

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 151 (2000)

**Heft:** 4

  

**Artikel:** Huftiere und Verjüngung im Gebirgswald : eine Geschichte mit vielen Variablen und noch mehr Interaktionen

**Autor:** Senn, Josef

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1098346>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 01.05.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Huftiere und Verjüngung im Gebirgswald: eine Geschichte mit vielen Variablen und noch mehr Interaktionen

JOSEF SENN

Keywords: Ungulates; natural regeneration; mountain forest. FDK 15 : 181.42 : 231 : (23)

## Einleitung

Bis ins 19. Jahrhundert wurde in mitteleuropäischen Wäldern ausgedehnt Raubbau betrieben. Entwaldung war besonders in den Alpen ein Problem, da Holz im täglichen Leben eine wichtige Rolle als Rohstoff spielte, die besiedelten Alpentäler jedoch auf funktionierende Schutzwälder angewiesen waren. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts waren in der Schweiz die Grossraubtiere ganz, die wilden Huftiere, mit Ausnahme der Gämse, ganz oder fast ausgerottet (BREITENMOSE, 1998).

Die Überzeugung, dass Flutkatastrophen mit dem schlechten Zustand der Wälder zusammenhängen könnten (LANDOLT, 1862), sowie erste Naturschutzinitiativen führten in der Schweiz zu effizienten Forst- und Jagdgesetzen. In der Folge wurden vor allem im Berggebiet viele Wälder wieder aufgeforstet. Die geschützten Restbestände von Gämse und Reh erholten sich, der Hirsch kehrte in die Schweiz zurück; der Steinbock wurde wieder eingebürgert (SCHMIDT, 1976).

Neben den Gesetzen ermöglichten die vielfältigen Kulturlandschaften mit einem Mosaik aus Wäldern und landwirtschaftlich genutzten Flächen sowie die fehlenden Grossraubtiere den Huftieren, rasch grosse Populationen aufzubauen. Die fragmentierten Wälder sind heute von nährstoffreichen Landwirtschaftsgebieten umgeben. Besonders im Frühling, wenn die Kondition der Huftiere am schlechtesten ist, bieten zum Beispiel beweidete Fettwiesen bedeutend früher hochwertige Nahrung als nährstoffärmere Wiesen (GORDON, 1988). Dieses Angebot an hochwertiger Nahrung führt nach dem Winter zu einer raschen Verbesserung der Kondition der Huftiere. Dies ist vor allem für die trächtigen Weibchen von grosser Bedeutung, da damit die Überlebenschancen der Jungen erhöht werden (FESTA-BIANCHET *et al.*, 1997), was ein rasches Populationswachstum erlaubt. Neben dieser allgemeinen Verbesserung der Lebensbedingungen gab es in der jüngeren Vergangenheit aber auch Entwicklungen, die für die Huftiere negativ waren. So gingen zum Beispiel vielerorts Wintereinstandsgebiete wie Auenwälder verloren (KUHN und AMIET, 1988).

In den letzten Jahrhunderten und bis ins 20. Jahrhundert stellten die im Wald nach Futter suchenden Haustiere ein Problem für die Jungbäume dar (ADAMS, 1975). Neben der intensiven Nutzung der Wälder zur Brennholzgewinnung verhinderte die Beweidung durch Haustiere weiträumig die Regeneration der Wälder. Vor allem dem Viehtritt fiel ein grosser Teil der natürlichen Baumverjüngung zum Opfer (LISS, 1988). Von Viehverbiss betroffen waren besonders die Laubbaumarten, weniger die Nadelhölzer (LISS, 1988). In den letzten Jahrzehnten wurden die Haustiere mit der Trennung von Wald und Weiden aber weitgehend aus dem Wald ausgeschlossen. Gleichzeitig machten sich aber zunehmend die wilden Huftiere bemerkbar. Diese werden heute vielerorts für das oft fast vollständige Fehlen der Baumverjüngung verantwortlich gemacht (GILL, 1992a; BRÄNDLI, 1995).

## Populationsentwicklungen bei Huftieren

Das rasche Wachstum der Huftierpopulationen im 20. Jahrhundert in Europa und in Nordamerika wurde durch anthropogene Änderungen der Umwelt möglich (Beiträge dazu in McSHEA *et al.*, 1997). Heute wird oft von Überbeständen gesprochen, was impliziert, dass die hohen Populationsdichten ungünstige Auswirkungen auf die Huftiere selbst hätten (z. B. BUCHLI, 1979). Diese Annahmen werden allerdings kaum je begründet oder bewiesen. In verschiedenen Studien wurden jedenfalls keine negativen Einflüsse von hohen Populationsdichten auf verschiedene Konditionsmerkmale gefunden (z. B. DZIECIOLOWSKI *et al.*, 1996). Sogar die experimentelle Reduktion auf zwanzig Prozent der ursprünglichen, hohen Populationsdichte bewirkte bei Rothirschen keine Änderung der Kondition (MITCHELL und CRISP, 1981). Das Auftreten von Krankheiten oder ein geringes Körpergewicht sind noch kein Beweis für Überbestände, da die Kondition von Huftieren neben dichteabhängigen Faktoren auch von dichteunabhängigen Faktoren wie Wetter und Schneehöhe beeinflusst wird (PUTMAN *et al.*, 1996; LOISON und LANGVATN, 1998). Deshalb wird die Frage nach einem «natürlichen» Zustand, z. B. der Kondition der Huftierpopulationen unter «natürlichen» Bedingungen, irrelevant. In Lebensräumen, die durch menschliche Nutzung verändert wurden, macht es auch keinen Sinn, etwas wie «natürliche» Wilddichten anzustreben.

Auch wenn Einigkeit über die «richtigen» Dichten der Huftierpopulationen herrschen würde, müssten diese Grössen flexibel sein, da sich die Lebensräume dauernd ändern. Die Idee einer «Natur im Gleichgewicht» hat sich weitgehend als Phantom erwiesen (PIMM, 1991). Hingegen sind «Störungen», also Änderungen von Umweltbedingungen, wichtige Triebkräfte in Ökosystemen, so dass diese ständig einer mehr oder weniger starken Dynamik unterliegen (DALE *et al.*, 1998). Management zielt aber immer noch mehrheitlich auf ein Reduzieren oder Verhindern von Störungen und damit von Dynamik. Anstatt Ökosysteme im Gleichgewicht anzustreben, sollten vielmehr die Management-Ziele sowie deren Prioritäten formuliert werden.

Huftierdichten der Vergangenheit zu bestimmen ist schwierig. Noch schwieriger ist es, die Einflüsse früherer Huftierdichten auf die Wälder zu bestimmen (BRADSHAW und MITCHELL, 1999). Heutige Rehdichten sind beispielsweise in Mitteleuropa mit 20 und mehr Tieren pro 100 ha rund zehnmal höher als in vergleichbaren, aber relativ naturnahen Gebieten (Angaben aus DANILKIN, 1996).

