

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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 170 (2019)

Heft: 3

Artikel: Abschätzung des Einflusses von Verbiss durch wildlebende Huftiere auf die Baumverjüngung

Autor: Kupferschmid, Andrea D. / Brang, Peter / Bugmann, Harald

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097335>

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>

Abschätzung des Einflusses von Verbiss durch wildlebende Huftiere auf die Baumverjüngung

Andrea D. Kupferschmid Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Peter Brang Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Harald Bugmann Waldökologie, Institut für terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)

Abschätzung des Einflusses von Verbiss durch wildlebende Huftiere auf die Baumverjüngung

Das Verbissprozent als relative Anzahl verbissener Endtriebe ist eine objektiv messbare und reproduzierbare Grösse, die wiedergibt, wie häufig die Baumverjüngung durch wildlebende Huftiere verbissen wird. Sie sagt aber wenig über die langfristigen Auswirkungen des Verbisses auf die Baumverjüngung aus. Damit dieser Einfluss abgeschätzt werden kann, sind nebst dem Verbissprozent Informationen zu den folgenden vier Faktoren nötig: zur Dichte der Baumverjüngung, zur Stärke des Endtriebverbisses, zum Höhenzuwachs der betroffenen Baumverjüngung (und damit zur Durchwuchszeit und zum verbissbedingten Höhenzuwachsverlust) sowie zur durch wildlebende Huftiere bedingten Mortalität der jungen Bäume. Mindestens die ersten drei Faktoren lassen sich leicht erfassen und sollten deshalb in Zukunft Eingang in Verbissinventuren finden.

Keywords: ungulate browsing, herbivory, tree regeneration, growth rate
doi: 10.3188/szf.2019.0125

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail andrea.kupferschmid@wsl.ch

Wildlebende Huftiere wie Reh (*Capreolus capreolus* L.), Rothirsch (*Cervus elaphus* L.) und Gämse (*Rupicapra rupicapra* L.) sind auf pflanzliche Nahrung angewiesen. Blätter, Triebe und Rinde von Bäumchen sind Teil ihrer normalen Nahrung (Cornelis et al 1999, Tixier et al 1997). Der Verbiss von Endtrieben (auch Terminal-, Gipfel- oder Leittriebverbiss genannt) kann bei den Bäumchen einen Höhenverlust und je nach Situation auch einen Zuwachsverlust oder sogar eine erhöhte Mortalität bewirken (Gill 1992). Huftiere wählen dabei selektiv einzelne Baumarten und sogar einzelne Individuen aus (Kupferschmid & Brang 2010). Nicht alle Baumarten vermögen gleich schnell und effektiv auf Verbiss zu reagieren (vgl. Review in Kupferschmid 2017). Weisstannen aus Hochlagenprovenienzen reagierten zum Beispiel zeitlich verzögert auf Tribschnitt (simulierter Verbiss), die Fichte hingegen nicht (Kupferschmid & Heiri 2019). Wildlebende Huftiere beeinflussen deshalb das Wachstum der Baumverjüngung je nach Baumart unterschiedlich, was deren relative Häufigkeit und damit deren Etablierungserfolg verändern kann (Krueger et al 2009). Beobachtungen, Experimente und Modellsimulationen in vielen gemässigten und borealen Wäldern

haben gezeigt, dass selektiver Verbiss durch wildlebende Huftiere die Entwicklung eines Waldbestandes beeinflussen und zu erheblichen Veränderungen der Zusammensetzung und der Struktur der Pflanzengemeinschaften führen kann (Gill 1992), zum Beispiel kann die Tanne ausfallen (Tremblay et al 2007). Laut der Vollzugshilfe «Biodiversität im Wald» gehört die Degradation von Ökosystemen infolge Verlusten in der Baumartenvielfalt durch Wildverbiss mittlerweile zu den Hauptherausforderungen im Gebirgswald (Imesch et al 2015).

In weiten Gebieten Europas hat die Dichte wildlebender Huftiere in den letzten Jahrzehnten stark zugenommen (Apollonio et al 2010), und mit der Wilddichte nimmt meist auch der Anteil verbissener Bäumchen (Tremblay et al 2007) und Schäden (Reimoser & Putman 2011) zu, wenn auch nicht linear. Gesamtschweizerisch sind insbesondere die Verbissprozent der bei den Huftieren beliebten Baumarten Weisstanne und Eiche in den letzten Jahren stark angestiegen (Kupferschmid et al 2015a).

Aus Verbissprozenten lässt sich der langfristige Einfluss des Verbisses auf die Waldentwicklung aber nicht direkt herleiten. Warum das so ist, wird in diesem Artikel anhand von Forschungsergebnissen

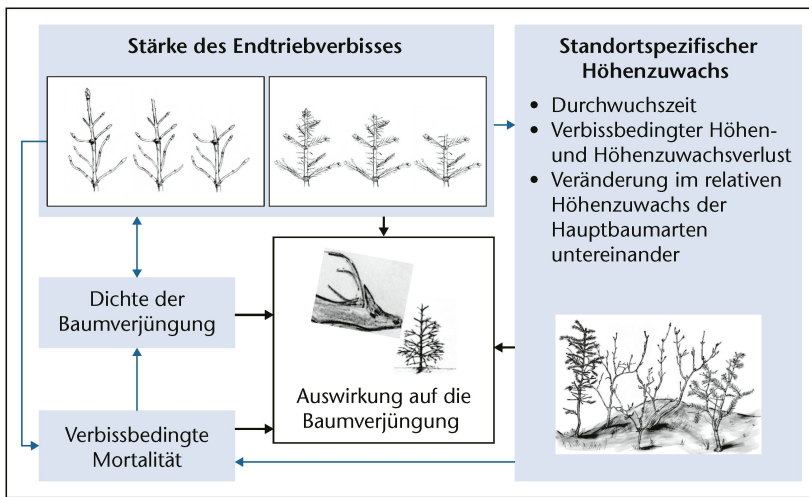


Abb 1 Faktoren, die für die Auswirkung des Verbisses auf die Baumverjüngung bestimmend sind. Zeichnungen: Andreas Schwyzer, WSL

erörtert. Weiter erklären wir, welche Faktoren den Einfluss des Verbisses auf die Baumverjüngung massgeblich bestimmen (Abbildung 1). Informationen zu diesen Faktoren sind nötig, um die Auswirkungen des Verbisses auf die Baumverjüngung abzuschätzen. Diese Faktoren sollten daher in Verbiss-Erhebungsverfahren in Zukunft berücksichtigt werden.

Verbissprozent

Wie häufig der Verbiss in einem Gebiet ist, lässt sich objektiv und gut reproduzierbar mit der Verbissintensität, einer spezifischen Form des Verbissprozents, messen (Odermatt 2018). Die Verbissintensität ist die Anzahl Bäumchen mit einem verbissenen Endtrieb im Erhebungsjahr oder im Vorjahr (am letzten abgeschlossenen Endtrieb), ausgedrückt in Prozent aller vorhandenen Bäumchen (Odermatt & Rüegg 2007). Üblicherweise wird sie baumartenspezifisch bei Bäumchen zwischen 10 und 130 cm Baumhöhe angesprochen, da hauptsächlich diese von wildlebenden Huftieren verbissen werden (Eiberle & Nigg 1987).

