

Produktivitäts-, Abbau- und Nutzungsmuster in Waldökosystemen im Schweizerischen Nationalpark

Diplomarbeit des Departements Umwelt- und Naturwissenschaften
der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich

Denise Sprunger



Ausgeführt an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für
Wald, Schnee und Landschaft (WSL) in Birmensdorf

Referent: Dr. M. Schütz (WSL)

Co-Referent: Dr. F. Filli (SNP)

Zürich, Oktober 2004

Zusammenfassung

Der Schweizerische Nationalpark (SNP) umfasst eine Fläche von 170 km², wovon rund 50 km² von Wald bedeckt sind. Trotz dieses grossen Anteils wurden Waldökosysteme im Park bis anhin kaum erforscht. Bekannt ist, dass eine Sukzession von Waldlücken über Föhrenwälder und Mischwälder zu Lärchen-Arvenwäldern stattfindet. Ziel dieser Diplomarbeit war es, saisonale Produktivität, Standing crop und Abbau von Waldpflanzen in der Krautschicht, sowie deren Nutzung durch Huftiere im Sukzessionsverlauf zu untersuchen. Für die Produktivitäts-, Standing crop- und Nutzungsmessungen wurden Schnittexperimente in den vier Sukzessionsstadien durchgeführt. Die saisonale Produktivität wurde definiert als der Zuwachs von Biomasse zwischen Vegetationsbeginn und –ende, die Differenz zwischen frassgeschützten und -ungeschützten Flächen ergab die Nutzung. Die Abbaurate von organischem Material wurde anhand des Gewichtsverlusts von Föhrenhölzern bestimmt, welche für drei Jahre vergraben worden waren.

Eine Nutzung durch Huftiere war weder über die Sukzession, noch für einzelne Sukzessionsstadien nachweisbar. Gründe dafür könnten in einer zu geringen Nutzung oder in der zu klein gewählten Versuchsfläche liegen. Die Standing crop und die saisonale Produktivität zeigten mit zunehmendem Sukzessionsalter eine tendenzielle Abnahme, im Gegensatz zur Abbaurate, welche keinen Unterschied über die Sukzessionsstadien erkennen liess. Somit können Produktivität und Standing crop nicht bloss durch den Abbau erklärt werden. Welchen Einfluss das Licht, die Temperatur und die Bodenfeuchtigkeit auf die drei Parameter Produktivität, Standing crop und Abbaurate in den Wäldern des SNP hat, war nicht Gegenstand dieser Untersuchung und muss noch erforscht werden.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	4
2. Untersuchungsgebiet.....	6
3. Methoden.....	6
3.1 Nutzung und saisonale Produktivität	6
3.2 Abbaurrate	7
3.3 Statistische Analysen.....	7
4. Resultate	8
4.1 Nutzung und Standing crop.....	8
4.2 Saisonale Produktivität.....	9
4.3 Abbaurrate	9
5. Diskussion.....	10
5.1 Nutzung.....	10
5.2 Saisonale Produktivität, Standing crop und Abbaurrate im Sukzessionsverlauf	11
6. Danksagung.....	13
7. Literaturverzeichnis	14

1. Einleitung

Nach der Gründung des Schweizerischen Nationalparks (SNP) im Jahr 1914 stieg die Zahl der Huftiere wie Rothirsch (*Cervus elaphus* L.), Reh (*Capreolus capreolus* L.), Gämse (*Rupicapra rupicapra* L.) und Steinbock (*Capra ibex* L.) deutlich an. Vor allem der Rothirsch verzeichnete im Gebiet eine starke Zunahme von null bis über 2000 Individuen innerhalb weniger Jahrzehnte (Schütz et al. 2000). Im Jahr 2003 wurden 2011 Rothirsche gezählt (Schweizerischer Nationalpark 2003). Ob eine solche Zunahme von pflanzenfressenden Tieren Veränderungen auf den Weiden des SNP mit sich bringt, war Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Über den Einfluss von Huftieren auf Waldbestände des SNP ist jedoch noch wenig bekannt, obwohl die Waldfläche mit 50 km² fast ein Drittel der Parkfläche ausmacht (Schütz et al. 2003).

Der SNP bietet eine einmalige Gelegenheit, den Einfluss von Huftieren auf die Vegetation zu untersuchen, da mit der Aufgabe der Land- und Forstwirtschaft bei der Parkgründung sämtliche direkte Einflüsse von Menschen und Nutztieren entfielen. Die Entwicklung einer Landschaft ohne Nutztiere kann im Schweizerischen Nationalpark auf einer grossen räumlichen und zeitlichen Skala beobachtet werden.

Anhand von Kot-Analysen des Rothirsches im SNP konnte festgestellt werden, dass Erika (*Erica carnea* L.), welche in der Krautschicht der Föhren- und Mischwälder dominiert, mit 21 % den grössten Anteil im Rothirschkot ausmacht (Suter et al. 2004). Der kumulative Anteil aller Waldpflanzen betrug 41%. Demzufolge spielt der Wald im SNP als Nahrungsgrundlage für den Rothirsch eine wichtige Rolle (Suter et al. 2004).

In Untersuchungen, welche die Sukzession im SNP von Kurzrasen über Föhrenwald bis Lärchen-Arvenwald umfassten, fand Risch (2004) heraus, dass organisches Material, Biomasse und Nährstoffe wie Stickstoff (N) und Phosphor (P) im Mineralboden im Sukzessionsverlauf abnehmen.