Bei hohen Dichten können Huftiere zwei Arten von Problemen verursachen, einerseits biologische, z. B. indem sie ein Ökosystem in eine unerwünschte Richtung nachhaltig verändern (HOBBS, 1996), und andererseits wirtschaftliche Probleme, welche menschliche Ansprüche beeinträchtigen. Eine tragbare Wilddichte ist somit abhängig von den verschiedenen Interessen und von den Nutzungsarten. Von einem «Überbestand» von Huftieren zu sprechen ist nur sinnvoll, wenn die-

ser Ausdruck im Zusammenhang mit bestimmten menschlichen Ansprüchen an einen Lebensraum steht, welche durch die Anwesenheit von Huftieren in hohen Dichten nicht erfüllt werden können. Zur Vermeidung solcher Konflikte kann allenfalls versucht werden, die heute hohen Huftierbestände wieder zu senken.

In der Schweiz werden zum Beispiel in Mittellandwäldern Dichten von dreissig und mehr Rehen pro 100 ha erreicht. In Gebirgsregionen sind es immer noch zwei bis gegen sieben Rehe pro 100 ha (Angaben aus KURT, 1991). Während im Mittelland das Reh neben dem Wildschwein meist die einzige Huftierart ist, kommen in den Gebirgswäldern Hirsch und Gämse und gelegentlich noch Steinbock dazu. Während die Zahl der Baumarten mit zunehmender Höhe abnimmt, nimmt die Zahl der Huftierarten zu. Im Bergwald kann es deshalb bei den Huftieren zu zwischenartlicher Konkurrenz kommen, was wiederum die Einflüsse der einzelnen Arten auf den Wald beeinflusst (PUTMAN, 1996; LATHAM, 1999). Konkurrenz zwischen den verschiedenen Arten kann dazu führen, dass diese Arten im gemeinsamen Lebensraum ihr Futter anders nutzen, als sie dies alleine tun würden (CAIRNS und TELFER, 1980). Die Einflüsse aller Huftierarten auf den Wald sind damit nicht gleich den summierten Einflüssen der einzelnen Arten. Nutzung durch eine Art kann bei den Futterpflanzen zu Reaktionen führen, die später bei den anderen anwesenden Huftierarten zu Änderungen in der Nahrungswahl führen. Nutzung durch mehrere Tierarten kann aber auch wegen der unterschiedlichen Ansprüche der einzelnen Arten eine insgesamt stärkere Nutzung der gemeinsamen Nahrungsgrundlage erlauben, ohne dass es schon zu Zeichen von Übernutzung kommt (MCNAUGHTON, 1979). Es ist also zu unterscheiden, ob die Huftierpopulation aus Individuen einer oder mehrerer Arten besteht.

Wilddichten zu bestimmen ist nicht trivial. Deshalb geben Diskussionen über die Zusammenhänge zwischen Wilddichten und Wildeinflüssen immer wieder zu heftigen Kontroversen Anlass. Abgesehen davon, dass Zählresultate durch Interessen beeinflusst werden können, resultieren methodisch bedingt aus verschiedenen Zählmethoden unterschiedliche Zahlen (VINCENT *et al.*, 1996). Aber auch wenn die effektiven Populationsgrößen in einem Gebiet wirklich ermittelt werden können, sind Angaben zur Wilddichte über ein grösseres Gebiet immer noch problematisch, da die Verteilung der Wildtiere in der Landschaft weder gleichmässig noch zufällig ist. Grössen wie «Dichte pro 100 ha» geben somit kaum Aufschluss über die Dynamik des Systems «Wildtiere-Landschaft». Genauso wenig geben Dichteänderungen über ein weites Gebiet Aufschluss darüber, was an einem bestimmten Ort passiert.

Die Diskussionen um Bestandesgrößen von Huftieren könnten allerdings schon in naher Zukunft entschärft werden. Neue Entwicklungen in der Molekularbiologie werden es schon bald erlauben, mittels Analysen von DNA aus Kot und aus Speichelresten von teilweise gefressenen Futterpflanzen sowohl die Tierarten als auch die Anzahl Individuen der Arten zu bestimmen (KOHN *et al.*, 1998), welche ein Gebiet zur Nahrungsaufnahme benutzen.

## Regeneration und Überleben von Bäumen

Die Entwicklung der Bäume vom Samen bis zum Baum wird durch eine Vielzahl von abiotischen und biotischen Faktoren beeinflusst. Die Menge produzierter Samen schwankt zwischen den Jahren (FENNER, 1991) und hängt weitgehend von den Temperaturen während der letzten Vegetationsperiode ab (WALLER, 1993). Vor allem in höheren Lagen produzieren die meisten Baumarten deshalb nur im Abstand von mehreren

Jahren grössere Mengen an Samen. Haben die Samen erst einmal überlebt, müssen sie vor allem genügend Feuchtigkeit und Wärme vorfinden, damit sie erfolgreich keimen können. Die Keimlinge wiederum benötigen ausreichend Nährstoffe, Licht und Wärme, aber auch konkurrenzfreie Standorte, um sich erfolgreich etablieren zu können (BRANG, 1996; 1998). Besonders im Gebirgswald variieren die kleinstandörtlichen Bedingungen beträchtlich. Die Unterschiede resultieren primär aus der Topographie, aus der Arten- und Altersstruktur des Bestandes sowie aus zeitlich und räumlich unregelmässigen Störungsereignissen (PETERSON und PICKETT, 1990). Verjüngungsfreundliche und -feindliche Standorte wechseln sich innerhalb kurzer Distanzen ab (OSWALD und NEUENSCHWANDER, 1993). Insgesamt ist deshalb zu einer bestimmten Zeit nur ein relativ kleiner Teil der Fläche günstig für Verjüngung.

Die meisten Individuen einer Baumpopulation sterben schon in den frühesten Lebensstadien auf Grund verschiedenster Ursachen ab (HARPER, 1977). In höheren Lagen stellen pathogene Pilze für die jungen Bäume während der ersten Jahrzehnte die wichtigste Todesursache dar. Besonders durch abiotische Bedingungen wie niedrige Temperaturen und lang andauernde Schneebedeckung geschwächte Bäume werden in grosser Zahl von Pilzen befallen und sterben ab (SENN, 1999). Weiter fressen Mäuse einen beträchtlichen Anteil sowohl der Samen (GURNELL, 1993) als auch der Jungpflanzen (IDA und NAKAGOSHI, 1996). Allerdings ist über die Einflüsse der Mäuse auf die Vegetation im Wald noch vieles unbekannt (GILL, 1992b). Untersuchungen in Offenlandflächen, die an Wälder angrenzen, haben aber gezeigt, dass Mäuse das Einwandern von Bäumen in Wiesen fast vollständig verhindern können, indem sie alle jungen Bäume verbeissen (DAVIDSON, 1993). In Japan wurde gefunden, dass die Überlebenschancen von jungen Bäumen mit zunehmendem Abstand von dichten Zwergbambus-Beständen rasch zunehmen (WADA, 1993). Mäuse fressen unter dem Bambus und in dessen unmittelbarer Nähe praktisch alle Samen und Keimlinge. Die Mäuse entfernen sich aber nicht weit vom schützenden Bambus. Es könnte deshalb durchaus sein, dass die Ursache für die fehlende Baumverjüngung unter Himbeeren und Brombeeren nicht, wie oft angenommen wird, die Vegetationskonkurrenz ist, sondern Frass durch Mäuse, da die Mäuse unter dem Schutz der Beerenstauden in einem mehr oder weniger feindfreien Raum leben.