Die Verbissintensität kann mit verschiedenen Erhebungsverfahren bestimmt werden, wobei meistens systematisch angelegte Probeflächen verwendet werden. Erfasst wird dabei die Präsenz bzw. die Absenz des Endtriebverbisses an jungen Bäumen zum Beispiel

- in einem fixen Kreis rings um ein Probeflächenzentrum (z.B. erstes, zweites und viertes Schweizerisches Landesforstinventar [LFI; Keller 2013] oder Erhebungen von Jungwuchs und Schäden im Wald [Amt für Wald Graubünden 2005]),
- in einem je nach Verjüngungsdichte definierten Kreissektor (z.B. Indikatorflächen [Rüegg 2008], Jungwuchs- und Verbissmonitoring Österreichische Bundesforste oder Österreichisches Wildeinflussmonitoring [Reimoser et al 2014]) oder

- an den dem Probeflächenzentrum am nächsten gelegenen k Bäumchen, wobei $k = 1$ (z.B. LFI3 [Keller 2005] und LFI4 [Keller 2013]) oder $k > 1$ (z.B. Bayerische Verbissinventur [StMELF 2017] oder Eiberle & Bucher 1989) sein kann, siehe k -Baum-Probe (Kleinn et al 2009).

Statistisch sind alle Erhebungsverfahren «korrekt». Weil die Bäumchen unregelmässig im Raum verteilt sind, führen die verschiedenen Erhebungsverfahren aber zu unterschiedlichen Werten für die Verbissintensität. Besonders stark zeigt sich dies bei geklumpfter Verteilung der Bäumchen (Huber et al 2018). Dies bedeutet, dass die Resultate einzelner Erhebungsverfahren nicht direkt vergleichbar sind.

Generell eher ungeeignet sind Erhebungsverfahren, die unabhängig von der Baumart die Erhebung nach einer bestimmten Anzahl Bäumchen abbrechen oder unabhängig von Baumart und Baumhöhe nur das dem Probeflächenzentrum nächste Bäumchen betrachten (siehe auch Diskussion in Eiberle & Lanz 1989), da deren Ergebnis stark vom exakten Erhebungspunkt, von der Verteilung der Bäumchen und von der Baumartenzusammensetzung beeinflusst wird. Robustere und somit reproduzierbarere Resultate liefern die vollständige Erhebung aller Bäumchen pro Probefläche, der baumartenspezifische Abbruch der Erhebungen nach x Bäumchen (z.B. 20 je Art gemäss Eiberle & Lanz 1989) oder die Beurteilung der dem Probeflächenzentrum k nächsten Bäumchen je Baumart und Höhenklasse (wobei $k > 1$).

Da wildlebende Huftiere sich im Raum bewegen, ihre Nahrung selektiv aussuchen und verjüngungsgünstige Flächen unregelmässig verteilt sind, hängt die gemessene Verbissintensität von der räumlichen Verteilung der Probeflächen ab. Die gemessenen Werte unterscheiden sich je nachdem, ob die Probeflächen in einem systematischen Raster über den Gesamtwald (also in allen Entwicklungsstufen, Waldtypen usw.) platziert werden oder nur in Verjüngungsflächen (Reimoser et al 2014). Die Fläche, für die eine Aussage zum Verbiss gemacht werden soll – Gesamtwald, Verjüngungsflächen, Problemflächen usw. – muss deshalb bewusst gewählt und auch entsprechend kommuniziert werden.

Stärke des Endtriebverbisses

Die wildlebenden Huftiere in Mitteleuropa sind Konzentratselektierer (Reh) oder Mischäser (Rotirsch und Gämse) und wählen nicht nur die Pflanzenarten (Zweifel-Schielly et al 2012), sondern auch die Baumindividuen und Pflanzenteile selektiv aus. Besonders bei dichter Baumverjüngung wählen sie nur die (End-)Knospen oder obersten Teile des Endtriebes der vitalsten und dominantesten Bäumchen (Kupferschmid et al 2015b, Kupferschmid et al 2013).



Abb 2 Leichter Endtriebverbiss an Weisstanne (a und b), Vogelbeere (c) und Bergahorn (d). Nur die Endtriebknospen wurden abgefressen, der Hauptteil des letzten Höhenzuwachses inklusive der seitlichen Knospen am Endtrieb ist noch vorhanden. Diese Bäumchen erlitten deshalb fast keine Reduktion der Baumhöhe und können in der Regel unverzüglich einen Ersatzendtrieb bilden.

Die Stärke des Endtriebverbisses gibt an, ob nur die Endknospe(n), grosse Teile des letztjährigen Endtriebes oder noch ältere Endtriebe abgefressen worden sind (Abbildungen 2 und 3). Für das einzelne Baumindividuum entscheidet die Stärke des Endtriebverbisses über

- den durch das Abfressen sofort verursachten Höhenverlust und den späteren Höhenzuwachsverlust,
- den Verlust an Reservestoffen, die für einen erneuten Austrieb notwendig sind und
- die Anzahl der am Endtrieb verbleibenden Bildungsgewebe (Meristeme), also die Anzahl regulär gebildeter und schlafender Knospen, aus denen ein neuer Endtrieb auswachsen kann.

Leicht am Endtrieb verbissene Bäumchen (Endknospe abgefressen) erleiden einen geringeren Verlust an Höhe, Reserven und Knospen als stark verbissene. Sie können zudem relativ leicht aus Knospen oder frühzeitig ausgetriebenen Ästchen (Prolepsis) am Reststück des Endtriebes einen neuen Endtrieb

bilden (Kupferschmid 2017, Kupferschmid & Bugmann 2013). Seitentriebverbiss hingegen wirkt sich weder direkt auf die Baumhöhe noch auf die Anzahl der Meristeme am Endtrieb aus. Werden viele Seitentriebe verbissen, gehen aber Reservestoffe in älteren Nadeln oder Ästchen verloren, was den Höhenzuwachs in den Folgejahren vermindern kann. Werden im Extremfall alle Seitentriebe eines Bäumchens verbissen, kann es nicht mehr mit dem Aufstellen von Seitentrieben reagieren, der häufigsten Reaktionsart bei stark am Endtrieb verbissenen Fichten (Kupferschmid & Heiri 2019). Für das Aufwachsen des einzelnen Baumes ist aber in erster Linie entscheidend, ob nur die Endknospe oder ob ein langes Stück des Endtriebes abgefressen wird. Die Stärke des Endtriebverbisses ist deshalb eine entscheidende Grösse für die Beurteilung des Höhen(zuwachs)verlustes und der Reaktionsfähigkeit verbissener Bäumchen.

