

Stand der Kenntnisse zu den Auswirkungen des Globalen Wandels auf Schweizer Wälder

Bericht im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt BAFU

17. August 2009

Sebastian Leuzinger

Institut für Terrestrische Ökosysteme, Professur Waldökologie, Departement
Umweltwissenschaften der ETH Zürich, Sebastian.Leuzinger@env.ethz.ch



Impressum

Auftraggeber

Bundesamt für Umwelt (BAFU), Abt. Wald, 3003 Bern. Das BAFU ist ein Amt des Eidg. Departements für Umwelt, Verkehr, Energie und Kommunikation (UVEK)

Auftragnehmer

ETH Zürich, Institut für Terrestrische Ökosysteme, Professur Waldökologie

Autor

Sebastian Leuzinger

Begleitung

Richard Volz, Abt. Wald

Hinweis

Dieser Bericht wurde im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt (BAFU) verfasst. Für den Inhalt ist allein der Auftragnehmer verantwortlich.

Freigabe

7.9.2009, GOA

Download

Dieser Bericht kann herunter geladen werden unter:

<http://www.bafu.admin.ch/wald/01254/index.html?lang=de>

Inhaltsverzeichnis

1 Zusammenfassung	3
2 Einleitung	4
3 Treibende Faktoren und zu erwartendes Ausmass der Veränderungen	5
4 Stand der Kenntnisse der ökophysiologischen Forschung	8
4.1 Reaktionen auf Temperaturerhöhung	8
4.2 Reaktionen auf Dürreperioden	12
4.3 Reaktionen auf eine erhöhte atmosphärische CO ₂ -Konzentration	14
4.4 Reaktionen auf zunehmenden Stickstoffeintrag	16
4.5 Reaktionen auf zunehmende Ozonkonzentrationen	19
4.6 Experimente mit einer Kombination mehrerer Faktoren	19
5 Stand der Kenntnisse genetischer Studien zur Anpassungsfähigkeit unserer Baumarten	22
6 Indikatoren und Risiken des Globalen Wandels für den Schweizer Wald	26
6.1 Bereits beobachtete Phänomene	26
6.2 Abschätzung zukünftiger Risiken für den Schweizer Wald	31
7 Stand der Kenntnisse über die Verschiebung der Artenareale	34
7.1 Klassische Ökogramme und Standortansprüche	34
7.2 Statistische und mechanistische Modellierung zukünftiger Artenareale	36
8 Empfehlungen für Praxis und Forschung	40
8.1 Empfehlungen für den Waldbau in der Schweiz	40
8.2 Empfehlungen für zukünftige Forschungsarbeiten	42
Danksagung	44
Literatur	45

1 Zusammenfassung

Als Folge des Globalen Wandels ändern sich für den Wald innert kürzester Zeit die Umweltbedingungen. Neben rasanten Veränderungen in der Landnutzung sind dies in erster Linie die steigende atmosphärische CO₂-Konzentration, die steigende Temperatur, die veränderte Wasserverfügbarkeit und die steigenden Nähr- und Schadstoffeinträge. Die erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration fördert das Baumwachstum in der Schweiz höchstens im Jugendstadium, wichtiger ist wahrscheinlich deren Effekt auf den Wasserhaushalt der Bäume. Steigende Mitteltemperaturen führen in erster Linie zu einer Verschiebung in der Artenzusammensetzung, im Sommer führen sie zu erhöhter Evapotranspiration und verschlechtern dadurch die Wasserversorgung. Dies erhöht die Gefahr zukünftiger Sommerdürren, die wegen den markant abnehmenden Sommerniederschlägen bis Mitte des 21. Jahrhunderts erwartet werden. Der zusätzliche Stickstoffeintrag hat zwar teilweise zu erhöhtem Baumwachstum beigetragen, oft sind die Einträge aber so hoch, dass negative Effekte (Immobilisierung und Auswaschung anderer essentieller Nährstoffe, Bodenversauerung) dominieren. Die Wirkung der Interaktion obiger Grössen ist von grösstem Interesse, jedoch gibt es dazu kaum Experimente. Wichtige Schlüsselgrössen wie das Baumwachstum und der Kohlenstoffspeicher im Boden dürften sich langfristig unter der Kombination der Faktoren kaum stark verändern.

Der genetischen Diversität und Anpassungsfähigkeit unserer Arten kommt wachsende Bedeutung zu, dazu gibt es aber noch wenig Studien. Eine gezielte Auswahl der Herkunft von Saatgut bei Pflanzungen ist wichtig und könnte die Resilienz bestehender Waldgesellschaften erhöhen. Arealverschiebungen werden aber stattfinden und können zum Teil bereits beobachtet werden. Die Waldgrenze wird langfristig stark ansteigen, wobei es schwierig ist, Effekte der veränderten Landnutzung von Effekten des Klimawandels zu trennen. Weiter kann eine Verlängerung der Vegetationsperiode bereits eindeutig festgestellt werden, die unterschiedliche Vorteile und Risiken (Spätfrost) für unsere Baumarten mit sich bringt. Eine Zunahme von Waldschäden durch Stürme und Waldbrand kann für das 20. Jahrhundert nicht eindeutig nachgewiesen werden, jedoch ist eine Häufung beider Phänomene im 21. Jahrhundert wahrscheinlich. Schäden durch Insekten haben bereits zugenommen, was mehrheitlich auf die Temperaturerhöhung sowie auf häufigere Trockenperioden zurückgeführt werden kann.

Szenarien zur Verschiebung der Artenareale können entweder mit statistischen Methoden ('Klimahüllen') oder mit dynamischen Waldmodellen, die Verjüngungs- und Mortalitätsprozesse einbeziehen, erarbeitet werden. In den groben Zügen sind sich beide Ansätze bezüglich der Auswirkungen des Klimawandels einig. Man darf mit einem starken Aufwärtswandern der Buche rechnen, die in höheren Lagen wiederum die Fichte konkurrenziert. Ihrerseits wird die Buche in tiefsten Lagen der Schweiz von besser trockenangepassten Arten verdrängt. Laubbäume werden wahrscheinlich bis an die heutige Waldgrenze über weite Gebiete dominieren. Inneralpine Trockentäler könnten langfristig völlig waldfrei werden.

Der jetzige Stand der Wissenschaft genügt, um den praktizierten Waldbau kritisch zu überprüfen. Wichtig ist eine enge Zusammenarbeit zwischen Praxis und Forschung. Grösstes Gewicht sollte auf langfristige Beobachtungsflächen sowie Anbauexperimente gelegt werden. Viele offene Fragen könnten durch ökophysiologische Experimente beantwortet werden, Bedingung dafür sind aber Projekte, deren Finanzierung über längere Perioden (>3 Jahre) sichergestellt werden kann.

2 Einleitung

An das Ökosystem Wald wird heutzutage eine nie dagewesene Fülle von Anforderungen gestellt. Wälder produzieren nachwachsende Rohstoffe (Energieholz, Bauholz); sie sind sehr wichtig für die Biodiversität in unserem Land (genetische, Arten- und Landschafts-Diversität); sie schützen unsere Siedlungen und Verkehrswege sowie weitere Einrichtungen vor Naturgefahren wie Steinschlag, Lawinen und Erosion; und nicht zuletzt sind sie für Erholungssuchende essentiell. Die Nutzung des Waldes als Erholungsgebiet und die für den Tourismus hat während der massiven Urbanisierung im letzten Jahrhundert (Abbildung 1) stark zugenommen. Schliesslich speichern Wälder im Boden und in der oberirdischen Biomasse sehr viel Kohlenstoff und sind somit wichtig im Zusammenhang mit der Diskussion um Kohlenstoffsinken (z.B. Kyoto-Protokoll).

In unserer vom Wachstum und steigenden Ansprüchen der Menschen geprägten Zeit müssen diese Leistungen für eine stetig steigende Bevölkerungszahl und unter zunehmendem Druck durch Umwelteinflüsse erbracht werden. Die unübersehbare Veränderung dieser vom Menschen verursachten Einflüsse wird als ‘Globaler Wandel’ bezeichnet. Darin enthalten ist nicht nur die in dieser Synthese im Zentrum stehende Klimaänderung (Erwärmung, Veränderung der Niederschlagssummen, Zunahme der Extremereignisse), sondern auch die ebenso folgenreichen anhaltenden atmosphärischen und terrestrischen Schad- und Nährstoffeinträge, die Arealverschiebung oder Ausbreitung heimischer und nicht heimischer Arten und vor allem die veränderte Landnutzung (Theurillat & Guisan, 2001). Im vergangenen Jahrhundert beispielsweise hat die Waldfläche durch Aufgabe von Kulturland um fast 30 % zugenommen (Abbildung 1).

Wälder enthalten 80 % der gesamten oberirdischen und 40 % der unterirdischen terrestrischen Kohlenstoffvorräte (Dixon *et al.*, 1994). Ein Drittel des in Europa verdunsteten Wassers erfolgt über Blattofen der Bäume. Dies bedeutet, dass Wälder nicht nur vom Klima beeinflusst werden, sondern dieses auch ihrerseits (über Kohlenstoffspeicherung und Verdunstung) massgebend beeinflussen. Wälder stehen deshalb, bedingt durch ihre starke atmosphärische Kopplung, in ständiger, sehr sensibler Wechselwirkung mit dem Klima, was ihnen in der Diskussion um den Globalen Wandel zurecht einen äusserst hohen Stellenwert zukommen lässt. Kleine Änderungen im Kohlenstoffvorrat der Wälder können einen erheblichen Einfluss auf das Klima haben, da der Kohlenstoffvorrat im Wald etwa dem der Atmosphäre entspricht (Hyvönen *et al.*, 2007). Auch können kleine Änderungen in der Verdunstung des Waldes den Wasserkreislauf entscheidend beeinflussen. Diese ausgeprägten Rückkoppelungsmechanismen sowie die zahlreichen Interaktionen zwischen den treibenden Faktoren des Globalen Wandels verunmöglichen eine eindimensionale, einfache Sicht der Problematik (Abbildung 3). Aufgrund der vielfältigen Bedeutung der Wälder ist für viele Nutzergruppen und die politischen Entscheidungsträger eine brennende Frage, welche Entwicklung die Wälder in Zukunft nehmen werden. Wo werden in Zukunft welche Arten wachsen? Wo ist mit grossflächigem Absterben einer Art zu rechnen? Welche Standorte werden in Zukunft bewaldet sein, welche werden nicht mehr waldfähig sein? Wieviel Kohlenstoff wird im Wald gespeichert? Wie sieht es mit dem Schutz vor Naturgefahren aus? Solche und ähnliche Fragen sind für die Wissenschaft eine grosse Herausforderung. Zweifelsfreie Vorhersagen, wie die Waldentwicklung ablaufen wird, sind aus verschiedenen Gründen nicht möglich (vgl. Bugmann 2003). Es ist wichtig, sich zu vergegenwärtigen, dass eine ‘Vorhersage’ (engl. ‘prediction’) Gewissheit impliziert; dies ist im Zusammenhang mit der globalen

Umweltveränderung sicher nicht zu erreichen, nicht zuletzt deshalb, weil die menschlichen Handlungen der kommenden Jahrzehnte nicht bekannt sind. In der Klimaforschung hat die Bereitstellung von ‘probabilistic forecasts’ begonnen, d.h. die Angabe von Wahrscheinlichkeiten bezüglich des Eintreffens von Klimaszenarien (vgl. OcCC 2008). In aller Regel macht die Wissenschaft aber Szenarien-Rechnungen (engl. ‘scenarios’ oder ‘projections’), welche plausible Abläufe in der Zukunft darstellen, ohne dass eine spezielle Wahrscheinlichkeit oder gar eine Gewissheit des Eintreffens damit verbunden wäre. Bei ökologischen Abschätzungen zur Zukunftsentwicklung kommt zur Unsicherheit, mit welcher das zugrundeliegende Klimaszenario behaftet ist, die Unsicherheit in der Abbildung der ökologischen Prozesse hinzu. Bei Aussagen über zukünftige Entwicklungen ist ebenfalls zu berücksichtigen, dass viele Modelle einen Zustand darstellen, der nach Einpendeln eines Gleichgewichts entstehen könnte, das speziell im Ökosystem Wald viele Jahrzehnte bis Jahrhunderte dauern wird. Dieses Gleichgewicht entspricht aber nicht dem Zustand des Waldes in 50 oder 100 Jahren. Trotzdem sind Szenarien-Aussagen eine wichtige Grundlage für die Entscheidungsfindung, da sie es erlauben, verschiedene Faktoren in Kombination und in Interaktion miteinander zu betrachten, und zwar in einer in sich konsistenten Art und Weise, was bei Gedanken-Experimenten oder Analogieschlüssen aus der Vergangenheit oder aus anderen Regionen nicht immer der Fall ist.

Das Ziel dieses Syntheseberichtes ist es, eine möglichst umfassende, auf die Schweiz bezogene Zusammenfassung der aktuellen Kenntnisse der Wissenschaft zu geben. Nach einer Analyse der ökophysiologischen und genetischen Grundlagen folgt eine Übersicht der bereits beobachteten Indikatoren, Arealverschiebungen und zu erwartenden Risiken des Globalen Wandels für den Schweizer Wald. Der Bericht schliesst mit konkreten Empfehlungen für die Praxis des Waldbaus und die Forschung. Auf Sozioökonomische Aspekte wird in diesem Bericht nicht eingegangen.

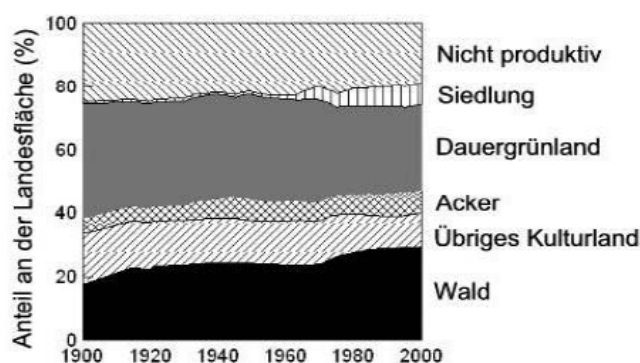


Abbildung 1: Landbedeckung der Schweiz von 1900 bis 2000. Die Waldfläche hat seit 1900 um fast ein Drittel zugenommen (aus OcCC 2007)

3 Treibende Faktoren und zu erwartendes Ausmass der Veränderungen

Die Jahresmitteltemperatur hat sich in der Schweiz im Vergleich zum langjährigen Mittel (1961-1990) bereits um etwa 1.5 °C erhöht, in Höhenlagen sogar mehr. Bei den Niederschlägen sind Veränderungen zwar sichtbar, aber wegen der hohen Varianz noch mit

grösserer Unsicherheit behaftet (Abbildung 2). Die neusten Prognosen zur zukünftigen Klimaänderung in der Schweiz, von denen im Folgenden ausgegangen wird, sind anderswo gut dokumentiert (IPCC 2007, OcCC 2008, OcCC 2007) und sollen hier nur zusammenfassend in Erinnerung gerufen werden. Grundsätzlich kann man von erheblichen Veränderungen in Temperatur, Niederschlag (Mittel- und Extremwerte), Sturmhäufigkeit und Intensität, atmosphärischer CO₂-Konzentration und Stickstoffeinträgen ausgehen. Zu diesen, vom globalen Wandel bedingten abiotischen Faktoren, kommen eine Reihe von Folgeerscheinungen (Waldbrand, Schädlingsbelastung) sowie schwer vorhersehbare menschliche Eingriffe durch Landnutzung und Waldwirtschaft. Die mittlere Sommertemperatur wird bis 2070 um 2.5 und 7.5 °C steigen, im Winter wird eine Erwärmung von 1-5 °C erwartet, jeweils verglichen mit dem Mittelwert von 1961-1990 (Abbildung 2). Dies entspricht bis 2050, dem Zeithorizont, der für den vorliegenden Bericht soweit nicht anderes erwähnt, gelten soll, etwa 1.5-5 °C im Sommer und 1-3.5 °C im Winter. Dabei setzen die angegebenen unteren Grenzen eine sofortige, radikale Reduktion der anthropogenen CO₂-Emissionen voraus. Beim Niederschlag sind Abschätzungen etwas schwieriger, es wird mit einer leichten Zunahme des Niederschlags im Winter (+8 %) und einer erheblichen Abnahme des Niederschlags im Sommer um bis zu 40 % (Mittelwert aller Modellrechnungen 20 %) gerechnet (OcCC, 2008). Die Wetterextreme dürften zunehmen, hier ist die Unsicherheit aber noch erheblich. Kältewellen werden im Winter seltener werden, Hitzeperioden im Sommer häufiger, und schon Mitte des 21. Jahrhunderts könnte jeder zweite Sommer gleich heiss oder heisser werden wie der Sommer 2003 (Schär *et al.*, 2004). Bei den Stürmen ist eher mit einer Abnahme der Häufigkeit zu rechnen, aber Stürme der stärksten Kategorie werden wahrscheinlich zunehmen (OcCC 2007). Sturmschäden sind im Schweizer Wald bereits häufiger geworden (Usbeck *et al.*, eingereicht, vgl. Abbildung 15). Für zuverlässige Prognosen reicht die derzeitige Datenlage aber nicht aus (OcCC 2008, siehe aber Kapitel 6.2.).

Weiter lassen sich aus den Szenarien eine Reihe von anderen Klimagrössen ableiten. So ist bis im Jahr 2050 zum Beispiel mit einem Anstieg der Nullgradgrenze (und damit der Schneefallgrenze) im Winter um 180 bis 680 m zu rechnen (im Vergleich zur Periode 1961-1990). Dies bedeutet in der Folge eine starke Veränderung des Wasserkreislaufes, insbesondere höhere Abflüsse im Winter. Die Verdunstung steigt wegen der Erwärmung generell an, kann aber wegen der Bodenaustrocknung im Sommer teilweise auch gehemmt sein. Die Veränderungen auf der nivalen und glazialen Stufe, z.B. der Permafrost- und Gletscherrückgang sind für den Wald nur bedingt folgenschwer, allenfalls in Form einer Häufung von Hangrutschen und Steinschlägen.

Wichtig bei Szenarien bezüglich der sich ändernden Umwelt ist es, klar zu definieren, ob sich eine Aussage auf den effektiven Zeithorizont (z.B. 2050) und die bis dann erfolgten ökologischen Veränderungen bezieht. Oftmals beziehen sich bestimmte Aussagen auf einen Gleichgewichtszustand, der erst nach jahrhundertelangem Vorherrschen bestimmter Klimabedingungen eintritt (z.B. bei dynamischen Waldmodellen, vgl. Kapitel 7). Da Bäume viele hundert Jahre alt werden können, ist im Prinzip auch von Interesse, wie sich die Umweltparameter bis weit über den Horizont von 2050 entwickeln werden. Dem wird hier jedoch bewusst nicht Rechnung getragen, da solche Einschätzungen mit einer sehr grossen Unsicherheit verbunden sind. Vielmehr müssen die Waldbewirtschaftungsstrategien laufend neuen Forschungsergebnissen angepasst werden.

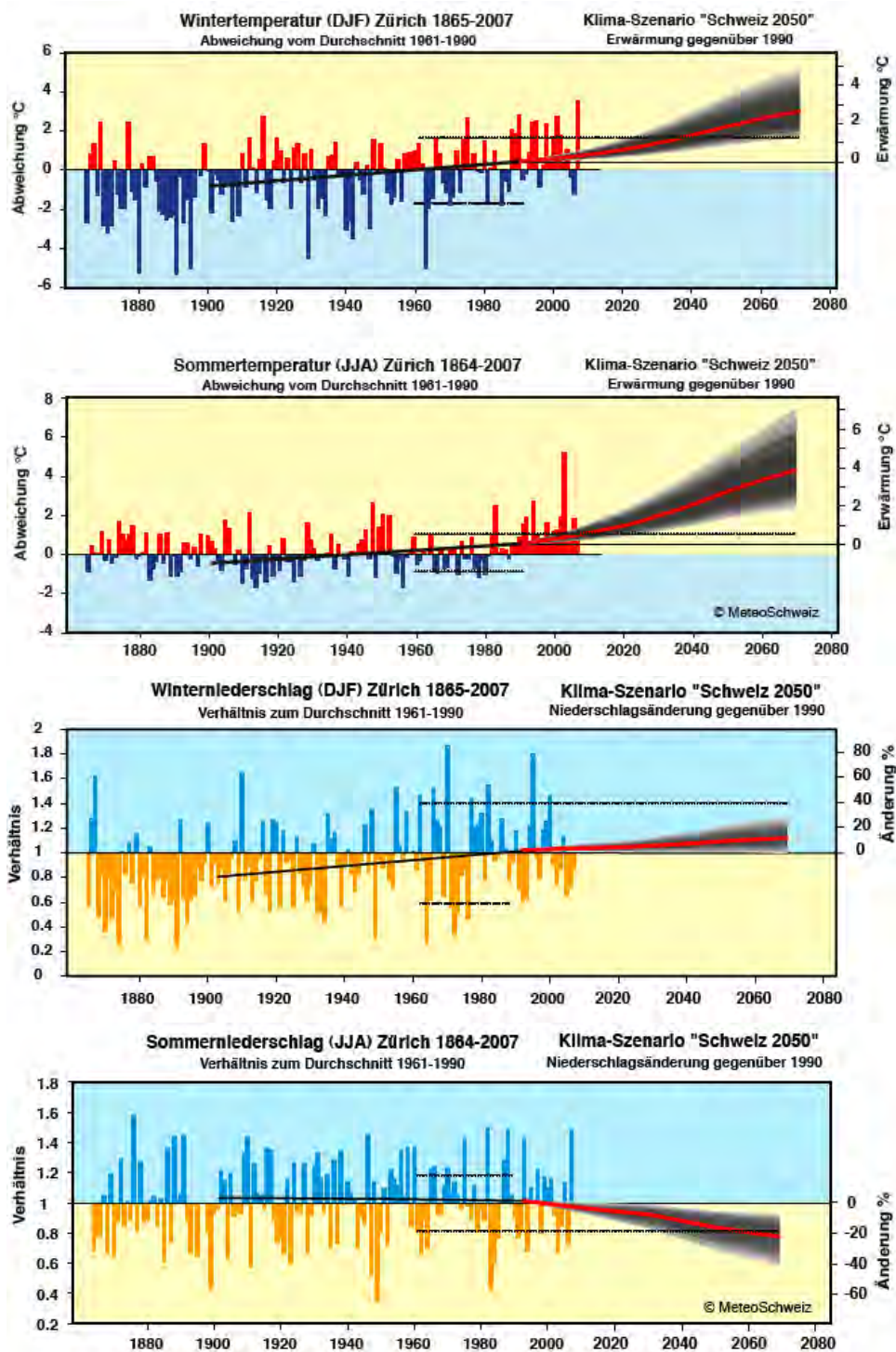


Abbildung 2: Oben: Abweichungen der gemessenen und prognostizierten Jahresmitteltemperatur im Winter (oben) und Sommer (unten) für die Schweiz. Bis im Jahr 2070 wird die Wintermitteltemperatur um 1.5 bis 5, die Sommermitteltemperatur um 2.5 bis 7.5 °C ansteigen (Verglichen mit dem Mittelwert 1961-1990, auf der rechten Skala ist die Erwärmung gegenüber 1990 angegeben). Unten: Entwicklung des Niederschlags, der Winterniederschlag nimmt leicht zu, der Sommerniederschlag könnte um bis zu 40 % abnehmen. Hellere Bereiche zeigen weniger wahrscheinliche, dunkelgrauere wahrscheinlichere Entwicklungen, die rote Linie den Mittelwert der Modellrechnungen (aus OcCC 2008)

4 Stand der Kenntnisse der ökophysiologischen Forschung

Die ökophysiologische Forschung hat eine grosse Tradition und bietet einen umfangreichen Fundus an Studien, die im Zusammenhang mit dem Klimawandel zur Klärung von Mechanismen und zu Voraussagen von Reaktionsmustern benützt werden können. Obwohl die Auswirkung von Interaktionen verschiedener treibender Faktoren auf den Wald sicher am bedeutsamsten sind, werden die einzelnen Faktoren hier zuerst isoliert betrachtet. Dies deshalb, weil es kaum Experimente zur Wechselwirkung dieser Faktoren an jungen und gar keine für adulte Waldbäume gibt. Trotz des Mangels an geeigneten Langzeitstudien mit adulten Bäumen können durch sorgfältige Kombination von Daten aus monofaktoriellen Experimenten, physiologischen Experimenten an Jungpflanzen und Resultaten aus Modellstudien und allenfalls Raum-Zeit Analogien ('space for time') wichtige Schlüsse gezogen werden. Analogien früherer erdgeschichtlicher Klimaänderungen lassen sich leider nur mit Einschränkung herbeiziehen, da die Geschwindigkeit der aktuellen Veränderungen um ein Vielfaches höher ist als dies zu früheren Zeitpunkten der Fall war. Sie können aber einen Anhaltspunkt zu Klimaxgesellschaften unter gegebenen Klimabedingungen liefern. Die ökophysiologische Literatur bildet in jedem Fall die Ausgangslage zum Verständnis der Prozesse, die sich in Zukunft im Wald abspielen werden, sie sollte auch immer wieder dazu dienen, Modellszenarien auf ihre Plausibilität zu testen. Vielleicht den wichtigsten Beitrag leisten die langjährigen Bestandesaufnahmen, die Dauerbeobachtungsflächen und die periodischen ökophysiologischen Untersuchungen in markierten Waldflächen, da solche dem Rhythmus der Waldsukzession (Jahrzehnte bis Jahrhunderte) am ehesten Rechnung tragen.