Bei Verjüngungsproblemen besonders im Gebirgswald werden oft die wilden Huftiere für das weitgehende Fehlen von Keimlingen und Sämlingen verantwortlich gemacht (Stichworte: Keimlingsverbiss, Keimlings-Totalverbiss). Den Huftieren als offensichtlichem Standortfaktor wird aber wahrscheinlich im Vergleich zu den anderen, weniger evidenten Standortfaktoren eine zu grosse Bedeutung für die Entwicklung der frühen Verjüngungsstadien beigemessen.

## Beziehungen zwischen Dynamik der Huftierpopulationen, Äsungsangebot und Verjüngungserfolg

Im Wald lebende Huftiere beeinflussen die Vegetation. Bei geringer Huftierdichte sind diese Einflüsse klein, bei höheren Dichten sind sie grösser. Ein Wald ohne Huftiere sieht anders aus als ein Wald mit Huftieren. Die Frage ist, wie stark diese Änderungen sind, und ab wann sie irreversibel werden (HOBBS, 1996). Eine weitere Frage ist, ab welchen Dichten die im Wald anwesenden Huftiere zu Konflikten mit menschlichen Nutzungsinteressen führen (MC SHEA *et al.*, 1997). Unter welchen Bedingungen werden Huftiere zum Beispiel zu einem Schlüsselfaktor für die Schutzfunktion des Gebirgswaldes?

Die morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Pflanzen sind zu einem grossen Teil durch die Aktivitäten der Herbivoren beeinflusst worden. Bäume haben sich im Laufe ihrer Evolution an die Herbivoren angepasst und können deshalb auf Frass bis zu einem gewissen Grad flexibel reagieren (HAUKIOJA *et al.*, 1990). Sie können sich nach Verbiss vollständig erholen und normal weiter wachsen. Sie zeigen manchmal aber auch unerwartete Reaktionen. So können sowohl Nadelbäume (EDENIUS *et al.*, 1993) als auch Laubbäume (SENN und HAUKIOJA, 1994) Verbiss bis zu einem gewissen Mass sogar überkompensieren. Dabei reagieren die verbissenen Bäume im Vergleich zu unverbissenen mit verstärktem Wachstum auf den Verlust der Gipfelknospe. Die jährlichen Verluste durch Verbiss von Gipfeltrieben dürfen deshalb nicht einfach hochgerechnet und als langfristig aussagekräftiges Mass für durch Huftiere verursachte Verluste gebraucht werden (z.B. EIBERLE und NIGG, 1988).

Sowohl die Verjüngungssituation als auch die Wilddichte variieren räumlich und zeitlich. Sie können sich gegenseitig beeinflussen, sie können sich aber auch unabhängig voneinander ändern. Extreme Schneefälle mit anhaltend hohen Schneedecken können bei Wildtieren zu Massensterben führen, während die Baumverjüngung nicht durch den Schnee beeinflusst wird. Ebenfalls unabhängig von der Höhe der Wildtierbestände können Insekten (WILSON *et al.*, 1996) und pathogene Pilze (SENN, 1999) einen grossen Teil der Baumverjüngung abtöten. Die Futtersituation für Huftiere kann rasch und grossflächig durch Windwürfe (LÄSSIG *et al.*, 1995), Feuer (MASTERS *et al.*, 1993) und Rutschungen beeinflusst werden. Weniger radikal, dafür aber umso nachhaltiger, ändert sich die Futtersituation während der Bestandesentwicklung (JOHNSON *et al.*, 1995).

Die Generationsdauer der Baumarten und jene der Huftiere sind sehr unterschiedlich lang: während sie bei den Huftieren wenige Jahre beträgt, ist diese bei den Bäumen Jahrzehnte bis Jahrhunderte lang. Für die Huftiere besteht somit die Möglichkeit, relativ rasch auf Änderungen des Futterangebotes zu reagieren, während die Bäume nur die Möglichkeit haben, während relativ kurzen Zeiten mit tiefen Huftierpopulationen (zum Beispiel nach wetterbedingten Bestandeszusammenbrüchen [JEDRZEJSKI *et al.*, 1992; OKARMA *et al.*, 1995]) den Herbivoren zu entwachsen. Im Berggebiet können wegen den allgemein tieferen Temperaturen die Bäume auf niedrige Herbivorendichten nicht so rasch reagieren wie in tieferen und wärmeren Lagen. Allerdings sind in höheren Lagen strenge Winter mit ihren negativen Einflüssen auf die Herbivorenpopulationen häufiger und stärker als in tieferen Lagen.

Durch Verbiss verursachtes Absterben von Bäumen in frühen Lebensstadien beeinflusst die weitere Bestandesentwicklung weniger als das Absterben in späteren Stadien. Die heute in der Schweiz angewandten Kontrollmethoden für Wildverbiss gehen aber sowohl von konstanten Verjüngungsraten der Baumarten als auch von konstanten (tolerierbaren) Verbissraten in allen für die Tiere erreichbaren Alters- und Grössenklassen aus (ODERMATT, 1996).

Prognosen, wie sich durch Huftiere bedingtes Absterben junger Bäume auf die späteren Bestandesstrukturen auswirken wird, sind schwierig. Die Baumschicht der heutigen Wälder in der Schweiz ist immer noch ein Produkt einer weitgehend huftierfreien Entwicklung. Deshalb können die gegenwärtigen Waldstrukturen nicht als Beispiele für Waldentwicklung unter Einfluss von Huftieren gebraucht werden. Seit dem letzten Jahrhundert nahm in der Schweiz die Waldfläche zu, und die früher wegen der starken Holznutzung offenen Wälder schlossen sich. Die Holzvorräte stiegen stark an und nehmen gegenwärtig immer noch zu (WSL, 1999a). Mit diesen Entwicklungen einher ging eine Verdunkelung der Wälder

und damit eine Abnahme der Vegetation auf den Waldböden. Die im Wald lebenden Huftiere mussten also das knappe Futterangebot stärker nutzen. Da in den Gebirgswäldern aber Licht und Wärme als wichtigste Faktoren den Erfolg der Baumverjüngung bestimmen, stirbt im geschlossenen Hochwald auch ohne die Einwirkungen der Huftiere der grösste Teil der Baumkeimlinge und -sämmlinge wegen Licht- und Wärmemangel ab. Es ist deshalb eine starke Vereinfachung, die wilden Huftiere für das grossräumige Fehlen von Verjüngung im Gebirgswald verantwortlich zu machen.

Die Forstpraxis interessiert sich in erster Linie für die Einflüsse der Huftiere auf die Bäume. Huftiere nutzen aber neben den Bäumen auch die Strauchschicht und die Bodenvegetation. Die Zusammensetzung und der Umfang der gesamten Vegetation beeinflussen direkt die Nutzung der forstlich interessanten Baumarten (SZMIDT, 1975; DE JONG *et al.*, 1995). Wegen der unterschiedlichen Nährstoffgehalte der Kraut-, Strauch- und Baumschicht darf die Nutzung der verschiedenen Vegetationstypen durch die Huftiere nicht einfach additiv verstanden werden. Erhalten die Tiere beim Fressen eines Vegetationstyps zu wenig von einem Nährstoff, versuchen sie, diesen Mangel in einem anderen Vegetationstyp zu kompensieren (BELOVSKY, 1981; TIXIER *et al.*, 1997).