In detaillierten Untersuchungen in den Kantonen St. Gallen und Graubünden zum Endtriebverbiss und zum Aufwachsen wurde festgestellt, dass

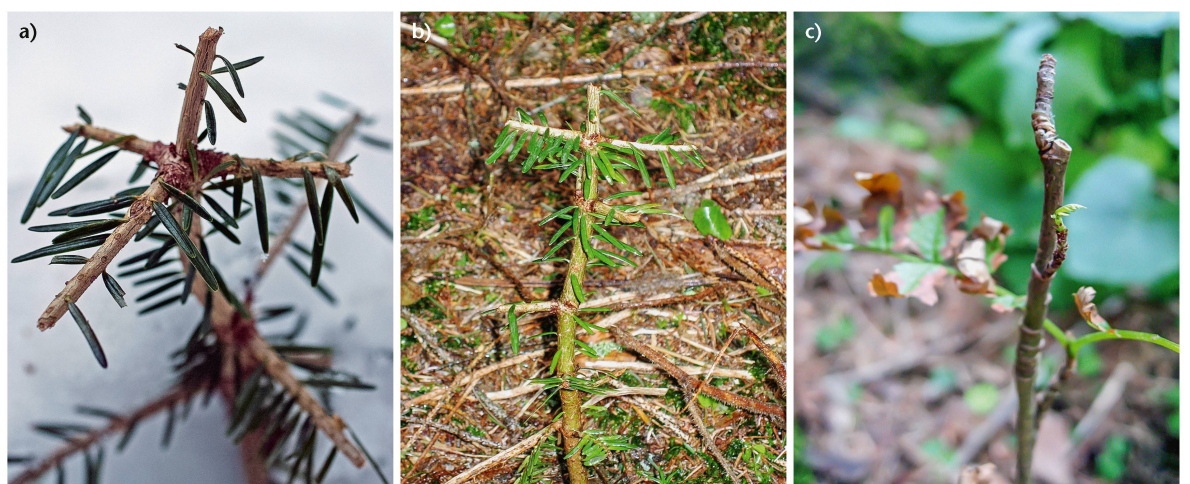


Abb 3 Mittlerer bis starker Endtriebverbiss an Weisstanne (a und b) und Vogelbeere (c). Fast der gesamte letztjährige Endtriebzuwachs ist verloren gegangen und mit ihm viele Meristeme.

Relative Höhenzuwächse: Definition, Berechnung und Interpretation

Unter dem relativen Höhenzuwachs verstehen wir die Länge des im letzten Jahr gebildeten Endtriebes (Endtrieblänge) dividiert durch die Baumhöhe (bzw. Baumlänge oder Schaftlänge). Dabei wird bei unverbissenen Bäumchen die Endtrieblänge bis zur Endknospe bzw. bei verbissenen Bäumchen die Länge des Endtriebreststücks gemessen.

Das Verhältnis der relativen Höhenzuwächse zweier Baumarten kann berechnet werden, wenn in einer Probefläche von beiden Baumarten ein Individuum derselben Höhenklasse vorhanden ist. Um zum Beispiel das Verhältnis für Weisstanne und Fichte zu berechnen, werden auf jeder Probefläche jeweils die dem Probeflächenzentrum nächstgelegenen Individuen der beiden Arten berücksichtigt, die sich in derselben Höhenklasse befinden. Für jedes dieser Bäumchen wird zuerst der relative Höhenzuwachs berechnet (womit Differenzen in der Baumhöhe berücksichtigt werden). Danach wird pro Probefläche und Höhenklasse der relative Höhenzuwachs der häufiger verbissenen Baumart durch jenen der weniger häufig verbissenen dividiert, im Beispiel also der relative Höhenzuwachs der Weisstanne durch den relativen Höhenzuwachs der Fichte.

Ist dieses Verhältnis gleich 1 (vgl. blaue horizontale Linie in Abbildung 4), haben beide Baumarten denselben relativen Höhenzuwachs, d.h., sie wachsen in den Probeflächen gleich gut. Bei Werten >1 wächst in diesem Beispiel die Weisstanne besser als die Fichte, bei Werten <1 ist es umgekehrt. Längerfristig führt ein Verhältnis deutlich >1 oder deutlich <1 zum Verlust einer der Baumarten. Bezüglich des Einflusses von Verbiss ist von Interesse, ob das Verhältnis infolge des Verbisses von über oder gleich 1 auf unter 1 fällt und damit längerfristig infolge des Verbisses mit einem Ausfall der häufiger verbissenen Baumart zu rechnen ist.

Zur einfachen Beurteilung des Verhältnisses der relativen Höhenzuwächse zweier Baumarten unter unterschiedlichem Verbisseinfluss wird in einer Grafik auf der y-Achse dieses Verhältnis aufgetragen. Geordnet wird auf der x-Achse nach der Endtriebverbiss-Stärke der deutlich häufiger verbissenen Baumart, in unserem Beispiel also jener der Weisstanne (wobei in Abbildung 4 die Weisstannen ohne Endtrieb weggelassen wurden und an der Fichte gar kein Verbiss vorkam). Dies veranschaulicht, ob und ab welcher Stärke des Endtriebverbisses sich der Verbiss auf das Zuwachsverhältnis und damit auf die Aufwuchschancen der verschiedenen Baumarten auswirkt.

die Baumverjüngung nicht in jedem Waldtyp gleich stark am Endtrieb verbissen wurde (Kupferschmid 2018). Dies hatte Auswirkungen auf den Höhenzuwachsverlust im Jahr des Verbisses und auf die Höhenzuwächse in den Jahren danach. Deshalb wirkte sich die Stärke des Endtriebverbisses auch auf den relativen Höhenzuwachs (siehe Kasten) der unterschiedlich verbissenen Baumarten aus (Abbildung 4).

Zum Beispiel wuchsen in einem Buchenwald leicht verbissene Weisstannen besser als Fichten (die in diesem Wald immer unverbissen waren), stark verbissene Weisstannen hingegen fielen im Höhenzuwachs deutlich hinter die Fichten zurück (Abbildung 4, links). Erst bei stark vermindertem Höhenzuwachs (und/oder zeitlich stark verzögerter Reaktion) ist damit zu rechnen, dass sich Verbiss langfristig wesentlich auf das Aufwachsen der jungen Weisstannen auswirkt. Das heisst, wenn die leicht verbissenen Weisstannen trotz des Verbisses besser in die Höhe wachsen als die Fichten, werden diese durch den Verbiss nicht indirekt eingehen. Im Mittel war rund die Hälfte der verbissenen Weisstannen in den untersuchten Buchenwäldern nur leicht verbissen, womit sich die Zahl der «wesent-

lich» beeinflussten Bäumchen halbierte (Kupferschmid 2018). Mit der klassischen Verbissintensität wird die Auswirkung des Verbisses auf die Baumverjüngung in solchen Fällen deutlich überschätzt.