4.1 Reaktionen auf Temperaturerhöhung

Die erwartete Temperaturerhöhung in der Schweiz insbesondere während der Sommermonate stellt zumindest auf den ersten Blick die offensichtlichste Veränderung für unsere Baumarten dar (+1.5 bis +5 °C für die Sommermonate Juni/Juli/August bis 2050 im Vergleich zur Periode 1961-1990). Dies geht einher mit tendenziell milderen Wintern, was einer längeren Vegetationsperiode gleichkommt (siehe Kapitel 6). Die physiologischen Reaktionen von Waldbäumen auf eine Temperaturerhöhung von einem bis wenigen Grad Celsius im Mittel sind komplex und vielfältig, sie lassen sich kaum auf einige wenige allgemeingültige Grundprinzipien reduzieren (Saxe *et al.*, 2001). Zu beachten ist auch die Tatsache, dass ein Temperaturanstieg immer an eine höhere potenzielle Evapotranspiration und damit bei gleichbleibendem Niederschlag an eine geringere Bodenfeuchte gekoppelt ist. Dies erschwert die Interpretation manipulativer Experimente. Der direkte Einfluss der Temperatur (Schäden an Proteinen durch Hitze) könnte höchstens in den tiefsten Lagen der Schweiz und bei Windstille, kombiniert mit grosser Hitze und Wasserknappheit (Einschränkung des latenten Wärmestroms) zu Problemen führen. Für die Linde mit ihrer zeltartigen, dichten Kronenarchitektur zum Beispiel könnte bei etwa 35 °C Lufttemperatur und starker Sonneneinstrahlung die Blattoberfläche auf über 40 °C steigen, eine Temperatur, bei der die Photosynthese praktisch zum Stillstand kommt (Leuzinger & Körner, 2007a). Für Nadelbäume stellt sich das Problem durch die starke aerodynamische Kopplung erst viel später. Bei experimenteller Bodenerwärmung konnte gezeigt werden, dass Bäume der gemässigten Zone tendenziell früher austreiben und blühen sowie erhöhtes Wachstum aufweisen (Farnsworth *et al.*, 1995). Wichtig bei der Interpretation solcher

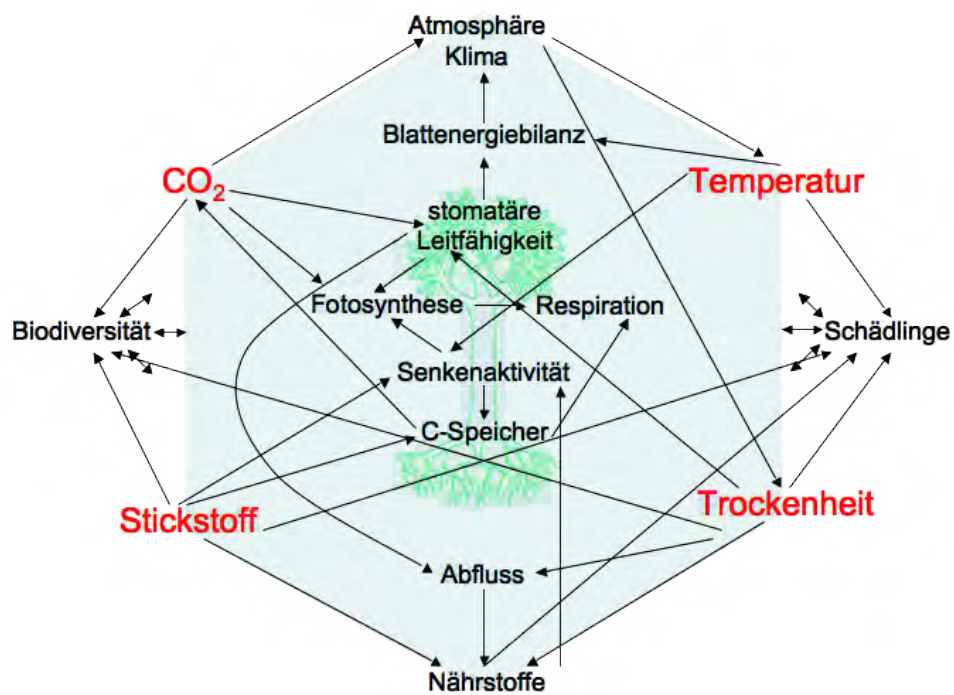


Abbildung 3: Die wichtigsten vier Treiber des Globalen Wandels für den Schweizer Wald (in rot, ohne Landnutzungsänderung): Temperaturerhöhung, Erhöhung der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentration, Änderung des Niederschlags (Sommerdürren) und Stickstoffeintrag. Die Pfeile stellen eine nicht umfassende Auswahl an Wirkungsmechanismen und -richtungen dar, die hier besprochen werden. Die Änderung der Landnutzungsformen (z.B. Bodenversiegelung) hat weitreichende Konsequenzen für praktisch alle Ökosystemprozesse, sie ist hier der Einfachheit halber nicht dargestellt.

Resultate ist das Auseinanderhalten der zugrundeliegenden Mechanismen, d.h. die Auswirkungen steigender Temperaturen auf Photosynthese, Atmung, Stickstoffmineralisierung und Frosthärte, die im Folgenden besprochen werden. Erhöhte Temperaturen begünstigen oder beschleunigen meist auch die Entwicklung von Insekten und Pilzen, die dem Wald erheblichen Schaden zufügen können (siehe dazu Kapitel 6).

Auswirkungen auf Photosynthese auf Blatt- und Bestandesebene

Obwohl sich eine isoliert betrachtete Temperaturerhöhung (bei konstanter Strahlung) meist positiv auf die Photosynthese auswirkt, spielt die Temperatur für die Photosynthese nach Berücksichtigung aller Faktoren eine unwichtige Rolle. Waldbäume weisen generell eine sehr hohe Fähigkeit der phänotypischen (und genetischen, siehe Abbildung 11 und Rehfeldt *et al.* 2001) Anpassung an Temperaturveränderungen auf. Solche Anpassungen können selbst innerhalb eines Individuums relativ schnell geschehen. Zwischen Individuen innerhalb einer Art ist eine Verschiebung des Temperaturoptimums von bis zu 10 °C möglich (Battaglia *et al.*, 1996). Diese Akklimatisierungsphänomene und die starke Korrelation der Temperatur mit Licht führen dazu, dass selbst in kalten, alpinen Ökosystemen durch eine hypothetische, ständige Optimaltemperatur nur ca. 7 % der ohnehin schon erreichten Photosyntheseleistung dazugewonnen werden könnte (Körner, 2006b). In wärmeren Ökosystemen, wie zum Beispiel im Schweizer Mittelland, ist dieser Wert noch kleiner. *In vivo* ist zudem eine Temperaturerhöhung oft an trockenere Bedingungen geknüpft, was tendenziell eine tiefere Produktivität bedeutet. Weiter erhöht sich mit der Temperatur auch die Respiration (siehe unten), wodurch eine allenfalls höhere Produktivität ebenfalls kompromittiert wird. Die Auswirkung der Temperatur auf die Photosynthese (Quellenaktivität) ist deshalb generell von untergeordneter Bedeutung. Die Wirkung dieser Beziehung dürfte, bevor sie kritisch wird, von anderen, mit der Temperatur korrelierten Faktoren (z.B. Trockenheit, Strahlung) und Prozessen (Respiration, temperaturbedingte Limitierung der Senkenaktivität, siehe Abbildung 4) abgelöst bzw. aufgewogen werden (Bresinsky *et al.*, 2008). Dies entspricht einer 'Senken-limitierung' im Sinne einer Limitierung, die von der Investition ausgeht und nicht von Seiten der ausreichend vorhandenen Assimilate. Zusammenfassend kann man sagen, dass die Temperaturerhöhung, die für die Schweiz erwartet wird, keinen entscheidenden Einfluss auf den Prozess der Photosynthese haben wird.

Auswirkungen auf Respiration und Boden-Kohlenstoffspeicher

Die Respiration wird in isolierten, kurzfristigen Experimenten durch steigende Temperatur stimuliert. Für die autotrophe Respiration wurden für die meisten Pflanzenteile von Gehölzen Q_{10} -Werte zwischen 1.8 und 2.5 gemessen (siehe Referenzen in Saxe *et al.* 2001). Simulationen für die Ökosysteme der gesamten USA (Melillo *et al.*, 1995) haben ergeben, dass die Produktion (Netto-Ökosystemproduktion) bei einer Erwärmung um 3-4 °C sinkt, da die Respiration mit einem Temperaturanstieg stärker steigt als die Photosynthese. Dies gilt aber höchstens für einen Übergangszustand, langfristig gesehen ist die Atmung stark mit der Produktivität korreliert (ausser es werden Langzeitkohlenstoffreserven abgebaut, was allenfalls in Permafrostgebieten der Fall und für Wälder kaum relevant ist, Raich & Nadelhoffer 1989).

Änderungen im Bodenkohlenstoffspeicher (die Folge langfristiger Divergenz von Produktivität und Respiration) laufen im Allgemeinen langsam ab (maximal wenige gm^{-2}

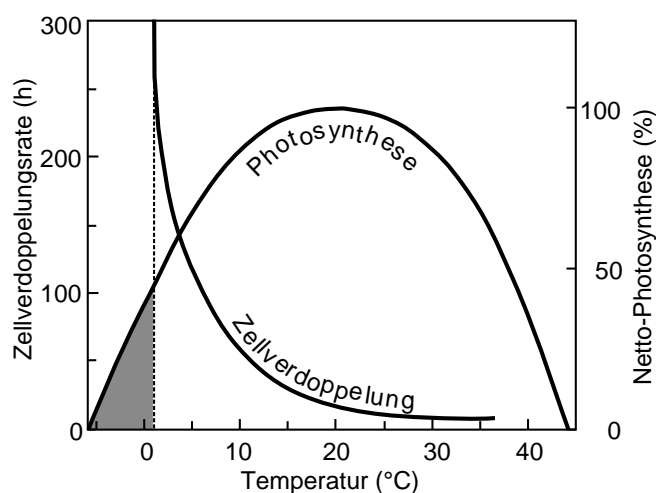


Abbildung 4: Die Temperaturabhängigkeit der Netto-Photosynthese und die Temperaturabhängigkeit des Zellteilungszyklus. Dieser Zusammenhang illustriert die zweitrangige Bedeutung der Temperaturabhängigkeit der Photosynthese im Vergleich zur Senkenlimitierung bei kalten Temperaturen (dunkel unterlegter Bereich). Die Darstellung stammt aus Körner (2003).

pro Jahr, Schlesinger 1990; Schlesinger & Lichter 2001). Allerdings gibt es kein erdgeschichtliches Analog für das momentane Tempo der Klimaerwärmung. Es ist derzeit deshalb nicht klar, wie der Bodenkohlenstoff-Speicher langfristig reagiert (Davidson & Janssens, 2006). Wegen der Koppelung von Respiration und Photosynthese, aber auch aus stöchiometrischen Gründen (jedes Gramm gespeicherter Kohlenstoff bedingt die Bindung anderer Elemente, z.B. Stickstoff) reagiert das System träge Körner (2004). Man muss annehmen, dass die Reaktionskinetik der Respiration wie auch der Photosynthese eine untergeordnete Rolle spielt bei der Frage nach der der Auswirkung des Klimawandels auf unsere Wälder. Spezifische Literatur für die Schweiz gibt es kaum und die Unsicherheit über die zukünftige Entwicklung ist gross (Liski *et al.*, 2002; Perruchoud *et al.*, 2000). Wegen der grossen Diversität an Waldökosystemen (alpin vs. submediterran) wären hier bessere Kenntnisse aber besonders wichtig.

Auswirkungen auf N-Mineralisierung

In Bodenerwärmungsexperimenten wurde generell eine erhöhte N-Mineralisierung gefunden, die aber nicht wie erwartet durch die ebenfalls erhöhte Immobilisierung durch Mikroorganismen ausgeglichen wurde, d.h. die Netto-Mineralisierungsrate konnte gesteigert werden (Peterjohn *et al.* 1994, Van Cleve *et al.* 1990). Zusätzliche Stickstoffeinträge sollten die Stickstoffimmobilisierung durch Mikroorganismen im Prinzip weiter reduzieren, aber die damit einhergehende Versauerung des Bodens könnte dem entgegenwirken (Aber *et al.*, 1991). Weitere Interaktionen der Erwärmung mit Bodenfeuchte, erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und Störungen der Waldökosysteme führen dazu, dass der Netto-Effekt der Temperatur auf die N-Mineralisierungsrate, wie er im Laborversuch gemessen werden kann, *in situ* relativ unwichtig erscheint (Saxe *et al.*, 2001).

Auswirkung auf Frosthärte

Die Auswirkung erhöhter Temperatur auf die Frosthärte ist ein sehr wichtiger Aspekt, speziell in Anbetracht einer sich verlängernden Vegetationsperiode (vgl. Kapitel 6). Der in

erster Annäherung erwartete Effekt verminderter Frostschäden in einem wärmeren Klima wird durch die Gefahr des unzeitigen oder verfrühten Verlassens der winterlichen Frosthärte stark eingeschränkt (sog. ‘frost damage hypothesis’, Hänninen *et al.* 2001, Hänninen 1997). Erhöht sich die Varianz der Temperatur in den Übergangszeiten zudem noch, so kann geschlossen werden, dass ein verbreiteter verfrühter Austrieb zu einer Zunahme von Schäden durch Spätfröste führt. Die verfügbaren Studien zeigen tatsächlich, dass zumindest in borealen, immergrünen Wäldern eine Temperaturerhöhung eine Gefahr durch verfrühtes Verlassen der Frosthärte mit sich bringt (Hänninen, 2006), wobei die am besten an die Kälte angepassten Arten am wenigsten beeinträchtigt werden (Taulavuori *et al.*, 2004). Andererseits kann eine Reduktion der Anzahl starker Frosttage die Etablierung frostempfindlicher Keimlinge begünstigen, was zum Beispiel zur Verbreitung des Walnussbaums (*Juglans regia*) in den Österreichischen Alpen beiträgt (Loacker *et al.*, 2007). Auch Obstbäume dürften generell von weniger tiefen Minimum- sowie Mitteltemperaturen während des Winters profitieren (Rochette *et al.*, 2004). Experimente sind hier besonders wichtig, da die Modelle zwar ausreichen, die aktuelle Situation zu beschreiben, aber nicht mechanistisch genug sind, um Prognosen zur Auswirkung des Klimawandels auf die Frosthärte zu machen (Hänninen 1995). Bei laubabwerfenden Bäumen ist eine genaue Kenntnis des Zusammenwirkens der Tageslänge mit der Temperatur wichtig für eine Abschätzung des Risikos eines Spätfrostes bei verfrühtem Austreiben. Systematische Untersuchungen dazu für heimische Baumarten gibt es kaum, wären aber wichtig als Grundlage für die Modellierung der zukünftigen Artenareale (Basler 2008, vgl. Kapitel 6 und 7).

4.2 Reaktionen auf Dürreperioden

Dürreperioden treten praktisch immer mit Temperaturanomalien zusammen auf, wobei Wassermangel oft der wichtigere (limitierende) Faktor darstellt. Der Hitze- und Trockensommer 2003 ermöglichte eine Reihe von Studien, die Aufschluss über die Belastbarkeit unserer Wälder nach derartigen Ereignissen gaben (Martinez-Meier *et al.* 2008, Weber *et al.* 2007, Seidling 2007, Zweifel *et al.* 2007, Ciais *et al.* 2005, Leuzinger *et al.* 2005, Jolly *et al.* 2005). Wichtig zur Beurteilung der Folgen für die zukünftige Artenzusammensetzung ist, ob eine Art oder eine Population sich in einem kritischen Randbereich ihrer fundamentalen Nische befindet (Archaux & Wolters 2006). Ist das der Fall, können kleine Veränderungen der durchschnittlichen Niederschlagsmengen drastische Konsequenzen haben.

Das offensichtlichste Beispiel trockenheitsbedingter Mortalität in der Schweiz sind die Wälder an den ohnehin schon niederschlagsarmen Standorten der Schweiz (Zentralwallis). In den letzten 20 Jahren sind in gewissen Beständen die Hälfte der dort dominierenden Waldföhrenpopulationen abgestorben (Rebetez & Dobbertin, 2004). In einigen Jahrzehnten könnten diese Standorte komplett waldfrei sein (Wohlgemuth *et al.* 2006b, Bugmann 1997). Lokal werden sich aber durch die Kombination von Bodenbedingungen und anderen, die Verjüngung begünstigenden Prozessen (z.B. Aufeinanderfolgen einiger feuchter Jahre) Föhrenpopulationen halten können (Castro *et al.*, 2004). Untersuchungen der beiden extremen Trockensommer 1976 und 2003 deuten darauf hin, dass die Flaumeichen die Trockenjahre deutlich besser überstehen als die Waldföhren und dass es in dieser Region zunehmend zu einer Artenverschiebung kommt (Weber *et al.* 2008b, Rigling *et al.* 2006a, siehe auch Kapitel 6.1.). Obwohl die Niederschlagsmenge in diesen Gebieten über die

letzten 20 Jahre nicht signifikant zurückgegangen ist, stiegen die Sommertemperaturen und damit die potenzielle Evapotranspiration signifikant an, was zur Bodenaustrocknung beitrug (Rebetez & Dobbertin, 2004). Der durch Trockenperioden verursachte Stress kann durch begünstigte Parasiten oder Schädlinge weiter verstärkt werden (z.B. Verbreitung der Föhrenmistel, Dobbertin *et al.* 2005 oder Borkenkäferepidemien, Engesser *et al.* 2008a). Ähnlich drastische Phänomene könnten bis in einigen Jahrzehnten in den tiefsten Lagen der Nord- und Westschweiz eintreffen (vgl. Abbildung 16), bis heute konnte aber noch keine derartige Entwicklung beobachtet werden.

Im Schweizer Mittelland ist die Situation weniger akut, da die Niederschlagssummen trotz Dürren deutlich höher sind. Hier besteht die Möglichkeit, dass sich die Konkurrenzsituation zwischen der Buche, Eiche und Fichte verändert. Obwohl zum Beispiel die Buche in Zukunft in höhere Regionen vorstossen wird (z.B. Zimmermann & Bugmann 2008), ist eine stärkere Konkurrenzierung durch die Eiche in mitteleuropäischen Tieflagen absehbar (Gessler *et al.* 2007, Gessler *et al.* 2004). Dies kommt durch die grössere Trockentoleranz der Eiche zustande (Zingg & Bürgi 2008, Leuzinger *et al.* 2005). Einige Autoren stellen sogar die Existenz der Buche über weite (heutige) Verbreitungsgebiete in Frage, denn in höheren Lagen wird die Buche wiederum durch die Fichte konkurrenziert (Broadmeadow *et al.* 2005, Rennenberg *et al.* 2004). Die Analyse von Dürre-Effekten auf die Konkurrenz zwischen Baumarten wird dadurch erschwert, dass die Auswirkungen oft erst im Folgejahr bis viele Jahre danach beobachtet werden können (Bigler *et al.* 2006, Seidling 2007). Eine Analyse des Waldwachstums während der Trockenperioden des 20. Jahrhunderts in der Schweiz zeigt, dass die Fichte und die Buche viel grössere Einbussen im Grundflächenzuwachs erleiden als die Tanne und vor allem die Eiche (Zingg & Bürgi, 2008). Die Auswirkung von Dürren ist stark abhängig von der Höhenlage. In Lagen ab ca. 1000 m.ü.M. mit höheren Niederschlagssummen und tieferen Mitteltemperaturen können Perioden, die in Tieflagen als Dürre wahrgenommen werden, durchaus positive Auswirkungen haben. Satellitenbilder in Kombination mit terrestrischen Messungen zeigten, dass subalpine Wälder im Trockensommer 2003 von der verlängerten Wachstumsperiode profitierten, während Wälder in Tieflagen ein durch ein Wasserdefizit verursachtes verringertes Wachstum zeigten (Jolly *et al.*, 2005). Zusätzlich zur Höhenlage kommen Bodeneigenschaften, die im Sommer 2003 zum Beispiel im Glatttal (ZH) über einen akuten Kaliummangel zur Verstärkung des Trockenstress führten (Braun & Flückiger, 2005).

Eine Synthese der physiologischen Auswirkungen extremer Trockenheit auf Europäische Mischwälder bieten Breda *et al.* (2006) und Rennenberg *et al.* (2006a). Ob die erhöhte Mortalität nach Trockenheit letzten Endes ein hydraulisch bedingtes Problem oder eine Kohlenstofflimitierung darstellt, ist nicht eindeutig geklärt. Oft ist die Stärkekonzentration pro Trockenmasse im Dürrejahr umgekehrt proportional zu frühzeitigem Laubabwurf und proportional zum Blattaustrieb im Folgejahr, was auf eine enge Verknüpfung des Kohlenstoff- und Wasserhaushalts hinweist (Breda *et al.* 2006 und Referenzen darin). McDowell *et al.* (2008) zeigen für eine Wachholder- und eine Föhrenart in Nordamerika, wie verschiedene Strategien der Trockenresistenz zu verschiedenen Mortalitätsmechanismen führen. Solche Untersuchungen fehlen für unsere heimischen Arten noch weitgehend (mit der Ausnahme der Föhren/Flaumeichen-Problematik im Wallis, siehe Sterck *et al.* 2008, Zweifel *et al.* 2007, Eilmann 2008), sie wären aber von grosser Bedeutung zum Verständnis trockenheitsbedingter Absterbeprozesse. Relativ gut untersucht sind Trockenstressreaktionen von Buchenwurzeln (Leuschner *et al.*, 2001; Meier & Leuschner, 2008a,b). Erstaunlicherweise reduzieren Buchen das Feinwurzelwachstum unter

Trockenheit, was mögliche Gründe für potenzielle Einbussen gegenüber der besser trockenangepassten Eiche sind.

Zur Beobachtung der Auswirkung der Trockenperioden auf den Schweizer Wald sei auch hier besonders auf die Wichtigkeit der langfristigen Beobachtungsnetze hingewiesen, siehe z.B. Zingg & Bürgi (2008) und Flückiger & Braun (2004).

4.3 Reaktionen auf eine erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration

Grundsätzlich stimuliert erhöhtes CO₂ die Photosynthese und führt zu reduzierter stomatärer Öffnungsweite. Diese unmittelbaren Reaktionen lassen sich in praktisch allen funktionellen Pflanzengruppen auf Blattebene messen (Ainsworth & Rogers, 2007), sie können aber nicht ohne weiteres auf Ökosystemebene übertragen werden (Körner, 2006a). Long *et al.* (2004) zeigen anhand einer Metaanalyse auf, dass FACE (free air CO₂ enrichment) -Experimente im Vergleich zu isolierten und 'open top chamber'-Versuchen etwa 50 % weniger Produktionssteigerung (Netto-Primärproduktion) aufwiesen. Aus diesem Grund liegt hier der Fokus auf Feldexperimenten in natürlichen Waldsystemen, die eine direkte Interpretation für den Schweizer Waldbau zulassen. Es kann in diesem Zusammenhang auf eine kleine Anzahl FACE-Experimente sowie Daten von einer natürlichen CO₂-Quelle zurückgegriffen werden. Frühe Studien spekulierten, dass ein grosser Teil der anthropogenen CO₂-Emissionen von Wäldern aufgenommen werden könne (DeLucia *et al.*, 1999). Die generelle Stimulierung der Photosynthese in Bäumen in gemässigten Zonen um 20-40 % und die ausbleibende längerfristige Anpassung der Assimilationsraten (Zotz *et al.*, 2005) stützen dies Annahme scheinbar. Das einzige europäische FACE-Experiment mit adulten Waldbäumen in der gemässigten Zone zerstörte jedoch Hoffnungen auf langfristig stimuliertes Baumwachstum unter erhöhtem CO₂, denn der zusätzlich assimilierte Kohlenstoff verlässt das System offensichtlich relativ schnell wieder (Keel *et al.* 2007b, Asshoff *et al.* 2006, Körner *et al.* 2005). Norby *et al.* (2005) fassen die Resultate von vier FACE-Experimenten zusammen, wobei es wichtig zu bemerken ist, dass alle diese Studien immer noch expandierende Bestände in unterschiedlichen Stadien untersuchen. Es zeigt sich deutlich, dass eine anfängliche Wachstumsstimulierung zusehends abklingt. Abbildung 5 zeigt zwei der Studien sowie die Resultate des Schweizer FACE-Experiments (Körner *et al.*, 2005). Die gefundene anfängliche NPP (Netto-Primärproduktion) Stimulierung durch erhöhtes CO₂ darf somit auch nicht auf die wichtigsten am globalen C-Kreislauf beteiligten Waldökosysteme (Tropische Regenwälder, nördliche Nadelwälder) übertragen werden, kann aber für stark genutzte mitteleuropäische Wälder durchaus positiv sein im Sinne eines beschleunigten Wachstums von Jungbäumen (Wittig *et al.*, 2005). Boisvenue & Running (2006) fanden in der Mehrheit der untersuchten satelliten- sowie inventarbasierten Studien zunehmendes Baumwachstum in der 2. Hälfte des 20. Jahrhunderts, was die Autoren aber nicht nur auf den positiven Effekt erhöhter CO₂-Konzentration zurückführen. Äusserst wertvoll ist eine natürliche geologische CO₂-Quelle in Norditalien, wo gezeigt werden konnte, dass erhöhtes CO₂ zu einem schnelleren Wachstum in der Jugendphase von Steineichen (*Quercus ilex*) führen kann und dass langfristig eine morphologische und physiologische Anpassung stattfindet, so dass nach etwa 25 Jahren kein erhöhtes Wachstum mehr messbar ist, was ebenfalls den Resultaten der FACE-Experimente entspricht (Paoletti *et al.* 2007, Hättenschwiler *et al.* 1997, Abbildung 5). Als wichtiges langjähriges Experiment an der

alpinen Waldgrenze ist das Schweizer Lärchen/Föhrenprojekt mit erhöhtem CO₂ zu erwähnen (Handa *et al.* 2008, Handa *et al.* 2006, Handa *et al.* 2005, Hättenschwiler *et al.* 2002). Lärchen (*Larix decidua*) wuchsen stärker unter erhöhtem CO₂, Föhren (*Pinus uncinata*) nicht, simulierter Insektenfrass wurde durch die CO₂-Behandlung nicht gelindert. Wichtig ist, dass beschleunigtes Wachstum in der frühen Lebensphase eines Baumes keine langfristige Kohlenstoffsene sondern nur eine höhere Umsatzrate und, abhängig von einer allenfalls verkürzten Lebensdauer schnellwachsender Individuen (Backman, 1943), einen geringfügig höheren Kohlenstoffvorrat unserer Wälder anzeigt (Körner, 2000).

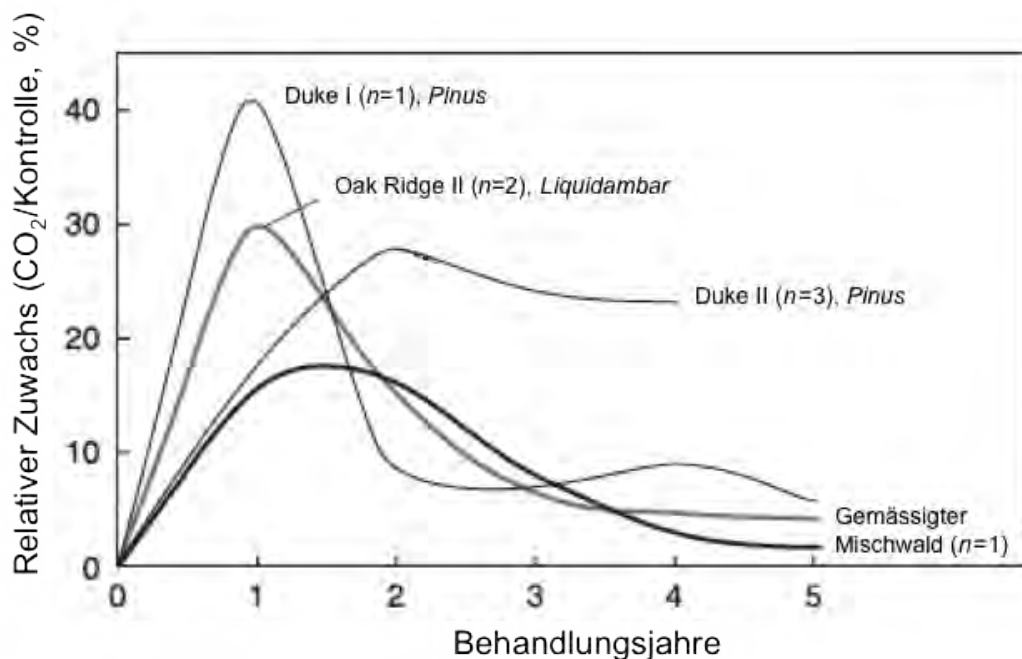


Abbildung 5: Schematische Zusammenstellung des oberirdischen Zuwachses der drei grossangelegten CO₂ Experimente in intakten, expandierenden Waldsystemen. Duke I ist eine Vorstudie zu Duke II (verändert nach Körner 2006a).

