; 2012: 73 individui, [16]) nel numero di camosci è stata registrata nel loro areale storico, dove la densità di cervo è invece fortemente aumentata (ca. 14 ind./100 ha). Questo calo è collegato alla mortalità invernale dei piccoli. Nella zona centrale dell'areale del camoscio, una ricerca tuttora in corso ha mostrato (1) una forte sovrapposizione spaziale (> 75%) e alimentare (> 90%) fra cervo e camoscio, durante la stagione calda; (2) un marcato aumento di specie vegetali poco nutrienti, sgradite e una tendenza alla diminuzione della maggior parte di piante nutrienti, gradite al camoscio, rispetto al periodo 1982-1984, quando i cervi erano assenti; (3) frequenti segni di alterazione delle praterie a causa del calpestio dei cervi (ca. 60% dei plot campionati) [16]. Un confronto fra 3 aree di studio con differente densità di cervi (nessun cervo / densità intermedia / densità elevata) ha mostrato (1) una relazione positiva significativa fra la densità di cervi e l'alterazione delle praterie dovuta al calpestio e al pascolo, e (2) una relazione negativa fra la densità di cervi e l'efficienza di pascolamento/ qualità della dieta delle femmine di camoscio [17]. Nel 2012 e nel 2013, la sopravvivenza invernale dei piccoli di camoscio è infatti risultata maggiore nell'area priva di cervi [17]. Negli ungulati di montagna, le condizioni e la sopravvivenza dei piccoli dipendono da quelle delle loro madri [per es. 8]. Questi risultati suggeriscono un effetto negativo del cervo sulla sopravvivenza dei piccoli di camoscio attraverso la riduzione della qualità dei pascoli in estate-autunno che, di conseguenza, influisce sia sulla efficienza di foraggiamento sia sulla qualità della dieta delle femmine di camoscio (Fig. 1). In conclusione, le informazioni disponibili sulle interazioni fra ungulati di montagna suggeriscono che il potenziale di competizione può verificarsi soprattutto nella stagione fredda, ma viene innescato nella stagione calda attraverso lo sfruttamento delle risorse. Ulteriori studi sono necessari, soprattutto in aree dove le attività umane (per esempio introduzioni, modifiche degli habitat) possano alterare i meccanismi di coesistenza fra specie, aumentando il potenziale di competizione.

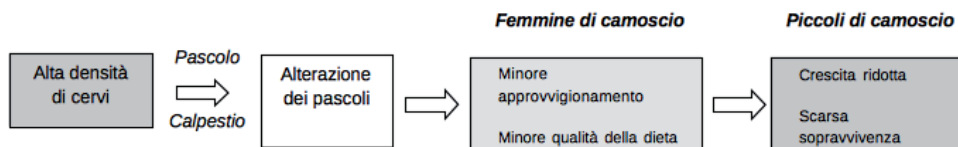


Fig. 1: Schema della competizione fra cervo e camoscio d'Abruzzo, in un'area dell'Italia centrale [16, 17].

BEHAVIOURAL AND ECOLOGICAL MECHANISMS OF COEXISTENCE BETWEEN MOUNTAIN UNGULATES

Sandro Lovari, Francesco Ferretti

Research Unit of Behavioural Ecology, Ethology and Wildlife Biology,
Department of Life Sciences, University of Siena. Via P.A. Mattioli 4, 53100, Siena

Email: lovari@unisi.it

Ecological theory suggests that two species with identical ecological niches should not coexist [1]. Over an evolutionary scale, species are expected to partition their niches (e.g. by using different food resources and/or habitats, or by being active at different times of the day), as a way to limit competitive interactions, to coexist [2]. Conversely, overlap in the use of resources frequently occurs, determining a potential for competition [3]. Interspecific competition occurs when two species share a same, scarce natural resource and, because of that, individuals of one species suffer a reduction of fecundity, growth or survivorship as a result of interference or resource exploitation by individuals of the other species [4]. Interference competition occurs when a resource is actively disputed; exploitation competition occurs when individuals deplete the amount of resource left available to others. In other words, two species compete when the degree of overlap in the use of resources determines negative effects on the population of at least one of the users. In competitive interactions there is often one species (the "superior" competitor) which determines negative effects on another one (the "inferior" competitor), and it is not affected by the latter.

Theoretically, species should evolve adaptations to coexist and to reduce competition. For example, morphological, anatomical and physiological differences have been shown to lead ungulates to limit interspecific overlap in the use of habitat or diet, thus reducing the potential for competition [5, 6]. The availability of shared resources can vary in space and time, determining the potential for competitive interactions, when resources become scarce. One of the factors determining variability of resources is seasonality: in seasonal environments, availability of food generally varies greatly throughout the year, and a season with abundant food and one with scarce resources occur (Tab. 1). Thus, one could expect that interspecific competitive interactions are more frequent in temperate, seasonal systems than in equatorial-tropical, stable ones. In particular, seasonality of resources could be expected to play a great role in mountain ecosystems, where winter rigours and snow cover limit the availability of food for ungulates for a long period [7]. Conversely, the availability of high-quality food resources is concentrated in the short warm, green-up season (3-4 months). In this part of the year, the access to high-quality forage is fundamental for ungulates, especially for the youngest age classes, which have to grow and store fat reserves necessary for winter survival [e.g. 8]. Nursing/weaning of offspring also determine great energy costs for females, in the warm months. Thus, mountain ungulates have two yearly bottlenecks: one in the cold months, when there is a limited availability of food resources, and one in the warm months, when it is fundamental to have access to high-quality forage to increase the probability of winter survival. One can expect that, in these periods, an overlap in the use of scarce resources between sympatric species could determine an increased potential for competition to occur.

Tab. 1 A summary of main factors enhancing interspecific competition.

Determinant	Explanation
Seasonality of resources	If availability of resources varies seasonally, there can be periods of food shortage. In turn, a shared use of scarce resources (e.g. scarce food resources in winter; small patches of high-quality food resources in spring-summer) can reduce their availability, with negative effects on the "inferior" competitor.
Habitat modification	Availability and dispersion of natural resources can vary, which would result in an increase of competitive interactions, if resources become limited. Habitat modifications may improve environmental conditions for some species, which could be favoured with respect to others: in turn, this would result in an increase of the potential for competition between species.
Alteration of natural animal communities	The introduction of alien <i>taxa</i> can elicit competitive interactions with native ones showing similar ecological requirements (e.g. diet, habitat use). The elimination of predators could remove a potential regulating factor of ungulate populations, determining their increase. In turn, competitive interactions may show up, if populations grow to limit the availability of natural resources.

Another factor enhancing competition is alteration of habitats/natural communities by man (Tab. 1). Habitat modifications, the alteration of natural, co-evolved animal communities (e.g. through the introduction of alien ungulates or the removal of predators) and/or the use of landscape by livestock can alter the distribution/availability of natural resources or the patterns of interactions among species, determining the potential for competition to occur [e.g. 9]. Little is known about competitive interactions amongst mountain ungulates. One possible reason for that is given by the difficulty of carrying out studies under field conditions, on mountain landscapes. The ruggedness of the habitat used by mountain ungulates tends to prevent the feasibility of experimental studies assessing competitive interactions. For example, almost all living species of mountain ungulates occur in the Himalayan region [6], but information on their interactions is very scarce. These species partition their space according to habitat features, e.g. slopeness [6, 10]. This finding have been confirmed by a recent study carried out in an area of Ladakh, Indian Trans-Himalaya, which has assessed the ecological interactions between Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and bharal *Pseudois nayaur* [10]. These two ungulates have almost completely overlapping distributions, encompassing most of the Tibetan plateau and its margins. In the warm season, while both ungulates use areas at the same elevation, the Tibetan argali select habitats with gentle slopes away from cliffs, whereas the blue sheep prefer steep terrain close to rock cliffs [10]. Furthermore, their diets differ: blue sheep select sub-shrub and grass-dominated communities, whilst argali select forb-dominated communities [10]. Thus, argali and bharal may coexist because of habitat/diet partitioning which, in turn, is determined by species-specific anti-predator strategies, associated to morphological differences between them. The long slender legs of argali favour its cursorial strategy of outrunning predators on open and rolling terrains. In contrast, the relatively short, stout legs of bharal support its agility on steep and rugged terrain (i.e. cliffs) where it retreats to escape from predators [6, 10]. When the similarity of ecological requirements and morphology of two species increase, the potential for competition grows, as shown by a study dealing with the winter habitat selection of bharal and Asiatic ibex *Capra ibex sibirica*, in another area of the Ladakh Region [11]. Both ungulates have similar ecological requirements and use rugged terrain to escape predators: it may be expected that the distribution of one

species is affected by the presence of the other. The winter habitat selection of Asiatic ibex and bharal was found to be very similar: both species preferred areas close to cliffs, with comparable elevation (c. 4100 m a.s.l.) and snow cover, as well as with intermediate-to-steep terrains [11]. In an area where the productivity of plants is usually low, and in the season when the availability of resources is the lowest, a great overlap in habitat use suggests a high potential for competition [11]. Further studies are needed to evaluate food habits of these ungulates, to assess whether habitat overlap could lead to resource exploitation.

One can expect that ungulates adapt their patterns of use of resources according to the number of competitors. Recently, a comparison of the habitat use and the diet of bharal in 4 study areas holding different numbers of sympatric species has suggested that bharal adjust their behaviour in relation to the intensity of interspecific competition [12]. The habitat width of bharal showed a negative relationship with the number of sympatric species, being greater in an area where the bharal occurred alone than in areas where it coexisted with 1 (argali) or 2 (argali and ibex) species. These results suggest that, when the number of ungulate species increases, they can coexist through habitat partitioning. Furthermore, the relationship between the diet breadth of bharal and the number of sympatric species showed a humped shape, narrower in the area of allopatry, as well as in an area with 5 sympatric species, and wider in the areas with moderate richness of large herbivore species (1-2 species) [12]. These authors suggested that the narrow diet width of bharal in allopatry was out of choice, whereas it was out of necessity in areas with high herbivore species richness, where coexistence would have been allowed only by resource partitioning.

The introduction of alien ungulates, with ecological requirements similar to those of native ones, can determine a great potential for interspecific competition (Tab. 1). An example is the case of Mediterranean mouflon *Ovis aries musimon* and Alpine chamois *Rupicapra rupicapra* in the Alps. An ecological overlap (habitat, diet) between these ungulates has been shown in different study areas [13, 14, 15], suggesting that competition may occur when resources are limited. In an area of the French Alps, habitat partitioning was found, with chamois preferring meadows dominated by *Sesleria* and *Carex sempervirens*, and mouflon selecting pasture dominated by *Carex ferruginea* [14]. Conversely, a recent study carried out on the Italian Alps has suggested that the selection of feeding sites of chamois was affected by the proximity of mouflon groups [15]. These results confirm the importance of assessing interactions between ungulates, especially where allochthonous taxa may affect the viability of native ones.

Another way through which man can influence relationships between species, determining an increase of competitive interactions, is the modification of habitats. An example could be an ongoing study on the central Apennines (Abruzzo, Lazio and Molise National Park, ALMNP), funded by ALMNP, integrative to LIFE 09NAT/IT/000183 COORNATA, on reintroduced red deer *Cervus elaphus* and threatened Apennine chamois *Rupicapra pyrenaica ornata* ("vulnerable", *sensu* IUCN: 1500-2000 individuals left, in the wild). In past centuries, wood cutting, hunting, agriculture in lowlands and intensive livestock grazing on high-altitude grasslands, opened by man where formerly Apennine forests occurred, have modified the landscape. In turn, deer became extinct and Apennine chamois decreased to only several tens of individuals, in the first decades of the last century, on a small mountain area that became the ALMNP (in 1922). In the last 50 years, new changes have occurred in the chamois habitat: red deer were reintroduced to the Park (1972-1987), whereas the intensity of livestock grazing decreased on alpine grasslands, disappearing from the strict natural reserve which constitutes the core area of chamois distribution range. Throughout decades, red deer have increased in numbers, with a growing spatial overlap with the chamois range. These species share a habitat which is different from that where they coevolved, in past millennia. In the last decade, a sharp decrease (- c. 50%; 1980-2000: c. 150 individuals, 2012: 73 individuals, [16]) of chamois numbers has been recorded in their historical core area, where the density of deer has grown high (c. 14 ind/100 ha). This decrease is determined by winter mortality of kids. In the core range of chamois, an ongoing research has shown (1) a great space (> 75%) and diet (> 90%) overlap

between deer and chamois, during the warm season; (2) a significant increase of unpalatable plant species and a decreasing trend of the most grazed species by chamois, with respect to 1982-1984, when deer were absent; (3) frequent signs of alteration of *grasslands* because of deer trampling (c. 60% of sampling plots) [16]. A comparison among 3 study areas with different densities of red deer (no deer / intermediate density / great density) has shown (1) a significant positive association between deer density and alteration of *grasslands* through trampling, and (2) a negative relationship between deer density and foraging efficiency, as well as diet quality of female chamois [17]. In 2012-2013, winter survival of chamois kids was the greatest in the deer-free area [17]. In mountain ungulates, condition and survival of offspring depend on those of their mothers [e.g. 8]. These results suggest a negative effect of red deer on winter survival of chamois kids through the reduction of quality of *grasslands* in summer-autumn which, in turn, affects both the foraging efficiency and the diet quality of nursing female chamois (Fig. 1).

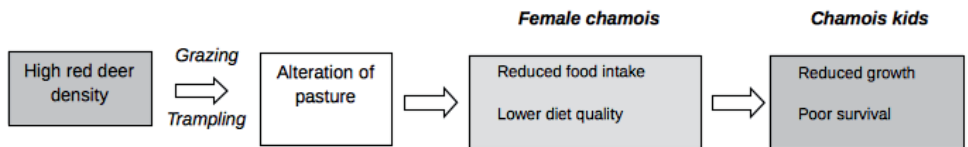


Fig. 1 Pattern of competition between red deer and Apennine chamois, in an area of central Italy [16, 17].

In conclusion, information available on interactions among mountain ungulates suggests that the potential for competition may occur especially in the cold, limiting season, but it is triggered during the warm season through resource exploitation. Studies are needed, especially in areas where human activities (e.g. introductions; habitat modifications) may alter mechanisms of coexistence among species, enhancing the potential for competition.

Sandro Lovari, Francesco Ferretti

Research Unit of Behavioural Ecology, Ethology and Wildlife Biology,
Department of Life Sciences, University of Siena. Via P.A. Mattioli 4, 53100, Siena

Email: lovari@unisi.it

Laut Theorie sollten zwei Arten mit identischer ökologischer Nische nicht koexistieren können [1]. Über einen evolutiven Zeitraum ist zu erwarten, dass Arten ihre Nischen aufteilen (z.B. indem sie unterschiedliche Nahrungsressourcen und/oder Habitate nutzen, oder durch unterschiedliche tageszeitliche Aktivitätsmuster), um Konkurrenz zu reduzieren und zu koexistieren [2]. Allerdings gibt es oft Überlappungen in der Nutzung von Ressourcen, was Potenzial für Konkurrenz bedeutet [3]. Zwischenartliche Konkurrenz tritt ein, wenn zwei Arten dieselbe, limitierte, natürliche Ressource beanspruchen und dadurch Individuen der einen Art eine Reduktion in ihrem Fortpflanzungserfolg, ihrem Wachstum oder ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit infolge von Störung oder Ressourcen-Nutzung durch Individuen der andern Art erfahren [4]. Konkurrenz durch Interferenz tritt auf, wenn eine Ressource aktiv verteidigt wird; Konkurrenz durch Nutzung tritt auf, wenn Individuen die Menge einer Ressource, die andern zur Verfügung stehen würde, reduzieren. Mit anderen Worten, zwei Arten stehen in Konkurrenz, wenn der Grad der Überlappung in der Nutzung der Ressource negative Auswirkungen auf die Population von mindestens einem Nutzer hat. In Konkurrenz-Situationen gibt es oft eine Art (den ‚überlegenen Konkurrenten‘), die zwar einen negativen Einfluss auf die andere Art hat (den ‚unterlegenen Konkurrenten‘), aber selbst nicht durch diese beeinflusst wird.

Theoretisch sollten verschiedene Arten Anpassungen hervorbringen, um miteinander zu koexistieren und Konkurrenz zu reduzieren. Zum Beispiel ist gezeigt worden, dass morphologische, anatomische und physiologische Unterschiede bei Huftieren dazu führen, dass zwischenartliche Überlappungen in der Habitatnutzung oder Nahrung verringert und so das Potenzial für Konkurrenz reduziert wird [5, 6]. Die Verfügbarkeit gemeinsamer Ressourcen kann sich räumlich und zeitlich ändern und so das Potenzial für Konkurrenz bestimmen, wenn sie knapp werden. Einer der Faktoren, der die Veränderung in Ressourcen bestimmt, ist Saisonalität: in einer saisonalen Umwelt variiert die Verfügbarkeit von Nahrung generell stark übers Jahr (Tab. 1). Es wäre daher zu erwarten, dass zwischenartliche Konkurrenz öfter in saisonalen Systemen der gemässigten Breiten vorkommt als in equatorial-tropischen, stabilen Systemen. Besonders in alpinen Ökosystemen, wo die Härte des Winters und Schneebedeckung die Verfügbarkeit von Nahrung für Huftiere für lange Zeit limitieren, wäre zu erwarten, dass die Saisonalität der Ressourcen eine grosse Rolle spielt [7]. Dagegen ist die Verfügbarkeit von qualitativ hochwertiger Nahrung auf die kurze, warme Wachstumsperiode (3-4 Monate) konzentriert. Während dieser Jahreszeit ist der Zugang zu qualitativ hochwertiger Nahrung essentiell für Huftiere, besonders für Jungtiere, die wachsen und Fettreserven anlegen müssen, um den Winter zu überleben [z.B. 8]. Das Säugen der Jungtiere bedeutet auch einen grossen Energieaufwand für die Weibchen in der warmen Jahreszeit. Dadurch haben alpine Huftiere zwei Engpässe pro Jahr: einmal in der kalten Jahreszeit, wenn die Verfügbarkeit von Nahrung begrenzt ist, und einmal in der warmen Jahreszeit, wenn es unabdingbar ist, Zugang zu qualitativ hochwertiger Nahrung zu haben, um die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, den Winter zu überleben. Es wäre zu erwarten, dass eine Überlappung in der Nutzung begrenzter Ressourcen zwischen sympatrischen Arten während diesen Zeiten zu erhöhtem Potenzial für Konkurrenz führt.

Tab. 1 Zusammenfassung der Hauptfaktoren, die zwischenartliche Konkurrenz erhöhen

Determinant	Explanation
Saisonalität von Ressourcen	Wenn sich die Verfügbarkeit von Ressourcen saisonal ändert, kann es Zeiten von Nahrungsknappheit geben. Gemeinsame Nutzung begrenzter Ressourcen (z.B. knappe Nahrung im Winter; kleine Flecken qualitativ hochwertiger Nahrung im Frühling/Sommer) können deren Verfügbarkeit verringern, mit negativem Einfluss auf den ‚unterlegenen‘ Konkurrenten.
Veränderung des Lebensraums	Verfügbarkeit und Verteilung natürlicher Ressourcen können sich ändern, was zu einer Erhöhung von Konkurrenz führt, wenn die Ressourcen limitiert sind. Veränderungen im Lebensraum können die Umweltbedingungen für einige Arten verbessern, die dann andere Arten gegenüber einen Vorteil haben: dies wiederum hätte eine Erhöhung des Potenzials für zwischenartliche Konkurrenz zur Folge.
Veränderung natürlicher Tiergesellschaften	Die Einführung fremder Arten kann Konkurrenz mit einheimischen Arten, die ähnliche ökologische Ansprüche stellen, zur Folge haben (z.B. Nahrung, Habitatnutzung). Die Ausrottung von Raubtieren kann einen potenziellen Regulationsfaktor auf Huftierpopulationen ausschalten und so deren Zunahme zur Folge haben. Es kann sich dann erhöhte Konkurrenz zeigen, wenn die Populationen anwachsen und so die Verfügbarkeit natürlicher Ressourcen limitieren.

Ein anderer Faktor, der Konkurrenz erhöhen kann, ist die Veränderung des Habitats oder natürlicher Tiergesellschaften durch den Menschen (Tab. 1). Habitatveränderung, eine Veränderung von natürlichen Tiergesellschaften, die sich miteinander entwickelt haben (z.B. durch die Einführung von fremden Huftieren oder Ausrottung von Raubtieren) und/oder die Nutzung der Landschaft durch Haustiere können die Verteilung / Verfügbarkeit von natürlichen Ressourcen oder Interaktionsmuster zwischen Arten verändern und das Potenzial für Konkurrenz beeinflussen [z.B. 9]. Über Konkurrenz zwischen alpinen Huftieren ist wenig bekannt. Ein möglicher Grund dafür ist die Schwierigkeit von Felduntersuchungen in den Bergen. Die Rauheit des Geländes, das von alpinen Huftieren genutzt wird, macht experimentelle Studien zu Konkurrenz oft unmöglich. Zum Beispiel kommen fast alle lebenden alpinen Huftierarten im Himalaya vor [6], aber es gibt kaum Informationen zu Interaktionen zwischen ihnen. Diese Arten teilen ihren Lebensraum nach Habitateigenschaften unter sich auf, z.B. nach der Hangneigung [6, 10]. Diese Erkenntnis wurde durch eine kürzliche Studie bestätigt, die in der Gegend von Ladakh im indischen Trans-Himalaya ökologische Interaktionen zwischen dem Tibetischen Argali *Ovis ammon hodgsoni* und dem Blauschaf *Pseudois nayaur* untersucht hat [10]. Diese beiden Huftierarten zeigen eine fast komplette Überlappung in ihrem Verbreitungsgebiet, das sich über einen Grossteil des Tibetischen Plateaus und seine Randgebiete erstreckt. In der warmen Jahreszeit, während beide Arten Gebiete in derselben Höhenlage nutzen, selektieren Argali Habitate mit sanfter Steigung in einiger Entfernung von Klippen, während Blauschafe steiles Terrain in der Nähe von Klippen bevorzugen [10]. Ausserdem unterscheiden sie sich in ihrer Nahrung: Blauschafe selektieren Halbsträucher und Gras-dominierte Gesellschaften, während Argali Kräuter-dominierte Gesellschaften bevorzugen [10]. Argali und Blauschaf scheinen daher koexistieren zu können durch eine Aufteilung des Habitats / der Nahrung, das/ die wiederum durch artspezifische Strategien zur Vermeidung von Prädatoren bestimmt wird, zusammen mit morphologischen Unterschieden. Die langen schlanken Beine des Argali dienen mehr einer Strategie des Davonlaufens über offenes und hügeliges Gelände. Umgekehrt verdankt das Blauschaf seinen relativ kurzen, kräftigen Beinen die Wendigkeit in steilem und rauem Gelände (d.h. Klippen), wohin es sich zurückzieht, um Raubtieren zu entkommen [6, 10].

Je mehr sich zwei Arten in ihren ökologischen Ansprüchen und ihrer Morphologie gleichen, desto höher das Potenzial für Konkurrenz, wie eine Studie über die Selektion des Winterhabitats von Blauschaf und Sibirischem Steinbock *Capra ibex sibirica* in einer andern Gegend der Ladakh Region zeigt [11]. Beide Huftierarten haben ähnliche ökologische Ansprüche und nutzen raues Gelände, um Raubtieren zu entkommen: der Erwartung nach sollte die Verbreitung der einen Art durch die Anwesenheit der anderen beeinflusst werden. Die Selektion des Winterhabitats zwischen Sibirischem Steinbock und Blauschaf war sehr ähnlich: beide Arten bevorzugten Gegenden in der Nähe zu Klippen, auf vergleichbarer Höhe (ca. 4100m ü.M.) und mit ähnlicher Schneebedeckung, sowie mittel-steilem bis steilem Gelände [11]. In einem Gebiet, in dem die Primärproduktion normalerweise gering, und während der Saison, in der die Verfügbarkeit von Ressourcen am niedrigsten ist, lässt eine starke Überlappung in der Habitatnutzung hohes Potenzial für Konkurrenz vermuten [11]. Weitere Studien sind nötig, um die Nahrungspräferenzen dieser Huftiere zu erfassen, um zu erfahren, ob die Habitatüberlappung auch zu einer Übernutzung der Ressourcen führt.

