

Abbau-, Produktivitäts- und Nutzungsmuster in der Grünland-Sukzession im Schweizerischen Nationalpark

Diplomarbeit im Departement Umweltnaturwissenschaften der Eidgenössischen
Technischen Hochschule Zürich

Monika Wysser



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

Referent: Dr. M. Schütz (WSL)

Korreferent: Dr. F. Filli (SNP)

Zürich, 12. Oktober 2004

Zusammenfassung

Die Abbaurate, die Produktivität und das Nutzungsmuster sowie ihre Interaktionen wurden entlang des sekundären Sukzessionsgradienten im Schweizerischen Nationalpark untersucht. Die Sukzession beginnt beim Stadium landwirtschaftliche Pflanzengemeinschaften und verläuft über Kurz-, Hochrasen hin zu Föhrenwäldern. Die Abbaurate und die Produktivität nahmen im Sukzessionsverlauf ab und die beiden Parameter korrelierten positiv. Der Verlauf der Abbaurate und der Produktivität ist wahrscheinlich auf die Nährstoffverfügbarkeit zurückzuführen, die im Sukzessionsverlauf ebenfalls abnimmt. Im frühen Sukzessionsstadium landwirtschaftliche Pflanzengemeinschaften nutzten die Huftiere 35 und in den Kurzrasen 84% der zur Verfügung stehenden Biomasse, in den Hochrasen sowie den Föhrenwäldern konnte die Nutzung nicht nachgewiesen werden. Dieses Nutzungsmuster bestätigt die Annahme, dass die Huftiere, allen voran die etwa 2000 Rothirsche (*Cervus elaphus L.*), einer der wichtigsten Steuerungsfaktoren der sekundären Sukzession im SNP darstellen. Zwischen der Nutzung und der Produktivität wurde kein linearer Zusammenhang festgestellt und in landwirtschaftlichen Pflanzengemeinschaften, Hochrasen und Föhrenwäldern wurde ein unterkompensatorisches Vegetationswachstum bei simuliertem moderatem Beäsungsdruck konstatiert.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	7
Methoden	9
Untersuchungsflächen	9
Abbaurrate.....	9
Produktivität und Nutzung.....	10
Statistische Auswertungen.....	11
Resultate	12
Abbaurrate.....	12
Produktivität.....	12
Abbaurrate und Produktivität.....	13
Nutzung	14
Nutzung und Produktivität.....	15
Diskussion	15
Abbaurrate.....	15
Nutzung	17
Produktivität.....	18
Dank	21
Literatur	21

Einleitung

Aus ökonomischen Gründen kann die traditionelle Land- und Forstwirtschaft in höher gelegenen Regionen wahrscheinlich nicht in gleicher Masse weitergeführt werden wie heute. Dies zeigen kürzliche Entwicklungen in der europäischen Wirtschaftspolitik (Bäntzing 1996, Price 2003). Wird die Nutzung aufgegeben, setzen sekundäre Sukzessionsprozesse ein und die Ökosysteme verändern sich.

Der Schweizer Nationalpark (SNP) stellt eine gute Möglichkeit dar, um diese sekundären Sukzessionsprozesse zu untersuchen, da die land- und forstwirtschaftliche Nutzung bei der Parkgründung 1914 aufgegeben wurde. Basierend auf einer Zeitreihenanalyse der Vegetationsaufnahmen von 160 Dauerbeobachtungsflächen (bis zu 85 Jahren) beschreiben Schütz et al. (2000a) und Wildi und Schütz (2000) die Sukzession, die im SNP abgelaufen ist, resp. abläuft. Als erstes Sukzessionsstadium bezeichnen sie die landwirtschaftlichen Pflanzengemeinschaften, die u.a. durch Pflanzenarten der Lägerfluren charakterisiert sind. Dazu gehören Hochstauden wie z.B. die Brennessel (*Urtica dioeca*) und der Dichtblättrige Eisenhut (*Aconitum compactum*) und hochwüchsige Grasarten wie z.B. die Rasenschmiele (*Deschampsia caespitosa*) und die Waldhirse (*Milium effusum*). Auch Fettwiesenarten wie das Wiesen-Knäuelgras (*Dactylis glomerata*) prägen das Bild des ersten Sukzessionsstadiums. Rotschwengel (*Festuca rubra*) und Zittergras (*Briza media*) dominieren die in der Sukzession nachfolgenden Kurzrasen. Daran schliesst die Phase der Hochrasen an, welche u.a. vom Borstgras (*Nardus stricta*), der Immergrünen Segge (*Carex sempervirens*) und des Nacktriebs (*Elyna myosuroides*) bewachsen sind. Das letzte Sukzessionsstadium stellen die Föhrenwälder dar, die von der Bergföhre (*Pinus montana*) und von Zwergsträuchern wie Erika (*Erica carnea*) dominiert werden. Da die Sukzessionsprozesse nicht überall gleich schnell ablaufen, sind heute auch die frühen Sukzessionsstadien noch im SNP vertreten.

Ziel der Arbeit ist es, die Nutzung durch Huftiere, die Produktivität der Vegetation und die Abbauraten von organischem Material im Boden während des Sukzessionsverlaufs im SNP zu beschreiben. Die Beziehung zwischen diesen drei Grössen ist Gegenstand intensiver empirischer und modellierender Forschung. Wie sie sich einzeln im Sukzessionsverlauf verhalten ist teilweise jedoch wenig bekannt.

So weiss man relativ wenig darüber, wie sich die Abbauraten entlang eines sekundären Sukzessionsgradienten verhält. In Colorado (USA) beispielsweise wurde die Abbauraten von organischem Material in unterschiedlich lange nicht mehr bewirtschafteten Äckern in Kurzrasensteppen untersucht. Anfänglich ist sie hoch, erfährt in den mittleren Sukzession einen Einbruch, bevor sie in den länger nicht mehr genutzten Äckern wieder steigt (Paschke et al. 2000). Weiter wurde in Wäldern in North Carolina (USA) eine tiefere Abbauraten als in nicht bewaldeten Standorten (Äcker und Feuchtgebieten) festgestellt (Neher et al. 2003). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Abbauraten während einer Sukzession, ausgehend von erst kürzlich nicht mehr bewirtschafteten Äckern hin

zu Wäldern, zuerst ab- dann zu- und schliesslich wieder abnimmt. Zusammenfassend wird deshalb folgende Hypothese gebildet:

- ❖ Die Abbaurrate nimmt im Sukzessionsverlauf des SNP ab.