Die FACE-Experimente in Waldökosystemen lieferten zusätzlich wichtige Informationen zu einem sich verändernden Wasserhaushalt in einem zukünftigen Klima (Keel *et al.* 2007a, Leuzinger & Körner 2007b, Leuzinger und Körner, eingereicht). Eine wahrscheinliche Veränderung des Wasserhaushalts als Konsequenz verringerter Stomataöffnungsweite hat weitreichende Auswirkungen (Bodenwasserspeicher, Abfluss, Wolkenbildung), die wohl aber durch negative Rückkoppelungseffekte relativ klein gehalten werden (Leuzinger und Körner, eingereicht, Niklaus *et al.*, in Vorbereitung, Jacobs & de Bruin 1997, Levis *et al.* 2000). Ein Experiment mit Fichten fand unerwarteterweise höhere Saftflussraten unter erhöhtem CO₂, was die Autoren auf höhere Blattleitfähigkeiten in den beschatteten Kronenteilen sowie generell höhere Bodenfeuchte in der behandelten Fläche zurückführen (Kupper *et al.*, 2006). Mit Sicherheit werden artspezifische Strategien der Wasseraufnahme bei einer zukünftigen Artenverschiebung grosse Auswirkungen auf die Hydrologie eines Einzugsgebiets haben (Wolf *et al.* eingereicht). Der aktuelle Stand der Forschung deutet auf eine Erhöhung des Netto-Abflusses in gemässigten Mischwäldern von wenigen Prozent hin, was auch etwa den Resultaten der globalen, an Vegetationsmodule gekoppelten Klimamodelle entspricht (Betts *et al.*, 2007).

Der Effekt artspezifischer Reaktionen auf CO₂ ist auch am Beispiel des Efeus (*Hedera helix*) als wichtigste Liane in der Schweiz ersichtlich. Efeu profitiert vor allem im Schatten von steigenden CO₂-Konzentrationen (Zotz *et al.* 2006, Hättenschwiler & Körner 2003), was ein aggressiveres Wachstum und höhere Befallsraten von Bäumen möglich machen wird. Vorallem wegen der wahrscheinlich erhöhten Sturmanfälligkeit von mit Efeu befallenen Bäumen könnte dies längerfristig zu einem einflussreichen Faktor für die Walddynamik werden.

4.4 Reaktionen auf zunehmenden Stickstoffeintrag

Oft stehen beim Gedanken an den Klimawandel die atmosphärischen Veränderungen im Vordergrund. Möglicherweise laufen die Schlüsselprozesse aber im Boden ab (z.B. erhöhte Stickstoffimmobilisierung durch Mikroorganismen wegen höherer Kohlenstoffverfügbarkeit im Boden, Shaw *et al.* 2002 und Morgan 2002), der viel träger reagiert als die Atmosphäre und wo Experimente aufwändiger sind. Böden haben im 20. Jahrhundert vor allem durch die intensive landwirtschaftliche Nutzung und durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe in Verkehr und Industrie einen massiv erhöhten Eintrag von säurebildenden Schadstoffen (Schwefel- und Stickstoffverbindungen) erlebt (Fowler *et al.* 1999, BAFU 2005). Die wichtigsten zwei Fragen sind, ob sich der Stickstoffeintrag grundsätzlich positiv auf das Baumwachstum auswirkt und ob er wesentlich zur Kohlenstoffspeicherung beiträgt. Tatsächlich wird ein erhöhtes oberirdisches Wachstum europäischer Wälder im 20. Jahrhundert festgestellt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass mindestens ein wichtiger Grund dafür der erhöhte Stickstoffeintrag ist (Spiecker 1999, Abbildung 6). In situ N-Düngung erhöht vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen praktisch immer den Stammdickenzuwachs (z.B. Makinen *et al.* 2002, Anttonen *et al.* 2002). Über die Frage, ob europäische Wälder mehrheitlich stickstoffgesättigt sind, herrscht Uneinigkeit (siehe Magnani *et al.* 2007, De Schrijver *et al.* 2008, Nadelhoffer *et al.* 1999). In der Schweiz sind praktisch alle Wälder mit Stickstoff übertersorgt (BAFU, 2005). Stöchiometrische Gründe weisen darauf hin, dass relativ kleine Stickstoffeinträge (10 kg N ha⁻¹ a⁻¹) bereits zu Stickstoffauswaschung führen, obwohl noch geringfügige Wachstumssteigerungen möglich sind (De Vries *et al.*, 2008). Für die Schweiz gilt ein kritischer Eintragswert von etwa 10-20 kg N ha⁻¹ a⁻¹, der in weiten Teilen des Mittellandes sowie im Tessin zum Teil stark überschritten wird (Bobbink *et al.* 2002, Flückiger & Braun 2004). Das längste bisherige Düngeexperiment mit Stickstoff zeigte für einen borealen Wald eine grosse Abhängigkeit des Dickenzuwachses von der Menge des N-Eintrags (Högberg *et al.*, 2006). Nur die kleinste Dosis (34 kg N ha⁻¹ a⁻¹) stimulierte das Baumwachstum über alle 30 Jahre. Höhere Dosen führten zu vermindertem Wachstum (Abbildung 7).
Nebst einem Düngungseffekt führt der Stickstoffeintrag zu nachhaltiger Versauerung der Waldböden (Blaser *et al.*, 1999). Dies wiederum führt zu einer Abnahme der Basensättigung, und Nitrat wird zusammen mit Nährstoffionen (Na, Mg, Ca, K) ausgewaschen (Abbildung 8, Magill *et al.* 1997). Vor allem bei Fichten herrscht oft Kaliummangel (Flückiger & Braun, 2004). Es wird geschätzt, dass bis Mitte 21. Jahrhundert etwa ein Drittel der globalen Waldfläche auf säureempfindlichen Böden Stickstoffeinträge erleiden wird, die deren Pufferkapazität deutlich übersteigt (Busch *et al.*, 2001). Die Frage nach dem Verbleib des eingetragenen Stickstoffs für den Wald als CO₂-Senke ist essentiell, da das C:N-Verhältnis im Boden je nach Bodentyp etwa 15 Mal kleiner ist als im Holz. Nadelhoffer *et al.* (1999) argumentieren aufgrund von Versuchen mit

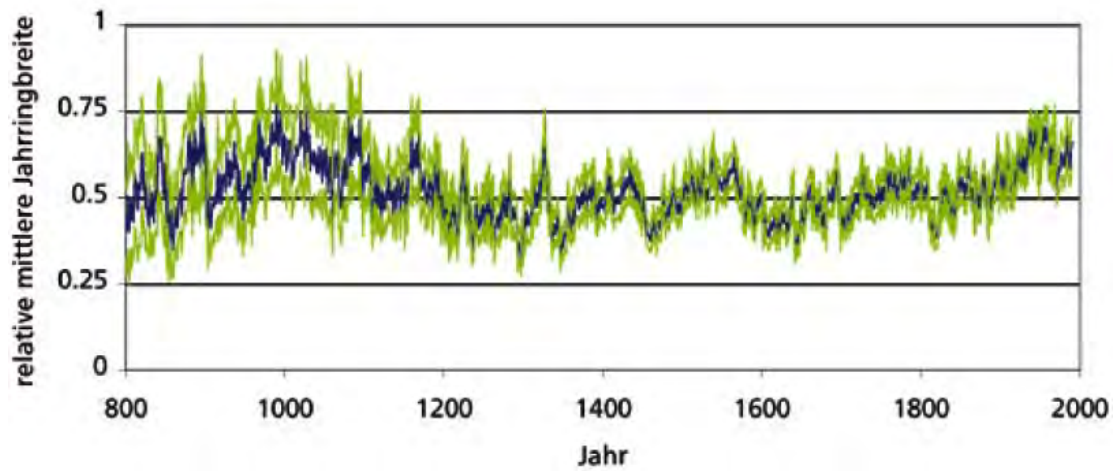


Abbildung 6: Mittlerer Dickenzuwachs von Baumarten auf der extratropischen Nordhemisphäre bis 1993. Seit 1816 nimmt die Jahrringbreite laufend zu. Violette Linie: Mittelwerte. Grüne Linien: Standardabweichungen (Nach Esper *et al.* 2002 und OcCC 2007).

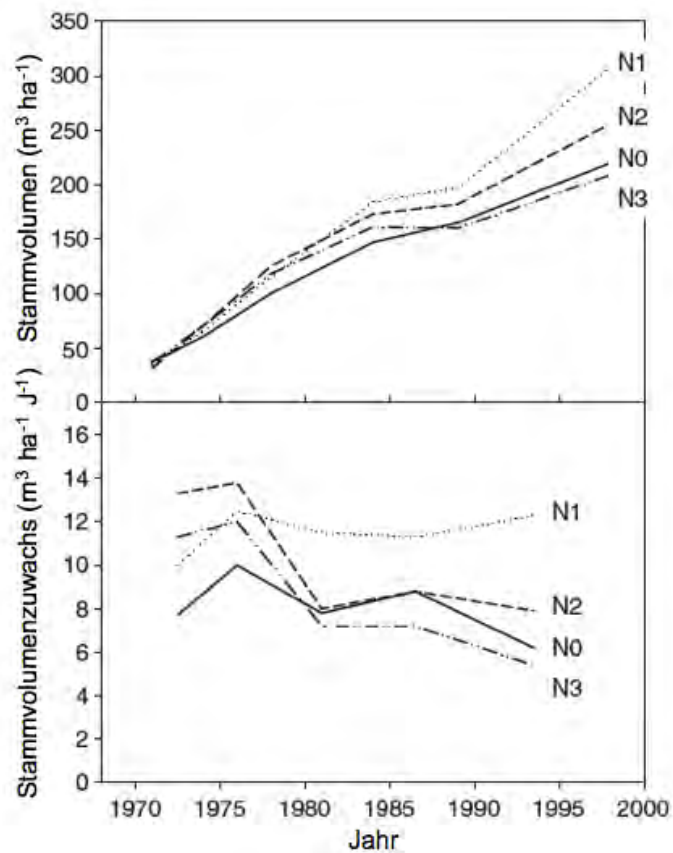


Abbildung 7: Stammvolumen und Zuwachs eines 30-jährigen Stickstoffdüngungsversuchs in einem borealen Wald in Nordschweden. N0 = Kontrolle, N1 = 34 kg N ha⁻¹ y⁻¹, N2 = 68 kg N ha⁻¹ y⁻¹, N3 = 108 kg N ha⁻¹ y⁻¹ (Die N3 Behandlung wurde 1990 beendet). Nur die geringste Dosis des applizierten Stickstoffs erhöht das Dickenwachstum (Nach Högberg *et al.* 2006).

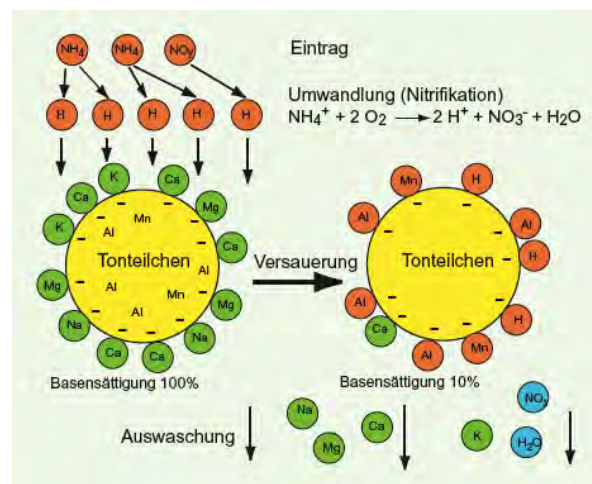


Abbildung 8: Schematische Darstellung der Bodenversauerung. Der Stickstoffeintrag führt über die Nitrifikation zur Freisetzung von Protonen. Die Protonen tauschen die an den Tonteilchen gebundenen Nährstoffen Ca, Mg, K und Na aus und setzen aus den Tonteilchen Aluminium und Mangan frei, die dann an die Oberfläche gebunden werden. Als Folge werden Nährstoffe und Nitrat ausgewaschen (Nach Flückiger & Braun 2004).

stabilen Isotopen in Europa und Nordamerika, dass der Grossteil des Stickstoffs im Boden gebunden bleibt oder ausgewaschen wird, was gegen einen starken N-Düngungseffekt spricht. Möglicherweise sind die N-Senkenmechanismen auch stark artspezifisch, sicher aber abhängig vom Bodentyp. In einer Langzeitstudie mit Koniferen wurde in *Picea abies* ein Grossteil des gedüngten Stickstoffs in der Biomasse untergebracht, während in *Pinus sylvestris* der Boden die Hauptsenke für den zusätzlichen Stickstoff bildete (Ladanai *et al.*, 2007). In einem Schweizer Gebirgsfichtenwald konnte mittels Isotopenanalyse festgestellt werden, dass ein grosser Teil des Stickstoffs im Boden festgehalten wurde, was das C:N Verhältnis im Boden langfristig absenken wird (Providoli *et al.*, 2005). Erhöhter atmosphärischer Stickstoffeintrag kann neben einer N-Anreicherung in Boden und Grundwasser zu erhöhtem Ausstoss gasförmiger, stark treibhausaktiver Stickoxide (z.B. Lachgas) führen (Rennenberg & Gessler 1999, Butterbach-Bahl *et al.* 1997). Die Anfälligkeit auf Windwurf kann sich durch beschleunigtes Wachstum erhöhen, wie für Fichten in der Schweiz, die während des Sturmes 'Lothar' geworfen wurden, gezeigt werden konnte (Meyer *et al.*, 2008). Bei dieser Studie blieb allerdings unklar, ob das erhöhte Wachstum durch Stickstoffeintrag zustande kam. Wahrscheinlich ist hingegen, dass saure Böden ein grösseres Risiko für Sturmschäden bieten, wobei eine mechanistische Erklärung dazu fehlt (Braun *et al.* 2003, Rogora *et al.* 2006). Möglich ist, dass ein kleineres Wurzel/Sprossverhältnis in stark stickstoffbelasteten und deshalb auch saureren Böden (De Vries *et al.*, 1995; Fahey & Hughes, 1994; Levin *et al.*, 1989) zu verringerter Wurzelstabilität führt (Mayer *et al.*, 2005). Zusammenfassend lässt sich für die Schweiz festhalten, dass Stickstoffeinträge auf dem heutigen Niveau für einen grossen Teil der Waldfläche einen Stressfaktor darstellen und somit das Risiko negativer Reaktionen auf die Klimaveränderung erhöhen dürften (Bobbink *et al.*, 2002).

4.5 Reaktionen auf zunehmende Ozonkonzentrationen

Die Ozonkonzentration der unteren Atmosphäre ist von einem vorindustriellen Wert von ca. 10 ppb bereits auf etwa 40 ppb angestiegen, und von einer weiteren Zunahme bis ca. 60 ppb vor allem in der nördlichen Hemisphäre ist auszugehen (IPCC, 2007). Zur Ozonbelastung von Bäumen gibt es eine umfangreiche Zusammenfassung von Wittig *et al.* (2007). Diese zeigt, dass bei Laubbäumen die anthropogene Erhöhung der O_3 -Konzentration bereits zu einer Reduktion der lichtgesättigten Photosynthese A_{sat} und der stomatären Leitfähigkeit g_s von je ca. 12 % geführt hat. Alle zur Reduktion der stomatären Leitfähigkeit beitragenden Faktoren (erhöhtes CO_2 , Trockenstress) führen zu einer Verminderung von O_3 -Stress. Unter gleichen Konzentrationen scheinen adulte Bäume generell gefährdeter als Jungbäume. Nadelbäume sind bei aktueller O_3 -Konzentration noch wenig gefährdet, reagieren jedoch auf künstliche O_3 -Erhöhung auf bis ins Jahr 2100 erwartete Konzentrationen (60-80 ppb, Wittig *et al.* 2007) ebenso empfindlich wie Laubbäume. Ozonkonzentrationen zeigen erhebliche örtliche, tageszeitliche und saisonale Schwankungen, was die Prognose für potenzielle Schäden stark erschwert. Föhren scheinen stärker gefährdet als Fichten; Buche, *Populus*- und *Fraxinus* Arten stärker als Eichen.

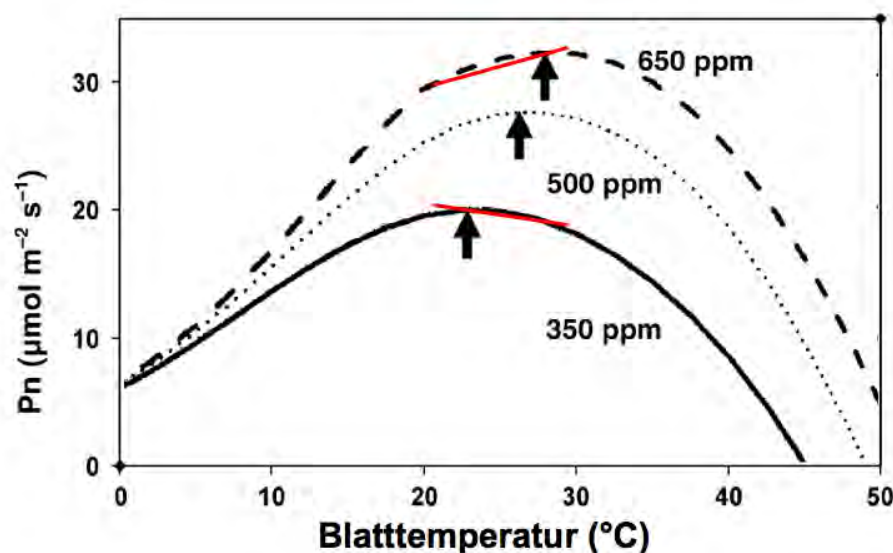


Abbildung 9: Optimumsverschiebung der Netto-Photosynthese P_n mit steigender Blatttemperatur. Der stimulierende CO_2 -Effekt ist temperaturabhängig und es findet eine Verschiebung des T-Optimums unter erhöhter CO_2 -Konzentration statt (schwarze Pfeile). Die Richtung des Temperatur-Effektes auf P_n kann sich unter erhöhtem CO_2 umdrehen (rote Linien, nach Long 1991 und Norby & Luo 2004).

4.6 Experimente mit einer Kombination mehrerer Faktoren

Experimente mit mehreren Faktoren kommen der Wirklichkeit sicher am nächsten (siehe z.B. Tylianakis *et al.* 2008). Unter Einwirkung eines zusätzlichen Faktors kann sich zum Beispiel die Richtung eines Primäreffektes umdrehen (Abbildung 9). Für Wälder gibt es allerdings kein einziges Experiment, dass die wichtigsten Treiber im Globalen Klimawandel (Temperatur, Stickstoff, Niederschlag, CO_2) auf umfassende Weise testet. Mit den erwähnten vier Hauptfaktoren entstehen bereits 11 Zwei- bis Vierfach-Interaktionen, was schon für ein kleines Laborexperiment eine Herausforderung darstellt (Abbildung 3).

Erschwerend ist die unterschiedliche Charakteristik der erwähnten Hauptfaktoren: Während die atmosphärische CO₂-Konzentration und der Stickstoffeintrag nur saisonalen Schwankungen ausgesetzt sind, variieren Temperatur und Niederschlag täglich oder sogar tageszeitlich. Die Interpretation von Experimenten muss sich deshalb auf die Behandlungsmuster beschränken, während in Wirklichkeit eine Vielzahl weiterer Kombinationsmuster denkbar wären. Temperatur- und Kohlendioxidbehandlung bringen immer auch Bodenwassereffekte mit sich (z.B. Morgan *et al.* 2004), die bei monofaktoriellen Experimenten meist nicht eindeutig auseinanderzuhalten sind. Schliesslich dürfen atmosphärische Rückkoppelungseffekte, die experimentell nicht erfasst werden können, nicht vernachlässigt werden (Jarvis & McNaughton 1986, Jacobs & de Bruin 1997, Niklaus *et al.*, in Vorbereitung). Manipulative Experimente mit mehreren Faktoren sind neben Raum-Zeit-Analogien, paläontologischen Daten und Inventuren dennoch eine wichtige Grundlage für Modellvalidierungen, die wiederum die Basis für die Abschätzung der zukünftigen Entwicklung unseres Waldes bilden.

Temperatur x CO₂ Interaktion

Unter erhöhtem CO₂ findet eine Erhöhung des Temperaturoptimums (in Bezug auf die Photosynthese) statt (Long 1991, Abbildung 9). Der diesem Effekt zugrundeliegende Mechanismus ist ein steigendes O₂:CO₂-Verhältnis wegen der schneller abnehmenden Löslichkeit von CO₂ gegenüber O₂ in Wasser bei Temperaturerhöhung. Diese Temperaturoptimumsverschiebung kann wichtige Konsequenzen haben für Baumarten, für die man zunächst einen positiven Effekt der globalen Erwärmung erwarten würde. Man müsste aufgrund von Abbildung 9 also eine Interaktion von Temperatur und CO₂ erwarten. Modelle haben denn auch gezeigt, dass dieser Effekt die zunächst erwarteten Arealverschiebungen einschränken könnte (Xu *et al.*, 2007). Experimente in intakten Ökosystemen zeigen hingegen oft einen additiven Effekt von Temperatur und CO₂ in Bezug auf die Produktionsleistung (Olszyk *et al.* 2003, Peltola *et al.* 2002, Norby *et al.* 2000) und Blattchemie (Veteli *et al.*, 2007). Es ist möglich, dass die meist kleine Replikation in obigen Studien dazu führte, dass die theoretisch erwartete Interaktion nicht gefunden wurde. Obwohl die zugrundeliegenden Mechanismen der Temperatur x CO₂-Interaktionen in Pflanzen relativ gut bekannt sind (Morison & Lawlor, 1999), besteht grosse Unsicherheit über die zukünftige Auswirkung dieser Faktoren speziell auf Waldökosysteme. Aufgrund der wenigen experimentellen Studien und gestützt auf Laborexperimente und Modelle können folgende zusammenfassende Aussagen gemacht werden: Wahrscheinlich ist eine Beschleunigung der Stoffkreisläufe, insbesondere der Stickstoffmineralisierung, wie für einen norwegischen Wald gezeigt werden konnte (Verburg & van Breemen, 2000). Die erhöhte Temperatur bewirkt einen früheren Austrieb (siehe Kapitel 6.1. zur Phänologie), eine schnellere Entwicklung der Pflanzenorgane, aber teilweise auch eine verfrühte Seneszenz (Alterung) (Morison & Lawlor, 1999), dies wird aber hinsichtlich Biomassenzuwachs teilweise von der Photosynthesestimulation durch erhöhtes CO₂ kompensiert. Bezogen auf den Schweizer Wald darf man, gestützt auf die vorhandenen Daten, vorerst nicht mit einem positiven Netto-Effekt bezüglich der Interaktion von CO₂ und Temperatur rechnen.

CO₂ x H₂O Interaktion

Interaktionen zwischen CO₂ und Wasser sind wahrscheinlich deshalb relativ gut untersucht, weil eine experimentelle CO₂-Behandlung in den meisten Fällen auch Wasserspareffekte

und damit unterschiedliche Feuchteverhältnisse zwischen Behandlung und Kontrolle mit sich bringt (Morgan *et al.*, 2004). Im Grasland kann das so weit führen, dass vermeintliche positive CO₂-Effekte auf die Biomassenproduktion ausschliesslich indirekt durch höhere Bodenfeuchten zustandekommen (Niklaus *et al.*, 1998). Am Schweizer Kranprojekt in Hofstetten (SO) konnten ebenfalls Wasserersparnisse unter hoch-CO₂ nachgewiesen werden (Abbildung 10). Die trockenanfälligere Buche sowie die Hagebuche könnten damit ihre Konkurrenzfähigkeit gegenüber der Eiche steigern, die einen deutlich kleineren Wasserspareffekt unter erhöhtem CO₂ zeigt. Obwohl atmosphärische Rückkoppelungsmechanismen den Netto-Effekt abschwächen, kann mit einer starken, artspezifischen Beeinflussung der Hydrologie auf Einzugsgebiets-Ebene gerechnet werden (Wolf *et al.*, eingereicht).

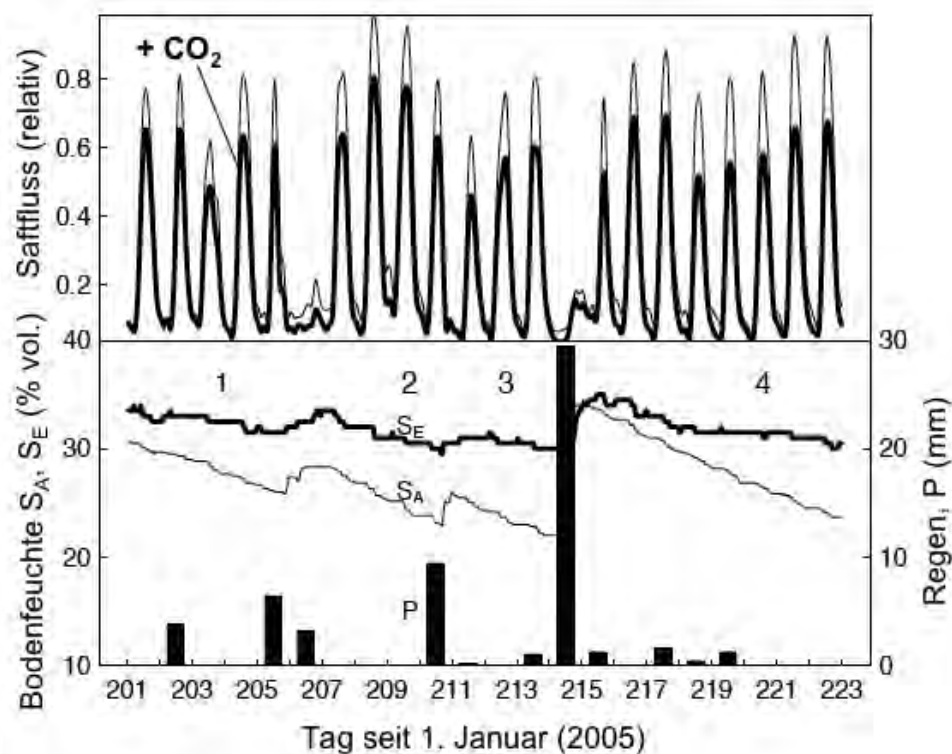


Abbildung 10: Saftstrom in Laubbäumen unter erhöhter (550 ppm) und aktueller CO₂-Konzentration (oben). Daraus resultiert eine divergierende Bodenfeuchte zwischen der behandelten (S_E) und der Kontrollfläche (S_A). Die Zahlen markieren vier Austrocknungsperioden, das starke Niederschlagsereignis nach Periode 3 bewirkt eine Aufsättigung beider Böden (unten). Daten stammen vom Schweizer CO₂-Versuch in Hofstetten, SO (Leuzinger & Körner, 2007b)

CO₂ x Stickstoff Interaktion

Grundsätzlich sollte der eingetragene Stickstoff zusammen mit der stetig wachsenden CO₂-Konzentration einen positiven Effekt auf das Baumwachstum haben, verschiedentlich

wurde vor allem die Kombination dieser beiden Faktoren für das erhöhte Baumwachstum im 20. Jahrhundert verantwortlich gemacht (Brunner & Godbold, 2007). Ein vierjähriges Experiment mit Fichten und Buchen unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration zeigte aber keine Interaktion zwischen Stickstoff und CO₂ (Spinnler *et al.*, 2002). Hingegen spielte der Bodentyp eine wesentliche Rolle: Auf saurem, nährstoffarmem Boden wuchs die Buche unter hoch-CO₂ sogar weniger stark als entsprechende Kontrollbäume. Das Fichtenwachstum war auf saurem Boden durch Stickstoff und CO₂ jeweils etwa gleich stimuliert, auf nährstoffreichem Kalkboden gab es nur noch einen CO₂-Effekt, Stickstoff hatte keine Wirkung mehr. Dies zeigt auf, wie wichtig Bodeneigenschaften sein können, wenn es darum geht, Wirkungen des Globalen Wandels für grosse Flächen abzuschätzen.