Folgender Ablauf der Sekundärsukzession in den Waldbeständen im SNP ist bekannt: Föhrenwälder, welche im SNP das erste Sukzessionsstadium bilden, werden im Laufe der Zeit von weiteren Baumarten besiedelt, womit sie dann als Mischwälder bezeichnet werden. Diese wiederum wandeln sich in Lärchen-Arvenwälder um. In den Föhren- wie auch in den Mischwäldern dominiert die Bergföhre (*Pinus montana* Miller), wobei in den Mischwäldern zusätzlich die Fichte (*Picea abies* L.), Waldföhre (*Pinus sylvestris* L.), Arve (*Pinus cembra* L.) und Lärche (*Larix decidua* Miller) auftreten. In den Lärchen-Arvenwäldern sind Lärche und Arve vorherrschend (Risch et al. 2004d). Die Zeitspanne für diese Entwicklung vom Föhrenwald zum Lärchen-Arvenwald beträgt ca. 550 Jahre (Risch 2004). Störungen wie Wurzelfäulepilzkrankheiten oder früher auch Holzschlag oder Holznutzung verursachen Lücken von unterschiedlicher Grösse im Waldbestand, was Auswirkungen auf die Sekundärsukzession haben kann. Die Lücken können neu besiedelt und dadurch an den Anfang der Sukzession zurückgeworfen werden (Krüsi et al. 1995). Wurzelfäulepilz-Lücken können somit als erstes Stadium der Sekundärsukzession im Wald betrachtet werden (Abb. 1).

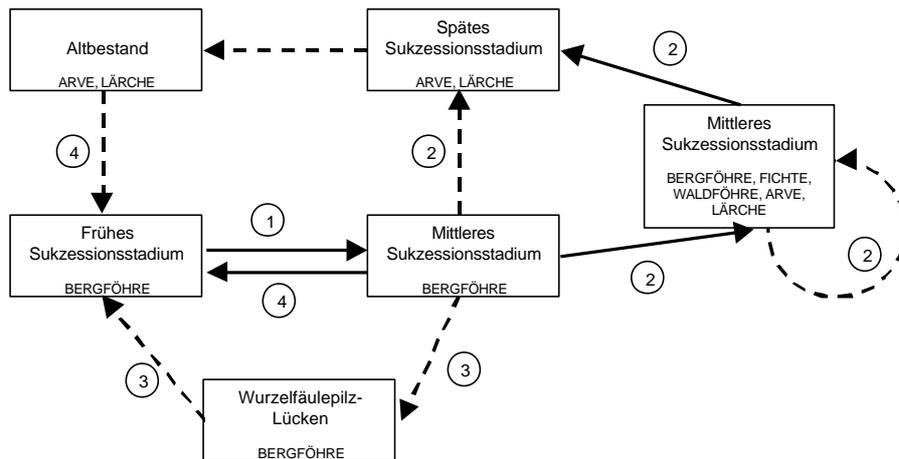


Abbildung 1: Modell der Sukzession von Waldbeständen im SNP. Die Sukzession wird angetrieben durch 1) intraspezifische Konkurrenz und Konkurrenz um Licht und andere Ressourcen, 2) intra- und interspezifische Konkurrenz und Konkurrenz um Licht und andere Ressourcen, 3) Störungen wie Wurzelfäulepilze und 4) Störungen wie Holzschlag oder Holznutzung. Empirisch erhobene Änderungen der Artenzusammensetzung während der Sukzession im SNP sind mit schwarzen ausgezogenen Pfeilen angegeben. Die gestrichelten Pfeile stellen andere potenzielle Störungen während der Sukzession dar, welche nicht empirisch erhoben wurden. Die dominierenden Baumarten jedes Sukzessionsstadiums sind in Grossbuchstaben aufgeführt. Quelle: Risch 2004c, abgeändert.

Die im SNP beschriebenen Wurzelfäulepilze sind der Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref) und der Hallimasch (*Armillaria spp.*) (Cherubini et al. 2002; Dobbertin et al. 2001). Sie befallen die Wurzeln von Bäumen und breiten sich via Wurzelkontakte oder, im Fall von Hallimasch, auch über Rhizomorphen auf die umliegenden Bäume aus. Die Bäume sterben geklumpt ab (Dobbertin et al. 2001) und nicht zufällig verteilt wie in gesunden Wäldern. So entstehen wachsende Lücken (Gaps) im Wald, die in gewissen Wäldern ein Ausmass von über 5 ha erreichen können (Rizzo und Slaughter 2000). Bedingt durch den erhöhten Lichteinfall können sich in den Gaps vermehrt junge Bäume ansamen. Aus diesem Grund wurden Wurzelfäulepilze auch als Verjüngungsfaktoren in Wäldern beschrieben (Durrieu et al. 1985).

