



Doctoral Thesis

Impact of browsing by wild ungulates on growth and regeneration of European silver fir

Author(s):

Häsler, Helene E.

Publication Date:

2008

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005702874> →

Rights / License:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH NO. 17911

**IMPACT OF BROWSING BY WILD UNGULATES
ON GROWTH AND REGENERATION
OF EUROPEAN SILVER FIR**

A dissertation submitted to

ETH ZÜRICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

HELENE ESTHER HÄSLER

Dipl. Zool., University of Zürich

born September 20th 1975
citizen of Zürich ZH and Gsteigwiler BE

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Peter J. Edwards, examiner
Dr. Josef Senn, co-examiner
Prof. Dr. Harald Bugmann, co-examiner

2008

Zusammenfassung

Die Weisstanne *Abies alba* Mill. ist, vor allem in der Montan- und unteren Subalpinstufe Mitteleuropas, eine ökologisch und ökonomisch wichtige Baumart. Dadurch, dass die Tanne tief wurzelt und vom Buchdrucker *Ips typographus* L. nicht befallen wird, übernimmt sie in Schutzwäldern eine stabilisierende Funktion. Die Tanne ist aber auch die am meisten verbissene Nadelbaumart Mitteleuropas, und ihre Verjüngungsprobleme werden oft mit der Zunahme der wilden Huftiere im vergangenen Jahrhundert in Verbindung gebracht. ‘Ungenügende Verjüngung’ ist jedoch nicht selten ein Urteil, das von der Idealvorstellung einer räumlich und zeitlich konstanten Verjüngung ausgeht. Verbissdruck variiert allerdings sehr stark, vor allem in stark gegliedertem Gelände, und beeinträchtigt junge Bäume nur sehr selten auf Bestandes- oder gar Waldniveau. Auch ist die Bedeutung, die Verbiss für eine Pflanze hat, je nach örtlich herrschenden Lichtbedingungen unterschiedlich. Damit Tannenverjüngung gefördert werden kann, ist es daher wichtig zu wissen, wann und wo Verbiss geschieht und wie bestimmte Bäume darauf reagieren.

In vier montanen Mischwäldern mit unterschiedlich dichten Beständen an Gämsen *Rupicapra rupicapra* L., Rehen *Capreolus capreolus* L. und Rothirschen *Cervus elaphus* L. untersuchte ich das Verbissmuster und die Verteilung der Huftiere. Drei der Wälder liegen in der Schweiz (Visp, Escholzmatt, Sarnen), einer in Liechtenstein (Triesenberg). Zusätzlich erhob ich Daten zur Mausaktivität, um auch den Einfluss kleiner herbivorer Säugetiere abschätzen zu können (*Myodes* und *Apodemus*). Wachstumsreaktionen junger Tannen auf Verbiss unter Licht- und Schattenbedingungen untersuchte ich in einem Schnittexperiment an Baumschulpflanzen. Die Nahrungszusammensetzung der Huftiere schliesslich ergab sich aus Epidermisanalysen von Kotproben aus den vier Untersuchungsgebieten.

Der Verbiss nahm mit der Dauer der Huftierpräsenz zu, sowohl bei den Tannen zwischen 10 und 130 cm Höhe als auch bei den weniger als 10 cm hohen Keimlingen. Bei den Keimlingen war die Verbissrate allerdings noch stärker mit der Mauspräsenz korreliert. Weder die Huftier- noch die Mauspräsenz stieg jedoch mit der Anzahl junger Tannen. Für den einzelnen Baum war das Verbissrisiko an Standorten mit viel diffusem Licht oder üppiger Bodenvegetation höher als an Standorten mit intensiver direkter Sonneneinstrahlung. Der Tannenanteil stieg auch in der Nahrung der Huftiere mit dem Anteil junger Tannen, die von Bodenvegetation umgeben waren, und nicht mit dem absoluten Angebot an nutzbarem Tannenmaterial. Junge Bäume wurden an sonnigen Standorten nicht nur seltener verbissen, sondern sie erholten sich auch

schneller als an schattigen Standorten. So hatten junge Bäume an der Sonne 2 Jahre nach künstlichem Verbiss den erlittenen Höhenverlust im Durchschnitt kompensiert; im Schatten dagegen blieben sie um einen Jahreszuwachs zurück. Drei Möglichkeiten, einen verlorenen Gipfeltrieb zu ersetzen, wurden beobachtet: 1) Aufstellen eines Seitenastes (Übergipfelung), 2) Auswachsen einer Knospe am verbliebenen Rest des 'verbissenen' Gipfeltriebes, 3) Auswachsen einer Knospe aus der Ansatzstelle des vorjährigen Wirtels. Die erste Variante kam an der Sonne doppelt so häufig vor wie im Schatten und führte zu Überkompensation, die zweite und vor allem die dritte Variante konnten die Höhenverluste nicht ersetzen. Die dritte Variante, die häufigste im Schatten, führte in den meisten Fällen zu mehreren Gipfeltrieben. Bei dieser Variante war das Höhenwachstum am geringsten. Unabhängig vom Lichtangebot erhielten die neuen Gipfeltriebe der 'verbissenen' Bäume jedoch mehr Ressourcen als diejenigen der Kontrollbäume, was sich am höheren Gewicht der Gipfeltriebe nach Verbiss zeigte. Auch reagierten künstlich verbissene Bäume mit längeren Nadeln. Im Wald hat sich gezeigt, dass verbissene Bäume signifikant längere Nadeln hatten, was darauf hindeutet, dass diese Reaktion auf Verbiss keine verteidigende Wirkung hat.