Im Vergleich zu den Buchenwäldern enthielten die meisten von Kupferschmid (2018) in den Kantonen St. Gallen und Graubünden untersuchten Tannen-Buchen- und Tannen-Fichtenwälder weniger junge Weisstannen je Probefläche, und deren Endtriebe waren stärker verbissen. Die meisten verbissenen Weisstannen wuchsen deshalb in diesen Wäldern signifikant schlechter als unverbissene Weisstannen, obwohl unverbissene Weisstannen noch gleich gut wuchsen wie unverbissene Fichten (Abbildung 4, rechts). Dies bevorteilte die Fichte gegenüber der Weisstanne im Höhenwachstum (Kupferschmid 2018). Längerfristig kann dies zur Dominanz der Fichte und somit zum Verlust der Weisstanne führen. Ein solcher verbissbedingter Wachstumsunterschied muss mit Messungen (z.B. auch mittels Kontrollzaun-Vergleichsflächenpaaren) nachgewiesen werden, damit wir von einer «wesentlichen» Auswirkung des Verbisses auf die Baumverjüngung sprechen können. Bei Verwendung der Verbissintensität als einziger Messgrösse für die Auswirkung von Verbiss auf die Baumverjüngung wird implizit immer ein solcher Einfluss angenommen, da nur die Präsenz des Endtriebverbisses berücksichtigt wird. Während dieser Sachverhalt bei gutachtlichen Methoden direkt im Wald beurteilt werden kann, braucht es zur objektiven Beurteilung in Stichprobenerhebungen Informationen zur Stärke des Endtriebverbisses und zum Verhältnis der relativen Höhenzuwächse der Baumarten untereinander.

Das beschriebene Phänomen (vgl. Abbildung 4) trat in der Untersuchung weder in jedem der Buchenwälder noch in jedem der Tannen-Buchen- und Tannen-Fichtenwälder auf (Kupferschmid 2018), denn die Stärke des Endtriebverbisses hängt von der Dichte der Baumverjüngung, den Baumarten, dem Waldstandort, der Entwicklungsstufe und wahrscheinlich vielen weiteren Faktoren ab (Kupferschmid 2018). Es ist aus unserer Sicht deshalb wichtig, die Stärke des Endtriebverbisses mit Erhebungen zu ermitteln. Dazu geeignete Methoden werden im Folgenden (inkl. Tabelle 1) bzw. im nächsten Kapitel (Tabelle 2) vorgestellt.

Die bisher übliche Erhebung der Präsenz bzw. Absenz von Endtriebverbiss kann problemlos und ohne grossen Zusatzaufwand verfeinert werden, indem die Stärke des Endtriebverbisses in Kategorien beurteilt wird (Tabelle 1). Sowohl für den Frühling wie für den Herbst wurde an verschiedenen Standorten und in verschiedenen Entwicklungsstufen die Erhebung von vier Kategorien der Endtriebverbiss-Stärke getestet (Kupferschmid 2018):

- Endtrieb nicht verbissen,
- Endtrieb leicht verbissen (Endtriebknospe abgefressen, aber Grossteil des letzten Höhenzuwach-

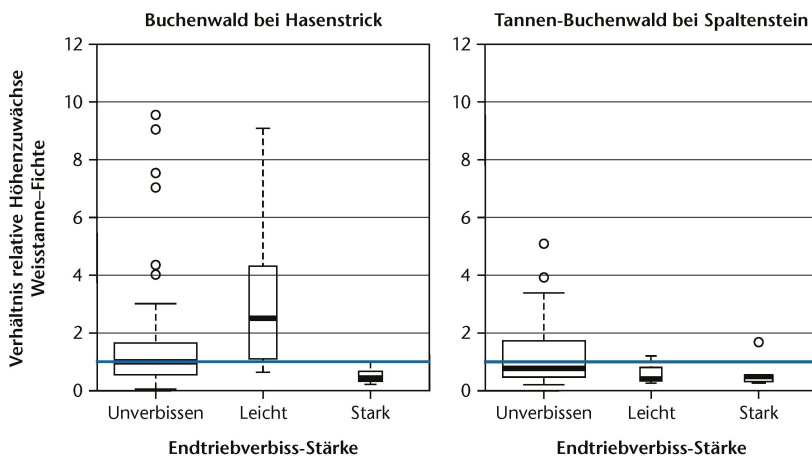


Abb 4 Beispiel von Resultaten zum Verhältnis des relativen Höhenzuwachses der Weisstanne zum relativen Höhenzuwachs der Fichte (Berechnung siehe Kasten) aus zwei Indikatorflächen mit 86 (Hasenstrick) und 51 (Spaltenstein) Tannen-Fichten-Paaren, geordnet nach der Endtriebverbiss-Stärke an der Weisstanne. (Quelle: Supplementary Material zu Kupferschmid 2018). Box-Plots: Dargestellt sind die Quartile (Boxbegrenzung), der Median (dicker horizontaler Strich), der Bereich vom 10. bis zum 90. Perzentil (gestrichelte Linien) sowie die Ausreisser (Punkte). Die Breite der Boxen ist proportional zur Anzahl gemessener Bäume. Auf der blauen Linie ist der relative Höhenzuwachs von Weisstanne und Fichte gleich gross (Verhältnis von 1).

Baumart	Höhenklasse	Endtrieb			
		nicht verbissen	leicht verbissen	stark verbissen	kein Endtrieb vorhanden
Weisstanne	HK 1				
	HK 2				
	HK 3				
	HK 4				
	HK 5				
Fichte	HK 1				
...	...				

Tab 1 Ausschnitt aus einer fiktiven Erhebungstabelle für Aufnahmen in kreisförmigen Probeflächen, bei denen die Stärke des Endtriebverbisses in vier Kategorien angesprochen wird.



Abb 5 Weisstannen ohne Endtrieb (Kategorie «kein Endtrieb vorhanden»), vermutlich als Folge von früherem starkem Endtriebverbiss. Die Bäume sind mittels ihrer Seitentriebe nur in die Breite gewachsen, weisen also eine zeitliche Verzögerung der Endtriebbildung von bisher einem Jahr aus.

ses inkl. seitlicher Knospen noch vorhanden; Abbildung 2),

- Endtrieb mittel bis stark verbissen (Abbildung 3) oder auch noch ältere Endtriebe abgefressen,
- kein Endtrieb vorhanden (z.B. infolge eines nach Vorjahresverbiss nicht gebildeten Triebes [Abbildung 5] oder infolge Frostschadens, Insektenfrasses an Knospen usw.).

Werden die Anzahl der am Endtrieb leicht verbissenen und die Anzahl der am Endtrieb stark verbissenen Bäumchen zusammengezählt und durch die Anzahl aller Bäumchen dividiert, lässt sich daraus die Verbissintensität errechnen. Eine Unterteilung in leichten und starken Verbiss ermöglicht aber – wie oben beschrieben – eine bessere Abgrenzung der Fälle, in denen der Verbiss sich ökologisch oder forstlich relevant auf die Bäumchen auswirkt.

