

Welche Faktoren bestimmen den Erfolg der Moderholzverjüngung im Fichtenurwald Scatlè?

Sophie Stroheker Forstschutz und Dendrologie, Institut für Integrative Biologie, ETH Zürich (CH)*
Salome Martin Waldökologie, Institut für Terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)
Thomas N. Sieber Forstschutz und Dendrologie, Institut für Integrative Biologie, ETH Zürich (CH)
Harald Bugmann Waldökologie, Institut für Terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)
Marc Weiss Forstbetrieb Winterthur (CH)

Which factors determine regeneration on nurse logs in the Scatlè virgin forest?

Harsh environmental conditions in subalpine forests render Norway spruce regeneration difficult, limiting germination and establishment to a few microsites such as decaying logs. In 2002, spruce regeneration was studied on coarse woody debris (CWD) in the Swiss virgin forest Scatlè. In 2012, regeneration status and the factors characterizing environmental conditions were re-assessed. The statistical model that had been parameterized with the 2002 data also performed well with the explanatory variables measured in 2012, indicating that regeneration on CWD is a non-random, complex process resulting from the interaction of several ecological factors. A 5.5-fold increase of regeneration density was observed over the past ten years, which is most likely attributable to a higher abundance of suitable microsites on CWD: 1) an increase of moderately and strongly decayed wood, 2) average sunshine duration in June of 50 to 120 minutes per day, 3) a decrease of the plot-to-ground distance with little competition by the surrounding ground vegetation, 4) an increase of the thickness of moss cover. The most years of 2009 and 2011 certainly were influential for the increase of regeneration density. Establishment of regeneration may start as early as six years after tree death, but logs older than 23 years were most suitable. Natural regeneration on rotten wood thus is a slow and long-lasting process, and the sustainability of regeneration requires a continuous supply of dead wood of different decay stages. Besides the important role of dead and dying trees for spruce regeneration, we also found an important role of CWD for biodiversity, as fifteen species of decay fungi were detected, two of them having the status of endangered species.

Keywords: Norway spruce, regeneration, nurse logs, subalpine, virgin forest
doi: 10.3188/szf.2014.0339

* Universitätstrasse 16, CH-8092 Zürich, E-Mail sophie.stroheker@usys.ethz.ch

Viele europäische Gebirgswälder sind Schutzwälder. Sie schützen Bevölkerung und Infrastruktur vor Naturgefahren wie Lawinen, Steinschlägen und Murgängen (Brang 2001). Um die Schutzwirkung nachhaltig gewährleisten zu können, braucht es in diesen Wäldern ausreichend Verjüngung, was jedoch nicht überall gegeben ist (Duc & Brang 2003). Vor 100 bis 200 Jahren wurde die natürliche Verjüngung von Wäldern durch Plünderschläge und Beweidung zum Teil stark beeinträchtigt oder blieb ganz aus (Frehner et al 2005). Durch Weideverbote im Wald konnte sich die Verjüngung vielerorts wieder etablieren, was jedoch dazu führte, dass heute oft einformige Bestände mit einem geringen Totholzanteil vorhanden sind (Eichrodt 1970).

Eine Vielzahl von Faktoren wie Wärmemangel, lang anhaltende und hohe Schneebedeckung, Schneebewegungen, Schneeschimmel, starke Sonneneinstrahlung, trockene Luft, Streu- und Rohhumusaufgaben mit ungünstigen Keim- und Nährbedingungen, dichte Bodenvegetation, Frosttrocknis und Wildver-

biss erschweren das Aufkommen der Verjüngung im subalpinen Fichtenwald (Frehner et al 2005, Landolt 2003). Die erfolgreiche Verjüngung hängt in Wäldern der subalpinen Stufe daher stark vom Vorhandensein günstiger Kleinstandorte ab. Verjüngung von Fichte (*Picea abies*) zum Beispiel findet man hauptsächlich auf feuchtem Totholz und auf Mineralerde. An solchen Standorten kann die Verjüngung hingegen sehr dicht sein (Frehner et al 2005, Brang 1996).

Zahlreiche Studien aus der ganzen Welt haben gezeigt, dass Moderholz bei der Verjüngung in hohen Lagen eine wichtige Rolle spielt, insbesondere an hochstaudenreichen Standorten (Ott et al 1997). Kupferschmid & Bugmann (2005) beschreiben Totholz als besonders geeignetes Substrat für die Fichtenverjüngung in den Schweizer Gebirgswäldern, und eine Untersuchung zur Baumverjüngung im Schweizer Urwald von Derborence bestätigt, dass Moderholz einen günstigen Verjüngungsstandort darstellt (Zollinger 2010). Auch aus anderen Teilen Europas wird von einer starken Affinität der Fichtenverjüngung für Tot-



Abb 1 Beispiel eines Plots von 50 cm × 50 cm auf einem abgestorbenen Stamm.

holz berichtet. In den polnischen Karpaten fanden Szweczyk & Szwagrzyk (1996) auf Totholz eine 20-mal höhere Verjüngungsdichte als auf Waldboden. In einer in Tschechien durchgeführten Studie zur Substratpräferenz der Fichtenverjüngung etablierten sich 50 bis 80% der Jungpflanzen auf Totholz, obwohl dieses nur 4 bis 9% des Bodens bedeckte (Svoboda et al 2010). Anderson & Winterton (1996) beobachteten Moderholzverjüngung von *Picea engelmannii* in einem subalpinen Gebirgswald in den amerikanischen Rocky Mountains. In kanadischen Wäldern wurde Moderholzverjüngung von *Picea glauca* und *Abies balsamea* nachgewiesen (Simard et al 1998). Die meisten dieser Untersuchungen beziehen sich auf einen einzigen Zeitpunkt. Das Vorhandensein von Moderholzverjüngung bedeutet aber nicht zwingend, dass diese auch erfolgreich sein wird. Es gibt nur wenige Untersuchungen, die sich mit der zeitlichen Entwicklung der Moderholzverjüngung befassen.

Martin (2003) hat im Jahr 2002 die Situation der Moderholzverjüngung von Fichte im Urwald Scatlè (Graubünden) festgehalten. Auf 50 liegenden Totholzstücken wurde an 339 Untersuchungspunkten eine Vielzahl von Variablen gemessen, welche die lokalen ökologischen Gegebenheiten sowie den Zustand der Verjüngung charakterisierten. Zehn Jahre später, im Jahr 2012, wurden diese Punkte im Rahmen der vorliegenden Studie wieder aufgesucht, um den Zustand der Verjüngung erneut zu untersuchen. Ziel war, Aussagen über die zeitliche Entwicklung der Fichtenverjüngung auf Totholz zu machen und dabei folgende Fragen zu beantworten:

1. Wie haben sich die Umweltfaktoren im Urwald Scatlè von 2002 bis 2012 verändert?
2. Welchen Einfluss haben diese Veränderungen auf die Verjüngung auf Moderholz?
3. Welche Schlüsse für die Praxis können daraus abgeleitet werden?