Es ist zu erwarten, dass Huftiere ihr Nutzungsmuster der Ressourcen der Anzahl an Konkurrenten anpassen. Kürzlich hat ein Vergleich der Habitatnutzung und Nahrungswahl von Blauschafen in 4 Studiengebieten mit unterschiedlicher Anzahl an sympatrischen Arten Hinweise darauf geliefert, dass Blauschafe ihr Verhalten der Intensität zwischenartlicher Konkurrenz angleichen [12]. Die Breite der Habitatnutzung durch das Blauschaf zeigte ein negatives Verhältnis mit der Anzahl sympatrischer Arten, d.h. sie war grösser in einem Gebiet, wo das Blauschaf alleine vorkam als in einem Gebiet, wo es mit 1 (Argali) oder 2 (Argali und Sibirischer Steinbock) koexistierte. Diese Resultate legen den Schluss nahe, dass Huftiere durch Aufteilung des Lebensraums koexistieren können, wenn die Anzahl der Arten im Gebiet steigt. Ausserdem zeigte das Verhältnis zwischen der Breite der Nahrungsnische des Blauschafs und der Anzahl sympatrischer Arten einen buckelförmigen Verlauf, d.h. sie war enger im Bereich der Allopatrie und im Bereich mit 5 sympatrischen Arten, und breiter im Bereich mittleren Artenreichtums an grossen Herbivoren (1-2 Arten) [12]. Die Autoren postulierten, dass die enge Nahrungsnische des Blauschafs in Allopatrie auf eigener Wahl beruhe, während sie in Gebieten mit hohem Artenreichtum an Herbivoren, wo Koexistenz nur durch Aufteilung der Ressourcen möglich ist, eine Notwendigkeit sei.

Die Einführung fremder Huftierarten mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen wie die der heimischen Arten kann grosses Potenzial für zwischenartliche Konkurrenz bedeuten (Tab. 1). Ein Beispiel ist der Fall des Europäischen Mufflon *Ovis aries musimon* und der Gämse *Rupicapra rupicapra rupicapra* in den Alpen. In unterschiedlichen Studiengebieten wurde eine Überlappung in der Ökologie (Habitat, Nahrung) zwischen den beiden Arten nachgewiesen [13, 14, 15], die es wahrscheinlich macht, dass Konkurrenz entstehen kann, wenn die Ressourcen begrenzt sind. In einem Gebiet der Französischen Alpen wurde eine Aufteilung des Habitats festgestellt, indem Gämse Wiesen bevorzugten, die von *Sesleria* und *Carex sempervirens* dominiert waren, und Mufflon von *Carex ferruginea* dominierte Wiesen selektierten [14]. Eine kürzliche Studie in den italienischen Alpen hat allerdings festgestellt, dass die Selektion von Fressplätzen durch Gämse durch die Nähe von Mufflon-Gruppen beeinflusst wurde [15]. Diese Resultate bestätigen die Wichtigkeit, Interaktionen zwischen Huftierarten zu untersuchen, besonders wo allochthone Arten das Überleben von einheimischen Arten beeinflussen können.

Der Mensch kann das Verhältnis zwischen Arten, und damit Konkurrenz, auch durch Modifikation von Lebensräumen beeinflussen. Ein Beispiel ist eine laufende Studie im zentralen Apennin (Abruzzen, Lazio und Molise Nationalpark, ALMNP) zur Wiedereinführung des Rothirschs *Cervus elaphus* und der bedrohten Apennin-Gämse *Rupicapra pyrenaica ornata* ("vulnerable", sensu IUCN: 1500-2000 Individuen übrig in der Wildnis). In den letzten Jahrhunderten haben Abholzung, Jagd, Landwirtschaft im Unterland und intensive Alpwirtschaft auf hochgelegenen Weiden, die vom Menschen freigelegt wurden, wo früher Apennin-Wälder vorkamen, die Landschaft verändert. Der Rothirsch wurde ausgerottet und die Apennin-Gämse nahm in den ersten

Jahrzehnten des letzten Jahrhunderts auf nur einige Dutzend Individuen ab, die auf eine kleine Berg-Gegend beschränkt waren, die zum ALMNP wurde (gegründet 1922). In den letzten 50 Jahren hat es neue Veränderungen im Gäms-Lebensraum gegeben: Rothirsche wurden im Park wiedereingeführt (1972-1987), während die Intensität der Alpwirtschaft auf alpinen Weiden abgenommen hat und aus dem streng geschützten Naturreservat, das die Kernzone der Gäms-Verbreitung repräsentiert, verschwunden ist. Über die Jahrzehnte ist die Anzahl der Rothirsche angestiegen, und die räumliche Überlappung mit dem Verbreitungsgebiet der Gämse hat zugenommen. Die beiden Arten teilen sich nun einen Lebensraum, der sich von jenem unterscheidet, in dem sie sich über vergangene Jahrtausende gemeinsam entwickelt haben. Im letzten Jahrzehnt wurde eine starke Abnahme (um ca. 50%; 1980-2000: ca. 150 Individuen, 2012: 73 Individuen; [16]) von Gämßen in ihrem ursprünglichen Kern-Verbreitungsgebiet verzeichnet, wo die Dichte an Rothirschen stark zugenommen hat (ca. 14 Individuen / 100ha). Für diese Abnahme ist die Wintersterblichkeit von Kitzen verantwortlich. Im Kernverbreitungsgebiet der Gämse hat eine laufende Studie folgendes gezeigt: 1) eine hohe Überlappung in der Verbreitung (>75%) und Nahrung (>90%) zwischen Rothirsch und Gämse in der warmen Jahreszeit; 2) eine signifikante Zunahme des Anteils unverdaulicher Pflanzenarten und einen Trend zur Abnahme der von den Gämßen am häufigsten gefressenen Arten gegenüber 1982-1984, als keine Rothirsche im Gebiet waren; 3) häufige Anzeichen von Veränderungen des Graslands durch Trittschäden von Rothirschen (ca. 60% der Studienflächen) [16]. Ein Vergleich zwischen 3 Studiengebieten mit unterschiedlichen Rothirsch-Dichten (keine Hirsche / mittlere Dichte / hohe Dichte) zeigte folgendes: 1) ein signifikant positives Verhältnis zwischen der Rothirsch-Dichte und Veränderung des Graslands durch Trittschäden, und 2) ein negatives Verhältnis zwischen der Rothirschdichte und der Effizienz der Nahrungsaufnahme, sowie Nahrungsqualität, bei weiblichen Gämßen [17]. Von 2012 bis 2013 war die Überlebensrate von Gämsskitzen am höchsten im Gebiet, wo keine Rothirsche vorkamen [17]. Bei alpinen Huftieren hängt die Körperverfassung und das Überleben von Kitzen von jenem ihrer Mütter ab [z.B. 8]. Diese Resultate legen nahe, dass Rothirsche einen negativen Einfluss auf das Überleben von Gämsskitzen im Winter haben, indem sie die Qualität des Graslands im Sommer/Herbst reduzieren, was wiederum die Effizienz der Nahrungsaufnahme und Nahrungsqualität säugender Gämssweibchen beeinflusst (Fig. 1).

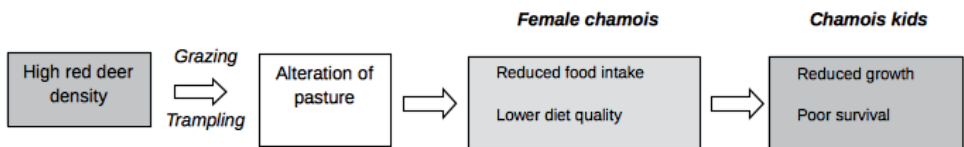


Abb. 1 Konkurrenz zwischen Rothirschen und Apennin-Gämßen in einem Gebiet in Zentral-Italien [16, 17]

Als Schlussfolgerung lässt sich festhalten, dass die Informationen zu Interaktionen zwischen alpinen Huftieren darauf hindeuten, dass Potenzial für Konkurrenz vor allem in der kalten, nährstoffarmen Saison besteht, aber dass sie während der warmen Jahreszeit durch die Ausbeutung von Ressourcen ausgelöst wird. Zusätzliche Studien sind nötig, vor allem in Gegenden, wo menschliche Aktivitäten (z.B. Einführungen von Arten; Modifikation von Lebensräumen) die Mechanismen der Koexistenz zwischen Arten verändern und so das Potenzial für Konkurrenz erhöhen können.

REFERENCES

- [1] Gause G.F. 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- [2] Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 4, 53–74.
- [3] Putman R.J. 1996. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman and Hall, London.
- [4] de Boer W.F. & Prins H.H.T. 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia* 82, 264–274.
- [5] Hofmann R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443–457.
- [6] Schaller G.B. 1977. Mountain monarchs. University of Chicago Press, Chicago.
- [7] Shackleton D.M. & Bunnell F.L. 1987. Natural factors affecting productivity of mountain ungulates: a risky existence? *Proceedings of the Conference on the Reintroduction of Predators in Protected Areas, Torino (Italy)*: 46–56.
- [8] Côté S.D. & Festa-Bianchet M. 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127, 230–238.
- [9] Mishra C., Van Wieren S.E., Ketner P., Heitkong I.M.A. & Prins H.H.T. 2004. Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology* 41, 344–354.
- [10] Namgail T., Fox J.L. & Bhatnagar Y.V. 2004. Habitat segregation between sympatric Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Zoology* 262, 57–63.
- [11] Namgail T. 2006. Winter habitat partitioning between Asiatic Ibex and Blue Sheep in Ladakh, Northern India. *Journal of Mountain Ecology* 8, 7–13.
- [12] Namgail T., Mishra C., de Jong C.B., van Wieren S.E. & Prins H.H.T. 2007. Effects of herbivore species richness on the niche dynamics and distribution of blue sheep in the Trans-Himalaya. *Diversity and Distributions* 15, 940–947.
- [13] Pfeffer P. & Settimo R. 1973. Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour (Alpes maritimes). *Mammalia* 37, 203–219.
- [14] Darmon G., Calenge C., Loison A., Jullien J.M., Maillard D. & Lopez J.F. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35, 45–53. [15] Chirichella R., Ciuti S. & Apollonio M. 2013. Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. *Mammalian Biology* 78, 344–350.
- [16] Ferretti F., Minder I., Corazza M., Ferrari C., Troiani N., Saggi A. & Lovari S. 2012. Reintroduced red deer and

threatened Apennine chamois: can restoration of biodiversity elicit concern? 86th Annual Meeting of the German Society of Mammalogy. Frankfurt a.M. (Germany), 4th-8th September 2012. *Mammalian Biology* 77, 8.

[17] Ferretti F., Corazza M., Campana I., Minder I., Pietrocini V., Costa A., Cesaretti G., Ferrari C., Troiani N. & Lovari S. 2013. Threatened Apennine chamois and reintroduced red deer: deer as a limiting factor. 87th Annual Meeting of the German Society of Mammalogy. Prague (Czech Republic), 8th-12th September 2013. *Mammalian Biology* 78, 10.

Jürgen Hummel¹, Marcus Clauss²

¹Department of Animal Sciences, University Göttingen, Germany. Email: jhummel@gwdg.de

²Clinic for Zoo Animals, Exotic Pets and Wildlife, Vetsuisse Faculty, University of Zurich, Switzerland
Email: mclauss@vetclinics.uzh.ch

Il problema della coesistenza e della competizione tra i ruminanti (e i grandi erbivori in generale) ha stimolato a lungo l'interesse scientifico. Nonostante la nicchia alimentare sia il risultato di molteplici fattori, essa rappresenta sicuramente il principale candidato per spiegare la coesistenza di più erbivori all'interno di un'area. A questo scopo, una profonda conoscenza delle interazioni erbivoro-pianta è fondamentale per meglio comprendere questo fenomeno. A tal proposito, un ruolo importante è giocato dalle caratteristiche nutrizionali dei differenti gruppi di piante foraggere e dalla posizione delle specie animali sui due assi dell'ecologia nutrizionale degli erbivori, rappresentati da:

- 1) la preferenza per un certo tipo di pianta, o morfo-fisiologia digestiva: *grazer* (pascolatore) o *browser* (brucatore), rispettivamente indicati anche come "tipo bovino" o "tipo alce";
- 2) la massa corporea.

Le piante come cibo e loro implicazioni sulle caratteristiche morfo-fisiologiche delle tipologie di erbivori

Gli erbivori utilizzano una risorsa alimentare piuttosto abbondante, ma anche alquanto "resistente". Sebbene, ovviamente, esistano modelli generali relativi all'utilizzo del materiale vegetale verde, particolari gruppi di piante, come l'erba (*grass*) e le piante arbustive (*browse*), si distinguono per le loro diverse qualità. Il contenuto in nutrienti e il comportamento fermentativo, per esempio, sono fattori importanti in grado di influire sulla cinetica ottimale del transito dei *digesta* / tempo medio di ritenzione (TMR). Nonostante le piante arbustive siano spesso considerate un cibo generalmente "superiore", le evidenze disponibili a questo proposito sono in realtà limitate. La Tabella 1 offre una panoramica dei principali contenuti nutrizionali di differenti tipi di piante e del comportamento fermentativo delle stesse [1]. È necessario specificare che, mediamente, le piante arbustive sono meno digeribili (in seguito alla loro maggiore lignificazione) rispetto all'erba, mentre quest'ultima viene digerita meglio, seppure più lentamente. Di conseguenza, per massimizzare l'apporto energetico ricavato dall'erba, i pascolatori dovrebbero mostrare un maggiore tempo di ritenzione dell'alimento nel canale alimentare, mentre, idealmente, questo tempo dovrebbe essere relativamente più breve nei brucatori. Quest'ultima soluzione potrebbe anche valere per le piante erbacee, fermentate rapidamente e completamente, e che per questo sembrano essere un alimento di qualità elevata. Le particolari modalità di transito dei *digesta* sono legate a importanti caratteristiche morfo-fisiologiche del tratto gastrointestinale (ad esempio le caratteristiche dei prestomaci dei ruminanti) [2]. Tra gli aspetti più importanti vi è la distribuzione delle papille ruminali: ad esempio, nei pascolatori si trovano papille piccole, localizzate dorsalmente e ventralmente, che in genere identificano un rumine come stratificato; al contrario, la distribuzione nei brucatori appare più uniforme. Sono inoltre state osservate particolari caratteristiche che permettono di classificare i ruminanti in *cattle-type* ("tipo bovino": rumine stratificato e elevato rapporto TMR di particelle / TMR di soluti) o *moose-type* ("tipo alce": rumine poco stratificato e basso rapporto TMR di particelle / TMR di soluti) [3].

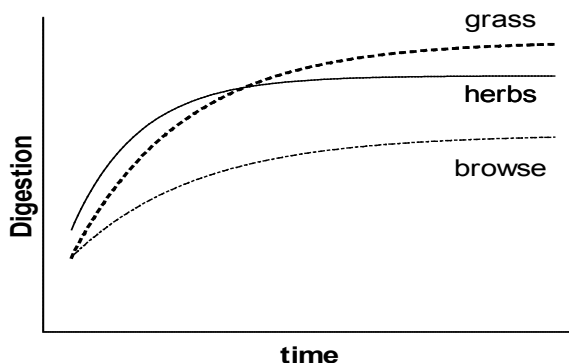


Figura 1: Caratteristiche fermentative di differenti foraggi [1]. *grass* = erba; *herbs* = piante erbacee; *browse* = piante arbustive.

Tabella 1: Composizione in nutrienti di diversi foraggi [1].

	% materia secca		
	Fibre (NDF ¹)	Lignina (ADL ²)	Proteina grezza
Erba	63	5.8	15
Piante arbustive	42	13	21
Piante erbacee	38	8.7	20

(¹Fibra al Detergente Neutro; ²Lignina al Detergente Acido)

Devono poi essere considerate ulteriori proprietà dell'alimento, ad esempio il contenuto minerale -solitamente maggiore nelle piante arbustive- così come le caratteristiche meccaniche delle piante. Tra queste, la loro capacità abrasiva [4], la resistenza alla triturazione, o altre caratteristiche legate alla disintegrazione delle particelle alimentari (per es. la tipologia di particelle risultanti dai *digesta*) [5, 6]. Ancora, è opportuno considerare la distribuzione spaziale dell'alimento (bidimensionale per le dense distese erbose, tridimensionale per le meno dense formazioni arbustive). Un'ulteriore differenza tra erba e piante arbustive (o, almeno, di abitudini alimentari fra pascolatori e brucatori), in termini di abrasività può essere inequivocabilmente dimostrata per gli erbivori africani [7], ma è presumibilmente presente anche negli erbivori delle zone temperate. L'utilizzo dell'erba come fonte di cibo e l'alimentazione da terra portano ad aumentare l'ingestione di agenti abrasivi (silice): l'evoluzione dell'ipsodonzia nei pascolatori è generalmente considerata un adattamento a questo fenomeno. Un altro fattore da tenere in considerazione potrebbe essere la resistenza alla triturazione del cibo [8], che per ora rimane un settore d'indagine potenzialmente stimolante (nell'ipotesi che le piante arbustive mostrino meno resistenza alla triturazione, almeno nella misura in cui siano presenti piccoli ramoscelli). Le differenze tra gli apparati masticatori delle due tipologie di erbivori supporterebbero tale ipotesi [9]. In generale,

alcune delle caratteristiche sopra citate si adattano bene al caso degli ambienti tropicali, ma sono presenti, sebbene in maniera più moderata, anche negli ecosistemi temperati.

Massa corporea

Ovviamente, le differenze nutrizionali sopra descritte dovrebbero tenere in considerazione altri aspetti legati a fattori individuali, come per esempio l'età delle piante (il materiale delle piante giovani sarà meno fibroso, e quindi meglio digeribile, indipendentemente dalla sua origine -erba o arbusti). In tal senso, la massa corporea dell'animale è il fattore probabilmente più importante nell'influenzare la qualità della dieta scelta, e si può supporre che sia il secondo più importante fattore in grado di regolare le comunità di erbivori. Un classico esempio utilizzato per spiegare la coesistenza fra più erbivori (il principio di Jarman-Bell) enfatizza questo aspetto, mettendo in relazione l'aumento della massa corporea con l'aumento del consumo di una dieta di bassa qualità. È stato infatti dimostrato come, tra gli erbivori, la qualità della dieta diminuisca all'aumentare della massa corporea [10]. D'altra parte, si ritiene spesso che l'aumento di massa corporea sia legato direttamente all'aumento della capacità digestiva. Tuttavia, le prove di tale relazione in termini di tempo di ritenzione o di digeribilità della fibra, almeno oltre una certa soglia, sono frammentarie [11, 12]. La replezione del tratto digerente –cioè il livello di cibo processato in relazione alle richieste energetiche– non aumenta in maniera proporzionale alla massa corporea [13]; inoltre, gli sforzi meccanici durante la processazione del cibo sono sicuramente sostenuti più facilmente da animali di massa maggiore.

Conseguenze per la coesistenza di grandi erbivori e limitazioni nella scelta del cibo

I fattori sopra descritti aiutano a spiegare la coesistenza di più specie all'interno di un'area. Le differenze nelle caratteristiche fisiologiche e morfologiche degli erbivori sono potenzialmente in grado di favorire o limitare l'adozione di una particolare dieta. Un esempio può essere rappresentato dal tempo di ritenzione dei *digesta* nel tratto alimentare: se un transito relativamente rapido di fluidi è generalmente considerato positivo -per l'effetto stimolante sull'efficienza microbica [14] e quindi sull'efficienza della camera di fermentazione (fino a che il tasso di transito rimane sufficientemente basso da assicurare un'adeguata digestione delle fibre)- questa è più una necessità per i brucatori che per i pascolatori. Nei primi, un elevato tasso di transito dal rumine aumenta la *washout* delle tossine dalla camera di fermentazione, dove la detossificazione può avvenire tramite il metabolismo microbico e l'interazione con le proteine salivari [15]. I denti brachidonti sono un altro elemento che costringe questi erbivori a una nicchia alimentare da brucatore. Inoltre, è interessante speculare sui meccanismi prossimi che sottendono la selezione di particolari piante. Ad esempio, se si considera il caso della capacità abrasiva, il feedback negativo si presenterà solo a distanza di anni. Pertanto, è probabile una qualche componente innata per la preferenza alimentare verso le piante arbustive. Altre caratteristiche degli alimenti potrebbero avere effetti sufficientemente a breve termine per permettere un feedback più immediato, nella misura in cui la dieta sia più o meno appropriata alla fisiologia e alla morfologia dell'erbivoro considerato (ad esempio tramite l'aumento del riempimento ruminale o gli effetti dell'insieme delle piante secondarie, le cui conseguenze si manifestano nell'arco di alcune ore). Tutti i fattori sopra citati possono influire sulla coesistenza tra erbivori. Ovviamente, più le risorse alimentari saranno limitate, più aumenterà l'importanza dei fattori legati alla dieta. Almeno in alcune aree, gli erbivori possono permettersi di coesistere e fare affidamento su una stessa fonte di cibo semplicemente perché le loro popolazioni sono limitate da altri fattori: ad esempio, l'utilizzo della stessa nicchia durante l'estate potrebbe essere legato a limitazioni nel numero di individui negli habitat invernali. In questo studio proporremo dei collegamenti tra esempi di comunità di erbivori tratti dalla letteratura e le capacità fisiologiche degli individui che le compongono.

ECO-PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF INTERSPECIFIC COMPETITION AMONG RUMINANTS

Jürgen Hummel¹, Marcus Clauss²

¹Department of Animal Sciences, University Göttingen, Germany. Email: jhummel@gwdg.de

²Clinic for Zoo Animals, Exotic Pets and Wildlife, Vetsuisse Faculty, University of Zurich, Switzerland
Email: mclauss@vetclinics.uzh.ch

Coexistence and competition of ruminants (and large herbivores in general) have stimulated scientific interest for years. While finally representing the outcome of a plethora of different factors, dietary niche surely represents a first candidate for the explanation of coexistence of herbivores in an area. A thorough understanding of herbivore-plant interactions can be regarded as a major key to a better understanding of the phenomenon. Important factors in this respect are nutritional characteristics of distinct feeding plant groups and the position of a species on two major axes of nutritional ecology of herbivores, represented 1) by food plant preference/digestive morphophysiology (*grazer* vs. *browser* or cattle-type vs. moose type) and 2) by body mass.

Plants as food and their reflectance in morphophysiological characteristics of feeding types

Herbivores make use of a rather abundant, but also rather “resistant” food resource. While there are obviously general patterns how to use vegetative/green plant material, on average particular plant groups like *grass* and *browse* pose particular challenges in different properties. Nutrient contents and fermentative behavior represent important factors, influencing optimal kinetics of *digesta* flow/mean retention time (MRT). While *browse* is sometimes considered to be “superior” food in general, actually there is limited evidence for this view. Table 1 gives some overview on major nutrient contents and fermentative behavior of different plant types [1]. It needs to be stated that on average, *browse* is less digestible (due to heavier lignification) than *grass*, while the latter poses the challenge of being rather well, but slowly digestible. In consequence, to maximize energy harvest from such plant types, *grazers* should show longer retention times for food particles in the gut, while ideally they should be relatively shorter in *browsers*. The latter solution should also apply to herbs, which in fact seem to represent high quality food, being fermented rather fast and comprehensively.

Particular *digesta* outflow patterns are correlated to important morphological characteristics of the gastrointestinal tract, particularly the ruminant forestomach [2]. Among the most prominent are distribution of rumen papilla (e.g. in *grazers* little papilla dorsally and ventrally, generally referred to as stratified rumen, compared to rather even distribution in *browsers*). Particular combinations of characters are observed, that have been labeled cattle-type (stratified rumen and high ratio of mean retention time particle/solute $MRT_{\text{particle}}/MRT_{\text{solute}}$) and moose-type ruminants (little stratified rumen and low ratio of $MRT_{\text{particle}}/MRT_{\text{solute}}$) [3].