Interaktionen mit anderen Faktoren und Mehrfachinteraktionen

Experimente mit mehr als zwei der erwähnten Hauptfaktoren des Globalen Wandels sind für junge Bäume schwierig und für adulte Waldbäume technisch praktisch nicht durchführbar. In Grasland hingegen sind multifaktorielle Experimente mit adäquater Replikation machbar (Mikkelsen *et al.*, 2008). Zum Beispiel wurde bei einem Experiment mit Stickstoff, Temperatur, Niederschlag und CO₂ unter Kombination mehrerer Faktoren eine generelle Verminderung der NPP-stimulierenden Effekte durch erhöhtes CO₂ gemessen (Shaw *et al.*, 2002). Man darf generell annehmen, dass isolierte Effekte einzelner Faktoren tendenziell eher abgeschwächt werden bei Berücksichtigung zusätzlicher Faktoren (Hyvönen *et al.*, 2007). Modellierete Dreifach-Interaktionen scheinen oft nicht signifikant, was Einzelfaktor-Experimente sowie Experimente mit Zweifach-Interaktionen rechtfertigt (Luo *et al.*, 2008). Die Schlüsselgrössen wie die Produktivität unserer Wälder oder der Kohlenstoffspeicher im Boden werden langfristig wahrscheinlich relativ träge auf die Vielfalt der sich in Veränderung befindlichen Faktoren reagieren (Shaw *et al.* 2002, Körner 2006b). Durch Veränderungen in der Landnutzung (insbesondere Vergrösserung der Waldfläche) könnten aber trotzdem merkliche Netto-Effekte auftreten. Auch kann es in einem Übergangszustand (z.B. im 21. Jahrhundert) zu schwer vorhersehbaren Veränderungen kommen. Experimente auf unterschiedlicher zeitlicher Skala (Saison bis Jahrzehnte) und von unterschiedlichem räumlichen Umfang (Topfpflanzen bis Ökosystem) sind wichtig und müssen im Kontext möglichst vieler sich im Wandel befindenden Umweltfaktoren interpretiert werden (Bytnerowicz *et al.*, 2007).

In diesem Bereich sind allenfalls Interaktionen mit Waldschädlingen zu erwähnen. Schäden durch Insekten werden mit dem Klimawandel generell zunehmen, dies wurde speziell für Nordamerika gezeigt (Logan *et al.*, 2003) und dürfte auch auf die Schweiz zutreffen (Engesser *et al.* 2008a, siehe dazu auch Kapitel 6.2.).

5 Stand der Kenntnisse genetischer Studien zur Anpassungsfähigkeit unserer Baumarten

Im dynamischen Gleichgewicht der Evolution sind Anpassungen der Schlüssel zum Überleben in einer sich laufend verändernden Umwelt. Bei Bäumen mit ihrem langen Generationenwechsel ist die phänotypische Plastizität (Anpassungsfähigkeit) angesichts der sich rasant ändernden Umweltbedingungen kurz- bis mittelfristig wichtiger als genetische Anpassungen, die viele Jahrzehnte bis Jahrhunderte in Anspruch nehmen werden.

Hingegen können durch gezielte Aufforstung die genetische Diversität des Saatguts sowie dessen Provenienz (Herkunft) bewusst gewählt und dadurch die Anpassungsfähigkeit an den jeweiligen Standort bzw. die Widerstandsfähigkeit einer Population im voraus erhöht werden. Dies bedingt aber präzise Kenntnisse der Qualität und Herkunft des verwendeten Saatguts wie auch der zu erwartenden Umweltbedingungen.

Für die Schweizer Waldbaupraxis sind drei Fragen von grosser Brisanz, die es von der Wissenschaft zu beantworten gilt: (1) Welche Arten reagieren wie flexibel (innerhalb der Lebensspanne eines Baumes) auf sich ändernde Umweltbedingungen? Dies entspricht einem Mass für die phänotypische Plastizität einer Art. (2) Wie gross ist die genetische Diversität unserer einheimischen Populationen, und welche Widerstandsfähigkeiten lassen sich daraus ableiten für ganze Bestände? (3) Wie gross ist die globale genetische Diversität einer Art, und wieviel lässt sich mit der gezielten Wahl der Provenienz des Saatguts erreichen? Um die Flexibilität (Anpassungsfähigkeit) einer Art zu testen, zieht man Populationen verschiedener Herkunft unter gleichen Bedingungen auf und quantifiziert dann ein bestimmtes Merkmal, z.B. Trockenheitsresistenz (Abbildung 11). Im Folgenden sind die verfügbaren und für die Schweiz relevanten Studien zusammengetragen, und es wird auf Wissenslücken hingewiesen.

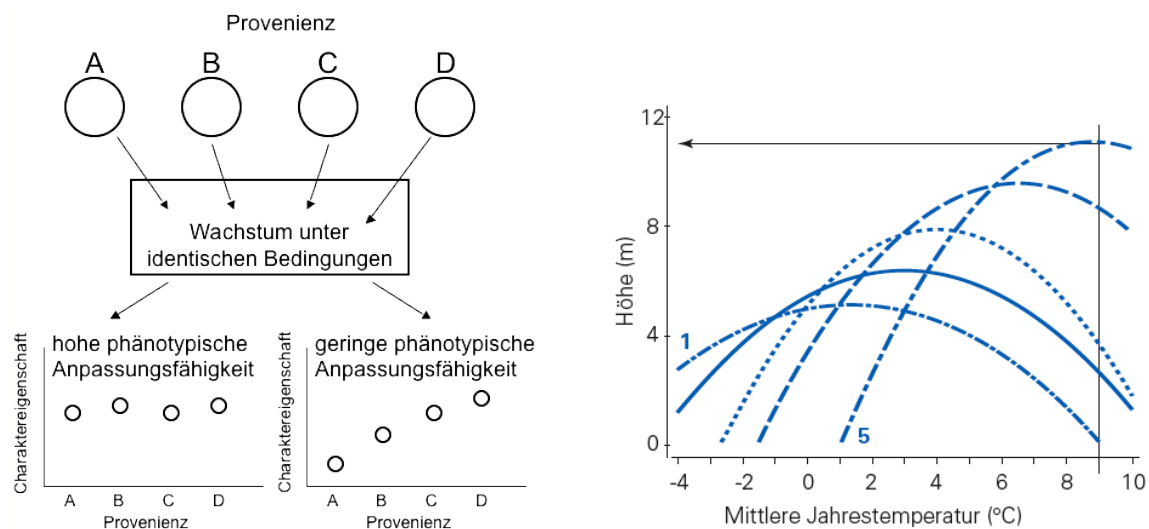


Abbildung 11: Links: Test der phänotypischen Plastizität (Anpassungsfähigkeit). Populationen verschiedener Herkunft (und unterschiedlichem Genotyp) werden unter identischen Bedingungen aufgezogen. Unterscheiden sich die Populationen nachher wenig in einer bestimmten äusseren Charakteristik, zeigen sie hohe phänotypische Plastizität. Rechts: Modellierter Temperatur-Optima für das Höhenwachstum von Küstentannen (*Pinus contorta*) verschiedener nordamerikanischer Herkunft. Die genetische Diversität dieser Art und ihre physiologische Auswirkung ist bemerkenswert (nach Rehfeldt *et al.* 2001).

Diversität ist auf der Ebene der Arten (Artenvielfalt), innerhalb einer Art (genetische Diversität) und in Bezug auf Ökosysteme (Landschafts-Diversität) essentiell für die Resilienz sowie die Resistenz (Definitionen gemäss Grimm & Wissel 1997) eines Ökosystems, insbesondere in unserer Zeit des Klimawandels (Bose 2008, Stöcklin *et al.* 2007, Baur *et al.* 2004). Je höher die Diversität auf all diesen Ebenen, desto grösser die Wahrscheinlichkeit für eine funktionelle Gruppe oder eine Art zu überleben. Während die Diversität auf der Artebene (Artenvielfalt) einfach zu erkennen ist und durch entsprechende Waldpflege gefördert werden kann, ist die genetische Diversität innerhalb einer Art nicht unmittelbar sichtbar, sondern muss experimentell getestet werden. Zudem lässt sich anhand

einer genetischen Analyse nicht voraussagen, gegenüber welchen Umweltbedingungen eine Population besonders resistent ist. Natürliche Migration von Arten findet gemäss paläobotanischen Beobachtungen schneller statt als frühe Verbreitungsmodelle annahmen (Clark, 1998), aber es besteht Einigkeit darüber, dass die Geschwindigkeit nicht reicht, um mit dem Tempo des Klimawandels mitzuhalten (Hamrick 2004, Davis & Shaw 2001). Mit einem 'common garden'-Experiment (Abbildung 11) haben Billington & Pelham (1991) anhand des Austriebszeitpunkts von Birkensämlingen geschätzt, dass bei einer Erwärmungsrate von 2° C über 60 Jahre die genetische Adaptation zu langsam erfolgt, als dass sie mit der sich verlängernden Vegetationsperiode Schritt halten könnte. Rehfeldt *et al.* (2001) schätzen für *Pinus contorta*, dass genetische Anpassungen 200-1200 Jahre (ca. 2-12 Generationen) dauern. Dies ist zwar eine erstaunlich kurze Zeit, angesichts der Geschwindigkeit des Klimawandels aber immer noch lange. Waldbewirtschaftung beschleunigt die genetische Anpassungsfähigkeit und sollte in Modellen berücksichtigt werden (Kramer *et al.*, 2008). Jump *et al.* (2006) zeigen anhand einer *Fagus sylvatica*-Population in Nordspanien, dass ein mit Temperatur in Verbindung gebrachtes Allel in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhundert weniger häufig geworden ist, was ebenfalls auf eine sehr schnelle genetische Reaktion hinweist. Möglicherweise wird die Bedeutung genetischer Anpassungen bei bereits heute zu beobachtenden Veränderungen im Wald unterschätzt (Kramer *et al.* 2008, Davis *et al.* 2005), die Datenlage ist hier aber noch sehr unsicher.

Die bereits vorhandene genetische Diversität innerhalb und zwischen Populationen dürfte zumindest für den Übergangszeitraum in ein neues Klima von grösserer Bedeutung sein als die Geschwindigkeit der genetischen Anpassung. Zur Frage der genetischen Diversität innerhalb und zwischen Populationen unserer wichtigsten Baumarten gibt es zwar Studien, die meisten Resultate werden jedoch dazu benutzt, Aussagen zur taxonomischen Klassifizierung (z.B. Papageorgiou *et al.* 2008 zur Buche), zu Eiszeitrefugien (z.B. Meloni *et al.* 2007 zur Fichte) oder zu grundlegenden Fragen der Forstgenetik zu machen (z.B. Konnert & Henkel 1997, Konnert 1995). Über die mit genetischer Diversität zusammenhängende Widerstandsfähigkeit unserer lokalen einheimischen Baumpopulationen ist wenig bekannt. Dies deshalb, weil die adaptive genetische Variation, die eigentlich von Interesse ist, zumindest mit adulten Waldbäumen sehr aufwändig und nur langfristig oder über Umwege zu testen ist (Reich & Oleksyn 2008, Rehfeldt *et al.* 2001). Die neutrale genetische Diversität ist als Indikator genetischer Resistenz wenig geeignet (Holderegger *et al.*, 2006), trotzdem ist zu erwähnen, dass Bäume ca. 68% mehr polymorphe Loci und eine 45% höhere (neutrale) genetische Diversität als krautige Pflanzen haben (Hamrick *et al.*, 1992), was doch immerhin erhöhte adaptive genetische Diversität vermuten lässt. Das Waldföhrensterben im Wallis (siehe Kapitel 6) bot eine Gelegenheit zu testen, ob überlebende Individuen sich genetisch von abgestorbenen unterscheiden, was aber nicht der Fall war (Fournier *et al.*, 2006). Myking (2002) benützt als Indikator sog. 'Life history traits' und beurteilt die genetische Diversität von fast der Hälfte der 23 untersuchten Baumarten in Norwegen als potenziell gefährdet. Allgemein wird dennoch angenommen, dass eine genetische 'Erosion', die zum Aussterben von Baumarten führen könnte, unwahrscheinlich ist (Hamrick 2004, Kremer 2000). Die durchaus naheliegende Aussage, dass genetische Varianz in unseren Waldbaumpopulationen hinsichtlich des sich schnell ändernden Klimas wichtig ist, kann kaum mit quantitativen Studien belegt werden. Hier sind paläontologische Daten allenfalls hilfreich. Eine kürzlich erschienene Arbeit belegt zum Beispiel, dass die Buche während der Eiszeiten auf viel mehr als die bisher angenommenen

Refugien angewiesen war, was ihre schnelle Ausbreitung zwischen den Eiszeiten möglich machte (Magri *et al.*, 2006). Bei den Arbeiten, die auf Daten von z.T. sehr früh angelegten 'common garden'-Experimenten zurückgreifen und grossskalig auswerten, sind die Populationen meist so weit auseinandergelegen, dass sich die Fragestellung wiederum ändert, d.h. es werden keine Aussagen gemacht über die genetische Diversität einer Populationen innerhalb einer Klimaregion, sondern über Populationen aus verschiedenen Klimazonen. Diese Auswertungen sind ihrerseits aber wichtig für die sogenannte 'Provenienzforschung', die ihren Ursprung im 19. Jahrhundert hat (Keinitz, 1879), mit dem Klimawandel aber wieder stark an Aktualität gewonnen hat (z.B. Reich & Oleksyn 2008).

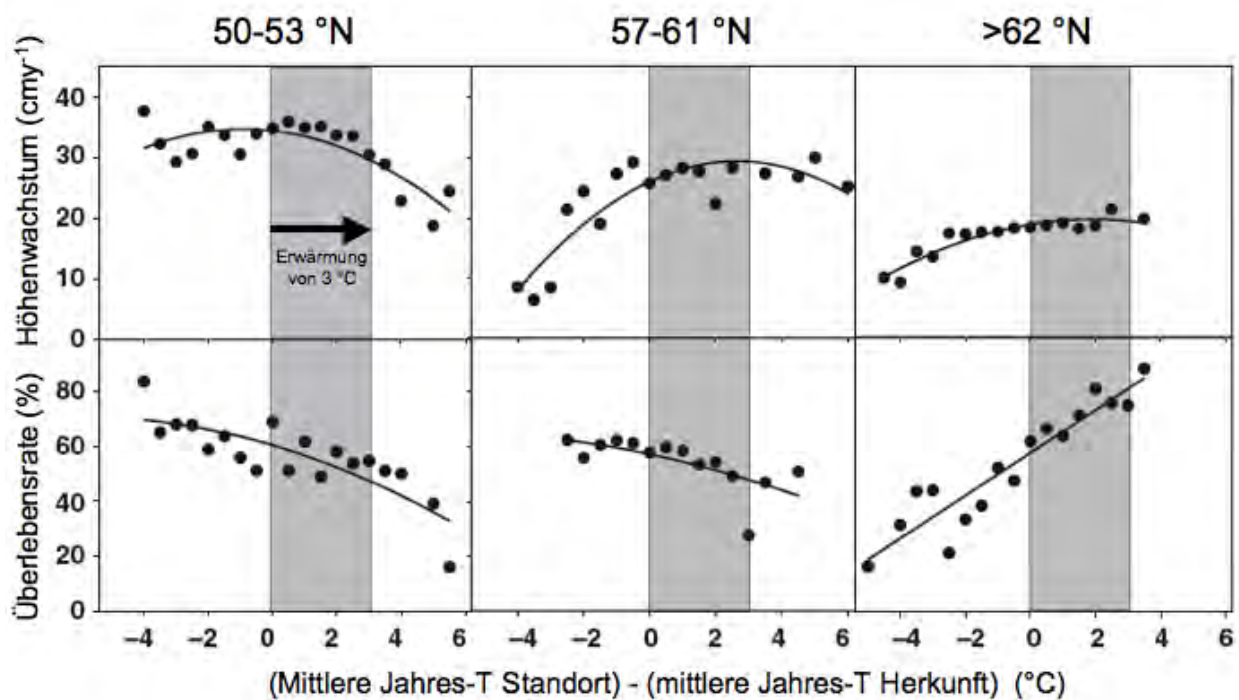


Abbildung 12: Auswertung zahlreicher Provenienzversuche mit *Pinus sylvestris* von Reich & Oleksyn (2008). Die Mortalität nimmt nur in den nördlichsten Populationen ab, ansonsten weist diese Studie auf eine neutrale bis negative Wirkung der Erwärmung (grauer Balken markiert 3 °C Erwärmung) auf Wachstum und Mortalität hin. (verändert nach Reich & Oleksyn (2008)).

Schmidtling (1994) modellierte aufgrund von Provenienzversuchen für die europäische Fichte und eine nordamerikanische Föhre (*Pinus taeda*) einen Verlust an Höhenwachstum von ca. 5-10 % unter 4°C höherer Jahresmitteltemperatur. Eine umfangreiche Provenienzstudie mit einer wichtigen kommerziellen Baumart in Europa, *Pinus sylvestris*, zeigt ebenfalls grosse genetische Diversität hinsichtlich Wachstum und Mortalität (Abbildung 12, Reich & Oleksyn 2008). Für Nordeuropa steigt die Mortalität in Waldföhrenpopulationen um knapp das Vierfache an, je nach Provenienz der Population. Dieses langfristige Experiment zeigt deutlich, dass mit einem Erwärmungsszenario von 3°C ausser im Norden (und analog in Höhenlagen) kaum besseres Wachstum erzielt werden kann. Für den Waldbau bedeutet dieses Beispiel auch, dass für den Fall der Waldföhre zumindest bei den zentralen (57-61 °N) und südlichen Populationen (50-53 °N) und bei der erwarteten Erwärmung mit dem Anbau von wärmeangepassteren Provenienzen zukünftig nur relativ wenig ausgerichtet werden kann. Massive Unterschiede, die auf genetische Variabilität zurückgehen, wurden auch in nordwestamerikanischen *Pinus*

contorta-Populationen von Kalifornien bis Alaska gefunden. Die modellierten Temperaturoptima unterscheiden sich so stark, dass das Optimum einer wärmeangepassten Population bereits ausserhalb der physiologischen Nische einer anderen Population der gleichen Art liegen kann (Rehfeldt *et al.* 2001, Abbildung 11). Sollte letzteres Beispiel repräsentativ sein für einheimische Arten, so wäre hingegen das Potenzial von bewusst gewählten Provenienzen bei der Aufforstung sehr gross und möglicherweise noch stark unterschätzt, wobei der mit der gezielten Aufforstung nach Provenienzen verbundene Aufwand sehr gross sein könnte (Rehfeldt *et al.*, 1999). Diese gegensätzlichen Befunde lassen erahnen, dass andere Faktoren, vor allem Bodeneigenschaften oder auch Breitengradabhängige photoperiodische Effekte (Persson & Beuker, 1997) massgeblich beteiligt sein dürften bei der Frage, ob eine Population unter einem bestimmten Erwärmungsszenario besser wächst. Wahrscheinlich darf man bei gezielter Planung der Provenienzen mit einem positiven Effekt in sehr nördlichen Populationen und in der Schweiz in Populationen nahe der Waldgrenze rechnen (vgl. Zhi-chun *et al.* 2000). Forschungsbemühungen zu Trockenresistenzen verschiedener Provenienzen, wie sie derzeit im Wallis von der WSL durchgeführt werden, werden neue, auf die Schweiz anwendbare Ergebnisse liefern.

6 Indikatoren und Risiken des Globalen Wandels für den Schweizer Wald

6.1 Bereits beobachtete Phänomene

Seit anfangs dieses Jahrhunderts können die Auswirkungen der Erderwärmung ohne grössere Zweifel kausal mit Veränderungen in der Tier- und Pflanzenwelt in Verbindung gebracht werden (Root *et al.*, 2003). Auch in der Schweiz sind erste Anzeichen von klimabedingten Veränderungen von Ökosystemen feststellbar (Defila & Clot 2001). Solche Veränderungen sind besonders einfach an der Phytophänologie (z.B. Blattaustrieb, Blattabwurf und Blütezeit) zu erkennen und lassen sich ohne Messinstrumente beobachten, was Grund dafür ist, dass sehr lange Datenreihen dazu existieren (Rutishauser *et al.*, 2007). Veränderungen in der Artenzusammensetzung der Pflanzengemeinschaften sowie in der Lage der Waldgrenze¹ dauern länger, können aber bereits beobachtet werden (Weber *et al.* 2007, Dobbertin *et al.* 2005, Gehrig-Fasel *et al.* 2007).

Phänologie

Die Faszination der Phänologie (in der Folge ist nur die Phytophänologie gemeint), der zeitlichen Abfolge der biologischen Ereignisse im Jahresverlauf, hat dazu geführt, dass langjährige Beobachtungsreihen existieren, die es erlauben, vom Klimawandel verursachte Veränderungen festzustellen (Menzel 2006, Abbildung 13). Zusätzlich zu terrestrischen Beobachtungsreihen können seit einigen Jahrzehnten Satellitenbilder dazu verwendet werden, die Vegetationsperiode zu quantifizieren (Studer *et al.*, 2007). Die beiden Methoden ergänzen sich, Satellitenbilder bieten eine grosse räumliche Abdeckung, können aber nicht die Genauigkeit terrestrischer Beobachtungen erreichen (z.B. Unterscheidung

¹Der Einfachheit halber wird hier, wo nicht weiter von Belang, meist der Begriff 'Waldgrenze' gebraucht, ohne zwischen 'Waldgrenze' und 'Baumgrenze' zu unterscheiden

von Arten). Die Phänologie der Vegetation reagiert schneller als andere Aspekte auf die Klimaerwärmung und eignet sich deshalb besonders als Indiz für Auswirkungen des Klimawandels auf Ökosysteme. Bei der Steuerung der Phänophasen ist die Temperatur, die mit anderen Klimavariablen oft stark korreliert ist, am einflussreichsten (Sparks *et al.*, 2000). Die Tageslänge als photoperiodisches und deshalb klimaunabhängiges Element kann aber je nach Art und Standort wichtig sein und auf komplexe und noch nicht vollumfänglich verstandene Weise mit der Temperatur (meist Minimaltemperatur und Temperatursumme) interagieren (Cannell, 1989). Schwieriger zu quantifizieren sind die Phänophasen am Ende der Saison (Laubverfärbung und -fall). Obwohl lokal Trends zu verspätetem Blattabwurf beobachtet werden können, lässt sich kein allgemeingültiges Modell zur Voraussage des Blattabwurfes finden, wie das für den Blattaustrieb eher möglich ist (Estrella & Menzel 2006, Studer *et al.* 2005).

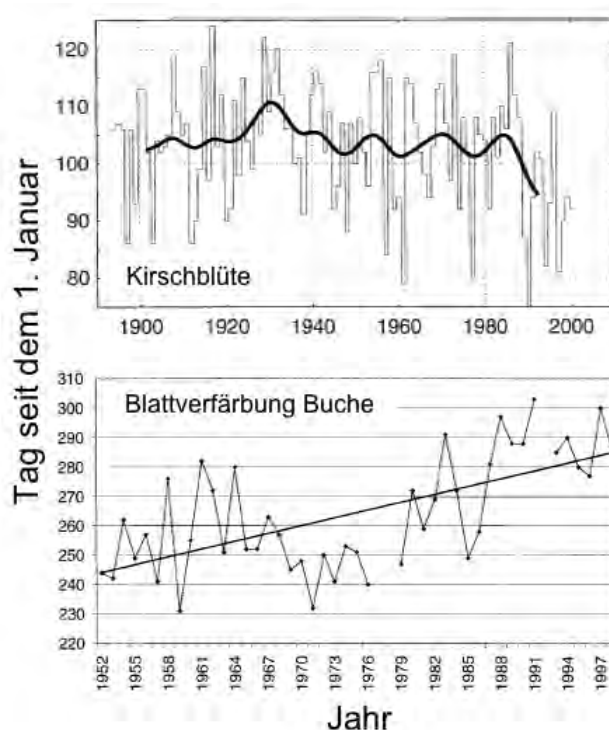


Abbildung 13: Zwei Beispiele zur Veranschaulichung der bereits beobachteten Auswirkungen des Klimawandels in der Schweiz. Die volle Kirschblüte in Liestal, 1894-2000 (oben) und die Verfärbung des Buchenlaubes in Wiliberg, AG (650 m.ü.M, unten). Verändert nach Defila & Clot (2001)

Eine vom anthropogenen Klimawandel bedingte Verlängerung der Vegetationszeit kann zumindest in Europa nicht mehr angezweifelt werden (Menzel *et al.*, 2006b). In einer globalen Metaanalyse wurde ein verfrühtes Einsetzen der biologischen Abläufe um 2.3 Tage pro Jahrzehnt geschätzt (Parmesan & Yohe, 2003). Walther (2004) schliesst, basierend auf 18 Studien, auf einen verfrühten Frühlingsbeginn auf der nördlichen Hemisphäre von ca. drei Tagen pro Jahrzehnt. Für die 1957 gegründeten phänologischen Gärten Europas finden Menzel & Fabian (1999) eine Verlängerung des Saisonendes um 1.6 Tage pro Jahrzehnt für den Zeitraum 1959-1993 und eine Verlängerung der gesamten Wachstumsperiode um etwa 3 Tage pro Jahrzehnt. Dies deutet auf eine symmetrische Verlängerung der Vegetationsperiode hin. Die ausgeprägtesten Effekte wurden früh in der Saison (Sparks & Menzel 2002, Fitter & Fitter 2002), aber mit grösserer zeitlicher und räumlicher

Variabilität gefunden (Menzel *et al.*, 2006a). Dies ist möglicherweise durch die stärkere Klimaerwärmung während der Wintermonate bedingt. Es gibt auch Anzeichen dafür, dass beim Blattaustrieb nicht die steigende Maximumtemperatur, sondern eher das verminderte Risiko später Frühjahrsfröste (Minimumtemperatur) entscheidend ist (Scheifinger *et al.* 2003, Menzel *et al.* 2003, siehe auch Kapitel 4.1.). Die umfangreichste Studie für die Schweiz untersucht fast 900 phytophänologische Datenreihen von 1951-2000 (Defila & Clot 2005, Abbildung 13). Trotz einiger Einschränkungen wegen der Heterogenität des Datensatzes kann auf eine Verlängerung der Vegetationsperiode von 2.7 Tage/Jahrzehnt geschlossen werden. Ein sehr kleiner Teil davon (0.3 Tage) kommt durch eine Verlängerung der Vegetationsperiode am Saisonende zustande. Satellitenbilddaten für die Schweiz zeigen von 1982 bis 2001 einen stärkeren Trend zur Saisonverlängerung als Beobachtungsdaten (Studer *et al.*, 2007). Der Saisonbeginn verfrüht sich über diesen Zeitraum je nach Methode um ca. 5 Tage/Jahrzehnt, und das Ende der Vegetationsperiode verschiebt sich um 4 Tage/Jahrzehnt (Stöckli & Vidale, 2004). Die Ursache dieser Diskrepanz für das Saisonende liegt wahrscheinlich in den jeweiligen Nachteilen beider Methoden, insbesondere der Subjektivität und generellen Datenknappheit der beobachteten Herbst-phänophasen (Defila & Clot, 2005). Wichtig anzumerken ist aber, dass Trockenperioden zu einem markant früheren Blattfall und somit zu einer Verkürzung der Vegetationsperiode beitragen können, wie es im Jahr 2003 zu beobachten war (Eilmann *et al.*, in Vorbereitung). Hingegen gibt es neue Studien, die zeigen, dass eine erhöhte CO₂ Konzentration zu verspätetem Herbst-Blattfall führen kann (Taylor *et al.*, 2008). Die Sensitivität des verfrühten Austriebs gegenüber der Temperatur ist während wärmeren Jahrzehnten jeweils gesunken, ohne dass dafür eine Erklärung gefunden werden konnte (Rutishauser *et al.*, 2008).

