



Fig. 1: Fotofallenbild eines 5 × 5-m-Zaunes mit vor 10 Jahren gepflanzten jungen Tannen. Die Hälfte des Zaunes wurde im Frühling 2009 geöffnet, doch erst im Winter 2009/2010 nach dem ersten Schneefall verbiss das Gamswild die jungen Bäume.

Verbissstärke und Standortbedingungen sind entscheidend

Wie reagiert die Weisstanne nach Verbiss?

Die Tannenverjüngung erreicht ihr Wachstumsoptimum unter leichter Beschattung, wo auch die Mortalität am niedrigsten ist. Stark verbissene Tannen können den verbissbedingten Höhenzuwachsverlust nicht kompensieren; wir empfehlen bei der Beurteilung des Verbisses auch die Verbissstärke zu berücksichtigen.

**Von Andrea D. Kupferschmid,
Ulrich Wasem und Harald Bugmann.**

Im Rahmen von Forschungsprojekten an WSL und ETH Zürich haben wir in den vergangenen Jahren mit unterschiedlichen Methoden drei Hauptfragen untersucht, die von erheblicher Bedeutung sind für die Einschätzung der Wald-Wild-Problematisierung und der Herleitung geeigneter Massnahmen:

1. Unter welchen Bedingungen wächst die Tannenverjüngung am besten?
2. Unter welchen Bedingungen werden Tannensämlinge am wenigsten verbissen?
3. Unter welchen Bedingungen reagieren die Tannensämlinge am besten nach Verbiss?

Diese Untersuchungen basieren auf Experimenten mit natürlichem und künstlichem Verbiss (Triebsschnitt) und Beobachtungen an Naturverjüngung. Zwei davon fanden im Kanton Glarus oberhalb von Schwanden mit gepflanzten Tannensämlingen statt: Die einen pflanzten wir 1998 in vier 5 × 5 m grosse Zäune mit relativ wenig Licht (5, Fig. 1), die anderen 2008 in zwei grössere Zäune, die von einem geschlossenen Fichtenbestand in kleine Lücken hineinreichen (4). Die Hälfte jeder eingezäunten Fläche wurde im Frühjahr 2009 geöffnet und nach erfolgtem Winterverbiss im Frühjahr 2010 wieder geschlossen. Den Prozess des Verbisses dokumentierten wir mit Fotofallen (vgl. Fig. 1) und erfassten die Reaktion der

Bäume bis vier Vegetationsperioden nach dem Verbissereignis (vgl. 1, 4 und 5). Zudem pflanzten wir einige Bäumchen im Jahr 2008 ohne Zaunschutz unter Schirm (4).

In einem kontrollierten Triebsschnittexperiment im WSL-Garten in Birmensdorf schnitten wir ausserdem den Endtrieb von 75–110 cm hohen Tannen kurz vor dem Austrieb, nach dem Austrieb oder im Herbst bis auf ein Reststück von 4 cm ab und verglichen die Reaktion der Tannen in der Freifläche und unter künstlicher Beschattung (2).

Schliesslich untersuchten wir entlang eines Gradienten vom geschlossenen Wald bis in Lotharflächen hinein an drei Standorten mit üppiger Tannennaturver-