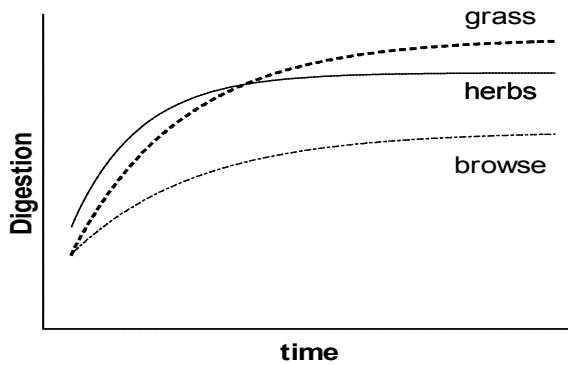


Figure 1: Fermentation characteristics of different forages (according to Hummel et al. 2006)

Table 1: Nutrient composition of different forages (according to Hummel et al. 2006)

	% dry matter		
	Fibre (NDF ¹)	Lignin (ADL ²)	Crude protein
<i>Grass</i>	63	5.8	15
<i>Browse</i>	42	13	21
<i>Herbs</i>	38	8.7	20

(¹Neutral-detergent fibre; ²acid-detergent lignin)

Besides other nutritional characteristics like generally higher mineral contents in *browse*, mechanical characteristics of plants like abrasiveness [4], resistance to comminution, further characteristics of food particle disintegration like resulting *digesta* particle types [5, 6] or simply physical distribution in space (2-dimensional, dense *grass* swards vs. 3-dimensional, less dense distribution in *browse*) represent a separate field. A difference between *grass* and *browse* (or at least a grazing or browsing feeding habit) in terms of abrasiveness of selected diet could be demonstrated rather unequivocally for African herbivores [7], but is expected to be present in temperate herbivore communities as well. *Grass* as food and a feeding style from the ground lead to increased abrasive (silica) ingestion, and evolution of hypsodonty among *grazers* is generally considered an adaptation to this. A further potential factor is resistance to food comminution [8], but to date remains a potentially rewarding field to be investigated in more depth (with the hypothesis that *browse* represents less comminution resistance, at least as long as little twigs are included). Differences in chewing apparatus between feeding types have been demonstrated and would support this scenario [9]. In general, some of the characteristics outlined above particularly apply to the tropics, but are existent, eventually slightly more moderate, in temperate ecosystems as well.

Body mass

Obviously, nutritional differences between food plants as outlined above should be regarded to be present on the level of averages of overlapping ranges rather than being exclusive (young plant material will be less fibrous and therefore well digestible irrespective of its origin). Body mass of the respective herbivore probably is the most significant factor influencing such quality patterns in the diet as selected, and it can be expected to be the second major factor shaping herbivore communities. A classic explanatory scenario for the coexistence of herbivores (the Jarman-Bell principle) emphasizes this point in relating an increase in body mass with an increasing consumption of a diet of lower quality. In fact, there is empirical evidence for some decrease in diet quality with body mass among herbivores [10]. On the other hand, an increase in body mass is often regarded to be linked directly to an increase in digestive capacity in this scenario. However, at least above a certain threshold, there is little evidence for such increase in terms of retention time or fibre digestibility [11, 12]. The fill of the digestive tract - i.e. the sheer amount of food processed in relation to energetic requirements - to increase disproportionately with body mass [13]; in addition, mechanical challenges of food processing surely will be faced more easily by animals of larger body mass.

Consequences for coexistence of large herbivores and limitations in food choice

The aforementioned factors help to explain coexistence of species in an area. Differences in physiological and morphological characteristics of herbivores have the potential to favor or limit the use of a particular diet, respectively. *Digesta* retention time of solutes in the gut may be taken as an example: While in general, a relatively fast passage rate of fluid from the rumen is regarded beneficial due to a maximizing effect on microbial harvest [14] and therefore fermentative efficiency of the fermentation chamber (as long as passage rate of particles stays low enough to ensure proper fiber digestion), this is less of an option for browsing than for grazing ruminants; in the former, a high passage rate from the rumen will increase washout of toxins from the fermentation chamber (where detoxification can occur via microbial metabolism and interactions with salivary proteins) [15]. Brachydont teeth are another example for a factor restricting herbivores to a browsing food niche. As an aside, it is interesting to speculate on the proximate mechanisms resulting in the selection of particular plants. E.g. when looking at the example of abrasiveness, the negative feedback will only occur after years. Therefore, some inborn component of a food preference for *browse* is likely. Other characteristics of food types should have consequences short termed enough to allow more direct feedback if the selected diet is appropriate or not for physiology and morphology of the respective herbivore (e.g. via increased rumen fill or effects of secondary plant compounds, leading to consequences on a timescale of hours). All the aforementioned factors will take their influence on the coexistence of herbivores. Obviously, the importance of dietary factors will increase the more limited food resources are. At least in certain areas, herbivores can afford to coexist and to rely on an identical food resource simply because their populations are limited by other factors; e.g. use of an identical niche during summer may be possible due to restrictions on population numbers in winter habitats. In this contribution we will link examples of herbivore communities from the literature with the physiological capacities of their members.

Jürgen Hummel¹, Marcus Clauss²

¹Department of Animal Sciences, University Göttingen, Germany. Email: jhummel@gwdg.de

²Clinic for Zoo Animals, Exotic Pets and Wildlife, Vetsuisse Faculty, University of Zurich, Switzerland
Email: mclauss@vetclinics.uzh.ch

Koexistenz und Konkurrenz unter Wiederkäuern (und grossen Pflanzenfressern im Allgemeinen) stehen seit Jahren im wissenschaftlichen Interesse. Während die Nahrungsnische das Resultat einer Vielzahl von unterschiedlichen Faktoren repräsentiert, ist sie mit Sicherheit die erste Kandidatin für eine Erklärung der Koexistenz zwischen Pflanzenfressern innerhalb eines Gebiets. Interaktionen zwischen Herbivoren und Pflanzen können als Schlüssel für ein besseres Verständnis des Phänomens angesehen werden. Wichtige Faktoren hierfür sind die Nährstoffeigenschaften bestimmter Gruppen von Futterpflanzen und die Position einer Art auf zwei Hauptachsen der Nährstoffökologie von Herbivoren, die durch 1) die Präferenz für Futterpflanzen/Verdauungsmorphophysiologie (Grasfresser – Konzentratselektierer oder Kuh – Elchtyp) und 2) die Körpermasse repräsentiert werden.

Pflanzen als Nahrung und deren Widerspiegelung in morphophysiologischen Eigenschaften von Nahrungstypen

Pflanzenfresser nutzen eine zwar reichlich vorhandene, aber auch ziemlich ‚resistente‘ Nahrungsquelle. Während es natürlich generelle Muster in der Nutzung von vegetativem/grünem Pflanzenmaterial gibt, stellen verschiedene Pflanzengruppen wie Gräser und Sträucher/Knospen („Browse“) im Mittel verschiedene Herausforderungen hinsichtlich unterschiedlicher Eigenschaften. Nährstoffgehalt und fermentative Eigenschaften sind wichtige Faktoren, die die optimale Kinetik des Flusses von Verdauungsprodukten / die mittlere Verweilzeit (MRT) beeinflussen. Obwohl ‚Browse‘ generell als ‚bessere‘ Nahrung angesehen wird, gibt es für diese Sicht wenig Beweise. Tabelle 1 gibt einen Überblick über den hauptsächlich Nährstoffgehalt und die fermentativen Eigenschaften verschiedener Pflanzentypen [1]. Es muss gesagt werden, dass ‚Browse‘ im Mittel schlechter verdaulich ist (wegen der erhöhten Verholzung) als Gras, das zwar gut, aber dafür nur langsam verdaut werden kann. Für maximalen Energiegewinn sollten Nahrungspartikel daher bei Grasfressern eine längere Verweilzeit im Darm aufweisen, während diese bei Konzentratselektierern kürzer sein sollte. Letzteres sollte auch auf Kräuter zutreffen, die qualitativ hochwertige Nahrung darzustellen scheinen, die schnell und vollständig fermentiert wird. Bestimmte Ausflussmuster von Verdauungsprodukten sind mit wichtigen morphologischen Eigenschaften des Magen-Darm-Trakts korreliert, vor allem dem Vormagen von Wiederkäuern [2]. Zu den auffälligsten gehört die Verteilung der Pansenzotten (bei Grasfressern z.B. kleine Zotten dorsal und ventral, was generell als stratifizierter Pansen bezeichnet wird, im Vergleich zu einer gleichmässigen Verteilung bei Konzentratselektierern). Es werden bestimmte Kombinationen von Eigenschaften beobachtet, die als Kuh-typische (stratifizierter Pansen und hohes Verhältnis zwischen der mittleren Verweildauer von Partikeln / Lösung $MRT_{\text{Partikel}}/MRT_{\text{Lösung}}$) oder Elch-typische (wenig stratifizierter Pansen und tiefes Verhältnis zwischen $MRT_{\text{Partikel}}/MRT_{\text{Lösung}}$) Wiederkäuer bezeichnet wurden [3].

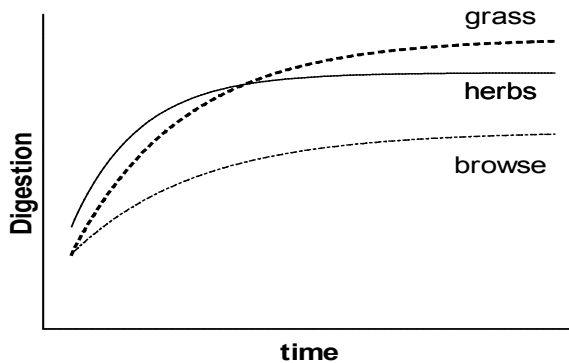


Abb. 1: Fermentationseigenschaften verschiedener Nahrungstypen (nach Hummel et al. 2006)

Table 1: Nährstoffzusammensetzung verschiedener Nahrungstypen (nach Hummel et al. 2006)

	% Trockensubstanz		
	Fasern (NDF ¹)	Lignin (ADL ²)	Rohprotein
Gras	63	5.8	15
Sträucher/ Knospen	42	13	21
Kräuter	38	8.7	20

(¹Neutral-detergent fibre; ²acid-detergent lignin)

Neben andern Nährstoffeigenschaften wie einem generell höheren Mineraliengehalt in ‚Browse‘, repräsentieren mechanische Eigenschaften von Pflanzen wie Abrasivität [4] und Zerkleinerungsresistenz, und weitere Eigenschaften der Auflösung von Nahrungspartikeln wie die entstehenden Typen von Verdauungspartikeln [5, 6] oder einfach die physikalische Verteilung im Raum (zweidimensionale, dichte Grashalme im Vergleich zu dreidimensionaler, weniger dichter Verteilung bei ‚Browse‘) einen anderen Fachbereich. Ein Unterschied zwischen Gras und ‚Browse‘ (oder zumindest einer Ernährungsgewohnheit, die der eines Grasfressers, bzw. Konzentratselektierers entspricht) in Bezug auf die Abrasivität der selektierten Nahrung konnte klar für afrikanische Herbivoren gezeigt werden [7], aber es wird erwartet, dass dieser auch bei Pflanzenfresser-Gesellschaften der gemässigten Breiten besteht. Gras als Nahrung und eine Nahrungsaufnahme vom Boden führen zu erhöhter Aufnahme von abrasivem Material (Kieselsäure), und die Evolution von Hypsodontie wird im allgemeinen als Anpassung daran gesehen. Ein weiterer potenzieller Faktor ist die Resistenz gegen Nahrungszerkleinerung [8], aber dies bleibt bisher ein möglicherweise lohnendes Thema, das vertieft untersucht werden könnte (mit der Hypothese, dass ‚Browse‘ weniger Resistenz gegen Zerkleinerung aufweist, zumindest solange kleine Zweige miteinbezogen werden). Unterschiede im Kauapparat sind zwischen den Nahrungstypen nachgewiesen worden und würden für dieses Szenario sprechen [9]. Generell treffen einige der oben beschriebenen

nen Eigenschaften besonders auf die Tropen zu, aber sie existieren, obschon in etwas geringerer Ausprägung, auch in Ökosystemen der gemässigten Breiten.

Körpermasse

Natürlich sollten Nährstoffunterschiede zwischen Nahrungspflanzen wie oben aufgeführt als Mittelwerte sich überschneidender Bereiche angesehen werden (junges Pflanzenmaterial ist weniger faserig und deshalb gut verdaulich, unabhängig von seiner Herkunft). Die Körpermasse des betreffenden Pflanzenfressers ist wahrscheinlich der signifikanteste Gesichtspunkt, der solche Qualitätsmuster in der selektierten Nahrung beeinflusst, und wäre erwartungsgemäss der zweitwichtigste Faktor, der Pflanzenfresser-Vergesellschaftungen bestimmt. Ein klassisches Szenario zur Erklärung von Koexistenz zwischen Herbivoren (das Jarman-Bell Prinzip) betont dies, indem es eine Zunahme in der Körpermasse mit zunehmender Aufnahme von Nahrung geringer Qualität in Verbindung bringt. Tatsächlich gibt es für Herbivoren empirische Nachweise für eine gewisse Verringerung in der Nahrungsqualität mit zunehmender Körpermasse [10]. Andererseits wird unter diesem Szenario eine Zunahme in der Körpermasse oft in direktem Zusammenhang mit einer Zunahme der Verdauungskapazität gesehen. Allerdings gibt es zumindest über einer gewissen Grenze wenig Beweise für eine solche Zunahme hinsichtlich der Verweilzeit von Nahrung im Magen-Darm-Trakt oder der Verdaulichkeit von Fasern [11, 12]. Die Füllung des Verdauungstrakts – d.h. die Menge an verwerteter Nahrung relativ zu den energetischen Bedürfnissen – nimmt nicht proportional mit der Körpermasse zu [13]; ausserdem können Tiere mit grösserer Körpermasse sicherlich die mechanischen Herausforderungen der Nahrungsverwertung leichter bewältigen.

Konsequenzen für die Koexistenz zwischen grossen Herbivoren und Einschränkungen in der Nahrungswahl

Die zuvor erwähnten Faktoren helfen, die Koexistenz verschiedener Arten in einem Gebiet zu erklären. Unterschiede in physiologischen und morphologischen Eigenschaften von Pflanzenfressern haben das Potenzial, eine bestimmte Nahrungswahl zu fördern oder zu limitieren. Als Beispiel kann die Verweilzeit von Verdauungsprodukten im Darm dienen: während generell eine relativ schnelle Durchflussrate von Flüssigkeit vom Pansen durch einen maximalen mikrobiellen Effekt [14] und daher Effizienz der Fermentationskammer (solange die Durchflussrate von Partikeln niedrig genug bleibt, um möglichst vollständige Verdauung von Fasern zu gewährleisten) als vorteilhaft angesehen wird, ist dies schwieriger für Konzentratselektierer als für Grasfresser. Bei Konzentratselektierern erhöht eine hohe Durchflussrate vom Pansen die Auswaschung von Giftstoffen aus der Fermentationskammer (wo die Entgiftung durch mikrobiellen Abbau und Interaktionen mit Proteinen aus dem Speichel stattfinden kann) [15]. Brachydonte Zähne sind ein anderes Beispiel für einen Faktor, der Herbivoren auf eine Konzentratselektierer-Nische beschränken kann. Als Randbemerkung ist es interessant, über die proximalen Mechanismen bei der Selektion bestimmter Pflanzen zu spekulieren. Bei der Abrasivität zum Beispiel ist ein negativer Feedback erst nach Jahren wahrzunehmen. Daher ist eine angeborene Komponente in der Bevorzugung bestimmter Nahrung wahrscheinlich. Andere Eigenschaften verschiedener Nahrungstypen sollten innerhalb genügend kurzer Zeit Wirkung zeigen, um direkteren Feedback zu erlauben, ob die selektierte Nahrung für die Physiologie und Morphologie des betreffenden Pflanzenfressers geeignet ist oder nicht (z.B. über die zunehmende Füllung des Pansen oder Effekte von Sekundärstoffen, die über einen Zeitraum von Stunden wirken). Alle oben genannten Faktoren haben einen Einfluss auf die Koexistenz von Herbivoren. Natürlich nimmt die Bedeutung von Nahrungsfaktoren zu, je begrenzter die Ressourcen sind. Zumindes in bestimmten Gebieten können Herbivoren es sich leisten zu koexistieren und dieselbe Nahrungsressource zu nutzen, weil ihre Populationsgrössen durch andere Faktoren limitiert werden; z.B. können

identische Nischen während des Sommers durch Begrenzungen der Populationsgrößen im Winterhabitat ermöglicht werden. In diesem Beitrag verbinden wir Beispiele von Herbivoren-Gesellschaften aus der Literatur mit den physiologischen Fähigkeiten ihrer Mitglieder.

REFERENCES

- [1] Hummel J., Südekum K.H., Streich W.J. & Clauss M. 2006. Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times. *Functional Ecology* 20, 989-1002.
- [2] Hofmann R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443-457.
- [3] Clauss M., Hume I.D. & Hummel J. 2010. Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal* 4, 979-992.
- [4] Janis C. & Fortelius M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentition, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63, 197-230.
- [5] Troelsen J.E. & Campbell J.B. 1968. Voluntary consumption of forage by sheep and its relation to the size and shape of particles in the digestive tract. *Animal Production* 10, 289-296.
- [6] Spalinger D.E., Robbins C.T. & Hanley T.A. 1986. The assessment of handling time in ruminants: the effect of plant chemical and physical structure on the rate of breakdown of plant particles in the rumen of mule deer and elk. *Canadian Journal of Zoology* 64, 312-321.
- [7] Hummel J., Findeisen E., Südekum K.H., Ruf I., Kaiser T.M., Bucher M., Clauss M. & Codron D. 2011. Another one bites the dust: faecal silica levels in large herbivores correlate with high-crowned teeth. *Proceedings of the Royal Society B* 278, 1742-1747.
- [8] Mtengeti E.J., Wilman D. & Moseley G. 1995. Physical structure of white clover, rape, spurrey and perennial ryegrass in relation to rate of intake by sheep, chewing activity and particle breakdown. *Journal of Agricultural Science* 125, 43-50.
- [9] Clauss M., Hofmann R.R., Streich W.J., Fickel J. & Hummel J. 2008. Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia* 157, 377-385.
- [10] Owen-Smith N. 1988. *Megaherbivores*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [11] Steuer P., Südekum K.H., Müller D.W.H., Franz R., Kaandorp J., Clauss M. & Hummel J. 2011. Is there an influence of body mass on *digesta* mean retention time in herbivores? A comparative study on ungulates. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 160, 355-364.
- [12] Steuer P., Südekum K.H., Müller D.W.H., Kaandorp J., Clauss M. & Hummel J. 2013. Fibre digestibility in large herbivores as related to digestion type and body mass - an in vitro approach. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 164, 319-326.

[13] Müller D.W.H., Codron D., Meloro C., Munn A., Schwarm A., Hummel J. & Clauss M. 2013. Assessing the Jarman-Bell principle: Scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 164, 129-140.

[14] Owens F.N. & Goetsch A.L. 1986. *Digesta* passage and microbial protein synthesis, In: *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* (Ed. by LP Milligan, WL Grovum & A Dobson). Reston Book, Englewood Cliffs, NJ, USA.

[15] Codron D. & Clauss M. 2010. Rumen physiology constrains diet niche: linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology* 88, 1129-1138.

Ezio Ferroglio

Università degli Studi di Torino,

Dipartimento di Scienze Veterinarie, Via L. Da Vinci 44, 10095 Grugliasco (TO)

Email: ezio.ferroglio@unito.it

I patogeni possono giocare un ruolo importante nella dinamica di popolazione degli ungulati selvatici, così come nelle relazioni interspecifiche tra diverse specie selvatiche, e tra queste ultime e le specie domestiche o gli esseri umani. Diversi parassiti possono infettare più specie ospite: questi sono i principali responsabili dell'insorgenza delle malattie infettive nelle specie selvatiche, domestiche e persino tra gli umani [1, 2]. Di solito l'effetto dei patogeni è legato principalmente all'abbondanza degli ospiti, mentre il loro ruolo nella distribuzione delle popolazioni selvatiche è ancora scarsamente studiato. Tuttavia, vi sono esempi di nematodi che possono riguardare le competizioni interspecifiche, come *Parelaphostrongylus tenuis*, parassita del cervo coda bianca, che nel Neartico limita l'espansione verso sud del caribù [3] o *Elaphostrongylus rangiferi*, nematode della renna in grado di colpire severamente altri ruminanti, ad esempio l'alce, in Scandinavia [4]. Nonostante la trasmissione di patogeni tra popolazioni selvatiche avvenga di solito in tempi medio-lunghi, le attività umane potrebbero introdurre molto rapidamente nuovi patogeni nelle popolazioni di ungulati selvatici, ad esempio attraverso le traslocazioni di fauna selvatica o la presenza di bestiame. L'introduzione di patogeni nelle popolazioni selvatiche non è un fatto inconsueto: ad esempio, tra il 1995 e il 2005 più di 12 nuovi patogeni sono stati scoperti nelle popolazioni selvatiche delle Alpi nord occidentali [5]. In Europa, oltre alle traslocazioni di fauna selvatica, la trasmissione reciproca di patogeni tra selvatici e domestici rappresenta uno dei principali problemi di sanità pubblica veterinaria e per coloro che si occupano di conservazione. Negli ultimi decenni, gli aumenti in termini di distribuzione e densità degli ungulati selvatici registrati in tutt'Europa [6] -parallelamente ad uno spostamento, all'interno del settore dell'allevamento, da un sistema più intensivo ad uno più estensivo, o perlomeno a sistemi con minor presenza umana sul territorio- hanno aumentato il rischio di contatto tra selvatici e domestici [7].

Sfortunatamente, di solito le patologie della fauna selvatica attraggono l'attenzione solo quando rappresentano una minaccia per la salute pubblica (come nel caso delle zoonosi, che possono colpire gli umani, o le patologie con un potenziale rischio per la salute o il commercio del bestiame), e sono quindi oggetto di eccezionali campagne di eradicazione. In tali casi la gestione è stata principalmente affidata ai veterinari, e gli interventi di solito sono stati condotti secondo l'approccio tipico del settore della salute pubblica, con la tendenza a gestire le patologie della fauna selvatica in modo simile a quelle delle specie domestiche [8]. Gli interventi di sanità pubblica veterinaria solitamente adottano un punto di vista accusatorio secondo il quale la fauna selvatica sarebbe *reservoir* di malattie, con l'applicazione di misure di regolazione che di solito non considerano le dinamiche di popolazione, il benessere o la conservazione della fauna selvatica [9].

Situazioni di questo tipo, nelle quali un parassita può colpire diversi ospiti, interessano sia la gestione sia la conservazione della fauna selvatica, nella misura in cui le patologie possono essere una minaccia per le specie a rischio di estinzione o colpire la densità e la produttività delle popolazioni selvatiche con valore economico o ricreativo [7]. Tra gli ungulati, due patologie condivise da due specie selvatiche di Caprinae (come camoscio e stambecco) e capre e pecore domestiche, hanno importanti ricadute sulle dinamiche delle popolazioni selvatiche, sulla loro struttura e sul loro benessere. La prima è la cheratoconjuntivite, causata da *Mycoplasma conjunctivae* nel camoscio alpino [10], la seconda è la rogna sarcoptica (*Sarcoptes scabiei*), che in Europa colpisce

diverse popolazioni di erbivori di montagna [11]. In entrambi i casi si sospetta che la patologia diffonda dalle popolazioni domestiche alle selvatiche, causando le ripetute epidemie che danneggiano le specie cacciate, le dinamiche di popolazione e il benessere animale.

Nelle Alpi Occidentali, la brucellosi, sostenuta da *Brucella melitensis* e *Brucella abortus*, è stata rilevata nello stambecco [12] e nel camoscio [8] come conseguenza di un contagio da pecore e bovini, rispettivamente. In entrambi i casi, l'infezione aveva avuto origine da mandrie/greggi infette, che condividevano i pascoli con stambecchi e camosci, ma sono state le specie selvatiche, inizialmente, ad essere indicate come minaccia per lo "stato di salute" del bestiame. Solo un'indagine a lungo termine ha permesso di confermare che, solo dopo essere stata eradicata nelle mandrie al pascolo sul territorio, l'infezione era sparita completamente anche dal camoscio. Anche per quanto riguarda lo stambecco studi recenti (Bassano et al., in prep) confermerebbero -come suggerito da un precedente esperimento- che questa specie non sia un *reservoir* di *B. melitensis* né un rischio per la salute delle specie domestiche [13].