Nicht nur Bäume dürften vom erhöhten Lichteinfall in Gaps profitieren, sondern auch die Vegetation in der Krautschicht. Höherer Lichteinfall verbunden mit mehr Wärme und besserer Wasserversorgung mangels Bäumen dürfte im Vergleich zu den anderen drei Waldbeständen zu höherer Produktivität und höherer Standing crop führen und damit auch eine bessere Nahrungsgrundlage für Huftiere bilden. Die gleichen Standortfaktoren sowie die vermutete höhere Huftiernutzung in Gaps beeinflussen auch die Bodenaktivität positiv und führen zu schnelleren Abbauraten von organischem Material (Ritchie et al. 1998). Da sich in der Sukzession von Gaps über Föhrenwald, Mischwald zu Arvenwald der Kronenschluss verdichtet (Risch 2004) und im SNP weder in Gaps noch in Walddauerbeobachtungsflächen Untersuchungen zur Produktivität, Nutzung und Bodenaktivität durchgeführt wurden, werden in dieser Arbeit die folgenden Hypothesen getestet:

- Hypothese 1: Die Nutzung der Krautschicht durch Huftiere ist in allen vier Sukzessionsstadien nachweisbar.
- Hypothese 2: Die Nutzungsintensität durch Huftiere nimmt mit zunehmendem Sukzessionsalter ab.
- Hypothese 3: Wegen der zunehmenden Beschattung und der nachlassenden Nutzungsintensität nimmt die Abbaurate mit zunehmendem Sukzessionsalter ab und damit verbunden die saisonale Produktivität der Krautschicht, sowie die Standing crop.

2. Untersuchungsgebiet

Diese Diplomarbeit wurde im Schweizerischen Nationalpark (SNP) durchgeführt, welcher im südöstlichen Teil der Schweiz liegt und eine Fläche von ca. 170 km² einnimmt. 50 km² sind bedeckt mit Wald, welcher aus Bergföhren (*Pinus montana* Miller), Arven (*Pinus cembra* L.), Lärchen (*Larix decidua* Miller), Waldföhren (*Pinus sylvestris* L.) und Fichten (*Picea abies* L.) besteht. Alpines und subalpines Grasland machen 36 km² vom Park aus, Eis, Schnee und Gestein die restlichen 84 km². Die Höhe des SNP erstreckt sich von 1350 bis 3170 m ü.M. (Risch et al. 2004c). Gemäss Wetterstation ausserhalb des Parks (Buffalora, 1977 m ü.M.) betragen die mittlere Jahrestemperatur $0.2 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ (Mittelwert \pm Standardabweichung) und der mittlere Jahresniederschlag 952 ± 162 mm (Risch et al. 2004d).

Für die Nutzungs- und Produktivitätsmessungen wurden 15 Waldflächen ausgewählt, neun Dauerbeobachtungsflächen und sechs Wurzelfäulepilz-Lücken (Gaps). Die Dauerbeobachtungsflächen wurden zufällig ausgewählt, damit die Flächenanteile der Waldbestandestypen nach der Bestandeskarte von Kurth et al. (1960) repräsentativ vertreten waren: vier Flächen gehören zum Bestandestyp Föhrenwald (Pin3, Pin4, S32, 1109), zwei zu Mischwald (808, 1508) und drei zu Lärchen-Arvenwald (903, 905, 906). Weitere Angaben zur Flächenauswahl siehe Risch (2004). Die Gaps wurden ebenfalls repräsentativ aufgrund der Häufigkeit der beiden Pilzarten ausgewählt: drei Gaps sind befallen vom Wurzelschwamm (50, 19, 86), zwei vom Hallimasch (25, 55) und ein Gap von beiden (70). Alle untersuchten Flächen liegen zwischen 1740 und 2100 m ü.M.

Der Abbau von organischem Material wurde auf acht Flächen gemessen: drei im Föhrenwald (Pin3, Pin4, 1109), zwei im Mischwald (808, 1508) und drei im Lärchen-Arvenwald (903, 905, 906). In den Gaps wurden keine Abbauxperimente durchgeführt.

3. Methoden

3.1 Nutzung und saisonale Produktivität

Im Mai und Juni 2004 wurden auf jeder der 15 Flächen sechs Gitterkörbe aufgestellt. Die Gitterkörbe nahmen eine Fläche von 1 m² (1x1 m) ein und waren 0.5 oder 1 m hoch. Sie waren so beschaffen, dass die Huftiere die Vegetation darunter nicht äsen konnten (maximale Maschengrösse 7.0 cm) und wurden so installiert, dass die in der Krautschicht nach Keller et al. (1998) stetigsten Arten vorherrschten. Im Föhrenwald (*Erico-Pinetum montanae*) ist dies Erika (*Erica carnea* L.), im Lärchen-Arvenwald (*Larici-Pinetum cembrae*) sind es Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea* L.), das

wollige Reitgras (*Calamagrostis villosa* (Chaix) Gmelin) und die rostblättrige Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum* L.) (Keller et al. 1998). Weil das Reitgras in den drei Lärchen-Arvenwald-Flächen kaum vertreten war, wurden für diesen Waldbestand Alpenrose und die zwei Vaccinienarten Heidel- und Preiselbeere gewählt. Vier Gitter wurden auf Vaccinium-dominierte und zwei Gitter auf Alpenrosen-dominierte Flächen gestellt. Im Mischwald und in den Gaps wurde die an Ort dominante Art gewählt, was ebenfalls Erika war.

Für die Produktivitätsmessung wurde die Vegetation unter drei der sechs Gittern bei der Installation im Mai bzw. Juni und bei der Deinstallation Ende August 2004 geschnitten (im Lärchen-Arvenwald zwei Vacciniumflächen und eine Alpenrosenfläche). Der Schnitt erfolgte 5 cm über Boden, was die Beäsung der Huftiere im Wald simulieren sollte. 5 cm wurde als richtige Höhe geschätzt, weil im Lärchen-Arvenwald, wo die Höhe der Beäsung an Heidelbeeren sehr gut sichtbar ist, genau so viel stehen gelassen wird. Da die Gitter kurz nach der Schneeschmelze und kurz vor Vegetationsende aufgebaut wurden, entspricht die geschnittene Biomasse der Produktivität pro Vegetationsperiode, dementsprechend der jährlichen Produktivität. Durch die relativ frühe Ernte dürfte die Produktivität eher unterschätzt worden sein.