Veränderungen in der Artenzusammensetzung

Veränderungen in der Artenzusammensetzung eines Ökosystems finden laufend statt und sind ein natürlicher Prozess. Entscheidend ist es deshalb, jene Veränderungen, die mit dem Klimawandel zusammenhängen, von anderen, teilweise natürlichen Sukzessionsprozessen zu trennen. Die Problematik der Neophyten, d.h. der invasiven Arten, hängt teilweise direkt mit dem Klimawandel, teilweise mit anderen Konsequenzen des Globalen Wandels (z.B. mit dem intensivierten globalen Handel) zusammen und sei hier ebenfalls kurz angesprochen. Viele Studien wurden entlang von Höhengradienten gemacht, wo Veränderungen einfach zu beobachten sind. Ein Beispiel aus Spanien zeigt, dass Buchenwälder an ihrer oberen Grenze die Besenheide (*Calluna vulgaris*) verdrängen, an ihrer unteren Grenze dafür durch immergrüne Eichen ersetzt werden (Peñuelas & Boada, 2003). Es gibt auch Hinweise dafür, dass sich die Häufigkeitsverteilungen (und nicht nur Extremvorkommen) von Baumarten nach oben verschieben (Lenoir *et al.*, 2008). In der Schweiz konnte für krautige alpine Pflanzen ein deutlicher Aufwärtstrend während des vergangenen Jahrhunderts nachgewiesen werden (Walther *et al.*, 2005a). Wenn dieser Prozess für einzelne Arten schneller geschieht, was wahrscheinlich ist (Parolo & Rossi, 2008), dann führt dies zu einer Veränderung der Artenzusammensetzung. Weniger offensichtlich sind Änderungen in der Artenzusammensetzung ausserhalb von Höhengradienten. Walther *et al.* (2005b) vergleichen aufgenommene Verbreitungsdaten von *Ilex aquifolium* in Nordeuropa um 1944 mit Daten von 2003 und können dank langjährigen Klimadaten von der Verbreitungsgrenze dieser Art auf eine eindeutig klimabedingte Arealverschiebung schliessen.

Veränderungen der Artenzusammensetzungen innerhalb einheimischer Baumarten sind ebenfalls bereits im Gang. Die Verdrängung der Waldföhre (*Pinus sylvestris*) durch die Flaumeiche (*Quercus pubescens*) kann man seit der Mitte des letzten Jahrhunderts beobachten, was anfangs mit der Änderung der Landnutzung (keine Streu- und Waldweidnutzung mehr) zu tun hatte, in den letzten 20 Jahren aber eindeutig durch die erhöhte potenzielle Evapotranspiration gefördert wurde (Weber *et al.* 2008a, Weber *et al.* 2007, Rigling *et al.* 2006b, Dobbertin *et al.* 2006). Der Ursache für die bessere Trockenresistenz der Flaumeiche liegt darin, dass sie während Trockenperioden die Spaltöffnungen wesentlich später schliesst, wahrscheinlich weil ihr Leitgefässsystem höheren Unterdrücken standhalten kann. Daraus resultiert ein Assimilationsvorteil, der sich über den Sommer 'verzinst'. Hemiparasiten und Schädlinge (Mistelbefall, Nematoden, Bläuepilz, Käfer) schwächen die Föhren zusätzlich (Rigling *et al.*, 2006b).

In tiefen Lagen der Schweiz gibt es eine Tendenz zur Ausbreitung thermophiler Arten. Während der extremen Trockenperiode im Jahr 2003 wurden zwar starke Unterschiede in der Trockenresistenz zwischen Buche und Traubeneiche gemessen, dies führte aber noch nicht zu erhöhter Mortalität in den Folgejahren (Leuzinger *et al.* 2005, Rennenberg *et al.* 2006b). Die Auswirkung mehrere Trockensommer in Serie hingegen lässt solche Phänomene erwarten. Neben nicht-einheimischen invasiven Arten, die bereits stark (aber nicht klimabedingt) zur Artenverschiebung beigetragen haben (z.B. die Robinie, *Robinia pseudoacacia*, der Kirschlorbeer *Prunus laurocerasus* oder das Japanische Geissblatt *Lonicera japonica*, siehe Nobis 2008), gibt es auch exotische Arten, die von der Klimaerwärmung profitieren. Das prominenteste Beispiel ist wohl die Hanfpalme (*Trachycarpus fortunei*), die sich inzwischen im Tessin etabliert hat (Walther 2003, Walther *et al.* 2007), aber auch andere invasive Arten (z.B. der Kampfbaum, *Cinnamomum camphora* oder der Götterbaum, *Ailanthus altissima*) haben durch die veränderten Klimabedingungen ein grosses Potenzial zur Verdrängung heimischer Arten. Weiter kommen Baumarten dazu, die bewusst angebaut werden, wie zum Beispiel die Douglasie (siehe Kapitel 8).

Waldgrenze

Die Waldgrenze ist als markante Line in allen Gebirgen und in Polnähe sowohl terrestrisch als auch durch Fernerkundung relativ einfach zu beobachten. Der Verlauf einer Waldgrenze ist lokal komplex und sensitiv gegenüber einer Vielzahl von Faktoren wie Vegetationszeit, Frost, Wind, Tierinteraktionen, Bodentemperatur, -feuchtigkeit, -chemie, innerartliche Konkurrenz, symbiotische und saprophytische Pilze und verschiedene mechanische Einflüsse (Holtmeier & Broll, 2005). Dazu kommt die Varianz verschiedener räumlicher (global, regional, lokal) und zeitlicher Dimensionen (Jahre bis Jahrhunderte). In Regionen mit starker (historischer) Landnutzung wie der Schweiz ist die Waldgrenze oft auch durch die Vergandung angestiegen, und es ist schwierig, diesen Effekt von dem der globalen Erwärmung zu trennen (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007). Aus globaler Sicht hingegen ist die Waldgrenze weitgehend temperaturabhängig und muss daher über kurz oder lang durch die Klimaerwärmung entsprechend ansteigen (Körner & Paulsen, 2004). Es bestehen kaum Zweifel darüber, dass weltweit die Waldgrenze in Gebirgen und in Polnähe bereits eine Höhen- bzw. Breitengradverschiebung erfahren hat (vgl. Figur 2 in Walther 2004). In Sibirien ist die Waldgrenze bereits merklich gestiegen, hat aber die historische Grenze während der Wärmeperiode im Holozän noch nicht erreicht (MacDonald *et al.* 2008, Devi

et al. 2008, Moiseev *et al.* 2003), ebenso in Skandinavien, wo Kullman (2001) eine Erhöhung der Waldgrenze von ca. 100 m nachweist. In der Schweiz, wo die Temperatur im 20. Jahrhundert stark angestiegen ist (ca. 2.5 °C seit 1900, 1 °C seit 1980), würde dies langfristig einem Anstieg der Waldgrenze um ca. 400 m (fast 200 m seit 1980) entsprechen. Wenn die Klimaszenarien des 21. Jahrhunderts berücksichtigt werden, kann sogar ein Anstieg von über 1000 m erwartet werden. Eine solche Entwicklung hängt allerdings nicht nur von der Temperatur ab, sondern auch von vielen anderen Faktoren (Bodenbildung, mechanischer Stress, vgl. Abbildung 17, Resultate für Gotthard).

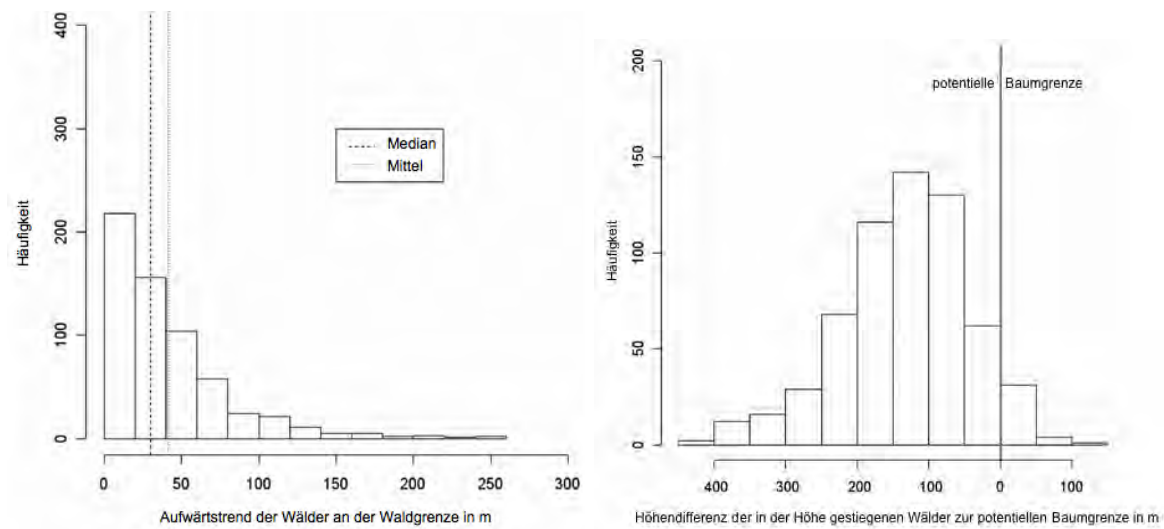


Abbildung 14: Links: Die Auswertung der Schweizer Landnutzungsstatistik GEOSTAT 1985 und 1997 zeigt einen deutlichen Höhentrend der Waldgrenze. Rechts: Die Ursachen dafür sind mehrheitlich bei der Landnutzungsänderung zu suchen. Der Einfluss der Temperaturerhöhung ist aber ebenfalls deutlich feststellbar. Verändert nach Gehrig-Fasel *et al.* 2007)

Für die Schweiz gibt es eine ausführliche Untersuchung zur Veränderung der Waldgrenze, allerdings nur für den kurzen Zeitraum von 1985 bis 1997 (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007). Die meisten untersuchten Flächen zeigen einen Aufwärtstrend zwischen 0 und 50 m (Abbildung 14, links), der Grossteil des Zuwachses fand aber unter der potenziellen Baumgrenze statt (Abbildung 14, rechts). Eine systematische Untersuchung zur Veränderung der Waldgrenze in der Schweiz während den letzten 100 Jahren fehlt.

Sturm, Waldbrand, Invertebraten- und Pilzschäden

Im Gegensatz zu den oben besprochenen Phänomenen bringt die Analyse der Häufigkeit von Stürmen sehr viel grössere Unsicherheit mit sich. Während einige Studien von einer Häufung der Winterstürme über der Schweiz berichten (Usbeck *et al.*, eingereicht; Abbildung 15), finden andere Arbeiten eine Abnahme über einen ähnlichen Zeitraum (Schiesser *et al.*, 1997). Grund der Diskrepanz dürften die verwendeten Indikatoren (engl. 'proxies') zur Rekonstruktion der maximalen Windgeschwindigkeiten sowie die unterschiedliche Definition starker oder extremer Stürme sein. Trotz der zwei starken Winterstürme Vivian (1990) und Lothar (1999), die erhebliche Waldschäden mit sich brachten, lässt sich keine eindeutige Tendenz zur Zunahme starker Winterstürme in der Schweiz feststellen (Albrecht, 2008). Hingegen besteht eine Tendenz für einen Anstieg der

Anfälligkeit für Sturmschäden auf sauren Böden und/oder Böden mit starkem Stickstoffeintrag (vgl. Kapitel 4.4).

Durch die bereits erfolgte Erwärmung und Ausdehnung der sommerlichen Trockenperioden könnte man erwarten, dass die Waldbrandhäufigkeit in den letzten Jahren zugenommen hat. Tatsächlich gab es eine Häufung von Bränden um 1970 und 1990, während den letzten 20 Jahren war aber als Folge des verstärkten Waldbrandmanagements eine abnehmende Tendenz zu beobachten (Conedera 2008). Zumbrunnen *et al.* (2008) finden vor allem in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts, in der die Temperatur stärker anstieg, keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Brandhäufigkeit und Temperatur.

Schäden an Waldbäumen durch Pathogene im weitesten Sinne (Pilze, Insekten, Nematoden etc.) erfolgen oft epidemieartig und haben eine Vielzahl verschiedener Gründe. Deshalb ist es nicht immer möglich, Schadenshäufungen eindeutig dem Globalen Wandel oder einer monokausalen Ursache zuzuschreiben. Hingegen ist erwiesen, dass trockengestresste Bäume viel anfälliger auf viele Schädlinge reagieren als gut wasserversorgte Bäume (Engesser *et al.*, 2008b). In Nordamerika wurden durch den Borkenkäfer während wenigen aufeinanderfolgenden Trockenjahren mehrere zehntausend Quadratkilometer Nadelholzbestände zerstört (Berg *et al.*, 2006; Logan *et al.*, 2003; Mock *et al.*, 2007). Das analoge Beispiel für Europa stammt aus dem Bayerischen Wald, wo eine Borkenkäferepidemie flächendeckende Schäden hinterliess (z.B. Feicht 2006). In diesem Fall sind wahrscheinlich die vorangegangenen Sturmschäden Hauptgrund für die Epidemie. Auch in der Schweiz haben sich verschiedene Käferarten durch den Einfluss von Sturmschäden und Hitzeperioden stark vermehrt (Meier *et al.*, 2003). Durch den Wintersturm 'Lothar' und Folgeschäden durch den Borkenkäfer wurden im Schweizer Mittelland zwischen 1995 und 2005 70 % des in dieser Periode zugewachsenen Fichtenholzvolumens eliminiert (Forster, 2008). Im Fall des Borkenkäfers lässt sich also bereits ein Zusammenhang zwischen Wetterextremen und Epidemien feststellen. Bei den Pilzkrankungen sind es besonders Pathogene der Gattung *Phytophthora*, die sich durch die milderen Winter stärker ausgebreitet haben und vor allem für Kastanien und Eichen eine grosse Gefahr darstellen (Bergot *et al.*, 2004).

6.2 Abschätzung zukünftiger Risiken für den Schweizer Wald

Verlängerung der Vegetationsperiode

Für den Schweizer Wald stellen sich zwei spezifische Fragen: (1) Welche Arten profitieren von einer verlängerten Vegetationsperiode? (2) Welche Arten könnten durch verfrühtes Austreiben und anschliessende Spätfröste besonders beeinträchtigt werden? Einige Aspekte dazu wurden im Kapitel 4.1. (Reaktionen auf Temperaturerhöhung) behandelt. Vor dem Laubaustrieb können immergrüne Gehölzarten durch das stark erhöhte Lichtangebot bei genügend Wärme überproportional profitieren, was anhand von Efeu gezeigt werden konnte (Hartmann und Leuzinger, in Vorbereitung). Ein wichtiger Grund, warum z.B. im pazifischen Nordwesten der USA trotz eines gemässigten Klimas die Koniferen stark dominieren, dürfte in den sehr milden Wintern liegen (vgl. Bugmann & Solomon 2000). Immergrüne, laurophylle Arten profitieren deshalb von längeren Vegetationsperioden und warmen Wintern stärker, und es ist denkbar, dass dies vor allem in Tieflagen des Tessins zu einer Ablösung der derzeitig dominierenden sommergrünen Arten durch immergrüne Arten beiträgt (Walther, 2001). Deren erfolgreiche Etablierung ist aber nur dort möglich, wo das intakte Waldökosystem gestört worden ist, d.h. in erster Linie nach Waldbränden und

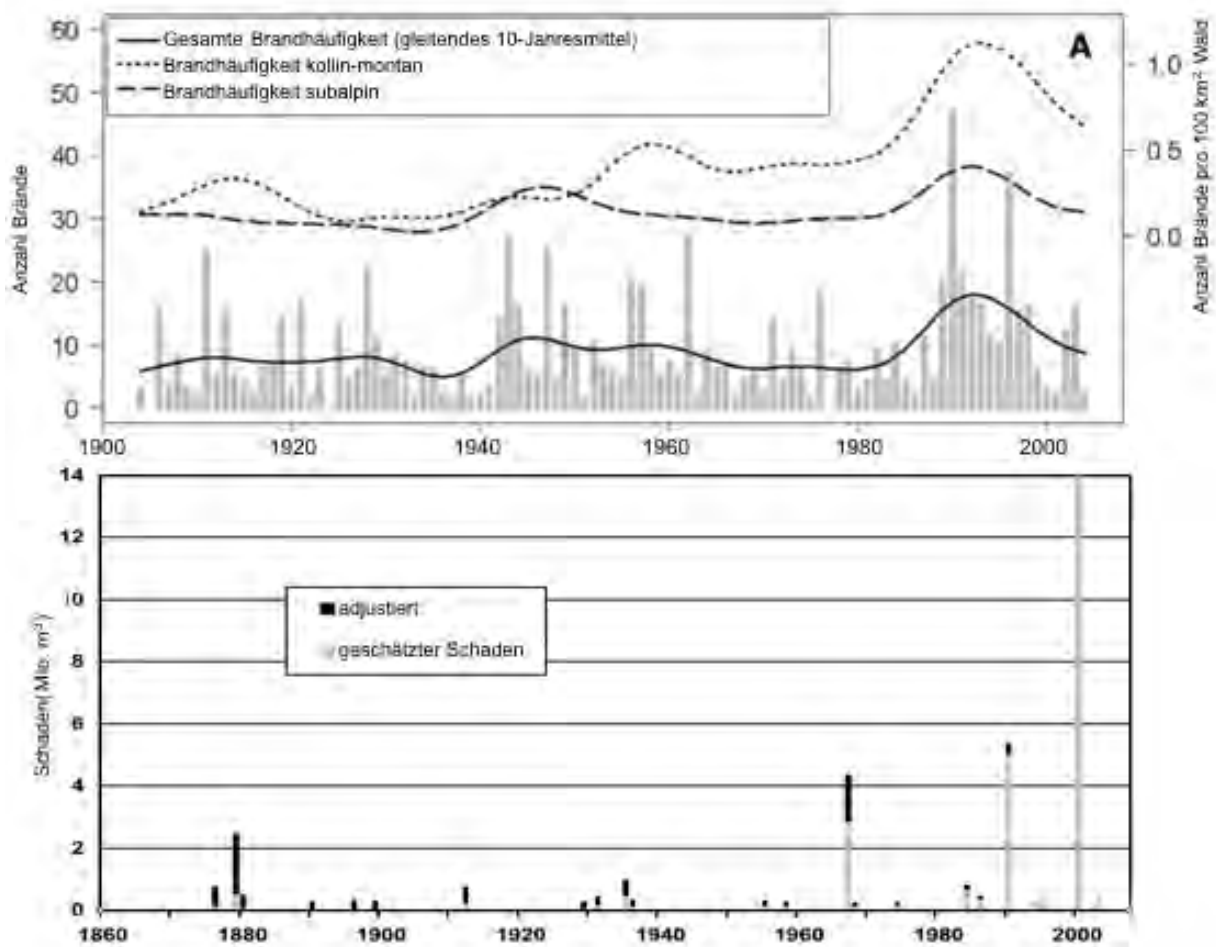


Abbildung 15: Brandhäufigkeit im Wallis im letzten Jahrhundert aufgeteilt nach zwei Höhenstufen (oben) und Häufigkeit der starken Winterstürme in der Schweiz von 1958-2007, adjustiert an Waldflächenzunahme. Verändert nach Zumbrunnen et al. 2008 und Usbeck et al., eingereicht.

Sturmschäden. Im Zusammenhang mit Pathogenen ist bekannt, dass sich in einer verlängerten Vegetationsperiode unter Umständen mehr Generationen von Schadinsekten entwickeln können, was die Populationsentwicklung massgebend begünstigen kann (vgl. Kapitel 6.2). Die Gefahr durch späten Frost besteht für alle sommergrünen Arten. In erster Linie photoperiodisch gesteuerte Arten (vor allem *Fagus sylvatica*) sind aber weniger gefährdet als mehrheitlich temperaturgesteuerte Arten (z.B. *Quercus petraea*, Basler 2008). In den tiefsten Regionen der Schweiz wird die durch erhöhte Trockenresistenz (siehe Kapitel 4.1.) zukünftig konkurrenzfähigere Eiche dadurch der Buche gegenüber benachteiligt, zumindest in Jahren mit Spätfrost. Wie bereits erwähnt ist eine Bedingung für die stärkere Gefährdung durch Spätfrost in einem wärmeren Klima eine Zunahme der Temperaturvarianz, ansonsten erfolgt ein verfrühter Austrieb mit unverändertem Frostrisiko. Für die Buche konnte noch keine erhöhte Gefahr durch Spätfrost nach verfrühtem Austrieb festgestellt werden (Dittmar *et al.*, 2006). Für Nadelbäume könnte ein zu frühes Verlassen der Winterhärte ebenfalls zu Frostschäden führen, was aber für die Fichte und die Waldföhre in Finnland nicht bestätigt werden konnte - das Verlassen der Winterhärte verschiedener Provenienzen liess sich nicht unterscheiden (Beuker *et al.*, 1998). Für ähnliche klimatische Bedingungen in den Schweizer Alpen dürfte eher ein robustes Verhalten dieser Arten gegenüber spätem Frost zu erwarten sein.

Sturmschäden

Sowohl die Frage nach der Häufigkeit starker Stürme im 20. Jahrhundert (siehe oben) als auch die Frage nach der zukünftigen Entwicklung der Sturmhäufigkeit und Intensität in der Schweiz ist kontrovers. Viele Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Anzahl extremer Stürme über der nordatlantisch-europäischen Region steigt und die Anzahl flacher Tiefdruckgebiete zurückgehen wird (Bengtsson *et al.*, 2006; Knippertz *et al.*, 2000; Leckebusch *et al.*, 2006; Leckebusch & Ulbrich, 2004; Pinto *et al.*, 2006, 2007). Auf der anderen Seite gibt es Studien, die eine Abnahme der Sturmaktivität über Europa bzw. über der nördlichen Hemisphäre voraussagen (Beersma *et al.*, 1997; Finnis *et al.*, 2007; Kharin & Zwiers, 2000; Lambert, 1995; Zhang & Wang, 1997). Eine Zunahme der Winterstürme von Dezember bis Februar ist wahrscheinlich (Beniston *et al.*, 2007). Ebenfalls ist wahrscheinlich, dass bei gleichbleibender oder sogar abnehmender Sturmintensität Stürme der stärksten Kategorie zunehmen (Albrecht, 2008). Eine solche Entwicklung hätte verheerende Konsequenzen für den Wald, da für die Waldschäden nicht die allgemeine Sturmintensität, sondern die maximalen Windgeschwindigkeiten entscheidend sind. Nadelbäume haben gegenüber Laubbäumen einen Nachteil wegen der grösseren Windangriffsfläche im Winter, aber bei Windspitzen über 40 ms^{-1} , wie sie während des Sturmes 'Lothar' 1999 gemessen wurden, nehmen praktisch alle Baumarten grossen Schaden (Indermühle *et al.*, 2005). Eine Studie zeigte, dass deutlich weniger Laubbaumarten als Nadelgehölze von diesem Wintersturm betroffen waren, zudem werden die Laubbäume unter gleichen Bedingungen eher geworfen als gebrochen (Dobbertin *et al.*, 2002).

Waldbrand

Eine Vielzahl von Faktoren tragen zur Entstehung eines Waldbrandes bei. Nebst der Totholzmenge und dem Unterwuchs (stark abhängig von der Waldbewirtschaftung), der Artenzusammensetzung und der entsprechenden Witterung braucht es eine

Entzündungsquelle. Gemäss Conedera (2008) sind die Waldbrandursachen in einer Untersuchung für den Kanton Tessin (die Reihenfolge der Aufzählung entspricht der Häufigkeit der Ursachen im vergangenen Jahrhundert): Menschliche Nachlässigkeit, Brandstiftung, Blitzschlag, diverse Ursachen, Starkstromleitungen, Armeeeunfälle, Funkenübertragung von fahrenden Zügen. Trotz der vielen Faktoren, die schliesslich zu einem Waldbrand führen, ist die wichtigste Voraussetzung eine anhaltende Trockenperiode (Weibel et al., in Vorbereitung). Deshalb muss man, bei unverändertem Waldbrandmanagement, in den Sommermonaten sicher mit einem generell erhöhten Waldbrandrisiko in der ganzen Schweiz rechnen (vgl. Abbildung 2). Niederschlagsreichere Winter könnten das Waldbrandrisiko vermindern, vor allem im Tessin, wo Waldbrände auch im Winterhalbjahr möglich sind (Schumacher & Bugmann, 2006). Allerdings könnten die nassen, warmen Winter aber auch zu einer frühen Biomassenakkumulation führen, was wiederum die Waldbrandgefahr im Frühling/Sommer erhöht. Wichtig ist, dass in Risikoregionen ein Feuermanagement entwickelt wird, dass dem aktuellsten Stand der Forschung entspricht. Dabei geht es weniger um die Vermeidung jeglicher Waldbrände, sondern eher darum, grossflächige Brände mit verheerenden Folgen vorzusehen und zu kontrollieren (Conedera, 2008).