Die zusätzliche Abgrenzung von unverbissenen Bäumchen ohne Endtrieb (Abbildung 5) gibt Hinweise auf weitere «Schäden» (wie Frost, Insektenfrass, Hasen, Mäuse, Holzerei) bzw. auf die Reaktionsfreudigkeit der Bäumchen nach Endtriebverlust. Zudem verhindert diese separate Kategorie eine unterschiedliche Zuordnung dieser Baumindividuen zu den nicht verbissenen (gemäss Anleitung in Indikatorflächen, pers. Mitteilung D. Rüegg) bzw. verbissenen (wie empfohlen von Reimoser 2000).

Verbissbedingter Höhen(zuwachs)-verlust

Die Standortbedingungen beeinflussen den Höhenzuwachs der Baumarten stark und sind somit auch für die Auswirkungen des Verbisses auf die Bäumchen entscheidend (Edenius et al 1995). Die Stärke des Endtriebverbisses kann zwar auf Verschiebungen im Höhenzuwachs zwischen verschiedenen Baumarten an einem Standort hindeuten, doch erst das Messen des effektiven jährlichen Höhenzuwachses ermöglicht Vergleiche unterschiedlicher Baumkollektive (Abbildungen 4 und 6 sowie Kasten). In Erhebungsverfahren, in denen die jeweils dem Probeflächenzentrum am nächsten gelegenen k Bäumchen jeder Höhenklasse beurteilt werden, lässt sich die Messung der Höhe und des Höhenzuwachses (approximiert durch die Endtrieblänge) leicht integrieren (vgl. Tabelle 2 und z.B. LF14 [Keller 2013]).

Infolge der unterschiedlichen Verzweigungsmuster, Knospenschuppennarben und Johannistriebbildung kann der jährliche Höhenzuwachs bei gewissen Baumarten schneller und mit kleineren Fehlern (besonders bei Sommerverbiss und Johannistrieben) gemessen werden als bei anderen Arten. In den meisten Wäldern der Schweiz interessieren bei der Abschätzung der verbissbedingten Entmischung besonders Baumarten mit relativ leicht messbaren End-



Abb 6 Leichter Verbiss ist kein entscheidender Einflussfaktor, falls die leicht verbissene Art (im Bild die Weisstanne) trotz mehrmaligem Verbiss mindestens gleich gut oder gar besser wächst als eine am gleichen Ort vorkommende unverbissene Art (im Bild die Fichte).

trieblängen wie Fichte, Weisstanne, Waldföhre und Bergahorn. Schwieriger ist es bei Lärche, Buche, Eiche (wegen der häufigen Johannistrieb Bildung) und Vogelbeere. Grundsätzlich genügt es, den Höhenzuwachs einer bevorzugt verbissenen Hauptbaumart (wie Weisstanne, Ahorn) gegenüber einer eher selten

verbissenen (meist Fichte oder je nach Waldtyp Föhre) zu messen, damit eine Aussage über die Auswirkung des Verbisses auf das artspezifische Höhenwachstum gewonnen werden kann (vgl. Abbildung 4).

Durchwuchszeit

Ist der jährliche Höhenzuwachs in verschiedenen Höhenklassen bekannt, so lässt sich abschätzen, wie lange die Baumverjüngung der Äsung durch wildlebende Huftiere ausgesetzt ist. Es kann also approximativ eine Durchwuchszeit (also der «Gefährdungszeitraum» nach Eiberle & Nigg 1987) berechnet werden. Ist der Höhenzuwachs – wie in vielen Gebirgswäldern – klein, werden die Bäumchen länger verbissen als bei grossem Höhenzuwachs. Dies ist wichtig für die Abschätzung der Wirkung von Verbiss.

Dauert es zum Beispiel zehn Jahre, bis die Bäumchen dem Verbiss entwachsen sind, und werden pro Jahr durchschnittlich 10% der Bäumchen am Endtrieb angefressen, so wird ein Bäumchen während dieser Phase im Durchschnitt einmal verbissen (unter Annahme einer zeitlichen Gleichverteilung des Verbisses). Falls die Durchwuchszeit bei derselben Verbissintensität aber 50 Jahre dauert, dann wird ein Bäumchen durchschnittlich fünfmal verbissen. Daraus lässt sich leicht errechnen, wie es sich auswirkt, wenn jährlich nicht 10%, sondern 20% oder mehr der Bäumchen verbissen werden.

Je häufiger ein Bäumchen verbissen wird, desto grösser ist in der Regel der Effekt. Aufeinanderfolgender (starker) Endtriebverbiss wirkt sich stärker negativ aus als einmaliger Verbiss (Eiberle 1978, Kristöfel & Pollanschütz 1995, Wallgren et al 2014), da 1) bereits die meisten Reserven für die Reaktion im Vorjahr mobilisiert worden sind und 2) weniger Meristeme für die Reaktion zur Verfügung stehen (Kupferschmid 2017).

Wie am Beispiel des Buchenwaldes (Abbildung 4, links) erläutert, wird der Höhenzuwachs an einigen Standorten unterschätzt und damit die

Baumart	Höhenklasse	Distanz (m)	Baumhöhe (cm)	Endtrieblänge (cm)	Endtriebverbiss-Stärke		Fegen/Schlagen	Insektenfrass am Endtrieb
					Sommer	Winter		
Tanne	HK 1	0.5	12	2.5	0	0	0	1
	HK 1	2.5	10.5	0.5	0	2	0	0
	HK 2	0.8	68	2	0	2	0	0
	HK 2	0.9	55	14	0	1	0	0
	...							
Fichte	...							
...								

Tab 2 Ausschnitt aus einer fiktiven Erhebungstabelle für Aufnahmen der nächsten zwei Bäumchen je Baumart und Höhenklasse unter Einbezug der Stärke des Endtriebverbisses in vier Kategorien (0 = nicht verbissen, 1 = leicht am Endtrieb verbissen, 2 = stark am Endtrieb verbissen, 3 = kein Endtrieb vorhanden) inklusive Unterscheidung in Sommer- und Winterverbiss. Hier lassen sich leicht auch weitere Merkmale wie Fegen und Insektenfrass an jedem Bäumchen aufnehmen. Für jeden Baum wird eine Zeile ausgefüllt.



Abb 7 Ist die Verjüngungsdichte gering (wie im Ausschnitt vorne im Bild), ist jedes Bäumchen für die spätere Stammzahl im Bestand wichtig. Ist die Verjüngungsdichte hingegen gross (wie in der Lücke hinten im Bild), spielt Verbiss an einzelnen Bäumchen keine Rolle, solange nicht ein erheblicher Teil der Bäumchen einer Zielart stark verbissen wird und diese deshalb im Höhenwachstum gegenüber anderen Baumarten zurückbleiben.

Durchwuchszeit überschätzt, wenn nur unverbissene Bäumchen betrachtet werden. Wildlebende Huftiere fressen besonders bei viel Baumverjüngung nur die Knospen der vitalsten, dominanten Bäumchen. Wenn Rehen oder Hirschen in Experimenten verschiedene Bäumchen zum Fressen angeboten werden, so wählen sie die grössten und jene mit den am weitesten ausladenden Ästen (Iason et al 1996). In Wäldern resultiert diese Wahl der vitalsten Pflanzen (Price 1991) oft darin, dass die Reststücke der leicht verbissenen Endtriebe länger sind als die unversehrten Endtriebe der unverbissenen, weniger vitalen Nachbarbäumchen (Kupferschmid et al 2015b, Kupferschmid et al 2013). Die vitalsten Bäumchen wachsen dann trotz des Verbisses besser als ihre Nachbarn (Kupferschmid 2018). Allerdings verlängert sich auch ihre Durchwuchszeit, und zwar umso mehr, je stärker und häufiger der Endtriebverbiss ist.

