



Heft 72, 2018

WSL Berichte

ISSN 2296-3456



TreeNet

Daten und Analysen der ersten fünf Messjahre



Sophia Etzold
Roman Zweifel



Mit Beiträgen von:

Matthias Haeni, Susanne Burri, Sabine Braun,
Lorenz Walthert, Melissa Dawes, Nina Buchmann,
Elena Haeler, Roger Köchli, Marcus Schaub,
Werner Eugster

Institut für Angewandte Pflanzenbiologie (IAP), Basel
ETH Zürich
Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf



Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL
CH-8903 Birmensdorf

Heft 72, 2018

WSL Berichte

ISSN 2296-3456

TreeNet

Daten und Analysen der ersten fünf Messjahre

Sophia Etzold
Roman Zweifel

Mit Beiträgen von:

Matthias Haeni, Susanne Burri, Sabine Braun,
Lorenz Walthert, Melissa Dawes, Nina Buchmann,
Elena Haeler, Roger Köchli, Marcus Schaub,
Werner Eugster

Institut für Angewandte Pflanzenbiologie (IAP), Basel
ETH Zürich
Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf

Herausgeberin
Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL
CH-8903 Birmensdorf

Verantwortlich für die Herausgabe der Schriftenreihe
Prof. Dr. Konrad Steffen, Direktor WSL

Verantwortlich für dieses Heft
Prof. Dr. Andreas Rigling, Leiter Forschungseinheit Walddynamik

Schriftleitung: Sandra Gurzeler, Teamleiterin Publikationen

Zitiervorschlag:

Etzold, S.; Zweifel, R., 2018: TreeNet – Daten und Analysen der ersten fünf Messjahre. Mit Beiträgen von: Haeni, M.; Burri, S.; Braun, S.; Walthert, L.; Dawes, M.; Buchmann, N.; Haeler, E.; Köchli, R.; Schaub, M.; Eugster, W. WSL Ber. 72. 69 S.

ISSN 2296-3448 (Print)
ISSN 2296-3456 (Online)

Kontakt

Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL
CH-8903 Birmensdorf, E-Mail: roman.zweifel@wsl.ch

Fotos Umschlag: Roman Zweifel, WSL

Forschung für Mensch und Umwelt: Die Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL überwacht und erforscht Wald, Landschaft, Biodiversität, Naturgefahren sowie Schnee und Eis. Sie ist ein Forschungsinstitut des Bundes und gehört zum ETH-Bereich. Das WSL-Institut für Schnee und Lawinenforschung SLF ist seit 1989 Teil der WSL.

© Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL
Birmensdorf, 2018

Vorwort

Die langfristige Erhaltung und nachhaltige Nutzung der Wälder ist ein wichtiges Ziel der Umweltpolitik. Veränderte Umweltbedingungen, sei es durch den Klimawandel oder durch anthropogene Stickstoffeinträge und die Ozonbelastung, bedeuten Stress für die Wälder und können ihre Vitalität und das Wachstum beeinträchtigen. Die Auswirkungen aller Umweltbedingungen auf die Wälder zu untersuchen ist deshalb eine der im Schweizer Forschungskonzept Umwelt definierten Aufgaben. Wälder sollen auch unter veränderten Bedingungen resilient und anpassungsfähig bleiben (Waldpolitik 2020).

Im Netzwerk TreeNet arbeiten seit 2011 Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler verschiedener Institutionen daran, das Zusammenwirken von Klima, Standort und Stickstoffeinträgen auf das Baumwachstum mit innovativer Technik zu untersuchen. Hierfür wurden aus den vorhandenen Monitoring-Netzen einzelne Standorte ausgewählt, um repräsentative Gradienten der wichtigsten natürlichen und anthropogenen Einflüsse auf das Baumwachstum in der Schweiz zu erhalten. TreeNet ist damit eine gelungene Verbindung von Monitoring und Forschung.

Der Fokus der vorliegenden Auswertung der ersten 5-Jahres-Messperiode liegt vorwiegend auf dem aktuellen Klimaeinfluss auf das Baumwachstum. Das Zusammenwirken einzelner klimatischer Faktoren auf verschiedene Baumarten wird nun besser verstanden. Dieses Verständnis ist wichtig, denn der Klimawandel ist ein «moving target», d.h. wir müssen zunehmend mit klimatisch aussergewöhnlichen Jahren rechnen. Wenig überraschend ist, dass sich das Wachstum nicht allein durch die aktuellen klimatischen Bedingungen erklären lässt. Das Wachstum hängt auch von anderen Faktoren ab, wie dem Wachstum des Vorjahrs und den nach wie vor hohen Stickstoffeinträgen.

Die Ergebnisse des TreeNet zeigen das grosse Potenzial der Verbindung von Monitoring und Forschung für die Untersuchung ökosystemarer Zusammenhänge. Der nächste Schritt, die Übertragung auf grössere Flächen, sollte auf der Agenda der nächsten Jahre ganz oben stehen. Das TreeNet hat das Potenzial hierfür.

Sabine Augustin, BAFU

Inhaltsverzeichnis

1.	Biologisches Trockenheits- und Wachstums-Indikatoren Netzwerk.....	6
1.1	Zusammenfassung.....	6
1.2	Einleitung und Schlüsselfragen.....	8
2.	TreeNet-Infrastruktur.....	10
2.1	Überblick.....	10
2.2	Datengrundlage.....	11
2.3	Methoden.....	12
3.	TreeNet-Standorte und ihre abiotischen Bedingungen.....	15
3.1	Trockenheitsgradienten.....	18
3.2	Temperaturgradienten.....	21
3.3	Stickstoffdeposition.....	23
3.4	Ozon.....	24
4.	Wachstumsmuster (2011–2015).....	25
4.1	Art- und Standort-spezifische Wachstumsperioden.....	26
4.2	Wo wachsen welche Baumarten wie viel?.....	28
4.3	Jährliches Wachstum.....	29
4.4	Artspezifische Klima-Nischen.....	31
4.5	Wachstum und Stickstoffdeposition.....	32
4.6	Gute und schlechte Wachstumsjahre.....	32
5.	Baumwachstum und ihre Treiber.....	36
5.1	Wachstumsverteilung entlang von Klimagradienten in Luft und Boden.....	36
5.2	Saisonale Klima-Wachstums-Beziehungen.....	42
5.3	Baumwachstum eines Jahres in 24h.....	47
5.4	Multivariate Erklärung des täglichen Wachstums.....	48
6.	Baumwasserhaushalt.....	51
6.1	Baumwasserdefizit-Gradient über die Schweiz.....	51
6.2	Trockene und feuchte Jahre.....	54
6.3	Kaum saisonale Variation des Mikroklima-TWD Zusammenhangs.....	55
6.4	Multivariate Analyse der TWD-Treiber.....	58
7.	Hitzesommer 2015 – Was kümmert die Bäume ein heisser Sommer?.....	61
8.	Schlüsselresultate, Schlussfolgerungen und Ausblick.....	63
8.1	Einige Antworten.....	63
8.2	Einige offene Fragen.....	65
8.3	Ausblick.....	65
9.	Dank.....	67
10.	Referenzliste.....	68