Generalmente le patologie elmintiche sono di poco interesse, in quanto gli elminti sono di solito adattati ad un solo ospite e raramente sono trasmissibili ad altre specie; inoltre solitamente le infezioni non sono a denuncia obbligatoria. Tuttavia, i ruminanti selvatici e le specie domestiche possono condividere lo stesso nematode, come nel caso di *Haemonchus contortus*, nematode abomasale che può condurre a morte i giovani [14]. Il caso dell'infezione da *Neospora caninum* è piuttosto emblematico, in quanto questo protozoo è rimasto sconosciuto fino al 1989, quando è stato differenziato da *Toxoplasma gondii*. *N. Caninum* è ad oggi considerato una delle principali cause di aborto nei bovini [15] e diversi ricercatori evidenziano il possibile ruolo dei carnivori selvatici -ospiti definitivi- o degli ungulati e piccoli mammiferi -ospiti intermedi- come fonte di infezione anche per gli animali domestici. [16, 17, 8, 18, 19, 20]. Gli ungulati selvatici sono colpiti anche dalla paratubercolosi, sostenuta da *Mycobacterium avium paratuberculosis*. Anche se questa non è una malattia a denuncia obbligatoria e non esiste prova evidente del suo ruolo come zoonosi, i tentativi di controllarla o eradicarla dagli allevamenti sono aumentati in molte zone. Chiaramente, durante le strategie e i piani di gestione deve essere preso in considerazione il rischio che la fauna selvatica infetta -contaminando il suolo e i pascoli- possa annullare gli sforzi sostenuti da allevatori e autorità veterinarie, qualora questi intendano controllare l'infezione negli allevamenti. La paratubercolosi è ritenuta avere alta prevalenza nei conigli selvatici nel Regno Unito [21] e nei cervi sulle Alpi [22, 23] e l'infezione è stata accertata, in cervi e caprioli, anche in zone prive di allevamenti [24]. Comunque, anche se sulle Alpi sono stati segnalati alcuni casi nello stambecco [25], una recente indagine (Bassano et al., in prep) ha dimostrato che lo stambecco non rappresenta un *reservoir* di questa infezione e che, una volta diminuita o cessata la contaminazione dei pascoli da parte del bestiame, l'infezione nello stambecco scompare. Le malattie infettive emergenti sono quelle in cui un patogeno può adattarsi al nuovo ospite, una volta superata la barriera iniziale all'infezione (legata all'ospite, al patogeno o all'ambiente). Gli animali selvatici sono considerati la più probabile fonte di malattie infettive emergenti che possono mettere a rischio la salute degli esseri umani e delle specie domestiche [26] a causa del frequente contatto domestici-selvatici [26, 27]. Tuttavia, bisogna sottolineare che l'emergenza delle malattie infettive è spesso legata a fattori antropici e a cambiamenti ambientali [28, 27] indotti dagli umani. L'aumento di *Babesia spp.* -protozoo trasmesso da zecche- negli ungulati selvatici [29], è un chiaro esempio dell'effetto dei cambiamenti ambientali che, insieme alla traslocazione delle specie cacciate, può rappresentare una nuova minaccia per la salute delle specie selvatiche e dell'ambiente.

Anche se il pubblico e chi si occupa di gestione della fauna selvatica possono percepire le autorità per la sanità animale come foriere di cattive notizie ("avete questa malattia"), senza una controparte positiva ("potete fare questo") [8], la gestione delle patologie della fauna selvatica è ancora principalmente basata sulla sorveglianza e su studi di tipo descrittivo; tuttavia, limitare lo sforzo al semplice resoconto dell'insorgenza delle patologie nei selvatici ha un valore limitato, qualora non vengano forniti suggerimenti gestionali.

Di conseguenza, sono necessari più approcci di tipo sperimentale, se l'obiettivo è quello di produrre conoscenze preziose in grado di permettere ai ricercatori di proporre soluzioni gestionali mirate. Gli studi sperimentali dovrebbero, idealmente, combinare i dati dei monitoraggi con "esperimenti di campo", testando ipotesi riguardo -ad esempio- gli effetti dell'aggregazione e della densità degli ospiti sulla prevalenza della malattia [30, 31], o sulla persistenza dei patogeni. I modelli matematici possono aiutare a colmare quei gap di conoscenze che richiedono ricerche sperimentali più urgenti [32], ma gli sforzi della ricerca devono anche essere indirizzati allo sviluppo di strumenti diagnostici adatti alle specie selvatiche [33].

Pathogens can play an important role in the dynamics of wild populations of ungulates, as well as on interspecific relation among different wildlife species, wildlife and livestock or human beings. Many parasites can infect multiple host species and these are primarily responsible for outbreaks of infectious diseases in wildlife, livestock and indeed among humans [1, 2]. Usually the effect of pathogens is mainly linked with the host abundance, while the role of pathogens in wild species distribution is poorly studied. However there are examples of nematodes, such as *Parelaphostrongylus tenuis*, a white tailed deer parasite that limits the southward spread of caribou in the Neartic [3] or *Elaphostrongylus rangiferi*, a reindeer nematode which could severely affect other ruminants, such as moose, in Scandinavia [4], that could affect interspecific competitions.

Transmission of pathogens among wild populations generally occurs in mid-long time, however human activities could very quickly, via wildlife translocation or livestock, introduce new pathogens in wild ungulates population. Pathogen introduction in wildlife is not so infrequent and, for example, it has been reported that from 1995 to 2005 more than 12 new pathogens have been discovered in wildlife from the North western Alps [5]. In Europe, apart from wildlife translocation, mutual transmission between wildlife and livestock represents one of the main concerns for public health veterinary and conservationists. In the last decades the increased distribution and densities of wild ungulates registered all across Europe [6], together with a moving within the livestock industry from more intensive to more extensive farming systems, or, at least, systems with a lower human presence on the field, have increased the risk of contact between wildlife and livestock [7].

Unfortunately when wildlife diseases attract the attention of the public, it is usually in relation to diseases that pose a threat for public health (such as zoonoses which can affect humans, or diseases with a potential for livestock health or trading), which are thus the subject of high-profile campaigns for eradication. In all such cases management has primarily been entrusted to veterinarians and intervention has been usually based on a public health approach with a tendency to manage wildlife diseases in a similar way as for livestock [8]. Public health veterinary intervention usually places the main emphasis on the incriminative "wildlife reservoir of disease" point of view, with the application of regulatory measures which usually do not consider wildlife population dynamics, welfare or conservation [9].

Multihost situations of this type are equally of concern for wildlife management and conservation, as diseases can be a threat for endangered species or affect the productivity and density of wildlife populations with an economic or recreational value [7]. Among ungulates two diseases shared among wild caprines (such as chamois and ibex), and domestic sheep and goats have important consequences on wildlife population dynamic, on structure and their welfare. One is keratoconjunctivitis due to *Mycoplasma conjunctivae* in alpine chamois [10], and the second one is sarcoptic mange (*Sarcoptes scabiei*), affecting several populations of mountain herbivores in Europe [11]. In both cases the disease is suspected to spread from domestic livestock to wildlife and is responsible for repeated outbreaks that affect hunting harvest, population dynamics and animal welfare.

In the western Alps Brucellosis due to *Brucella melitensis* and *Brucella abortus* has been detected in Alpine ibex [12] and Chamois [13] as a result of a spill over respectively from sheep and cattle. In both cases infection originated from infected herd/flock grazing on the same pasture with ibex and chamois, but wildlife

was firstly incriminate as a treat for livestock “health status”. Only long term survey allows to confirm that, after eradication in livestock grazing on the areas, the infection completely disappeared from chamois. Also for Ibex recent findings (Bassano et al., in prep) confirm, as suggested in a previous experimental trial, that ibex seems not to be a *reservoir* of *B. melitensis* and a risk for livestock health [13].

Generally speaking helminthic diseases are of low concern because helminths are usually adapted to one host specie and rarely transmit to others, and moreover they are usually not notifiable. However wild ruminants and livestock can share the same nematode, such as in the case of *Haemoncus contortus*, an abomasal nematode which can cause death in juveniles [14]. The case of *Neospora caninum* infection is rather emblematic, because this protozoan parasite was unknown until 1989, when it was differentiated from *Toxoplasma gondii*. *N. caninum* is nowadays considered to be one of the greatest causes of abortion in cattle [15] and several researchers highlight the possible role of wild carnivores, as the definitive host, or ungulates and small mammals, which are intermediate hosts, as source of infection also for domestic animals [16, 17, 8, 18, 19, 20]. Wild ungulates have been also infected by Paratuberculosis due to *Mycobacterium avium paratuberculosis*. Even if it is not a notifiable disease and there is no clear evidence of its role as a zoonosis. However attempts to control or eradicate it in cattle are increasing in many areas. Clearly if farmers and veterinary authorities wish to control the infection in cattle, the risk that infected wildlife, contaminating soil and pasture, can cancel out their effort, must be taken into consideration in managing plans and strategies. Paratuberculosis is considered highly prevalent among wild rabbits in UK [21] and red deer in the Alps [22, 23] and infection has been found in red and roe deer also in areas without livestock [24]. However even if cases have been signalled in the Alps in Ibex [25] a recent survey (Bassano et al., in prep) clearly demonstrates that ibex does not represent a *reservoir* for this infection and, as the contamination of pastures by livestock is decreased or ceased, infection disappeared from ibex.

Emerging infectious diseases are those where a pathogen may become self-sustaining in the new host once the initial (environment, host- or pathogen-related) barrier to infection has been crossed.

Wild animals are considered to be the most likely source of new emerging infectious diseases that put at risk the health of human beings and livestock [26] due to a the fertile livestock–wildlife interface [26, 27]. However it must be stressed that causes for the emergence of infectious diseases are often related to anthropogenic factors and, human driven, environmental changes [28, 27]. The increase of *Babesia spp* in wild ungulates [29], a tick transmitted protozoan, is a clear example of the effect of environmental changes, together with game species translocation, that can pose a new treat to wildlife and environment health.

Even if wildlife managers and the public may perceive animal health authorities as purveyors of bad news (“you got this disease”) with no positive counterpart (“you can do this”) [8], wildlife disease management is still based mainly on surveillance and descriptive studies, but, limiting the effort to the mere reporting of wildlife disease outbreaks, is of limited value if management recommendations are not given. Therefore more experimental approaches are strongly needed if the aim is to produce substantial knowledge that enables researchers to make targeted management recommendations. Experimental studies should ideally combine surveys’ data with “field experiments” testing hypotheses regarding for example the effects of host aggregation and density on disease prevalence [30, 31] as well as pathogen persistence. Mathematical modelling may help to identify those knowledge gaps that most urgently need experimental research [32], but research effort must also be focused on the development of diagnostic tools suitable for wildlife species [33].

Krankheitserreger können eine wichtige Rolle in der Populationsdynamik wilder Huftiere spielen, sowie in zwischenartlichen Beziehungen unterschiedlicher Wildtierarten, zwischen Wild- und Nutztieren oder dem Menschen. Viele Parasiten können mehrere Wirtsarten infizieren, und vor allem diese sind für Ausbrüche von Infektionskrankheiten bei Wildtieren, Nutztieren und auch dem Menschen verantwortlich [1, 2]. Normalerweise hängt der Effekt von Krankheitserregern vor allem mit der Bestandsgrösse des Wirts zusammen, während die Rolle von Krankheitserregern in der Verbreitung von Wildtieren noch wenig untersucht ist. Allerdings gibt es Beispiele von Nematoden, z.B. *Parelaphostrongylus tenuis*, ein Parasit des Weisswedelhirschs, der in der Nearktis die Ausbreitung des Rentiers nach Süden einschränkt [3], oder *Elaphostrongylus rangiferi*, ein Rentier-Nematode, der eine starke Wirkung auf andere Wiederkäuer haben könnte wie z.B. Elche in Skandinavien [4].

Dies wiederum könnte sich auf zwischenartliche Konkurrenzbeziehungen auswirken. Zwischen Wildtierpopulationen findet eine Übertragung von Krankheitserregern generell über einen mittelfristigen bis langen Zeitraum statt, aber menschliche Aktivitäten können über Umsiedlung von Wildtieren, oder über Nutztiere, sehr schnell Pathogene in eine Population von wilden Huftieren einbringen. Pathogene werden nicht selten in Wildtierpopulationen eingeschleppt, und in den Nordwestalpen sind zwischen 1995 und 2005 mehr als 12 neue Krankheitserreger bei Wildtieren entdeckt worden [5]. Nebst der Umsiedlung von Wildtieren besteht eine der Hauptsorgen von Tierärzten und Artenschützern in Europa in einer gegenseitigen Übertragung zwischen Wild- und Nutztieren. In den letzten Jahrzehnten haben die Zunahme im Verbreitungsgebiet und in der Dichte wilder Huftiere über ganz Europa [6], zusammen mit einer Veränderung in der Landwirtschaft von intensiver zu extensiverer Landnutzung, oder zumindest mit geringerer Präsenz des Menschen auf den Feldern, das Kontaktrisiko zwischen Wild- und Nutztieren erhöht [7].

Wenn Wildtierkrankheiten die Aufmerksamkeit der Öffentlichkeit erregen, sind es normalerweise leider solche, die die Gesundheit der Allgemeinheit bedrohen und daher den Schwerpunkt für umfangreiche Ausrottungsmassnahmen bilden (z.B. Zoonosen, die auch auf den Menschen übertragbar sein können, oder Krankheiten, die potenziell Einfluss auf die Gesundheit von Nutztieren, bzw. deren Verkauf, haben). In all diesen Fällen wird die Koordination primär Tierärzten übertragen, und die Massnahmen basieren auf einem Konzept für den Schutz der öffentlichen Gesundheit mit einer Tendenz, Wildtierkrankheiten ähnlich zu behandeln wie Nutztierkrankheiten [8]. Veterinärmedizinische Massnahmen zum Schutz der öffentlichen Gesundheit richten das Hauptaugenmerk normalerweise auf den Standpunkt des ‚Wildtier-Reservoirs der Krankheit‘, sodass bei Regulationsmassnahmen oft weder die Populationsdynamik von Wildtierbeständen, noch Aspekte des Tier- oder Naturschutzes berücksichtigt werden [9].

Solche Situationen mit mehreren Wirtsarten sind auch für das Wildtier-Management und den Naturschutz beunruhigend, da Krankheiten potenziell eine Bedrohung für gefährdete Arten darstellen oder die Produktivität und Dichte von Wildtierpopulationen beeinflussen können, die einen wirtschaftlichen oder Freizeit-Wert haben [7]. Bei Huftieren haben zwei Krankheiten, die sowohl wilde Caprinae (wie Gämse und Steinbock) wie auch Hauschafe und -ziegen befallen, wichtige Auswirkungen auf die Populationsdynamik der Wildtiere, auf deren Populationsstruktur und den Tierschutz. Eine ist die Gämseblindheit durch *Mycoplasma conjunctivae* bei der Alpengämse [10], und die zweite ist die Räude (*Sarcoptes scabiei*), von der mehrere Populationen von Gebirgshuftieren in Europa betroffen sind [11]. In beiden Fällen wird vermutet, dass sich die Krankheit von Nutztieren auf Wildtiere

ausbreitet und für wiederholte Ausbrüche verantwortlich ist, die sich auf Jagdertrag, Populationsdynamik und Tierschutzbedingungen auswirken.

In den westlichen Alpen ist beim Alpensteinbock [12] und bei der Gämse [13] Brucellose durch *Brucella melitensis* und *Brucella abortus* festgestellt worden, die durch Schafe, bzw. Rinder übertragen wurde. In beiden Fällen stammte die Infektion von infizierten Nutztierherden, die auf denselben Weiden grasten wie Steinböcke und Gämsen, aber erst wurden die Wildtiere als Bedrohung für den Gesundheitszustand der Nutztiere verantwortlich gemacht. Nur durch Langzeit-Überwachung konnte bestätigt werden, dass die Infektion vollständig aus der Gämsepopulation verschwand, nachdem keine Nutztiere mehr im Gebiet weideten. Wie ein vorangegangener experimenteller Versuch vermuten liess, konnte auch für den Steinbock kürzlich bestätigt werden (Bassano et al., in prep), dass dieser kein *Reservoir* für *B. melitensis* ist und damit kein Risiko für die Gesundheit von Nutztieren darstellt [13].

Generell geben Helminthen-Erkrankungen wenig Anlass zur Sorge, da Helminthen an eine Wirtsart angepasst sind und selten andere Arten infizieren; ausserdem sind sie normalerweise kaum zu bemerken. Allerdings können wilde Wiederkäuer und Nutztiere denselben Nematoden gemeinsam haben, wie im Fall des Labmagen-Nematoden *Haemoncus contortus*, der bei Jungtieren zum Tod führen kann [14]. Der Fall der *Neospora caninum* Infektion ist charakteristisch, da dieser parasitäre Einzeller bis 1989, als er von *Toxoplasma gondii* unterschieden wurde, unbekannt war. *N. caninum* wird heute als einer der Hauptgründe für Fehlgeburten bei Rindern angesehen [15], und mehrere Wissenschaftler heben die mögliche Rolle wilder Raubtiere als endgültige Wirte oder Huftieren und Kleinsäugetern als Zwischenwirte auch als Quelle von Haustier-Infektionen hervor ([16, 17, 8, 18, 19, 20]). Wilde Huftiere infizieren sich auch mit Paratuberkulose durch *Mycobacterium avium paratuberculosis*, auch wenn es keine auffällige Krankheit ist und es keine klaren Nachweise einer Rolle als Zoonose gibt. Trotzdem nehmen in vielen Gegenden die Versuche zu, sie bei Rindern einzudämmen oder auszurotten. Wenn Bauern und veterinärmedizinische Behörden die Infektion bei Rindern eindämmen wollen, muss das Risiko, dass infizierte Wildtiere durch Kontamination von Böden und Weiden diese Anstrengungen zunichte machen können, in Management-Plänen und -Strategien berücksichtigt werden. Paratuberkulose wird bei wilden Kaninchen in Grossbritannien [21] und bei Rothirschen in den Alpen [22, 23] als sehr häufig angesehen, und Infektionen sind bei Rothirschen und Rehen auch in Gebieten ohne Nutztiere festgestellt worden [24]. Obwohl aber Fälle beim Steinbock in den Alpen gefunden worden sind [25], hat eine Studie (Bassano et al. in prep) kürzlich klar gezeigt, dass der Steinbock kein *Reservoir* für diese Infektion darstellt, und dass sie aus der Steinbockpopulation verschwunden ist, nachdem die Kontaminierung von Weiden durch Nutztiere abnahm oder ganz aufhörte.

Entstehende Infektionskrankheiten sind solche, bei denen ein Krankheitserreger sich selbst in einem neuen Wirt erhalten kann, nachdem die erste Barriere (Umwelt-, Wirts- oder Erreger-bezogen) überwunden ist. Wildtiere werden durch die fertile Übertragung zwischen Nutz- und Wildtieren [26, 27] als die wahrscheinlichste Quelle neu entstehender Infektionskrankheiten angesehen, die die Gesundheit des Menschen und seiner Nutztiere gefährden [26]. Es muss allerdings betont werden, dass die Gründe für die Entstehung von Infektionskrankheiten oft mit menschlichen Einflüssen und durch den Menschen hervorgerufenen Umweltveränderungen zusammenhängen [28, 27]. Die Zunahme von *Babesia spp* bei wilden Huftieren [29] einem durch Zecken übertragenen Einzeller, ist ein deutliches Beispiel für den Effekt von Umweltveränderungen zusammen mit der Umsiedlung von jagdbarem Wild, die eine neue Bedrohung für Wildtiere und die Gesundheit der Umwelt darstellen können. Auch wenn Wildtier-Manager und die Öffentlichkeit die Behörden für Tiergesundheit als Überbringer schlechter Nachrichten („Ihr habt diese Krankheit“) ohne positives Gegenstück („das könnt Ihr dagegen tun“) ansehen [8], basiert das Management von Wildtierkrankheiten immer noch vor allem auf Überwachung und beschreibenden Studien.

Die Anstrengungen nur auf das Berichten von Krankheitsausbrüchen bei Wildtieren zu limitieren ist allerdings von geringem Wert, wenn keine Empfehlungen für deren Management gegeben werden. Mehr experimentelle Studien sind daher notwendig, wenn das Ziel darin besteht, fundiertes Wissen zu erlangen, das es Wissenschaftlern ermöglichen soll, gezielte Management-Empfehlungen zu machen. Experimentelle Studien sollten idealerweise Überwachungsdaten mit ‚Feldexperimenten‘ kombinieren, um z.B. Hypothesen zur Auswirkung von Wirtsaggregation und –dichte auf die Krankheitsprävalenz und Erregerpersistenz zu testen [z.B. 30, 31]. Mathematische Modelle können helfen, jene Wissenslücken zu identifizieren, die am dringendsten experimenteller Forschung bedürfen [32], aber Forschungsanstrengungen müssen auch auf die Entwicklung von Diagnosetools, die auf Wildtierarten anwendbar sind, fokussiert werden [33].

REFERENCES

- [1] Swinton J., Woolhouse M.E.J., Begon M.E., Dobson A.P., Ferroglio E., Grenfell B.T., Guberti V., Hails R.S., Heesterbeek J.A.P., Lavazza A., Roberts M.G., White P.J. & Wilson K. 2002. Microparasite transmission and persistence. In: *The Ecology of Wildlife Diseases*. (Ed. by PJ Hudson, A Rizzoli, BT Grenfell, H Heesterbeek & AP Dobson). Oxford University Press, Oxford.
- [2] Woolhouse M.E. 2002. Population biology of emerging and reemerging pathogens. *Trends in Microbiology* 10, 3-7.
- [3] Anderson R.C. & Prestwood A.K. 1981. Lungworms. In: *Diseases and Parasite of White-tailed deer* (Ed. By W.R. Davidson, F.A. Hayes, V.F. Nettles, F.F. Kellogg). Tall Timber Research Station 266-317.
- [4] Handeland K. 2002. Cerebral Nematodiasis in a Moose in Norway. *Journal of Wildlife Diseases* 38, 817-821
- [5] Artois M., Bengis R., Delahay R., Duchêne M.J., Duff P., Ferroglio E., Gortazar C., Hutchings M.R., Kock R.A., Leighton T., Mörner T. & Smith G.C. 2008. Wildlife disease surveillance and monitoring. In: *Management of Diseases in Wild Mammals* (Ed. by R.J. Delahay, G.C. Smith, M.R. Hutchings), pp 187-214. Springer, Berlin.
- [6] Apollonio M., Andersen R. & Putman R. (eds.). 2010. *European Ungulates and their Management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [7] Gortazar C., Ferroglio E., Hofle U., Froelich K. & Vicente J. 2007. Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research* 53, 241-256.
- [8] Ferroglio E. 2003. Wildlife veterinarian: a necessary contribution to wildlife conservation? In: *In Memoriam al Prof. Isidoro Ruiz Martinez*. (Ed. by JM Perez). Universidad de Jaen (Spain).
- [9] Woodford M. 1965. The role of the veterinarian in wildlife conservation. *The Veterinary Record* 77, 1311-1317.
- [10] Giacometti M., Janovsky M., Belloy L. & Frey J. 2002. Infectious keratoconjunctivitis of ibex, chamois and other Caprinae. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* 21, 335-345.
- [11] Rossi L., Fraquelli C., Vesco U., Permunian R., Somavilla G.M., Carmignola G., Da Pozzo R. & Meneguz P.G. 2007. Descriptive epidemiology of a scabies epidemic in chamois in the Dolomite Alps, Italy. *European Journal of Wildlife Research* 53, 131-141.