Für die Nutzung wurde die Vegetation unter den anderen drei Gittern nur bei der Deinstallation im August 2004 auf 5 cm geschnitten. Das Schnittgut beinhaltete somit die gesamte Standing crop. Zudem wurden noch je drei ungeschützte Vergleichsflächen der gleichen Grösse ebenfalls im August 2004 auf 5 cm geschnitten, welche im Mai und Juni 2004 abgesteckt worden waren. Im Lärchen-Arvenwald wurden zwei Gitter- und zwei Vergleichsflächen auf Vaccinium-dominierte Flächen gestellt, sowie eine Gitter- und eine Vergleichsfläche auf Alpenrosen-dominierte Flächen. Der Unterschied der Standing crop von geschützten und ungeschützten Flächen ergab die Menge der genutzten oberirdischen Biomasse.

Das gesamte Schnittgut wurde während 48 Stunden bei 105°C im Trockenschrank getrocknet und anschliessend gewogen.

3.2 *Abbaurrate*

Der Abbau von organischem Material wurde anhand des Gewichtsverlustes von Waldföhren-Hölzern (*Pinus sylvestris* L.) bestimmt. Die 20 x 2.5 x 2.5 cm grossen Hölzer wurden im Sommer 2001 gekennzeichnet, gewogen und auf acht Flächen senkrecht vergraben, so dass sich das obere Ende ca. null bis fünf cm unter der Streuschicht befand. Auf jede Fläche kamen fünf Hölzer zu liegen. Im Sommer 2004 wurden die Hölzer wieder ausgegraben, bei 40°C bis Gewichtskonstanz getrocknet und anschliessend gewogen. Der Gewichtsverlust pro Jahr wurde für jedes Holz ausgerechnet.

3.3 *Statistische Analysen*

Die Standing crop-Daten wurden vor der Analyse Ln-transformiert, während die Daten der Produktivität und der Abbaurrate untransformiert analysiert wurden. Unterschiede zwischen den vier Bestandestypen Gaps, Föhrenwald, Mischwald und Lärchen-Arvenwald wurden mit nested ANOVA auf Signifikanz ($p = 0.05$) getestet. Um einen möglichen Trend zu erkennen, wurde trotz nur vier Sukzessionsstadien eine Regression durchgeführt. Sämtliche

statistische Tests erfolgten mit dem Statistikprogramm SAS, Version 8 (SAS Institute Inc. 1999).

4. Resultate

4.1 Nutzung und Standing crop

Weder in den vier Waldbestandestypen ($p = 0.92$), noch in einer einzelnen von 15 Flächen ($p = 0.89$) konnte eine Nutzung nachgewiesen werden, d.h. die im August geerntete Standing crop auf geschützten Flächen unterschied sich in keinem einzigen Fall von der Standing crop auf ungeschützten Flächen. Für die Analyse der Standing crop-Daten verdoppelte sich daher die Stichprobengrösse, weil sowohl die Biomasse von geschützten wie ungeschützten Flächen verwenden werden konnten. Mit zunehmendem Sukzessionsalter der Waldbestände nahm die Standing crop tendenziell ab ($R^2 = 0.72$, Abb. 2). Die Standing crop ist in den Gaps am höchsten (Median = 438.70 g/m^2), gefolgt von derjenigen des Mischwaldes (278.77 g/m^2) und des Föhrenwaldes (174.03 g/m^2). Mit Abstand am kleinsten ist die Standing crop vom Lärchen-Arvenwald (38.76 g/m^2). Der Föhrenwald unterscheidet sich nicht von den Gaps und vom Lärchen-Arvenwald, alle anderen Waldbestände unterscheiden sich signifikant voneinander (Abb. 2).

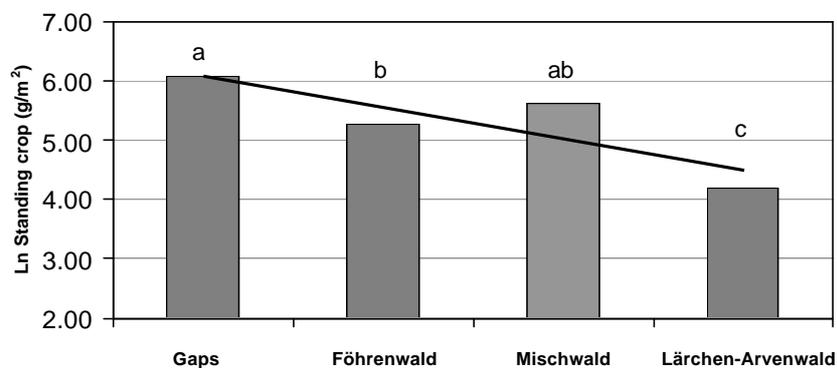


Abbildung 2: Ln-transformierte Standing crop für die Waldbestände im SNP (Mittelwerte). Es ist eine tendenzielle Abnahme über die Sukzession ersichtlich ($y = -0.5238 + 6.6025x$, $R^2 = 0.72$). a, b, c = Säulen mit gleichen Buchstaben sind nicht signifikant verschieden ($p = 0.05$). Der Lärchen-Arvenwald unterscheidet sich signifikant von den Gaps ($p < 0.001$), vom Föhrenwald ($p = 0.003$) und vom Mischwald ($p = 0.001$). Die Gaps unterscheiden sich vom Föhrenwald ($p = 0.006$) und vom Lärchen-Arvenwald ($p < 0.001$).