1 Biologisches Trockenheits- und Wachstums-Indikatoren Netzwerk

1.1 Zusammenfassung

TreeNet ist ein Netzwerk zur Erfassung von Baumwachstums- und Baumwasserdefizit-Indikatoren und generiert laufend aktuelle Informationen über den Zusammenhang zwischen Umweltfaktoren (wie Klima, Trockenheit, Stickstoffeinträgen, etc.) und den physiologischen Prozessen von Einzelbäumen. Zentrale Methodik ist die Punktdendrometer-Messung zur automatischen Detektion von Stammradiusänderungen in Mikrometergenauigkeit in einer zeitlichen Auflösung von 10 Minuten. Die Daten werden laufend über Funk an eine zentrale Datenbank gesendet. TreeNet hat einerseits einzelne Standorte aus bestehenden Monitoring-Netzen ausgewählt, um möglichst repräsentative Gradienten der wichtigsten natürlichen und anthropogenen Einflüsse auf das Baumwachstum in der Schweiz abzudecken und andererseits bestehende Netzwerke um gemeinsame neue Standorte ergänzt, um die Zusammenarbeit zu aktuellen Forschungsfragen intensivieren zu können.

Weltweit wohl erstmals konnte das Wachstum und das Wasserdefizit von Bäumen über eine so grosse Fläche wie der Schweiz mit den Daten und Ansätzen von TreeNet über fünf Jahre in einer stündlichen Auflösung ausgewertet werden. Die Analysen fokussierten auf die neuen Möglichkeiten, die dieser zeitlich hochaufgelöste Datensatz bietet und ging Fragen nach, wie derjenigen wann innerhalb einer Wachstumssaison oder auch wann innerhalb eines Tages die verschiedenen Baumarten wachsen. Der Bericht zeigt, wie sich die untersuchten Baumarten Buche, Fichte, Eiche, Föhre und Tanne in ihren Reaktionen unterscheiden, welche Bedingungen Wachstum ermöglichen, welche es limitieren und welche es verunmöglichen. Eine Schlüsselfrage war, in welchem Masse aktuelle Wachstumsraten mit aktuellen Klimabedingungen erklärt werden können und ob sich diese Erklärbarkeit steigern lässt, wenn Wachstumsdaten nicht wie üblich jährlich, sondern stündlich oder täglich aufgelöst werden. Die Analysen gaben eine deutliche Antwort: Die Erklärbarkeit von radialem Stammwachstum mit aktuell herrschenden Umweltbedingungen erhöht sich nicht mit besser aufgelösten Daten. Der Erklärungsgrad blieb meist deutlich unter 50%. Hauptgrund dürften die sogenannten 'Memoryeffekte' aus der Vergangenheit sein, die eine grosse Rolle für das aktuelle Wachstum spielen. Diese beeinflussen und modulieren die Beziehung zwischen dem Wachstum und den momentanen Bedingungen.

Im Gegensatz zum Wachstum ist die Wasserhaushalts-Seite der Bäume mit hochaufgelösten Umweltdaten sehr gut erklärbar, da sich sowohl die Transpiration als auch die Wasserverfügbarkeit im Boden unmittelbar auf die Performance des Wasserhaushalts und damit auf das hier gemessene Baumwasserdefizit von Bäumen auswirken. Das Baumwasserdefizit kann mit 50 bis 75% deutlich besser aus aktuell herrschenden Umweltbedingungen erklärt werden als das Wachstum. Spannend ist auch die Erkenntnis, dass trotz aller artspezifischer physiologischer Unterschiede das Baumwasserdefizit für alle Baumarten an einem Standort sehr ähnlich verläuft. Dies im Gegensatz zum Wachstum, das am selben Standort je nach Baumart sehr unterschiedlich sein kann. Absolute Baumwasserdefizite sind aber stark unterschiedlich je nach Baumart. Zwischen den kleinsten Defiziten der Buche bis zu den grössten Defiziten der Föhre und Esche liegt ein Faktor 10. Der Grund dafür liegt in erster Linie bei der artspezifischen Elastizität und Dicke der Rinde.

Der Bericht bietet zudem viele weitere Aspekte zu Wachstum und Wasserhaushalt der fünf häufigsten Baumarten in Schweizer Wäldern, z.B. behandelt ein Kapitel die Wachstumsreaktionen der Bäume auf den Hitzesommer 2015.

Réseau biologique d'indicateurs de sécheresse et de la croissance des arbres

Résumé

TreeNet est un réseau qui permet la mesure d'indicateurs de la croissance et du déficit hydrique des arbres. Il génère en continu des informations actuelles sur le lien entre les facteurs environnementaux (climat, sécheresse, dépôts atmosphériques d'azote, etc.) et les processus physiologiques à l'échelle de l'arbre. La méthode centrale utilisée est la mesure par dendromètre à aiguille en vue de la détection automatique de modifications, au micromètre près, du rayon du tronc, et ce avec une résolution temporelle de 10 minutes. Les données sont envoyées en continu par radio à une base de données centrale. TreeNet a, d'une part, sélectionné différentes stations issues des réseaux de monitoring existants, afin de couvrir les gradients les plus représentatifs possibles des principales influences naturelles et anthropiques sur la croissance des arbres en Suisse. Aux réseaux existants, il a ajouté d'autre part de nouvelles stations communes pour pouvoir intensifier la collaboration sur les questions de recherche actuelles.