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Der Urwald Scatlè befindet sich am Nordnordosthang des Piz Dado im Val Frisal bei Breil/Brigels im Kanton Graubünden. Die fünf Hektaren grosse Kernzone steht seit 1910 unter Schutz und bildet somit das älteste Waldreservat der Schweiz.¹ Der Schweizerische Forstverein war massgeblich daran beteiligt, den Wald von Scatlè unter Schutz zu stellen (Hillgarter 1971, Zuber 2012). 1965 wurde das Reservat auf neun Hektaren vergrössert. Diese Fläche bildet die Grundlage für die waldbaulichen Interventionen im Reservat. Im Jahr 2000 wurde das Waldreservat dann auf 24 Hektaren erweitert und erstreckt sich heute von 1520 m ü. M. bis zur Waldgrenze auf etwa 2015 m ü. M. Pollenanalysen haben gezeigt, dass der Wald mindestens seit dem 13. Jahrhundert nicht genutzt wurde (Kral & Mayer 1969).

Ein nacheiszeitlicher Felssturz aus konglomeratischem Verrucano schuf im steilen, 70 bis 100% geneigten Gelände eine Blockschutthalde. Durch den Bergsturz entstand ein unterirdisches Kluftsystem, in welchem kalte Luft vom oberen in den unteren Reservatsteil strömt und lokal zu sehr tiefen Temperaturen führen kann (Hillgarter 1971, Heiri & Hallenbarter 2011). Das Klima im Scatlè ist feucht und kühl. Die jährliche Niederschlagssumme beträgt 1400 bis 1500 mm bei einer Jahresmitteltemperatur von 2.2 °C und einer mittleren Julitemperatur von 12.0 °C (die Klimadaten basieren auf Messungen der Station Panix auf 1300 m ü. M.; Hillgarter 1971, Bigler 2003). Die Vegetationsperiode dauert von Mitte Mai bis Anfang September, wobei Schneefall ganzjährig vorkommen kann.

Standortkundlich handelt es sich weitgehend um die Blockschuttausbildung des Alpenlattich-Fichten-Waldes (*Homogyno-Piceetum*, 57Bl; Frehner et al 2005). Im Reservat dominiert die Fichte. Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), Grünerle (*Alnus viridis*) und Roter Holunder (*Sambucus racemosa*) kommen in Lawenzügen und Lichtungen auf. Ein dichtes Gebüsch aus Grünerlen löst ab rund 1780 m ü. M. den Fichtenwald ab und erstreckt sich bis zur Baumgrenze. In der Krautschicht finden sich vor allem Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Wollreitgras (*Calamagrostis villosa*) und Breiter Wurmfarn (*Dryopteris dilatata*; Heiri & Hallenbarter 2011).

Datenerhebung und Auswertung

Die Daten wurden in der unteren Hälfte des Reservats bis auf eine Höhe von rund 1800 m ü. M. erhoben, wo seit 1965 regelmässig waldkundliche Interventionen stattfinden. Im Jahr 2002 waren hier auf

¹ Objektblatt zum Naturwaldreservat Scatlè: www.gr.ch/DE/institutionen/verwaltung/bvfd/awn/dokumentenliste_afw/3_4_3_3_002_scatle_beschrieb.pdf (29.9.14)

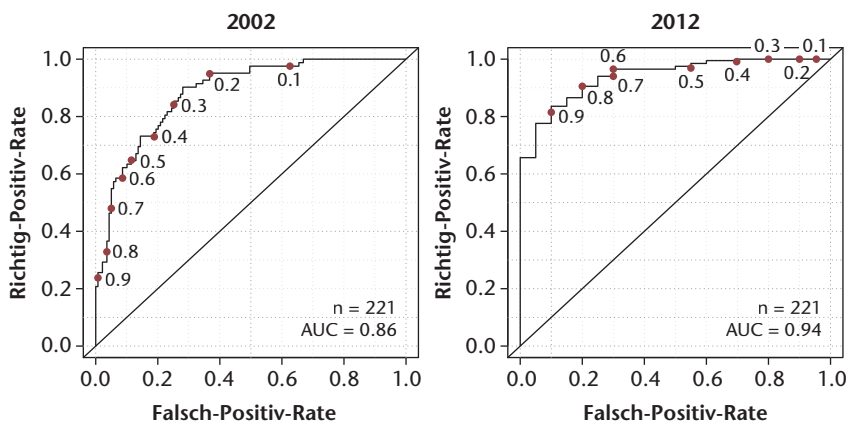


Abb 2 Grenzwertoptimierungskurven: Vergleich von beobachtetem und mit den generalisierten linearen Modellen (GLM) berechnetem Vorhandensein oder Fehlen von Verjüngung in den Jahren 2002 und 2012. Die Zahlen bei den Punkten geben die Trefferquote an (0.9 = 90%, 0.8 = 80% usw.). Je konvexer die Funktion, desto besser ist das Modell (verläuft die Funktion entlang der Diagonalen, ist das Modell kein besserer Schätzwert als der Zufall). AUC = Fläche unter der Kurve, n = Anzahl Plots.

liegendem Totholz (im Abstand von 3 m), auf Wurzeltellern und -stöcken kleine Untersuchungsflächen (50 cm × 50 cm), nachfolgend als Plots bezeichnet, definiert und markiert worden (Abbildung 1; Martin 2003). Im Rahmen der Untersuchung im Jahr 2012 wurden diese Plots wieder aufgesucht, wobei folgende Variablen erneut aufgenommen wurden: Anzahl Verjüngungspflanzen im Plot, Durchmesser des Stammes in der Plotmitte, Zersetzungsgrad des Totholzes gemäss Renvall (1995), wobei auf Zersetzungsgrad 5 verzichtet wurde, prozentualer Anteil der Rinden- und Moosbedeckung, Höhe der Mooschicht (Mittelwert aus fünf Messungen), Substrat unter dem Stamm (Stamm nicht aufliegend, Holz, Fels oder Boden), Deckungsgrad der Vegetation im Plot, Distanz zum Boden (vertikale Distanz zwischen Plotmitte stammunterseits und Boden) und Mikrostandort der Verjüngung (Wurzelteller, Wurzelstock, in Rissen am Stamm oder an der Peripherie des intakten Stammes).

Pilzfruchtkörper Holz abbauender Basidiomyzeten wurden, falls an den Plots vorhanden, makroskopisch bestimmt. Zusätzlich wurde auf jedem Plot zirka 10 cm unterhalb der Plot-Oberseite mit einem zuvor sterilisierten Zuwachsbohrer ein Bohrkern entnommen, im Labor auf ein Selektivmedium gelegt und vier Wochen bei 20 °C inkubiert (Sieber 1995). Aus den Pilzkulturen wurde die Pilz-DNA nach Gross et al (2014) extrahiert. Zur Identifikation der Art wurde die Internal-Transcribed-Spacer-Region (ITS-Region) der ribosomalen DNA sequenziert und mit Datenbanken verglichen (Queloz et al 2011, Altschul et al 1990).

In den Jahren 1965, 1977, 1989 und 2006 war der gesamte Waldbestand (Kluppschwelle 4 cm) im Rahmen der Naturwaldforschung² inventarisiert worden. Diese Daten erlaubten es, den Fallzeitpunkt der Stämme einer Periode zwischen zwei Inventuren zuzuordnen. Des Weiteren wurden an jedem Plot

Fischaugenfotos aufgenommen, um den Kronenöffnungsgrad, die mittlere Sonnenscheindauer im Juni (Minuten pro Tag) und die prozentuale Sonneneinstrahlung (potenzielle direkte und indirekte Strahlung unter Berücksichtigung von Krone und Topografie) zu berechnen. Für diese Berechnungen wurden die Softwares SideLook (Version 1.1.01) und Gap Light Analyzer (Version 2.0) verwendet.