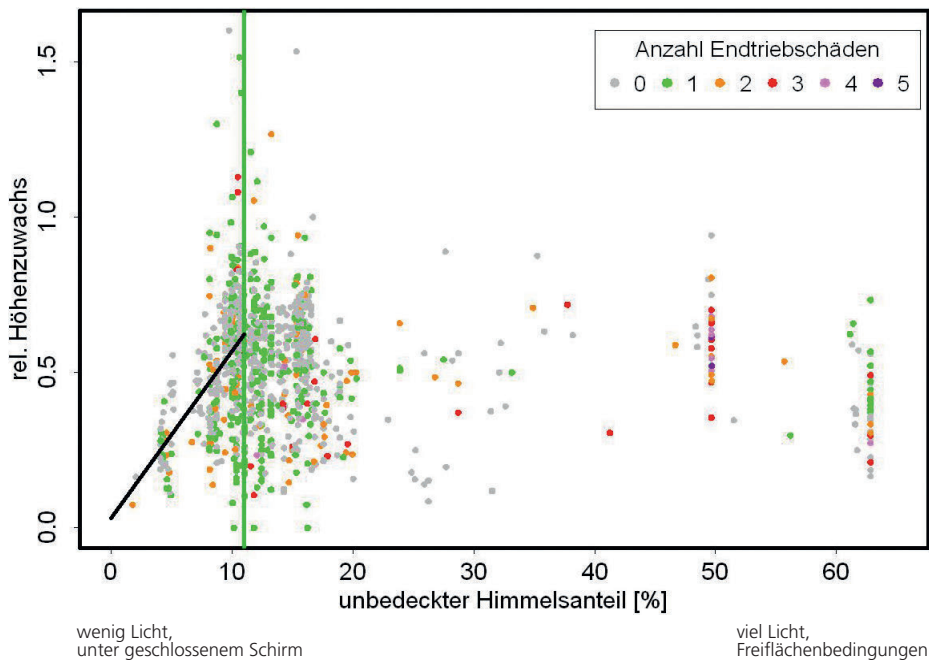


Fig. 2: Der «relative Höhenzuwachs», d.h. die Summe der Zuwächse über drei Jahre dividiert durch die Baumhöhe am Ende der drei Jahre, an den vier Standorten. Bis ca. 11% Licht (grüne vertikale Linie) steigt der relative Höhenzuwachs linear an (schwarze Gerade).

jüngung nahe beim Napf (LU), bei Zollikerberg (ZH) und Russikon (ZH) die Häufigkeit des Verbisses durch Rehe und die Reaktion nach dem letzten Endtriebschaden (3).

Somit liegen aufgrund dieser vielfältigen Experimente und Beobachtungen verschiedenste Daten vor, die wir im Hinblick auf die drei eingangs erwähnten Fragen auswerten konnten.

Wo wächst Tannenverjüngung am besten?

In allen Untersuchungsgebieten wächst die Tannenverjüngung unter leichter Beschattung rascher als unter starker. Ab einem unbedeckten Himmelsanteil von ungefähr 11% ist aber bereits ein guter Höhenzuwachs möglich. Der relative Zuwachs erreicht schon bei noch recht dunklen Verhältnissen sein Maximum und bleibt danach konstant oder nimmt bei mehr Licht (z.B. in Lücken und Lotharflächen) sogar wieder ab (Fig. 2). Solche Maxima für den Zuwachs schattentoleranter Baumarten wie der Tanne sind auch aus anderen Studien bekannt.

Im Gegensatz zu Gartenexperimenten, bei denen nur das Licht verändert wurde, ändern sich entlang eines Lichtgradienten im Wald von der Schirmstellung bis in die Freifläche auch die Feuchtigkeit, Schneebedeckung und Bodenvegetation sowie die Häufigkeit von Mäusen. Bei dunklen Verhältnissen ($\leq 9\%$ unbedeck-

tem Himmelsanteil) und bei guten Lichtbedingungen ($\geq 15\%$ unbedecktem Himmelsanteil) war die Sterberate der Tannenverjüngung höher als im Zwischenbereich (1). Dieses Minimum der Sterberate entspricht bzgl. Lichtverhältnisse ungefähr dem Maximum des Höhenzuwachses.

Die Anzahl Tannen pro Quadratmeter war bei Zollikerberg deutlich höher als am Napf, bei Russikon und oberhalb von Schwanden. Hauptgründe dafür dürften sein:

- die feuchteren Bedingungen bei Zollikerberg auf Pseudogley gegenüber den Braunerdeböden an den anderen Standorten
- weniger Föhn insbesondere im Vergleich zum hinteren Glarnerland und damit weniger oberflächliches Austrocknen der Böden im Frühjahr nach der Keimung, und
- Mischbestände anstelle von fast ausschließlich Fichtenreinbeständen, d.h. bei genügend Samenbäumen.

Gute Bedingungen für die Tannenverjüngung finden sich demzufolge in Tannen- oder Mischwäldern auf frischen, nicht zu sauren und nicht zu dunklen Standorten (Fig. 3).

Wo werden Tannensämlinge am wenigsten verbissen?

Unsere Studien zeigen, dass junge Tannen in geschlossenen Wäldern und in Freiflächen ungefähr gleich oft verbissen werden (3). Allerdings stellten wir oberhalb von Schwanden in Lücken leicht weniger Verbiss durch Wild (Häufigkeit und Intensität) fest als unter Schirm (4). Dies deshalb, weil zum Zeitpunkt des Gamsverbisses im Winter die Bäumchen in den Lücken noch unter einer Schneedecke



Fig. 3: Fotofallenbild vom Standort Zollikerberg mit üppiger Tannennaturverjüngung trotz in Transekten gemessenem Verbissprozent von 15% im 2010 und 29% im 2009. Die frischen Bodenbedingungen und die vielen Samenbäume im geschlossenen Mischwald bieten optimale Verhältnisse für die Tanne.