Schäden durch Pathogene

Insekten und andere Schädlinge wie Pilze reagieren zwar schnell auf kurzfristige Klimaänderungen (z.B. mit der Ausbildung einer zusätzlichen Generation oder mit erhöhten Überwinterungschancen). Unter gewissen Umständen profitieren aber auch Wirtsbäume vom Klimawandel und machen diese resistenter gegenüber Schädlingen (vgl. Kapitel 4). Waldschädlinge könnten laut Requardt (2007) eine grössere Gefahr für die Europäischen Wälder darstellen als Schäden durch Feuer und Sturm zusammen. Tabelle 1 fasst mögliche Entwicklungen von Waldschädlingen der Schweiz unter dem Globalen Wandel zusammen.

7 Stand der Kenntnisse über die Verschiebung der Artenareale

Eine einfache und naheliegende Art, sich Gedanken über zukünftige Artenareale zu machen, sind Analysen der heutigen Verbreitungsgebiete. Durch Raum-Zeit Analogien (engl. 'space for time', d.h. räumliche, z.B. durch Höhengradienten bedingte Unterschiede werden dazu verwendet, zukünftige Entwicklungen zu prognostizieren) können anhand der Klimaszenarien Standorte definiert werden, die für eine bestimmte Art in Zukunft in Frage kommen (Kölling, 2007). Die Methode vernachlässigt zwar viele Aspekte, ist aber ein sinnvoller erster Schritt in der Diskussion um zukünftige Artenzusammensetzungen (Pearson & Dawson, 2003). Hier werden zuerst diese klassischen Ansätze zusammengefasst, später folgt ein Diskussion dieser Resultate anhand eines Überblicks über die komplizierteren mechanistischen und statistischen Waldmodelle.

7.1 Klassische Ökogramme und Standortansprüche

Es gibt einige klassische Arbeiten, die eine sichere Identifizierung der Standortansprüche unserer wichtigsten Baumarten und Pflanzengesellschaften ermöglichen (e.g. Brzeziecki

Tabelle 1: Zusammenstellung möglicher Entwicklungen bedingt durch den Globalen Wandel von Waldschädlingen in der Schweiz.

Schädling	Wirtsbaum	mögliche Entwicklungen	Referenz
Pilze			
<i>Cryptostroma corticale</i> (Russige Rindenkrankheit)	<i>Acer sp.</i>	zunehmende Schäden bei Hitze und Trockenheit	Gibbs (1997)
<i>Cenangium ferroginosum</i> -Triebsterben)	<i>Pinus sp.</i>	zunehmende Schäden an trockengestressten Bäumen	Meier <i>et al.</i> (2000)
<i>Sphaeropsis sapinea</i> -Triebsterben)	<i>Pinus sp.</i>	zunehmende Schäden bei trockenem Sommer folgend auf nassen Frühling	Engesser & Meier (2008)
<i>Armillaria sp.</i> (Hallimasch)	<i>diverse</i>	zunehmende Schäden an trockengestressten Bäumen	-
<i>Phytophthora sp.</i>	<i>Castanea sativa, Quercus sp.</i>	zunehmende Schäden bei Trockenheit folgend auf nasse Winter, besseres Überleben in milden Wintern	Jung (2004), Bergot <i>et al.</i> (2004)
<i>Stigmina pulvinata</i> -Zweigsterben	<i>Tilia sp.</i>	erstmaliges Auftreten 2004, ev. vermehrtes Aufkommen in Zukunft nach Trockensommern	Engesser <i>et al.</i> (2006), Tomiczek (2007)
Massaria-Krankheit	<i>Platanus sp.</i>	erstmaliges Auftreten in Deutschland 2003, wahrscheinliche Häufung während heiss-trockenen Sommern	Kehr & Krauthausen (2004), Engesser <i>et al.</i> (2008b)
Insekten			
<i>Elatobium abietinum</i> (Fichtenröhrenlaus)	<i>Picea abies</i>	Adulttiere überleben in milden Wintern (nicht unter -14°C)	Eastaugh (2008)
<i>Zeiraphera dimiana</i> (Lärchenwickler)	<i>Larix decidua, Picea abies, Pinus cembra</i>	geringere Überlebenschancen in milden Wintern, Abnahme der periodischen Epidemien	Baltensweiler (1993)
<i>Ips typographus</i>	v.a. <i>Picea abies</i>	starke Ausbreitung nach Extremereignissen (Trockenheit, Sturm), in Tieflagen 3 statt 2, in Höhenlagen 2 statt 1 Generation pro Jahr	z.B. Seidl <i>et al.</i> (2007)
<i>Erannis defoliaria, Operophtera brumata</i> (Grosser und kleiner Frostspanner)	Laubholz	begünstigte Ausbreitung in warmen Jahren	Engesser <i>et al.</i> (2008b)
<i>Thaumetopoea pityocampa</i> (Pinienprozessionsspinner)	div. Koniferen	wahrscheinliche Ausbreitung in höhere Lagen bei zunehmender Wärme	Keller (1905)
diverse	diverse	Einführung neuer Waldschädlinge und Krankheitserreger durch verstärkten globalen Handel (bereits 100 neue Arten)	Mattson <i>et al.</i> (2007)
Nematoden			
<i>Bursaphelenchus valisianus</i> (Fadenwurm)	<i>Pinus sylvestris</i>	erst 2006 entdeckt, wahrscheinlich gefährlicher für trockengestresste Bäume	Polomski <i>et al.</i> (2006), Wermelinger <i>et al.</i> (2006)
Diverse			
diverse	diverse	generelle Arealausdehnung nach Norden	z.B. Wermelinger <i>et al.</i> (2005)
diverse	diverse	Erweiterung des Wirtsspektrums (z.B. Buchdrucker auf Föhren)	z.B. Wermelinger <i>et al.</i> (2008)
diverse	diverse	bisher unauffällige Arten werden zu Schädlingen, z.B. <i>Phaenops cyanea</i>	z.B. Wermelinger <i>et al.</i> (2008)

et al. 1993, Ellenberg & Klötzli 1972). Daraus lassen sich durch Überlagerung mit Klimaszenarien zukünftige Verbreitungskarten erstellen (Abbildung 16). Die hier gezeigte Verschiebung der Artenareale widerspiegelt einige fundamentale Resultate, die sich wie folgt zusammenfassen lassen: Buchen verschwinden zunehmend von den tiefsten Standorten im Mittelland und in der Nordschweiz und siedeln sich an höheren Standorten im Jura und in den Voralpen an. Der Jura könnte bis in die höchsten Lagen praktisch koniferenfrei werden. In den tiefsten Alpentälern (Wallis, Rheintal) sowie im Tessin sind bisher nicht vorgefundene Pflanzengesellschaften zu erwarten. Im Tessin werden vorwiegend immergrüne Arten die einheimischen sommergrünen Arten ablösen (Walther 2001, siehe auch Kapitel 6.1.), im Wallis ist ein Übergang zu Flaumeichenwäldern, an den trockensten Standorten sogar mit einer Versteppung zu rechnen (Zimmermann & Bugmann, 2008). Die Waldgrenze dürfte deutlich ansteigen, was eine erhebliche Vergrößerung der gesamten Waldfläche bedeuten würde. Die Betrachtung der aktuellen Vegetation in Gebieten, die heute ein ähnliches Klima aufweisen, das für Schweizer Standorte in Zukunft erwartet wird, bestätigt im Wesentlichen die in Abbildung 16 gezeigten Arealverschiebungen. Eine nur leichte Erwärmung von 2 °C im zentralen Wallis bedeutet ein Klima, wie es in Steppengebieten am Schwarzen Meer vorgefunden wird, d.h. es herrscht ein Klima, das kaum mehr geschlossenen Waldbestand zulässt (Wohlgemuth *et al.*, 2006a). Bei einer Erwärmung um 5 °C herrscht an einem Standort im Jura auf 1200 m (heute vorwiegend Fichten-Tannen Bestände) ein Klima wie an Standorten um Genf, wo heute Eichen-Hagebuchenwälder dominieren. Solche Analogieschlüsse sind allerdings nicht mehr als grobe Anhaltspunkte, denn sie berücksichtigen weder die effektive intraannuelle Kombination des Temperatur- und Niederschlagsmusters noch Bodenfaktoren und menschliche Einflüsse. Ebenfalls muss bei Klimahüllenanalysen wie auch bei einem Analogieschlussverfahren in Betracht gezogen werden, dass diese Gleichgewichtszustände entsprechen, die allenfalls nach vielen Jahrzehnten bis Jahrhunderten erreicht würden, sicher aber nicht in den in der Abbildung 16 angegebenen Jahren, in denen die entsprechenden Klimabedingungen erwartet werden.

7.2 Statistische und mechanistische Modellierung zukünftiger Artenareale

Statistische oder dynamische Modelle sind ein wichtiges Werkzeug, um die Entwicklung des Waldes räumlich und zeitlich jenseits der Möglichkeiten der oben skizzierten Ansätze und auch von Experimenten zu beurteilen. Zukunftsszenarien zu entwickeln ist zwar das Hauptziel solcher Waldmodelle, genauso können die Modell aber dazu verwendet werden, Schlüsselfaktoren für die zu erwartenden Veränderungen aufzudecken oder generell den Prozess der Waldsukzession besser zu verstehen. Bei der Interpretation sind die dem jeweiligen Modell zugrundeliegenden Annahmen wichtig: jedes Modell stellt eine bewusste Vereinfachung der Realität dar, und kein Modell ist besser als die Daten, von denen es ausgeht.

Es gibt viele verschiedene Ansätze für die Modellierung der zukünftigen Waldentwicklung. In den letzten 10-20 Jahren dominierten zwei grundlegend verschiedene Arten, zukünftige Waldentwicklungen zu modellieren, die statistische Potenzialmodellierung und die Modellierung der Waldsukzession. Wegen ihrer grossen Bedeutung in Forschung und Anwendung werden diese beiden Ansätze hier etwas vertieft dargestellt (vgl. Zimmermann & Bugmann 2008).

Die statistische Potenzialmodellierung geht grundsätzlich davon aus, dass die

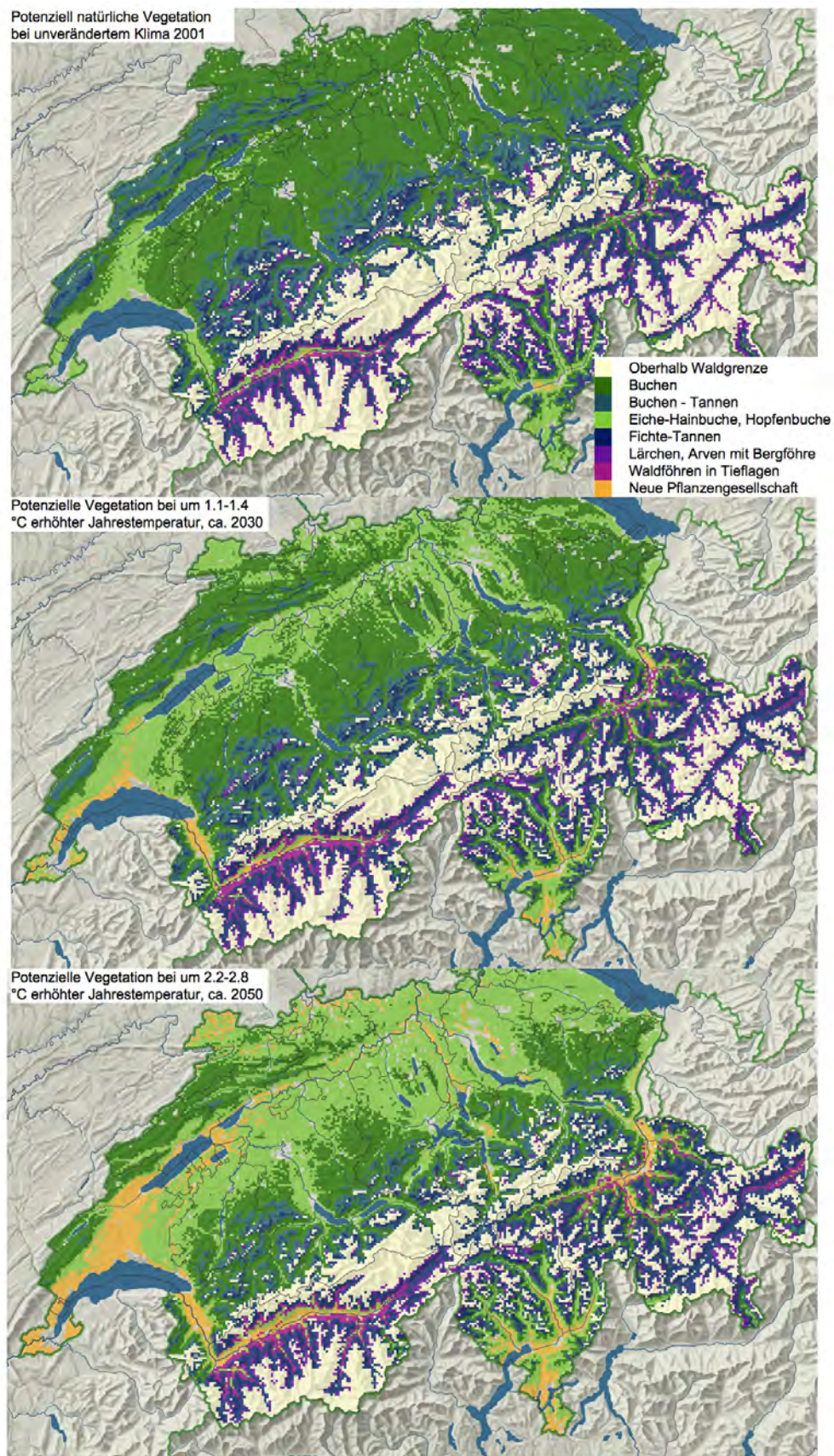


Abbildung 16: Klimahüllen unserer wichtigsten Waldgesellschaften heute (oben), bei ca. 1.1 - 1.4° C höherer Jahresmitteltemperatur (mitte) und bei ca. 2.2 - 2.8° C höherer Jahresmitteltemperatur (unten). Die Jahreszahlen beziehen sich auf die Klimaszenarien, nicht auf die bis dann erwartete Artenzusammensetzung. Nach Daten von Kienast (2004).

Umweltbedingungen, die an einem bestimmten Ort vorgefunden werden, massgeblich dafür verantwortlich sind, dass eine bestimmte Art dort vorkommt. Dementsprechend würde diese Art zukünftig potenziell an einem Standort vorkommen, der genau diese Kombination von Umweltparametern aufweist. Dies ist im Prinzip eine Weiterentwicklung einfacher Klimahüllen, wobei sehr viel detailliertere Informationen zu Umwelt- und Klimavariablen einfließen als bloss mittlere Niederschlags- und Temperaturdaten. Mit verfeinerten Variablen (z.B. zur Bodenfeuchtigkeit, der benötigten Wärmesumme oder des Frostrisikos) versucht man, die kausalen Abläufe besser zu fassen und dadurch zu verlässlicheren Aussagen unter einem veränderten Klima zu kommen. Dieser Ansatz berücksichtigt aber keinerlei dynamische Prozesse wie z.B. die Geschwindigkeit der Ausbreitung einer Art oder interspezifische Wechselwirkungen (Konkurrenz). Dies bedeutet, dass die modellierten Szenarien nicht zum Zeitpunkt, zu dem die zugrundeliegenden Klima- und Umweltparameter auftreten, sondern u.U. erst nach jahrzehnte- bis jahrhundertlangem Einpendeln eintreffen. Dies ist vielleicht der grösste Nachteil dieser Modelle, da in unserer Zeit des Klimawandels auch in mehreren hundert Jahren kaum konstante Umweltbedingungen vorgefunden werden dürften. Ausserdem ist die Annahme, dass die Konkurrenzverhältnisse und Bodenbedingungen sich nicht ändern, eine bedeutende Einschränkung für die Aussagekraft dieses Ansatzes.

Im Gegensatz dazu versuchen Waldsukzessionsmodelle, die eigentlichen Mechanismen auf der Ebene des Baum-Individuums abzubilden, angefangen von der Wasser- und Kohlenstoffbilanz über die Allokation der Ressourcen bis zur Verjüngung und intra- und interspezifischen Konkurrenz. Dies ist zwangsläufig mit einer wesentlich höheren Komplexität der Modelle verbunden. Diese Modelle haben aber den grossen Vorteil, dass sie Angaben über den Zeitraum machen können, der nötig ist, bis sich z.B. ein neues Gleichgewicht der Artenzusammensetzung eingestellt hat resp. wie der Übergang vom heutigen Zustand in die Zukunft verlaufen dürfte.

In der Folge werden die wichtigsten Resultate der auf die Schweiz angewandten Modelle zusammengefasst. Die Resultate der ersten Sukzessionsmodelle (Kräuchi 1993, Kienast 1991) unterscheiden sich in den Grundzügen nicht fundamental von moderneren Modellen und bestätigen die Befunde der statistischen Modelle bezüglich des simulierten Gleichgewichts-Zustandes. Sie zeigen alle generell einen Trend zur Ausbreitung der Laubgehölze in höhere Lagen, wo diese ihrerseits die Nadelhölzer in höhere Lagen verdrängen. Der damit zusammenhängende Anstieg der Waldgrenze ist zwar sicher, schwieriger hingegen ist es, das Ausmass und die Geschwindigkeit dieses Anstiegs abzuschätzen, da Faktoren wie Bodenbildung eine wichtige Rolle spielen dürften (siehe auch Kapitel 6.1.).

Frühe Studien (z.B. Kräuchi 1993, Kienast 1991, Bugmann 1994, Fischlin & Gyalistras 1997) waren dadurch gekennzeichnet, dass an vielen Standorten drastische Zusammenbrüche der heutigen Waldvegetation simuliert wurden. Dies wurde als ein Artefakt einer unplausiblen Modell-Annahme bezüglich der Wirkung der Temperatur kritisiert (z.B. Loehle & LeBlanc 1996). In neueren Modellen (z.B. Bugmann & Solomon 2000) wurde dieses Problem behoben, und rein temperaturbedingte Waldzusammenbrüche treten im Allgemeinen nicht mehr auf, ausser unter speziellen Kombinationen von Klima-Variablen ('no analog'-Situationen, vgl. weiter unten). Gemäss den aktuellen Modell-Ergebnissen besteht aber ein grosses Risiko, dass trockenheitsbedingte Wald-Zusammenbrüche stattfinden könnten (Abbildung 17, Zimmermann & Bugmann 2008; vgl. dazu auch Allen & Breshears 1998 sowie Breshears *et al.* 2005, welche historische

Zusammenbrüche für die südwestlichen USA dokumentiert haben).

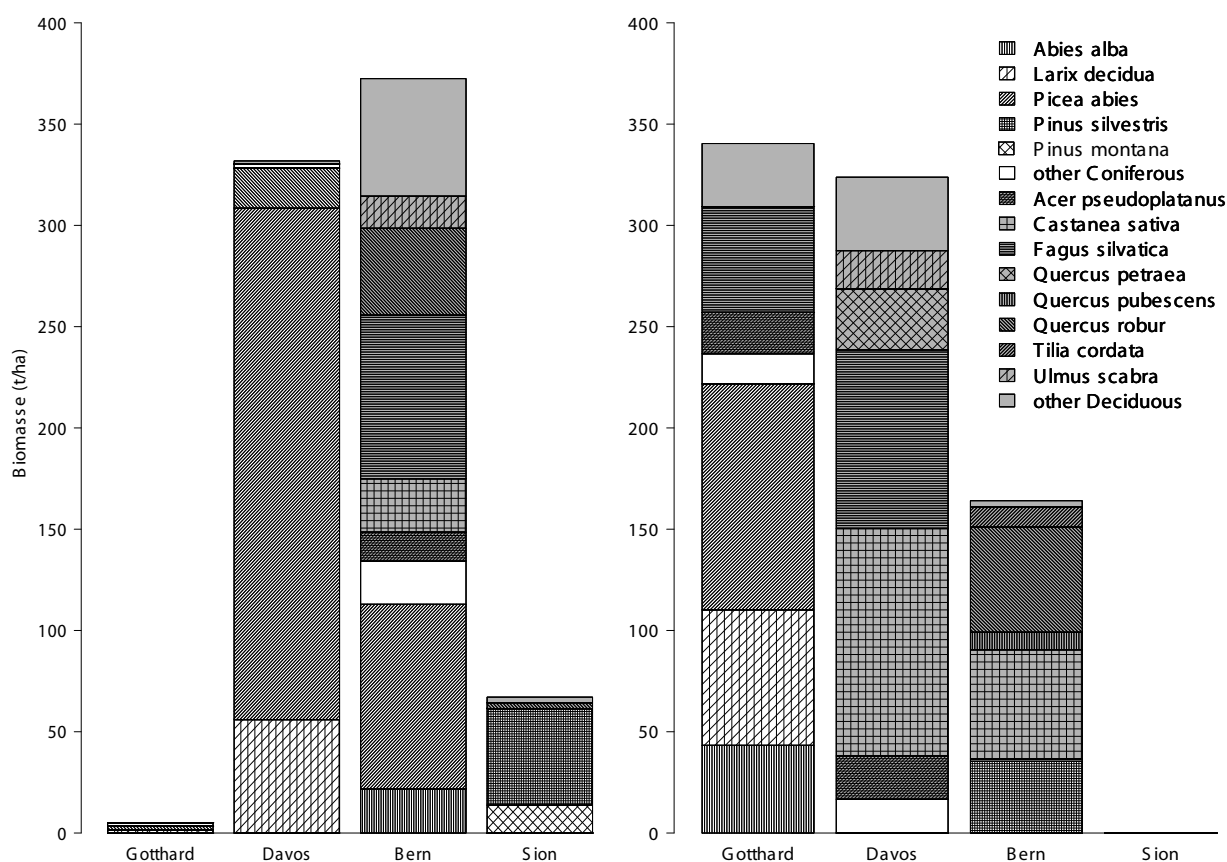


Abbildung 17: Links: Die Aufteilung der Biomasse (t/ha) nach Hauptbaumarten an vier Standorten gemäss dem dynamischen Waldmodell ForClim 2.9.5 gemäss heutigem Klima (links) und mit prognostizierten Temperatur- und Niederschlagsmittelwerten der Jahre 2070-2100 gemäss dem Szenario A1FI (sogenanntes 'high-emission scenario'). Unpublizierte Daten von Didion und Bugmann.

Die Klimaszenarien für das 21. Jahrhundert sind teils sehr drastisch (vgl. Kap. 3) und führen zu Kombinationen von Temperatur und Niederschlag, welche bezüglich ihrer saisonalen Amplituden sowie vermutlich auch bezüglich der interannuellen Variabilität in der Schweiz beispiellos sind. Dementsprechend liefern Sukzessionsmodelle unter diesen Bedingungen auch Artenkombinationen, welche aus heutiger Sicht sehr fremd erscheinen (Abbildung 17, Zimmermann & Bugmann 2008). Das Modell ForClim (Verison 2.9.5, Bugmann 1996) zeigt für alle Standorte (Gotthard, Davos, Bern und Sion) einen kompletten Umbau der Artenzusammensetzung sowie, mit Ausnahme des Standortes Davos, markante Änderungen in der oberirdischen Biomasse (Abbildung 17). Die Modellannahme ist, dass das Klima von ca. 2070 für mehrere hundert Jahre vorherrscht, die Resultate zeigen also einen Gleichgewichtszustand. Für den heute waldlosen Standort Gotthard zeigt das Modell einen von Fichte und Lärche dominierten Mischwald. In Davos verschwinden Nadelbäume weitgehend. In Bern dominieren Kastanie und Eiche bei ca. 50 % weniger oberirdischer Biomasse. In Sion verschwindet der Wald gemäss der Modellrechnung ganz. Obwohl solche Ergebnisse nicht als Vorhersagen interpretiert werden dürfen, sind sie ernst zu nehmen. Sie zeigen zumindest auf, dass das Klima an einem Standort innerhalb von wenigen Jahrzehnten völlig andere, ökologisch relevante und sehr ungewohnte Charakteristika annehmen könnte, was sicher als Risiko für die heutige

Waldvegetation interpretiert werden kann. Ob die Modell-Aussagen allerdings quantitativ zuverlässig sind, kann nicht beurteilt werden, da es sich ja eben gerade um Situationen handelt, welche im heutigen Verbreitungsgebiet der Art nicht vorkommen. Schliesslich ist anzumerken, dass die Art und Weise, wie das Klima des Jahres 2050 oder 2100 erreicht wird, für die Waldsukzession langfristig keine fundamentale Auswirkung hat. Bugmann (1997) hat untersucht, wie sich die Simulationsergebnisse ändern, wenn man den Simulationen einen abrupten Wechsel auf die Klimaverhältnisse des Jahres 2100, eine lineare oder eine sigmoide Annäherung zugrunde legt. Im Vergleich zur Sukzessionsgeschwindigkeit sind alle diese Klima-Veränderungen extrem schnell, und die Reaktion des Waldes ist stark verzögert. Allerdings ist man sich heute weitgehend einig, dass die Veränderungen weniger durch die 'chronische' Klimaveränderung erzeugt werden, sondern eher durch Veränderungen bei den Extremereignissen (z.B. Hitzewellen, Trockenheit, Waldbrände, Windwürfe, etc.), welche die Ökosysteme in einen Zustand bringen, von welchem aus eine raschere Anpassung an das neue Klima erfolgt. Die bisher publizierten Arbeiten betrachteten fast ausschliesslich die natürliche, vom Menschen völlig unbeeinflusste Vegetation sowie die heute in unseren Wäldern existierenden Arten. Bugmann (1999) hat Untersuchungen gemacht zur Frage, ob die heutige Artenzusammensetzung durch Bewirtschaftungsmassnahmen (Pflanzungen) aufrechterhalten werden könnte, resp. ob es möglich wäre, das Einwandern neuer Arten zu verhindern. Die Ergebnisse zeigten, dass dies grundsätzlich möglich wäre, d.h. dass die meisten Baumarten an den heutigen Standorten nicht ausserhalb ihrer physiologischen (fundamentalen) Nische liegen würden; allerdings wären der Aufwand und die Kosten für solche Massnahmen sehr hoch. Im Sinn einer bestmöglichen Unterstützung der Forstpraxis bei der Planung der zukünftigen Waldbewirtschaftung wäre es sehr wünschenswert, wenn vermehrt Bewirtschaftungs-Szenarien in die Überlegungen einbezogen würden, im Sinn eines adaptiven Ökosystem-Managements (vgl. Zimmermann & Bugmann 2008 und Kapitel 8).

