



Martin Schütz · Pia Anderwald · Anita C. Risch
(Redaktion)

Nahrungsnetze im Schweizerischen Nationalpark

Von Produzenten, Konsumenten und Destruenten

Nationalpark-Forschung in der Schweiz
Band 109

■ Haupt

Nationalpark-Forschung in der Schweiz

Herausgegeben von der Forschungskommission des Schweizerischen Nationalparks –
eine Kommission der Akademie der Naturwissenschaften Schweiz SCNAT

Recherches scientifiques au Parc National Suisse

Publié par la Commission de recherche du Parc National Suisse –
une Commission de l'Académie suisse des sciences naturelles SCNAT

Ricerca scientifica sul Parco Nazionale Svizzero

Publicato dalla Commissione di ricerca del Parco Nazionale Svizzero –
una Commissione dell'Accademia svizzera di scienze naturali SCNAT

Perscrutaziuns scientificas en il Parc Naziunal Svizzer

Publitgà da la Cumissiun da perscrutaziun dal Parc Naziunal Svizzer –
ina Cumissiun da l'Accademia svizra da las ciencias natiralas SCNAT

Scientific Research in the Swiss National Park

Published by the Research Council of the Swiss National Park –
A Council of the Swiss Academy of Sciences SCNAT



Früherer Titel der Reihe (bis Nr. 84):

Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark
(vgl. Verzeichnis der bisher erschienenen Arbeiten am Schluss des Buches)

Martin Schütz · Pia Anderwald · Anita C. Risch
(Redaktion)

Nahrungsnetze im Schweizerischen Nationalpark

Von Produzenten, Konsumenten und Destruenten

Haupt Verlag

Autorinnen und Autoren:

Pia Anderwald, Christian Rossi, Parc Naziunal Svizzer, Zernez
Martin Brüllhardt, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich
Ivar Herfindal, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim
Anita C. Risch, Martin Schütz, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf
Anna K. Schweiger, Université de Montréal

- Herausgeberin: Forschungskommission des Schweizerischen Nationalparks, eine Kommission der Akademie der Naturwissenschaften Schweiz (SCNAT)
- Redaktion: Martin Schütz, Pia Anderwald, Anita C. Risch
- Umbruchkorrektur: Ursula Schöni, Ursula Schüpbach
- Manuskriptkorrektur: Heinrich Haller, Ueli Rehsteiner, Sonja Wipf
- Lektorat: Simone Louis
- Layout und Satz: Die Werkstatt Medien-Produktion GmbH, Göttingen
- Umschlaggestaltung: Daniela Vacas nach einem Konzept von pooldesign.ch
- Zitervorschlag: Schütz, M., Anderwald, P., Risch, A. C. (Red.) (2020) Nahrungsnetze im Schweizerischen Nationalpark. Nat.park-Forsch. Schweiz 109, Haupt Verlag, Bern
- Umschlagbild: Auszäunung aller oberirdisch lebenden, pflanzenfressenden Tiere auf Alp Mingèr im SNP. Dieses Experiment umfasste 18 dieser Zäune, die auf 6 verschiedenen SNP-Weiden eingerichtet wurden und dauerte von 2009 bis 2013. Foto: Anita C. Risch.

Der Haupt Verlag wird vom Bundesamt für Kultur mit einem Strukturbeitrag für die Jahre 2016-2020 unterstützt.

1. Auflage: 2020

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Angaben sind über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

ISBN 978-3-258-08131-1 (Buch)

ISBN 978-3-258-48131-1 (E-Book)

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright © Haupt Bern

Jede Art der Vervielfältigung ohne Genehmigung des Verlags ist unzulässig.

E-Book Auslieferung: Brockhaus Commission, Kornwestheim

www.haupt.ch

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	9
Kapitel 1: Nahrungsangebot in Raum und Zeit	11
<i>Pia Anderwald, Christian Rossi, Martin Schütz</i>	
Physische Lebensbedingungen	11
Lebensräume im Park	12
Produktivität und Lebensraum	14
Zeitliche Muster der Produktivität	14
Zeitliche Muster der Nahrungsqualität	15
Nahrungsangebot in Raum und Zeit	16
Vor- und Nachteile unterschiedlicher Methoden zur Beschreibung des Nahrungsangebots ..	18
Kapitel 2: Nahrungswahl von Herbivoren (mit ausgewählten Beispielen)	23
<i>Pia Anderwald, Martin Schütz</i>	
Probleme rein pflanzlicher Nahrung	23
Spezialanpassungen von pflanzenfressenden Wirbeltieren	23
Artspezifische Überlebensstrategien für den Winter	24
Huftiere	25
Schneehase	29
Alpenmurmeltier	31
Alpenschneehuhn	33
Pflanzenfressende wirbellose Tiere	34
Kapitel 3: Bedeutung der Nahrungswahl von Huftieren für die Baumverjüngung	39
<i>Martin Brüllhardt, Martin Schütz, Anita C. Risch</i>	
Baumverjüngung als Motivation für botanische Dauerbeobachtung	40
Huftiereinfluss gut sichtbar	46
Verjüngungsprozesse im Wald	47
Auszäunungsexperimente versus Verbissinventuren	48
Verjüngungsrate ist gebietsabhängig	49
Wildverbiss an Jungbäumen	50
Verbissintensität und Vielfalt der Jungbäume	51
Welche Umweltfaktoren steuern die Baumverjüngung?	54
Huftiere als biotischer Umweltfaktor	54
Kapitel 4: Eigenschaften von Boden und Vegetation steuern die Habitatwahl von Herbivoren	59
<i>Martin Schütz, Anna K. Schweiger, Anita C. Risch</i>	
Die Steppe von Alp la Schera	60