Statistische Auswertung

Da nicht alle 339 Plots von 2002 wieder lokalisiert werden konnten, wurde der Datensatz aus dem Jahr 2002 auf jene Plots reduziert, die im Jahr 2012 wieder gefunden wurden, um die Vergleichbarkeit der Analysen zu gewährleisten. Vor der Modellbildung wurden sämtliche Daten und Messungen auf mögliche Korrelationen getestet. Bei Variablen, die eine Pearson-Korrelation von $r \geq 0.5$ aufwiesen,³ wurde jeweils nur eine für die Modelle ausgewählt. Als erklärende Variablen wurden verwendet: Durchmesser des Stammes, Zersetzungsgrad des Stammes, Rinden- und Moosbedeckung, Substrat unter dem Stamm, Deckungsgrad der Vegetation, Distanz zum Boden, Fallzeitpunkt des Stammes und mittlere Sonnenscheindauer im Juni. Ausgehend von der Arbeit von Martin (2003) diente das Vorhandensein (1) oder Fehlen (0) von Verjüngung als Zielvariable für die generalisierten linearen Modelle (GLM).

Das GLM wurde zuerst mit dem Datensatz aus dem Jahr 2002 gerechnet, dann wurde mit den Daten aus dem Jahr 2012 ein analoges GLM aufgestellt. Um die Modellqualität bezüglich der Vorhersagegenauigkeit zu überprüfen, wurden die Receiver-Operating-Characteristic-Kurven (ROC-Kurven) beziehungsweise Grenzwertoptimierungskurven für beide Modelle erstellt und zu jeder Kurve die Fläche unterhalb der Kurve (AUC = Area Under the Curve) berechnet. Dieser Wert liegt zwischen 0 und 1, wobei 0.5 als das Resultat eines Zufallsprozesses angesehen wird (Fielding & Bell 1997).

Zeitliche Veränderungen der Variablen zwischen den beiden Aufnahmen wurden mit dem Wilcoxon-Rangsummen-Test auf statistische Signifikanz hin geprüft (Signifikanzniveau $\alpha = 0.05$). Zur Veranschaulichung der Ergebnisse wurde die Anzahl Verjüngungspflanzen pro Plot auf einen Quadratmeter umgerechnet respektive die Verjüngungsdichte berechnet. Die Auswertung und Visualisierung der Daten erfolgte mit der Software R (für Mac, Version 2.14.2). Die ROC-Kurven für die GLM aus den Jahren 2002 und 2012 wurden mit den Funktionen roc.plot und roc.area im verification package (Version 1.35) erstellt.

² www.waldreservate.ch (30.9.2014)

³ Variablen mit Pearson-Korrelation $r \geq 0.5$: Durchmesser des Stammes und Mikrostandort der Verjüngung, Moosbedeckung und Höhe der Mooschicht sowie sämtliche Variablen des Lichtes

Variable	GLM 2002		GLM 2012	
	Schätzwert	P-Wert	Schätzwert	P-Wert
Durchmesser des Stammes	–	–	5.82×10^{-02}	0.02 (**)
Zersetzungsgrad 3	2.79	0.02 (**)	–	–
Zersetzungsgrad 4	2.95	0.01 (**)	–	–
Moosbedeckung	0.03	2.65×10^{-05} (***)	5.18×10^{-02}	0.01 (**)
Deckungsgrad der Vegetation	0.06	0.002 (**)	–	–
Akaike Information Criterion (AIC)	215.58		101.43	

Tab 1 Signifikante Variablen der generalisierten linearen Modelle (GLM) von 2002 und 2012 sowie deren Schätzwerte und P-Werte. Signifikanzniveaus: *: $0.05 \geq p > 0.01$, **: $0.01 \geq p > 0.001$, ***: $0.001 \geq p$.

Resultate

Insgesamt konnten 244 (72%) der 339 Probe­flächen wiedergefunden oder mindestens zum Teil rekonstruiert werden. Die Grenzwertoptimierungskurve zeigt, dass sich die Daten aus dem Jahr 2002 gut mit einem generalisierten linearen Modell vorhersagen lassen (AUC=0.86). Ebenso lassen sich die Daten, die 2012 erhoben wurden, gut damit vorhersagen (AUC=0.94; Abbildung 2).

Im Jahr 2002 hatten der Zersetzungsgrad der Stämme, die Moosbedeckung der Plots und der Deckungsgrad der Vegetation einen signifikanten Einfluss auf das Vorhandensein von Verjüngung, 2012 jedoch lediglich der Durchmesser der Stämme sowie die Moosbedeckung der Plots (Tabelle 1). Die Rindenbedeckung, das Substrat unter dem Stamm, die Distanz zum Boden, der Fallzeitpunkt und die mittlere Sonnenscheindauer hatten dagegen in beiden Jahren keinen signifikanten Einfluss auf das Vorkommen der Verjüngung, zum Teil aber sehr wohl auf die Verjüngungsdichte. Tabelle 2 zeigt, bei wie vielen Plots eine Zu- oder Abnahme der gemessenen Werte festzustellen war und bei wie vielen Plots keine Veränderung stattgefunden hat.

Auf den 244 Plots waren im Jahr 2002 insgesamt 410 Verjüngungspflanzen gezählt worden. Im Jahr 2012 waren es 2336, d. h., dass die Anzahl der Verjüngungspflanzen um das 5.5-Fache zunahm ($P < 0.01$; Abbildung 3a). Im Vergleich zu den Messungen 2002 nahm die mittlere Sonnenscheindauer

im Juni 2012 von 109 Minuten pro Tag auf 97 Minuten pro Tag ab ($P < 0.001$; Abbildung 3b). Die höchsten Verjüngungsdichten im Scatlè kommen auf Plots vor, die im Juni zwischen 50 und 120 Minuten Sonnenschein pro Tag aufweisen. Die durchschnittliche Moosbedeckung nahm von 23% auf 37% zu ($P < 0.001$; Abbildung 3c), während die durchschnittliche Distanz der Stämme zum Waldboden von 42 cm auf 20 cm abnahm ($P < 0.001$; Abbildung 3d). Die durchschnittliche Mooshöhe betrug in beiden Aufnahmejahren 2 cm, die maximale Mooshöhe 10 cm im Jahr 2002 respektive 8.5 cm zehn Jahre später.

Die Zersetzung der Stämme nahm signifikant zu ($p < 0.001$; Abbildung 4): Während im Jahr 2002 noch 29 Plots dem Zersetzungsgrad 1 zugeordnet worden waren, fehlte diese Kategorie bei der erneuten Erhebung 2012 vollständig. Alle diese Plots wiesen 2012 Zersetzungsgrad 2 oder höher auf. 2002 war die Verjüngung auf den Plots des Zersetzungsgrads 4 signifikant häufiger als auf den Plots der Zersetzungsgrade 1 bis 3 ($p < 0.02$; Abbildung 5). Zehn Jahre später fand sich die meiste Verjüngung auf den Plots der Zersetzungsgrade 3 und 4, und sie war hier signifikant häufiger als auf Stämmen des Zersetzungsgrads 2 ($p < 0.05$). Auf den Plots der Zersetzungsgrade 3 und 4 unterschied sich die Verjüngung 2012 nicht mehr ($p > 0.1$; Abbildung 5).