Die Abbaurrate ihrerseits beeinflusst die Produktivität der Vegetation über die Prozesse der Nährstoffmineralisierung und der Rezyklierung (Kitayama et al. 2004). Die Summe der Produktivität von Geophyten, einjährigen und holzigen Pflanzen auf unterschiedlich lange nicht mehr bewirtschafteten Äckern auf mediterranen Inseln nahm während einer 40-jährigen Sukzession ab (Giourga et al. 1998). Im Gegensatz dazu wurde auf neun-jährigen Brandflächen im Yellowstone Nationalpark (USA) von nährstoffarmen nicht bewaldeten zu locker bewaldeten Standorten eine Zunahme und dann zu dicht bewaldeten Gebieten eine Abnahme der Produktivität von krautigen Pflanzen beobachtet (Reed et al. 1999). Wird von einem nährstoffreichen unbewaldeten Standort ausgegangen, nimmt die Produktivität mit fortschreitender Sukzession wie bei Giourga et al. (1998) ab. Wenn jedoch die Bäume mitberücksichtigt werden, steigt die Produktivität im Sukzessionsverlauf (Reed et al. 1999). Auch Knapp et al. (1999) findet bei Einbezug der Bäume eine höhere Produktivität an bewaldeten Standorten, als an nicht bewaldeten. Da jedoch bei den Produktivitätsmessungen dieser Arbeit die Bäume nicht berücksichtigt werden, wird folgende Hypothese abgeleitet:

- ❖ Die Produktivität der Vegetation nimmt im Sukzessionsverlauf des SNP ab.

Die Produktivität wird nebst der Abbaurrate natürlich auch von anderen Faktoren mitbestimmt. Als einen wichtigen, in der Literatur oft diskutierten Faktor wird die Nutzung von Herbivoren betrachtet. Einerseits wird durch Herbivorie Pflanzengewebe entfernt, was sich negativ auf die Produktivität auswirkt, andererseits werden durch die Mineralisation von Kot und Urin der äsenden Herbivoren dem Boden wieder Nährstoffe zugeführt, was die Produktivität positiv beeinflusst (Semmartin 2001).

Im Jahr 2003 nutzten etwa 2000 Rothirsche (*Cervus elaphus L.*), 1450 Gämsen (*Rupicapra rupicapra L.*) und 350 Alpensteinböcke (*Capra ibex L.*) den SNP als Habitat und somit als Nahrungsgrundlage (Eidg. Nationalparkkommission 2003). Die Beziehung zwischen den sekundären Sukzessionsprozessen im SNP und den herbivoren Huftieren, allen voran dem Rothirsch, ist gut dokumentiert. Die Rothirsche bevorzugen zur Äsung die nährstoffreichsten, durch die frühere Bewirtschaftung beeinflussten Weidegebiete (Achermann 2000, Achermann et al. 2000, Leuzinger 1999) und beeinflussen so massgeblich den Sukzessionsverlauf von Lägerfluren zu Kurzrasen. Dabei spielen direkte Faktoren wie der Verbiss und Tritt (Schütz et al. 2000b) und das selektive Nahrungsverhalten (Märki et al. 2000, Schütz et al. 2000b) eine Rolle. Als indirekt auf die Sukzession wirkende Grössen werden der Nährstoffexport (es werden mehr Nährstoffe durch die Beäsung aufgenommen als durch Kot wieder ausgeschieden) (Achermann 2000, Schütz et al. 2000b) und die Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse zwischen den Arten beschrieben (Märki et al. 2000, Gessmann et al. 1984, McNaughton et al. 1986). Die durch die Huftiere geschaffenen Kurzrasen werden in der Folge auch intensiv bestä

(Achermann et al 2000, Schütz et al. 2000b). Falls die Nutzung aufgegeben wird, entstehen aus Kurz- Hochrasen (Schütz et al. 2000a). Analysen von Rothirschkot belegen, dass 72% der Anzahl im Kot vorkommenden Pflanzenfragmente von Graslandarten und 28% von Waldarten stammen, wobei v.a. die Zwergsträucher von Bedeutung sind und die Bäume eine untergeordnete Rolle spielen (Suter et al. 2004). Aus diesen Ergebnissen wird die folgende Hypothese abgeleitet:

- ❖ Die Nutzung durch die Huftiere im SNP ist in den frühen Sukzessionsstadien (Lägerfluren und Kurzrasen) grösser als in den späteren (Hochrasen und Föhrenwald).

Methoden

Untersuchungsflächen

Der Schweizer Nationalpark (SNP) liegt im Südosten der Schweiz, in den östlichen Zentralalpen (46°40'N; 10°15'E) und erstreckt sich von 1350 bis 3174 M.ü.M. Er ist 172 km² gross, wobei je rund 30 % von Wald resp. alpinen Weiden und 2 % von subalpinen Weiden bedeckt sind. Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge und Temperatur beträgt 925 ± 162 mm und 0.2 ± 0.7 °C (Mittelwert \pm Standardabweichung, gemessen in der Wetterstation des SNP in Buffalora, 1980 M.ü.M.).

Die sekundäre Sukzession im SNP wurde von Schütz et al. (2000a) sowie Wildi und Schütz (2000) mit Daten von Dauerbeobachtungsflächen modellartig beschrieben. Damit ist die Position jeder Dauerbeobachtungsfläche in der Sukzessionsabfolge bekannt.

Für die vorliegende Arbeit wurden 12 Dauerbeobachtungsflächen ausgewählt, welche möglichst repräsentativ den gesamten Sukzessionsverlauf des SNP abdecken. Frühe Sukzessionsstadien zeichnen sich dadurch aus, dass sie auch 90 Jahre nach der landwirtschaftlichen Nutzung immer noch stark durch diese geprägt sind und werden durch drei Dauerbeobachtungsflächen belegt (Mü21, Mi80, Mü01, Tab. 1). Im frühen bis mittleren Sukzessionsstadium Kurzrasen wurden zwei Dauerbeobachtungsflächen ausgewählt, im mittleren bis späten Stadium Hochrasen vier und im späten Stadium Föhrenwald drei Dauerbeobachtungsflächen. Von den 117 Zeitschritten, die das Sukzessionsmodell von Schütz et al. (2000a) umfasst, decken die ausgewählten Dauerbeobachtungsflächen eine Periode von Zeitschritt 18 bis Zeitschritt 105 ab (Tab. 1).

Abbaurrate

Die Abbaurrate von organischem Material wurde anhand des Gewichtsverlustes (%) von 15 x 2.5 x 2.5 cm grossen Holzstangen der Zitterpappel (*Populus tremula*) bestimmt. Im Sommer 2001 wurden die Hölzer auf der Bodenoberfläche verankert, im Juli 2004 eingesammelt, anschliessend bei 40 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und danach gewogen. Abbaubersuche wurden nur auf elf Dauerbeobachtungsflächen durchgeführt (Tab. 1).

Tabelle 1: Die 12 Untersuchungsflächen im Überblick. Dargestellt sind der Name, der Rang, der Zeitschritt jeder Fläche in der Sukzession des SNP und das Sukzessionsstadium nach Schütz et al. (2000) sowie Wildi und Schütz (2000), die häufigste Pflanze sowie die Anzahl ausgewerteter Zitterpappelhölzer für die Abbauuntersuchungen (N für Abbaurrate)

*: Datengrundlage bilden Vegetationsaufnahmen, die zwischen 1996 und 2002 durchgeführt wurden.