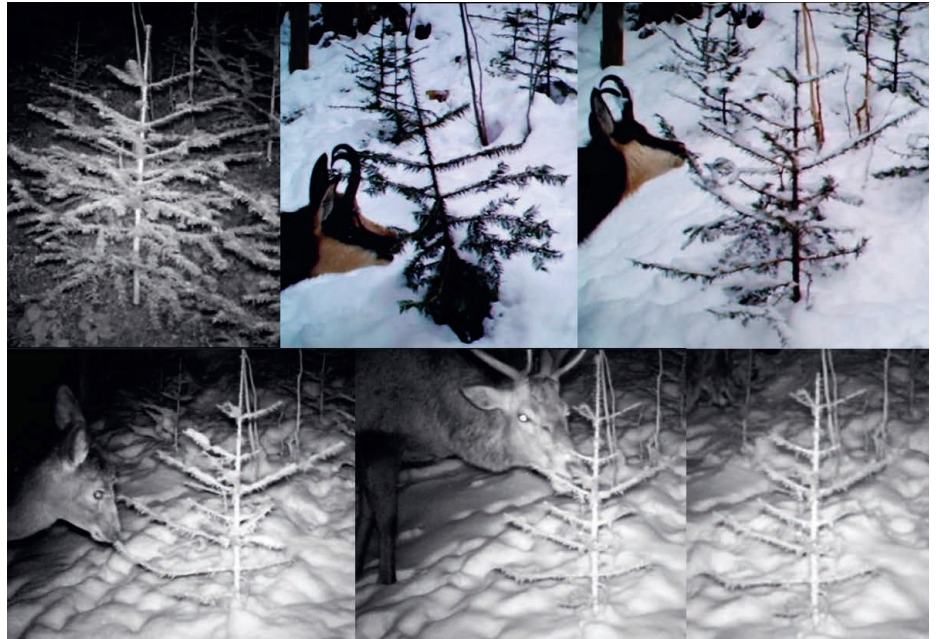


Fig. 4: Fotofallenbilder eines Tännchens vom Herbst 2009 vor dem Verbiss (oben links), während dem Verbiss durch Gamswild und Rothirsch und danach, d.h. Ende Januar 2010 (unten rechts). Hätte das Wild nicht wiederholt am selben Baum gefressen, so wäre die Verbissstärke wesentlich geringer ausgefallen. Der Endtrieb muss nicht wie hier zuletzt abgefressen werden.

lagen (vgl. Fotos in 1). Ein früher Ausaperungszeitpunkt, z.B. unter liegendem Sturmholz, führte auch in anderen Studien zu erhöhtem Verbiss. Dafür stellt man in ungeschützten, vergrasten Flächen tendenziell mehr Mausfrass fest, sodass Verbiss entlang des ganzen Lichtgradienten stattfindet, aber nicht immer durch die gleichen Tierarten. Da das Wachstum ab ungefähr 11% unbedecktem Himmelsanteil gut ist, entwachsen die Tannen dort dem Äser rascher als unter starker Beschattung.

Unabhängig von der Lichtverfügbarkeit wurden die grössten Jungtannen (die dominanten, vitalsten) meist bevorzugt verbissen (quasi die «Z-Bäume»). Dies ging so weit, dass an den drei Standorten mit Naturverjüngung viele verbissene Tannen immer noch besser wuchsen als unverbissene, aber unterdrückte Tännchen (siehe Fig. 2). Generell fressen nicht nur die Schalenwildarten, sondern auch Insekten am liebsten an den vitalsten, auffälligsten und allein stehenden Bäumen.

An den untersuchten Standorten verbissen Rothirsche und Gamswild weit mehr vom Endtrieb als das Reh, indem sie teils auch vorjährige Höhenzuwächse und viele Seitentriebe abästen, während das Reh meist nur die Knospen abfrass. Insbesondere das Gamswild kehrte über Monate immer wieder zu denselben gepflanzten Tännchen zurück (vgl. Fig. 4 und Filme in 6). Bei gleichem Verbissprozent kann also die Tannenverjüngung manchmal nur leicht, manchmal aber auch sehr stark verbissen sein (Fig. 5). Wir

«Verbissstärke»

Die «Verbissstärke», oder auch «Stärke des Verbisses» oder «Schädigungsgrad» genannt (z.B. in 7), gibt an, ob nur die Endknospe, ein Teil des letzten Höhenzuwachses, grosse Teile des Höhenzuwachses oder End- und Seitentriebe alle stark abgeäst werden. (Beispielszeichnungen von A. Schwyzer, WSL)