Für das Jahr 2002 lässt sich bezüglich Verjüngungsdichten kein signifikanter Unterschied zwischen den verschiedenen Fallzeitpunkten der Baumstämme nachweisen ($p > 0.05$; Abbildung 6). 2012 befanden sich die Plots mit den grössten Verjüngungsdichten auf Stämmen, welche zwischen 1977 und 1989 umgestürzt waren ($p < 0.05$; Abbildung 6). Auf Stämmen mit einem Fallzeitpunkt vor 1965 (> 47 Jahre) besteht die Verjüngung oftmals nur noch aus wenigen, dafür gut entwickelten Jungbäumen.

Insgesamt konnten 15 Pilzarten auf den Plots identifiziert werden (Tabelle 3). Der am häufigsten auftretende Holzzerstörer (visuell und molekular) war der Rotrandige Baumschwamm (*Fomitopsis pini-cola*), ein typischer Braunfäuleerreger. Als zweithäufigster Pilz wurde die Reihige Tramete (*Antrodia serialis*) nachgewiesen. Der ebenfalls relativ häufige

Variable	Anzahl Plots		
	Abnahme	Konstant	Zunahme
Verjüngung (ja/nein)	4	110	130
Anzahl Verjüngungspflanzen	14	23	207
Zersetzungsgrad des Totholzes	25	80	139
Mittlere Sonnenscheindauer im Juni	155	0	89
Durchmesser des Stammes ¹	95	44	103
Distanz zum Boden ¹	156	51	27
Rindenbedeckung ¹	95	116	24 ²
Moosbedeckung	40	59	145

Tab 2 Anzahl Plots pro gemessene Variable mit einer Abnahme, einer Zunahme oder ohne Veränderung zwischen 2002 und 2012. 1) Messung nicht auf allen Plots möglich, 2) mögliche Ursache: unterschiedliche Schätzmethode.

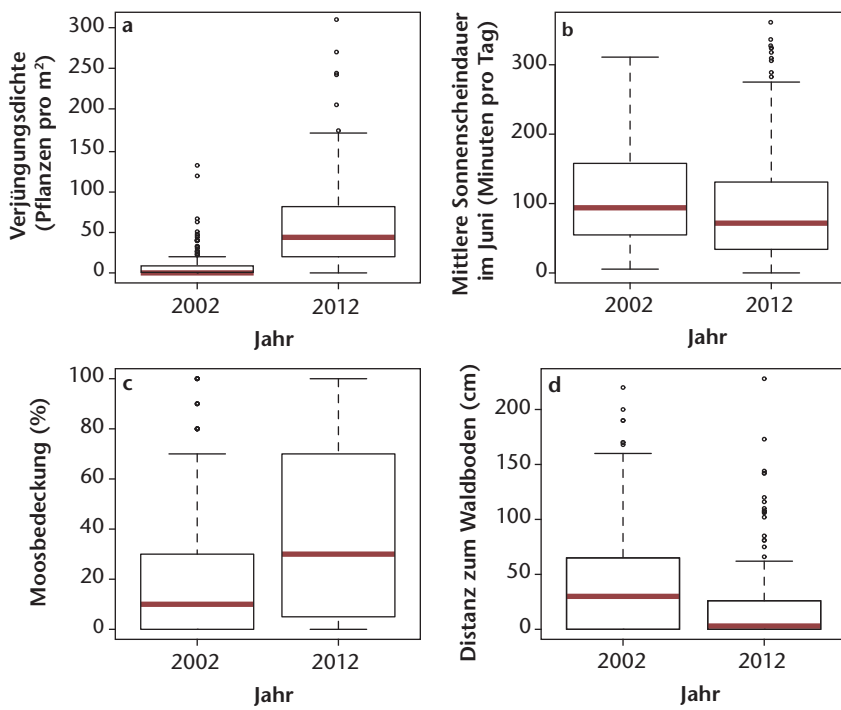


Abb 3 Verjüngungsdichte (a), mittlere Sonnenscheindauer im Juni (b), Moosbedeckung (c) und Distanz des Stammes zum Waldboden (d) für die beiden Aufnahmejahre 2002 und 2012.

Rosaporige Baumschwamm (*Fomitopsis rosea*) ist ein Urwaldzeiger und auf der Roten Liste der Grosspilze zu finden. Auch auf der Roten Liste ist der Blaugraue Fichtenschichtpilz (*Veluticeps abietina*), den wir im Reservat ebenfalls nachweisen konnten (Breitenbach & Kränzlin 1986, Senn-Irlet et al 2007).

Wissenschaftlicher Name	Deutscher Name	Häufigkeit ¹	Fäuletyp ²
<i>Antrodia serialis</i>	Reihige Tramete	10	Braunfäule
<i>Athelia</i> sp.	–	1	–
<i>Climacocystis borealis</i>	Nordischer Porling	2	Weissfäule
<i>Conferiticium ochraceum</i>	–	1	–
<i>Coniophora olivacea</i>	Oliver Braunsporrindenpilz	1	–
<i>Coniophora puteana</i>	Brauner Kellerschwamm	5	–
<i>Fomitopsis pinicola</i>	Rotrandiger Baumschwamm	26	Braunfäule
<i>Fomitopsis rosea</i>	Rosaporiger Baumschwamm	5	Braunfäule
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	Zaunblättling	1	Braunfäule
<i>Heterobasidion parviporum</i>	Fichtenwurzelschwamm	4	Weissfäule
<i>Hypochnicium subrigescens</i>	–	1	–
<i>Ischnoderma benzoinum</i>	Schwarzgebändeter Harzporling	1	Weissfäule
<i>Postia fragilis</i>	Vergänglicher Saftporling	1	Braunfäule
<i>Stereum rugosum</i>	Runzeliger Schichtpilz	1	–
<i>Veluticeps abietina</i>	Blaugrauer Fichtenschichtpilz	1	–

Tab 3 Sequenzierte und visuell bestimmte Basidiomyceten und deren Häufigkeit.

1) Anzahl Plots, an welchen entweder ein Pilzfruchtkörper der jeweiligen Art identifiziert oder erfolgreich Pilzmyzel aus den Holzproben isoliert und sequenziert werden konnte, 2) nach Breitenbach & Kränzlin (1986).

Diskussion und Schlussfolgerung

Die Verjüngung auf Totholz ist das Resultat komplexer Interaktionen verschiedener Faktoren. Die hohen AUC-Werte der ROC-Kurven zeigen jedoch, dass sich die gemessenen Faktoren gut eignen, um die beobachtete Verjüngung mit einem generalisierten linearen Modell zu modellieren, und dass sich die ökologische Nische für die Fichtennaturverjüngung in den zehn Jahren nur wenig verändert hat. Allerdings scheint die Stärke des Einflusses der einzelnen Faktoren im Laufe der Zeit zu variieren. So hatte einzig die Moosbedeckung in beiden Jahren einen signifikanten Einfluss auf die Verjüngung. Der Einfluss des Stammdurchmessers war nur 2012 und derjenige des Zersetzungsgrads sowie des Deckungsgrads der Vegetation nur 2002 signifikant.