** : Die Bergföhre ist die Pflanzenart, die auf dieser Fläche den grössten Deckungsgrad aufweist. Da die Untersuchungen dieser Arbeit jedoch auf Pflanzen der Krautschicht beschränkt sind, wurde die zweithäufigste Pflanzenart der Fläche, das Nacktried (*Elyna myosuroides*) beprobt.

Name	Rang	Zeitschritt	Sukzessionsstadium	häufigste Pflanze*	N für Abbaurrate
Mü21	1	18	Landwirtschaftliche Pflanzengemeinschaft	Dichtblättriger Eisenhut (<i>Aconitum compactum</i>)	5
Mi80	2	28	Landwirtschaftliche Pflanzengemeinschaft	Rasen-Schmiele (<i>Deschampsia caespitosa</i>)	5
Mü01	3	35	Landwirtschaftliche Pflanzengemeinschaft	Wiesen-Knäuelgras (<i>Dactylis glomerata</i>)	5
De12	4	44	Kurzrasen	Rot-Schwengel (<i>Festuca rubra</i>)	3
Il Prà	5	60	Kurzrasen	Schmaler Windhalm (<i>Agrostis tenuis</i>)	5
PF13	6	62	Hochrasen	Borstgras (<i>Nardus stricta</i>)	5
Fe1	7	69	Hochrasen	Immergrüne Segge (<i>Carex sempervirens</i>)	5
N14	8	70	Hochrasen	Borstgras (<i>Nardus stricta</i>)	3
Mi17	9	73	Hochrasen	Bergföhre (<i>Pinus montana</i>)**	5
Pin3	10	99	Föhrenwald	Erika (<i>Erica carnea</i>)	5
S32	11	104	Föhrenwald	Erika (<i>Erica carnea</i>)	-
Pin4	12	105	Föhrenwald	Erika (<i>Erica carnea</i>)	3

Produktivität und Nutzung

Für die Produktivitäts- und Nutzungsmessungen wurden zwischen dem 17. und 28. Mai 2004 pro Dauerbeobachtungsfläche je sechs 44 x 27 x 22 cm grosse Drahtkörbe mit einer Maschenweite von 1.5 cm installiert. In Föhrenwäldern und Lägerfluren mit hochwüchsiger Vegetation wurden 1 x 1 x 1 m grosse Drahtkörbe mit einer Maschenweite von maximal 7.0 cm installiert. Diese Drahtkörbe schützten die Vegetation vor Herbivorie. Bei der Standortwahl der Körbe wurde darauf geachtet, dass die häufigste Pflanzenart (Tab. 1) in der Vegetation unter den Körben dominierte. Auf der Fläche mit der horstbildenden Pflanzenart Immergrüne Segge wurden Horste mit einem Durchmesser von 16 cm ± 1 cm für die Untersuchungen ausgewählt.

Unter drei der sechs Körbe wurde die Vegetation sowohl bei der Installation im Mai wie auch bei der Deinstallation zwischen dem 16. und 27. August 2004 geschnitten um die

saisonale Produktivität zu schätzen. Die Vegetation wurde 2 cm über Boden oder Horstbasis geschnitten, weil dies dem Äsungsverhalten der Rothirsche entspricht (Achermann 2000).

Unter den verbleibenden drei Körben wurde die Vegetation lediglich bei der Deinstallation im August auf 2 cm geschnitten um die Standing Crop zu messen. Auf jeder der zwölf Dauerbeobachtungsflächen wurden ebenfalls je drei ungeschützte Referenzflächen ausgesteckt, welche die gleiche Grösse wie die Körbe aufwiesen. Die Vegetation auf den Referenzflächen wurde ebenfalls nur im August auf 2 cm über Boden bzw. Horstbasis geschnitten. Der Biomasseanteil, den die Huftiere auf der jeweiligen Dauerbeobachtungsfläche nutzten, wurde mit Gleichung 1 berechnet.

$$\text{Nutzung} = \frac{\text{Standing Crop [g]} - \text{Referenz [g]}}{\text{Standing Crop [g]}} \times 100 \quad (\text{Gl.1})$$

Um das Ausmass des kompensatorischen Wachstums der Vegetation festzustellen (über- oder unterkompensatorisch), wurde die Biomasse der Produktivitätsflächen mit der Standing Crop verglichen. Die Dauerbeobachtungsflächen Mü21, Mü01, De12 und il Prà waren von den Berechnungen ausgeschlossen, da bei der Installation der Körbe die Vegetation nicht genügend hoch war, um auf den Produktivitätsflächen einen Schnitt auf 2 cm durchführen zu können.

Die geerntete Biomasse der Produktivitäts- Standing Crop- und Referenzflächen wurde für 48 Stunden bei 105°C getrocknet und anschliessend gewogen.

Statistische Auswertungen

Die Daten wurden mit der Computersoftware von SAS/STAT Version 8 statistisch ausgewertet. Die zeitliche Entwicklung der drei Parameter Abbaurate, Produktivität und Nutzung im Sukzessionsverlauf wurde mit linearen Regressionen berechnet. Dazu wurden die Parameter pro Dauerbeobachtungsfläche gemittelt und die Position der Fläche im Sukzessionsverlauf rangiert (Tab. 1). Die Werte der Abbaurate und der Produktivität wurden für die statistischen Untersuchungen ln-transformiert. Um die Beziehungen zwischen der Abbaurate und der Produktivität resp. zwischen der Nutzung und der Produktivität zu untersuchen wurden ebenfalls lineare Regressionen durchgeführt. Ergänzend wurden die Dauerbeobachtungsflächen nach den Sukzessionsstadien landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften, Kurz-, Hochrasen sowie Föhrenwälder (Tab. 1) gruppiert und die erhobenen Daten der Abbaurate und der Produktivität mit one-way nested ANOVA auf Verschiedenheit geprüft. Die Daten der Nutzung wurden ebenfalls nach Sukzessionsstadien gruppiert, jedoch mit dem nicht-parametrischen Kruskal-Wallis-Test auf Verschiedenheit geprüft, da sie nicht normalverteilt waren. Alle Analysen wurden auf dem Signifikanzniveau von 5% durchgeführt.

Resultate

Abbaurrate

Die Zitterpappelhölzer verloren zwischen 17.981 % und 3.572 % ihres Ursprunggewichtes pro Jahr (Abb. 1). Der Abbau von organischem Material im Boden verlangsamte sich im Sukzessionsverlauf signifikant. Die Abbaurrate in den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften betrug 13.755, in Kurzrasen 5.086, in Hochrasen 5.047 und in Föhrenwälder 4.380 % Jahr⁻¹. In den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften und den Föhrenwälder ist die Abbaurrate signifikant verschieden (df=7, p=0.0467).