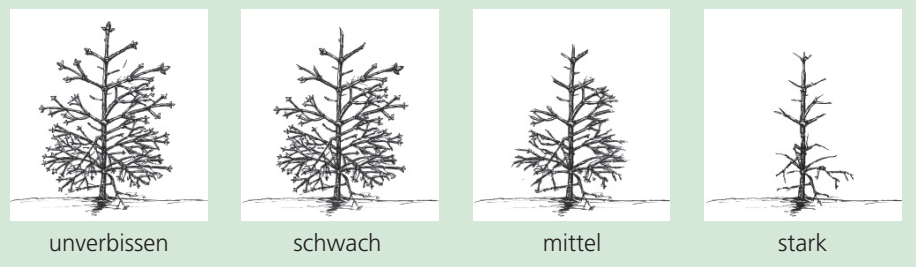


Fig. 5: Eine unterschiedliche «Verbiss-Stärke» führt zu unterschiedlichen Reaktion nach Verbiss. Links starker Verbiss mit Reaktion aus neu angelegten Knospen beim Ast-Quirl. Rechts: leichter Verbiss der Endknospen und Reaktion aus vorhandener Knospe am Rest des Endtriebes.

empfehlen bei Beurteilung des Verbisses auch die «Verbissstärke» (siehe Kasten) zu berücksichtigen.

Wo reagieren Tannensämlinge am besten nach Verbiss?

Der entscheidende Faktor für die Reaktion von Tannensämlingen auf den Verbiss ist die «Verbissstärke».

Wird eine junge Tanne **stark am Endtrieb, nicht aber an den obersten Seitentrieben verbissen** (wie meist in Triebchnittexperimenten, siehe 2), dann können kräftige Bäumchen z.T. mit dem Aufrichten von Ästen reagieren. Damit machen sie den verbissbedingten Höhenverlust wett und wachsen gleich gut oder sogar noch besser weiter als unverbissene Bäume.

Falls eine junge Tanne **nur leicht am Endtrieb verbissen** wird (typisch für Rehverbiss an den untersuchten Standorten), dann reagieren die Bäumchen normalerweise aus vorhandenen Knospen am Reststück des Endtriebes, die ohne Verbiss zu «Kurztrieben» oder zu schlafenden Knospen geworden wären (Fig. 5 rechts). Derart verbissene Bäumchen wachsen in der Regel rasch wieder gleich gut wie unverbissene, d.h., sie bleiben nur unwesentlich im Wachstum zurück. Auf diese Weise kann eine Tanne mehrere Male (vgl. $5 \times$ in Fig. 2) und im Extremfall sogar über Jahrzehnte verbissen werden, ohne einzugehen.

Wird hingegen **der grösste Teil des Endtriebzuwachses sowie der Seitentriebe verbissen** (z.B. Gamswildverbiss an den gepflanzten Tannen oberhalb Schwanden), dann bilden die Tannen typischerweise im ersten Jahr nach dem Verbiss im obersten noch vorhandenen Astquirl eine neue Knospe und verlängern diese danach je nach vorhandenen Reserven zu einem in der Regel nur wenige Zentimeter langen neuen Endtrieb (siehe Fig. 5 links). Zum Teil dauert dieser Prozess der Knospenbildung mehrere Jahre, sodass die Tanne zeitlich stark verzögert reagiert und viel Höhenwachstum einbüsst. Solche verzögerten Reaktionen beobachteten wir in unseren Untersuchungen häufig. Insbesondere trat verzögerte Reaktion bei kleinen Bäumchen auf (3), oder bei solchen in sehr dunklen Beständen (3 und 4). Auch nach Beschädigung der obersten Knospen durch Insekten oder Frost (3) und nach starkem Verbiss oder nach Fegen/Schlagen durch Rothirsch und Rehböcke (5) reagierten die Tannen verzögert.

Wenn der Verbiss so stark ist, dass fast keine grünen Nadeln mehr zurück-

Fazit: Licht ist keine Patentlösung, aber Licht kann helfen

Zu dunkle Bestände sind weder für das Höhenwachstum noch für das Überleben und die Reaktion nach Endtriebschädigung der Tanne förderlich. Viel Licht bringt für das Höhenwachstum und die Reaktion nach Verbiss wenig, kann sogar die Sterberate erhöhen und führt zu stärkerer Konkurrenz durch andere Pflanzenarten. Leichte Beschattung ist also das Beste für das Gedeihen der Tannenverjüngung, sei es mit oder ohne Verbiss.