- [12] Ferroglio E., Tolari F., Bollo E. & Bassano B. 1998. First isolation of *Brucella melitensis* from Alpine Ibex. *Journal of Wildlife Diseases* 34, 400-402.
- [13] Ferroglio E., Gennero M.S., Pasino M., Bergagna S., Dondo A., Grattarola C., Rondoletti M. & Bassano B. 2007a. Cohabitation of a *Brucella melitensis* infected Alpine ibex (*Capra ibex*) with domestic small ruminants in an enclosure in Gran Paradiso National Park, in western Italian Alps. *European Journal of Wildlife Research* 53, 168-160.
- [14] Zaffaroni E., Manfredi M.T., Citterio C., Sala M., Piccolo G. & Lanfranchi P. 2000. Host specificity of abomasal nematodes in free ranging alpine ruminants. *Veterinary Parasitology* 90, 221-230.
- [15] Dubey J.P. 2003. Neosporosis in cattle. *Journal of Parasitology* 89, 42-56.
- [16] Barling K.S., Sherman M., Peterson M.J., Thompson J.A., McNeill J.W., Craig T.M. & Adams L.G. 2000. Spatial associations among density of cattle, abundance of wild canids, and seroprevalence to *Neospora Caninum* in a population of beef calves. *Journal of American Veterinary Medicine Association* 217, 1361-1365.
- [17] Ferroglio E. & Rossi L. 2001. Prevalence of *Neospora caninum* antibodies in wild ruminants from the Italian Alps. *Veterinary Record* 148, 754-755.
- [18] Ferroglio E., Pasino M., Romano A., Grande D., Pregel P. & Trisciuglio A. 2007b. Evidence of *Neospora caninum* DNA in wild rodents. *Veterinary Parasitology* 148, 346-349.
- [19] Almeria S., Vidal D., Ferrer D., Pabon M., Fernandez de Mera M.M.I., Ruiz-Fons F., Alzaga V., Marco I., Calvete C., Lavin S., Gortazar C., Lopez-Gatius F. & Dubey J.P. 2007. Seroprevalence of *Neospora caninum* in non-carnivorous wildlife from Spain. *Veterinary Parasitology* 143, 21-28.
- [20] Sobrino R., Dubey J.P., Pabon M., Linarez N., Kwok O.C., Millan J., Arnal M.C., Luco D.F., Lopez-Gatius F., Thulliez P., Gortazar C. & Almeria S. 2008. *Neospora caninum* antibodies in wild carnivores from Spain. *Veterinary Parasitology* 155, 190-197.
- [21] Daniels M.J., Henderson D., Greig A., Stevenson K., Sharp J.M. & Hutchings M.R. 2003. The potential role of wild rabbits *Oryctolagus cuniculus* in the epidemiology of paratuberculosis in domestic ruminants. *Epidemiology and Infection* 130, 553-559.
- [22] Nebbia P., Robino P., Ferroglio E., Rossi L., Meneguz G. & Rosati S. 2000. Paratuberculosis in red deer (*Cervus elaphus hippelaphus*) in the Western Alps. *Veterinary Research Communication* 24, 435-443.
- [23] Fraquelli C., Carpi G., Bregoli M., Ostanello F., Pasolli C., Pozzato N. & Rosati S. 2005. Epidemiology of paratuberculosis in two red deer (*Cervus elaphus*) populations of Trentino (Northern Italy). *Proceedings of the 8th International Colloquium on Paratuberculosis*. Copenhagen, Denmark.
- [24] Robino P., Nebbia P., Tramuta C., Martinet M., Ferroglio E. & De Meneghi D. 2008. Identification of *Mycobacterium avium* subsp. paratuberculosis in wild cervids (*Cervus elaphus hippelaphus* and *Capreolus capreolus*) from North-Western Italy. *European Journal of Wildlife Research* 54, 357-360.
- [25] Ferroglio E., Nebbia P., Robino P., Rossi L. & Rosati S. 2000. *Mycobacterium* paratuberculosis infection in two

free-ranging Alpine ibex. Scientific and Technical Review of the OIE 19 (3), 859-862.

[26] Daszak P., Cunningham A.A. & Hyatt A.D. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife-treats to biodiversity and human health. *Science* 287, 443-449.

[27] Cunningham A.A. 2005. A walk on the wild side-emerging wildlife diseases. They increasingly threaten human and animal health. *British Medical Journal* 331, 1214-1215.

[28] Kuiken T., Fouchier R., Rimmelzwaan G. & Osterhaus A. 2003. Emerging viral infections in a rapidly changing world. *Current Opinion in Biotechnology* 14, 641-646.

[29] Zanet S., Centelli A., Bottero E., Grande D., Carpignano M.G., Falzoni G., Nebbia S., Pecchenino S., D'angelo A., Bellino C., Trisciuoglio A., Trentin C., Ragionieri M., Bollo E. & Ferroglio E. 2012. Occurrence of *Babesia spp.* in wildlife and domestic animals from Northwestern Italy. Abstract book of the XXVII National Congress of The Italian Society of Parasitology (SOIPA), 238. Alghero, Italy.

[30] Donnelly C.A., Woodroffe R., Cox D.R., Bourne F.J., Cheeseman C.L., Clifton-Hadley R.S., Wei G., Gettinby G., Gilks P., Jenkins H., Johnston W.T., Le Fevre A.M., McInerney J.P. & Morrison W.I. 2006. Positive and negative effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. *Nature* 439, 843-846.

[31] Acevedo P., Vicente J., Höfle U., Cassinello J., Ruiz-Fons F. & Gortazar C. 2007. Estimation of European wild boar relative abundance and aggregation: a novel method in epidemiological risk assessment. *Epidemiology and Infection* 135, 519-527.

[32] Morgan E.R., Lundervold M., Medley G.F., Shaikenov B.S., Torgerson P. & Milner-Gulland E.J. 2006. Assessing risks of disease transmission between wildlife and livestock: the Saiga antelope as a case study. *Biological Conservation* 131, 244-254.

[33] Simpson V.R. 2002. Wild animals as *reservoirs* of infectious diseases in the UK. *The Veterinary Journal* 163, 128-146.

Gran Paradiso National Park & Institute of Wildlife Biology and Game Management,
University of Natural Resources and Life Sciences Vienna, Gregor-Mendel Strasse 33, 1180 Vienna, Austria
Email: luca.corlatti@boku.ac.at

Le stime numeriche delle popolazioni sono di fondamentale importanza per molti programmi di ricerca e pressoché indispensabili per le azioni di conservazione. Nonostante siano stati proposti svariati metodi per misurare la dimensione numerica delle popolazioni, questi possono essere essenzialmente divisi in tre gruppi principali: conteggi completi, conteggi di una parte della popolazione (conteggi campionari), indici di popolazione [1]. Questo riassunto propone uno sguardo su 3 differenti approcci (*block-count*, *mark-resight*, *distance sampling*) che facilmente trovano, o possono trovare, applicazione nel caso specifico del camoscio alpino. Per ciascun metodo è proposta una breve descrizione del quadro concettuale, con particolare riferimento agli assunti alla base e ai vantaggi offerti. Le descrizioni sono accompagnate da esempi pratici, cioè da stime condotte su una popolazione di camoscio nel Parco Nazionale Gran Paradiso –PNGP– (vedi box 1). In particolare, le stime numeriche sono riferite ad una popolazione di maschi adulti, vista la disponibilità di un buon numero di individui marcati nella popolazione indagata.

Block-count

Nell'ambito delle stime di abbondanza delle popolazioni di camoscio, questo rimane il metodo più ampiamente usato – almeno per fini gestionali e in aree al di sopra del limite della vegetazione arborea. L'idea di base consiste nel suddividere geograficamente l'area di studio in settori morfologicamente omogenei (la cui estensione può variare in funzione delle caratteristiche del sito) e osservare gli animali, in un dato intervallo di tempo, da punti di vantaggio o da percorsi utilizzando opportune strumentazioni ottiche. Idealmente, per indagare la dimensione effettiva della popolazione, quest'approccio richiede il 100% di contattabilità degli individui e animali immobili rispetto all'osservatore [1]. È facile comprendere come questo avvenga raramente nel caso del camoscio, poiché l'osservabilità degli animali è resa difficoltosa, ad esempio, dalle condizioni meteorologiche e dalle caratteristiche ambientali dell'area di studio. Inoltre, per coprire aree ampie, è necessario un numero piuttosto elevato di osservatori. Fra i vantaggi offerti da questo metodo vi è certamente la sua facilità di esecuzione e la facilità di lettura dei dati raccolti; inoltre, il *block-count* permette di raccogliere diverse informazioni oltre l'abbondanza della popolazione, ad esempio la struttura di popolazione, la dimensione dei gruppi e, idealmente, uno sguardo sulla distribuzione della popolazione. All'inizio di settembre 2013, l'area di studio alta Valle Orco è stata monitorata dal personale di sorveglianza del PNGP (3 osservatori), in un'unica giornata lungo percorsi o da punti di vantaggio, nell'ambito del conteggio annuale che rappresenta la base per la raccolta dati a lungo termine sull'abbondanza delle specie ungulate nel PNGP. Ciascun animale osservato è stato identificato per classe di sesso ed età, e la sua posizione localizzata su apposite mappe. Il *block-count* ha restituito una stima di $N=60$ maschi adulti. Negli anni passati, nell'area di studio sono stati catturati e marcati con collari GPS 30 maschi adulti di camoscio, per motivi di ricerca. Questo ha permesso di stimare il tasso stagionale di contattabilità (n . di maschi marcati osservati / n . di maschi marcati presenti) (\pm SD), variabile fra 0,51 in primavera (\pm 0.14), 0,34 (\pm 0.14) in estate, 0,35 (\pm 0.14) in autunno e 0,64 (\pm 0.15) in inverno. A prescindere dai valori puntuali di contattabilità, quando questa scende sotto a 1 (cioè al 100%), ci si può attendere che il *block-count* comporti delle sottostime della dimensione della popolazione. In questo caso, possono essere impiegati diversi metodi in grado di tenere in considerazione questa incertezza nella stima.

BOX I - Area di studio

L'uso (e l'abuso) delle metodologie di conteggio dipende largamente dalle condizioni intrinseche dell'area di studio dal punto di vista morfologico e vegetazionale. L'area di studio alta Valle Orco, orientata da ovest a est, si estende su circa 10 km² fra 1800 m e 3000 m s.l.m. nella porzione sud-occidentale del PNGP. Il pendio esposto a sud, piuttosto omogeneo, è pressoché privo di vegetazione arborea o arbustiva ed è dominato da praterie a festuca. Il versante esposto a nord, meno omogeneo, è caratterizzato dalla prevalenza di boschi di larice e da macchie a ontano verde.

Mark-resight

Fra questi metodi, forse uno dei più conosciuti è il *mark-resight* (M-R), cioè il metodo di marcatura e riavvistamento. Diversi stimatori sono disponibili per indagare la dimensione della popolazione utilizzando il M-R. Ciononostante, tutti condividono un'idea di base: un campione di animali in una popolazione viene catturato, marcato e rilasciato; successivamente, viene effettuata una sessione di conteggio. In questa sessione, alcuni animali marcati saranno riavvistati, alcuni no. Diversi stimatori assumono che la proporzione di animali marcati osservati nel secondo campione sia la stessa di tutti gli animali marcati nella popolazione totale [2], anche se questo non è necessariamente vero per tutti gli stimatori (es. stimatore di Bowden). Normalmente, per ottenere stime affidabili, sono necessarie più sessioni di riavvistamento (almeno 5). Per quanto riguarda il disegno di studio, una distinzione di base può essere fatta fra popolazioni chiuse e popolazioni aperte. In questo caso è stato adottato un disegno di popolazione chiusa, che prevede due assunti di base: a) chiusura demografica (nessuna immigrazione/nascita o emigrazione/morte di individui) e b) i marchi (per es. targhe auricolari, collari) non devono essere persi [3]. L'assunto di chiusura demografica è supportato da due considerazioni: nessuno degli animali marcati presenti (N=14) ha abbandonato l'area di studio durante i conteggi, e questi ultimi sono stati portati a termine in un intervallo di tempo molto ristretto, tale da rendere improbabile il verificarsi di eventi d'immigrazione ed emigrazione (o morte). Il secondo assunto, con l'utilizzo di collari GPS, non rappresenta un problema. Questo metodo comporta costi elevati in termini di sforzo di cattura. Tuttavia, se è disponibile una buona proporzione di animali marcati, e se i riavvistamenti sono effettuati per un numero sufficiente di volte, è possibile ottenere delle buone stime di abbondanza, a patto che gli assunti alla base del metodo siano rispettati. Verso la metà di ottobre del 2011 e del 2012 e in tardo settembre 2013 ho effettuato, nell'area di studio, 5 sessioni di riavvistamento (con l'utilizzo del metodo *block-count* da punti di vantaggio e percorsi) su 5 giorni consecutivi in ciascun periodo: tutte le osservazioni di animali marcati e non marcati sono state annotate, e ciascuna osservazione è stata georeferenziata. Gli animali marcati sono risultati distribuiti piuttosto omogeneamente sull'area di studio, il loro numero era noto (N=14) ed è rimasto costante durante tutti i giorni di campionamento. I dati sono stati analizzati con il programma NOREMARK utilizzando lo stimatore di Bowden, che appare l'unica alternativa valida per stimare la dimensione della popolazione con il M-R, a patto che i marchi siano distribuiti *uniformemente* secondo la dimensione dei gruppi [4], un requisito che potrebbe essere facilmente rispettato per i maschi di camoscio, in considerazione del loro comportamento tendenzialmente solitario in estate. Lo stimatore di Bowden ha restituito una stima di popolazione di N=116 maschi (Intervalli di Confidenza [IC]:84-162) nel 2011, N=94 maschi (IC: 63-142) nel 2012 e N=93 maschi (IC: 63-137) nel 2013.

Distance sampling (in collaborazione con Dr. Luca Nelli)

Il *distance sampling* può essere considerato come un'estensione del *plot sampling*: nel *line plot sampling* (anche chiamato *strip sampling*) l'osservatore percorre una linea e conta tutti gli animali visti entro una certa distanza dalla linea stessa; nel *circular plot sampling*, l'osservatore conta il numero di animali visti entro una linea circolare attorno ad un punto. Il rapporto fra il numero di animali contati e l'area monitorata restituisce una stima di densità di popolazione. Un problema del *plot sampling* consiste nel fatto che l'area utilizzata per calcolare la densità è in genere scelta a priori, e si assume che tutti gli animali presenti all'interno di questa area siano avvistati (contattabilità al 100%). Nel *distance sampling* l'assunto di 100% di contattabilità viene rilassato, e la probabilità di osservare un animale varia in funzione della sua distanza dall'osservatore (per es., intuitivamente, può diminuire all'aumentare della distanza dall'osservatore). Misurando le distanze dagli animali osservati, è quindi possibile stimare la probabilità di osservare un animale entro una striscia o un cerchio e quindi la probabilità che un animale scelto casualmente entro l'area monitorata sia avvistato [5]. Il conteggio con questo metodo è relativamente semplice da eseguire: non richiede animali marcati, né il conteggio obbligato di tutti gli animali presenti nell'area; inoltre, pochi osservatori sono in grado di effettuare le osservazioni. I limiti di questo metodo consistono principalmente nel numero elevato d'individui (o gruppi di individui – "cluster") da osservare, almeno 80, e negli assunti di base piuttosto stringenti: a) i punti o i transetti sono scelti casualmente, rispetto alla distribuzione degli animali, b) la probabilità di avvistamento sul transetto o sul punto è del 100%, c) gli animali non si avvicinano/allontanano dall'osservatore prima di essere avvistati e d) le distanze sono misurate in modo accurato [5]. Fra metà agosto e metà settembre 2013, ho percorso 12 transetti all'interno dell'area di studio: ciascun transetto è stato monitorato 8 volte, per un totale di 110 km. Le distanze perpendicolari degli animali dal transetto sono state misurate con un telemetro laser, mentre gli angoli verticali sono stati misurati con un clinometro. Nel complesso, ho raccolto 187 osservazioni su 230 maschi adulti, con una dimensione media di gruppo ($\pm ES$) di 1,23 maschi (± 0.043). Per analizzare i dati, abbiamo utilizzato il *Conventional Distance Sampling* (CDS) del software DISTANCE 6.0, ed effettuato le analisi partendo dalle funzioni *half-normal*, *hazard-rate* e *uniform*, con i termini di aggiustamento di serie Hermite e polinomiale semplice. Abbiamo quindi scelto il modello migliore sulla base del Criterio di Informazione di Akaike (AIC) e di statistiche di bontà di adattamento. Per definire la dimensione attesa dei gruppi abbiamo utilizzato il metodo *size-bias regression* e, qualora la regressione non fosse risultata significativa, abbiamo mediato la dimensione dei gruppi osservati. La varianza della densità è stata stimata empiricamente. La migliore funzione di probabilità di avvistamento per i maschi è risultata una *hazard-rate* ($\sigma = 141.3 \pm 15.95$, $\beta = 2.67 \pm 0.405$) senza aggiustamento di serie (AIC = 2160.88). L'ampiezza effettiva della striscia è risultata di 193,11 m e la stima sull'area di studio pari a 53 maschi (IC: 40-71). Il coefficiente di variazione è risultato 14,5% e le componenti percentuali della variabilità distribuite per il 26,4% alla probabilità di avvistamento, per il 67,8% al tasso di incontro, e per il 5,9% alla dimensione del gruppo.

Confronto fra metodi: qualcuno ha una bacchetta magica?

In buona sostanza, no. Nonostante possa sembrare un ragionamento circolare, in assenza di dati noti sulla dimensione di una popolazione, non è possibile dire quale metodo sia più accurato nello stimare la dimensione della popolazione stessa. Alla luce di questo, è importante sottolineare come i risultati di questo lavoro (Fig. 1) non dovrebbero essere interpretati come un confronto di stime assolute di popolazione. Piuttosto, essi forniscono indicazioni circa la robustezza di ciascuna metodologia, e pertanto dovrebbero propiù essere interpretati come suggerimenti per lo sviluppo futuro di buone pratiche per indagare la dimensione della popolazione di camoscio studiata. A questo scopo, sembra opportuno proporre alcune

considerazioni circa gli assunti alla base di ciascuna metodologia. Nel corso del block-count, 12 dei 14 maschi adulti marcati sono rimasti inosservati. Questo porta a una stima di popolazione minima pari a $N=72$ maschi adulti di camoscio, un valore più elevato dell'intervallo di confidenza superiore del *distance sampling* ($N=71$): questo suggerisce che il *distance sampling* da transetti lineari potrebbe essere in qualche modo poco adatto ad indagare la dimensione numerica della popolazione maschile di camoscio, e sarebbe interessante indagare l'origine di tale problematica. Sottolineo, in questo caso, la violazione di due assunti di base del *distance sampling*: a) la distribuzione casuale dei transetti; b) l'uguale probabilità di avvistare animali a una certa distanza. In zone montane, questi assunti appaiono poco realistici, in relazione rispettivamente all'asprezza e alla natura tridimensionale di queste aree. Curiosamente, quando ho utilizzato un approccio basato sul M-R e lo stimatore di Bowden per analizzare i dati raccolti per il *distance sampling*, ho ottenuto risultati simili (ma con intervalli di confidenza più ampi) a quelli ottenuti con l'approccio M-R basato sui 5 riavvistamenti: $N=86$ maschi (IC: 52-142), nonostante le profonde differenze nei protocolli di raccolta dati. Questo risultato suggerisce come l'uso dello stimatore di Bowden possa essere un approccio piuttosto robusto per indagare la dimensione della popolazione maschile di camoscio. Tuttavia, gli intervalli di confidenza ottenuti in questo studio per il M-R, in entrambi i casi non sono soddisfacenti, probabilmente in relazione al numero limitato di maschi marcati disponibili. Un maggior numero d'individui marcati, ed un aumento del numero di occasioni di riavvistamento sarebbero allo stesso tempo opportuni e difficili da realizzare. In conclusione, i conteggi condotti con il block-count, nonostante possano essere visti come indici di popolazione piuttosto che come stime di popolazione, rappresentano strumenti insostituibili per monitorare l'andamento delle popolazioni –in considerazione della loro facilità di esecuzione– quindi per indagare la dinamica delle popolazioni di camoscio (vedi Box II). A questo scopo, indici di popolazione affidabili sono preferibili a stime di popolazione poco accurate e precise [1].

BOX II - L'importanza di raccolta a lungo termine di conteggi standardizzati

(in collaborazione con Dr. Simona Imperio, Dr. Bruno Bassano & Dr. Antonello Provenzale)

L'analisi di serie a lungo termine di indici di abbondanza è uno strumento chiave per stimare gli effetti dei fattori limitanti sulla dinamica delle popolazioni. Le serie a lungo termine, tuttavia, sono difficilmente disponibili e sono soggette a errori di campionamento. Il clima influisce marcatamente sulla massa corporea [6] e sulla demografia [7] del camoscio alpino. Inoltre, il riscaldamento globale è apparso particolarmente marcato in aree di alta montagna nel corso degli ultimi 50 anni, ed è presumibile attendersi effetti a lungo termine sulle popolazioni di camoscio.

Materiali and metodi

Nel Parco Nazionale Gran Paradiso (Italia), i camosci sono stati contati ogni autunno dal 1956 al 2012. Poiché i dati di abbondanza sono potenzialmente affetti da errori di campionamento, è stato usato un modello state-space per filtrare i dati grezzi e separare gli errori di campionamento dalla variabilità ambientale [8]. È stata quindi sviluppata una serie di modelli lineari generalizzati per indagare se la densità e gli indici climatici potessero influenzare il tasso di crescita della popolazione, la fecondità (rapporto piccoli-femmine), così come pure la sopravvivenza di piccoli e adulti. I modelli migliori sono stati selezionati utilizzando il Criterio di Informazione di Akaike.

Resultati e discussione

Nel corso del periodo di studio, la popolazione di camoscio ha mostrato un significativo aumento numerico ($R^2=0.69$, $p<0.0001$). È stato individuato un effetto densità-dipendente sia nei modelli relativi al tasso di ac-

crescimento sia nei modelli relativi alla sopravvivenza età-specifica, mentre la densità dipendenza è risultata meno importante per la fecondità. Il tasso di accrescimento è risultato negativamente influenzato dalla profondità media della copertura nevosa in inverno e dalle precipitazioni in primavera. La sopravvivenza degli adulti ha mostrato una minore variabilità rispetto agli altri parametri demografici, ed è risultata influenzata solamente dalla profondità media della neve al suolo. Il rapporto piccolo-femmina è risultato negativamente influenzato dalle precipitazioni invernali e primaverili, ma positivamente influenzato dalla profondità della copertura nevosa nella primavera dell'anno precedente. Quest'ultimo effetto potrebbe essere stato mediato dalle condizioni fisiche delle madri, possibilmente favorite dalla maggiore quantità di acqua disponibile per i pascoli. Le precipitazioni invernali e un effetto ritardato delle temperature primaverili ed estive hanno influito negativamente sulla sopravvivenza dei piccoli (in quest'ultimo caso, forse in seguito alla contrazione del periodo disponibile per foraggiare su piante di qualità elevata [6]).

Prospettive e priorità future di ricerca

I cambi climatici sembrano portare effetti positivi sulla demografia del camoscio alpino, attraverso una contrazione del periodo di copertura nevosa che, di conseguenza, ha permesso una maggiore sopravvivenza sia delle classi giovanili sia di quelle adulte. Temperature più elevate in primavera ed estate dell'anno precedente, tuttavia, hanno mostrato un effetto opposto sulla fecondità e sulla sopravvivenza dei piccoli. Studi futuri dovrebbero indagare gli effetti del clima primaverile sulla qualità dei pascoli e, idealmente, i loro effetti sulla massa corporea e sulla qualità del latte di femmine gravide e allattanti. Questo studio sottolinea l'importanza di proseguire la raccolta a lungo termine di indici di popolazione per indagare i fattori che maggiormente influiscono sulla dinamica delle popolazioni selvatiche.