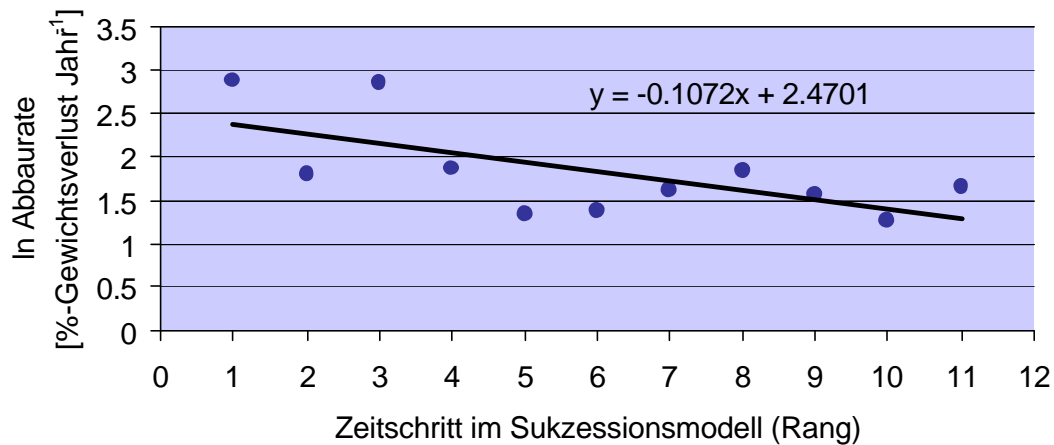


Abbildung 1 Die Abbaurrate von Zitterpappel-Hölzern (*Populus tremulata* L) im Sukzessionsverlauf im SNP. Die lineare Regression ($R^2=0.413$) zeigt, dass die Abnahme der Abbaurrate während der Sukzession signifikant ist (df=10, F=6.339 und p=0.033).

Produktivität

Die saisonale Produktivität im SNP variierte zwischen 522.283 und 26.952 g m² Jahr⁻¹ (Abb. 2). Entlang des Sukzessionsgradienten nahm die Produktivität der Vegetation hoch signifikant ab. Mit 41.474 g m² Jahr⁻¹ war die saisonale Produktivität im Föhrenwald am geringsten und unterschied sich von den in den anderen drei Sukzessionsstadien signifikant (landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften und Föhrenwald: df=8, 0.0037; Kurzrasen und Föhrenwald: df=8, p=0.0493; Hochrasen und Föhrenwald: df=8, p=0.0232). In den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften betrug die saisonale Produktivität durchschnittlich 398.042, in den Kurzrasen 197.109 und in den Hochrasen 195.617 g m² Jahr⁻¹. Sie unterschied sich in diesen drei Sukzessionsstadien statistisch gesehen nicht.

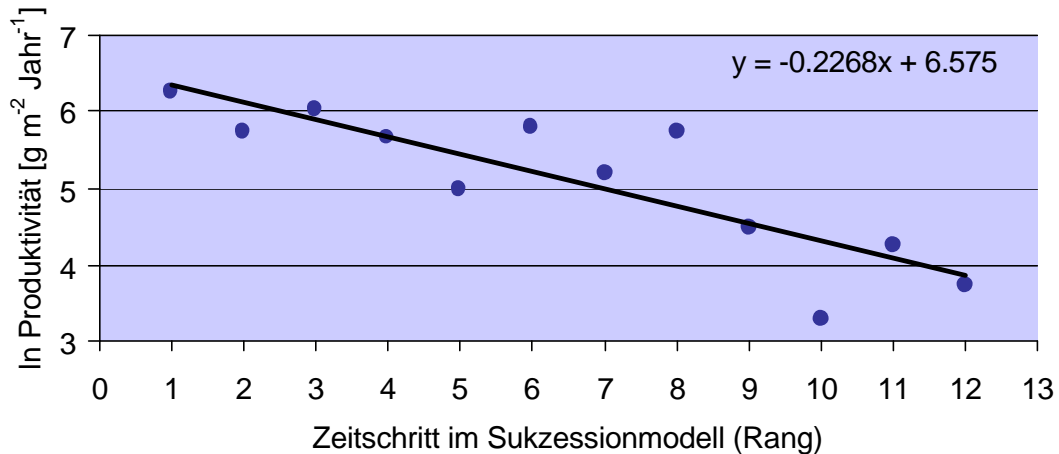


Abbildung 2 Die Produktivität der Vegetation im Sukzessionsverlauf im SNP. Die lineare Regression ($R^2=0.741$) zeigt eine hoch signifikante Abnahme der Produktivität während der Sukzession ($df=11$, $F=28.607$ und $p<0.001$).

Abbaurrate und Produktivität

Die Beziehung zwischen den beiden untersuchten Grössen Abbaurrate und Produktivität im SNP ist in Abb. 3 dargestellt. Es ergab sich ein signifikant positiver Zusammenhang. D. h. wenn auf einer Dauerbeobachtungsfläche die Hölzer der Zitterpappel wenig Gewicht verloren, also nicht stark abgebaut wurden, dann war die Produktivität der Vegetation auf der Fläche ebenfalls gering. Erhöhte sich die Abbaurrate, war auch die Produktivität hoch (Abb. 3).

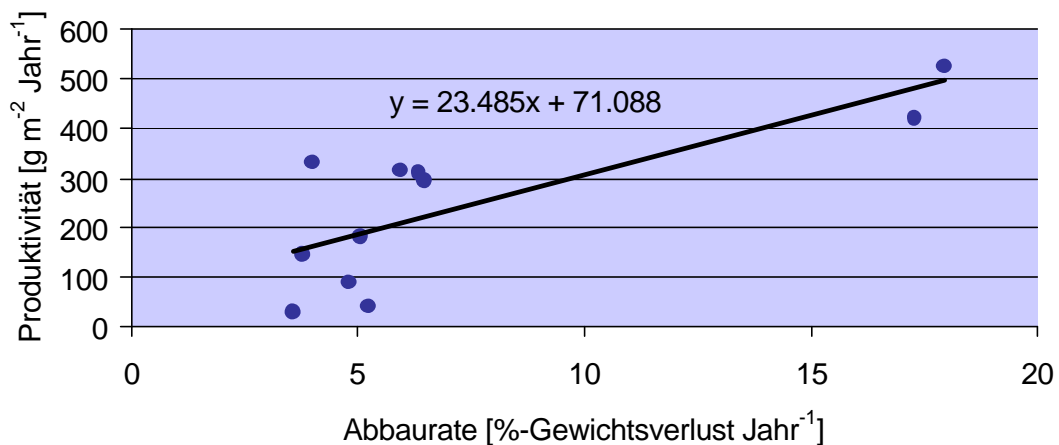


Abbildung 3 Die Beziehung zwischen Abbaurrate und Produktivität. Die lineare Regression zeigt einen signifikant positiven Zusammenhang ($R^2=0.588$, $df=10$, $F=12.839$, $p=0.006$).