Das Wachstum der Rot-Schwengel-Weide ist nährstofflimitiert	61
Megaherbivoren fehlen	62
Weiden im SNP auf Dolomit	63
Einfluss der Vegetation auf die Gemeinschaft der Zikaden	64
Das Problem des räumlichen Massstabs	66
Fernerkundung ergänzt Felderhebung auf lokaler Ebene	68
Eigenschaften der Vegetation steuern die Verteilung der Huftiere	69
Kapitel 5: Einfluss von Herbivoren auf die Vegetationsdynamik	73
<i>Martin Schütz, Anita C. Risch</i>	
Vegetation, Elche und Wölfe auf Isle Royale	74
Vegetation und Huftiere im Fokus der Forschung	75
Viehweiden vor der Parkgründung	76
Rothirsche gestalten die Wildweiden	78
Dominanzwechsel im Sukzessionsverlauf	79
Das Ende der Hirschweide	82
Fallbeispiel Stabelchod	82
Von Kurzrasen- zu Hochrasen-Weiden	83
Physiologische und morphologische Anpassung von Pflanzen an Verbiss	85
Kapitel 6: Einfluss von Herbivoren auf die pflanzliche Artenvielfalt	89
<i>Martin Schütz, Anita C. Risch</i>	
Weltweiter Artenverlust	89
Mehr ökologische Nischen = höhere Artenvielfalt?	91
α und β Diversität	93
Besseres Pflanzenwachstum bewirkt geringere Artenvielfalt	93
Konkurrenz um Licht	95
Entwicklung der α Diversität auf Dauerflächen im SNP	96
β Diversität im Sukzessionsverlauf	96
Ameisen gestalten die Vegetation auf subalpinen Weiden	98
Kapitel 7: Interaktionen zwischen Produzenten, Konsumenten und Destruenten	103
<i>Martin Schütz, Anita C. Risch</i>	
Temperatur und Wasser im Boden werden von Herbivoren beeinflusst	103
Hohe Diversität im Boden	105
Möglicher Einfluss von Herbivoren auf Nematoden	107
Häufigkeit von Nematoden auf SNP-Weiden	108
Nematoden-Vielfalt mit gegensätzlichem Trend	110
Interaktionen in oberirdisch lebenden Gemeinschaften	110

Kapitel 8: Fördernde und hemmende Beziehungen zwischen Tierarten	117
<i>Pia Anderwald, Martin Schütz</i>	
Zwischenartliche Interaktionen sind nicht immer negativ	117
Nachweis von Konkurrenz	119
«Starke» und «schwache» Konkurrenten	119
Rothirsch und Reh	120
Rothirsch, Gämse und Steinbock in der Val Trupchun	120
Rothirsch und Gämse im Ofenpassgebiet	123
Rothirsch und Apennin-Gämse in den Abruzzen	124
Interaktionen zwischen Huftieren und pflanzenfressenden Invertebraten	125
Konkurrenz zwischen Säugetieren und Invertebraten	125
Pflanzensaft saugende Invertebraten	126
Welche Zikaden profitieren vom Konkurrenzausschluss?	126
Auswirkungen auf die Zikadenvielfalt	128
Reaktion der Laufkäfer auf die Auszäunung von Säugetieren	129
Kapitel 9: Klimawandel	133
<i>Pia Anderwald, Martin Schütz, Anita C. Risch, Ivar Herfindal</i>	
Pflanzen zeigen kältere Umwelt an	133
Zeigerwerte in der Vegetationsökologie	133
Vegetationsentwicklung auf botanischen Dauerflächen	134
Warum zeigt die Vegetation keine Temperaturerhöhung an?	135
Vegetationsentwicklung im Sukzessionsverlauf	136
Weitere langfristige botanische Beobachtungsreihen	137
Auswirkungen auf Tiere	137
Insekten	138
Landschnecken	138
Huftiere	139
Probleme bei der Interpretation beobachteter Effekte	141
Kapitel 10: Synthese	145
<i>Martin Schütz, Anita C. Risch</i>	
Das sechste Massenaussterben	145
Ein realitätsnahes Experiment	147
Nahrungsnetze brauchen Herbivoren	147
Wirbellose halten Ökosystem am Laufen	149
Was sind Ökosystem-Funktionen?	150
Welche Rolle spielen Huftiere?	150
Dank	154