Die mittlere Sonnenscheindauer im Juni hat zwischen den beiden Aufnahmen signifikant abgenommen. Da zwischen 2002 und 2012 keine grösseren Störungen wie Lawinen oder Borkenkäferbefall auftraten, war die Entwicklung zu einem mindestens vorübergehend dunkleren Bestand zu erwarten (Schütz 2002, Heiri & Hallenbarter 2011). Hillgarter (1971) beschrieb den Wald von Scatlè als strukturell divers, prognostizierte aber eine Entwicklung in Richtung eines gleichförmigeren Bestandes. Hingegen argumentierte Leibundgut (1984), dass Fichtenurwälder auf Extremstandorten wie Blockschutthalden keine gleichförmige Optimalphase erreichen. Aufgrund der immer wiederkehrenden Störungen wird der Wald von Scatlè sehr wahrscheinlich keinen klassischen Gleichgewichtszustand erreichen (Heiri & Hallenbarter 2011).

Die Sonnenscheindauer ist abhängig vom Kronenöffnungsgrad, der sich durch Störungen sehr schnell ändern kann. Sofern Totholz vorhanden ist, kann der Kronenöffnungsgrad einen starken Einfluss auf das Vorkommen von Verjüngung haben: Ungünstige Lichtverhältnisse limitieren das Wachstum der Fichte (Zielonka 2006). Die Fichte gilt zwar als Baumart mit mittlerer Schattentoleranz (Schmidt-Vogt

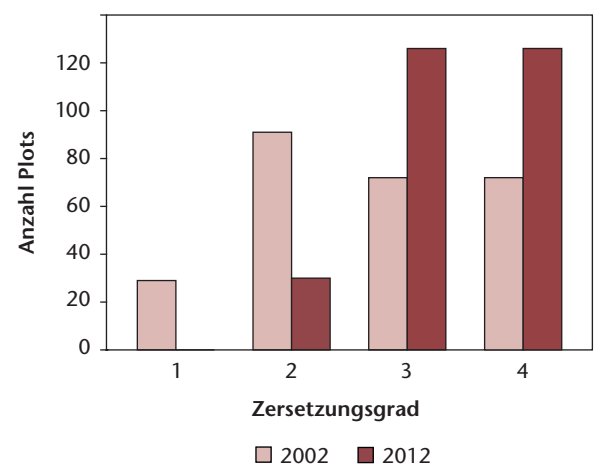


Abb 4 Verteilung der Plots auf die Zersetzungsgrade 1 bis 4.

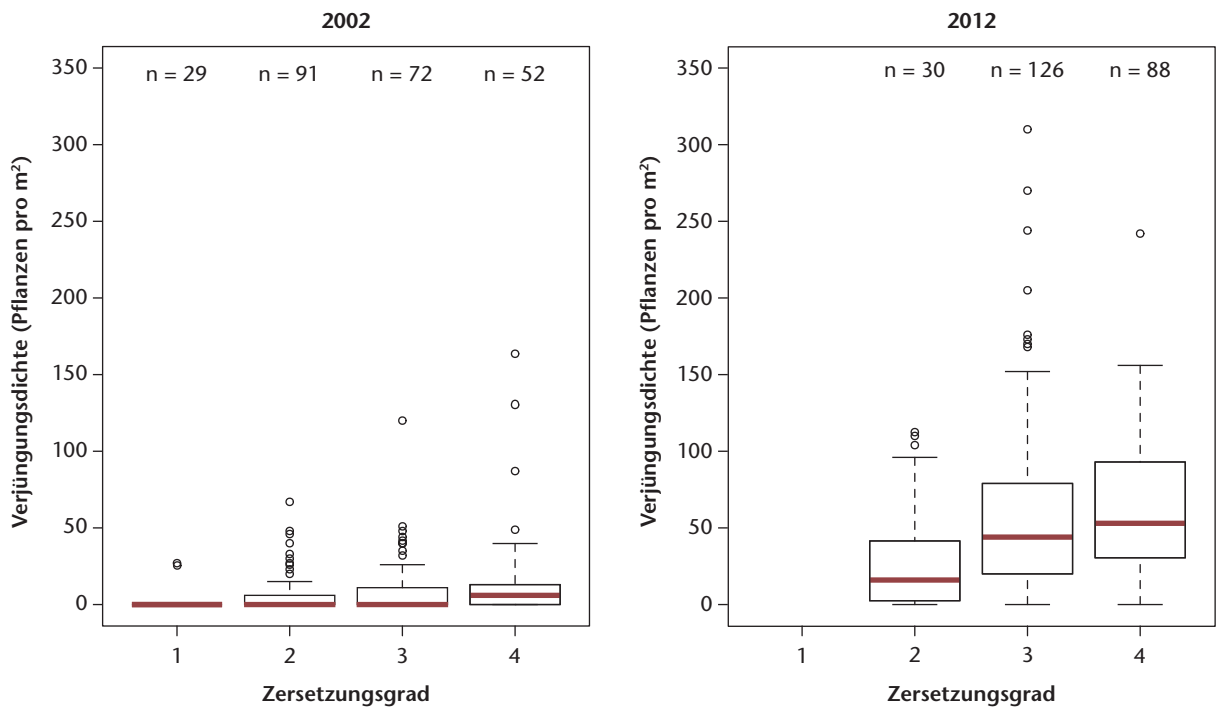


Abb 5 Verjüngungsdichte in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad für die beiden Aufnahmejahre 2002 und 2012. *n* bezeichnet die Anzahl Plots.

1987, Lyr et al 1964), nach Wasser & Frehner (1996) benötigt Fichtenverjüngung in der subalpinen Zone aber eine Junisonnenscheindauer von mindestens 60 bis 120 Minuten pro Tag, um sich erfolgreich etablieren zu können. Zum Aufwachsen benötigt sie dann eine Junisonnenscheindauer von über 120 Minuten (Frehner et al 2005). Die höchste Verjüngungsdichte im Scatlè-Wald tritt in der Tat auf Plots auf, welche im Juni zwischen 50 und 120 Minuten Sonnenschein pro Tag aufweisen, d. h. 14 bis 33% der zu dieser Jah-

reszeit im Rahmen dieser Studie gemessenen maximalen Sonnenscheindauer von 361 Minuten pro Tag. Bei sehr hoher Einstrahlung kann das Moderholz auf Lichtungen und exponierten Stellen im Sommer austrocknen, vor allem wenn es keinen Kontakt mit dem Boden hat. Dies kann zum Absterben der Fichtenverjüngung führen (Schmidt-Vogt 1987). Deshalb ist nur ein relativ schmaler Bereich zwischen «zu wenig» und «zu viel» Sonne für die Moderholzverjüngung wirklich förderlich.