Durch forstliche Eingriffe können frühe Sukzessionsstadien initiiert werden, die den Huftieren reichhaltiges Futter anbieten (KIRCHHOFF *et al.*, 1983). In den Gebirgswäldern sollten deshalb genügend grosse Öffnungen geschaffen werden, in denen sich einerseits Bäume verjüngen können, die andererseits dem Wild aber auch genügend alternative Äsung anbieten, damit nicht die gesamte Baumverjüngung gefressen wird. Natürlich müssen die Öffnungen so angelegt werden, dass sie nicht die Schutzfunktion der Wälder gefährden.

## Verjüngungsprobleme im Gebirgswald

Von einem generellen Verjüngungsproblem in den Gebirgswäldern zu sprechen, ist ökologisch und ökonomisch unrealistisch. Es kann und muss nicht jederzeit und überall im gleichen Mass Verjüngung vorkommen. Gerade im Gebirge brauchen nicht an alle Bestände die gleichen forstökonomischen Grundsätze angelegt zu werden, da hier die Holzproduktion meist nicht von primärer Bedeutung ist. Da die wichtigste Funktion vieler Bestände der Schutz von menschlichen Einrichtungen ist, kann und soll zwischen Beständen unterschieden werden, in denen die Huftiere einen spürbaren Einfluss auf die Bestandesstruktur haben dürfen, und solchen, in denen ein solcher Einfluss weniger erwünscht und mit den waldbaulichen Zielen nicht vereinbar ist. Eine wichtige Frage ist, in welchen zeitlichen Abständen wie viel Verjüngung notwendig ist, um Waldstrukturen zu erhalten, welche die gewünschten Funktionen erfüllen. Sogar in sehr stark beweideten und verbissenen Wäldern hat es immer wieder Perioden gegeben, während denen der Verbissdruck so stark reduziert war, dass sich zahlreiche Verjüngung einstellte (PETERKEN und TUBBS, 1965). Je nach Funktion und Struktur eines Bestandes können solche Episoden selten sein (zum Teil kommen sie in Abständen von mehreren Jahrzehnten vor), aber trotzdem noch genügen, um den Wald langfristig zu erhalten.

## Waldbauliche Massnahmen zur Verhinderung von Wildschäden

Bei der Bewirtschaftung von Wäldern ergibt sich oft das Problem, dass eine Vielzahl forstlicher und gesellschaftlicher Leistungen am gleichen Ort und oft auch gleichzeitig erbracht werden sollten. An kleine Räume werden vielfältige Ansprü-

che gestellt, oder über grössere Räume wird ein kleinräumiges Mosaik aus unterschiedlichsten Ansprüchen gelegt. Da Huftiere sich grossräumig bewegen, muss eine wirkungsvolle Bewirtschaftung auch grossräumig auf der Landschaftsebene erfolgen. Bei kleinräumigen Strukturen und Ansprüchen führt eine solche Bewirtschaftung fast zwangsläufig zu Konflikten. Liegen auf der forstlichen Seite grossräumig strukturierte Besitzverhältnisse vor, lassen sich leichter Lösungen finden. Dann können zum Beispiel zur Einleitung von Verjüngung grosszügig offene Flächen geschaffen werden. Damit wird einerseits das Kleinklima für die jungen Bäume günstig verändert, andererseits werden aber auch durch das grosse Angebot von Jungbäumen die Huftiere übersättigt, so dass auch bei starkem Verbiss immer noch genügend Bäume für die Regeneration des Bestandes übrig bleiben. Die Einzelbaumregeneration in Wäldern, die wegen der Besitzstrukturen kleinräumig genutzt und damit auch kleinräumig verjüngt werden, ist viel anfälliger auf Huftiereinwirkungen und lässt sich oft nicht einmal durch aufwendige Schutzmassnahmen sicherstellen. Im Zusammenhang mit naturnahen Bewirtschaftungsmethoden wäre es interessant zu untersuchen, wie wichtig die Einzelbaumerneuerung für die Regeneration von Bergwäldern ist, die durch Menschen wenig beeinflusst werden. Vielleicht wird unter «natürlichen» Bedingungen der überwiegende Teil der Regeneration der Bestände durch grössere oder kleinere Störungen eingeleitet. Hinweise darauf können die momentanen Entwicklungen in den ehemaligen Vivian-Sturmschadenflächen geben (SCHÖNENBERGER und LÄSSIG, 1995). In den grossflächigeren Windwürfen hat sich vielerorts üppige natürliche Verjüngung eingestellt. Auch Vogelbeere und Bergahorn lassen sich jetzt in grösserer Zahl in Stadien beobachten, in welchen sie heute, zehn Jahre nach dem Sturm, schon nicht mehr durch Verbiss gefährdet sind, und dies in Gebieten, in denen sie vor dem Sturm praktisch vollständig verbissen wurden. Hier kam es offensichtlich zu einer Übersättigung der Huftiere durch das grosse Angebot an jungen Bäumen.

Lösungen für viele Verjüngungsprobleme im Bergwald könnte eine Art «Integrated Management» bieten (PUTMAN, 1996). Reduktion der Huftierpopulationen ist nicht das einzige Mittel. Sie muss immer auch mit anderen Massnahmen kombiniert sein. In vielen Beständen könnte durch gezielte forstliche Eingriffe das Futterangebot für die Huftiere so verbessert werden, dass die forstlichen Ziele auch mit den gegenwärtigen Huftierdichten noch erreicht werden können. Auf Schäden besonders anfällige Gebiete könnten aber für die Huftiere auch weniger attraktiv gemacht werden (z. B. mit gezielten Störungen). Auch Raubtiere könnten durch ihre Anwesenheit die Attraktivität besonders empfindlicher Bereiche senken (z. B. von Jungpflanzenbeständen). Raubtiere reagieren auf erhöhte Beutekonzentrationen durch verstärkte Jagd (FORBES und THEBERGE, 1996) und reduzieren damit die Beutedichte lokal (JEDRZEJEWSKI *et al.*, 1992). Zusätzlich verstärken Raubtiere ihre Jagdanstrengungen an Orten, an denen sie erfolgreich jagten. Raubtiere vergrössern damit die räumliche Heterogenität in der Dichte ihrer Beutepopulationen, was wiederum die räumliche Heterogenität der Vegetation erhöht.

Wahrscheinlich muss sich die Bevölkerung und die forstliche Praxis in Zukunft daran gewöhnen, dass besonders im Gebirge ein Teil der Wälder nicht mehr dem gewohnten traditionellen Waldbild entsprechen wird. Ein ständig mehr oder weniger geschlossener Wald lässt sich nicht mit dem Anspruch an kontinuierlich vorhandene Verjüngung vereinbaren. Auch eine aufwendige Pflege wird sich nur noch in Beständen mit besonderer Schutzfunktion rechtfertigen lassen. In den übrigen Gebirgswäldern wird ein beträchtliches Mass an natürlicher Dynamik zugelassen werden müssen. Grossflächigere und damit sichtbare Zusammenbrüche gleichförmiger Wälder

werden schon auf Grund der heutigen Bestandesstrukturen (WSL, 1999a) zunehmen. Offene Flächen mit relativ wenigen grossen Bäumen und allenfalls mit Jungwuchs werden vermehrt zum Landschaftsbild gehören. In den letzten Jahren konnten bereits – gefördert durch die wirtschaftlichen Rahmenbedingungen – gewisse Erfahrungen mit Naturereignissen (z. B. Sturm und Borkenkäfer) gesammelt werden. Will die Gesellschaft die neuen Landschaftsbilder nicht akzeptieren (HUNZIKER, 1994), muss sie bereit sein, für gezielte Eingriffe sehr viel mehr zu bezahlen als sie das heute tut.