*Wer in denselben Fluss steigt, dem fliesst
anderes und wieder anderes Wasser zu.*

Heraklit

Vorwort

Die Geschichte zu diesem Buch begann für mich im Jahr 1993. Wir standen zu dritt in einem Büro der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL) in Birmensdorf vor einem riesigen Berg Papier. Der Papierberg bestand aus Tausenden losen, unsortierten Blättern und Feldbüchern, die grösstenteils handschriftliche Notizen enthielten. Nur eine der drei Personen, Helene Grämiger, trug den Anblick mit Fassung. Es handelte sich nämlich um den wissenschaftlichen Nachlass des verstorbenen Balthasar Stüssi, den Helene als Dozent seit ihrem Studium gekannt hatte. Sie hatte jahrelang versucht, Ordnung in die Aufzeichnungen zu bringen. Ihre Bekanntschaft mit Balthasar Stüssi war auch der Grund, weshalb der Nachlass gerettet wurde und schliesslich an die WSL kam (GRÄMIGER & KRÜSI 2000). Bei den zwei anderen Personen handelte es sich um meinen Kollegen Bertil O. Krüsi und mich. Wir sahen ziemlich entgeistert auf die Bescherung. Wie sollten wir in nützlicher Frist einen Überblick über diesen Nachlass erhalten und wie Unwichtiges von Wichtigem trennen?

Wir wussten von Helene, dass es sich beim Nachlass im Kern um Daten von botanischen Dauerbeobachtungsflächen handelte. Diese waren im Schweizerischen Nationalpark (SNP) zwischen 1939 und 1988 erhoben worden (Kasten 3.1). Dass Balthasar Stüssi bis 1988 aktiv Daten gesammelt hatte, war bei Parkadministration und Parkaufsicht zwar bekannt, aber die Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des SNP (WNPK, heute FOK-SNP) war kaum über diese Aktivitäten informiert, da die Kommunikation zwischen ihr und Balthasar Stüssi seit den 1970er-Jahren schwer gestört gewesen war. Als wir deshalb mit dem verschollen geglaubten Schatz bei der Kommission vorstellig wurden, erhielten wir in unseren Bemühungen, die Daten aufzuarbeiten, grosse Unterstützung, auch finanziell. Die Sichtung des Nachlasses war damit gesichert und meine berufliche Beziehung zum SNP konnte beginnen.

Die Datensichtung zeigte bald, dass die Huftiere, allen voran die Rothirsche, die Vegetationsentwicklung im SNP stark beeinflusst haben dürften. Deshalb überlegten wir uns schon zu einem frühen Zeitpunkt, wie wir diese Vermutungen erhärten könnten, und begannen mit ergänzenden Felduntersuchungen. Wir fokussierten in Zusammenarbeit mit der Wildtierforschung der Universität Zürich primär darauf, welchen Einfluss die Hirsche (LEUZINGER 1999) auf die beobachtete Vegetationsentwicklung haben könnten (ACHERMANN 2000). Die Erkenntnisse aus diesen ersten Untersuchungen wurden bereits zu einem früheren Zeitpunkt in einem Buch der Reihe «Nationalpark-Forschung in der Schweiz» zusammengefasst und veröffentlicht (SCHÜTZ et al. 2000).

Unsere Arbeiten zeigten jedoch zugleich, dass es nicht reichte, ausschliesslich mit den charismatischen Rothirschen oder anderen Huftierarten die beobachteten Vegetationsveränderungen erklären zu wollen. Auch die kleineren pflanzenfressenden Organismen (Herbivoren) wie beispielsweise Marmeltiere, Heuschrecken und Zikaden schienen einen grösseren Einfluss als gedacht zu haben. Diese kleineren Tiere wurden deshalb in unseren weiteren Untersuchungen mitberücksich-

tigt. Generell ging unsere Forschung dazu über, die Weide-Ökosysteme im SNP ganzheitlich zu betrachten, inklusive den Prozessen im Boden und mit Einbezug der unterirdischen Lebensgemeinschaften. So begannen wir mehr und mehr, die gegenseitigen Beziehungen und Abhängigkeiten zwischen der Umwelt und den Lebensgemeinschaften im SNP, die sogenannten Interaktionen, zu erforschen und zu verstehen. Damit sind wir exakt beim Thema dieses Buches. Dieses soll einen Überblick über die Erkenntnisse der letzten 15 Jahre liefern, selbstverständlich ohne den Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben.