4.2 Saisonale Produktivität

Auch die saisonale Produktivität in Waldbeständen des SNP nimmt mit zunehmendem Sukzessionsalter ab ($R^2 = 0.97$). Die drei Bestände Föhrenwald, Mischwald und Lärchen-Arvenwald sind statistisch gleich produktiv (Mittelwerte: 55.75 g/m²*a, 46.80 g/m²*a resp. 22.67 g/m²*a). Nur die Produktivität im Lärchen-Arvenwald ist signifikant kleiner als in den Gaps (77.00 g/m²*a) ($p = 0.003$) (Abb. 3).

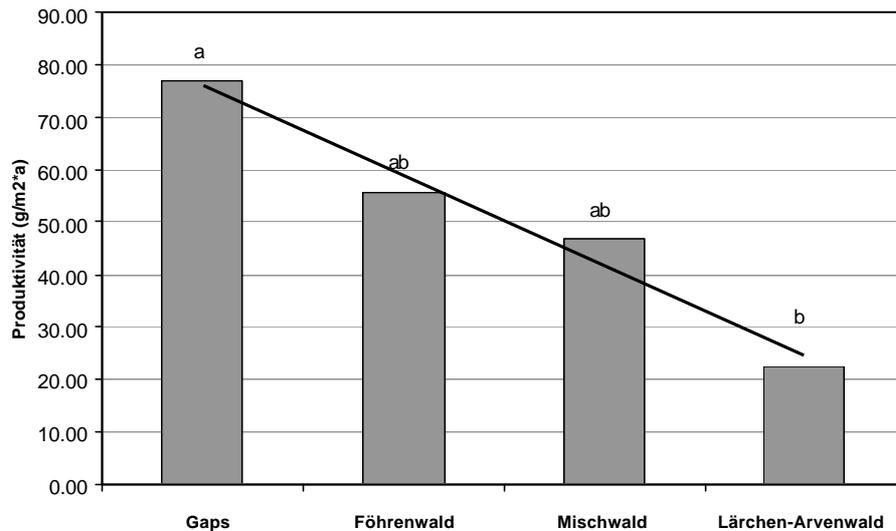


Abbildung 3: Saisonale Produktivität für die Waldbestände im SNP (Mittelwerte). Die Produktivität ist in den Gaps am höchsten (77.00 g/m²*a), gefolgt von Föhrenwald (55.75 g/m²*a), Mischwald (46.80 g/m²*a) und Lärchen-Arvenwald (22.67 g/m²*a). Es ist eine tendenzielle Abnahme über die Sukzession ersichtlich ($y = -17.192x + 93.535$, $R^2 = 0.97$). a, b, c = Säulen mit gleichen Buchstaben sind nicht signifikant verschieden ($p = 0.05$). Föhrenwald, Mischwald und Lärchen-Arvenwald unterscheiden sich nicht signifikant voneinander, jedoch der Lärchen-Arvenwald von den Gaps ($p = 0.003$).

4.3 Abbaurate

Die Abbaurate ist im Mischwald mit 4.97 % pro Jahr im Mittel am höchsten, gefolgt vom Lärchen-Arvenwald mit 3.72 %/ pro Jahr und vom Föhrenwald mit 1.75 % pro Jahr (Abb. 4), was über den Sukzessionsverlauf keinen Trend ergibt. Mit der statistischen Auswertung konnte kein Unterschied zwischen den drei Beständen gefunden werden ($p = 0.13$).

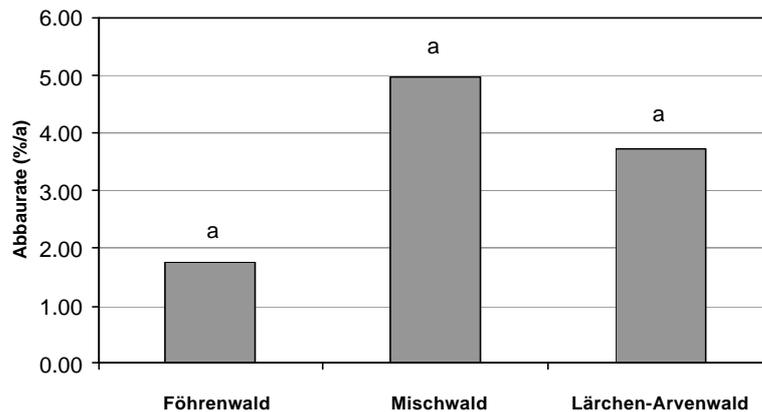


Abbildung 4: Abbaurrate für die Waldbestände im SNP (Mittelwerte). Die Abbaurrate ist im Mischwald am höchsten (4.97 % Gewichtsverlust pro Jahr), gefolgt von Lärchen-Arvenwald (3.72 % Gewichtsverlust pro Jahr) und Föhrenwald (1.75 % Gewichtsverlust pro Jahr). Die drei Bestände unterscheiden sich statistisch jedoch nicht. Ein Trend über die Sukzession ist nicht ersichtlich.