Meine Resultate legen nahe, dass weder Huftiere noch Mäuse aktiv Tannennahrung suchen, sondern dass sie die Tanne verbeissen, wenn sich die Gelegenheit dazu bietet, zum Beispiel, wenn sie wegen reicher Bodenvegetation den Standort der Tanne aufsuchen. Daraus ergibt sich, dass Verbissdruck räumlich stark variiert, ein Umstand, der bei der Tanne möglicherweise die Evolution wirksamerer Verteidigungsmechanismen gegen Herbivoren verhindert hat. Die beobachteten Wachstumsreaktionen – zum Beispiel Überkompensation (schnelles Entwachsen aus der Reichweite der Herbivoren) oder Mehrfachgipfel (Risikoverteilung) – können zwar als Verteidigungsstrategie interpretiert werden, doch könnten sie auch rein physiologische Reaktionen unter verschiedenen Umweltbedingungen auf den Verlust der Apikaldominanz durch Abfressen der Gipfelknospe sein.

Für die Forstpraxis bedeuten diese Resultate, dass Kenntnisse über die Raumnutzung der Herbivoren, vor allem der Huftiere, zur Förderung der Tanne genutzt werden könnten. Wenn die Tanne nämlich im Wesentlichen Gelegenheitsnahrung ist, können dank solcher Kenntnisse relativ verbissichere Standorte definiert werden. Als opportunistische Art könnte die Tanne gut auf solchen Flächen gefördert werden, auch wenn hier die physikalischen Bedingungen nicht exakt den Idealbedingungen fürs Tannenwachstum entsprechen.

Summary

The European silver fir *Abies alba* Mill. is an ecologically and economically important tree, especially in montane and lower subalpine forests in the Alps. Due to its deep-rooting habit and its resistance to the bark beetle *Ips typographus* L., it is an important element of protection forests. However, the species is also the most heavily browsed conifer in Central Europe, and its poor regeneration in some areas is commonly attributed to a sharp increase in numbers of wild ungulates during the past century. However, the conclusion that regeneration is failing, based chiefly on subjective opinion (albeit of experts), may reflect an idealistic conception of uniform regeneration. In fact, browsing pressure is spatially highly variable, particularly in a heterogeneous environment, and only rarely prevents all regeneration at the forest or stand level. In addition, the impact of browsing upon plant performance varies spatially according to light conditions. To foster silver fir regeneration, therefore, it is important to clarify when and where browsing occurs and how individual trees respond.

I studied browsing patterns and ungulate distribution in four mixed mountain forests in Switzerland and Liechtenstein – Visp, Escholzmatt, Sarnen (all CH) and Triesenberg (FL) – with different densities of chamois *Rupicapra rupicapra* L., red deer *Cervus elaphus* L. and roe deer *Capreolus capreolus* L. Ungulate abundance was assessed by counting faecal pellet groups. To cover the possible impact of small mammalian herbivores, I also recorded indirectly the abundance of voles and mice (*Myodes* and *Apodemus*). Growth responses of young firs to ungulate browsing under sun or shade conditions were studied in a clipping experiment with trees growing in a nursery. Finally, ungulate diet was determined by using microhistological analysis of faeces collected at the four study sites.

In the field study, browsing intensity on both saplings (10–130 cm tall) and seedlings (< 10 cm) increased significantly with ungulate abundance, while browsing intensity on seedlings was more closely related to rodent abundance. However, the abundance of neither herbivore group was correlated with the abundances of either seedlings or saplings. The risk of browsing was higher at sites with high levels of diffuse light or herbaceous vegetation than at sites with high direct light. Similarly, browse consumption by ungulates increased with the proportion of trees growing amidst herbaceous vegetation, but not with the supply of fir browse. Saplings in open sites (i.e. high direct light) not only suffered less browsing than those in closed conditions, but recovered more rapidly after damage: after 2 years, saplings in the sun had on the

average compensated for lost height due to experimental browsing, whereas growth of saplings in the shade lagged 1 year behind. Three modes of regenerating a lost leader shoot were observed: 1) a lateral branch growing upright, 2) a new leader growing from a bud on the remaining part of the browsed leader, and 3) a new leader from a secondary whorl bud. Mode 1 resulted in overcompensation, and modes 2 and especially 3 in undercompensation. Mode 1 occurred twice as often in sun as in shade, whereas mode 3 was predominant in the shade. Mode 3 commonly involved multiple leaders and was the least effective in terms of height recovery. Independent of light conditions, however, resource allocation to new leaders was greater in clipped than unclipped trees, as demonstrated by higher weight of the leader shoot after clipping. Similarly, trees responded to clipping with increased needle growth. In the forest, browsed individuals had significantly longer needles, suggesting that this response to browsing was not effective as a defence.

My results suggest that neither ungulates nor rodents actively search for silver fir, but browse upon it opportunistically, especially when foraging for herbaceous vegetation. As a consequence, browsing pressure varies significantly in space, a fact that may have prevented the silver fir from evolving effective defences against herbivores. The observed growth responses to browsing – for example overcompensation (i.e. fast escape) or multiple leaders (i.e. risk distribution) – may all be interpreted as defensive; however, they may also be mere physiological responses to release from apical dominance under different physical conditions.

For the management of mountain forests, the main recommendation resulting from this research is to take account of habitat use by herbivores when attempting to increase the proportion of silver fir. Since browsing seems to be mainly incidental, it would be useful to know more about the distribution and habitat use of ungulates and rodents, in order to define what are relatively safe sites for young trees. As an opportunistic species, silver fir may well be fostered at sites selected primarily because of herbivore avoidance and only secondarily because of their physical suitability for silver fir.