## Der Traum von einer einfachen Methode für eine aussagekräftige Verjüngungsaufnahme

Die heutigen Grundlagen zur Ermittlung der Verjüngungssituation in der Schweiz und zur Taxierung der Wildschäden lieferten vor allem die Arbeiten von Eiberle und Mitarbeitern (z. B. EIBERLE und NIGG, 1983; EIBERLE und NIGG, 1987; EIBERLE und NIGG, 1988). Die aus diesen Arbeiten resultierenden Grenzwerte für tragbare oder untragbare Verbissbelastungen basieren jedoch auf statischen und stark vereinfachten Modellen. Aus der Verbissbelastung wird auf die daraus resultierende Mortalität geschlossen, und daraus auf den Einfluss der Huftiere auf den Wald. Die Autoren argumentieren, dass die Beziehung zwischen Verbissbelastung und Mortalität für sämtliche Baumarten ähnlich sei (EIBERLE und NIGG, 1987). Wenn aber zu diesen Baumarten sowohl die Tanne als auch der Bergahorn gehören sollen, muss diese Aussage angezweifelt werden. Während verschiedene Ahorn-Arten über längere Zeiträume sehr starken Verbiss aushalten können (z. B. KREFTING *et al.*, 1966), nimmt bei Tannen die Sterblichkeit schon nach mehrmaligem Verbiss rasch zu. Nach verschiedenen Autoren (z. B. EIBERLE und NIGG, 1987) soll im Bergwald jeder durch Huftiereinflüsse resultierende Ausfall von Jungbäumen einen Schaden darstellen. Diese Autoren argumentieren, dass im Bergwald die Mortalität durch andere Ursachen schon derart hoch sei, dass nicht noch zusätzliche Bäume durch Verbiss ausfallen dürften. Aus biologischer Sicht ist aber klar, dass die durch Huftiere bedingten Ausfälle im System Bergwald genauso ihren Platz haben wie die durch andere Umweltfaktoren verursachten Ausfälle. Ein weiteres Problem dieser «Grenzwerte» ist, dass sie ohne Berücksichtigung der räumlichen Verteilung der Verjüngung oder der Dichte ermittelt wurden. Sie entbehren somit wichtigster populationsbiologischer Grundlagen. So ist es für einen Bestand von Bedeutung, ob von einer grossen oder von einer kleinen Zahl von Jungbäumen dreissig Prozent ausfallen.

Eine Verbissaufnahme ist aber auf jeden Fall eine Momentaufnahme. Die Qualität von Momentaufnahmen könnte schon entscheidend verbessert werden, wenn nicht einfach nur die Verjüngung in regelmässigen Stichprobennetzen aufgenommen würde, sondern die Untersuchungsflächen nach kleinstandörtlichen Kriterien stratifiziert würden. So könnte zum Beispiel nach Exposition, nach Waldgesellschaften oder nach Bestandesstruktur unterschieden werden und die Verjüngungssituation innerhalb solcher einzelner Straten aufgenommen werden. Damit könnten sowohl die Einflüsse der kleinstandörtlichen Variation auf die Verjüngung als auch die Wildeinflüsse geschätzt werden. Die zeitliche Variation als zusätzliche wichtige Komponente kann aber nur schwierig kontrolliert werden. Meist ist nicht bekannt, über welche Zeiträume und in welchem Umfang die Verjüngung variiert. Allgemein wird aber davon ausgegangen, dass die tragbaren Verbissraten zeitlich nicht variieren.

Die Verjüngung wurde nur selten über längere Zeiträume erhoben. Im besten Fall wurde in einem Gebiet die Verjüngung zwei- oder mehrmals erhoben und die verschiedenen Erhebungen miteinander verglichen. Solche Aufnahmen werden sich mit grosser Wahrscheinlichkeit unterscheiden. Für diese Unterschiede werden bestimmte Einflüsse verantwortlich gemacht. Wie wir aber vorher gesehen haben, kann eine Vielzahl von Einflüssen für das Vorhandensein (und den «Umfang») oder für die Abwesenheit von Verjüngung verantwortlich sein. Oft werden aber schon aus einmaligen Aufnahmen langfristige, komplexe Aussagen zum Beispiel zur Entwicklungsdynamik von Beständen abgeleitet.

Um die Folgen der durch Huftiere verursachten Verluste von jungen Bäumen auf die Entwicklung des Bestandes abschätzen zu können, müsste bekannt sein, wie sich die Ausfälle in bestimmten Stadien auf die Weiterentwicklung dieser Kohorte und schliesslich auf die Bestandesentwicklung auswirken. Eine wichtige Frage ist auch, wie sich die durch Huftiere verursachten Ausfälle auf die weiteren Todesursachen wie pathogene Pilze auswirken, und ob Ziele des Waldbaus durch die Mortalität, die durch Verbiss verursacht wurde, gefährdet sind oder nicht. Damit liesse sich eine höchstens «zulässige» Verbissintensität, in Abhängigkeit vom Verjüngungsangebot, angeben.

Im Moment sind aber die Zusammenhänge zwischen den Resultaten der Verbissaufnahmen und den Aussagen zur Waldverjüngung noch ziemlich unklar. Die Grenzwerte der «Eiberle-Methode» für Tragbarkeit von Wildverbiss genügen nicht für Prognosen. Es wird zwar immer wieder betont, dass es schwierig sei, «Soll-Werte» für ausreichende Verjüngung zu ermitteln, und dass dies in einer ausreichenden räumlichen Auflösung sogar unmöglich sei (REIMOSER *et al.*, 1997). Dieses Argument wird dann aber gleich wieder vergessen, und die vorgeschlagenen Soll-Werte werden als feste Grössen behandelt.

Angesichts der Komplexität der Verjüngungsprozesse kann es wahrscheinlich keine einfachen Methoden geben, um mit relativ geringem Aufwand ausreichende Resultate für Prognosen zur Weiterentwicklung der Waldverjüngung zu erhalten.

## Jagd: Aufgabe, Bedeutung, Möglichkeiten

Die Aufgaben und die Bedeutung der Jagd haben sich in den letzten Jahrzehnten tiefgreifend verändert. Während es in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts vor allem darum ging, ein Anwachsen der Huftierpopulationen und deren Ausbreitung zu gewährleisten, sollte in den letzten Jahrzehnten die Jagd ein weiteres Anwachsen verhindern oder die Bestände sogar senken. Dazu wurden und werden die jährlichen Jagdbestimmungen der einzelnen Kantone vermehrt anhand von Bestandes- und Wildschadenerhebungen festgelegt.