5. Diskussion

5.1 Nutzung

Durch den Vergleich der Standing crop von geschützten und ungeschützten Flächen wurde versucht, die Nutzung der Waldvegetation durch Huftiere im SNP zu schätzen. Dieselbe Methode zur Messung der Nutzung wurde gleichzeitig auf subalpinem Grasland angewendet, wo in gewissen Sukzessionsstadien eine Nutzung deutlich sichtbar war. Während im Wald keine Nutzung nachweisbar war, wurden im Grünland in Kurzrasen bis zu 84 % der Standing crop genutzt (Wysser 2004). Aufgrund dieser unterschiedlichen Resultate fragt sich, ob die gewählte Methode für Waldflächen geeignet ist, oder ob die Nutzung im Wald tatsächlich so gering sein könnte, dass sie kaum nachweisbar ist.

Der Waldanteil macht 30 % der Gesamtfläche des Nationalparks aus, der Anteil von subalpinem Grünland jedoch nur 2% (Risch et al. 2004b), wobei nur ca. 1%, nämlich die Kurzrasen, intensiv genutzt werden (Egenter 2002; Pierik und Roetemeijer 2002). Da Suter et al. (2004) nachwiesen, dass rund 60 % der Hirschnahrung von Grünland und nur 40% aus dem Wald stammen, würde bei regelmässiger Nutzung der Waldvegetation ca. 5 g Biomasse pro Quadratmeter genutzt; in Kurzrasen sind es dagegen rund 80 g (Egenter 2002; Wysser 2004). Bei einer durchschnittlichen Standing crop im Wald von rund 330 g/m² und einer jährlichen Produktion an oberirdischer Biomasse von durchschnittlich 60 g/m², sind 5 g Nutzung kaum zu belegen und ökologisch vermutlich auch wenig bedeutend.

Unter der Annahme, dass verschiedene Gebiete der Waldvegetation unterschiedlich intensiv genutzt werden, könnte ein Grund für den fehlenden Nutzungsnachweis im ungünstigeren Verhältnis zwischen Versuchsflächengrösse im Wald und gesamter Waldfläche im Vergleich zum Verhältnis zwischen Versuchsflächengrösse im Grünland und gesamter Grünlandfläche liegen. Der Wald wurde gemäss dieser Überlegung etwa viermal weniger intensiv beprobt als das Grünland. Für eine genügend sensitive Messung der Beäsung im Wald sollte die Grösse der Versuchsfläche im Wald wohl derjenigen der gesamten Waldfläche angepasst sein.

Eine weitere Erklärung für die nicht quantifizierbare Nutzung könnte sein, dass die Vegetation der beästen und unbeästen Flächen schon von Anfang an nicht denselben Deckungsgrad aufwies oder nicht überall gleich hoch war. Möglich ist auch, dass durch die

verschiedenen Personen und Scheren unterschiedlich geschnitten wurde. Das gleiche gilt zwar für die Grünlandflächen, allerdings scheinen vor allem die intensiv genutzten Kurzrasen sehr viel homogener zu sein als die Waldvegetation. Das zeigt sich an der empfohlenen Flächengrösse für Vegetationsaufnahmen, die in Grünlandgesellschaften mit 4 bis 16 m², im Wald dagegen mit mindestens 100 m² angegeben werden (Braun-Blanquet 1964).

Dies scheinen die wesentlichen Gründe zu sein, weshalb die Ergebnisse der Kotanalyse von Suter et al. (2004) im scheinbaren Widerspruch stehen zu den Ergebnissen dieser Studie. Wird zusätzlich beachtet, dass mit der Messung der Standing crop nicht nur die Beäsung vom Rothirsch ermittelt wurde, vergrössert sich die Diskrepanz. Ein weiterer Grund, eine hohe Nutzung zu erwarten, ist die Beschreibung von Krüsi et al. (1995), dass Lücken im Wald, wie die Wurzelfäulepilz-Lücken in dieser Arbeit, attraktive Weideplätze für Herbivoren sind.

Es fragt sich, ob es sinnvoll ist, im Wald des SNP eine Nutzung durch Huftiere direkt mit geschützten und ungeschützten Flächen zu messen. Um das Verhältnis zwischen Vegetationsfläche und Versuchsfläche demjenigen der Graslandstudie anzupassen, müssten 200 m² geschnitten werden, also rund viermal mehr. Dazu wäre eine effizientere Schnittmethode als die angewendete notwendig.

5.2 Saisonale Produktivität, Standing crop und Abbaurrate im Sukzessionsverlauf

Die Standing crop und die saisonale Produktivität nehmen in den untersuchten Waldbeständen des SNP mit zunehmendem Sukzessionsalter ab. Aikio et al. (2000) fanden in finnischen Wäldern ebenfalls eine Abnahme der Produktivität über die Sukzession. Die beiden Parameter Standing crop und saisonale Produktivität verhalten sich im SNP ähnlich: in den Gaps sind sie jeweils am grössten, in den Lärchen-Arvenwäldern mit Abstand am kleinsten. Eine wesentliche Rolle könnte hier der Faktor Licht spielen: im Waldbestand mit dem höchsten Lichteinfall (Gaps) sind auch Produktivität und Standing crop am grössten. Risch (2004) fand einen zunehmenden Kronenschluss über die Sukzession, was bedeutet, dass das Licht abnimmt. Da sich die Standing crop und die Produktivität genauso verhalten, könnte der Lichteinfall die Standing crop und die Produktivität massgeblich beeinflussen. Möglicherweise wird das oberirdische Pflanzenwachstum vom Licht limitiert. Um diesen Einfluss genauer zu kennen, müsste der Kronenschluss in die Untersuchung miteinbezogen werden.