Une première mondiale sans doute: grâce aux données et aux apports de TreeNet, il a été possible d'évaluer, sur cinq ans et avec une résolution horaire, la croissance et le déficit hydrique des arbres sur une surface de la taille de la Suisse. Les analyses se sont concentrées sur les nouvelles possibilités offertes par ce jeu de données à haute résolution temporelle. Elles visent à répondre aux questions suivantes: quand poussent ces arbres objets d'étude au cours d'une saison de croissance? Quand les différentes essences croissent-elles au cours d'une journée? Le rapport montre les différences de réaction entre les essences étudiées, hêtre, épicéa, chêne, pin et sapin. Il indique aussi les conditions qui favorisent la croissance, celles qui la limitent ou encore celles qui la rendent impossible. Une question clé a été ainsi formulée: dans quelle mesure les conditions climatiques actuelles permettent-elles d'expliquer les taux de croissance actuels? Obtient-on une meilleure relation entre climat et croissance lorsque la résolution des données de croissance n'est pas annuelle, comme à l'accoutumée, mais horaire ou journalière? Les analyses indiquent clairement que la meilleure résolution temporelle des données ne permet pas de mieux expliquer comment la croissance radiale du tronc réagit aux conditions environnementales actuelles. Le degré d'explication était souvent bien inférieur à 50 %. Ceci est probablement dû aux «effets mémoire» des conditions passées, qui jouent un rôle prépondérant dans la croissance actuelle. Ils influencent et modulent en effet la relation entre la croissance et les conditions présentes.

Contrairement à la thématique de la croissance, des données environnementales à haute résolution permettent très bien d'expliquer le volet du régime hydrique des arbres. La transpiration, de même que la disponibilité en eau du sol, ont en effet un impact direct sur le régime hydrique, et de ce fait sur le déficit hydrique des arbres mesuré ici. Les données environnementales actuelles permettent d'expliquer 50 à 75% de la variation du déficit hydrique des arbres, soit bien plus que dans le cas de la croissance. Autre résultat intéressant: malgré toutes les différences physiologiques spécifiques aux espèces, le déficit hydrique des arbres évolue de façon très similaire pour l'ensemble des essences dans une station, contrairement à la croissance qui, dans une même station, peut beaucoup varier en fonction de l'essence. Les déficits hydriques absolus des arbres divergent toutefois fortement selon les essences. Il existe ainsi un facteur 10 entre ceux du hêtre – les plus faibles – et ceux du pin et du frêne qui sont les plus élevés. L'élasticité spécifique à l'espèce et l'épaisseur de l'écorce en sont les principales responsables.

Le rapport met de surcroît en lumière de nombreux autres aspects sur la croissance et le régime hydrique des cinq essences les plus fréquentes dans les forêts suisses. Un chapitre porte par exemple sur les réactions de croissance des arbres face à l'été caniculaire de 2015.

1.2 Einleitung und Schlüsselfragen

Messdaten von Punktdendrometern und klimatischen Variablen aus der ganzen Schweiz werden zeitnah über Funk automatisch alle 10 Minuten auf einer zentralen Rohdatenbank abgelegt. Diese Datenverarbeitung der Messung im Feld bis zur Speicherung auf der Rohdatenbank wird durch die Firma DecentLab betreut (www.decentlab.com). Danach folgt der Datentransfer in die TreeNet-Datenbank mit automatischer Messfehler-Detektion, Daten-Bereinigung und Prozessierung in die Datenderivate Wachstum (abgekürzt im Folgenden mit GRO; Abkürzung aus dem Englischen für ‚growth-induced irreversible stem expansion‘), Baumwasserdefizit (abgekürzt mit TWD; aus dem Englischen für ‚tree water deficit-induced stem size shrinkage‘). Die Funktionalität der gesamten Prozessierungskette von den Rohdaten bis zu den bereinigten Daten wurde im Rahmen von TreeNet von Grund auf entwickelt (R-Skript, Haeni und Zweifel 2016, noch nicht publiziert). Rohdaten und prozessierte Daten von 30 Standorten können über das integrierte Datenportal auf www.treenet.info in fast-Echtzeit grafisch dargestellt und heruntergeladen werden. Die Prozessierungsschritte von den Rohdaten zu den verarbeiteten Wachstums-Daten können alternativ auch manuell mit eigenen Datensätzen via einem Online-Tool auf www.treenet.info genutzt werden. Auf diese Weise bietet TreeNet allen Waldwachstums-ForscherInnen die Möglichkeit, mit den in TreeNet erarbeiteten Routinen ihre eigenen Dendrometer-Daten aufzuarbeiten. Diese automatisierten Schritte bilden die Grundlage, um die grossen Datenmengen im Rahmen von TreeNet überhaupt auswerten zu können. Eine finale Bereinigung der Daten bedingt aber nach wie vor eine manuelle Kontrolle, die je nach Qualität des Datensatzes nochmals mehr oder weniger zeitaufwendig sein kann. TreeNet.info plant in Zukunft laufend aktuelle Informationen zum Wachstums- und Trockenstress-Zustand der Schweizer Wälder zu publizieren.

Im Rahmen von TreeNet detektieren Punktdendrometer als zentrale Messmethode Änderungen des Stammradius (SR) in einer mikrometergenauen Auflösung an über 200 Bäumen in der ganzen Schweiz. In dieser Messung stecken Informationen über den Wasserhaushalt von Bäumen in Form des sogenannten Baumwasserdefizits (tree water deficit-induced stem shrinkage and swelling, TWD) (Hinckley und Bruckerhoff, 1975; Zweifel et al., 2005), und über Wachstumsprozesse im Baum (growth-induced irreversible stem radius increase, GRO) (Deslauriers et al., 2007; Downes et al., 2009; Drew et al., 2010; Mencuccini et al., 2017; Steppe et al., 2006; Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016; Zweifel et al., 2006) bis hin zu Biomasseinformationen ganzer Waldökosysteme (Etzold et al., 2011a; Etzold et al., 2011b). Der Baum ist über viele Quadratmeter Blattfläche an das Mikroklima in der Luft und über die Summe aller Wurzeln an das Bodenklima gekoppelt und wird so zum biologischen Sensor für Produktivität aber auch für die limitierenden (biotischen und abiotischen) Faktoren am Standort. SR-Daten integrieren damit die äusseren Bedingungen in Luft und Boden in einem Wald, da sowohl der Wasserhaushalt als auch das Baumwachstum direkt vom Wasserstatus der Pflanze abhängt und sich beides auf den Stammradius auswirkt. Daher wurde auch der Begriff des «biologischen Indikators für Wachstum und Trockenheit» im Titel des Projekts TreeNet gewählt.