Heute scheint es, dass besonders durch die Nachjagd in Gebirgsregionen die Huftierpopulationen auf einem Niveau gehalten werden können, auf dem es nicht mehr zu den winterlichen Massensterben wie in den siebziger Jahren kommt. Durch ordentliche Jagd und Nachjagd werden Änderungen der Populationsgrössen sowohl nach oben wie auch nach unten stark eingeschränkt. Mit Winterfütterungen wird vielerorts auch heute noch versucht, winterliches Sterben möglichst zu verhindern. Strenge Winter mit anhaltend hohen Schneedecken werden von der Jägerschaft immer noch als eigentliche Katastrophen wahrgenommen, wie die Erfahrungen im Februar 1999 zeigten. Sofort wurden Befürchtungen von nachhaltigen Bestandeszusammenbrüchen bis hin zu lokalem Aussterben gewisser Huftierarten laut. Erfahrungen

aus Ökosystemen, die von Menschen wenig beeinflusst sind, zeigen aber, dass es sich bei den Wintersterben um natürliche Phänomene handelt, von denen sich die Huftierpopulationen meist innert weniger Jahre wieder erholt haben (JEDRZEJEWSKI *et al.*, 1992)

Der Bedeutungswandel der Jagd führte für viele Jäger zu einem Dilemma. Während sie früher Jungtiere und Weibchen schützen mussten, sollten nun genau diese Gruppen bevorzugt bejagt werden. Der Wunsch nach schönen Trophäen sowie gewisse tradierte Rituale dürften aber auch noch ihren Teil zu diesem Dilemma beigetragen haben.

Im Vergleich zur früheren Jagd auf die männlichen Tiere ist es heute sicher ein Fortschritt, wenn die verschiedenen Alters- und Geschlechterklassen abgeschöpft werden. Im Wesentlichen werden aber auch heute immer noch einzelne Arten bejagt. Das heisst, die Jagdplanung wird für die einzelnen Arten vorgenommen. Verschiedene Arten können jedoch sehr unterschiedlich auf Bejagung reagieren. Während bei den Rothirschen verstärkter Jagddruck eine Abnahme der Populationsdichten bewirkte (z.B. LATHAM *et al.*, 1997), reagierten Rehe auf verstärkte Bejagung der weiblichen Tiere im folgenden Jahr mit einer Zunahme der Anzahl Kitze pro Weibchen (z.B. RIEDER und KRÄMER, 1999). Die Jagd auf eine Art kann sich auch auf die Populationsentwicklung einer anderen Art auswirken. In der Jagdplanung sollten deshalb verstärkt die Beziehungen zwischen den Arten berücksichtigt werden. In Gebieten mit mehreren Huftierarten sollte aber in Zukunft ein ökosystemarerer Ansatz angestrebt werden. Schliesslich sollten Artengemeinschaften und Artenvielfalt bewirtschaftet und gefördert werden.

Damit Huftierpopulationen auf Landschaftsebene bewirtschaftet werden können, muss es zu Kooperationen und Koordination zwischen Kantonen kommen, vor allem da, wo die Kantongrenzen nicht entlang natürlicher Grenzlinien wie grösserer Gewässer und Gebirgskämmen verlaufen. Unterschiedliche Jagdsysteme (Revier- und Patentjagd) dürfen dabei kein Hindernis sein.

## Ansprüche an die forstliche und biologische Forschung

Für die Forschung muss klar zwischen dem Suchen nach Antworten auf Fragen und Probleme, also nach Wissensgewinn, und dem Anwenden von vorhandenen Methoden unterschieden werden. Das Anwenden von Methoden (zum Sammeln wie auch zum Auswerten von Daten) ist eher eine Sache der Praxis und des «Managements». Oft sind diese Anwendungen mit einem grossen Aufwand verbunden. Wenn die Praxis dadurch personell und finanziell überfordert ist, sollte sie versuchen, diese ökonomischen oder logistischen Probleme zu lösen und nicht als erste Reaktion neue Forschung zu fordern. Erst wenn klare Wissenslücken erkannt und formuliert sind, kann und soll die Forschung angegangen werden.

Komplexe Fragenkreise können mit einer grösseren Zahl von überblickbaren Untersuchungen und Experimenten angegangen werden. Beobachtungen und Aufnahmen können Hinweise auf gewisse Zusammenhänge und Mechanismen liefern, welche zu neuen, eindeutigen Hypothesen führen, die in Experimenten getestet werden können. Es gibt (wahrscheinlich) kein Experiment, welches umfassend das «Ökosystem Wald» untersucht. Besonders im forstlichen Bereich sind schon viele mit grossem Enthusiasmus begonnene Projekte gescheitert, weil sie umfangreiche Fragenkomplexe «ganzheitlich» angehen wollten, und schliesslich eine Interpretation und vor allem eine Verallgemeinerung der komplexen Resultate unmöglich wurde.

Die Untersuchungen und Experimente innerhalb eines Fragenkreises müssen inhaltlich und methodisch koordiniert werden, so dass aus dieser Kombination mehr Erkenntnisse gewonnen werden können als aus der Summe der Einzeluntersuchungen. Damit bietet sich für eine umfassende Bearbeitung des Systems Wild-Wald-Kulturlandschaft ein koordiniertes Forschungsprogramm geradezu an, wie es im Frühling 1999 an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft ausgeschrieben wurde (WSL, 1999b).

## Zusammenfassung

Nachdem in den vergangenen Jahrhunderten die Gebirgswälder der Schweiz durch Raubbau beeinträchtigt und das Wild fast vollständig ausgerottet wurde, führten seit Ende des 19. Jahrhunderts effiziente Forst- und Jagdgesetze zu einer weitgehenden Regeneration der Wälder und zu einem raschen Anstieg der Huftierpopulationen. Als Folge wurden die Einflüsse der Huftiere auf die Vegetation sichtbar.

Die Regeneration der Waldbäume wird aber nicht nur durch die Huftiere, sondern durch eine Vielzahl physikalischer Standortfaktoren und biotischer Einflüsse bestimmt. Da diese Einflüsse und ihre Interaktionen stark variieren, ist die vorhandene Verjüngung weder räumlich noch zeitlich konstant. Die meisten der heute angewandten Methoden für Verjüngungsaufnahmen gehen aber von konstanten Verhältnissen aus. Anhand dieser Grundlagen kann weder die Verjüngungsproblematik in Gebirgswäldern noch die Rolle, welche die Huftiere darin spielen, ausreichend beurteilt werden. Wie sich diese Variation langfristig auf die Waldentwicklung und damit auf die Waldfunktionen auswirkt, ist ebenfalls weitgehend unbekannt. Während die Gesellschaft vielfältige, meist kleinräumig strukturierte Ansprüche an den Gebirgswald stellt, nutzen die Huftiere ihre Lebensräume grossräumig. Dies führt häufig zu Konflikten. Lösungen müssen diese unterschiedlichen Massstäbe beinhalten.

Wo das Wissen zur Lösung dieser komplexen Probleme fehlt, muss die Forschung vorhandenes Wissen der Praxis zugänglich machen sowie in koordinierten Untersuchungen und Experimenten fehlendes Wissen erarbeiten.