Nutzung

Der Biomasseanteil, den die Huftiere im SNP auf den Dauerbeobachtungsflächen nutzten schwankte zwischen -64.31 und 84.77 % (Abb. 4), wobei die durchschnittliche Standardabweichung der Werte mit 49.27 recht gross war. Es wurde keine statistisch gesicherte Abnahme der Nutzung im Sukzessionsverlauf festgestellt.

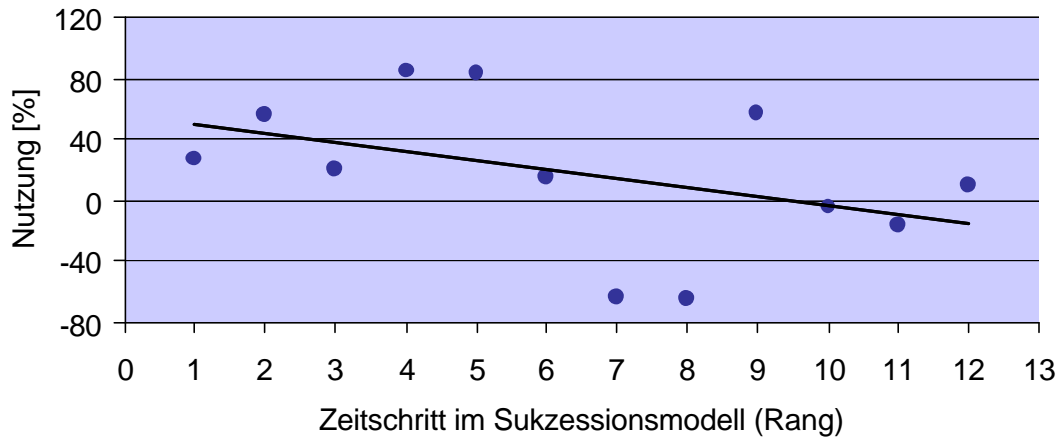


Abbildung 4: Der Anteil der durch die Huftiere genutzten Biomasse im Sukzessionsverlauf des SNP. Die lineare Regression zeigt keine signifikante Zu- oder Abnahme der Nutzung über die Sukzession ($R^2=0.182$, $df=11$, $F=2.228$ und $p=0.166$).

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Sukzessionsstadien landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften, Kurz-, Hochrasen und Föhrenwälder werden in Abb. 5 deutlich. Mit 83.91 % war die Nutzung in den Kurzrasen am grössten und unterschied sich von den drei anderen Sukzessionsstadien signifikant (Kurzrasen und Lägerfluren: $df=14$, $p=0.002$; Kurz- und Hochrasen: $df=17$, $p=0.001$; Kurzrasen und Föhrenwälder: $df=14$, $p=0.002$). Im frühen Sukzessionsstadium landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften nutzten die Huftiere einen Biomasseanteil von 34.57 %, der sich signifikant von dem in Föhrenwälder unterschied ($df=17$, $p=0.002$). In den Hochrasen und Föhrenwälder, also in den mittleren und späten Sukzessionsphasen war die Nutzung am geringsten, d. h. war nicht nachweisbar.

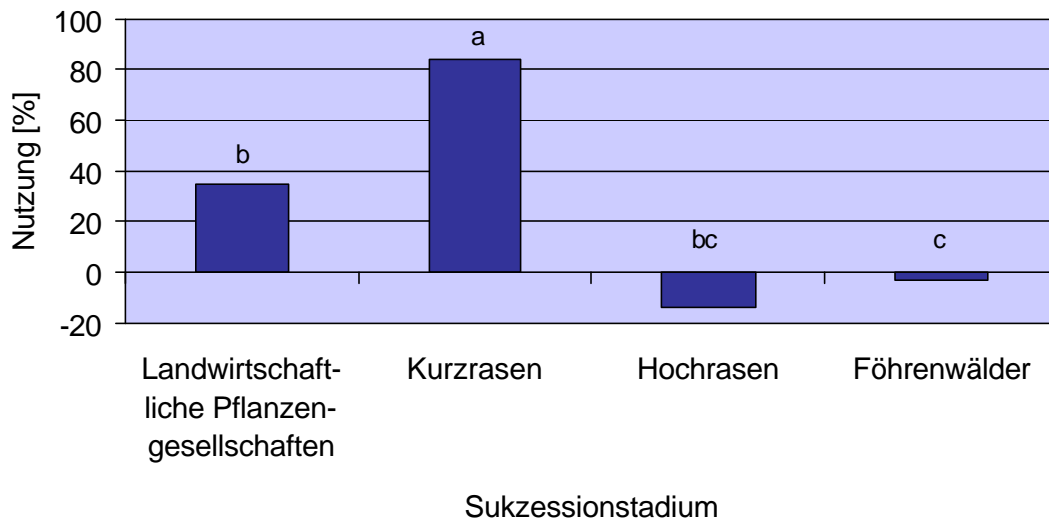


Abbildung 5: Der Anteil der durch die Huftiere genutzten Biomasse in den vier Sukzessionsstadien landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften, Kurz-, Hochrasen und Föhrenwälder im SNP. Unterschiedliche Buchstaben (a, b und c) bedeuten signifikante Unterschiede.

Nutzung und Produktivität

Zwischen der Nutzung und der Produktivität der Vegetation wurde kein statistisch signifikanter Zusammenhang festgestellt ($R^2=0.182$, $df=11$, $F=2.228$, $p=0.166$).

Weiter wurde in allen Sukzessionsstadien, die ausgewertet werden konnten, ein unterkompensatorisches Vegetationswachstum festgestellt, das durch den simulierten moderaten Beäusungsdruck induziert worden war. In den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften betrug es 4.683, in den Hochrasen im Mittel 29.244 und in den Föhrenwäldern 15.754 g.

Diskussion

Abbaurrate

Der Abbau von organischem Material im Boden ist ein nützlicher Indikator für die Bodenbedingungen, da er leicht messbar ist und als Kenngrösse für die kollektiven Aktivitäten der Organismen innerhalb des Nahrungsnetzes dient (Neher et al. 2003). Umweltfaktoren wie der pH-Wert, die Feuchtigkeit, die Verfügbarkeit von Nährstoffen, die Belüftung mit Sauerstoff und die Temperatur werden als wichtige Einflussgrössen auf die Abbaurrate beschrieben (Kowalenko et al. 1978).

Die erste Hypothese - Die Abbaurrate nehme im Sukzessionsverlauf des Schweizerischen Nationalparks (SNP) ab – wurde bestätigt. Die pH-Werte und die geschätzte verfügbare Wassermenge im Boden der Sukzessionsstadien Kurz-, Hochrasen und Föhrenwälder unterschieden sich nicht (Risch 2004), wobei die geringe Variation der pH-

Werte auf das Muttergestein, die kalkhaltigen Sedimente (v.a. Dolomit) welche im SNP dominieren (Trümpy et al. 1997) zurückzuführen ist. Es gibt also keine Hinweise darauf, dass die Abnahme der Abbaurate im Sukzessionsverlauf anhand der pH-Werte oder der Bodenfeuchtigkeit erklärt werden könnte. Im Gegensatz dazu stellte Langenegger (2004) bei Untersuchungen innerhalb und ausserhalb von Auszäunungen im SNP einen Zusammenhang zwischen der Bodenfeuchte und der Abbaurate fest. Um den Einfluss der Bodenfeuchte auf die Abbaurate im Sukzessionsverlauf genauer zu beurteilen, wäre es sinnvoll, die Bodenfeuchtigkeit in den verschiedenen Dauerbeobachtungsflächen zu messen.