Mit diesen Grundlagen haben Punktmessungen mit Dendrometern an einer Selektion von relativ wenigen Bäumen das Potential nicht nur GRO und TWD von Baumindividuen zu repräsentieren, sondern auch Netto-Ökosystem-Produktivität (net ecosystem productivity, NEP) (Haeni 2014, Zweifel et al. 2010) und Trockenstress von ganzen Waldökosystemen abzuschätzen (noch unveröffentlicht). Der Datensatz mit Wachstumsdaten in einer 1-stündigen Auflösung

Box 1 Schlüsselfragen

Lassen sich kontinuierliche Stammradius-Messungen in die funktionalen, physiologischen Grössen Wachstum und Wasserhaushalt umwandeln und analysieren?

Wann wachsen Bäume? Gibt es artspezifische und standörtliche Unterschiede?

Was sind die Treiber des Baumwachstums?

Was sind limitierende Bedingungen fürs Wachstum?

Lässt sich Wachstum mit stündlich aufgelösten Daten besser aus aktuellen Umgebungsbedingungen erklären als mit jährlichen?

Was lässt die Baumstämme schrumpfen und lässt sich das daraus resultierende Baumwasserdefizit mit den Umgebungsbedingungen erklären?

Welche Baumarten reagieren am sensitivsten auf Trockenheit?

Gibt es Arten an gewissen Standorten, die an ihre physiologischen Grenzen stossen?

ist in dieser Art wohl einzigartig (Abbildung 1). Es gibt unseres Wissens keine andere Studie, die so breit abgestützte Dendrometermessungen mit einem fundierten Konzept in ihre funktionalen Bestandteile Wachstum- und Wasserhaushalt-induzierte Stammradiusänderungen unterteilt und analysiert (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016). Dieser Bericht ist ein erster Schritt, die riesige Vielfalt an neuen Auswertungsmöglichkeiten von Stammradiusänderungs-Messungen zu nutzen und in Schlussfolgerungen für das Waldwachstum und dessen Zusammenhang zu Mikroklimabedingungen umzumünzen. Nicht alle hier eingeführten Aspekte und Auswertungsideen fanden Eingang in diesen Bericht. TreeNet als Forschungsplattform besitzt ein einzigartiges Know How zu Holzwachstum und Baum-Wasserhaushalt basierend auf einem einzigartigen Datensatz und einem neuen wissenschaftlichen und technischen Konzept zur Datenverarbeitung (www.treenet.info/methods). Die Schlüsselfragen, denen dieser Bericht nachgeht sind in Box 1 aufgelistet.

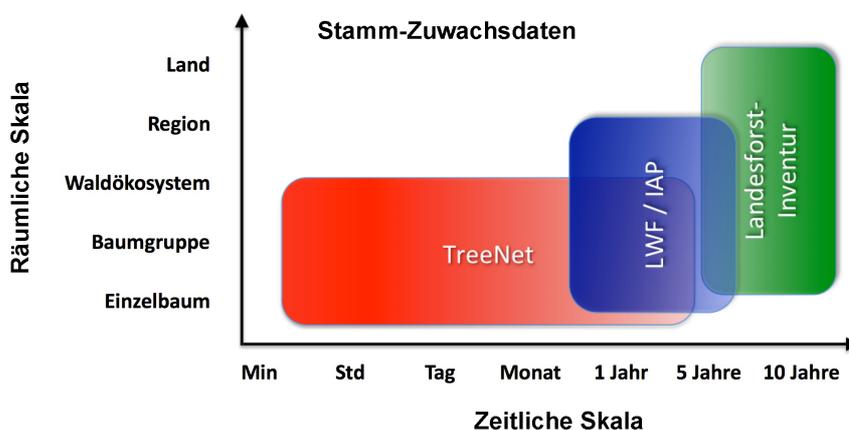


Abbildung 1. TreeNet deckt einen zusätzlichen Bereich der zeitlichen Auflösung von Stamm-Zuwachsdaten in der Schweiz ab. Die Rohdaten liegen in einer 10 Min-Auflösung vor. Die prozessierten Wachstums-Daten wurden für diesen Bericht bis auf einzelne Stunden ausgewertet. LWF = Langfristige Waldökosystem-Forschung, IAP = Messnetzwerk des Instituts für angewandte Pflanzenbiologie, LFI = Schweizerische Landesforstinventur.

2 TreeNet-Infrastruktur

2.1 Überblick

Die aktuelle TreeNet Infrastruktur umfasst über 200 Dendrometer-Messbäume der wichtigsten Baumarten der Schweiz an 34 Standorten (Abbildung 2 und 3).