Würde auf die Messung des Höhenzuwachses verzichtet, so müssten Durchwuchszeiten für die ver-

schiedenen Standorttypen separat hergeleitet werden, damit die langfristige Auswirkung des Verbisses auf die Baumverjüngung abgeschätzt werden kann. Dies ist nicht einfach, gilt es doch, den verschiedenen Situationen (z.B. Lichtverhältnisse, Baumartenzusammensetzung) Rechnung zu tragen. Diese Einflüsse sind bei Messungen an verbissenen und unverbissenen Bäumchen auf derselben Probestfläche ähnlich. Zudem wird der Höhenzuwachs ebenfalls zur Abschätzung des verbissbedingten Höhenzuwachsverlustes verwendet (siehe oben) und eignet sich deshalb mindestens bei grösserer Verjüngungsdichte gut zur Abschätzung der durchschnittlichen Durchwuchszeit.

Dichte der Baumverjüngung

Nicht jede Verjüngungspflanze ist für eine ausreichende Walderneuerung notwendig. Bei 10000 Bäumchen zwischen 10 und 130 cm Höhe pro Hektare Wald ist die Chance grösser, dass einige zu grossen Bäumen heranwachsen, als bei 1000 oder nur 100 Individuen und denselben Verbiss- und Standortbedingungen (Abbildung 7). Bei einer grossen Anzahl an jungen Bäumchen gibt es absolut gesehen mehr Individuen, die aufgrund verschiedenster Faktoren wie ihrer speziellen Stellung (z.B. zwischen Baumstämmen), ihrer chemischen Zusammensetzung, ihrer Erreichbarkeit oder auch nur zufälligerweise nie oder mindestens seltener verbissen werden und damit «unbehindert» aufwachsen können.

In den Untersuchungen von Kupferschmid (2018) nahm die Stärke des Endtriebverbisses und somit der Höhenzuwachsverlust bei zunehmender Verjüngungsdichte von jungen Weisstannen ab, oder die Dichte junger Weisstannen war an Standorten mit leichter Endtriebverbiss-Stärke höher. Diese Zusammenhänge sind noch ungenügend erforscht. Es liegt aber nahe, dass Reh, Rothirsch und Gämse bei wenig Baumverjüngung weniger auswählen können und damit mehr und öfter die gleichen Bäumchen abfressen (vgl. Filme von Kupferschmid & Wasem 2014) und diese Bäumchen daher einen grösseren Höhen(zuwachs)verlust erleiden. Umgekehrt können wildlebende Huftiere bei grosser Verjüngungsdichte zwischen mehr Bäumchen auswählen. Zudem sind bei reichlicher Baumverjüngung oft auch die Bedingungen für weitere Pflanzenarten (v.a. krautige Pflanzen) förderlich¹, womit sich die Auswahl für die Huftiere zusätzlich erweitert, mindestens im Sommer. Dies wiederum ver-

¹ KUPFERSCHMID AD, BÜTIKOFER L, HOTHORN T, SCHWYZER A, BRANG P (EINGEREICHT) Ungulate species and abundance as well as environmental factors determine the probability of terminal shoot browsing on temperate forest trees.



Abb 8 Mehrmals am Endtrieb leicht verbissene Weisstannen (Stärke des Endtriebverbisses in den vergangenen zwei Jahren = leicht), die immer noch gut weiterwachsen und damit trotz Verbiss fast keinen Höhenzuwachsverlust und auch keine Mortalität erleiden.

mindert die Wirkungen des Wildes auf die Baumverjüngung.

Aus Sicht der Waldleistungen ist irrelevant, wie häufig Verbiss auftritt. Es interessiert vielmehr, wie viele Bäumchen das Verjüngungsstadium erfolgreich passieren. Würden wir allerdings nur Bäumchen erfassen, die dies geschafft haben, und dem Verbiss keine Aufmerksamkeit schenken, so hätten wir kein «Frühwarnsystem» (Odermatt & Rüegg 2007, Rüegg et al 2010), könnten nur die eingetretene Situation feststellen und damit nicht rechtzeitig Massnahmen zum Schutz und zur Förderung der Baumverjüngung bzw. zur Minderung des Verbisses einleiten.

Die Dichte der Bäume lässt sich zuverlässig bestimmen mit Erhebungen 1) aller Bäumchen auf fixen Probekreisen, 2) von ca. 20 Bäumchen je Baumart in einem Kreissektor und Messung des «Abbruch»-Azimutes oder 3) der k nächsten Bäumchen je Baumart (Huber et al 2018). Welche Methode gewählt wird, ist dabei nicht entscheidend. Wichtig ist bei der Methode 3), dass die Distanzen zu mindestens zwei Bäumchen pro Baumart und Probefläche ge-

messen werden, damit die Dichte bestimmt werden kann (Kleinn et al 2009). Die Präzision der Resultate hängt hauptsächlich vom gewählten Erhebungsradius bzw. von der maximalen Suchdistanz ab (Huber et al 2018): Bei einem 2-m-Radius ist ja die Dichte entweder 0 (wenn kein Bäumchen gefunden wurde) oder ≥ 796 Bäumchen pro ha (= 796, wenn genau 1 Baum im 2-m-Kreis war), bei einem 10-m-Radius hingegen 0 oder ≥ 32 Bäumchen pro ha. Die Schätzung der Dichte hängt deshalb massgeblich vom Radius bzw. von der Suchdistanz, aber auch von der Probeflächenanzahl und der räumlichen Verteilung der Baumverjüngung ab (Huber et al 2018).