## Résumé

### Les ongulés et la régénération de la forêt de montagne: une histoire faite de plusieurs variables et encore plus d'interactions

Après la surexploitation des forêts de montagnes suisses connue au cours des siècles précédents et la disparition quasi totale de la faune sauvage, d'efficaces lois sur la forêt et la chasse ont conduit, au cours du 20<sup>e</sup> siècle, à une large régénération des forêts et à une rapide reconstitution des populations d'ongulés. En conséquence, ces derniers ont exercé un impact notable sur la végétation.

Toutefois, la régénération des arbres forestiers n'est pas seulement déterminée par l'action des ongulés mais aussi par un grand nombre de facteurs stationnels, d'ordres physique et biotique. Comme ces influences et leurs interactions varient fortement, la régénération n'est jamais constante, pas plus à l'échelle spatiale que temporelle. Or la plupart des méthodes appliquées aujourd'hui dans le suivi des régénérations présupposent l'existence de conditions constantes. Dès lors, ni les problèmes liés à la régénération des arbres forestiers en mon-

tagne ni le rôle des ongulés ne peuvent être appréciés à leur juste valeur. On ne sait pas non plus comment ces variations se répercutent à long terme sur le développement de la forêt et sur ses fonctions. Alors que la société impose aux forêts de montagne de multiples exigences qui varient, au gré des besoins, sur des espaces réduits, les ongulés, eux, utilisent leur habitat sur un vaste espace. D'où la survenance de fréquents conflits. Les solutions proposées pour les résoudre doivent donc prendre en compte ces différences à l'échelle spatiale.

Lorsque ces problèmes complexes ne peuvent être résolus par manque de savoir, les chercheurs doivent faire connaître aux praticiens ce qu'ils savent déjà et parfaire leurs connaissances par la voie d'études coordonnées et d'expérimentations.

Traduction: MONIQUE DOUSSE

## Summary

### Ungulates and Tree Regeneration in Mountain Forests: an Issue with many Variables and even more Interactions

After excessive cutting in Swiss mountain forests and extirpation of most of the wildlife during the past centuries, efficient forestry and hunting laws allowed a wide regeneration of the forests and a rapid increase of ungulate populations in the present century. As a consequence, the impacts of ungulates on the vegetation became obvious. Regeneration of forest trees, however, is influenced not only by ungulates, but by a number of physical site factors and biotic impacts. As these impacts and their interactions vary extensively, regeneration is neither spatially nor temporally constant. Most of the presently used tree-regeneration methods, however, assume constant conditions, which renders a proper evaluation of tree regeneration in mountain forests and the role of ungulates impossible. Furthermore, the effect of this variation on forest development and forest functions is unknown with regard to the long term. While society requires a multipurpose mountain forest, structured at a small scale, wild ungulates use their habitat at a larger scale. This often leads to conflicts. Consequently, solutions including different scales are necessary. A lack of knowledge will, therefore, have to be met by research making data available to the practice as well as through coordinated investigations and experiments.

## Literaturverzeichnis

- ADAMS, S.N. (1975): Sheep and cattle grazing in forests: a review. *J. Appl. Ecol.* 12: 143–152.
- BELOVSKY, G.E. (1981): Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020–1030.
- BRADSHAW, R.; MITCHELL, F.J.G. (1999): The paleoecological approach to reconstructing former grazing-vegetation interactions. *For. Ecol. Manage.* 120: 3–12.
- BRÄNDLI, U.-B. (1995): Zur Verjüngungs- und Wildschadensituation im Gebirgswald der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstwes.* 146: 355–378.
- BRANG, P. (1996): Ansamungsgunst und Verteilung der Direktstrahlung in schlitzförmigen Bestandesöffnungen zwischenalpiner Fichtenwälder. *Schweiz. Z. Forstwes.* 147: 761–784.
- BRANG, P. (1998): Early seed establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Can. J. Forest Res.* 28: 626–639.
- BREITENMÖSER, U. (1998): Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83: 279–289.
- BUCHLI, C. (1979): Zur Populationsdynamik, Kondition und Konstitution des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im und um den Schweizerischen Nationalpark. Dissertation Universität Zürich.
- CAIRNS, A.L.; TELFER, E.S. (1980): Habitat use by 4 sympatric ungulates in boreal mixedwood forest. *J. Wildl. Manage.* 44: 849–857.