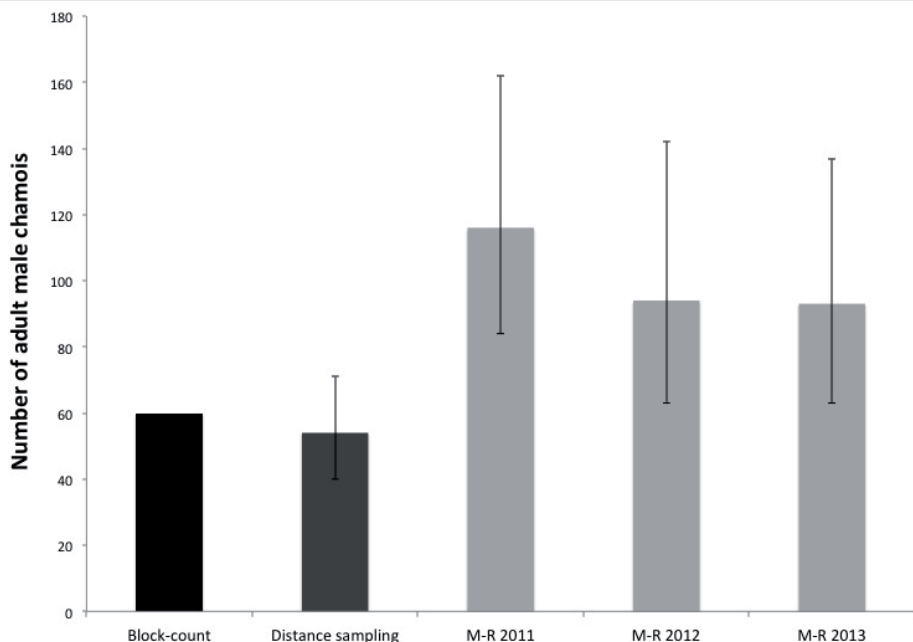


Fig. 1: numero di maschi adulti nell'area di studio stimati con il *block-count* e il *distance sampling* nel 2013 e con il *mark-resight* nel 2011, 2012 e 2013.

POSSIBILITIES AND PITFALLS OF COUNTING METHODOLOGIES.

Luca Corlatti

Gran Paradiso National Park & Institute of Wildlife Biology and Game Management,
University of Natural Resources and Life Sciences Vienna, Gregor-Mendel Strasse 33, 1180 Vienna, Austria

Email: luca.corlatti@boku.ac.at

Estimates of population size are of timely importance for many research programs and almost indispensable for conservation actions. Although a multitude of methods for measuring population size has been proposed, these can be essentially subdivided into three different groups: complete counts, counting just some individuals (sample counts), population indexes [1]. In this abstract I shall provide an overview of 3 different approaches (block counts, *mark-resight*, *distance sampling*) that easily find, or may find, application in the specific case of Alpine chamois. For each methodology I will provide a short description of the conceptual framework, focusing on the underlying assumptions and on the advantages offered. Each method will be illustrated by practical examples, i.e. by estimates conducted on a chamois population within the Gran Paradiso National Park –GPNP– (see Box I). I will focus on the size estimate of a population of adult male chamois, given the availability of a good number of marked individuals in the study population.

Block counts

As it comes to assessing chamois abundance, this remains the most widely used method –at least for management purposes and in areas above the timberline. The basic idea is to split geographically the study area into morphologically homogeneous sectors (the extent of which may vary according to the site features) and simultaneously spot all animals from fixed points or transects with proper optical instruments. Ideally, to assess the actual population size, this approach requires 100% detection probability and animals immobile with respect to the observer [1]. It is easy to understand this is rarely the case with chamois, as some individuals will be inevitably lost due to several reasons, e.g. meteorological conditions and environmental features, among the others. Additionally, a great number of people are needed to cover large areas. On the plus side, this method is fairly easy to perform, data are easily read and allow collecting a number of information beyond abundance, e.g. population structure, group size and structure and, ideally, a rough snapshot of the population distribution. In early September 2013, the study area in the upper Orco Valley was surveyed by the personnel of the Park (3 observers), over 1 day along transects or from vantage points, in the framework of the annual counting of ungulates, which represents the basis for a long-term data collection on ungulate abundance in the GPNP. Every spotted animal was noted down, identified by age- and sex-classes and georeferenced. The survey yielded a population estimate of $N=60$ adult males.

BOX I - Study site

The use (and misuse!) of a given counting methodology largely depends upon the intrinsic environmental – geomorphological, vegetational– features of the study area. The upper Orco Valley study area, west to east oriented, covers ca. 10 km² between 1,800 and 3,000 m a.s.l. in the south-westernmost part of the GPNP. The fairly homogeneous southern exposed slope is nearly free of woody cover and it is dominated by meadows of coloured fescue. In the less homogeneous north-facing slope, on the contrary, woods of larch and patches of alder shrubs are prevalent.

Over the past years, in the study site some chamois males (N=22) have been captured and marked with GPS-collars, for research purposes. This allowed estimating seasonal rates of detectability (n . marked males observed / n . marked males present), which varied from 0.51 in spring (± 0.14 SD), to 0.34 (± 0.14 SD) in summer, 0.35 (± 0.14 SD) in autumn and 0.64 (± 0.15 SD) in winter. With detectability below 1 (i.e. 100%), block counts are expected to underestimate population size: if so, several methods to estimate abundance –that take into consideration such an uncertainty– may be employed.

Mark-resight

Among these methods, perhaps one of the most widely known is the *mark-resight* (M-R). Several estimators are available to investigate population size using M-R. They all share, however, a basic idea: a sample of animals from a population is caught, marked and released. Further on, when the marked animals become mixed into the rest of the population, a survey is conducted. In this survey, some of the marked animals will be spotted, some not. Several M-R methods assume that the proportion of marked animals observed in this second sample is the same as that in the population at large [2], although this is not necessarily the case for certain methods (i.e. Bowden's estimator). Normally, to obtain reliable estimates, several resighting occasions (at least 5) are necessary. As to the study design, a basic distinction can be made between closed and open populations. I adopted a closed-population design, which relies upon 2 basic assumptions: a) there is no birth, immigration, death or emigration during the study and b) marks are not lost [3]. The assumption of closure is supported by two considerations: none of the collared animals present (N=14 males) left the study site during counts, and counts were conducted over a short time frame, which makes events of immigration and emigration (or death) unlikely. The second assumption, with the use of GPS collars, is not a problem. This method implies great costs in terms of capturing effort. Nevertheless, if a good proportion of marked animals is available and a sufficient number of resightings is conducted, good estimates can be obtained, provided the underlying assumptions are fulfilled. In mid-October 2011 and 2012 and in late September 2013, I conducted, within the study area, 5 sessions of resighting (using a block count methodology from vantage points and transects) over 5 consecutive days for each period: all occurrences of marked and unmarked adult males were noted down, and every spotted animal was georeferenced. Marked animals were evenly distributed over the study area, their number was known (N=14) and remained constant during sampling. Data were analysed with program NOREMARK using the Bowden's estimator, which proved to be a valid procedure for estimating population size provided that marks are distributed evenly among groups [4], a requirement that may hold for male chamois, given their solitary behaviour during the sampling period. The Bowden's estimator yielded a population estimate of N=116 males (Confidence Intervals [CIs]: 84-162) in 2011, N=94 males (CIs: 63-142) in 2012 and N=93 males (CIs: 63-137) in 2013.

Distance sampling (in collaboration with Dr. Luca Nelli)

Distance sampling can be considered an extension of *plot sampling*: in *line plot sampling* (also called *strip sampling*) the observer travels along a line and counts all objects seen within a given distance of the line; in *circular plot sampling*, the observer counts the number of animals seen within a circle around a point. The ratio between total count and total area surveyed gives an estimate of population density. An issue of the *plot sampling* method is that the area used to calculate the density is generally chosen a priori and it is assumed that all the objects within that area are detected (100% detectability). In *distance sampling*, this assumption that all animals are counted is relaxed, and the probability of observing an animal changes according to its distance from the observer (e.g. intuitively, it may decrease when its distance from the observer increases). By measuring distances to the objects observed, it is therefore possible to estimate the probability of observing an animal

within the strip or the circle and therefore the probability that a randomly chosen animal within the surveyed area is detected [5]. The method is relatively easy to perform; it does not require neither marked animals nor the mandatory count of all the animals in the area and a few observers can conduct the observations, furthermore it allows to keep all the observations. The drawbacks, however, lie in the great number of *clusters* of individuals to observe (> 80), and in the rather stringent underlying assumptions: a) points or transects are chosen randomly with respect to the distribution of animals, b) detection probability is 100% at the point or on the transect line, c) animals do not move toward or away from observers before detection and d) distances are measured accurately [5]. Between mid-August and mid-September 2013, I walked 12 transects within the study area; each transect was surveyed 8 times, for an overall of 110 km walk. Perpendicular distances of animals from transects were measured using a rangefinder, and vertical angles measured using a clinometer. On the whole I collected 187 observations for 230 adult males with a mean *cluster* size (\pm SE) of 1.23 (\pm 0.043). To analyse these data, we used the *Conventional Distance Sampling* (CDS) engine of the program DISTANCE 6.0, and performed analyses starting from *half-normal*, *hazard-rate* and *uniform* key functions with Hermite and simple polynomial series adjustment terms. We chose the best model according to the Akaike's Information Criterion (AIC) and goodness-of-fit statistics. To define the expected *cluster* size we used both *size-bias regression* method and, if the regression was not significant, we averaged the size of detected *clusters*. Variance of densities was estimated empirically. The best detection probability function for males was a *hazard-rate* function ($\sigma = 141.3 \pm 15.95$, $\beta = 2.67 \pm 0.405$) without series-term adjustments (AIC = 2160.88). The effective strip width was 193.11 m and the estimate over the study area was 53 males (CIs: 40 - 71). CV was 14.5% and the component percentages of the variability were 26.4% detection probability, 67.8% encounter rate and 5.9% *cluster* size.

Method comparison: does anyone have a magic wand?

Well, to sum up, no. It may appear like a circular argument, but to define which method yields higher accuracy and precision in estimating population size, in the absence of known population size data, is a somewhat unsolvable problem. In the light of this, it appears important to underline that the results of this study (Fig. 1) should not be taken as comparisons of absolute population size. Rather, they may provide some hints with regard to the robustness of each methodology, and therefore they should be primarily interpreted as suggestions for the future development of good practices to investigate chamois population size. To this end, it seems appropriate to propose some considerations as to the assumptions underlying each methodology. During the block count session, 12 out of 14 adult males marked remained undetected. This brings to an estimate of minimum population size of $N=72$ adult male chamois. This value is greater than the upper confidence limit of the *distance sampling* ($N=71$): this suggests that the latter method may be somewhat poorly suited to investigate chamois population size and it would be worth investigating the origin of such a shortcoming. I highlight here the violation of two basic assumptions of *distance sampling*: a) the randomization of line transect displacement; b) the equal probabilities of detecting animals at a given distance. In mountainous areas, it appears unrealistic to successfully fulfil these two assumptions, because of the roughness and the tridimensional nature of these terrains, respectively. Interestingly, when using a M-R approach with the Bowden's estimator to analyse the data collected for the *distance sampling*, I obtained results similar (but with wider confidence intervals) to those of the 5-resighting approach: $N=86$ males (CIs: 52-142), despite the profound differences in the sampling protocols adopted. This suggests that the use of the Bowden's estimator may be a fairly robust approach to investigate male chamois population size. Yet, the confidence intervals obtained in this study for the M-R are unsatisfactory, possibly due to the limited number of marked males available. A greater number of marked individuals, coped with an increase in the number of

resighting occasions, would be at the same time desirable and difficult to accomplish. In conclusion, block counts, while representing population indexes rather than population estimates, appear as irreplaceable instruments to monitor population trend –given their easiness of accomplishment– hence to investigate the dynamics of chamois population (see Box II). To this end, reliable population indexes are preferable to poor population size estimates [1].

BOX II - The importance of long-term series of standardised block counts

(in collaboration with Dr. Simona Imperio, Dr. Bruno Bassano & Dr. Antonello Provenzale)

The analysis of long-term series of abundance indexes is a key tool to estimate the effects of limiting factors on the dynamics of populations. Long-term time series, however, are seldom available and are prone to sampling errors. Climate strongly affects body mass [6] and demography [7] of alpine chamois. Furthermore, global warming has been particularly marked in high-mountain areas over the last half century, and long-term effects on chamois populations can be expected.

Materials and methods

In the Gran Paradiso National Park (Italy), chamois were counted each autumn from 1956 to 2012. Because abundance data were potentially affected by observation errors, we used a state-space model to filter the raw data and disentangle sampling error from environmental variability [8]. We then performed a series of Generalised Linear Models to investigate if density and climatic indexes affected population growth rate, fecundity (kid-female ratio), as well as kid and adult survival. Best-performing models were selected through Akaike's Information Criterion.

Results and discussion

Over the study period, chamois population showed a significant increasing trend ($R^2=0.69$, $p<0.0001$). A density-dependent effect was detected in both growth-rate and age-specific survival models, while it was less important for fecundity. Growth rate was negatively affected also by average snow depth in winter and precipitation in spring. Adult survival showed lower variability than the other demographic parameters, and was affected only by average winter snow depth. Kid-female ratio was negatively affected by winter and spring precipitations, but positively affected by snow depth in the spring of the previous year. The latter effect could have been mediated by the body conditions of mothers, possibly favoured by higher water availability for pastures. Winter precipitation and a delayed effect of spring-summer temperatures (possibly due to the shortening of the period available to feed on high-quality plants [6]) negatively affected kid survival.

Perspectives and future research priorities

Climate change appeared to yield positive effects on the demography of Alpine chamois, through the shortening of the snow cover period which, in turn, allowed a higher survival of both kids and adults. Higher temperatures in spring/summer, however, had an opposite effect on fecundity and kid survival in the subsequent year. Future studies should aim addressing the effects of spring climate on pasture quality and, ideally, their effects on body mass and milk quality of pregnant and lactating females. This study emphasises the importance of collecting long-term series of abundance indexes for the study of factors affecting the dynamics of wild populations.

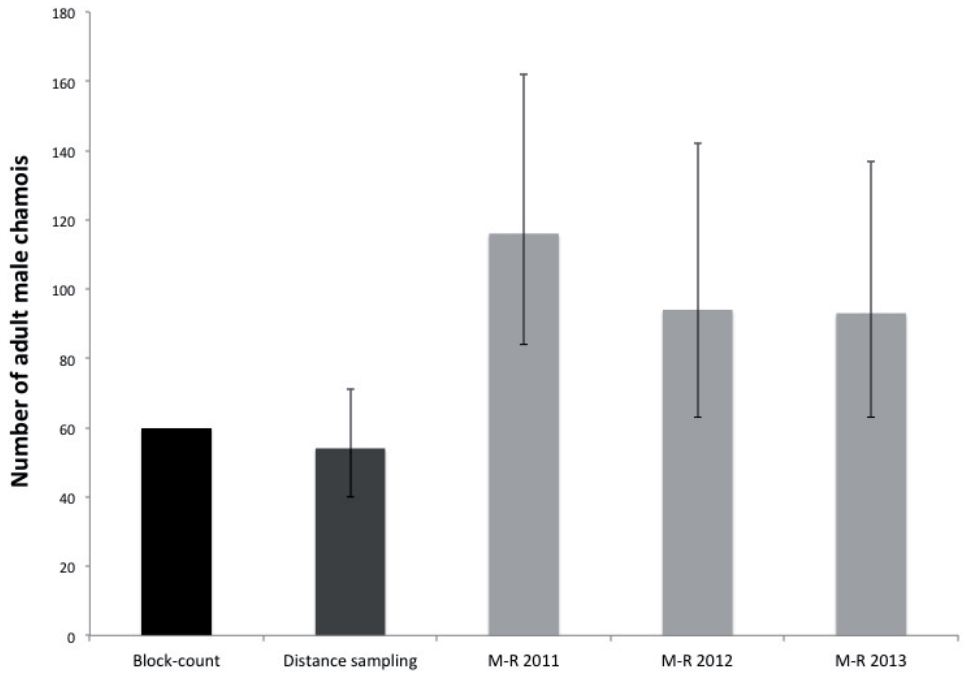


Fig. 1: number of adult male chamois in the study area estimated by *block-count* and *distance sampling* in 2013 and *mark-resight* in 2011, 2012 and 2013.

Gran Paradiso National Park & Institute of Wildlife Biology and Game Management,
University of Natural Resources and Life Sciences Vienna, Gregor-Mendel Strasse 33, 1180 Vienna, Austria

Email: luca.corlatti@boku.ac.at

Zählungen, oder zumindest Schätzungen, von Populationsgrößen sind zurzeit bei vielen Forschungsprogrammen von grosser Bedeutung und fast unabdingbar für Schutzmassnahmen. Obwohl eine Vielzahl von Methoden zur Erfassung von Populationsgrößen vorgeschlagen worden sind, lassen sich diese im Wesentlichen in drei verschiedene Kategorien unterteilen: vollständige Zählungen, Zählungen von nur einigen Individuen (Stichprobenzählungen), Populationsindikatoren [1]. In dieser Zusammenfassung werde ich einen Überblick über 3 verschiedene Methoden geben (Blockzählungen (Block Counts), Fang-Wiederfang (Mark-Recapture; M-R) und *Distance Sampling*), die alle leicht Anwendung im speziellen Fall der Alpengämse finden, oder finden könnten. Für jede Methode werde ich eine kurze Beschreibung des Konzeptrahmens liefern, der sich auf die zugrundeliegenden Annahmen und die Vorteile der Methode konzentriert. Jede Methode wird mit einem praktischen Beispiel illustriert, d.h. mit Schätzungen einer Gämsepopulation im Gran Paradiso Nationalpark – GPNP (siehe Box 1). Insbesondere werde ich mich auf die Schätzung der Populationsgrösse adulter männlicher Gämse konzentrieren, da in der Studienpopulation eine gute Stichprobengrösse markierter Individuen zur Verfügung steht.

Block Counts

Für die Zählung von Gämse bleibt dies die am häufigsten verwendete Methode – zumindest für Management-Zwecke und in Gebieten oberhalb der Baumgrenze. Die Grundidee ist, das Studiengebiet geographisch in morphologisch homogene Sektoren aufzuteilen (die Grösse der Sektoren kann je nach Gegebenheiten des Gebiets variieren) und gleichzeitig alle Tiere von festen Punkten oder Transekten aus mittels geeigneter optischer Hilfsmittel zu sichten. Idealerweise setzt diese Methode zum Erfassen der wirklichen Populationsgrösse 100% Detektionswahrscheinlichkeit voraus, und dass sich die Tiere relativ zum Beobachter nicht bewegen [1]. Es ist einfach zu verstehen, dass dies bei Gämse selten der Fall ist, da einige Individuen unweigerlich aus verschiedenen Gründen übersehen werden, wie u.a. meteorologischen oder umweltbedingten Gegebenheiten. Ausserdem ist die Abdeckung eines grossen Areals sehr Personal-aufwendig. Auf der positiven Seite ist diese Methode ziemlich einfach anzuwenden, die Daten können einfach gelesen werden und erlauben das Sammeln von Zusatzinformationen über die Abundanz hinaus, z.B. Populationsstruktur, Gruppengrößen und –strukturen, und idealerweise eine ungefähre Vorstellung von der Verteilung der Population. Am 2. und 3. September 2013 wurde das Studiengebiet im oberen Orco-Tal von Park-Personal (3 Beobachter) entlang von Transekten oder von Beobachtungspunkten im Rahmen der jährlichen Huftierzählung abgesucht, die die Basis für eine Langzeit-Datenaufnahme der Huftier-Abundanz im GPNP darstellt. Jedes gesichtete Tier wurde notiert, nach Alters- und Geschlechtsklasse identifiziert und georeferenziert. Die zweitägige Zählung ergab eine Populationsschätzung von N=60 adulten Männchen.

BOX I - Studiengebiet

Der Gebrauch (und Missbrauch!) einer bestimmten Zählmethode hängt massgeblich von den gegebenen Umweltbedingungen – Geomorphologie, Botanik – des Studiengebiets ab. Das Studiengebiet im oberen Orco-Tal, das von Westen nach Osten orientiert ist, umfasst eine Fläche von ca. 10 km² zwischen 1,800m und 3,000m ü.M. im südwestlichsten Teil des GPNP. Auf dem ziemlich homogenen, südexponierten Hang gibt es kaum Deckung durch Gehölze, und er wird von Amethystschwingel-Wiesen dominiert. Auf dem weniger homogenen Nordhang dagegen dominieren Lärchenwald und Flecken von Erlengebüsch.

In den letzten Jahren sind im Studiengebiet einige männliche Gämsen (N=22) zu Forschungszwecken mit GPS-Sendern ausgestattet worden. So war es möglich, saisonale Detektionsraten (Anzahl besenderter Männchen beobachtet / Anzahl besenderter Männchen vorhanden) zu schätzen, die zwischen 0.51 im Frühling (± 0.14 SD), 0.34 (± 0.14 SD) im Sommer, 0.35 (± 0.14 SD) im Herbst und 0.64 (± 0.15 SD) im Winter variierten. Mit einer Detektionswahrscheinlichkeit unter 1 (d.h. 100%) ist zu erwarten, dass Block Counts die Populationsgrösse unterschätzen: in solchen Fällen können mehrere Schätzmethoden, die diese Unsicherheit berücksichtigen, angewendet werden.

Mark-Resight

Unter diesen Methoden ist die wohl bekannteste *Mark-Resight* (M-R). Es gibt mehrere Schätzfunktionen, um die Populationsgrösse mittels M-R zu ermitteln. Sie basieren aber alle auf derselben Idee: ein Teil der Tiere aus der Population wird gefangen, markiert und wieder freigelassen. Zu einem späteren Zeitpunkt, wenn sich die markierten Tiere wieder unter den Rest der Population gemischt haben, versucht man, sie im Studiengebiet wiederzufinden. Während dieser Suchaktion werden einige der markierten Tiere wiedergefunden, andere nicht. Einige M-R Methoden beruhen auf der Annahme, dass der Anteil der markierten Tiere, die in dieser zweiten Stichprobe wiedergefunden werden, gleich ist wie der Anteil der insgesamt markierten Tiere in der ganzen Population [2], obwohl das nicht unbedingt auf andere Methoden zutrifft (z.B. Bowden's Schätzfunktion). Um verlässliche Schätzungen zu erhalten, sind normalerweise mehrere Sichtungen (mindestens 5) nötig. Betreffend des Designs kann eine grundlegende Unterscheidung gemacht werden zwischen offenen und geschlossenen Populationen. Ich habe das Design einer geschlossenen Population gewählt, die auf 2 Annahmen beruht: a) es gibt keine Geburten und keine Todesfälle oder Emigration während der Studie, und b) keine Markierungen gehen verloren [3]. Die Annahme einer geschlossenen Population wird durch 2 Beobachtungen gerechtfertigt: keines der besenderten Tiere (N=14) verliess während den Zählungen das Studiengebiet, und die Zählungen fanden über einen kurzen Zeitraum statt, was Fälle von Ein- oder Abwanderung (oder Todesfälle) unwahrscheinlich macht. Die zweite Annahme stellt mit dem Einsatz von GPS-Sendern kein Problem dar. Diese Methode ist durch den Fang der Tiere sehr aufwendig. Wenn allerdings der Anteil an markierten Tieren gross genug und eine genügende Anzahl an Sichtungen vorhanden ist, können gute Schätzungen erhoben werden, und die zugrundeliegenden Annahmen sind relativ einfach zu erfüllen. Mitte Oktober 2011 und 2012, sowie Ende September 2013 führte ich im Studiengebiet über 5 aufeinanderfolgende Tage für jeden Zeitraum 5 Suchaktionen durch (mit der Block Count Methode von Beobachtungspunkten und Transekten): alle Sichtungen von markierten und unmarkierten adulten Männchen wurden notiert und die Position jedes Tieres georeferenziert. Die markierten Tiere waren gleichmässig über das Studiengebiet verteilt, und ihre Anzahl war bekannt (N=14) und blieb während der Zählungen konstant. Die Daten wurden im Programm NOREMARK mit

der Bowden Schätzfunktion analysiert, die sich für die Schätzung der Populationsgrösse als angebracht erwies, solange die Markierungen gleichmässig zwischen den Gruppen verteilt waren [4], eine Bedingung, die auf männliche Gämsen wegen ihres einzeltägerischen Verhaltens während der Zählperiode zutreffen sollte. Die Bowden Schätzfunktion ergab eine Populationsschätzung von N=116 Männchen (Vertrauensintervall [CI]: 84-162) für 2011, N=94 Männchen (CI: 63-142) für 2012 und N=93 Männchen (CI: 63-137) für 2013.