Über den Einfluss der Nährstoffverfügbarkeit im Boden auf die Abbaurate wird seit mehreren Jahrzehnten debattiert (Swift et al. 1979; Fog et al. 1988; Enriquez et al. 1993). Die Ergebnisse der Studien, meist Düngeexperimente, sind widersprüchlich. Einige zeigen einen positiven Effekt auf die Abbaurate (Gil und Lavender 1983; Prescott et al. 1992; Hobbie und Vitousek 2000), während andere einen negativen (O'Connell 1994; Prescott 1995) oder keinen Einfluss (Pastor et al. 1987) feststellen. Lägerfluren (sie sind Teil der landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften im SNP) weisen aufgrund der früheren landwirtschaftlichen Nutzung und des biologischen Stoffkreislaufes, welcher die einmal gesammelten Nährstoffe enthält und immer wieder nutzbar macht, einen hohen Nährstoffgehalt und eine schnelle Mineralisierung auf (Ellenberg 1996). Weiter nehmen die unterirdischen Nährstoffpools von Phosphor (P) und Stickstoff (N) von Kurz- über Hochrasen hin zu Föhrenwäldern ab (Risch 2004). Da also sowohl die Abbaurate, als auch die Nährstoffgehalte in den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften hoch sind und im Sukzessionsverlauf abnehmen, ist es wahrscheinlich, dass ein Zusammenhang der beiden Parameter vorliegt. Einerseits könnte der Verlauf der Abbaurate auf die Nährstoffverfügbarkeit zurückzuführen sein, andererseits könnte die Abbaurate die beschriebene Nährstoffverfügbarkeit im Sukzessionsverlauf bestimmen. Auf einem nährstoffreichen Boden wachsen nährstoffreiche Pflanzen, die ein tiefes C:N Verhältnis aufweisen und deshalb schnell abgebaut werden können (Cornelissen und Thompson 1997, McTiernen et al. 1997, Pérez-Harguindeguy et al 2000). Durch den angeregten Abbau stehen die mineralisierten Nährstoffe schneller wieder den Pflanzen zur Verfügung. Dieser positive Kreislauf kann bewirken, dass sowohl die Nährstoffverfügbarkeit, wie auch die Abbaurate hoch sind, was in landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften im SNP nachgewiesen wurde.

Der Sauerstoffgehalt dürfte aufgrund der im SNP dominierenden Dolomitrohböden, (Trümpy et al. 1997, Risch 2004) kein limitierender Faktor für die Abbaurate sein. Daten zur Bodentemperatur liegen nicht vor und es wäre deshalb sinnvoll, diese zu erheben, um den abnehmenden Trend der Abbaurate noch besser interpretieren zu können.

Nutzung

Die Beäsung durch Huftiere, allen voran durch die etwa 2000 Rothirsche (*Cervus elaphus L.*), ist einer der wichtigsten Steuerungsfaktoren der sekundären Sukzession im SNP (Schütz et al. (subm.), Achermann 2000, Achermann et al. 2000; Märki et al 2000). Diese Aussage wird durch das Nutzungsmuster im Sukzessionsverlauf, welches diese Studie aufzeigt, bestätigt. Die Hypothese – Die Nutzung durch die Huftiere im SNP sei in den frühen Sukzessionsstadien grösser als in den späteren – wurde bestätigt. Im frühen Sukzessionsstadium landwirtschaftlicher Pflanzengesellschaften werden 35% der verfügbaren Biomasse konsumiert. Dies ist signifikant weniger als auf den Kurzrasen, wo mit 84% eine intensive Nutzung stattfindet. Aufgrund der geringeren Nutzung sind einerseits heute die landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften im SNP noch vertreten, andererseits reicht die mässige Nutzung jedoch aus, um die Sukzession zu Kurzrasen voranzutreiben. Anhand von simulierter Beäsung (Schnittexperimente) stellte Egenter et al. (subm.) in beästen Blättern einen höheren P-Gehalt als in unbeästen fest und Achermann (2000) wies nach, dass Hirschkühe, um Muttermilch zu produzieren, nährstoffreiche Nahrung favorisieren. Deshalb weiden Hirschkühe bevorzugt auf Flächen, die schon vor ihnen beäst wurden und deshalb nährstoffreich sind, so werden die Kurzrasen durch die Beäsung erhalten. Wird die Nutzung jedoch aufgegeben, entstehen Hochrasen und schliesslich Föhrenwälder. In diesem letzten Sukzessionsstadium konnte keine Nutzung nachgewiesen werden. Dies widerspricht scheinbar den Untersuchungen von Suter et al (2004), welche belegen, dass annähernd ein Drittel der Anzahl der im Kot von Rothirschen vorkommenden Pflanzenfragmente von Waldarten stammen. Der Deckungsgrad von Wäldern im SNP ist mit 30% sehr viel höher als der von subalpinen Weiden mit 2%. Es ist möglich, dass die Nutzung aufgrund der geringeren Dichte von Huftieren im Föhrenwald nicht nachgewiesen werden konnte, im Gegensatz zu subalpinen Weiden, wo sich die Beäsung auf eine relativ kleine Fläche konzentriert.

Die Nutzung durch Herbivoren kann die Bodenfruchtbarkeit beeinflussen, denn McNaughton (1989) schlägt für beäste Vegetation auf nährstoffreichen Böden einen positiven Kreislauf vor, der die natürliche Bodenfruchtbarkeit verstärkt. Die Rückführung von Pflanzennährstoffen in den Boden wird durch Beäsung beschleunigt, weil (1) Herbivoren Blattgewebe entfernen bevor die Nährstoffe resorbiert werden, sodass das Blattgewebe, welches von Herbivoren entfernt wird einen höheren Nährstoffgehalt aufweist, als die Streu, die den Destruenten zur Verfügung steht und (2) homeotherme Herbivoren für die Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur einen grossen Teil des mit der Nahrung aufgenommenen Kohlenstoffs verbrennen und deshalb die Nährstoffe in Kot und Urin in konzentrierter Form in den Boden zurück kehren. Ausserdem wird durch die Beäsung das stehende tote Material und die Streu reduziert, was die Einstrahlung auf den Boden erhöht, eine Erwärmung nach sich zieht und möglicherweise den Abbau anregt (Knapp und Seastedt 1986, Ruess 1987, McNaughton et al. 1988). In landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften wurde die höchste Abbaurate nachgewiesen, was auf die moderate Nutzung zurückzuführen sein könnte. Da jedoch in den intensiv beästen Kurzrasen kei-

ne erhöhte Abbaurate gefunden wurde, ist ein linearer Zusammenhang zwischen der Nutzung und der Abbaurate im SNP unwahrscheinlich.