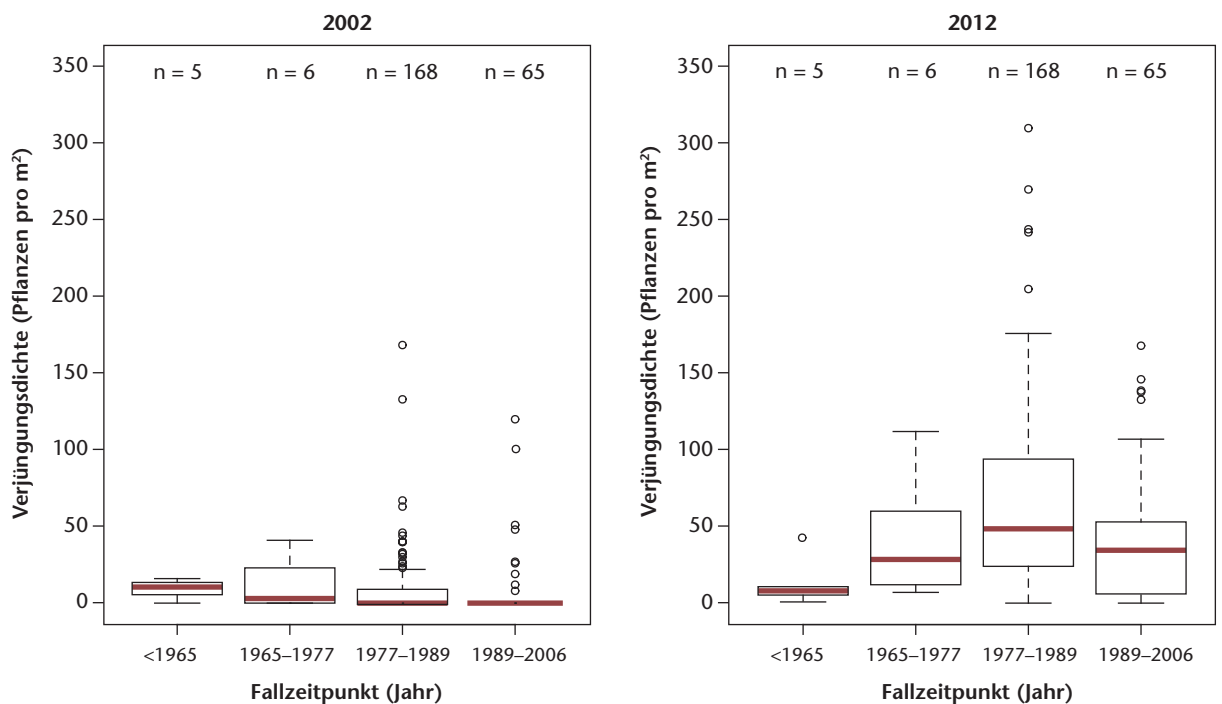


Abb 6 Verjüngungsdichte in Abhängigkeit vom Fallzeitpunkt des Stammes für die beiden Aufnahmejahre 2002 und 2012. *n* bezeichnet die Anzahl Plots.



Abb 7 Eine nicht allzu hohe Moosbedeckung kann die Fichtenverjüngung auf toten Baumstämmen fördern.

Die Moosbedeckung aller Plots nahm in der zehnjährigen Zeitspanne signifikant zu, was auf die dunkleren (und somit auch feuchteren) Bedingungen zurückzuführen sein dürfte. Ein positiver Einfluss der Moosdecke auf die Verjüngung wurde von Sugita & Nagaike (2005) und von Nakamura (1992) in Japan beobachtet. Untersuchungen von Narukawa et al (2003) haben gezeigt, dass Moose in der Lage sind, Wasser zurückzuhalten und somit ein feuchteres Mikroklima auf den Plots zu schaffen. Dies ist für die Fichte von grosser Bedeutung, besonders auf dicht übershirmten Plots oder solchen, die stark der Sonne ausgesetzt sind und auf denen die Wasserverfügbarkeit dadurch zum limitierenden Faktor wird (Schmidt-Vogt 1987). Andere Studien berichten jedoch auch von negativen Effekten zu hoher Moosdecken auf die Verjüngung (Harmon et al 1986). So erhöhte das Entfernen von Moospolstern die Erfolgchancen der Fichtenansamung (Brang 1996). Untersuchungen von Sorg (1980) zur Verjüngungsökologie der Fichte im subalpinen Wald zeigten, dass gewisse Moosarten gerade an Standorten mit vergleichsweise spärlicher Verjüngung häufig auftraten. In der vorliegenden Studie jedoch ist der Einfluss der Moosbedeckung klar als verjüngungsfördernd zu beurteilen, wahrscheinlich weil es sich eher um niedrige Mooschichten mit einer durchschnittlichen Höhe von nur zwei Zentimetern handelt (Abbildung 7).

Eine weitere signifikante Veränderung ist die Abnahme der Distanz der Stämme zum Waldboden. Mit zunehmendem Zersetzungsgrad wird das Holz brüchiger, es beginnt sich zu senken und sich den Geländeformen anzupassen (Harmon et al 1986). Dieses Phänomen wurde auch von Schönenberger et al (2005) auf einer Vivian-Windwurffläche von 1990 bei Disentis beobachtet. Laut ihren Untersuchungen weisen Stämme, welche stark erhöht lagern, einen für die Verjüngung ungünstigeren Wasser-

haushalt auf, und Verjüngung war – analog zu unseren Resultaten – vermehrt auf bodennahen Stämmen zu beobachten. Auch dieses Ergebnis unterstützt die Sicht, dass es relativ lange dauert, bis Moderholz ein günstiges Substrat für die Verjüngung wird.

Während im Jahr 2002 nur Plots mit Zersetzungsgrad 4 signifikant mehr Verjüngung aufwiesen als Plots mit weniger Zersetzung, beherbergten im Jahr 2012 auch Plots mit Zersetzungsgrad 3 signifikant mehr Verjüngung als schwächer zersetztes Holz. Ähnliche Beobachtungen wurden von Narukawa et al (2003) in den Bergen von Japan und von Szewczyk & Szwarzzyk (1996) in Polen gemacht.

Zersetzungsgrad und Fallzeitpunkt der Baumstämme sind nicht korreliert. Der Holzabbau erfolgt je nach Umweltbedingungen kleinräumig unterschiedlich schnell. Auf einzelnen Bäumen konnte sich bereits sechs Jahre nach dem Umstürzen erste Verjüngung etablieren. Am meisten Verjüngung wiesen jedoch Stämme auf, die vor mindestens 23 Jahren abgestorben waren. Die geringe Verjüngungsdichte auf Stämmen, die vor 1965 umgefallen waren, ist damit zu erklären, dass bereits eine starke natürliche Ausdünnung der Jungbäume stattfand.

Die starke Zunahme der Verjüngung zwischen 2002 und 2012 ist mit grosser Wahrscheinlichkeit auf die Veränderung der standörtlichen Faktoren in Richtung verjüngungsfreundlicherer Kleinstandorte zurückzuführen: 1. fortschreitende Zersetzung von Totholz (Zersetzungsgrad 3 und 4), 2. Sonnenscheindauer im Juni von 50 bis 120 Minuten pro Tag, 3. Absenken der Plots in Richtung Boden, solange noch wenig Konkurrenz mit der Bodenvegetation herrscht, und 4. Zunahme der feuchtigkeitsspeichernden Moosbedeckung. Auch die Samenjahre 2009 und 2011 könnten für die Verjüngung auf Moderholz durchaus förderlich gewesen sein.