Distance Sampling (in Zusammenarbeit mit Dr. Luca Nelli)

Distance Sampling kann als eine Erweiterung des *Plot sampling* angesehen werden: beim *Line Plot Sampling* (das auch als *Strip Sampling* bezeichnet wird) bewegt sich der Beobachter entlang einer Linie und zählt alle Objekte innerhalb einer bestimmten Distanz zu dieser Linie; beim kreisförmigen *Plot Sampling* zählt der Beobachter die Anzahl Tiere, die er innerhalb eines Kreises um einen Punkt herum sieht. Das Verhältnis zwischen der Gesamtzahl der Objekte und der gesamten Untersuchungsfläche ergibt eine Schätzung der Populationsdichte. Ein Problem der *Plot Sampling* Methode besteht darin, dass die Fläche, über welche die Dichte berechnet wird, im allgemeinen a priori festgelegt und angenommen wird, dass alle Objekte innerhalb dieser Fläche detektiert werden (100% Detektionswahrscheinlichkeit). *Distance Sampling* lockert diese Annahme, indem es erlaubt, dass die Wahrscheinlichkeit, ein Tier zu beobachten, mit zunehmender Distanz zum Beobachter abnimmt. Indem die Distanzen zu den beobachteten Objekten gemessen werden, ist es daher möglich, die Wahrscheinlichkeit zu berechnen, ein Tier innerhalb des Beobachtungstreifen- oder -kreises zu entdecken, und somit die Wahrscheinlichkeit, dass ein zufällig ausgewähltes Tier im Studiengebiet detektiert wird [5]. Die Methode ist relativ einfach auszuführen; es braucht keine markierten Tiere oder zwingend die Zählung aller Tiere im Gebiet, und wenige Beobachter können die Zählungen durchführen. Ausserdem können alle Beobachtungen in die Datenanalyse einfließen. Die Nachteile liegen dagegen darin, dass eine grosse Anzahl Tiergruppen beobachtet werden muss (>80), d.h. eine grosse Stichprobengrösse benötigt wird, und in den ziemlich strikten zugrundeliegenden Annahmen: a) Beobachtungspunkte oder Transekte müssen relativ zur Verteilung der Tiere zufällig gewählt sein, b) die Detektionswahrscheinlichkeit ist 100% am Punkt oder auf der Transektlinie, und c) die Tiere dürfen sich nicht auf den Beobachter zu oder von ihm weg bewegen, bevor sie detektiert worden sind [5]. Zwischen Mitte August und Mitte September 2013 bin ich im Studiengebiet 12 Transekte abgegangen; jeder Transekt wurde 8-mal begangen, über eine Gesamtdistanz von 110km. Distanzen zu den Tieren wurden im rechten Winkel zum Transekt mit einem Entfernungsmesser, und vertikale Winkel mit einem Neigungsmesser bestimmt. Im Ganzen machte ich 187 Beobachtungen von 230 adulten Männchen mit einer mittleren Gruppengrösse (\pm SE) von 1.23 (\pm 0.043). Um diese Daten auszuwerten, benutzten wir die Option für konventionelles *Distance Sampling* (CDS) im Programm DISTANCE 6.0 und fingen die Analyse mit halb-normaler, ‚hazard rate‘ und gleichmässiger Schlüsselfunktion mit Hermite und einfacher polynomialer Anpassungsreihe an. Wir wählten das beste Modell anhand von Akaike's Informationskriterium (AIC) und Anpassungsgütestatistik (goodness of fit). Um die erwartete Gruppengrösse zu definieren, benutzten wir eine ‚grössen-verzerrte‘ (size-bias) Regressionsmethode, und im Falle von Nicht-Signifikanz der Regression mitelten wir die Grösse beobachteter Gruppen. Die Dichteverianz wurde empirisch geschätzt. Die beste Funktion für die Detektionswahrscheinlichkeit von Männchen war eine *hazard-rate* Funktion ($\sigma = 141.3 \pm 15.95$, $\beta = 2.67 \pm 0.405$) ohne Reihenparameter-Anpassungen (AIC = 2160.88). Die effektive Streifenbreite war 193.11m und die Schätzung über das Studiengebiet betrug 53 Männchen (CI: 40 - 71). Der Varianz-Koeffizient (CV) war 14.5% und die Anteile an den Variabilitätskomponenten waren 26.4% für Detektionswahrscheinlichkeit, 67.8% für Begegnungsrate und 5.9% für Gruppengrösse.

Methodenvergleich: hat jemand einen Zauberstab?

Nun, zusammengefasst – nein. Es mag wie ein Zirkelschluss scheinen, aber zu definieren, welche Methode eine höhere Genauigkeit in der Schätzung der Populationsgrösse bringt, ohne die wirkliche Populationsgrösse zu kennen, ist ein ziemlich unlösbares Problem. Unter diesen Gegebenheiten ist es wichtig zu unterstreichen, dass die Resultate dieser Studie (Fig. 1) nicht als Vergleich absoluter Populationsgrössen interpretiert werden sollten. Stattdessen könnten sie Hinweise auf die Robustheit jeder Methode liefern und sollten deshalb in erster Linie als Vorschläge für die künftige Entwicklung guter Verfahren zur Untersuchung der Populationsgrösse von Gämsen angesehen werden. In diesem Zusammenhang scheint es angebracht, die zugrundeliegenden Annahmen jeder Methode zu berücksichtigen. Während den Block Counts blieben 12 von 14 adulten Männchen unentdeckt. Dies resultierte in der Schätzung einer minimalen Populationsgrösse von $N=72$ adulten männlichen Gämsen. Dieser Wert ist höher als das obere Vertrauensintervall aus dem *Distance Sampling* ($N=71$): dies lässt vermuten, dass die letztere Methode nicht gut geeignet ist, die Populationsgrösse von Gämsen zu untersuchen und es lohnt sich, dem Ursprung dieses Mangels auf den Grund zu gehen. Ich habe hier die Verletzung zweier wichtiger Annahmen des *Distance Sampling* hervorgehoben: a) die Zufälligkeit beim Legen der Transektlinien; b) gleiche Wahrscheinlichkeiten, Tiere auf eine bestimmte Distanz zu entdecken. Im Gebirge scheint es durch die Rauheit und die Dreidimensionalität des Geländes unrealistisch, diese beiden Voraussetzungen zu erfüllen. Interessanterweise habe ich mit der M-R Methode mit der Bowden Schätzfunktion bei der Analyse derselben Daten, die fürs *Distance Sampling* gesammelt worden waren, ähnliche Resultate (aber mit breiterem Vertrauensintervall) bekommen, wie jene aus den 5 Wiedersichtungen: $N=86$ Männchen (CI: 52-142), trotz der grossen Unterschiede bei der Datenaufnahme. Dies lässt vermuten, dass die Bowden Schätzfunktion eine ziemlich robuste Methode ist, um die Populationsgrösse von männlichen Gämsen zu untersuchen. Allerdings sind die Vertrauensintervalle für die M-R Methode in dieser Studie unbefriedigend, möglicherweise durch die begrenzte Zahl an markierten Männchen, die zur Verfügung stand. Eine grössere Zahl markierter Individuen, kombiniert mit einer höheren Rate an Sichtungen, wäre erstrebenswert, aber schwierig zu realisieren. Zusammenfassend ist festzuhalten, dass Block Counts durch ihre Einfachheit in der Ausführung in der Überwachung von Populationstrends unersetzbar scheinen – so auch in der Untersuchung der Populationsdynamik bei Gämsen, auch wenn sie Populationsindices und keine kompletten Zählungen darstellen (siehe Box II). Unter den gegebenen Bedingungen sind zuverlässige Populationsindices schlechten Schätzungen der absoluten Populationsgrösse vorzuziehen [1].

BOX II - Die Bedeutung von langen Zeitreihen für standardisierter Block Counts

(in Zusammenarbeit mit Dr. Simona Imperio, Dr. Bruno Bassano & Dr. Antonello Provenzale)

Die Analyse langer Zeitreihen von Häufigkeitsindices ist ein wichtiges Verfahren, um die Auswirkungen von limitierenden Faktoren auf die Populationsdynamik abzuschätzen. Lange Zeitreihen stehen allerdings selten zur Verfügung und sind anfällig auf Stichprobenfehler. Klimatische Bedingungen haben einen starken Einfluss auf die Körpergrösse [6] und die Demographie [7] bei Alpengämsen. Im Übrigen hat die globale Erwärmung besonders im Hochgebirge über das letzte halbe Jahrhundert besonders starke Effekte gezeigt, und es werden langfristige Auswirkungen auf die Gämpopulationen erwartet.

Material und Methoden

Im Nationalpark Gran Paradiso (Italien) sind Gämsen zwischen 1956 und 2012 jeden Herbst gezählt worden. Da es in den Abundanz-Daten potenziell Beobachtungsfehler gab, wendeten wir ein State-Space Modell an, um die Rohdaten zu filtern und Stichprobenfehler von Umweltvariabilität zu unterscheiden [8]. Dann unter-

suchten wir mithilfe von Generalised Linear Models (GLMs), ob Dichte und klimatische Indices die Wachstumsrate der Population, Fekundität (Kitz-Weibchen Verhältnis), sowie die Überlebensrate von Jungtieren und erwachsenen Tieren beeinflussten. Die besten Modelle wurden mit Akaike's Informationskriterium bestimmt.

Resultate und Diskussion

Die Gämspopulation nahm über den Zeitraum der Studie signifikant zu ($R^2=0.69$, $p<0.0001$). Dichteabhängigkeit spielte eine Rolle sowohl für die Wachstumsrate als auch für die alters-spezifischen Modelle der Überlebensrate, war aber weniger wichtig für die Fekundität. Die mittlere Schneetiefe im Winter sowie die Niederschlagsmenge im Frühling hatten auch einen negativen Einfluss auf die Wachstumsrate. Die Überlebensrate von adulten Tieren zeigte geringere Variabilität als die anderen demographischen Parameter, und wurde nur von der mittleren Schneehöhe im Winter beeinflusst. Das Verhältnis von Kitzen zur Anzahl der Weibchen wurde negativ von der Niederschlagsmenge im Winter und Frühling, aber positiv von der Schneetiefe im Frühling des vorangegangenen Jahres beeinflusst. Der letztere Effekt könnte mit der Körperverfassung der Mütter zusammenhängen, die evtl. positiv durch einen höheren Wassergehalt der Weiden beeinflusst wurde. Die Überlebensrate von Jungtieren wurde negativ beeinflusst durch die Niederschlagsmenge im Winter und einen verzögerten Effekt der Frühlings- und Sommertemperaturen (möglicherweise durch eine Verkürzung des Zeitraums, während dem Pflanzen von hoher Qualität als Nahrung zur Verfügung standen [6]).

Perspektiven und künftige Forschungsprioritäten

Die Klimaveränderung schien durch die Verkürzung des Zeitraums der Schneebedeckung, die wiederum eine höhere Überlebensrate sowohl von Jung- wie auch adulten Tieren zur Folge hatte, positive Auswirkungen auf die Demographie der Alpengämse zu haben. Allerdings hatten höhere Temperaturen im Frühling und Sommer einen entgegengesetzten Effekt auf die Fekundität und die Überlebenswahrscheinlichkeit von Jungtieren. Künftige Studien sollten zum Ziel haben, die Auswirkungen des Klimas im Frühling auf die Qualität der Weiden zu untersuchen, und idealerweise deren Effekt auf die Körpermasse und Milchqualität trächtiger und säugender Weibchen. Diese Studie hebt die Bedeutung langer Zeitreihen von Abundanzindices für Untersuchungen von Faktoren hervor, die die Populationsdynamik von Wildtieren beeinflussen.

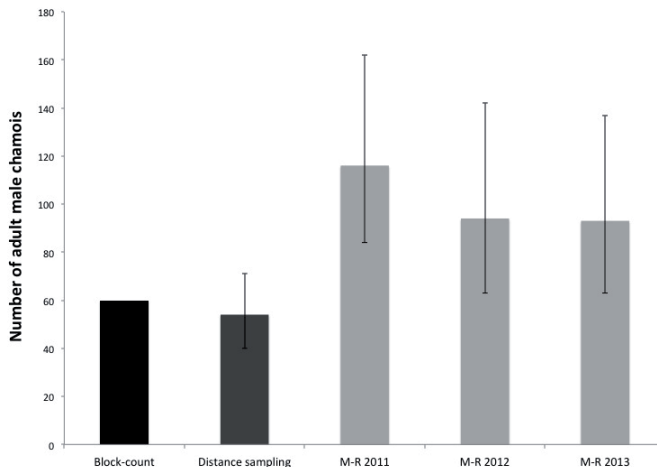


Abb. 1: Anzahl adulter männlicher Gämsen im Studiengebiet geschätzt durch Block Count und *Distance Sampling* 2013, und Mark-Recapture während 2011, 2012 und 2013.

REFERENCES

- [1] Greenwood J.J.D. & Robinson R.A. 2007. General census methods. In: Ecological census techniques: a handbook (Ed. by WJ Sutherland). Cambridge University Press, Cambridge.
- [2] Nichols J.D. 1992. Capture-recapture models: using marked animals to study populations dynamics. *BioScience* 42, 94-102.
- [3] Otis D.L., Burnham K.P., White G.C. & Anderson D.R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62, 1-135.
- [4] Fattorini L., Marcheselli M., Monaco A. & Pisani C. 2007. A critical look at some widely used estimators in *mark-resighting* experiments. *Journal of Animal Ecology* 76, 957-965.
- [5] Thomas L., Buckland S.T., Burnham K.P., Anderson D.R., Laake J.L., Borchers D.L. & Strindberg S. 2002. *Distance Sampling*. In: Encyclopedia of Environmetrics (Ed. by AH El-Shaarawi & WW Piegorisch). John Wiley & Sons, Chichester.
- [6] Garel M., Gaillard J.-M., Jullien J.-M., Dubray D., Maillard D. & Loison A. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy* 92, 1112-1117.
- [7] Willis C.S., Bieri K., Struch M., Franceschina R., Schnidrig-Petrig R. & Ingold P. 2013 Climate effects on demographic parameters in an un hunted population of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Journal of Mammalogy* 94, 173–182.
- [8] Dennis B., Ponciano J.M., Lele S.R., Taper M.L. & Staples D.F. 2006. Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs* 76, 323-341.

Gli animali che vivono in ambienti con marcate variazioni climatiche stagionali, hanno evoluto particolari adattamenti per poter sopravvivere alle severe condizioni ambientali. La capacità di superare con successo inverni lunghi e freddi esige, fra le altre cose, una speciale acclimatazione per ridurre al minimo le spese energetiche [1, 2, 3, 4]; in tal senso, il camoscio alpino (*Rupicapra r. rupicapra*) appare una specie particolarmente idonea per indagare questi adattamenti in condizioni naturali. Le probabilità di sopravvivenza, nel camoscio, dipendono in larga parte dall'accumulo di adeguate riserve di grasso nel periodo pre-autunnale, come peraltro già evidenziato in altri ungulati d'alta quota o di latitudini estreme [5, 6]. La severità dell'inverno, misurabile attraverso l'altezza della neve al suolo [7, 8, 9] e le basse temperature [10], sembrano infatti essere fra le principali cause di mortalità in questa specie, portando gli animali ad una morte per inanizione, e i suoi effetti appaiono più marcati in camosci giovani e in individui vecchi. L'Istituto di Ricerca di Ecologia della Fauna di Vienna ha recentemente condotto uno studio finalizzato ad indagare le risposte fisiologiche del camoscio alle variazioni climatiche ambientali, in condizioni naturali. A questo scopo è stata misurata la variazione nella frequenza cardiaca che, nonostante alcune limitazioni, è ritenuta un idoneo indicatore del tasso metabolico [11, 12, 13, 14]. Frequenza cardiaca e temperatura corporea sono state misurate in continuo attraverso l'impianto, nel reticolo degli animali, di una sonda auto-progettata appositamente per lo scopo. I dati sono stati registrati con appositi misuratori di attività installati all'interno di un collare satellitare. La misurazione del metabolismo basale attraverso l'utilizzo del battito cardiaco è stata effettuata durante la notte in animali a riposo, poiché questo metodo dovrebbe fornire la migliore approssimazione del tasso metabolico, in considerazione della limitata attività degli animali e alla limitata influenza della dinamica di azione della digestione.

L'area di studio

Lo studio è stato condotto sulle alpi austriache, nella catena montuosa "Totes Gebirge" (47° 43' N, 13° 04' E), da novembre 2009 a giugno 2012, a quote comprese fra 500 e 2500 m s.l.m. (limite del bosco situato a circa 1500 m s.l.m). Il clima nell'area di studio è prevalentemente caratterizzato da abbondanti precipitazioni (media annuale di 2080 mm), elevata umidità e temperatura media annua di circa 3,4 °C (fra -4,1 °C in gennaio e +11,2 °C in luglio). I dati meteo sono stati raccolti presso una stazione meteorologica confinante con l'area di studio (Feuerkogel, 1625 m s.l.m., Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik).

Disegno di campionamento

Sedici camosci (9 maschi di età compresa fra 3 e 12 anni, e 7 femmine di età compresa fra 4 e 12 anni) sono stati equipaggiati con il nostro sistema di telemetria, già utilizzato con successo in uno studio a lungo termine sullo stambecco [3, 15] e in cervi in cattività [1, 4]. Gli animali sono stati prima sedati mediante teleanestesia [16, 17]. Il periodo di recupero in tutti gli animali è stato tranquillo e rapido (< 2 minuti). Il sistema di telemetria consisteva in un collare GPS modificato e una unità ruminale da inserire nel reticolo. Il bolo ruminare cilindrico (22 x 80 mm) è stato applicato oralmente agli animali anestetizzati quando il riflesso di deglutizione era ancora presente [15]. Il bolo rimane nel vestibolo gastro-esofageo, cioè nel reticolo, in una posizione adiacente al cuore. Nell'ambito della clinica dei ruminanti, dei magneti sono applicati in modo simile per attirare corpi magnetici presenti nel reticolo. Sulla base di questa tecnica, abbiamo sviluppato un dispositi-

vo elettronico in grado di registrare le contrazioni cardiache mediante un sensore di accelerazione [15]. Questo sensore, tuttavia, registra anche i movimenti dell'animale; perciò, il battito cardiaco può essere registrato in modo affidabile solo quando l'animale è a riposo. Il battito cardiaco è stato registrato ogni 18 minuti (vedi [15] per maggiori dettagli). Il bolo ruminale contiene anche un termometro che permette di registrare la temperatura nel reticolo ogni 3 minuti, con una risoluzione di $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. I dati registrati sono quindi stati trasmessi con collegamento UHF a un sistema elettronico installato a bordo del collare GPS. L'attività locomotoria è stata misurata in continuo con sensori di accelerazione installati di default nel collare GPS. Alla fine del periodo di misurazione, i collari sono stati recuperati sul campo grazie ad un sistema drop-off automatico e un sistema VHF a bordo del collare.

Risultati preliminari

Poiché il sensore di accelerazione della sonda, per la misurazione della frequenza cardiaca, registra ogni movimento dell'animale, rilevazioni significative del battito cardiaco potevano essere ottenute solo da camosci a riposo con l'aiuto di una tecnica di filtraggio di routine. La frequenza cardiaca del camoscio ha evidenziato variazioni stagionali pronunciate, con lunghi periodi a valori molto bassi durante l'inverno e un rapido aumento in primavera. Nel periodo estivo il battito cardiaco è risultato circa due volte maggiore rispetto all'inverno, anche se, dopo un picco a inizio estate, è poi diminuito costantemente (Fig. 1). La temperatura media è variata da valori di circa $38,8^{\circ}\text{C}$ in inverno a circa $39,2^{\circ}\text{C}$ in estate. Anche l'attività locomotoria è risultata notevolmente influenzata dalla stagione e dalle condizioni atmosferiche. Inoltre, frequenza cardiaca, temperatura corporea e livelli di attività sono variati sensibilmente nel corso della giornata. La temperatura corporea ha raggiunto valori minimi nelle prime ore del mattino e valori massimi nel tardo pomeriggio. Dal tramonto all'alba la temperatura corporea è diminuita costantemente, per poi aumentare fino al tardo pomeriggio. Il pattern di attività quotidiano è stato fortemente influenzato dalle condizioni climatiche: in inverno, nelle giornate fredde, il periodo di attività è risultato breve, all'incirca tra le 11 e le 16, mentre nelle giornate con temperature più miti il periodo di maggiore attività è durato più a lungo, dalle 8 alle 17 circa. Al contrario, l'attività giornaliera estiva è apparsa bifasica, con periodi di attività intensa attorno all'alba e al tramonto e con un'ulteriore aumento di attività attorno a mezzanotte. Durante l'inverno, a temperature ambientali inferiori ai -5°C , il valore medio minimo di frequenza cardiaca è risultato attorno ai 39 battiti per minuto (bpm) alle 8, mentre il massimo, attorno ai 46 bpm, alle 11. La frequenza media oraria durante le fredde notti invernali è risultata tra 42 e 48 bpm, e tra 39 e 45 bpm a temperature più calde. Durante la notte la frequenza cardiaca a riposo è risultata legata ai fattori climatici, come la temperatura ambientale e la velocità del vento. In inverno, il limite inferiore della zona termoneutrale è risultato attorno ai -10°C : al di sotto di questo limite la frequenza cardiaca cresce costantemente. La temperatura critica più bassa, di -10°C , è di circa 10°C inferiore ai valori attesi per un animale di questa taglia [18], il che rispecchia un buon adattamento al freddo e, probabilmente, anche una buona capacità di controllare la temperatura superficiale tramite la vasocostrizione [19].

Considerazioni conclusive

Le strategie di risparmio energetico -come la riduzione dell'attività quando le condizioni climatiche sono più rigide e la zona termoneutrale bassa- sembrano essere adatte alla sopravvivenza invernale, in ogni caso inverni più rigidi portano a un aumento della mortalità in questa stagione. Riguardo ai cambiamenti climatici, gli effetti regionali a lungo termine sulla temperatura ambientale e le precipitazioni nevose, specialmente nel tardo inverno, potrebbero influire sulla sopravvivenza invernale del camoscio.

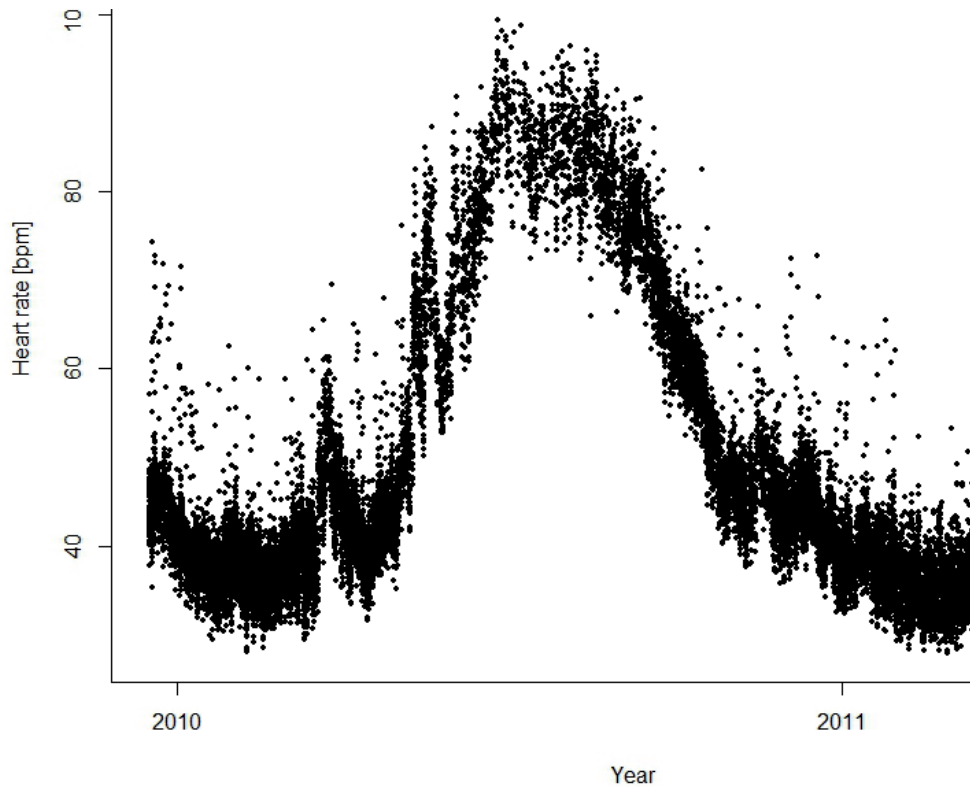


Fig. 1: dati di frequenza cardiaca del camoscio # 2, un maschio di 12 anni di età.