Mit den immer komplizierter werdenden Forschungsfragen wurden auch die Anforderungen an die Feldarbeiten immer grösser. Diese waren nur deshalb erfolgreich durchführbar, weil die SNP-Administration die Erhebungen nicht nur bewilligte, sondern auch aktiv unterstützte. Nicht nur das, die Forschung wurde auch innerhalb der Parkverwaltung deutlich gestärkt mit Geld und Personal. Mit-Redaktorin Pia Anderwald, seit 2012 für die Parkverwaltung in der Forschung tätig, ist der beste Beweis dafür. Auch WSL-intern bekam die Parkforschung in der Person der zweiten Mit-Redaktorin, Anita C. Risch, einen gewaltigen Schub. Sie forscht seit 1999 im SNP, hat zahlreiche Projekte entwickelt, durchgeführt und viele (internationale) Kontakte geknüpft. Ohne die Zusammenarbeit mit dem SNP, ohne die vielen Kontakte zu anderen Forschenden und vor allem ohne die Mitarbeit von zahlreichen Personen, die ihr Praktikum, ihre Masterarbeit, Dissertation oder ihr Postdoktorat im SNP durchgeführt haben, wären wir weit vom heutigen Stand der Erkenntnisse entfernt.

Birmensdorf, Mai 2020
Martin Schütz

Literatur

- ACHERMANN, G. (2000) The influence of red deer (*Cervus elaphus* L.) upon a subalpine grassland ecosystem in the Swiss National Park. Dissertation, ETHZ 13479.
- GRÄMIGER, H. & KRÜSI, B.O. (2000) Balthasar Stüssi, 17 July 1908 – 24 October 1992. In: SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O. & EDWARDS P.J. (eds.) Succession research in the Swiss National Park. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 89: 27–38.
- LEUZINGER, E. (1999) Nachts auf Stabelchod. Das zeitlich-räumliche Nutzungsmuster der Rothirsche (*Cervus elaphus* L.) auf der subalpinen Weide Stabelchod im Schweizerischen Nationalpark. MSc thesis, Universität Zurich.
- SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O. & EDWARDS, P.J. (2000) Succession research in the Swiss National Park. Nationalpark-Forschung in der Schweiz 89.

Kapitel 1: Nahrungsangebot in Raum und Zeit

Pia Anderwald, Christian Rossi, Martin Schütz

Die Quantität und vor allem auch die Qualität des Nahrungsangebots bestimmt das räumliche und zeitliche Verteilungsmuster von Herbivoren, ihre Populationsdichten und die Koexistenz zwischen verschiedenen Arten. Die Charakterisierung von Pflanzengemeinschaften hat eine lange Tradition, aber moderne Fernerkundungs- und Labortechniken haben es in den letzten Jahrzehnten möglich gemacht, die Vegetation auf ihre chemischen Eigenschaften und damit ihren Nährstoffgehalt zu untersuchen. In diesem Kapitel beschreiben wir anhand einer Kombination aus «klassischen», Labor- und Fernerkundungsmethoden die Eigenschaften der Vegetation in verschiedenen Lebensräumen des Schweizerischen Nationalparks (SNP). Dabei geht es nicht um die genaue Artenzusammensetzung, sondern um diejenigen Charakteristiken, welche die Verfügbarkeit und Qualität der Nahrung für Herbivoren bestimmen.

Physische Lebensbedingungen

Der SNP erstreckt sich über eine Fläche von 170 km² und liegt im Süd-Osten der Schweiz. Im Süden grenzt er an Italien und an den Nationalpark Stiflserjoch (Stelvio). Durch seine Lage im Zentrum der Alpen ist das streng geschützte Gebiet (IUCN Schutzkategorie 1A – Wildnisgebiet) des SNP von einem inneralpinen Klima geprägt. Dieses zeichnet sich durch relative Trockenheit mit viel Sonne, wenig Nebel und vergleichsweise niedrige Temperaturen aus. Von 1990 bis 2015 variierte der Jahresniederschlag zwischen 558 und 1088 mm mit einem Mittelwert von 846 mm. Das mittlere Jahrestemperaturminimum liegt bei -28.1 °C, das mittlere Jahresmaximum bei 24.7 °C, und der Jahresmittelwert bei 1 °C (METEO SCHWEIZ 2016). Der meiste Niederschlag fällt im Sommer, während die Winter niederschlagsärmer sind. Dadurch ergeben sich im Vergleich zu anderen Gebieten des Kantons Graubünden geringere Schneemengen mit Maximalhöhen von ca. 90 cm auf Buffalora (1968 m ü. M.). Die Schneedecke überdauert von ca. Mitte November bis Mitte Juni in den höheren, von Anfang Dezember bis Mitte Mai in den tieferen Lagen des Parks.