Die günstigen Faktoren für die Verjüngung ändern sich je nach Hangexposition (Brang 1996). An Südhängen ist das erfolgreiche Aufkommen von Verjüngung vor allem durch Direktstrahlung und Wasserversorgung limitiert, da insbesondere die Humusaufgabe rasch austrocknet, jedoch ist die erfolgreiche Ansamung nicht ausschliesslich auf erhöhte Kleinstandorte beschränkt. An den kühleren und feuchteren Nordhängen hingegen ist der limitierende Faktor hauptsächlich die fehlende Direktstrahlung im Sommer. Zudem besteht oftmals starke Konkurrenz mit der Bodenvegetation (Brang 1996). Eigene Beobachtungen im nordnordostexponierten Scatlè haben gezeigt, dass die Fichtenverjüngung fast ausschliesslich auf Moderholz zu finden ist.

Als positiver Nebeneffekt werden mit dem Belassen von Totholz die von Totholz abhängigen Organismen stark gefördert, was einen wertvollen Beitrag zur Biodiversität leistet. Vor allem in Nutzwäldern ist die Artenvielfalt Holz zersetzender Pilze relativ gering (Penttilä et al 2004).

Empfehlungen für die Praxis

Die Verjüngung im subalpinen Fichtenwald ist auch unter günstigen Bedingungen ein langwieriger Prozess. Für eine nachhaltige Verjüngung braucht es in Nadelwäldern der subalpinen Stufe deshalb ein kontinuierliches Angebot von Totholz unterschiedlichen Alters. Verjüngungsfreundliche Kleinstandorte können gezielt gefördert werden, indem man dafür sorgt, dass sie eine direkte Sonneneinstrahlung von mindestens zwei Stunden pro Tag (im Juni) erhalten (Frehner et al 2005). So haben sich beispielsweise schlitzförmige Bestandesöffnungen zur Verjüngungseinleitung als geeignet erwiesen (Frehner et al 2005, Hirsiger et al 2013, Streit et al 2009). Die einfachste und billigste Massnahme zur Förderung von Moderholzverjüngung besteht darin, tote und absterbende Einzelbäume im Bestand zu belassen, sofern die Borkenkäfersituation dies zulässt und die Sicherheit von Mensch und Infrastruktur gewährleistet ist. Durch die teilweise oder vollständige Entrindung oder das Einschneiden der gefallenen Stämme kann einem Borkenkäferbefall vorgebeugt werden (Forster & Meier 2010). Über den Umgang mit grösseren Mengen an Totholz, wie sie nach Störungen wie Käferbefall, Windwurf, Feuer, Lawinen oder Murgängen schlagartig anfallen, muss hingegen situationsbedingt entschieden werden. ■

Eingereicht: 8. Juli 2014, akzeptiert (mit Review): 25. September 2014

Literatur

- ALTSCHUL SF, GISH W, MILLER W, MYERS EW, LIPMAN DJ (1990) Basic local alignment search tool. *J Mol Biol* 215: 403–410.
- ANDERSON L, WINTERTON A (1996) Germination as a determinant of seedling distributions among natural substrates in *Picea engelmannii* (Pinaceae) and *Abies lasiocarpa* (Pinaceae). *Am J Bot* 83: 112–117.
- BIGLER C (2003) Growth-dependent tree mortality: ecological processes and modeling approaches based on tree-ring data. Zürich: Eidgenössische Technische Hochschule, PhD Thesis. 137 p.
- BRANG P (1996) Experimentelle Untersuchungen zur Ansammlungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. *Beih Schweiz Z Forstwes* 77: 397 p.
- BRANG P (2001) Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *For Ecol Manage* 145: 107–119.
- BREITENBACH J, KRÄNZLIN F (1986) Pilze der Schweiz. Band 2: Nichtblätterpilze. Luzern: Mycologia. 415 p.
- DORMANN CF (2012) Parametrische Statistik. Verteilungen, maximum likelihood und GLM in R. Biometrie und Umweltsystemanalyse Universität Freiburg. <https://portal.uni-freiburg.de/biometrie/Dateien/PDF/parametrische-statistik-fuer-oekologen.pdf> (12.1.2013)
- DUC P, BRANG P (2003) Die Verjüngungssituation im Gebirgswald des Schweizerischen Alpenraumes. Wien: Bundesforschungs- Ausbildungszentrum Wald, BFW-Bericht 130: 31–49.
- EICHRODT R (1970) Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. *Beih Schweiz Z Forstwes* 45: 122 p.
- FIELDING AH, BELL JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24: 38–49.
- FORSTER B, MEIER F (2010) Sturm, Witterung und Borkenkäfer-Risikomanagement im Forstschutz. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Merkbl Prax 44. 8 p.
- FRAZER G (1999) Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users Manual and Program Documentation, Version 2.0. <http://rem.sfu.cs/forestry/downloads/Files/GLAV2UsersManual.pdf> (30.9.2014)
- FREHNER M, WASSER B, SCHWITTER R (2005) Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft, Vollzug Umwelt. 564 p.
- GROSS A, HOSOYA T, QUELOZ V (2014) Population structure of the invasive forest pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *Mol Ecol* 23: 2943–2960.
- HARMON M, FRANKLIN J, SWANSON F, SOLLINS P, GREGORY S ET AL (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv Ecol Res* 15: 133–302.
- HEIRI C, HALLENBARTER D (2011) Der Urwald von Scatlè. In: Brang P, Heiri C, Bugmann H, editors. Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz. Bern: Haupt. 272 p.
- HILLGARTER F (1971) Waldbauliche und ertragskundliche Untersuchungen im subalpinen Fichtenurwald Scatlè/Brigels. Zürich: Eidgenössische Technische Hochschule, PhD Thesis. 80 p.
- HIRSIGER E, GMÜR P, WASEM U, WUNDER J, BRANG P (2013) 10 Jahre Erfolgskontrolle in schlitzförmigen Lücken. *Wald Holz* 94(3): 29–32.
- KRALF F, MAYER H (1969) Pollenanalytische Beiträge zur Geschichte des Naturwaldreservates Brigels/Scatlè (Graubünden). *Schweiz Z Forstw* 120: 121–125.
- KUPFERSCHMID A, BUGMANN H (2005) Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *For Ecol Manage* 205: 251–265.
- LANDOLT E (2003) Unsere Alpenflora. Bern: Schweizer Alpen-Club, 7 ed. 480 p.
- LEIBUNDGUT H (1984) Die natürliche Waldverjüngung. Bern: Haupt. 115 p.
- LYR H, HOFFMANN G, ENGEL W (1964) Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume. *Flora* 155: 305–330.
- MARTIN S (2003) Moderholzverjüngung im Waldreservat Scatlè. Zürich: Eidgenössische Technische Hochschule, Gebirgswaldökologie, Diplomarbeit. 101 p.
- NAKAMURA T (1992) Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecol Res* 7: 155–162.
- NARUKAWA Y, IIDA S, TANOUCHI H, ABE S, YAMAMOTO S (2003) State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests of central Japan. *Ecol Res* 18: 267–277.
- OTT E, FREHNER M, FREY H, LÜSCHER P (1997) Gebirgswaldwälder. Bern: Haupt. 287 p.
- PENTTILÄ R, SIITONEN J, KUUSINEN M (2004) Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol Conserv* 117: 271–283.
- QUELOZ V, GRÜNIG CR, BERNDT R, KOWALSKI T, SIEBER TN ET AL (2011) Cryptic species in *Hymenoscyphus albidus*. *For Pathol* 41(2): 1–14.
- RENVALL P (1995) Community structure and dynamics of woodrotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–52.
- SCHMIDT-VOGT H (1987) Die Fichte. Band 1: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften. Hamburg: Parey. 646 p.
- SCHÖNENBERGER W, NOACK A, THEE P (2005) Effect of timber removal from windthrow slopes on the risk of snow avalanches and rockfall. *For Ecol Manage* 213: 197–208.