- DALE, V.H.; LUGO, A.E.; MACMAHON, J.A.; PICKETT, S.T.A. (1998): Ecosystem management in the context of large, infrequent disturbances. *Ecosystems* 1: 546–557.
- DANILKIN, A. (1996): Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. Chapman & Hall, London.
- DAVIDSON, D.W. (1993): The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23–35.
- DE JONG, C.B.; GILL, R. M.A.; VAN WIEREN, S.E.; BURLTON, F.W.E. (1995): Diet selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Kielder Forest in relation to plant cover. *For. Ecol. Manage.* 79: 91–97.
- DZIECIOLOWSKI, R.; BABINSKA-WERKA, J.; WASILEWSKI, M.; GOSSCZYNSKI, J. (1996): Physical condition of red deer in a high density population. *Acta Theriologica* 41: 93–105.
- EDENIUS, L.; DANELL, K.; BERGSTRÖM, R. (1993): Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66: 286–292.
- EIBERLE, K., NIGG, H. (1983): Über die Folgen des Wildeinflusses an Fichte und Weisstanne in montaner Lage. *Schweiz. Z. Forstwes.* 134: 361–372.
- EIBERLE, K.; NIGG, H. (1987): Grundlagen zur Beurteilung der Verbissbelastung im Gebirgswald. *Schweiz. Z. Forstwes.* 138: 747–785.
- EIBERLE, K.; NIGG, H. (1988): Zur Gefährdung des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*) durch den Wildverbiss im Gebirgswald. *Ber. St. Gallische Naturwiss. Ges.* 83: 69–90.
- FENNER, M. (1991): Irregular seed crops in forest trees. *Quarterly Journal of Forestry* 85: 166–172.
- FESTA-BIANCHET, M.; JORGENSEN, J. T.; BÉRUBÉ, C. H.; PORTIER, C.; WISHART, W.D. (1997): Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75: 1372–1379.
- FORBES, G. J.; THEBERGE, J. B. (1996): Responses by wolves to prey variation in central Ontario. *Can. J. Zool.* 74: 1511–1520.
- GILL, R.M.A. (1992a): A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65: 145–169.
- GILL, R.M.A. (1992b): A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Small mammals. *Forestry* 65: 281–308.
- GORDON, I.J. (1988): Facilitation of red deer grazing by cattle and its impact on red deer performance. *J. Appl. Ecol.* 25: 1–10.
- GURNELL, J. (1993): Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry Oxford* 66: 291–315.
- HARPER, J.L. (1977): Population ecology of plants. Academic Press, London.
- HAUKIOJA, E.; RUOHOMÄKI, K.; SENN, J.; SUOMELA, J.; WALLS, M. (1990): Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree. *Oecologia* 82: 238–247.
- HOBBS, N.T. (1996): Modification of ecosystems by ungulates. *J. Wildl. Manage.* 60: 695–713.
- HUNZIKER, M. (1994): Wiederbewaldung von Brachflächen – ein Verlust für das Landschaftserlebnis? *Cratschla* 2/1: 34–39.
- IDA, H.; NAKAGOSHI, N. (1996): Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate Sasa grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecological Research* 11: 97–103.
- JEDRZEJEWSKI, W.; JEDRZEJEWSKA, B.; OKARMA, H.; RUPRECHT, A.L. (1992): Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National park, Poland. *Oecologia* 90: 27–36.
- JOHNSON, A.S.; HALE, P.E.; FORD, W.M.; WENTWORTH, J.M.; FRENCH, J.R.; ANDERSON, O.F.; PULLEN, G.B. (1995): White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstorey type and management of southern Appalachian forests. *Am. Midl. Nat.* 133: 18–35.
- KIRCHHOFF, M.D.; SCHOEN, J.W.; WALLMO, O.C. (1983): Black-tailed deer use in relation to forest clear-cut edges in southeastern Alaska. *J. Wildl. Manage.* 47: 497–501.
- KOHN, M.H.; YORK, E.C.; KAMRADT, D.A.; HAUGHT, G.; SAUVAJOT, R.M.; WAYNE, R. K. (1998): Estimating population size by genotyping faeces. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 657–663.
- KREFTING, L.W.; STENLUND, M.H.; SEEMEL, R.K. (1966): Effects of simulated and natural deer browsing on mountain maple. *J. Wildl. Manage.* 30: 481–488.
- KUHN, N.; AMIET, R. (1988): Inventar der Auengebiete von nationaler Bedeutung, EDI, Bern.
- KURT, F. (1991): Das Reh in der Kulturlandschaft. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- LANDOLT, E. (1862): Bericht an den hohen schweizerischen Bundesrath über die Untersuchung der schweizerischen Hochgebirgswaldungen, vorgenommen in den Jahren 1858, 1859 und 1860. Bern.
- LÄSSIG, R.; EGLI, S.; ODERMATT, O.; SCHÖNENBERGER, W.; STÖCKLI, B.; WOHLGEMUTH, T. (1995): Beginn der Wiederbewaldung auf Windwurfllächen. *Schweiz. Z. Forstwes.* 146: 893–911.
- LATHAM, J. (1999): Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest Ecol. Manage.* 120: 13–21.
- LATHAM, J.; STAINES, B.W.; GORMAN, M.L. (1997): Correlations of red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer densities in Scottish forests with environmental variables. *J. Zool., Lond.* 242: 681–704.
- LISS, B.M. (1988): Der Einfluss von Weidevieh und Wild auf die natürliche und künstliche Verjüngung im Bergmischwald der ostbayerischen Alpen. *Forstw. Cbl.* 107: 14–25.
- LOISON, A.; LANGVATN, R. (1998): Short-and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116: 489–500.
- MASTERS, R.E.; LOCHMILLER, R.L.; ENGLE, D.M. (1993): Effects of timber harvest and prescribed fire on white-tailed deer foreage production. *Wildl. Soc. Bull.* 21: 401–411.
- MCNAUGHTON, S.J. (1979): Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691–703.
- MCSHEA, J.; UNDERWOOD, W.J.; RAPPOLE, J.H. (Eds.) (1997): The science of overabundance. Deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MITCHELL, B.; CRISP, J.M. (1981): Some properties of red deer (*Cervus elaphus*) at exceptionally high population-density in Scotland. *J. Zoology, London* 193: 157–169.
- ODERMATT, O. (1996): Zur Bewertung von Wildverbiss. *Schweiz. Z. Forstwes.* 147: 177–199.
- OKARMA, H.; JEDRZEJEWSKA, B.; JEDRZEJEWSKI, W.; KRASINSKI, Z.A.; MILKOWSKI, L. (1995): The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 40: 197–217.
- OSWALD, B.P.; NEUENSCHWANDER, L.F. (1993): Microsite variability and safe site description for western larch germination and establishment. *Bull. Torr. Bot. Club* 120: 148–156.
- PETERKEN, G.F.; TUBBS, C.R. (1965): Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. *J. Appl. Ecol.* 2: 159–170.
- PETERSON, C.J.; PICKETT, S.T.A. (1990): Microsite and elevational influences on early regeneration after catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.* 1: 657–662.
- PIMM, S.L. (1991): The balance of nature? The University of Chicago Press, Chicago.
- PUTMAN, R.J.; LANGBEIN, J.; HEWISON, A.J.M.; SHARMA, S.K. (1996): Relative role of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Rev.* 16: 81–101.
- PUTMAN, R.J. (1996): Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman & Hall, London.
- REIMOSER, F.; ODERMATT, O.; ROTH, R.; SUCHANT, R. (1997): Die Beurteilung von Wildverbiss durch SOLL-IST-Vergleich. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 168: 214–227.
- RIEDER, M.; KRÄMER, A. (1999): Strategie Wald und Wild im Kanton Thurgau. *Schweiz. Z. Forstwes.* 150: 257–264.
- SCHMIDT, P. (1976): Das Wild der Schweiz. Hallwag, Bern
- SCHÖNENBERGER, W.; LÄSSIG, R. (Koordinatoren) (1995): Entwicklung von Windwurfllächen in der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstwes.* 146: 853–928.
- SENN, J.; HAUUKIOJA, E. (1994): Reaction of the mountain birch to bud removal: effects of severity and timing, and implications for herbivores. *Functional Ecology* 8: 494–501.
- SENN, J. (1999): Tree mortality caused by *Gremmeniella abietina* in a subalpine afforestation in the central Alps and its relationship with duration of snow cover. *Eur. J. For. Path.* 29: 65–74.
- SZMIDT, A. (1975): Food preferences of roe deer in relation to principal species of forest trees and shrubs. *Acta Theriologica* 20: 255–266.
- TIXIER, H.; DUNCAN, P.; SCEHOVIC, J.; YANI, A.; GLEIZES, M.; LILA, M. (1997): Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *J. Zool., Lond.* 242: 229–245.
- VINCENT, P.J.; HEWISON, A.J.M.; ANGI BULT, J.M.; CARGNULETTI, B. (1996): Testing density estimators on a fallow deer population of known size. *J. Wildl. Manage.* 60: 18–28.

- Wada, N., (1993). Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia* 94: 403–407.
- Waller, D.M. (1993): How does mast-fruiting get started? *Trends Evolut. Ecol.* 8: 122–123.
- Wilson, W.L.; Day, K.R.; Hart, E.A. (1996): Predicting the extent of damage to conifer seedlings by the pine weevil (*Hylobius abietis* L.): a preliminary risk model by multiple logistic regression. *New Forests* 12: 203–222.
- WSL (1999a): Schweizerisches Landesforstinventar: Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993-1995. Verlag Paul Haupt, Bern.
- WSL (1999b): WSL-Forschungsprogramm Wald-Wild-Kulturlandschaft. Internet: <http://www.wsl.ch/programme/wild.ehtml> sowie *Schweiz. Z. Forstwes.* 150 (1999) 5: 199–200.

#### Dank

Für die Durchsicht des Manuskriptes und die hilfreichen Kommentare möchte ich Sinikka Hanhimäki, Karin Hindenlang, Martin Schütz und Werner Suter ganz herzlich danken, ebenso Monique Dousse für die französische Übersetzung der Zusammenfassung.

#### Verfasser:

Dr. JOSEF SENN, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Abteilung Biodiversität, 8903 Birmensdorf.