Die Höhendifferenz zwischen niedrigstem (1380 m ü. M.) und höchstem Punkt (3173 m ü. M.; Abb. 1.1a) innerhalb des SNP beträgt knapp 1800 m. Somit umfasst der Park die subalpine, alpine und nivale Vegetationsstufe. Hangneigungen variieren dabei von 0° bis 82°, wobei der überwiegende Teil der Hänge ein mittleres Gefälle zwischen 10° und 50° aufweist (Abb. 1.1b). Die Exposition ist in etwa gleichmässig nach den verschiedenen Himmelsrichtungen verteilt, allerdings mit einem etwas geringeren Anteil südexponierter Flächen (Abb. 1.1c). Durch diese grosse Variabilität in Höhenlage, Hangneigung und Exposition gibt es im SNP ein reiches Mosaik an Lebensräumen mit unterschiedlichem Mikroklima, oft sogar innerhalb desselben Hanges. Zu dieser räumlichen Vielfalt an Lebensräumen kommt die saisonale Dynamik hinzu, die im alpinen Bereich besonders ausgeprägt ist. Ein nordexponierter Hang, der im Sommer grösseren Huftieren Schatten und ein reichhaltiges Nahrungsangebot bietet, kann im Winter aufgrund einer dicken Schnee- und Eisschicht unbewohnbar werden. Die Verteilung von Pflanzen wird daher in der Regel nicht von den «typischen», d. h. mittleren, Umweltbedingungen diktiert, sondern von Extremwerten. Dasselbe gilt für Tiere mit geringem Aktionsra-

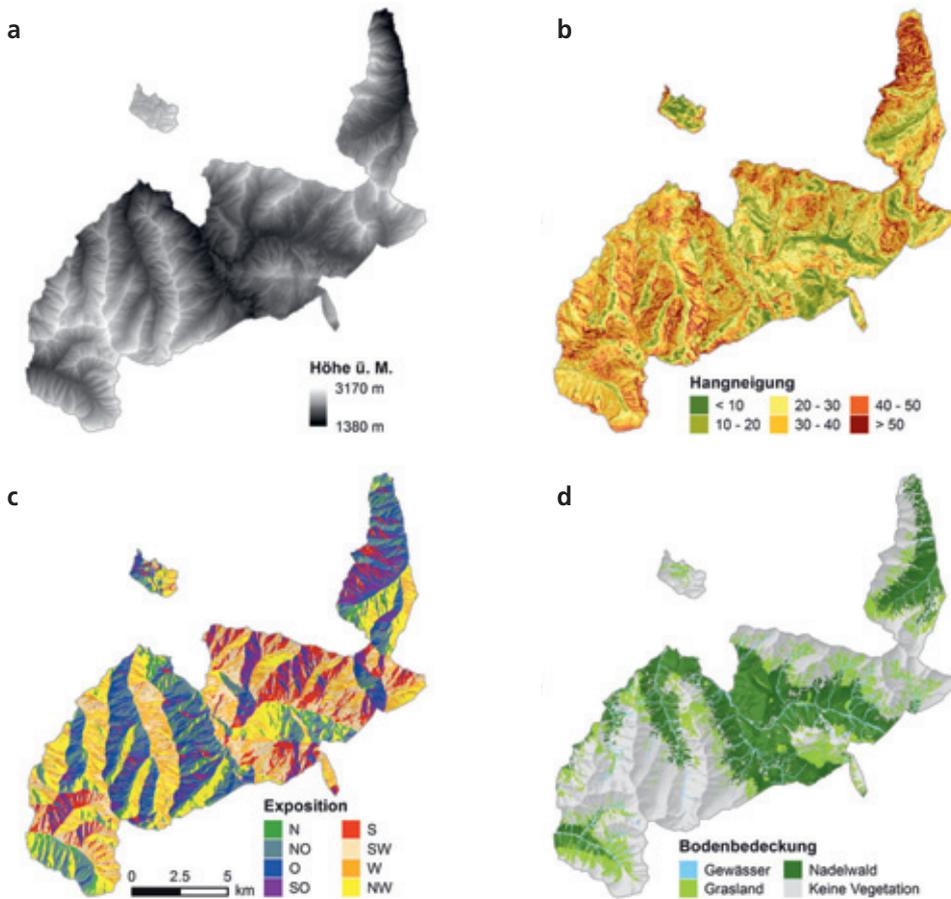


Abb. 1.1: Höhenlage, Hangneigung und Exposition (a–c) und Habitattypen (d) im SNP.

dus, wie z. B. flügellose Insekten oder auch das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*), das an seine Baue gebunden ist.