Denkbar ist auch, dass die Abbaurrate die treibende Kraft für Standing crop und Produktivität ist: Je höher die Abbaurrate ist, desto mehr Nährstoffe werden mineralisiert und stehen den Pflanzen für die Produktion von Biomasse zur Verfügung, was sich in höherer Produktivität und Standing crop niederschlägt (White et al. 2004). Unterstützt wird diese Hypothese durch Untersuchungen in Finnland, wo ein positiver Zusammenhang zwischen Produktivität und Nährstoffverfügbarkeit gefunden wurde (Aikio et al. 2000).

Da die Abbaurrate, die wir im SNP gemessen haben, keinen abnehmenden Trend über die Sukzession zeigt, kann die Abnahme der Produktivität und Standing crop nicht mit der Abbaurrate erklärt werden. In der Grünlandsukzession im SNP wurde jedoch eine Abnahme der Abbaurrate mit zunehmendem Sukzessionsalter gefunden (Wysser 2004). Eine Erklärung für die Unterschiedlichkeit der beiden Ergebnisse könnte im Sukzessionsalter oder im für die Abbauversuche gewählten Material liegen, welches in dieser Studie Föhrenholz, in den

Grünlandversuchen dagegen Aspenholz war. Auch kann bei nur drei Sukzessionsstadien keine sichere Aussage über einen Trend gemacht werden.

Offensichtlich nimmt in den Wäldern des SNP die Nährstoffverfügbarkeit über die Sukzession nicht ab, sonst würde auch die Abbaurate abnehmen. Nur was abgebaut und mineralisiert wird, ist für die Pflanzen verfügbar und wird zu Biomasse umgebaut.

Bezüglich Produktivität unterscheiden sich nur der jüngste und älteste Waldbestand. Föhrenwald, Mischwald und Lärchen-Arvenwald sind statistisch gesehen identisch, was auch mit den Resultaten der Abbaurate übereinstimmt. Für die letzten drei Sukzessionsstadien dürfte also zutreffen, dass die Produktivität mit der Abbaurate erklärt werden kann.

Im Lärchen-Arvenwald, wo andere Pflanzenarten als in den ersten drei Waldbeständen wachsen, ergab sich bei der Standing crop als einzigem Parameter ein Unterschied zu den anderen drei Beständen. Daraus kann geschlossen werden, dass die Standing crop artspezifisch ist. Sie weist in den Erika-dominierten Waldbeständen verhältnismässig höhere Werte auf als aufgrund der saisonalen Produktivität erwartet würde. Dies erlaubt die Annahme, dass die oberirdische Biomasse von Erika länger stehen bleibt als bei Vaccinienarten und Alpenrose, d.h. dass weniger oberirdisches Pflanzenmaterial als Streu anfällt. Es kann vermutet werden, dass Erika-Arten mehr Biomasse ansetzen, ohne dass sie abgebaut wird, und dass die Nährstoffe oberirdisch gespeichert werden.

Vaccinienarten und Alpenrose dürften zwar auch schlecht abgebaut werden, weil sonst durch den erhöhten Nährstoffgehalt im Boden die Produktivität hoch wäre, falls das Licht nicht limitierend ist. Sie werfen jedoch im Gegensatz zu Erika ihr Laub ab, was sich in einer tiefen Standing crop zeigt.

Eine definitive Aussage, wie Abbaurate, Produktivität und Standing crop zusammenhängen und wodurch sie erklärt werden können, lässt diese Arbeit nicht zu. Dafür braucht es noch weitere Untersuchungen zu Licht bzw. Kronenschluss, zu lokalen Temperaturverhältnissen und vor allem zur Bodenfeuchtigkeit (siehe Langenegger 2004). Es darf angenommen werden, dass eine Kombination der beiden Faktoren Licht und Abbaurate das Pflanzenwachstum positiv beeinflusst. Für eine statistisch gesicherte Aussage wären allerdings mehr Sukzessionsstadien als nur die drei oder vier in dieser Studie untersuchten nötig.

6. Danksagung

An erster Stelle möchte ich Dr. Martin Schütz für seine Unterstützung und fachliche Beratung als Betreuer während der ganzen Diplomarbeit herzlich danken. Merci für die geniale Zusammenarbeit, die Feierabendbiere und den Hirsch!

Ein herzlicher Dank geht an Dr. Flurin Filli für seine Arbeit als Co-Betreuer.

Beim Nationalpark-Team und beim Hotelpersonal möchte ich mich von ganzem Herzen bedanken, dass sie unseren Aufenthalt im Nationalpark unvergesslich machten. Grazcha fich!

Ein riesiges Dankeschön geht an unsere Helfer Dieter Trummer, Thomas Niemz , Lorenz Jaun, Florian Risch und Fränzi Kaiser für die Konzepterstellung der Drahtgitterzäune, das Tragen von Material, das Schneiden der Vegetation, für den Wein und die leckeren Salami-Ringli! Dank ihnen machte die Feldarbeit sogar in der eisigen Kälte Spass!