8 Empfehlungen für Praxis und Forschung

8.1 Empfehlungen für den Waldbau in der Schweiz

Obwohl Reaktionen der schweizer Waldbestände auf isolierte Faktoren wie Stickstoff oder CO₂ zum Teil relativ gut untersucht sind (vgl. Kapitel 4), ist es nicht möglich, präzise Aussagen für die Struktur und Artenzusammensetzung des Waldes in 50 oder 100 Jahren unter vom Menschen ungestörten Bedingungen zu wagen. Laufende Eingriffe durch den Menschen erschweren Einschätzungen für die Zukunft zusätzlich. Dennoch kann die obige Synthese des momentanen Wissenstandes dazu dienen, gewisse Empfehlungen an die Praxis weiterzugeben. Eine umfassende Zusammenstellung der empfohlenen Massnahmen für den praktischen Waldbau findet sich in Brang *et al.* (2008) und Bürgi & Brang (2001). Hier sind wichtigsten Erkenntnisse und Empfehlungen zusammengefasst, und es wird auf einige aus den obigen Ausführungen abzuleitende Massnahmen hingewiesen. Ein paar wichtige Grundprinzipien können bei allen Empfehlungen als allgemeingültig angesehen werden. Dazu gehört die Beibehaltung der bis anhin praktizierten naturnahen Waldbewirtschaftung, die Förderung der Diversität in Artenvielfalt und Struktur sowie die Berücksichtigung zukünftiger Standorteigenschaften.

Breite Risikoverteilung

Bedingt durch die grosser Unsicherheit der Entwicklung ist das oberste Gebot eine breite Abstützung der Risiken. Dazu gehört eine möglichst **grosse Artenvielfalt**, zum Teil auch auf Kosten einer effizienten Holzernte. Wo eine dauerhafte Bestockung erwünscht ist, sollte die Mischung der Arten möglichst fein sein, d.h. am besten auf der Ebene der Individuen (Brang *et al.*, 2008). Diese Praktik erlaubt auch, geeigneterer Baumarten zu einem späteren Zeitpunkt durch Verjüngungshiebe zu fördern. Eine möglichst grosse **strukturelle Vielfalt** (Altersstruktur, Wuchsformen) ist ebenfalls geeignet, ein Waldökosystem resilienter zu gestalten. Ausserdem ermöglicht sie es, wenn nicht flächig, so doch in einem kleinflächigen Mosaik Vorverjüngung präsent zu haben, welche die Wiederbewaldung nach grossflächigen Störungen (z.B. Windwurf, Insektenbefall) erheblich beschleunigt. Weiter können auch **exotische Arten** (z.B. die Douglasie) zu einem vielfältigen Artenportfolio beitragen, wobei in diesen Fällen Vorsicht geboten ist mit unbekanntem Schädlinge-Wirtsbaum-Interaktionen. Weiter sind **geeignete Genotypen** zu bevorzugen, dies kann durch eine Überprüfung der genauen Provenienz von Saatgut sichergestellt werden. Auch hier gilt es, generell auf **hohe genetische Diversität** im Saatgut zu achten. In Betracht zu ziehen sind auch grossangelegte Provenienzexperimente an verschiedenen Standorten in der Schweiz. Ganz wichtig ist eine einwandfreie Dokumentierung der Provenienzen, möglicherweise anhand einer zentralen Datenbank. Schliesslich kann eine grosse Diversität in den angewandten Eingriffen empfohlen werden, so wie dies in der Schweiz vielerorts bereits gepflegt wird.

Standortgerechter Anbau respektive Förderung angepasster Arten

Die theoretischen Artenareale, die aus der Kombination von Klimaparametern eruiert werden können (siehe Kapitel 7), sollten bei der Wahl der Arten berücksichtigt werden (**Einbeziehen der errechneten Klimahüllen unter zukünftigen Bedingungen**), sie geben einen groben Anhaltspunkt, ob eine Art an einem bestimmten Standort zukünftig bestehen kann. Wichtig ist dabei, dass die breite Erfahrung der lokalen Praktiker mit einbezogen wird. Dies kann aufbauend auf dem **naturnahen Waldbau** durch die Jungwaldpflege nach Naturverjüngung erreicht werden. An gewissen, besonders exponierten Standorten, wo ein schneller Waldumbau angezeigt ist, sind gezielte Pflanzungen oder Saaten angebracht, da sich die angestrebten Arten nicht genug schnell etablieren können. Als Beispiel seien hier Fichtenbestände an trockenen Standorten im Mittelland erwähnt. Zur Beurteilung der Angepasstheit von Arten müssen die verfügbaren Informationen von manipulativen Experimenten (Kapitel 4) und Modellen (Kapitel 7) zusammengezogen werden. Analysen von Holzeigenschaften der jüngsten Jahrringe können ebenfalls dazu dienen, die Resistenz gegenüber dem bereits eingetroffenen Klimawandel zu überprüfen (Martinez-Meier *et al.*, 2008).

Wünschenswert wären für verschiedene Zeithorizonte und Klimaszenarien angepasste Standortkarten der wichtigsten in der Schweiz vorkommenden Arten. Vor allem die Berücksichtigung der Bodeneigenschaften, insbesondere der Bodenwasserspeicherkapazität in hoher räumlicher Auflösung wäre dabei wichtig. Solche Karten könnten der Forstpraxis als hilfreiche Grundlage bei Bestandesbegründungen wie auch bei der Waldpflege dienen.

Geeignete Indikatoren zur Überwachung von Auswirkungen des Globalen Wandels

Die **Phänologie** eignet sich durch ihre instantane Reaktionszeit als einfache, billige Methode, laufende Veränderungen der Vegetation als Antwort auf den Klimawandel zu überwachen. Eine wichtige Informationsquelle dazu ist das Phänologienetzwerk Schweiz, das neu auch bereits vorhandene sowie speziell zur phänologischen Überwachung installierte Webcams nutzt (Ahrends et al. in Vorbereitung). Allerdings widerspiegeln die veränderten Phänophasen nur das veränderte Klima und lassen nicht unmittelbar auf Veränderungen in den Konkurrenzverhältnissen oder der Artenzusammensetzung schliessen. Dazu braucht es weiterhin die traditionellen **Umweltmonitoring-Netzwerke** wie das Landesforstinventar LFI, die Sanasilva-Waldzustandsinventur, die langfristigen Waldökosystemforschungsflächen LWF, die Ertragskunde- und Waldreservatsflächen, das Beobachtungsnetzwerk vom Waldschutz Schweiz und die Interkantonalen Walddauerbeobachtungsflächen. Vernetzung ist hier essentiell, und ausländische Bemühungen (z.B. Netzwerk zur Beobachtung von laufenden Veränderungen in Wäldern Nord- und Südamerikas, CORdilleran FORest network) müssen wahrgenommen und soweit wie möglich auf die Schweiz angewandt werden. Eine Beobachtung der Waldgrenze scheint nicht geeignet, um kurzfristige Trends festzustellen (Wildi & Schutz, 2000), unter anderem auch wegen dem starken und nicht immer klar abtrennbaren Einfluss der Landnutzungsänderung (Vittoz *et al.*, 2008). Unberührte, **gezielt ausgewählte Waldgrenzen** hingegen sind robust gegenüber Expositionseffekten und könnten als Mittel zur (mittelfristigen) Feststellung klimabedingter Veränderungen des Waldes dienen (Paulsen & Körner, 2001).

8.2 Empfehlungen für zukünftige Forschungsarbeiten

Die oben zusammengefassten Forschungsergebnisse reichen bereits, um den bis anhin praktizierten Waldbau kritisch zu überdenken und gezielt anzupassen. Dennoch gibt es immer noch erhebliche Wissenslücken, die sich zum Teil mit relativ kleinem Aufwand füllen liessen. Andere Fragen sind grundlegender und bedürfen eines grösseren Forschungsaufwandes. Diese lassen sich am einfachsten beantworten, wenn Forschungsmittel synergisch und länderübergreifend eingesetzt werden. Zum Beispiel lässt sich die Erstellung von Baukränen für die Baumkronenforschung am ehesten in internationaler Zusammenarbeit realisieren. Ganz wichtig ist die Bereitschaft, Forschungsgelder über längere Zeiträume für einzelne Projekte zur Verfügung zu stellen. Dies deshalb, da gerade bei grossangelegten Ökosystem-Experimenten Initialeffekte auftreten und erst nach mehreren Jahren stabile Resultate erwartet werden können (vgl. Abbildung 7). Im Folgenden werden entsprechend der Chronologie des vorliegenden Berichtes Themen und Fragestellungen hervorgehoben, zu denen speziell für die Schweiz weitere Studien angebracht sind.

Ökophysiologie

Bedingt durch die vielen Interaktionen der sich mit dem Globalen Wandel ändernden Umweltbedingungen sind monofaktorielle Experimente heute schwierig zu rechtfertigen. Das Schwergewicht bei manipulativen Experimenten zur Untersuchung der Reaktion von Waldbäumen auf den Globalen Wandel sollte auf **Experimenten mit mehreren Faktoren** liegen. Dies ist aber nur mit Jungwuchs möglich. In Betracht zu ziehen wäre ein

grossangelegtes Experiment mit adulten Waldbäumen, das die Auswirkung von zwei oder mehr Faktoren auf die Baumphysiologie testet, wie das Versuchseinheiten mit Waldbäumen in Hofstetten und Davos anstreben. Ein Versuch mit Jungwuchs verschiedener Arten, der den Einfluss aller vier wichtigen Treiber (Temperatur, Niederschlag, CO₂ und Stickstoff) auf Wälder testet, gab es in der Schweiz nicht und wäre sehr aufschlussreich. Wichtig bei solchen Experimenten ist auch die Berücksichtigung atmosphärischer und terrestrischer Rückkopplungseffekte, die zwar nicht experimentell getestet, durch geeignete Modelle aber ergänzend beschrieben werden können.

In Gebieten, wo Mortalität bereits auf eine Artverschiebung hinweisen (z.B. im Wallis), ist es essentiell, dass die **Absterbeprozesse** besser verstanden werden. Mortalität durch Trockenheit zum Beispiel kann eine Vielzahl mechanistischer Ursachen haben (Embolien, Kohlenstoffmangel, Schädlinge (McDowell *et al.*, 2008)). Um zu entscheiden, ob eine Art für einen bestimmten Standort geeignet ist, braucht es ein detaillierteres Verständnis der Absterbeprozesse, wie es ansatzweise für die Waldföhre und die Flaumeiche im Wallis vorliegt (Sterck *et al.* 2008, Zweifel *et al.* 2007). Ein solches Verständnis ist vor allem auch nötig, um die existierenden Waldsukzessionsmodelle weiterzuentwickeln (siehe unten). Ebenfalls wenig Information existiert über Reaktionen verschiedener Baumarten auf den verfrühten Frühjahrsbeginn sowie damit zusammenhängende Spätfröste (**Verlängerung der Vegetationsperiode**). Derartige Experimente sind mit relativ einfachen Mitteln zu realisieren und liefern wertvolle Informationen zur Eignung von Baumarten für zukünftige Standorte (Basler, 2008).

Genetik

Genetische Studien an Waldbäumen in der Schweiz gibt es noch wenig. Dieses Thema sollte nicht spezifisch auf die Schweiz bezogen behandelt werden, vielmehr sollte das Ziel sein, Daten für Europäische Baumarten zentral auszuwerten. Wichtig wäre die Entwicklung von Werkzeugen zur **Beurteilung der adaptiven genetischen Diversität** der Arten, wie sie bis heute nicht existieren. Provenienz-Versuche sind wichtig, bereits angelegte Experimente sollten weiterverfolgt und neue müssen initiiert werden, um die Resistenzen verschiedener Altersklassen, Herkünfte und möglichst vieler Arten beurteilen zu können.

Waldsukzessionsmodelle

Obwohl die Weiterentwicklung statistischer Waldmodelle ebenfalls wünschenswert ist, sollte das Schwergewicht zukünftig auf den flexibleren, für transiente Klimata besser geeigneten **dynamischen Waldmodellen** liegen. Wichtig wäre eine genauere Abbildung der Etablierungs- und Mortalitätsprozesse, da diese kritischen Ereignisse viel stärker vom Globalen Wandel betroffen sein könnten als Wachstumsprozesse (Bugmann, 2001). Weiter müssen die bestehenden Waldmodelle feinskaliger sein, damit sie lokal anwendbar werden und eine Einführung in die operationelle Forstpraxis erlauben. Dazu müssen lokale Expositionsdaten, hochaufgelöste Bodendaten und möglichst hoch aufgelöste Klimaszenarien in die Modelle einfließen. Dies erlaubt eine Entwicklung der Modelle in Richtung '**Decision Support Tools**', was relativ hohe Ansprüche bezüglich Robustheit der Modelle wie auch der Benutzer-Schnittstelle mit sich bringt.

Die heutigen Modelle funktionieren zum grössten Teil ohne den Einbezug menschlicher Eingriffe. **Bewirtschaftungs-Szenarien** sind aber essentiell für den Zustand des Waldes zu einem bestimmten Zeitpunkt, sie müssten als nächsten Schritt vermehrt in die Modelle

einfließen, was zu einem adaptiven Ökosystem-Management führen kann (vgl. Zimmermann & Bugmann 2008).

Langzeitstudien

Wie bereits früher erwähnt, sind **Langzeitstudien die wichtigste Grundlage** zur Beobachtung von Veränderungen, aber auch für die Entscheidungsfindung bezüglich neuer waldbaulicher Strategien. Erste Priorität haben die Weiterführung der langjährigen Beobachtungsflächen (LFI, LWF, die Ertragskunde- und Waldreservatsflächen, interkantonale Walddauerbeobachtungsflächen etc.). In Betracht zu ziehen ist eine **zentrale Datenbank**, die die vorhandenen Informationen integriert und verfügbar macht. Weiter sollten in Forstrevieren gezielte waldbauliche Experimente mit wissenschaftlicher Begleitung durchgeführt werden. Beispielsweise könnten neue Bewirtschaftungsstrategien angewandt werden (Brang *et al.*, 2008) oder nicht-heimische Arten gezielt angebaut werden. Essentiell dabei wäre wiederum eine enge Zusammenarbeit von Forschung und Praxis sowie einwandfreie, möglichst einheitliche Dokumentation.

Danksagung

Spezieller Dank gebührt Harald Bugmann, er hat Teile des Kapitels 7.2. verfasst, sowie ausführlich zum gesamten Text kommentiert und beigetragen. Martin Leuzinger hat den Text sprachlich überarbeitet. Weiter möchte ich mich bei folgenden Personen für wertvolle Kommentare und Hilfeleistungen bedanken (in alphabetischer Reihenfolge): Markus Didion, Matthias Dobbertin, Erika Hiltbrunner, Christian Körner, Roland Olschewski, Andreas Rigling, Tilo Usbeck, Patrick Weibel, Thomas Wohlgemuth, Annett Wolf und Niklaus Zimmermann.

Literatur

- Aber JD, Melillo JM, Nadelhoffer KJ, Pastor J, Boone RD (1991) Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. *Ecol. Appl.*, **1**, 303–315.
- Ainsworth EA, Rogers A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, **30**, 258–270.
- Albrecht A (2008) *Klimawandel und Stürme über Europa - eine Literaturübersicht*. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.
- Allen CD, Breshears DD (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 14839–14842.
- Anttonen S, Manninen AM, Saranpää P, Kainulainen P, Linder S, Vapaavuori E (2002) Effects of long-term nutrient optimisation on stem wood chemistry in *Picea abies*. *Trees-Structure and Function*, **16**, 386–394.
- Archaux F, Wolters V (2006) Impact of summer drought on forest biodiversity: what do we know? *Annals of Forest Science*, **63**, 645–652.
- Asshoff R, Zotz G, Körner C (2006) Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. *Global Change Biology*, **12**, 848–861.
- Backman G (1943) *Wachstum und Organische Zeit*. Johann Ambrosius Barth, Leipzig.
- BAFU (2005) Waldbericht 2005 - Zahlen und Fakten zum Zustand des Schweizer Waldes. Bern, Bundesamt für Umwelt; Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 152 S.
- Baltensweiler W (1993) Why the Larch Bud-Moth Cycle Collapsed in the Sub-Alpine Larch-Cembra Pine Forests in the Year 1990 for the 1st Time Since 1850. *Oecologia*, **94**, 62–66.
- Basler DJ (2008) *Temperature and photoperiod control of bud break in temperate deciduous trees*. Master's thesis, Institute of Botany, University of Basel.
- Battaglia M, Beadle C, Loughhead S (1996) Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, **16**, 81–89.
- Baur B, Duelli P, Edwards PJ, et al. (2004) *Biodiversität in der Schweiz - Zustand, Erhaltung, Perspektiven*. Paul Haupt Verlag, Bern.
- Beersma JJ, Rider KM, Komen GJ, Kaas E, Kharin VV (1997) An analysis of extra-tropical storms in the North Atlantic region as simulated in a control and 2xCO₂ time-slice experiment with a high-resolution atmospheric model. *Tellus Series A-Dynamic Meteorology and Oceanography*, **49**, 347–361.
- Bengtsson L, Hodges KI, Roeckner E (2006) Storm tracks and climate change. *Journal of Climate*, **19**, 3518–3543.
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, et al. (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change*, **81**, 71–95.
- Berg EE, Henry JD, Fastie CL, De Volder AD, Matsuoka SM (2006) Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Klauane National Park and Reserve, Yukon Territory: Relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, **227**, 219–232.
- Bergot M, Cloppet E, Perarnaud V, Deque M, Marçais B, Desprez-Loustau ML (2004) Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 1539–1552.
- Betts RA, Boucher O, Collins M, et al. (2007) Projected increase in continental runoff due to plant responses to increasing carbon dioxide. *Nature*, **448**, 1037–U5.
- Beuker E, Valtonen E, Repo T (1998) Seasonal variation in the frost hardiness of Scots pine and Norway spruce in old provenance experiments in Finland. *Forest Ecology and Management*, **107**, 87–98.
- Bigler C, Braker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, **9**, 330–343.
- Billington HL, Pelham J (1991) Genetic Variation in the Date of Budburst in Scottish Birch Populations - Implications for Climate Change. *Functional Ecology*, **5**, 403–409.
- Blaser P, Zysset M, Zimmermann S, Luster J (1999) Soil acidification in southern Switzerland between 1987 and 1997: A case study based on the critical load concept. *Environmental Science & Technology*, **33**, 2383–2389.

- Bobbink R, Ashmore M, Flückiger W, Braun S, Hall J, Van den Wyngaert I (2002) Empirical Critical Loads for Nitrogen. Expert Workshop Bern, Nov 11-13 2002, Proceedings.
- Boisvenue C, Running SW (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, **12**, 862–882.
- Bose L, ed (2008) *Biodiversität und Klima - Konflikte und Synergien im Massnahmenbereich*. Die Akademie der Naturwissenschaften Schweiz (SCNAT).
- Brang P, Bugmann H, Bürgi A, U M, Rigling A, Schwitter R (2008) Klimawandel als waldbauliche Herausforderung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **159**, 362–373.
- Braun S, Flückiger W (2005) Interkantonales Walddauerbeobachtungsprogramm der Kantone AG, BL, BS, BE, SO, ZG, ZH, TG, FR und des BAFU.
- Braun S, Schindler C, Volz R, Fluckiger W (2003) Forest damages by the storm 'Lothar' in permanent observation plots in Switzerland: The significance of soil acidification and nitrogen deposition. *Water Air and Soil Pollution*, **142**, 327–340.
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625–644.
- Breshears DD, Nyhan JW, Davenport DW (2005) Ecohydrology monitoring and excavation of semiarid landfill covers a decade after installation. *Vadose Zone Journal*, **4**, 798–810.
- Bresinsky A, Körner C, Kadereit J, Neuhaus G, Sonnewald U (2008) *Strasburger Lehrbuch der Botanik*. Spektrum Akademischer Verlag, 36. auflage edition.
- Broadmeadow MSJ, Ray D, Samuel CJA (2005) Climate change and the future for broadleaved tree species in Britain. *FORESTRY*, **78**, 145–161.
- Brunner I, Godbold DL (2007) Tree roots in a changing world. *Journal of Forest Research*, **12**, 78–82.
- Brzeziecki B, Kienast F, Wildi O (1993) A Simulated Map of the Potential Natural Forest Vegetation of Switzerland. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 499–508.
- Bugmann H (1994) *On the Ecology of Mountainous Forests in a Changing Climate: A Simulation Study*. Ph.D. thesis, ETHZ.
- Bugmann H (1996) A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, **77**, 2055–2074.
- Bugmann H (1997) Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change. *Climate Research*, **8**, 35–44.
- Bugmann H (1999) Anthropogene Klimaveränderung, Sukzessionsprozesse und forstwirtschaftliche Optionen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **150**, 275–287.
- Bugmann H (2001) A review of forest gap models. *Climatic Change*, **51**, 259–305.
- Bugmann H (2003) *Predicting the ecosystem effects of climate change*, pp. 385–409. Princeton University Press.
- Bugmann HKM, Solomon AM (2000) Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecological Applications*, **10**, 95–114.
- Bürgi A, Brang P (2001) Das Klima ändert sich - Wie kann sich der Waldbau anpassen? *Wald und Holz*, **82**, **3**, 43–46.
- Busch G, Lammel G, Beese FO, Feichter J, Dentener FJ, Roelofs GJ (2001) Forest ecosystems and the changing patterns of nitrogen input and acid deposition today and in the future based on a scenario. *Environmental Science and Pollution Research*, **8**, 95–102.
- Butterbach-Bahl K, Gasche R, Breuer L, Papen H (1997) Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soils: impact of forest type, N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, **48**, 79–90.
- Bytnerowicz A, Omasa K, Paoletti E (2007) Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. *Environmental Pollution*, **147**, 438–445.
- Cannell MGR (1989) Manipulation of fruiting. Butterworths, London, UK, 99-113 pp.
- Castro J, Zamora R, Hodar JA, Gomez JM (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266–277.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529–533.

- Clark JS (1998) Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, **152**, 204–224.
- Conedera M (2008) *Implementing fire history and fire ecology in fire risk assessment: the study case of Canton Ticino (Southern Switzerland)*. Ph.D. thesis, Universität Karlsruhe (TH).
- Davidson EA, Janssens IA (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, **440**, 165–173.
- Davis MB, Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673–679.
- Davis MB, Shaw RG, Etterson JR (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, **86**, 1704–1714.
- De Schrijver A, Verheyen K, Mertens J, Staelens J, Wuyts K, Muys B (2008) Nitrogen saturation and net ecosystem production. *Nature*, **451**, E1–E1.
- De Vries W, Leeters EEJM, Hendriks CMA (1995) Effects of acid deposition on Dutch forest ecosystems. *Water Air and Soil Pollution*, **85**, 1063–1068.
- De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, *et al.* (2008) Ecologically implausible carbon response? *Nature*, **451**, E1–E3.
- Defila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology*, **45**, 203–207.
- Defila C, Clot B (2005) Phytophenological trends in the Swiss Alps, 1951–2002. *Meteorologische Zeitschrift*, **14**, 191–196.
- DeLucia EH, Hamilton JG, Naidu SL, *et al.* (1999) Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science*, **284**, 1177–1179.
- Devi N, Hagedorn F, Moiseev P, Bugmann H, Shiyatov S, Mazepa V, Rigling A (2008) Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Global Change Biology*, **14**, 1581–1591.
- Dittmar C, Fricke W, Elling W (2006) Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*, **125**, 249–259.
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, Solomon AM, Trexler MC, Wisniewski J (1994) Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science*, **263**, 185–190.
- Dobbertin M, Hilker N, Rebetez M, Zimmermann NE, Wohlgemuth T, Rigling A (2005) The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp *austriacum*) in Switzerland - the result of climate warming? *International Journal of Biometeorology*, **50**, 40–47.
- Dobbertin M, Rigling A, Graf Pannatier E, Rebetez M, Wohlgemuth T (2006) Die Klimaveränderung bedroht die Föhrenwälder im Wallis. *Wald und Holz*, **87**, 37–39.
- Dobbertin M, Seifert M, Schwyzer A (2002) Ausmass der Sturmschäden. *Wald und Holz*, **83**, 39–42.
- Eastaugh C (2008) Adaptations of Forests to Climate Change: A Multidisciplinary Review. *Vienna: IUFRO Occas Papers 21.*, p. 83 p.
- Eilmann B (2008) *Water Availability and Tree Growth of Scots Pine and Pubescent Oak*. Ph.D. thesis, ETHZ.
- Ellenberg H, Klötzli F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*, **48**, 587–930.
- Engesser R, Forster B, Meier F, Odermatt O (2006) Waldschutzsituation 2005 in der Schweiz. *Allgemeine Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge*, **61**, 385–387.
- Engesser R, Forster B, Meier F, Odermatt O (2008a) Waldschutzsituation 2007 in der Schweiz. *Allgemeine Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge*, **63**, 370–372.
- Engesser R, Forster B, Meier F, Wermelinger B (2008b) Forstliche Schadorganismen im Zeichen des Klimawandels. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **159**, 344–351.
- Engesser R, Meier F (2008) Witterungsextreme fördern das Triebsterben der Föhren. *Gartenbau*, **129**, 16–18.
- Esper J, Cook ER, Schweingruber FH (2002) Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, **295**, 2250–2253.
- Estrella N, Menzel A (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research*, **32**, 253–267.

- Fahey TJ, Hughes JW (1994) Fine-Root Dynamics in a Northern Harwood Forest Ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Journal of Ecology*, **82**, 533–548.
- Farnsworth EJ, NunezFarfan J, Careaga SA, Bazzaz FA (1995) Phenology and growth of three temperate forest life forms in response to artificial soil warming. *Journal of Ecology*, **83**, 967–977.
- Feicht E (2006) Frequency, species composition and efficiency of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) parasitoids in infested spruce forests in the National Park "Bavarian Forest" over three consecutive years. *Journal of Pest Science*, **79**, 35–39.
- Finnis J, Holland MM, Serreze MC, Cassano JJ (2007) Response of Northern Hemisphere extratropical cyclone activity and associated precipitation to climate change, as represented by the Community Climate System Model. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, **112**.
- Fischlin A, Gyalistras D (1997) Assessing impacts of climatic change on forests in the Alps. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**, 19–37.
- Fitter AH, Fitter RSR (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, **296**, 1689–1691.
- Flückiger W, Braun S (2004) Wie geht es unserem Wald? Institut für Angewandte Pflanzenbiologie.
- Forster B (2008) Deutlicher Rückgang der Fichte im Mittelland - Vorratsabbau auch durch Sturm und Käfer. *Wald und Holz*, **3**, 52–54.
- Fournier N, Rigling A, Dobbertin M, Gugerli F (2006) Random amplified polymorphic DNA (RAPD) patterns show weak genetic differentiation between low- and high-elevation types of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in dry continental valleys in the Alps. *Annals of Forest Science*, **63**, 431–439.
- Fowler D, Cape JN, Coyle M, *et al.* (1999) The global exposure of forests to air pollutants. *Water Air and Soil Pollution*, **116**, 5–32.
- Gehrig-Fasel J, Guisan A, Zimmermann NE (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, **18**, 571–582.
- Gessler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees-Structure and Function*, **21**, 1–11.
- Gessler A, Keitel C, Nahr M, Rennenberg H (2004) Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. *Plant Biology*, **6**, 289–298.
- Gibbs J (1997) Fifty Years of Sooty Bark Disease of Sycamore. *Quarterly Journal of Forestry*, **91**, 215–221.
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, **109**, 323–334.
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, **6**, 95–124.
- Hamrick JL (2004) Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*, **197**, 323–335.
- Handa IT, C, Hattenschwiler S (2006) Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO₂ enrichment. *Global Change Biology*, **12**, 2417–2430.
- Handa IT, Hagedorn F, Hattenschwiler S (2008) No stimulation in root production in response to 4 years of in situ CO₂ enrichment at the Swiss treeline. *Functional Ecology*, **22**, 348–358.
- Handa IT, Körner C, Hattenschwiler S (2005) A test of the tree-line carbon limitation hypothesis by in situ CO₂ enrichment and defoliation. *Ecology*, **86**, 1288–1300.
- Hänninen H (1995) Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: An ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology (vol 73, pg 183, 1995). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique*, **73**, 2030–2030.
- Hänninen H (1997) Effects of climatic change on overwintering of forest trees in temperate and boreal zones. A review of the frost damage hypothesis. *Forestry Sciences; Impacts of global change on tree physiology and forest physiology and forest ecosystems*, pp. 149–158.
- Hänninen H (2006) Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiology*, **26**, 889–898.
- Hänninen H, Beuker E, Johnsen O, Leinonen I, Murray M, Sheppard L, Skroppa T (2001) Impacts of climate change on cold hardiness of conifers. *Conifer Cold Hardiness*, **1**, 305–333.