Lebensräume im Park

In groben Zügen lassen sich die Lebensräume im SNP in Nadelwald (31 % der Gesamtfläche), subalpine und alpine Rasen (17 %) und vegetationsfreie Fläche (51 %; dominiert von Fels und Geröll) unterteilen (Abb. 1.1d). Im Wald dominiert die Bergföhre (*Pinus mugo*; 74 %), gefolgt von Lärche (*Larix decidua*; 16 %), Arve (*Pinus cembra*; 5 %), Fichte (*Picea abies*; 3 %) und

Waldföhre (*Pinus sylvestris*; 2 %); (KURTH et al. 1961; HALLER et al. 2014). Zum Habitatmosaik im SNP trägt auch die frühere Nutzungsgeschichte bei. Zu den ehemaligen menschlichen Aktivitäten im Gebiet gehört der Abbau und die Verhüttung von Eisenerz zwischen dem 14. und 19. Jahrhundert. Damit verbunden war eine intensive Holznutzung, vor allem im Ofenpassgebiet, zunächst für die Produktion von Holzkohle für den Betrieb der Hoch- und Kalköfen, später für den Holzexport nach Österreich. Die gerodeten subalpinen Flächen entwickelten sich zu Grasflächen, die vom Nutzvieh beweidet wurden. Dessen Präsenz führte zu hohen Nährstoffeinträgen (PAROLINI 1995; KUPPER 2012).

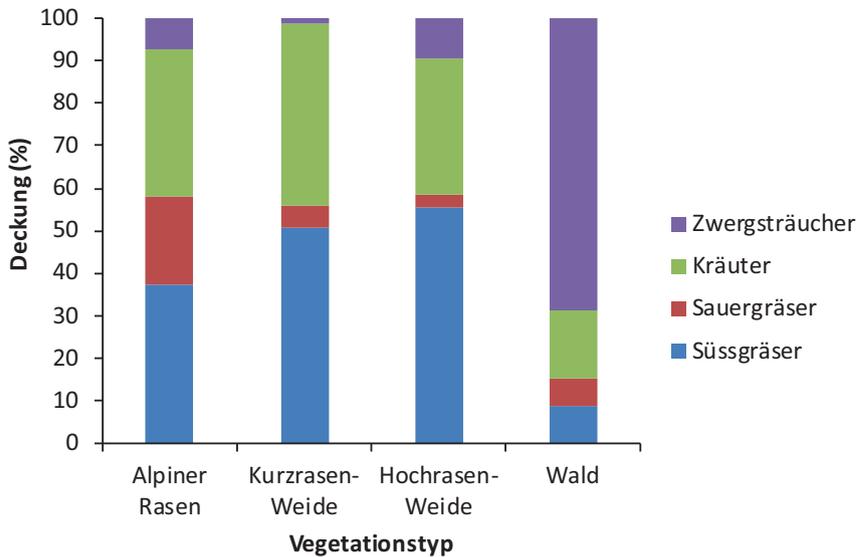


Abb. 1.2: Deckungsgrad von Süssgräsern, Sauergräsern, Kräutern und Zwergsträuchern auf alpinen Rasen, subalpinen Kurzrasen- und Hochrasen-Weiden und in den Wäldern des SNP. Die Daten stammen von botanischen Felddatenerhebungen von mehr als 100 Dauerbeobachtungsflächen (Kasten 3.1).

Durch die Gesamtheit dieser menschlichen Tätigkeiten entwickelte sich ein bis heute erhaltenes Mosaik aus verschiedenen Sukzessionsstadien im SNP (Kapitel 5). Diese reichen von nährstoffreichen Kurzrasen-Weiden über nährstoffarme Hochrasen-Weiden, Bergföhrenwald, gemischte Bestände von Bergföhren, Fichten, Waldföhren, Lärchen und Arven bis zum Arven-Lärchenwald (WILDI & SCHÜTZ 2000; RISCH et al. 2003, 2004). Nährstoffreiche Kurzrasen-Weiden gehen auf die ehemalige Beweidung durch Rinder zurück; nach der Parkgründung wurden diese Weiden aufgrund ihres hohen Nährstoffgehalts besonders für Rothirsche attraktiv und werden von diesen bis heute während des Sommers bis auf eine minimale Vegetationshöhe abgefressen («Golfrasen»). Aus Kurzrasen-Weiden, wo die Nährstoffe mit der Zeit aufgebraucht werden und von denen sich die Rothirsche zurückziehen, entstehen nährstoffarme Hochrasen-Weiden. Auf diesen können sich dann Bergföhren, eine Pionierbaumart, ansiedeln, die schliesslich von langlebigen Baumarten wie der Arve abgelöst werden (WILDI

& SCHÜTZ 2000; RISCH et al. 2003, 2004; SCHÜTZ et al. 2006).