Besten Dank an Feihai Yu, Muriel Bendel und an alle Mitarbeiter der WSL, welche mich für das Gelingen meiner Diplomarbeit mit Rat und Tat unterstützten.

Einen besonderen Dank möchte ich Monika Wysser und Anita Langenegger aussprechen. Für das super Zusammenleben im Labor und für die schönen Momente im Nationalpark danke ich ihnen von ganzem Herzen!

7. Literaturverzeichnis

- Krüsi BO, Schütz M, Wildi O, Grämiger H. 1995. Huftiere, Vegetationsdynamik und botanische Vielfalt im Nationalpark. Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen. Cratschla 3, 2: 14-25.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Springer. 865 S.
- Aikio S, Väre H, Strömmer R. 2000. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. Soil Biology and Biochemistry 32: 1091-1100 .
- Cherubini P, Fontana G, Rigling D, Dobbertin M, Brang P, and Innes JL. 2002. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. Journal of Ecology 90: 839-850.
- Dobbertin M, Baltensweiler A, Rigling D. 2001. Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. Forest Ecology and Management 145: 79-89.
- Durrieu G, Beneteau A, Niocel S. 1985. Armillaria obscura dans l'écosystème forestier de Cerdagne. European Journal of Forest Pathology 15: 350-355.
- Egenter C. 2002. Productivity and nutrient content of plants in subalpine grasslands in dependence of grazing and soil-phosphorus. Diplomarbeit, Univ. Zürich. 26 S.
- Holzgang O, Achermann G, Gigon A. 1996. Productivity and usage by red deer (*Cervus elaphus* L.) of two subalpine grasslands in the Swiss National Park. Bulletin of the Geobotanical Institute ETH 62: 35-45.
- Keller W, Wohlgemuth T, Kuhn N, Schütz M, Wildi O. 1998. Waldgesellschaften der Schweiz auf floristischer Grundlage. Statistisch überarbeitete Fassung der „Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz“ von Heinz Ellenberg und Frank Klötzli (1972). Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 73, 2: 91-357.
- Kurth A, Weidmann A, Thommen F. 1960. Beitrag zur Kenntnis der Waldverhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 36: 221-379.
- Langenegger A. 2004. The influence of ungulates on above- and belowground biomass, seasonal production and decomposition in an enclosure experiment in the Swiss National Park. Diplomarbeit, ETH Zürich. 15 S.
- Pierik M, Roetemeijer W. 2002. Relationships between land use by red deer, soil fertility, floristic composition, productivity and nutrient content of the vegetation on Alp La Schera in the Swiss National Park. Diplomarbeit, Univ. Wageningen. 86 S.
- Risch AC. 2004. Above- and belowground patterns and processes following land use change in subalpine conifer forests of the Central European Alps. Diss. Nr. 15368, ETH Zürich. 271 S.
- Risch AC, Schütz M, Krüsi BO, Kienast F, Bugmann H. 2004a. Long-term empirical data as a basis for the analysis of successional pathways in subalpine conifer forests. Austrian Journal of Forest Science 119: 403-408.
- Risch AC, Schütz M, Krüsi BO, Kienast F, Wildi O, Bugmann H. 2004b. Detecting successional changes in long-term empirical data from subalpine conifer forests. Plant Ecology 172: 95-105.
- Risch AC, Nagel L, Schütz M, Krüsi BO, Kienast F, Bugmann H. 2004c. Structure and long-term development of subalpine *Pinus montana* Miller and *Pinus cembra* L. forests in the Central European Alps. Forstwissenschaftliches Centralblatt 122: 219-230.

- Risch AC, Jurgensen MF, Schütz M, Page-Dumroese DS. 2004d. Red wood ants (*Formica rufa* group): Their contribution to soil C and N pools, and CO₂ emission in subalpine forests. Ecology. In press.
- Ritchie ME, Tilman D, Knops JMH. 1998. Herbivore effects on plants and nitrogen dynamics in oak savanna. Ecology 79, 165-177.
- Rizzo DM, Slaughter GW. 2000. Root disease and canopy gaps in developed areas of Yosemite Valley, California. Forest Ecology and Management 146: 159-167.
- SAS Institute Inc. 1999. SAS/STAT® User's Guide, Version 8.
- Schütz M, Risch AC, Leuzinger E, Krüsi BO, Achermann G. 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. Forest Ecology and Management 181: 177-188.
- Schütz M, Wohlgemuth T, Achermann G, Krüsi BO, Grämiger H. 2000. Influence of increasing grazing pressure on species richness in subalpine grassland in the Swiss National Park. In: Schütz M, Krüsi BO, Edwards PJ (eds). Succession research in the Swiss National Park. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 89: 39-65.
- Schweizerischer Nationalpark. 2003. Geschäftsbericht 2003. Eidgenössische Nationalparkkommission. Zernez.
- Suter W, Suter U, Krüsi BO, Schütz M. 2004. Spatial variation of summer diet of red deer *Cervus elaphus* in the eastern Swiss Alps. Wildlife biology 10, 1: 43-50.
- White LL, Zak DR, Barnes BV. 2004. Biomass accumulation and soil nitrogen availability in an 87-year-old *Populus grandidentata* chronosequence. Forest Ecology and Management 191: 121-127.
- Wysser M. 2004. Abbau-, Produktivitäts- und Nutzungsmuster in der Grünlandsukzession im Schweizerischen Nationalpark. Diplomarbeit, ETH Zürich. 23 S.