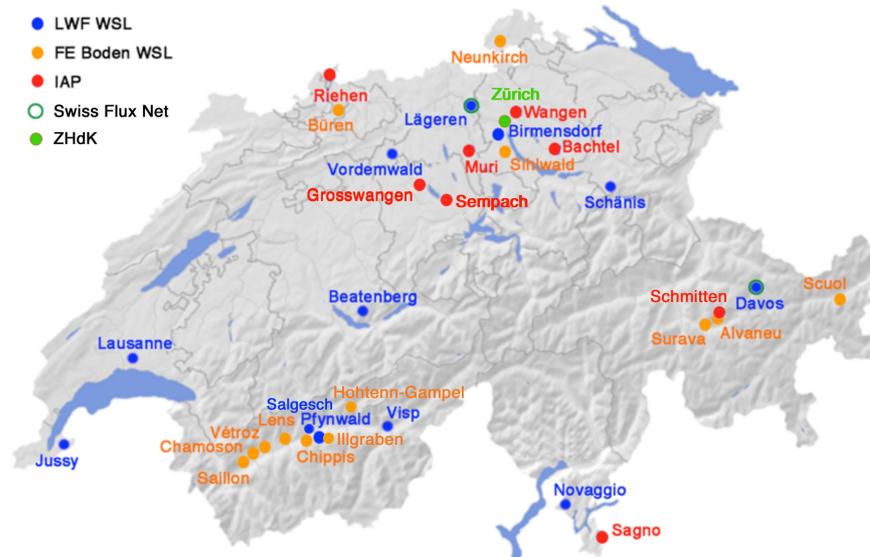


Abbildung 2. Karte der Schweiz mit den TreeNet-Standorten Ende 2016. Die verschiedenfarbigen Symbole zeigen die Zugehörigkeit der Stationen zu Institutionen und Netzwerken. TreeNet hat u.a. das Ziel, bestehende Monitoring- und Forschungs-Stationen in der Schweiz miteinander zu vernetzen.

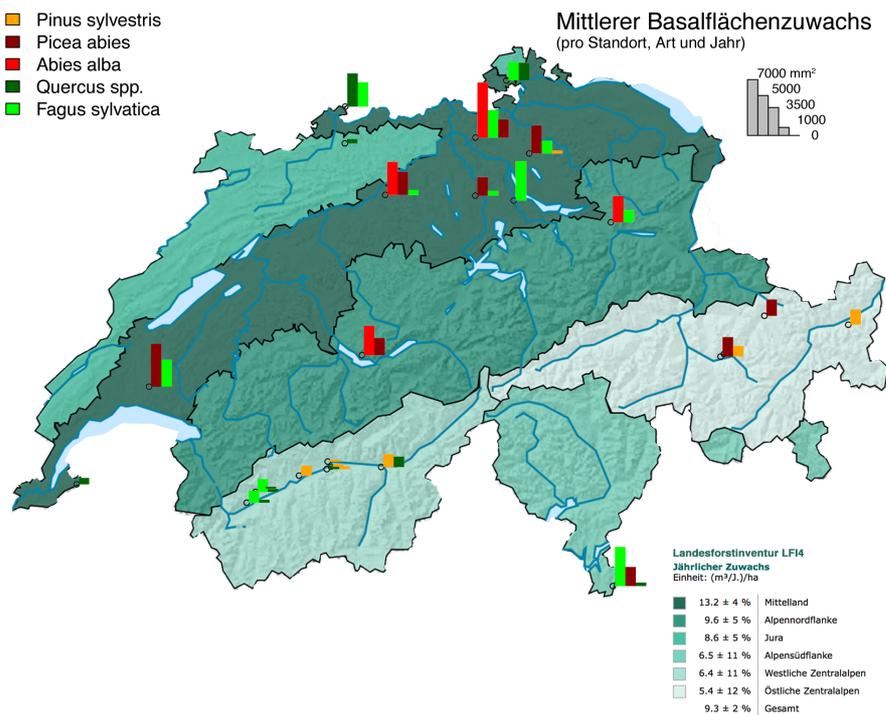


Abbildung 3. TreeNet Standorte und die jeweils untersuchten Baumarten, sowie das durchschnittliche Jahreswachstum. Die Säulen zeigen den mittleren Basalflächenzuwachs BFZ von 2014 und 2015 (mm²/Jahr/Baumart). Die Hintergrundfarben repräsentieren das durchschnittliche Wachstum der sechs Produktionsregionen gemäss dem Schweizerischen Landesforstinventar (LFI4) Datenquelle: LFI.

Alle Stationen von TreeNet gehören zu einem der folgenden Netzwerke: Langfristige Waldökosystem-Forschung LWF (LWF-WSL, Teil von des ICP Forest, International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests), Forschungseinheit Waldböden und Biogeochemie der WSL (FE Boden-WSL), Institut für Angewandte Pflanzenbiologie (IAP), Swiss FluxNet (ETH Zürich) und Zürcher Hochschule der Künste (ZHdK). Der Standort Davos ist zudem der Schweizer Waldökosystemstandort des Europäischen Netzwerks ICOS (Integrated Carbon Observation System), der zusammen mit dem Standort Lägeren die zwei Waldstandorte im Swiss FluxNet abdeckt.

2.2 Datengrundlage

Dendrometer-, Boden- und Meteodaten von 25 der 34 TreeNet-Standorten fanden Eingang in diesen Bericht. Sie umfassen die Jahre 2011 bis 2015. Eine geografisch und zeitlich breit abgestützte Datenbasis existiert ab dem Jahr 2014. Die Jahre davor standen im Zeichen des Aufbaus der TreeNet-Infrastruktur. Bei fehlenden Standorten existierten zum Zeitpunkt der Analysen keine verfügbaren, prozessierten Zeitreihen von mindestens zwei Jahren Länge. Rohdaten sind von allen 34 Standorten vorhanden und werden laufend weiter ausgewertet.

Meteodaten umfassen Temperatur in Luft und Boden, relative Luftfeuchtigkeit, Niederschlag und Globalstrahlung. Daraus berechnet wurde das Wasserdampfdruckdefizit (VPD) der Luft. Alle involvierten Stationen hatten eigene Meteoromessungen (TreeNet/IAP, LWF, WSL-Boden, Swiss FluxNet, ICOS), die ausserhalb oder über dem Bestand gemessen wurden. Fehlende Meteoparameter und Datenlücken wurden mit Hilfe von Meteor-Schweiz-Daten ergänzt (Tabelle 2). Distanz und Höhenunterschiede zwischen Meteor-Schweiz-Stationen und dem jeweiligen TreeNet-Standort wurden mit Transferfunktionen überbrückt.

Bodenwasserpotentiale und Bodentemperaturen wurden in 10 bis 20 cm Tiefe gemessen und werden im Folgenden als Messung im Oberboden bezeichnet. Bodenwasserpotential-Daten wurden nicht an allen Standorten erhoben oder waren zum Zeitpunkt der Analysen nicht verfügbar. In Abbildung 9 wird ersichtlich, an welchen Standorten Bodenwasserpotentiale zur Verfügung standen.