Sowohl auf den alpinen Rasen wie auch auf den subalpinen Kurz- und Hochrasen-Weiden dominieren Süssgräser (Poaceae) die Vegetation mit Deckungsanteilen von 37 bis 56 % (Abb. 1.2). Ähnlich zahlreich sind Kräuter mit 32 bis 43 % Deckungsanteil, während Sauergräser und Zwergsträucher eine viel geringere Bedeutung haben. Trotz der ähnlichen Vegetationszusammensetzung sind die Unterschiede zwischen den verschiedenen Grünlandflächen beträchtlich, wenn Pflanzenarten und nicht Artengruppen zur Charakterisierung beigezogen werden. Auf Kurzrasen-Weiden dominieren beispielsweise die beiden Süssgrasarten Rot-Schwingel (*Festuca rubra*) und Zittergras (*Briza media*), während auf Hochrasen-Weiden das Borstgras (*Nardus stricta*) vorherrscht. Diese unterschiedliche Artenzusammensetzung hat einen grossen Einfluss auf das Verhalten der Pflanzenfresser (Kapitel 2, 4). Die Wälder des SNP unterscheiden sich nicht nur durch die Dominanz der Bäume von Rasen und Weiden, sondern auch in der bodennahen Kraut-

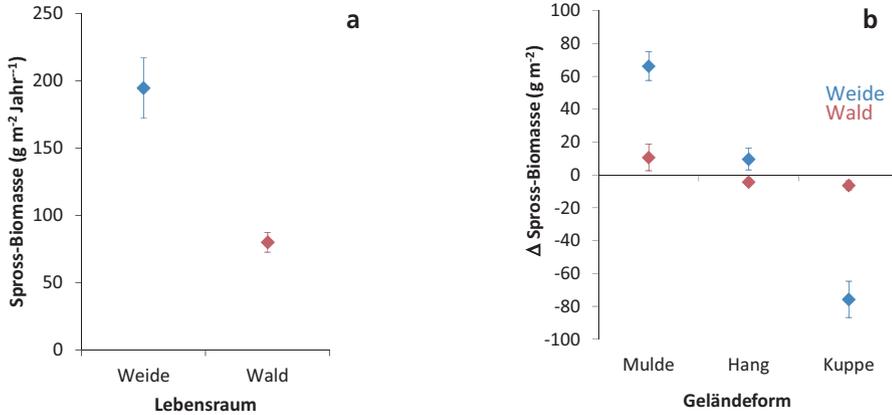


Abb. 1.3: Mittlere oberirdische Biomasse-Produktion der Krautschicht auf Weiden und in Wäldern im SNP (a). Die Mittelwerte beziehen sich auf wiederholte Messungen über die Jahre 2007–2015. Abweichung der Produktivität vom Mittelwert in Abhängigkeit von der Lage der Untersuchungsfläche im Gelände (b).

schrift. Dort dominieren nicht Gräser und Kräuter, sondern Zwergsträucher mit verholzten Stämmchen und Ästchen. Besonders stark vertreten sind Heidegewächse (Ericaceae) wie Schneeheide (*Erica carnea*), Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) oder Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*).

Produktivität und Lebensraum

Die unterschiedlichen Lebensräume im SNP unterscheiden sich deutlich in der Produktivität von oberirdischer Biomasse (Spross-Biomasse) der Krautschicht und damit in der Quantität der für Herbivoren zur Verfügung stehenden Nahrung. Die Krautschicht im Wald weist dabei eine deutlich geringere Produktivität auf als subalpine Weiden, dafür sind die Schwankungen (Länge der senkrechten Linie in Abb. 1.3a) zwischen den Jahren weniger ausgeprägt als auf Letzteren (Abb. 1.3a). Diese geringere Produktivität ist darauf zurückzuführen, dass im Wald weniger Licht in bodennahe Schichten dringt, was sich negativ auf die Biomasse-Produktion auswirkt. Andererseits ist die Krautschicht im Wald durch die Bäume besser vor Umwelteinflüssen, wie z. B. extremen Temperaturen, Sonneneinstrahlung oder Starkregen, geschützt.

Auch die Geländeform kann einen entscheidenden Einfluss auf die Biomasse-Produktion einer Fläche haben: in Mulden können sich Wasser und Nährstoffe sammeln, während das Wasser auf Kuppen abläuft und den Pflanzen dort in geringerer Menge zur Verfügung steht. Besonders deutlich ist dieser Unterschied auf Weiden (Abb. 1.3b), wo in Mulden viel mehr Biomasse wächst als an Hängen und auf diesen wiederum viel mehr als auf Kuppen. Im Wald spielt die mikrotopologische Lage einer Fläche dagegen keine grosse Rolle. In Mulden ist die Produktivität jedoch leicht höher als auf Kuppen (Abb. 1.3b).