Verbissbedingte Mortalität

Um Aussagen zur Auswirkung des Verbisses auf die Baumverjüngung zu treffen, braucht es Informationen zum Totverbiss. Wie viele Bäumchen wurden von wildlebenden Huftieren komplett gefressen und wie viele so stark und/oder so häufig verbissen, dass sie daran zugrunde gegangen sind? Dies kann durch die experimentelle Untersuchung der verbissbedingten Mortalität abgeschätzt werden. Als Basis für ihre Richtwertberechnungen gingen Eiberle & Nigg (1987) aufgrund von Zäunungsexperimenten davon aus, dass in Gebirgswäldern ab 25% Höhenzuwachsverlust ein waldbaulich bedeutsamer Anteil der Pflanzen totverbissen wird. Der verbissbedingte Höhenzuwachsverlust hängt allerdings vom Standort und von der Stärke des Endtriebverbisses ab (Kupferschmid 2018). Deshalb dürfte auch die verbissbedingte Mortalität vom Standort und von der Stärke des Endtriebverbisses abhängen. Bei gleicher Verbissintensität dürfte auf nährstoffarmen, schlechtwüchsigen Standorten in Kombination mit starkem (Endtrieb-)Verbiss die Mortalität nach Verbiss deutlich höher sein als an wüchsigen Standorten mit geringer Stärke des Endtriebverbisses (Knospensfrass; Abbildung 8). Werden sehr kleine Bäumchen nicht nur leicht an den Endtrieben verbissen, sondern vollständig gefressen (Abbildung 9), so bleiben sie in der Berechnung der Verbissintensität unberücksichtigt. Damit ist die vermeintlich moderate Verbissintensität an einigen schlechtwüchsigen Standorten eventuell das Resultat einer hohen verbissbedingten Mortalität. Dies führt bei der Beurteilung nur anhand der Verbissintensität zu einer Unterschätzung des tatsächlichen Verbisseinflusses. Daten zum Höhenzuwachs und zur Stärke des Endtriebverbisses erlauben, den Einfluss besser einzuordnen. Damit verbissbedingte Mortalität eindeutig identifiziert werden kann, sollten entweder Kontrollzäune erstellt oder einzelne Verjüngungspflanzen auf der Probefläche individuell markiert und/oder exakt eingemessen werden (vgl. Experiment in Kupferschmid et al 2014).



Abb 9 Totverbiss – die durch Verbiss bedingte Mortalität – kommt besonders bei kleinen Bäumchen vor, vor allem wenn diese ganz gefressen, bis auf kleine Reststücke abgebissen (Bild aus Experiment von Kupferschmid et al 2014) oder stark und wiederholt verbissen werden (siehe Filme in Kupferschmid & Wasem 2014).

Fazit

Die langfristigen Auswirkungen des Verbisses durch wildlebende Huftiere auf die Baumverjüngung können nur objektiv eingeschätzt werden, wenn die Verjüngungsdichte, die Stärke des Endtriebverbisses, der Höhenzuwachs mindestens der Hauptbaumarten (und damit die Durchwuchszeit und der verbissbedingte Höhenzuwachsverlust) sowie die verbissbedingte Mortalität bekannt sind (Abbildung 1). Mindestens die ersten drei Faktoren lassen sich leicht erfassen und sollten deshalb in Zukunft Eingang in Verbissinventuren finden. Die Stärke des Endtriebverbisses (d.h. ob nur die Knospe oder ob grosse Teile des Endtriebes abgefressen worden sind) lässt sich mit nur geringem Zusatzaufwand problemlos in jedes Verbiss-Erhebungsverfahren integrieren. Mittels wiederholter Erhebungen der dem Probeflächenzentrum nächsten k Bäumchen lassen sich bis auf die Mortalität alle diese Faktoren objektiv erfassen bzw. ableiten. Die Kombination der genannten Faktoren liefert aussagekräftige Informationen zur Frage, wie sich Wildtierverbiss auf die Baumverjüngung auswirkt.

Ziel der hier gemachten Vorschläge ist, die heute angewendeten Methoden zur Erfassung des Einflusses des Verbisses auf die Baumverjüngung (Überblick für die Schweiz siehe Kupferschmid et al 2015a) aussagekräftiger zu machen. Es geht darum, die bestehenden, teils langjährigen Datenreihen zur Verbissintensität mit weiteren Merkmalen so zu ergänzen, dass nicht nur die Häufigkeit, sondern auch die Auswirkung des Verbisses besser abgeschätzt werden kann. Unseres Erachtens sind hierzu Überarbeitungen der bisherigen Verbiss-Erhebungsverfahren mit Integration weiterer Merkmale nötig. Ein gross-

flächiger Pilotversuch läuft derzeit in zwei Wildräumen des Kantons St. Gallen. Die Autoren sind gerne bereit, weitere Umsetzungen zu begleiten. Wichtig ist, die Kontinuität der Datenreihen auch nach der Revision der Inventurmethode mindestens für eine Übergangszeit zu wahren, damit Vergleiche mit früheren Erhebungen möglich sind. Nach mehreren Praxistests muss geprüft werden, welche Merkmale mit welchen Methoden so erhoben werden können, dass die wahrscheinlichen Auswirkungen des Verbisses möglichst schnell, kostengünstig und objektiv abgeschätzt werden können. ■

Eingereicht: 26. Oktober 2018, akzeptiert (mit Review): 28. Februar 2019

Literatur

- AMT FÜR WALD GRAUBÜNDEN (2005) Erhebung von Jungwuchs und Schäden durch Wild. Chur: Amt Wald Graubünden. 4 p.
- APOLLONIO M, ANDERSEN R, PUTMAN R (2010) European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge: Cambridge Univ Press. 604 p.
- CORNELIS J, CASAER J, HERMY M (1999) Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*): a review. *J Zool* 248: 195–207.
- EDENIUS L, DANELL K, NYQUIST H (1995) Effects of simulated moose browsing on growth, mortality, and fecundity in Scots pine: relations to plant productivity. *Can J For Res* 25: 529–535.
- EIBERLE K (1978) Folgewirkungen eines simulierten Wildverbisses auf die Entwicklung junger Waldbäume. *Schweiz Z Forstwes* 129: 757–768. doi: 10.5169/seals-764381
- EIBERLE K, BUCHER H (1989) Interdependenzen zwischen dem Verbiss verschiedener Baumarten in einem Plenterwaldgebiet. *Z Jagdwiss* 35: 235–244.
- EIBERLE K, LANZ A (1989) Zur Erhebung des Wildverbisses mittels Stichproben. *Schweiz Z Forstwes* 140: 171–187. doi: 10.5169/seals-764217
- EIBERLE K, NIGG H (1987) Grundlagen zur Beurteilung des Wildverbisses im Gebirgswald. *Schweiz Z Forstwes* 138: 747–785. doi: 10.5169/seals-766065
- GILL RMA (1992) A review of damage by mammals in North temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* 65: 363–388.
- HUBER M, SCHWYZER A, KUPFERSCHMID AD (2018) A comparison between plot-count and nearest-tree method in assessing tree regeneration features. *Curr Trends Forest Res: CTRF-122*.
- IASON GR, DUNCAN AJ, HARTLEY SE, STAINES BW (1996) Feeding behaviour of red deer (*Cervus elaphus*) on sitka spruce (*Picea sitchensis*): the role of carbon-nutrient balance. *For Manage* 88: 121–129.
- IMESCH N, STADLER B, BOLLIGER M, SCHNEIDER O (2015) Biodiversität im Wald: Ziele und Massnahmen. Vollzugshilfe zur Erhaltung und Förderung der biologischen Vielfalt im Schweizer Wald. Bern: Bundesamt Umwelt, Umwelt-Vollzug. 186 p.
- KELLER M, EDITOR (2005) Schweizerisches Landesforstinventar, Anleitung für die Felddaten der Erhebung 2004–2007. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL. 393 p.
- KELLER M, EDITOR (2013) Schweizerisches Landesforstinventar, Felddatenerhebung 2013. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL. 214 p.
- KLEIN C, VILČKO F, FEHRMANN L, HRADETZKY J (2009) Zur Auswertung der k -Baum-Probe. *Allg Forst Jagdz* 180: 228–237.
- KRISTÖFEL F, POLLANSCHÜTZ J (1995) Entwicklung von Fichtenpflanzungen nach Triebrückschnitten. Wien: Forstliche Bundesversuchsanstalt, FBVA-Ber 85. 17 p.