Mit dem Bodenwassermodell WASIM-ETH (Schulla, 2015) wurde aus Inputdaten der Bodenphysik, der Vegetationsdecke, der Topografie sowie Klimadaten in Tagesauflösung das durchschnittliche Wasserpotential des Wurzelraums bis in 60 cm Tiefe berechnet (tägliche Auflösung). Die minimale standörtliche Wasserbilanz ist ein Mass für die maximale Trockenheit während der Vegetationsperiode.

Stickstoff-Depositionen wurden von Meteotest auf der Basis von punktuellen Feldmessungen und Ausbreitungsmodellen modelliert und für die TreeNet-Standorte interpoliert. Diese sich nur langsam verändernde Grösse lag für diese Studie als Standortcharakteristik vor (einmaliger Wert für das Jahr 2010).

Jährliche phytotoxische Ozon-Dosen (POD) wurden ebenfalls von Meteotest auf Grund von Messdaten (Braun et al., 2014) modelliert und für die TreeNet-Standorte interpoliert.

Box 2 *Stammradiusänderungen und ihre Bedeutungen*

Der Stamm schrumpft: Dem Baum wird über die Transpiration mehr Wasser entzogen als aus den Wurzeln nachgeliefert werden kann. Es entsteht ein Unterdruck und der Stamm zieht sich zusammen und gibt Wasser an den Transpirationsstrom ab. Es fehlt dem Baum damit Wasser für eine Sättigung der Stammgewebe, hauptsächlich der Rinde. Das Schrumpfen entspricht einem positiven Baumwasserdefizit (TWD, in μm). Ursachen für schrumpfende Stämme über längere Perioden sind entweder Trockenheit (10–300 μm pro Tag) oder Frost (bis zu 1000 μm pro Tag).

Der Stamm dehnt sich aus, ist aber noch unter einem bisherigen Radius-Maximum: Der Stamm nimmt Wasser auf. Das TWD ist grösser Null wird aber laufend kleiner. Der Stamm kann in diesem Zustand nicht wachsen (Prämisse gemäss Zweifel et al., 2016).

Der Stamm dehnt sich über ein bisheriges Radius-Maximum aus: Der Stamm wächst (primäres Wachstum GRO). Das TWD ist Null. Es werden neue Zellen gebildet und auf ihre Endgrösse ausgedehnt. Primäres Wachstum ist gemäss Zweifel et al. (2016) nur unter (nahezu-) wassergesättigten Bedingungen möglich.

2.3 Methoden

Punktendrometer sind Präzisions-Messgeräte, die am Stamm des Baumes befestigt werden und Stammradiusänderung in Mikrometer-Genauigkeit detektieren. Die verwendeten Dendrometer (www.natkon.ch) bestehen aus einem Karbonrahmen, der über drei Gewindestangen im Holz verankert wird (Abbildung 4). Ein elektronischer Weggeber (Metallstift) wird über einen sanften Federdruck gegen die Oberfläche des Stammes gedrückt und folgt damit den Bewegungen, die in den elastischen Geweben des Stammes (hauptsächlich Rinde, Kambium und aktives, wasserleitendes Holz, das Xylem) passieren. Die einzelnen Teile des Messgeräts sind auf minimale Temperatur-Sensitivität optimiert. Die verwendeten Sensoren von natkon.ch haben eine Gesamt-Temperatur-Sensitivität zwischen 0,2 und 0,5 μm pro $^{\circ}\text{C}$ Temperaturänderung. Damit lassen sich Stammradiusänderungen in der Grössenordnung von $> 1 \mu\text{m}$ zuverlässig auflösen.

Der Stamm eines Baumes schrumpft normalerweise während des Tages und quillt während der Nacht (Box 2). Diese Fluktuationen sind hauptsächlich durch den **Wasserhaushalt des Baumes** getrieben, welcher über die Transpiration der Blätter und die Wasseraufnahme durch die Wurzeln an die Bedingungen in der Atmosphäre und im Boden gekoppelt sind. Durch die grosse Oberfläche der Blätter in der Luft und der Wurzeln im Boden wirken sich feinste Veränderungen der Bedingungen in Luft und Boden auf den Wasserhaushalt des Baumes aus (Abbildung 5).



Abbildung 4. Verschiedene Modelle von Punktendrometern. Die Modelle mit den runden Rahmen lassen sich auch an dünnen Stämmen und an Ästen befestigen. Die verwendeten Daten in diesem Report stammen ausschliesslich von Messungen an der Stammbasis auf Brusthöhe.

Die Kaskade von Ursache und Wirkung startet mit der Transpiration der Blätter, welche durch die Sonnenstrahlung, die Trockenheit der Luft und den Wind initiiert wird. Der Verlust von Wasser aus den Blättern bewirkt ein Wasserdefizit zuerst in den Blättern, dann in den Zweigen, im Stamm und schliesslich in den Wurzeln (Steppe et al., 2008; Zweifel und Häsler, 2001). Allen wasserhaltigen elastischen Geweben im Baum wird so Wasser entzogen und die Organe wie z.B. der Stamm schrumpfen (Abbildung 5). Je grösser das Wasserdefizit ist, desto negativer ist das damit verbundene Wasserpotential im entsprechenden Gewebe (Ehrenberger et al., 2012). So bauen sich Gradienten von Wasserpotentialen auf, entlang dieser das Wasser sich vom Punkt des geringsten Wasserdefizits zum Punkt des grössten Wasserdefizits (negativstes Wasserpotential) bewegt. Auf diese Art und Weise vermag der Baum, Wasser aus dem Boden zu saugen und es aufwärts bis zu den Blättern zu transportieren. Das Schrumpfen des Stammes wird mit den Dendrometern aufgezeichnet und erlaubt damit Rückschlüsse auf den aktuellen Zustand des Baum-Wasserhaushalts.