- Hättenschwiler S, Handa IT, Egli L, Asshoff R, Ammann W, Körner C (2002) Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytol.*, **156**, 363–375.
- Hättenschwiler S, Körner C (2003) Does elevated CO₂ facilitate naturalization of the non-indigenous *Prunus laurocerasus* in Swiss temperate forests? *Functional Ecology*, **17**, 778–785.
- Hättenschwiler S, Miglietta F, Raschi A, Körner C (1997) Thirty years of in situ tree growth under elevated CO₂: a model for future forest responses? *Global Change Biology*, **3**, 463–471.
- Högberg P, Fan HB, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006) Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, **12**, 489–499.
- Holderegger R, Kamm U, Gugerli F (2006) Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, **21**, 797–807.
- Holtmeier FK, Broll G (2005) Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 395–410.
- Hyvönen R, Agren GI, Linder S, *et al.* (2007) The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, **173**, 463–480.
- Indermühle M, Raetz P, Volz R (2005) LOTHAR - Ursächliche Zusammenhänge und Risikoentwicklung. Synthese des Teilprogramms 6. *Umwelt-Materialien Nr. 184. Bundesamt für Umwelt, Bern, 145 S.*
- IPCC (2007) *Climate change 2007 : fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge etc.
- Jacobs CMJ, de Bruin HAR (1997) Predicting regional transpiration at elevated atmospheric CO₂: Influence of the PBL-vegetation interaction. *Journal of Applied Meteorology*, **36**, 1663–1675.
- Jarvis PG, McNaughton SJ (1986) Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, **15**, 1–49.
- Jolly WM, Dobbertin M, Zimmermann NE, Reichstein M (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophysical Research Letters*, **32**.
- Jump AS, Hunt JM, Martinez-Izquierdo JA, Penuelas J (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, **15**, 3469–3480.
- Jung T (2004) Phytophthora schädigt Buchenbest/ände in ganz Bayern. *LWF aktuell*, **43**, 36–37.
- Keel SG, Pepin S, Leuzinger S, Körner C (2007a) Stomatal conductance in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Trees*, **21**, 151–159.
- Keel SG, Siegwolf RTW, Jaggi M, Körner C (2007b) Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees. *Plant Cell and Environment*, **30**, 963–972.
- Kehr R, Krauthausen HJ (2004) Erstmaliger Nachweis von Schäden an Platanen (*Platanus x hispanica*) durch den Pilz *Splanchnonema platani* in Deutschland. *Nachrichtsblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, **56**, 245–251.
- Keinitz M (1879) Über formen und Abarten heimischer Waldbäume. *Forstliche Zeitschrift*, pp. 241–327.
- Keller C (1905) Untersuchungen über die Höhenverbreitung forstschädlicher Tiere in der Schweiz. *Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*, **8**, 3–80.
- Kharin VV, Zwiers FW (2000) Changes in the extremes in an ensemble of transient climate simulations with a coupled atmosphere-ocean GCM. *Journal of Climate*, **13**, 3760–3788.
- Kienast F (1991) Stimulated Effects of Increasing Atmospheric Carbon Dioxide and Changing Climate on the Successional Characteristics of Alpine Forest Ecosystems. *Landscape Ecology*, **5**, 225–238.
- Kienast F (2004) In: Digitaler Atlas der Schweiz, Institut für Kartographie ETHZ.
- Knippertz P, Ulbrich U, Speth P (2000) Changing cyclones and surface wind speeds over the North Atlantic and Europe in a transient GHG experiment. *Climate Research*, **15**, 109–122.
- Kölling C (2007) Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. *Allgemeine Forstzeitung/Der Wald*, **62**, 1242 – 1245.
- Konnert M (1995) Investigations on the genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L) in Bavaria. *Silvae Genetica*, **44**, 346–351.

- Konnert M, Henkel W (1997) Investigations on the genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Thuringia. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, **168**, 182–190.
- Körner C (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecol. Appl.*, **10**, 1590–1619.
- Körner C (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, **91**, 4–17.
- Körner C (2004) Die Biosphäre als Energiequelle und Kohlenstoffsenke. *Nova Acta Leopoldina*, **NF 91, Nr. 339**, 287–303.
- Körner C (2006a) Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, **172**, 393–411.
- Körner C (2006b) *Significance of temperature in plant life*, chapter 3, pp. 48–69. Blackwell Publishing Ltd.
- Körner C, Asshoff R, Bignucolo O, *et al.* (2005) Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science*, **309**, 1360–1362.
- Körner C, Paulsen J (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, **31**, 713–732.
- Kramer K, Buiteveld J, Forstreuter M, *et al.* (2008) Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. *Ecological Modelling*, **216**, 333–353.
- Kräuchi N (1993) Potential Impacts of a Climate Change on Forest Ecosystems. *European Journal of Forest Pathology*, **23**, 28–50.
- Kremer A (2000) Global change and genetic diversity. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)*, **52**, 91–98.
- Kullman L (2001) 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. *AMBIO*, **30**, 72–80.
- Kupper P, Sellin A, Klimankova Z, Pokorny R, Puertolas J (2006) Water relations in Norway spruce trees growing at ambient and elevated CO₂ concentrations. *Biologia Plantarum*, **50**, 603–609.
- Ladanai S, Agren GI, Hyvonen R, Lundkvist H (2007) Nitrogen budgets for Scots pine and Norway spruce ecosystems 12 and 7 years after the end of long-term fertilisation. *Forest Ecology and Management*, **238**, 130–140.
- Lambert SJ (1995) The Effect of Enhanced Greenhouse Warming on Winter Cyclone Frequencies and Strengths. *Journal of Climate*, **8**, 1447–1452.
- Leckebusch GC, Koffi B, Ulbrich U, Pinto JG, Spangehl T, Zacharias S (2006) Analysis of frequency and intensity of European winter storm events from a multi-model perspective, at synoptic and regional scales. *Climate Research*, **31**, 59–74.
- Leckebusch GC, Ulbrich U (2004) On the relationship between cyclones and extreme windstorm events over Europe under climate change. *Global and Planetary Change*, **44**, 181–193.
- Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768–1771.
- Leuschner C, Backes K, Hertel D, Schipka F, Schmitt U, Terborg O, Runge M (2001) Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*, **149**, 33–46.
- Leuzinger S, Körner C (2007a) Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agricultural And Forest Meteorology*, **146**, 29–37.
- Leuzinger S, Körner C (2007b) Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO₂. *Global Change Biology*, **13**, 2498–2508.
- Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R, Körner C (2005) Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology*, **25**, 641–650.
- Levin SA, Mooney HA, Field C (1989) The Dependence of Plant-Root - Shoot Ratios on Internal Nitrogen Concentration. *Annals of Botany*, **64**, 71–75.
- Levis S, Foley JA, Pollard D (2000) Large-scale vegetation feedbacks on a doubled CO₂ climate. *Journal of Climate*, **13**, 1313–1325.
- Liski J, Perruchoud D, Karjalainen T (2002) Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe.
- Loacker K, Kofler W, Pagitz K, Oberhuber W (2007) Spread of walnut (*Juglans regia* L.) in an Alpine valley is correlated with climate warming. *FLORA*, **202**, 70–78.

- Loehle C, LeBlanc D (1996) Model-based assessments of climate change effects on forests: A critical review. *Ecological Modelling*, **90**, 1–31.
- Logan JA, Regniere J, Powell JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 130–137.
- Long SP (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations - has its importance been underestimated? *Plant Cell and Environment*, **14**, 729–739.
- Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future. *ANNUAL REVIEW OF PLANT BIOLOGY*, **55**, 591–628.
- Luo YQ, Gerten D, Le Maire G, *et al.* (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and [CO₂] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology*, **14**, 1986–1999.
- MacDonald GM, Kremenetski KV, Beilman DW (2008) Climate change and the northern Russian treeline zone. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **363**, 2285–2299.
- Magill AH, Aber JD, Hendricks JJ, Bowden RD, Melillo JM, Steudler PA (1997) Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications*, **7**, 402–415.
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, *et al.* (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *NATURE*, **447**, 848–850.
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, *et al.* (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, **171**, 199–221.
- Makinen H, Saranpaa P, Linder S (2002) Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **32**, 185–194.
- Martinez-Meier A, Sanchez L, Pastorino M, Gallo L, Rozenberg P (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, **256**, 837–843.
- Mattson W, Vanhanen H, Veteli T, Sivonen S, Niemela P (2007) Few immigrant phytophagous insects on woody plants in Europe: legacy of the European crucible? *Biological Invasions*, **9**, 957–974.
- Mayer P, Brang P, Dobbertin M, Hallenbarter D, Renaud JP, Walthert L, Zimmermann S (2005) Forest storm damage is more frequent on acidic soils. *Annals of Forest Science*, **62**, 303–311.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, *et al.* (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, **178**, 719–739.
- Meier F, Engesser R, Forster B, Odermatt O (2000) Forstschutz Überblick 1999. Technical report, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf.
- Meier F, Gall R, B F (2003) Ursachen und Verlauf der Buchdrucker-Epidemien (*Ips typographus* L.) in der Schweiz von 1984 bis 1999. *Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen*, **11**, 437–441.
- Meier IC, Leuschner C (2008a) Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, **14**, 2081–2095.
- Meier IC, Leuschner C (2008b) Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiology*, **28**, 297–309.
- Melillo JM, Borchers J, Chaney J, *et al.* (1995) Vegetation Ecosystem Modelling and Analysis Project - Comparing Biogeography and Biogeochemistry Models in a Continental-Scale Study of Terrestrial Ecosystem Responses to Climate-Change and CO₂ Doubling. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 407–437.
- Meloni M, Perini D, Binelli G (2007) The distribution of genetic variation in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations in the western Alps. *Journal of Biogeography*, **34**, 929–938.
- Menzel A (2006) Zeitliche Verschiebungen von Austrieb, Blüte, Fruchtreife und Blattverfärbung im Zuge der rezenten Klimaerwärmung. *Forum für Wissen 2006*, pp. 47–53.
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, **397**, 659–659.
- Menzel A, Jakobi G, Ahas R, Scheifinger H, Estrella N (2003) Variations of the climatological growing season (1951–2000) in Germany compared with other countries. *International Journal of Climatology*, **23**, 793–812.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Roy DB (2006a) Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 498–504.

- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, *et al.* (2006b) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969–1976.
- Meyer FD, Paulsen J, Korner C (2008) Windthrow damage in *Picea abies* is associated with physical and chemical stem wood properties. *Trees-Structure and Function*, **22**, 463–473.
- Mikkelsen TN, Beier C, Jonasson S, *et al.* (2008) Experimental design of multifactor climate change experiments with elevated CO₂, warming and drought: the CLIMAITE project. *Functional Ecology*, **22**, 185–195.
- Mock KE, Bentz BJ, O'Neill EM, Chong JP, Orwin J, Pfrender ME (2007) Landscape-scale genetic variation in a forest outbreak species, the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*). *Molecular Ecology*, **16**, 553–568.
- Moiseev PA, Shiyatov SG, Nagy L (2003) Vegetation dynamics at the treeline ecotone in the Ural Highlands, Russia. *Alpine diversity in Europe*, pp. 423–435.
- Morgan JA (2002) Looking beneath the surface. *Science*, **298**, 1903–1904.
- Morgan JA, Pataki DE, Körner C, *et al.* (2004) Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, **140**, 11–25.
- Morison JIL, Lawlor DW (1999) Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant Cell and Environment*, **22**, 659–682.
- Myking T (2002) Evaluating genetic resources of forest trees by means of life history traits - a Norwegian example. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1681–1696.
- Nadelhoffer KJ, Emmett BA, Gundersen P, *et al.* (1999) Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature*, **398**, 145–148.
- Niklaus PA, Spinnler D, Körner C (1998) Soil moisture dynamics of calcareous grassland under elevated CO₂. *Oecologia*, **117**, 201–208.
- Nobis M (2008) Invasive Neophyten auch im Wald? *Wald und Holz*, **89**, 46–49.
- Norby RJ, DeLucia EH, Gielen B, *et al.* (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 18052–18056.
- Norby RJ, Long TM, Hartz-Rubin JS, O'Neill EG (2000) Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO₂-enriched atmosphere. *Plant Soil*, **224**, 15.
- Norby RJ, Luo YQ (2004) Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytol.*, **162**, 281–293.
- OcCC (2007) Klimaänderung und die Schweiz 2050 - Erwartete Auswirkungen auf Umwelt, Gesellschaft und Wirtschaft. OcCC - Organe consultatif sur les changements climatiques, Bern, 165 pp.
- OcCC (2008) Das Klima ändert sich - was nun? Der neue UN-Klimabericht (IPCC 2007) und die wichtigsten Ergebnisse aus Sicht der Schweiz. OcCC - Organe consultatif sur les changements climatiques, Bern, 47 pp. ISBN 978-3-907630-33-4.
- Olszyk DM, Johnson MG, Tingey DT, *et al.* (2003) Whole-seedling biomass allocation, leaf area, and tissue chemistry for Douglas-fir exposed to elevated CO₂ and temperature for 4 years. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **33**, 269–278.
- Paoletti E, Seufert G, Della Rocca G, Thomsen H (2007) Photosynthetic responses to elevated CO₂ and O₃ in *Quercus ilex* leaves at a natural CO₂ spring. *Environmental Pollution*, **147**, 516–524.
- Papageorgiou AC, Vidalis A, Gailing O, *et al.* (2008) Genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Rodopi (NE Greece). *European Journal of Forest Research*, **127**, 81–88.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Parolo G, Rossi G (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 100–107.
- Paulsen J, Körner C (2001) GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 817–824.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.

- Peltola H, Kilpeläinen A, Kellomäki S (2002) Diameter growth of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration under boreal conditions. *Tree Physiology*, **22**, 963–972.
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, **9**, 131–140.
- Perruchoud D, Walthert L, Zimmermann S, Lüscher P (2000) Contemporary carbon stocks of mineral forest soils in the Swiss Alps. *Biogeochemistry*, **50**, 111–136.
- Persson B, Beuker E (1997) Distinguishing between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **27**, 572–579.
- Peterjohn WT, Melillo JM, Steudler PA, Newkirk KM, Bowles FP, Aber JD (1994) Responses of Trace Gas Fluxes and N Availability to Experimentally Elevated Soil Temperatures. *Ecol. Appl.*, **4**, 617–625.
- Pinto JG, Spanghel T, Ulbrich U, Speth P (2006) Assessment of winter cyclone activity in a transient ECHAM4-OPYC3 GHG experiment. *Meteorologische Zeitschrift*, **15**, 279–291.
- Pinto JG, Ulbrich U, Leckebusch GC, Spanghel T, Reyers M, Zacharias S (2007) Changes in storm track and cyclone activity in three SRES ensemble experiments with the ECHAM5/MPI-OM1 GCM. *Climate Dynamics*, **29**, 195–210.
- Polomski J, Schonfeld U, Braasch H, Dobbertin M, Burgermeister W, Rigling D (2006) Occurrence of *Bursaphelenchus* species in declining *Pinus sylvestris* in a dry Alpine valley in Switzerland. *Forest Pathology*, **36**, 110–118.
- Providoli I, Bugmann H, Siegwolf R, Buchmann N, Schleppei P (2005) Flow of deposited inorganic N in two Gleysol-dominated mountain catchments traced with (NO₃-)-N-15 and 15NH₄(+). *Biogeochemistry*, **76**, 453–475.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989) Belowground Carbon Allocation in Forest Ecosystems - Global Trends. *Ecology*, **70**, 1346–1354.
- Rebetez M, Dobbertin M (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, **79**, 1–9.
- Rehfeldt GE, Wykoff WR, Ying CC (2001) Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, **50**, 355–376.
- Rehfeldt GE, Ying CC, Spittlehouse DL, Hamilton DA (1999) Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs*, **69**, 375–407.
- Reich PB, Oleksyn J (2008) Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecology Letters*, **11**, 588–597.
- Rennenberg H, Gessler A (1999) Consequences of N deposition to forest ecosystems - Recent results and future research needs. *Water Air and Soil Pollution*, **116**, 47–64.
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Beniwal RS, Gessler A (2006a) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, **8**, 556–571.
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Beniwal RS, Gessler A (2006b) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, **8**, 556–571.
- Rennenberg H, Seiler W, Matyssek R, Gessler A, Kreuzwieser J (2004) European beech (*Fagus sylvatica* L.) - a forest tree without future in the south of Central Europe? *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, **175**, 210–224.
- Requardt A (2007) Feasibility study on means of combating forest dieback in the European Union.
- Rigling A, Dobbertin M, Bürgi M, *et al.* (2006a) Baumartenwechsel in den Walliser Waldföhrenwäldern. WSL.
- Rigling A, Dobbertin M, Bürgi M, *et al.* (2006b) Verdrängen Flaumeichen die Walliser Waldföhren? *Eidg. Forschungsanstalt WSL, Merkblatt für die Praxis*, **41**, 1–16.
- Rochette P, Belanger G, Castonguay Y, Bootsma A, Mongrain D (2004) Climate change and winter damage to fruit trees in eastern Canada. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 1113–1125.
- Rogora M, Mosello R, Arisci S, *et al.* (2006) An overview of atmospheric deposition chemistry over the Alps: Present status and long-term trends. *Hydrobiologia*, **562**, 17–40.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *NATURE*, **421**, 57–60.

- Rutishauser T, Luterbacher J, Defila C, Frank D, Wanner H (2008) Swiss spring plant phenology 2007: Extremes, a multi-century perspective, and changes in temperature sensitivity. *Geophysical Research Letters*, **35**, L05703.
- Rutishauser T, Luterbacher J, Jeanneret F, Pfister C, Wanner H (2007) A phenology-based reconstruction of interannual changes in past spring seasons. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, **112**, G04016.
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen B, Ryan MG, Vourlitis G (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, **149**, 369–399.
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Haberli C, Liniger MA, Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, **427**, 332–336.
- Scheifinger H, Menzel A, Koch E, Peter C (2003) Trends of spring time frost events and phenological dates in Central Europe. *Theoretical and Applied Climatology*, **74**, 41–51.
- Schiesser HH, Pfister C, Bader J (1997) Winter storms in Switzerland north of the Alps 1864/1865-1993/1994. *Theoretical and Applied Climatology*, **58**, 1–19.
- Schlesinger WH (1990) Evidence from chronosequence studies for a low carbon storage potential of soils. *Nature*, **348**, 232–234.
- Schlesinger WH, Lichter J (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature*, **411**, 466–469.
- Schmidting RC (1994) Use of Provenance Tests to Predict Responses to Climatic Change - Loblolly Pine and Norway Spruce. *Tree Physiology*, **14**, 805–817.
- Schumacher S, Bugmann H (2006) The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Global Change Biology*, **12**, 1435–1450.
- Seidl R, Baier P, Rammer W, Schopf A, Lexer MJ (2007) Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling*, **206**, 383–399.
- Seidling W (2007) Signals of summer drought in crown condition data from the German Level I network. *European Journal of Forest Research*, **126**, 529–544.
- Shaw MR, Zavaleta ES, Chiariello NR, Cleland EE, Mooney HA, Field CB (2002) Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂. *Science*, **298**, 1987–1990.
- Sparks TH, Jeffree EP, Jeffree CE (2000) An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. *International Journal of Biometeorology*, **44**, 82–87.
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: An overview. *International Journal of Climatology*, **22**, 1715–1725.
- Spiecker H (1999) Overview of recent growth trends in European forests. *Water Air and Soil Pollution*, **116**, 33–46.
- Spinnler D, Egli P, Körner C (2002) Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees-Structure and Function*, **16**, 423–436.
- Sterck FJ, Zweifel R, Sass-Klaassen U, Chowdhury Q (2008) Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiology*, **28**, 529–536.
- Stöckli R, Vidale PL (2004) European plant phenology and climate as seen in a 20-year AVHRR land-surface parameter dataset. *International Journal of Remote Sensing*, **25**, 3303–3330.
- Stöcklin J, Bosshard A, Klaus G, Rudmann-Maurer K, Fischer M (2007) *Landnutzung und biologische Vielfalt in den Alpen*. vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zürich.
- Studer S, Appenzeller C, Defila C (2005) Inter-annual variability and decadal trends in alpine spring phenology: A multivariate analysis approach. *Climatic Change*, **73**, 395–414.
- Studer S, Stockli R, Appenzeller C, Vidale PL (2007) A comparative study of satellite and ground-based phenology. *International Journal of Biometeorology*, **51**, 405–414.
- Taulavuori KMJ, Taulavuori EB, Skre O, Nilsen J, Igeland B, Laine KM (2004) Dehardening of mountain birch (*Betula pubescens* ssp *czerepanovii*) ecotypes at elevated winter temperatures. *New Phytologist*, **162**, 427–436.
- Taylor G, Tallis MJ, Giardina CP, et al. (2008) Future atmospheric CO₂ leads to delayed autumnal senescence. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, **14**, 264–275.
- Theurillat JP, Guisan A (2001) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change*, **50**, 77–109.

- Tomiczek Cea (2007) Forstschutzsituation 2004 in Österreich. *Allgemeine Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge*.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.
- Van Cleve K, Oechel WC, Hom JL (1990) Response of Black Spruce (*Picea-Mariana*) Ecosystems to Soil-Temperature Modification in Interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **20**, 1530–1535.
- Verburg PSJ, van Breemen N (2000) Nitrogen transformations in a forested catchment in southern Norway subjected to elevated temperature and CO₂. *Forest Ecology and Management*, **129**, 31–39.
- Veteli TO, Mattson WJ, Niemela P, Julkunen-Tiitto R, Kellomaki S, Kuokkanen K, Lavola A (2007) Do elevated temperature and CO₂ generally have counteracting effects on phenolic phytochemistry of boreal trees? *Journal of Chemical Ecology*, **33**, 287–296.
- Vittoz P, Rulence B, Largey T, Frelechoux F (2008) Effects of climate and land-use change on the establishment and growth of cembra pine (*Pinus cembra* L.) over the altitudinal treeline ecotone in the Central Swiss Alps. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **40**, 225–232.
- Walther GR (2001) *Laurophyllisation - a sign of a changing climate?*, volume 35. Kluwer Academic, Dordrecht, tasks for vegetation science edition.
- Walther GR (2003) Are there indigenous palms in Switzerland? *Botanica Helvetica*, **113**, 159–180.
- Walther GR (2004) Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**, 169–185.
- Walther GR, Beissner S, Burga CA (2005a) Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 541–548.
- Walther GR, Berger S, Sykes MT (2005b) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **272**, 1427–1432.
- Walther GR, Gritti ES, Berger S, Hickler T, Tang ZY, Sykes MT (2007) Palms tracking climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 801–809.
- Weber P, Bugmann H, Fonti P, Rigling A (2008a) Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management*, **254**, 96–106.
- Weber P, Bugmann H, Rigling A (2007) Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 777–792.
- Weber P, Rigling A, Bugmann H (2008b) Sensitivity of stand dynamics to grazing in mixed *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* forests: A modelling study. *Ecological Modelling*, **210**, 301–311.
- Wermelinger B, D W, B F (2005) Massenaufreten und erster Nachweis von *Oxycarenus lavaterae* (F.) (Heteroptera, Lygaeidae) auf der Alpennordseite. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **78**, 311–316.
- Wermelinger B, Polomski J, Heiniger U, Rigling D, Rigling A (2006) Föhrensterben im Wallis: Welcher Rolle spielen Schädlinge und Krankheiten? *Wald und Holz*, **87**, 58–61.
- Wermelinger B, Rigling A, Mathis DS, Dobbertin M (2008) Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology*, **33**, 239–249.
- Wildi O, Schutz M (2000) Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. *Community Ecology*, **1**, 25–32.
- Wittig VE, Ainsworth EA, Long SP (2007) To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant Cell and Environment*, **30**, 1150–1162.
- Wittig VE, Bernacchi CJ, Zhu XG, *et al.* (2005) Gross primary production is stimulated for three *Populus* species grown under free-air CO₂ enrichment from planting through canopy closure. *Global Change Biology*, **11**, 644–656.
- Wohlgemuth T, Bugmann H, Lischke H, Tinner W (2006a) Wie rasch ändert sich die Waldvegetation als Folge von raschen Klimaveränderungen? *Forum für Wissen 2006*, pp. 7–16.
- Wohlgemuth T, Bugmann H, Lischke H, *et al.* (2006b) *Wald und Klimawandel*. Forum für Wissen 2006. WSL.
- Xu CG, Gertner GZ, Scheller RM (2007) Potential effects of interaction between CO₂ and temperature on forest landscape response to global warming. *Global Change Biology*, **13**, 1469–1483.

- Zhang Y, Wang WC (1997) Model-simulated northern winter cyclone and anticyclone activity under a greenhouse warming scenario. *Journal of Climate*, **10**, 1616–1634.
- Zhi-chun Z, Jian-min L, Guo-jing J (2000) Predicting the impact of climate warming on growth of masson pine using provenance regional trials. *Forest Research*, **13**, 295–300.
- Zimmermann NE, Bugmann H (2008) Die Kastanie im Engadin - oder was halten Baumarten von modellierten Potenzialgebieten? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **159**, 326–335.
- Zingg A, Bürgi A (2008) Trockenperioden seit 1900 und Wachstum von Waldbeständen: eine Analyse langfristiger Datenreihen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, pp. 352–361.
- Zotz G, Cueni N, Körner C (2006) In situ growth stimulation of a temperate zone liana (*Hedera helix*) in elevated CO₂. *Functional Ecology*, **20**, 763–769.
- Zotz G, Pepin S, Körner C (2005) No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated CO₂. *Plant Biology*, **7**, 369–374.
- Zumbrunnen T, Bugmann H, Conedera M, Bürgi M (2008) Linking Forest Fire Regimes and Climate - A Historical Analysis in a Dry Inner Alpine Valley. *Ecosystems*, **online first**.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany*, **58**, 2113–2131.