Zeitliche Muster der Produktivität

Nicht nur der Lebensraum oder die Geländeform haben Einfluss auf die Produktivität der Krautschicht; auch jährliche oder saisonale Unterschiede können sehr gross sein. Messungen der Produktivität auf den Weiden des SNP, die seit 2007 durchgeführt werden, bestätigen dies. Wurde beispielsweise 2007, im Jahr mit der geringsten Produktivität, nur 97 g Spross-Biomasse pro Quadratmeter geerntet, waren es im produktivsten Jahr 2018 mit 359 g mehr als dreimal soviel (Abb. 1.4). Interessant ist, dass in den

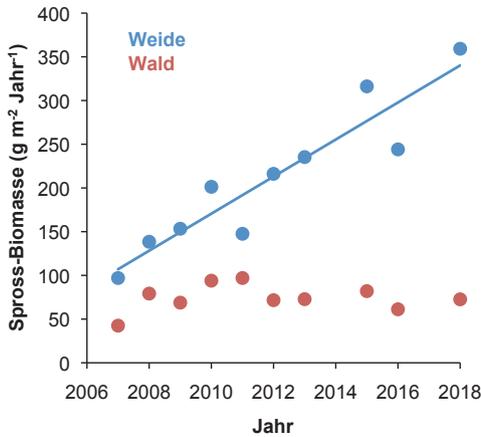


Abb. 1.4: Jährliche Unterschiede in der oberirdischen Biomasse-Produktion (Spross-Biomasse) der Krautschicht auf Weiden und in Wäldern des SNP. Die Produktivität wurde jährlich auf denselben Dauerflächen gemessen.

Jahren seit Beginn des Monitorings ein Trend zu immer höherer Biomasse-Produktion festzustellen ist. Dafür dürften klimatische Faktoren verantwortlich sein, doch ist unklar, welche Faktorenkombinationen wirken. Man könnte sich gut vorstellen, dass z. B. eine längere Vegetationsperiode in Kombination mit mehr Niederschlägen im Frühsommer zu höherer Produktivität führt.

Im Gegensatz zur Weidevegetation wurden im Wald zwar auch zeitliche Schwankungen in der Produktivität festgestellt, aber ohne klaren Trend (Abb. 1.4). Es muss allerdings nochmals betont werden, dass hier nur die Produktivität der für die Ernährung der Pflanzenfresser wichtigen Krautschicht gemessen wurde und nicht der jährliche Zuwachs bei Bäumen. Bei diesen könnten sehr wohl ähnliche Muster wie in der Weidevegetation aufgetreten sein.

Auch innerhalb eines einzelnen Jahres variiert das Pflanzenwachstum. Dazu gehört auch die Produktion von Biomasse von Weidepflanzen. Die saisonale Produktivität der Vegetation wurde beispielsweise im Sommer 2004 auf Untersuchungsflächen gemessen, die über den ganzen SNP verteilt waren (LANGENEGGER 2004). Die frühesten Messungen konnten im Juni

gemacht werden und wurden monatlich bis in den September wiederholt (Abb. 1.5). Die Zeit kurz nach der Schneeschmelze im Juni zeichnete sich durch die höchste produzierte Biomasse aus, während die Produktivität in den Folgemonaten deutlich zurückging und im September nur noch halb so hoch war wie im Juni.

Zeitliche Muster der Nahrungsqualität

Nicht nur die Menge, auch die Zusammensetzung der Spross-Biomasse schwankt in Zeit und Ort, wie Messungen von Rohprotein und Fasergehalt auf den beiden subalpinen Weiden Margun Grimmels (1645 m ü. M.) und Stabelchod (1958 m ü. M.) im Jahre 2015 zeigten. Obwohl örtlich und zeitlich völlig verschieden im Vergleich zu den Produktivitätsmessungen, wurden recht ähnliche Muster gefunden. Vegetationsproben zur Analyse auf Rohprotein und Fasergehalt wurden alle zwei Wochen im Feld gesammelt. Der Fasergehalt steht für schwer verdauliches Pflanzenmaterial, während der Rohproteinanteil auf junges, zartes, photosynthetisch aktives und gut verdauliches Pflanzenewebe hinweist. Rohprotein und Fasergehalt zeigen üblicherweise gegenläufige Werte, wie

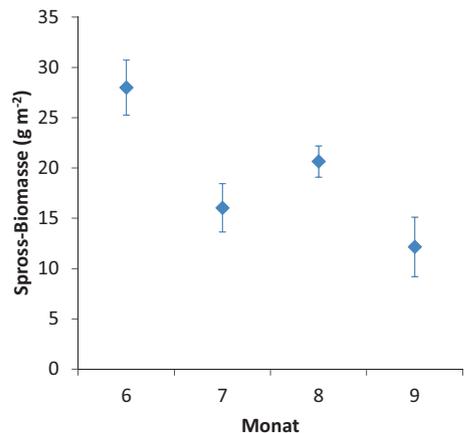


Abb. 1.5: Saisonaler Verlauf der Biomasse-Produktion von Juni (6) bis September (9) im Jahr 2004. Nach LANGENEGGER (2004), abgeändert.