Entscheidend für das Aufkommen der Tannenverjüngung ist aber weniger die absolute Wachstumsrate als vielmehr ihr Wachstum im Vergleich zu anderen Baumarten. Werden Tannensämlinge zwar oft, aber nur wenig verbissen (z.B. immer nur die Endknospen, also bei einer niedrigen Verbissstärke) bei sonst für die Tanne guten Bedingungen, können sie unter Umständen immer noch gleich gut wachsen wie Fichten und Buchen und gemeinsam mit diesen aufkommen. Werden Tannen aber zu stark verbissen (z.B. jeweils grosse Teile der End- und Seitentriebe, also bei einer hohen Verbissstärke), sterben einige direkt verbissbedingt ab (Totverbiss) und die überlebenden Tännchen bleiben gegenüber anderen Baumarten zurück, was zur Entmischung führen kann. Wir empfehlen deshalb bei der Beurteilung des Verbisses auch die Verbissstärke zu berücksichtigen.

bleiben, sterben junge Tannen verbissbedingt ab, weil sie ihre Reserven überwiegend in den grünen Nadeln speichern. Todverbiss trat bereits nach einmaligem starkem Verbiss bei 3 bis 20% der Tannensämlinge auf (1, 4). Über Jahre wiederholter starker Verbiss kann deshalb zum Totalausfall der Tanne führen.

Ist der Höhenzuwachs gross, besitzen die Reststücke der angefressenen Triebe mehr Knospen für eine effiziente Reaktion in der ersten Vegetationsperiode nach Verbiss als bei schlecht wachsenden, unterdrückten oder kleinen Tannen. Das Aufrichten von Trieben wurde in unseren Untersuchungen entlang natürlicher Lichtgradienten von der Schirmstellung bis zur Lücke überall beobachtet. Es war aber selten und trat meist bei Bäumchen auf, deren Seitentriebe nicht fast horizontal wuchsen. Damit sind Tannenprovenienzen mit guten Höhenzuwachsen, vielen Knospen und eher steil aufwärts wachsenden Seitentrieben an Standorten mit viel Verbiss besser geeignet als eher horizontal wachsende Tannen, die wenig Knospen bilden.

Dr. Andrea D. Kupferschmid

Waldressourcen & Waldmanagement, Eidg. Forschungsanstalt WSL, 8903 Birmensdorf

Ulrich Wasem

Walddynamik und Störungsökologie, Eidg. Forschungsanstalt WSL, 8903 Birmensdorf

Prof. Dr. Harald Bugmann

Institut f. Terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich

Dank

Die Arbeiten von Andrea D. Kupferschmid an der ETH Zürich wurden durch das BAFU im Projekt «Langfristige Walddynamik unter Ungulaten-Einfluss» finanziert. Wir bedanken uns für die tatkräftige Unterstützung insbesondere durch O. Odermatt, S. Zimmermann und A. Burkart von der WSL, sowie durch die Forstdienste der jeweiligen Regionen.

Detailliertere Literatur:

- (1) Kolly A. C. & Kupferschmid A. D., eingereicht 2014. Reaktion von Weisstannen auf Wildverbiss entlang von Lichtgradienten. Schweiz. Z. Forstwes.
- (2) Kupferschmid A. D. & Bugmann H., 2013. Timing, light availability and vigour determine the response of *Abies alba* saplings to leader shoot browsing. Eur. J. For. Res. 132, 47–60.
- (3) Kupferschmid A. D., Zimmermann S. & Bugmann, H., 2013. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. For. Ecol. Manage. 310, 393–404.
- (4) Kupferschmid A. D., Wasem U. & Bugmann H., 2014. Light availability and ungulate browsing determine growth, height and mortality of *Abies alba* saplings. For. Ecol. Manage. 318, 359–369.
- (5) Kupferschmid A. D., Wasem U. & Bugmann H., eingereicht 2013. Ungulate browsing leads to height and diameter growth reduction on *Abies alba* saplings planted along light gradients. Eur. J. For. Res.
- (6) Kupferschmid A. D. & Wasem U., 2014. Filme zum Verbiss an Weisstannen. ETH E-Collection, <<http://e-collection.library.ethz.ch/>> DOI: 10.3929/ethz-a-010075029
- (7) Pollanschütz J., 1995. Bewertung von Verbiss- und Fegeschäden: Hilfsmittel und Materialien. Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt 169, Wien.