Die zweite Gruppe von Prozessen, deren Information aus Dendrometer-Daten gewonnen werden können, hängen mit dem radialen **Stammwachstum** zusammen. Das Kambium, eine sich aktiv teilende Gewebeschicht zwischen der Rinde und dem Holz, bildet neue Holzzellen (in Richtung Stamminneres) und neue Rindenzellen (in Richtung Rinde nach aussen). Diese neuen Zellen vergrössern den Stammdurchmesser irreversibel, zumindest dann, wenn die neuen Zellen lignifiziert und damit verholzt werden. Dendrometer detektieren dieses Wachstum als zunehmenden Stammradius (Abbildung 5). Primäres Wachstum (die Bildung von Zellen) findet nur während einer begrenzten Zeit, der sogenannten Wachstumsperiode, statt (Box 3). In dieser Wachstumsperiode kann ein Baum wachsen, wenn die Bedingungen günstig sind (Details dazu siehe in den Resultaten ab Kapitel 4). Wachstumsperioden werden deshalb immer wieder durch Phasen unterbrochen, in denen Bäume nicht wachsen können, z.B. während Trockenheit aber auch häufig tagsüber. In solchen trockenen Phasen schrumpft der Stamm (Box 2).

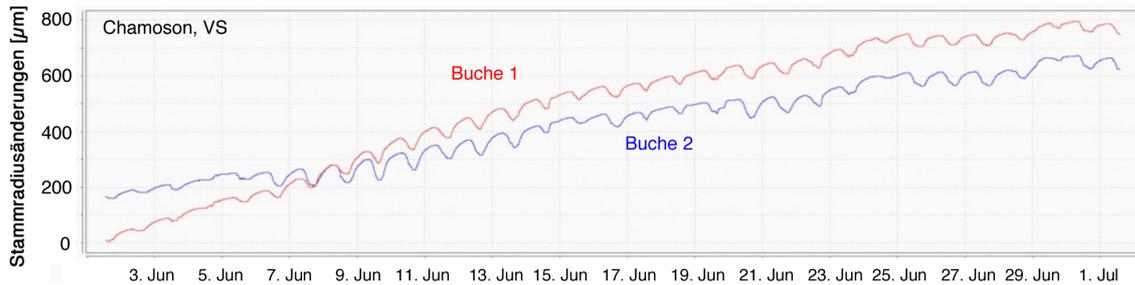


Abbildung 5. Stammradiusänderungen von zwei Buchen am Standort Chamoson, VS über den Zeitraum von einem Monat. Erkennbar sind die täglichen reversiblen Schrumpfungen des Stamms auf Grund von Wasserdefiziten sowie der irreversible Anstieg über die gesamte Periode auf Grund von neu gebildeten Zellen (primäres Stammwachstum).

Von Stammradiusänderung zu Wachstums- und Baumwasserdefizit-Daten

Messwerte von Stammradiusänderungen (SR) enthalten Informationen über den Wasserhaushalt und das primäre Wachstum von Baumstämmen (Cuny et al., 2015). Die Separierung der beiden Komponenten ist nicht ganz trivial, weil das Ausdehnen des Stamms sowohl durch Wachstum als auch durch Quellen verursacht werden kann. Bis vor kurzem war dies ein scheinbar unlösbares Problem, das nur mit komplexen Modellansätzen umgangen werden konnte (Chan et al., 2016; Mencuccini et al., 2017; Steppe et al., 2008). Arbeiten, die im Rahmen von TreeNet entstanden sind (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016), lösen nun dieses Problem mit einem simplen wie bestechenden Konzept resp. der Annahme, dass Baumstämme im geschrumpften Zustand, nicht in der Lage sind zu wachsen. Diese Annahme ist physikalisch und physiologisch fundiert (Lockhart, 1965), konnte mehrfach indirekt bestätigt werden (Steppe et al., 2008; Zweifel et al., 2016; Zweifel et al., 2006), liess sich bisher aber nicht direkt messen und ist nicht absolut präzise, d.h. das so quantifizierte Wachstum kann zu einem niedrigen Prozentsatz (<5% des jährlichen Wachstums) zeitlich falsch zugeordnet sein (Zweifel et al., 2016). Diese unpräzise zeitliche Wachstumszuordnung spielt aber nur für die Interpretation von Daten mit einer Auflösung die grösser als 24h ist eine Rolle, also z.B. für die in diesem Bericht verwendeten 1h Werte.

Für die hochaufgelösten Wachstumsdaten existiert ein alternatives Konzept von Mencuccini et al. (2017), das die osmoregulatorischen Prozesse stärker gewichtet und damit zu leicht unterschiedlichen Resultaten gelangt. Allerdings sind auch die Resultate dieses Ansatzes nicht mit unabhängigen Daten prüfbar und es ist deshalb fraglich, ob sie zu besser zugeordneten Wachstumsdaten in der stündlichen Auflösung führen. Eine unabhängige Messtechnik, die diese Frage beantworten könnte, gibt es im Moment nicht.

Der hier verwendete Ansatz geht davon aus, dass Zellteilung und auch Zellstreckung nur mit einem nötigen, minimalen Turgordruck möglich sind (Lockhart, 1965). Da Baumstämme im geschrumpften Zustand einem mehr oder weniger grossen (bis zu 40 bar = 4MPa!) Unterdruck (= negatives Wasserpotential) unterliegen, kann kein genügend grosser Turgordruck (positives Wasserpotential) aufgebaut werden und Wachstum ist damit nicht möglich. Auch frühe Experimente aus den 1960er und 70er-Jahren bestätigen diese Sichtweise (Hsiao und Acevedo, 1974; Lockhart, 1965).

Damit kann nun die Unterscheidung in wachstums- (GRO) und wasserhaushalts-induzierten (TWD) Stammradiusänderungen mathematisch einfach gemacht werden. Jegliche Stammradien, die kleiner sind als ein in der Vergangenheit gemessenes Maximum, indizieren ein sogenanntes Baumwasserdefizit TWD (Differenz zwischen dem SR-Maximum aus der Vergangenheit und dem aktuellen SR, Box 2). Übersteigt der aktuelle SR-Messwert ein bisheriges Maximum, sprechen wir von Wachstum (GRO). Sowohl GRO wie auch TWD werden in der Masseinheit μm angegeben (Abbildung 6).