- KRUEGER LM, PETERSON CJ, ROYO A, CARSON WP (2009) Evaluating relationships among tree growth rate, shade tolerance, and browse tolerance following disturbance in an eastern deciduous forest. *Can J For Res* 39: 2460–2469.
- KUPFERSCHMID AD (2017) Compensation capacity of Central European tree species in response to leader shoot browsing. In: Menendez A, Sands N, editors. *Ungulates: evolution, diversity and ecology*. Hauppauge: Nova Science Publishers. pp. 1–63.
- KUPFERSCHMID AD (2018) Selective browsing behaviour of ungulates influences the growth of *Abies alba* differently depending on forest type. *For Ecol Manage* 429: 317–326.
- KUPFERSCHMID AD, BRANG P (2010) Praxisrelevante Grundlagen: Zusammenspiel zwischen Wild und Wald. In: BAFU, editor. *Wald und Wild – Grundlagen für die Praxis. Wissenschaftliche und methodische Grundlagen zum integralen Management von Reh, Gämse, Rothirsch und ihrem Lebensraum*. Bern: Bundesamt Umwelt. pp. 9–39.
- KUPFERSCHMID AD, 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.
- KUPFERSCHMID AD, HEIRI C (2019) Recovery of *Abies alba* and *Picea abies* saplings to browsing and frost damage depends on seed source. *Ecol Evol*. doi: 10.1002/ece3.4955
- KUPFERSCHMID AD, 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.
- KUPFERSCHMID AD, WASEM U (2014) Filme zum Verbiss an Weisstannen. ETH E-Collection. doi: 10.3929/ethz-a-010075029
- KUPFERSCHMID AD, 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.
- KUPFERSCHMID AD, HEIRI C, HUBER M, FEHR M, FREI M ET AL (2015A) Einfluss wildlebender Huftiere auf die Waldverjüngung: ein Überblick für die Schweiz. *Schweiz Z Forstwes* 166: 420–431. doi: 10.3188/szf.2015.0420
- KUPFERSCHMID AD, WASEM U, BUGMANN H (2015B) Ungulate browsing leads to height and diameter growth reduction on *Abies alba* saplings planted along light gradients. *Eur J For Res* 134: 75–87.
- ODERMATT O (2018) Verbissprozent – eine Kontrollgrösse im Wildmanagement. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL, *Merkbl Prax* 62. 8 p.
- ODERMATT O, RÜEGG D (2007) Planung im Bereich Wald Wild – Verbissprozente im Praxistest. *Wald Holz* 88 (4): 55–57.
- PRICE PW (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244–251.
- REIMOSER F (2000) Anmerkungen zur Feststellung von Wildverbiss und zum Vergleich von Verbisskennzahlen. *Z Jagdwiss* 46: 51–56.
- REIMOSER F, PUTMAN R (2011) Impact of wild ungulates on vegetation: costs and benefits. In: Putman R, Apollonio M, Andersen R, editors. *Ungulate management in Europe: Problems and practices*. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 144–191.
- REIMOSER F, SCHODTERER H, REIMOSER S (2014) Erfassung und Beurteilung des Schalenwildeinflusses auf die Waldverjüngung – Vergleich verschiedener Methoden des Wildeinfluss-Monitorings («WEM-Methodenvergleich»). Wien: Bundesforschungsbildungszentrum Wald Naturgefahren Landschaft. 177 p.
- RÜEGG D (2008) Verjüngungskontrolle: Methoden. Stichproben in Indikatorflächen. Kaltbrunn: Dani Rüegg. 7 p.
- RÜEGG D, BURGER T, BRANG P (2010) Methoden zur Erhebung und Beurteilung des Wildeinflusses auf die Waldverjüngung. In: BAFU, editor. *Wald und Wild – Grundlagen für die Praxis. Wissenschaftliche und methodische Grundlagen zum integralen Management von Reh, Gämse, Rothirsch und ihrem Lebensraum*. Bern: Bundesamt Umwelt. pp. 67–92.
- STMELF (2017) Anweisung für die Erstellung der Forstlichen Gutachten zur Situation der Waldverjüngung 2018. München: Bayerisches Staatsministerium Ernährung Landwirtschaft Forsten. 56 p.
- TIXIER H, DUNCAN P, SCEHOVIC J, YANT A, GLEIZES M ET AL (1997) Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *J Zool* 242: 229–245.
- TREMBLAY JP, HUOT J, POTVIN F (2007) Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *J Appl Ecol* 44: 552–562.
- WALLGREN M, BERGQUIST J, BERGSTRÖM R, ERIKSSON S (2014) Effects of timing, duration, and intensity of simulated browsing on Scots pine growth and stem quality. *Scan J For Res* 29: 734–746.
- ZWEIFEL-SCHIELLY B, LEUENBERGER Y, KREUZER K, SUTER W (2012) A herbivore's food landscape: seasonal dynamics and nutritional implications of diet selection by a red deer population in contrasting Alpine habitats. *J Zool* 286: 68–80.

Estimation de l'impact produit par l'abrouissement des ongulés sauvages sur le rajeunissement des arbres

Le pourcentage d'abrouissement est une variable objective mesurable et reproductible qui indique la fréquence de l'abrouissement dû aux ongulés sauvages sur le rajeunissement des arbres. Cependant, ce nombre relatif de pousses terminales abrouissées n'est que peu révélateur des répercussions à long terme de l'abrouissement sur le rajeunissement des arbres. En dehors du pourcentage d'abrouissement, quatre facteurs sont particulièrement importants pour pouvoir estimer cette influence: la densité du rajeunissement des arbres, le degré d'abrouissement de la pousse terminale, la croissance du rajeunissement (et de ce fait le temps nécessaire pour que les pousses soient hors d'atteinte du gibier et la perte de croissance causée par les ongulés), et enfin la mortalité des jeunes arbres liée au gibier. Les trois premiers facteurs au moins peuvent facilement être saisis, et devraient donc être inclus à l'avenir dans les inventaires du rajeunissement.

Assessment of the impact of ungulate browsing on tree regeneration

Browsing percentage is an objective and reproducible measure of the frequency of browsing by wild ungulates on tree regeneration. However, this relative number of browsed terminal shoots accounts for little of the effective long-term influence of browsing on tree regeneration. Apart from browsing percentage, the following four factors are important for estimating the influence of browsing: the density of tree regeneration, the within-tree browsing intensity, the height growth of the tree regeneration (and thus the time needed to grow out of the reach of browsers and the browsing-induced loss of height increment), and the mortality induced by browsing. At least the first three of these factors can be obtained easily and should thus be included in future browsing inventories.