- SCHÜTZ JP (2002) Polyvalenter Waldbau. Skript zu Vorlesung Waldbau IV. Zürich: Eidgenöss Techn Hochschule. 147 p. www.wm.ethz.ch/docs/document/fm4 (30.9.2014)
- SENN-IRLET B, BIERI G, EGLI S (2007) Rote Liste der gefährdeten Grosspilze der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt, Umwelt-Vollzug 0718. 92 p.
- SIEBER TN (1995) *Pyrenochaeta ligni-putridi* sp. nov., a new coelomycete associated with butt rot of *Picea abies* in Switzerland. Mycol Res 99: 274–276.
- SIMARD M, BERGERON Y, SIROIS L (1998) Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of the substrate. J Veg Sci 9: 575–582.
- SORG JP (1980) Végétation et rajeunissement naturel dans la pessière subalpine de Vals (GR). Mitt Eidgenöss Anst forstl Vers.wes 56: 3–117.
- STREIT K, WUNDER J, BRANG P (2009) Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. For Ecol Manage 257: 1902–1909.
- SUGITA H, NAGAIKE T (2005) Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. Ecol Res 20: 678–685.
- SVOBODA M, FRAVER S, JANDA P, BAČE R, ZENÁHLÍKOVÁ J (2010) Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. For Ecol Manage 260: 707–714.
- SZEWCZYK J, SZWAGRZYK J (1996) Tree regeneration on rotten wood and on mineral soil in old-growth stand. Vegetatio 122: 37–46.
- WASSER B, FREHNER M (1996) Wegleitung Minimale Pflegemassnahmen für Wälder mit Schutzfunktion. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft. 122 p.
- ZIELONKA T (2006) When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? J Veg Sci 17: 739–746.
- ZOLLINGER N (2010) Wirkung von Störungen auf die Baumverjüngung im Urwald von Derborence. Zürich: Eidgenöss Techn Hochschule, Master Thesis. 56 p.
- ZUBER R (2012) Fichtenurwald Scatlè – seit 100 Jahren vertraglich geschützt. Pro Natura Regio Graubünden 12(1): 6–7.

Welche Faktoren bestimmen den Erfolg der Moderholzverjüngung im Fichtenurwald Scatlè?

Die rauen Umweltbedingungen in subalpinen Wäldern erschweren die Fichtenverjüngung. Ansamung und Etablierung der jungen Bäume beschränken sich auf wenige geeignete Kleinstandorte wie zum Beispiel Totholz. 2002 wurde die Fichtenverjüngung auf Totholz im Urwald Scatlè im Kanton Graubünden erstmals untersucht. 2012 wurden diese Untersuchungen wiederholt und die verschiedenen Standortfaktoren in Bezug zur Fichtenverjüngung gesetzt. Das mit den Daten von 2002 parametrisierte statistische Modell eignete sich zur Beschreibung des Verjüngungsvorkommens von 2002 und 2012, was darauf hinweist, dass die Fichtenverjüngung auf Totholz einen nicht zufälligen, komplexen Prozess unter Zusammenwirken mehrerer ökologischer Faktoren darstellt. Die Verjüngungsdichte nahm in diesen zehn Jahren um das 5.5-Fache zu. Diese starke Zunahme kann mit grosser Wahrscheinlichkeit einer Veränderung der standörtlichen Faktoren in Richtung verjüngungsfreundlicherer Kleinstandorte zugeschrieben werden: 1) zunehmende Zersetzung von Totholz, 2) Sonnenscheindauer im Juni von 50 bis 120 Minuten pro Tag, 3) Absenken des Standorts in Richtung Boden, solange die Konkurrenz mit der Bodenvegetation gering ist, und 4) Zunahme der Feuchtigkeitsspeichernden Moosdecke. Ebenfalls förderlich waren wahrscheinlich die Samenjahre 2009 und 2011. Erste Verjüngung konnte bereits sechs Jahre nach Absterben der Stämme nachgewiesen werden. Am besten geeignet waren jedoch Stämme, die vor mehr als 23 Jahren abgestorben waren. Die Verjüngung ist also selbst unter günstigen Bedingungen ein langwieriger Prozess. Für eine nachhaltige Verjüngung braucht es ein kontinuierliches Angebot unterschiedlich alten Totholzes. Neben der wichtigen Rolle von Totholz bei der Fichtenverjüngung zeigte die Studie, wie wichtig Totholz für eine hohe Biodiversität ist. Auf den untersuchten Stämmen wurden 15 Holz abbauende Pilzarten nachgewiesen, zwei davon sind Arten der Roten Liste.

Quels sont les facteurs qui déterminent le succès de la régénération sur bois mort dans la forêt primaire de Scatlè?

Les conditions environnementales contraignantes des forêts subalpines rendent difficile le rajeunissement naturel de l'épicéa. La germination et l'établissement des semis se limitent à des microhabitats favorables tels que le bois mort. En 2002, le rajeunissement des épicéas de la forêt primaire de Scatlè dans le canton des Grisons a été étudié une première fois. Dix ans plus tard, le rajeunissement est à nouveau étudié, de même que différents facteurs de station. Le modèle statistique paramétré avec les données de 2002 permet une bonne description des données obtenues en 2012. Ceci implique que la régénération de l'épicéa sur bois mort est un phénomène non aléatoire complexe influencé par l'interaction de différents facteurs écologiques. La densité de régénération a augmenté de 5.5 fois en dix ans. Cette forte augmentation peut être attribuée à un changement des facteurs de station en faveur de microhabitats plus propices au rajeunissement: 1) une augmentation de la quantité de bois mort modérément à fortement décomposé, 2) un ensoleillement journalier de 50 à 120 minutes durant le mois de juin, 3) un affaissement des débris ligneux sans augmentation de la concurrence avec la végétation au sol et 4) une augmentation de la couverture des mousses retenant l'humidité. Les excellentes années à graines 2009 et 2011 ont certainement joué un rôle. La première régénération apparaît en général dès six ans après la mort des arbres. Toutefois, les troncs les mieux adaptés sont ceux qui sont morts depuis plus de 23 ans. Même dans des conditions favorables, la régénération est un processus lent. Une régénération durable requiert une offre continue de bois mort d'âges différents. En plus d'un rôle important pour la régénération de l'épicéa, les arbres morts et déperissants favorisent la biodiversité. En effet, 15 espèces de champignons liées à la décomposition du bois ont été découvertes, dont deux espèces en voie de disparition.