Negative Nutzungswerte sagen aus, dass die Nutzung nicht nachgewiesen werden konnte, d. h. die Huftiere ästen auf diesen Dauerbeobachtungsflächen so wenig, dass methodische Randeffekte die geerntete Biomasse mehr beeinflussten, als die Beäsung selber. Ein solcher Randeffekt könnte die bei der Installation zufälligerweise grössere Biomasse auf den Referenzflächen, als auf den Standing Crop Flächen sein. Denkbar ist ebenfalls, dass auf den Referenzflächen im Verhältnis zu den Standing Crop Flächen die Vegetation tiefer geschnitten und deshalb eine höhere Biomasse festgestellt wurde. Dazu kommt, dass die Untersuchungsflächen von 3m² pro Dauerbeobachtungsfläche möglicherweise – im Verhältnis zur etwa 50km² grossen gesamten Waldfläche - zu klein gewählt waren, um eine Beäsung nachzuweisen.

Produktivität

Die saisonale Produktivität ist eine elementare Eigenschaft von Ökosystemen und wird oft zu deren Vergleich verwendet (Carpenter 1998). Im späten Sukzessionsstadium Föhrenwälder war die saisonale Produktivität signifikant geringer als in den drei anderen Stadien landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften, Kurz- und Hochrasen, wobei die Hypothese - Die Produktivität der Vegetation nehme im Sukzessionsverlauf des SNP ab – bestätigt wurde.

Die Produktivität wird u. a. durch die Nährstoffverfügbarkeit im Boden (Fridley 2002, McGroddy in press) mitbestimmt, während die Nährstoffverfügbarkeit ihrerseits u. a. von der Abbaurate (McGroddy in press) geprägt wird. Die Produktivität korreliert positiv mit der Abbaurate im SNP. Da die Nährstoffgehalte, wie auch die Abbaurate und die Produktivität während der Sukzession abnehmen, könnten sowohl die Abbaurate wie auch die Produktivität über die Nährstoffverfügbarkeit kausal miteinander verbunden sein.

Ein weiterer, in der Literatur oft diskutierter Einflussfaktor auf die Produktivität ist die Beäsung durch Herbivoren. Die traditionelle Annahme, dass Herbivorie einen negativen Einfluss auf Pflanzen ausübt, wird in der letzten Zeit hinterfragt. Verschiedene Autoren schlagen vor, dass eine Beäsung neutrale oder sogar positive Effekte auf Pflanzen und ihre Produktivität haben kann, d. h. dass ein durch Herbivorie induziertes kompensatorisches oder sogar überkompensatorisches Wachstum stattfindet (z. B. McNaughton 1979 und 1983; Biondini et al. 1998). Eine Überkompensation kann vorkommen, wenn Photosynthese für die Erneuerung der verlorenen Blattfläche eingesetzt, anstatt als Reserven für das Wurzelwachstum oder für die Blüten- und Samenproduktion gespeichert werden (Turner et al. 1993).

Es wurde kein Zusammenhang zwischen der Nutzung und der Produktivität festgestellt. Dies korrespondiert mit den Ergebnissen von Egenter (subm.), wo ebenfalls keine Korrelation nachgewiesen werden konnte.

Des Weiteren wurde in dieser Studie die Vegetation kurz nach der Schneeschmelze auf mässig beästen Flächen (landwirtschaftliche Pflanzengesellschaften) und auf unbeästen Flächen (Hochrasen und Föhrenwälder) geschnitten, d.h. es wurde eine Beäsung im Frühling simuliert (moderater Beäsungsdruck). Dabei wurde auf allen beprobten Dauerbeobachtungsflächen ein unterkompensatorisches Wachstum festgestellt. Auch Egenter (subm.) konstatiert langfristig bei wiederholter simulierter Beäsung (starker Beäsungsdruck) auf Hochrasen im SNP einen Trend zu Unterkompensation, wobei kurzfristig jedoch ein kompensatorisches Wachstum auf Kurz- und Hochrasen beobachtet wurde. Im Gegensatz dazu, stellte Langenegger (2004) bei Schnittexperimenten ausserhalb und innerhalb von Auszäunungen (15 Jahre nicht mehr beäst) fest, dass bei wiederholter simulierter Beäsung innerhalb der Auszäunung (vergleichbar mit Hochrasen) eine Überkompensation stattfindet. Bei simuliertem mittlerem Beäsungsdruck wurde ein kompensatorisches Wachstum beobachtet. Auf Flächen, die an eine mässige Beäsung angepasst sind (vergleichbar mit landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften) wurde bei simuliertem starkem Beäsungsdruck ebenfalls ein kompensatorisches Wachstum konstatiert.

Ein Grund für das unterschiedliche Ausmass des kompensatorischen Wachstums im SNP könnten z. B. die unterschiedlichen Schnittregimes sein (simulierter moderater und starker Beäsungsdruck). Ebenfalls denkbar ist, dass in den Studien verschiedene Pflanzenarten beprobt wurden und da nicht alle Pflanzenarten gleich auf Beäsung reagieren, andere Reaktionsmuster festgestellt wurden.

Eine (Über)kompensation beäster Vegetation kann vorkommen, wenn gewisse Bedingungen erfüllt sind, wobei die Einflüsse dieser Bedingungen Gegenstand der aktuellen Forschungsdiskussion sind. Die *grazing optimization hypothesis* schlägt vor, dass die Produktivität bei mittlerer Beäsungsintensität am grössten ist (Mc Naughton 1979, Hilbert et al. 1981, Dyer et al. 1986). Auf den moderat beästen Landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften im SNP wurde eine mittlere Beäsung simuliert und sie wiesen gleichzeitig die höchste Produktivität auf, d. h. die *grazing optimization hypothesis* könnte hier zutreffen. Das Modell von Mazancourt (1998) sagt aus, dass *grazing optimization* nur vorkommt, wenn die äsenden Herbivoren zusätzliche Nährstoffe ins System bringen. Im SNP ist dies jedoch nicht der Fall, wie Schütz et al. (subm.) feststellten. Die Herbivoren bewirken einen geringen P-Verlust aus dem System von $0.083 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$. Dies könnte ein Grund sein, weshalb die *grazing optimization hypothesis* im SNP nicht zutrifft und keine Überkompensation festgestellt wurde. Die hohe Produktivität in den landwirtschaftlichen Pflanzengesellschaften ist wahrscheinlich eher auf die grosse Nährstoffverfügbarkeit, als auf die mittlere Beäsungsintensität zurückzuführen.