In highly seasonal habitats animals evolved adaptations to challenging environmental conditions. For instance, survival of long and cold winters demands special acclimatization to reduce energy expenditure to a minimum [1, 2, 3, 4]. To this end, the alpine chamois (*Rupicapra r. rupicapra*) is a suitable model species to investigate these functional adaptations in the wild. Chamois survival may largely depend upon summer accumulation of fat reserves, as in many other ungulates living in high altitudes [5, 6]. The severity of winter, i.e. snow height [7, 8, 9] and low temperatures [10], appears as the major reason for mortality in chamois, leading to death of starvation, and is particularly pronounced in young and old chamois. We investigated physiologic reactions of free-ranging chamois to fluctuating climatic conditions, in a natural habitat. Heart rate, despite some limitations, has been considered as a suitable proxy of metabolic rate [11, 12, 13, 14] and, together with body temperature was measured continuously with a self-designed probe placed in the reticulum. Physiological data, together with activity measurements, were stored on board in a GPS collar. To measure basal metabolism by heart rate method, recordings during night at resting animals should be the best approximation because of relatively little influence of activity and specific dynamic action of digestion.

Study area

The study was conducted in the Austrian Alps, in the mountain massif of "Totes Gebirge", (47°43'N, 13° 04'E) between November 2009 and June 2012, at elevations ranging from 500 to 2500 m a.s.l. (treeline at ca. 1500 m a.s.l.). The climate in the study area is mainly characterised by relatively high precipitation (annual average about 2080 mm), high cloud cover, high humidity, and mean annual temperature of about 3.4 °C (averages between -4.1°C in January and +11.2 °C in July). Weather data were recorded at the meteorological station "Feuerkogel" (1625 m a.s.l.) close to the study area (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik).

Sampling design

Sixteen chamois (9 males aged 3-12 years, and 7 females aged 4-12 years) were equipped with our telemetry system, already used successfully in a long-term field study on Alpine ibex [3, 15] and in captive red deer [1, 4]. The animals were first anaesthetised by distance immobilization [16, 17]. The recovery period from anaesthesia was in all chamois calm, uneventful and rapid (< 2 min). The telemetry system consisted of a modified-GPS collar and a ruminal unit to be placed in the reticulum. The ruminal cylindrical probe (22 x 80 mm) was applied orally to the anaesthetized animals while the swallowing reflex was still present [15]. The probe remains in the gastro-oesophageal vestibule, i.e. the reticulum, adjacent to the heart. In ruminant medicine, magnets are similarly applied to fix magnetic foreign bodies in the reticulum. Based on this technique, we developed an electronic device capable of recording heart contractions with an acceleration sensor [15]. This sensor, however, also registers the animal's movement; therefore, heart rate can be registered reliably only when the animal is at rest. The heart rate is recorded every 18 minutes (see [15] for more details). The ruminal unit also contains a thermistor, which enables recording of the temperature in the reticulum every 3 minutes, with a resolution of ± 0.1 °C. The recorded data are then transmitted by a short-distance UHF link to a data logging system installed on-board of the GPS collar. The locomotor activity is measured continuously with acceleration

sensors installed by default in the GPS collar. At the end of the measurement periods, collars were retrieved in the field thanks to an automatic drop-off system and the help of a VHF-device on board of the collar.

Preliminary results

As the acceleration sensor of the internal device for measuring heart rate recorded every animal's movement, reliable measurements of heart rate could be obtained only from resting chamois with the help of a technical filtering routine. Heart rate of chamois showed pronounced seasonal changes, with long-lasting periods of very low values during winter and a very rapid increase in spring. In summer, heart rate was almost twice as high as in winter, although, after a peak in early summer it decreased continuously thereafter (Figure 1). Mean body temperature ranged from about 38.8 °C in winter to about 39.3 °C in summer. Locomotor activity also was heavily influenced by season and weather conditions. Furthermore, heart rate, body temperature and activity levels varied substantially throughout the day. Body temperature reached minimum values in the early morning hours and maximum values in the late afternoon. From sunset to sunrise body temperature decreased continuously. Thereafter, body temperature increased until late afternoon. The daily activity pattern was strongly influenced by climatic conditions. During the winter, at the cold days the activity period was short, approximately between 11 a.m. and 4 p.m., while in days with milder temperatures the period of main activity lasted longer, from 8 a.m. to 5 p.m. In contrast, daily summer activity was biphasic, with intensive activity periods around sunrise and sunset. An additional phase of increased activity occurred around midnight. During winter at ambient temperatures above -5°C the lowest mean heart rate was about 39 beats per minute (bpm) at 8 a.m. and reached its maximum, about 46 bpm, at 11 a.m. The mean hourly heart rate during cold winter nights was between 42 and 48 bpm, and between 39 and 45 bpm at warmer ambient temperatures. During night the resting heart rate associated with climatic factors such as ambient temperature and wind speed. In winter, the lower limit of the thermoneutral zone seems to be around -10°C. Below this limit the heart rate continuously increases. The lower critical temperature of -10°C is about 10°C below the expected value for an animal of this body size [18], which reflects the good adaptation to cold and probably a good capability to control surface temperature by vasomotion [19].

Concluding remarks

For winter survival, the energy saving strategies as reducing activity the harder the climatic conditions and the low thermoneutral zone seem to be adequate, nevertheless hard winters lead to increased winter mortality. In respect of climate change, the regional long-term effect on ambient temperature, snowfall and especially snowfall in late winter may have an effect on winter survival of chamois.

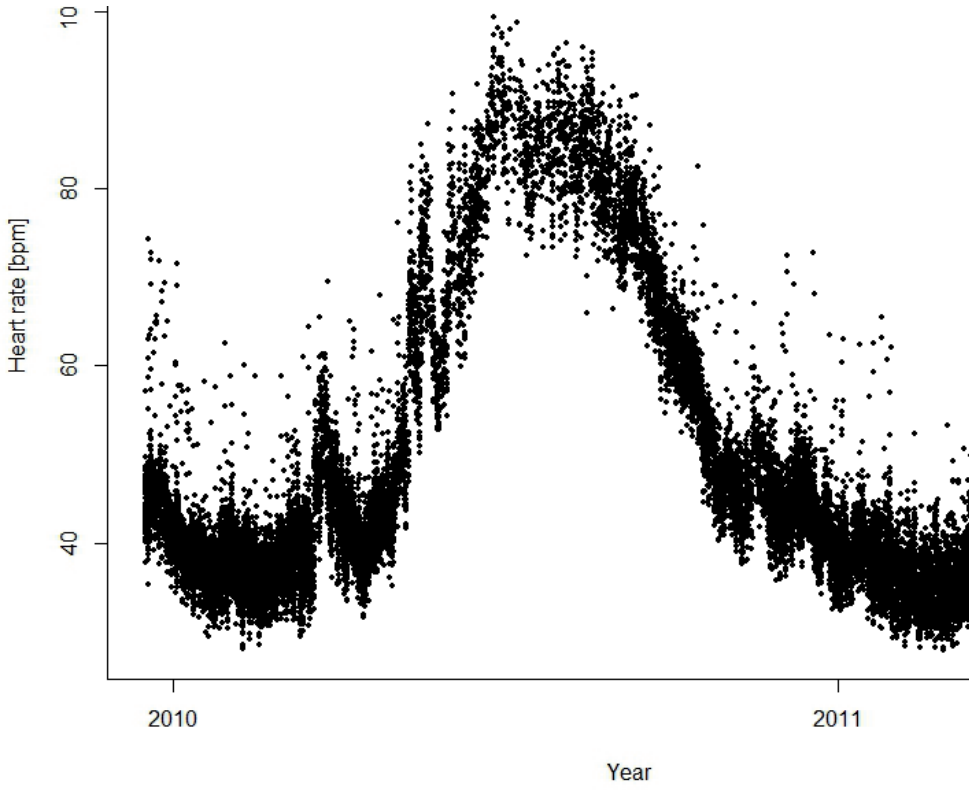


Fig. 1: heart rate data of animal # 2, a 12-year-old male chamois.

In Lebensräumen mit grossen saisonalen Unterschieden haben sich Tiere an die Herausforderungen der Umwelt angepasst. Zum Beispiel verlangt das Überleben von langen, kalten Wintern eine spezielle Akklimatisierung, um den Energieverbrauch auf ein Minimum zu reduzieren [1, 2, 3, 4]. In dieser Hinsicht ist die Alpengämse (*Rupicapra r. rupicapra*) ein geeigneter Modellorganismus, um diese funktionellen Anpassungen in der Wildnis zu untersuchen. Das Überleben der Gämse hängt wahrscheinlich zu einem Grossteil von der Akkumulation von Fettreserven im Sommer ab, wie dies auch bei vielen andern Huftieren der Fall ist, die in grossen Höhen leben [5, 6]. Die Härte des Winters, d.h. die Schneehöhe [7, 8, 9] und tiefe Temperaturen [10], die zum Hungertod führen, scheinen die Hauptgründe für Mortalität bei Gämsen zu sein, besonders bei jungen und alten Tieren. Wir haben die physiologischen Reaktionen freilebender Gämsen in einem natürlichen Habitat auf sich ändernde Klimabedingungen untersucht. Trotz einiger Einschränkungen wird die Herzfrequenz als geeignete Näherung für die Stoffwechselrate angesehen [11, 12, 13, 14] und wurde zusammen mit der Körpertemperatur kontinuierlich mit einer selbstentwickelten Sonde gemessen, die im Netzmagen lokalisiert war. Zusammen mit Aktivitätsmessungen wurden die physiologischen Daten in einem GPS-Halsband gespeichert. Um den Basalmetabolismus über die Herzfrequenz zu messen, sollten Messungen während der Nacht am ruhenden Tier die beste Annäherung sein, da es dann relativ wenige Einflüsse durch Aktivität oder Verdauung gibt.

Studiengebiet

Die Studie wurde zwischen November 2009 und Juni 2012 in den Österreichischen Alpen im Gebirgsmassiv ‚Totes Gebirge‘ (47°43'N, 13° 04'E) auf Höhenlagen von 500m bis 2500m ü.M. (Baumgrenze auf ca. 1500m ü.M.) durchgeführt. Das Klima im Studiengebiet ist vor allem durch eine relativ hohe Niederschlagsmenge (jährliches Mittel ca. 2080mm), hohe Wolkenbedeckung, hohe Luftfeuchtigkeit und eine mittlere Jahrestemperatur von etwa 3.4 °C (Mittelwerte zwischen -4.1°C im Januar und +11.2 °C im Juli) geprägt. Die Wetterdaten wurden an der meteorologischen Station ‚Feuerkogel‘ (1625m ü.M.) aufgenommen, die nahe des Studiengebiets liegt (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik).

Datenaufnahme

16 Gämsen (9 Männchen zwischen 3 und 12 Jahren alt und 7 Weibchen zwischen 4 und 12 Jahren) wurden mit unserem Telemetrie-System ausgerüstet, das schon erfolgreich in einer Langzeit-Feldstudie über den Alpensteinbock [3, 15] und bei Rothirschen in Gefangenschaft [1, 4] eingesetzt worden war. Die Tiere wurden erst aus der Distanz betäubt [16, 17]. Die Aufwachphase verlief bei allen Gämsen ruhig, ohne Zwischenfälle und schnell (< 2min). Das Telemetrie-System bestand aus einem modifizierten GPS-Halsband und einer Pansen-Einheit, die im Netzmagen platziert wurde. Die zylindrische Pansen-Sonde (22x80mm) wurde den betäubten Tieren oral verabreicht, während der Schluckreflex noch funktionierte [15]. Die Sonde verblieb in der gastro-ösophagealen Vorkammer, d.h. dem Netzmagen, neben dem Herz. In der Huftiermedizin werden Magneten ähnlich verwendet, um magnetische Fremdkörper im Netzmagen zu fixieren. Basierend auf diesem Verfahren entwickelten wir ein elektronisches Gerät, das Herzkontraktionen mit einem Beschleunigungssensor aufnehmen konnte [15]. Dieser Sensor registrierte aber auch die Bewegungen des Tieres; deshalb

konnte die Herzfrequenz nur zuverlässig gemessen werden, wenn das Tier sich im Ruhezustand befand. Die Herzfrequenz wurde alle 18min gemessen (siehe [15] für Einzelheiten). Die Panseneinheit enthielt auch einen Temperaturfühler, der eine Temperatureaufnahme im Netzmagen alle 3min mit einer Genauigkeit von ± 0.1 °C ermöglichte. Die aufgenommenen Daten wurden dann über eine Kurzstrecken-UHF Verbindung auf ein Datenerfassungssystem übermittelt, das im GPS-Halsband installiert war. Die Bewegungsaktivität wurde kontinuierlich mit Beschleunigungssensoren gemessen, die standardmässig im GPS-Halsband installiert waren. Am Ende der Messperioden wurden die Sender im Feld dank eines automatischen Drop-off Systems und mithilfe eines VHF-Geräts im Halsband wieder eingesammelt.

Vorläufige Resultate

Da der Beschleunigungssensor des Geräts zur Messung der Herzfrequenz jede Bewegung des Tieres aufnahm, konnten zuverlässige Messungen der Herzfrequenz nur bei ruhenden Gämsen mithilfe eines technischen Filterprozesses erlangt werden. Die Herzfrequenz von Gämsen zeigte starke saisonale Änderungen mit langen Perioden sehr tiefer Werte im Winter und einer sehr schnellen Zunahme im Frühling. Im Sommer war die Herzfrequenz fast doppelt so hoch wie im Winter, obwohl sie nach einem Maximum im Frühsommer kontinuierlich abnahm (Figur 1). Die mittlere Körpertemperatur reichte von etwa 38.8 °C im Winter bis etwa 39.3 °C im Sommer. Die Bewegungsaktivität wurde ebenfalls stark von der Jahreszeit und von Wetterbedingungen beeinflusst. Ausserdem variierten Herzfrequenz, Körpertemperatur und Aktivitätsgrad wesentlich über den Tagesverlauf. Die Körpertemperatur erreichte in den frühen Morgenstunden Minimalwerte und am späten Nachmittag ein Maximum. Von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang nahm die Körpertemperatur kontinuierlich ab. Danach nahm sie bis zum Spätnachmittag zu. Das tageszeitliche Aktivitätsmuster war stark von klimatischen Bedingungen abhängig. An kalten Tagen im Winter war die Aktivitätsperiode kurz, etwa zwischen 11 Uhr vormittags und 16 Uhr nachmittags, während sie an Tagen mit mildereren Temperaturen länger dauerte, von 8 Uhr morgens bis 17 Uhr nachmittags. Dagegen war die Tagesaktivität im Sommer zweiphasig, mit intensiven Aktivitätsperioden um Sonnenauf- und -untergang. Eine zusätzliche Phase erhöhter Aktivität fand um Mitternacht herum statt. Im Winter erreichte die Herzfrequenz bei Aussentemperaturen über -5°C ein niedrigstes Mittel von etwa 39 Schlägen pro Minute um 8 Uhr morgens und ein Maximum von etwa 46 Schlägen pro Minute um 11 Uhr vormittags. Die mittlere stündliche Herzfrequenz während kalten Winternächten betrug zwischen 42 und 48 Schlägen pro Minute, und zwischen 39 und 45 Schlägen pro Minute bei wärmeren Aussentemperaturen. Nachts korrelierte die Ruhe-Herzfrequenz mit klimatischen Faktoren wie Aussentemperatur und Windgeschwindigkeit. Im Winter scheint die untere Grenze der thermoneutralen Zone etwa -10°C zu betragen. Unter dieser Temperatur steigt die Herzfrequenz kontinuierlich an. Die untere kritische Temperatur von -10°C liegt etwa 10°C unter dem Erwartungswert für ein Tier dieser Körpergrösse [18], was die gute Kälteanpassung und wahrscheinlich eine gute Fähigkeit reflektiert, die Oberflächentemperatur durch Vasomotion zu kontrollieren [19].

Schlussfolgerungen

Um den Winter zu überleben, scheinen die Energiesparstrategien, bei denen die Aktivität reduziert wird, je härter die klimatischen Bedingungen werden, und die niedrige thermoneutrale Zone ausreichend, aber trotzdem führen strenge Winter zu erhöhter Wintersterblichkeit. In Bezug auf den Klimawandel können regionale Langzeiteffekte auf die Aussentemperatur, den Schneefall und besonders den Schneefall im Spätwinter Auswirkungen auf das Überleben von Gämsen im Winter haben.

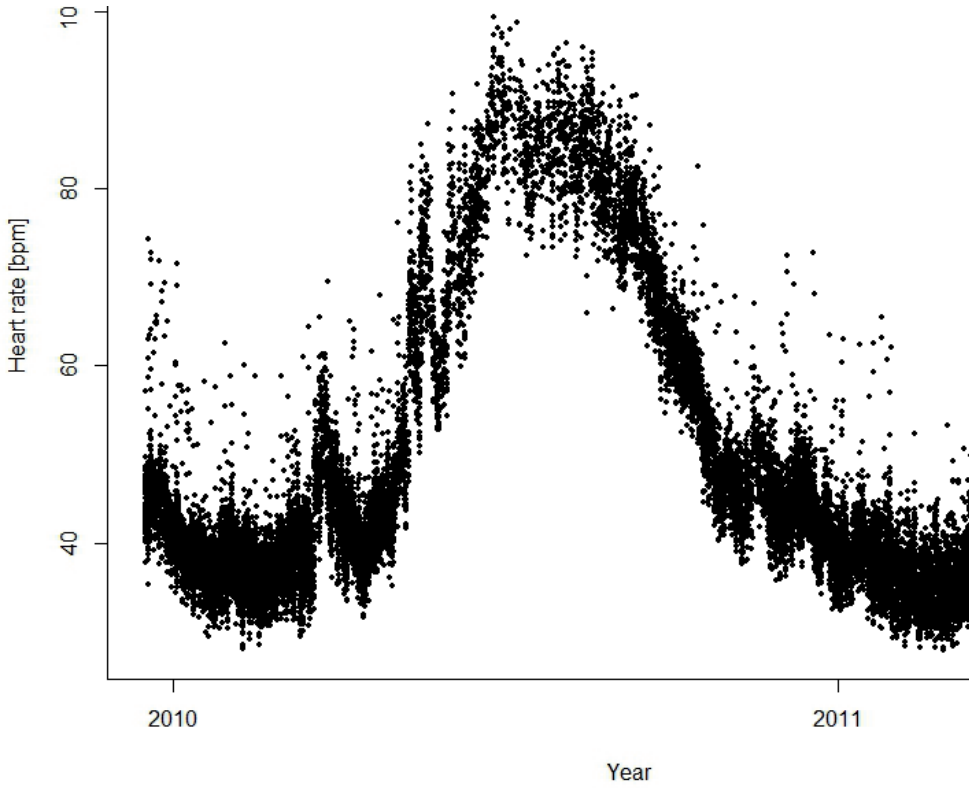


Abb. 1: Herzfrequenzdaten von Tier # 2, einem 12-jährigen Gams.

REFERENCES

- [1] Arnold W., Ruf T., Reimoser S., Tataruch F., Onderschecka K., Schober F. 2004. Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red deer (*Cervus elaphus*). *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 286, R174–R181
- [2] Arnold W., Ruf T., Kuntz R. 2006. Seasonal adjustment of energy budget in a large wild mammal, the Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*) II. Energy expenditure. *Journal of Experimental Biology* 209, 4566–4573
- [3] Signer C., Ruf T., Arnold W. 2010. Hypometabolism and basking: the strategy of Alpine ibex to endure harsh over-wintering conditions. *Functional Ecology* 25, 537–547
- [4] Turbill C., Ruf T., Mang T., Arnold W. 2011. Regulation of heart rate and rumen temperature in red deer: effects season and food intake. *The Journal of Experimental Biology* 214, 963–970
- [5] Festa-Bianchet M., Jorgenson J.T., Berube C.H., Portier C., Wishart W.D. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 75, 1372–1379
- [6] Schaschl H., Suchentrunk F., Morris D.L., Ben Slimen H., Smith S., Arnold W. 2013. Sex-specific selection for MHC variability in Alpine chamois. *BMC Evolutionary Biology*, 12:20. doi:10.1186/1471-2148-12-20
- [7] Gonzalez G., Crampe J.P. 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology* 79, 2072–2079
- [8] Crampe J-P., Gaillard J.-M., Loison A. 2002. L'enneigement hivernal: un facteur de variation du recrutement chez l'Isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) *Canadian Journal of Zoology* 80, 1306–1312
- [9] Rughetti M., Tiogo C., von Hardenberg A., Rocchia E., Festa-Bianchet M. 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica* 56, 329–333
- [10] Bocci A., Canavese G., Lovari S. 2010. Even mortality patterns of the two sexes in a polygynous, near-monomorphic species: is there a flaw? *Journal of Zoology* 280, 379–386
- [11] Butler P.J., Green J.A., Boyd I.L., Speakman J.R. 2004. Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology* 18, 168–183
- [12] Green J.A. 2011. The heart rate method for estimating metabolic rate: Review and recommendations. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology* 158, 287–304
- [13] Berhan T., Puchala R., Goetsch A. L., Merkel R.C. 2006. Effects of walking speed and forage consumption on energy expenditure and heart rate by Alpine does. *Small Ruminant Research* 63, 119–124
- [14] Puchala R., Tovar-Luna I., Goetsch A.L., Sahlu T., Carstens G.E., Freetly H.C. 2007. The relationship between heart rate and energy expenditure in Alpine, Angora, Boer and Spanish goat wethers consuming different quality diets at level of intake near maintenance or fasting. *Small Ruminant Research* 70, 183–193

- [15] Signer C., Ruf T., Schober F., Fluch G., Paumann T., Arnold W. 2010. A versatile telemetry system for continuous measurement of heart rate, body temperature and locomotor activity in free-ranging ruminants. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 75–85
- [16] Jalanka H.H., Roeken B.O., 1990. The use of medetomidine-ketamine combinations, and atipamezol in nondomestic mammals: a review. *J. Zoo. Anim. Med.* 13, 101-103
- [17] Walzer C. 2008. Diseases of Chamois. IN: Fowler, ME; Miller, ER; [Hrsg.]: *Zoo and Wild Animal Medicine - Current Therapy* 6. St. Louis, Saunders-Elsevier, 408-415
- [18] Rieck A., Geiser F. 2013. Allometry of thermal variables in mammals: consequences of body size and phylogeny. *Biological Reviews* 88, 564-572
- [19] Phillips P. K., Heath J. E. 1995. Dependency on surface temperature regulation on body size in terrestrial mammals. *Journal of Thermal Biology* 20, 281-289.



COMMISSIONE ORGANIZZATRICE

Bruno Bassano

Gran Paradiso National Park

Flurin Filli

Swiss National Park

Achaz von Hardenberg

Gran Paradiso National Park

Ruedi Haller

Swiss National Park

Luca Corlatti

University of Natural Resources
and Life Sciences Vienna

Seraina Campbell

Swiss National Park

www.pngp.it/natura-e-ricerca/conservazione-e-ricerca/interreg-great/international-workshop-chamois

Indirizzo Email per corrispondenza:
luca.corlatti@pngp.it



ORGANIZING COMMITTEE

Bruno Bassano

Gran Paradiso National Park

Flurin Filli

Swiss National Park

Achaz von Hardenberg

Gran Paradiso National Park

Ruedi Haller

Swiss National Park

Luca Corlatti

University of Natural Resources
and Life Sciences Vienna

Seraina Campbell

Swiss National Park

www.pngp.it/natura-e-ricerca/conservazione-e-ricerca/interreg-great/international-workshop-chamois

Email address for correspondence:
luca.corlatti@pngp.it



Unione Europea
Fondo Europeo di Sviluppo Regionale



Le opportunità non hanno confini.