Eine weitere Voraussetzung für eine (Über)kompensation beäster Vegetation ist ein hochplastisches Allokationsmuster der beästen Pflanzen (McNaughton 1989), d. h. sie

müssen in der Lage sein, Photosynthate unvermittelt in neues Blattgewebe zu investieren, anstatt sie für andere Zwecke einzusetzen. Es könnte sein, dass die in dieser Studie beprobten Pflanzen diese Eigenschaft nicht besitzen und deshalb eine Unterkompensation festgestellt wurde.

Für ein besseres Verständnis der Wechselwirkungen zwischen der Nutzung, der Produktivität und der Abbaurate im SNP müssen weitere Untersuchungen durchgeführt werden.

Dank

Ganz herzlich danke ich den Personen des Schweizer Nationalparks, die mir die Durchführung dieser Arbeit und somit eine wunderbare Zeit im wunderschönen Parc Naziunal Svizzer ermöglichten. Ein ganz grosses MERCI geht an meinen Referenten Dr. Martin Schütz, der mich während der Feldarbeit, der Auswertung und des Schreibens stets unterstützte und Dr. Flurin Filli danke ich für seine Arbeit als Korreferent. Weiter danke ich Feihai Yu (WSL) für die Hilfe bei den statistischen Analysen. Bei den Helfern Dieter Trummer, Franziska Kaiser, Florian Risch, Lorenz Jaun und Thomas Niemz bedanke ich mich für das Tragen der schweren Materiallasten. Schliesslich bedanke ich mich ganz herzlich bei Denise Sprunger, die mit mir die Feldarbeit durchgeführt hat, für den tollen Sommer 2004 im Parc.

Literatur

- Achermann G (2000) The influence of red deer (*Cervus elaphus L.*) upon a subalpine grassland ecosystem in the Swiss National Park. Diss ETH No. 13479
- Achermann G, Schütz M, Krüsi BO, Wildi O (2000) Tall herb communities in the Swiss National Park: long term development of the vegetation. In: Schütz M, Krüsi BO, Edwards PJ (eds) Succession research in the Swiss National Park. Nat park-Forsch Schweiz 89: 67-88
- Büntzling W (1996) Landwirtschaft im Alpenraum unverzichtbar, aber zukunftslos? In: Büntzling W (ed) Landwirtschaft im Alpenraum – unverzichtbar, aber zukunftslos: Eine alpenweite Bilanz der aktuellen Probleme und der möglichen Lösungen: 9-11
- Biondini ME, Patton BD, Nyren PE (1998) Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. Ecol Appl 8: 469-479
- Cornelissen JHC, Thompson K (1997) Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytol 135: 109-114
- Dyer MI, DeAngelis DL, Post WM (1986) A model of herbivore feedback on plant productivity. Mathematical Bioscience 79: 171-184
- Eidgenössische Nationalparkkommission ENPK., Stiftung Schweizerischer Nationalpark Zerne (2003) Schweizerischer Nationalpark Geschäftsbericht 2003
- Gessmann JA, MacMahon JA (1984) Mammals in ecosystems: their effects on the composition and production of vegetation. Acta Zoo Fennica 172: 11-18
- Giourga H, Margris NS, Vokou D (1998) Effects of grazing pressure on succession process and productivity of old fields on Mediterranean islands. Environmental Management 22: 589-596
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, Dyer MI (1981) Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. Oecologia 51: 14-18
- Kitayama K, Suzuki S, Hori M, Takyu M, Aiba SI, Majalap-Lee N, Kikuzawa K (2004) On

- the relationship between leaf-litter lignin and net primary productivity in tropical rain forests. *Oecologia* 140: 335-339
- Knapp AK, Seastedt TR (1986) Detritus accululation limits ductivity of tallgrass prairie. *Bioscience* 36: 662-668
- Knapp AK, Smith MD (2001) Variation among biomes in temporal dynamics of above-ground primary production. *Science* 291: 481-484
- Leuzinger E (1999) Das zeitlich-räumliche Nutzungsmuster der Rothirsche (*Cervus elaphus* L.) auf der subalpinen Weide Stabelchod im Schweizerischen Nationalpark. Diplomarbeit Univ Zürich
- Märki K, Nievergelt B, Gigon A, Schütz M (2000) Impact of selective foraging by red deer on the long-term vegetation development in the Swiss National Park In: Schütz M, Krüsi BO, Edwards PJ (eds) Succession research in the Swiss National Park. *Nat park-Forsch Schweiz* 89: 189-206
- McNaughton SJ (1979) Grazing is a optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703
- McNaughton SJ, Georgiadis NJ (1986) Ecology of African grazing and browsing mammals. *Ann Rev Ecol Syst* 17: 39-65
- McNaughton SJ, Ruess RW, Seagle SW (1988) Large mammals and process dynamic in African ecosystems. *Bioscience* 38: 794-800
- McTiernan KB, Ineson P, Coward PA (1997) Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixtures. *Oikos* 78: 527-538
- Neher DA, Barbercheck ME, El-Allaf SM, Anas O (2003) Effects of disturbance and ecosystem on decomposition. *Applied Soil Ecology* 23:165-179
- Paschke MW, McLendon T, Redente EF (2000) Nitrogen Availability and old-field succession in an short grass steppe. *Ecosystems* 3: 144-158
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant Soil* 218: 21-31
- Price MF (2003) Why mountain forests are important. *The Forestry Chronicle* 79: 219-222
- Reed RA, Finley ME, Romme WH, Turner MG (1999) Aboveground net primary production and leaf-area index in early postfire vegetation in Yellowstone National Park
- Ruess RW (1987) The role of large herbivores in nutrient cycling of tropical savannas. In: Walker BH (ed) Determinants of tropical savannas: 67-91
- Schütz M, Achermann G, Bertil BO, Risch AC, Egenter C, Schneller J, Page-Dumroese DS, Jurgensen MF, Edwards PJ (subm.) Phosphorus translocation by red deer on a subalpine grassland in the Central European Alps
- Schütz M, Wildi O, Achermann G, Krüsi BO, Nievergelt B (2000a) Predicting the development of subalpine grassland in the Swiss National Park: how to build

- a succession model based on data from long-term permanent plots. In: Schütz M, Krüsi BO, Edwards PJ (eds) Succession research in the Swiss National Park. Nat park-Forsch Schweiz 89:207-235
- Schütz M, Wildi O, Beril BO, Märki K, Nievergelt B (2000b) From tall-herb communities to pine forests: distribution patterns of 121 plant species during a 585-year re-generation process. In: Schütz M, Krüsi BO, Edwards PJ (eds) Succession re-search in the Swiss National Park. Nat park-Forsch Schweiz 89:237-255
- Semmartin M, Oesterheld M (2001) Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia* 126: 225-230
- Suter W, Suter U, Krüsi BO, Schütz M (2004) Spatal variation of summer diet of red deer (*Cervus elaphus L.*) in the eastern Swiss Alps. *Wildl. Biol.*10: 43-50
- Wildi O, Schütz M (2000) Reconstruction of a long-term recovery from pasture to forest. *Community Ecology* 1: 25-32