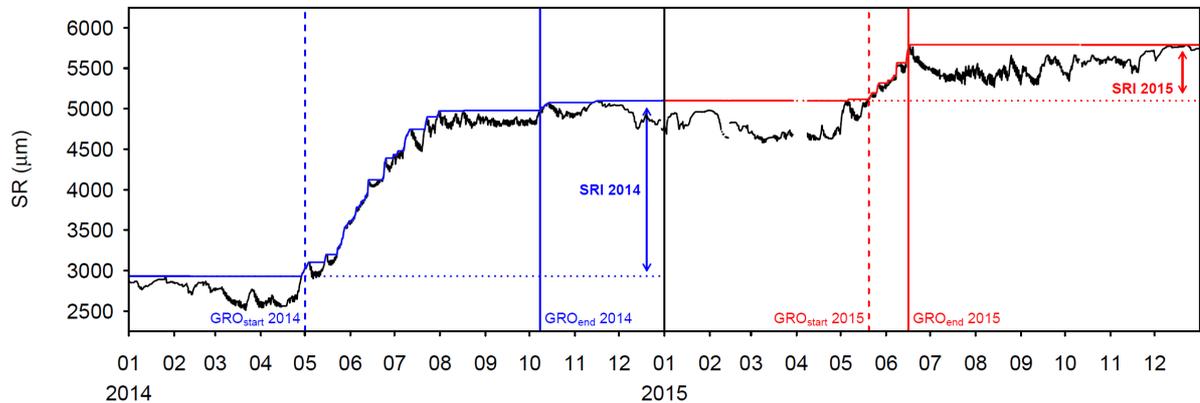


Abbildung 6. Stammradiusänderungen (SR) gemessen mit einem Punktdendrometer über zwei Jahre. Erkennbar sind die täglichen reversiblen Schrumpfungen des Stammes auf Grund von Wasserdefiziten, sowie der irreversible Anstieg auf Grund von neu gebildeten Zellen (Wachstum) über die Wachstumsperiode (markiert mit Startpunkt GRO_{start} und Ende GRO_{end}). Längere trockene Perioden oder Frostperioden im Winter bewirken ein deutliches Schrumpfen des Stammes über z.T. mehrere Monate.

Die **Datenerfassung** von TreeNet basiert auf einem Funknetzwerk der Firma DecentLab GmbH (www.decentlab.com). Jeder Standort hat eine zentrale Basisstation, die selbst Daten aufzeichnet, zusätzlich aber auch alle Daten der über Funk verbundenen Logger sammelt. Die Daten werden dann laufend über das Mobiltelefon-Netz in den zentralen Server für Rohdaten übertragen. Die zeitliche Auflösung aller Daten ist 10 Minuten. Das Funknetz an einem Standort basiert auf dem sogenannten ‚multi-hop‘ Konzept, in dem Daten via benachbarte Logger (Daten-Kommunikations-Knoten) weitergereicht werden, bis sie zur Basisstation gelangen. Auf diese Art und Weise können grössere Distanzen für die Datenübertragung überwunden werden, was es ermöglicht, Bäume in einer Entfernung von bis zu mehreren hundert Metern von der Basis-Station für die Dendrometer-Messung zu wählen. Je nach Standort und Begebenheit wurden 8-Kanal Logger verwendet, die via Kabel mit den einzelnen Sensoren verbunden sind oder aber 1-Kanal Logger, die einen einzelnen Sensor mit dem Funknetz der Basisstation verbinden. Die Basisstationen wurden in der Regel durch eine Solarbox 45 (www.solar-werkstatt.ch) und einer 45Ah-Batterie mit einem 30 Watt Solarpanel mit Strom versorgt. Die dezentralen Logger wurden mit 2 bis 4 1.5 V Batterien betrieben. Sämtliche Komponenten des gesamten Netzwerks TreeNet können über eine web-basierte Applikation überwacht und kontrolliert werden (wsl.decentlab.com).

3 TreeNet-Standorte und ihre abiotischen Bedingungen

Die Auswahl der TreeNet-Standorte folgte der Idee, bestehende Forschungs- und Monitoring-Flächen zu vernetzen und dabei bestmöglich die Gradienten von Temperatur, Feuchtigkeit in Luft und Boden, Stickstoffdeposition, sowie Ozonbelastung über die ganze Schweiz abzudecken. Die Standorte decken damit einen weiten Bereich von abiotischen Bedingungen und Waldstrukturen der Schweiz ab (Tabellen 1 bis 3).

Tabelle 1. TreeNet-Standorte – Geografische Beschreibung, Quelle: Netzwerk vor Ort.

Name	ID	Network	Standort Info	Start TreeNet	Geografie						
					Region	Kanton	Längengrad	Breitengrad	Höhe ü.M.	Exposition	Hangneigung [%]
Alvaneu	ALV1	WSL_Boden	8101	Mai 14	Alpen	GR	46.683611111	9.640555556	1420	SW	55
Alvaneu	ALV2	WSL_Boden	8115	Mai 14	Alpen	GR	46.683611111	9.640555556	1380	SW	55
Beatenberg	BEA	LWF		Juni 12	Voralpen	BE	46.700277778	7.762222222	1510	SW	33
Büren	BUE	WSL_Boden		März 14	Mittelland	SO	47.461111111	7.677222222	630	SW	65
Chamoson	CHA1	WSL_Boden	NO (Bu_1)	März 14	Alpen	VS	46.209444444	7.211944444	880	NO	55
Chamoson	CHA2	WSL_Boden	SW (Bu_2)	März 14	Alpen	VS	46.209444444	7.211944444	860	SW	80
Chamoson	CHA3	WSL_Boden	SW (Ei)	März 14	Alpen	VS	46.209444444	7.211944444	870	SW	80
Chippis	CHI1	WSL_Boden	Kuppe	März 14	Alpen	VS	46.296111111	7.578888889	630	Kuppe	0
Chippis	CHI2	WSL_Boden	Ost	März 14	Alpen	VS	46.296111111	7.578888889	590	NO	75
Davos	DAV	LWF/ETHZ		Jan 10	Alpen	GR	46.816680000	9.856198000	1650	Sattel	
Jussy	JUS	LWF		Juli 12	Mittelland	GE	46.231133000	6.291582000	500	flach	3
Lägeren	LAE	ETHZ		Mai 12	Mittelland	AG	47.478333000	8.364388888	694	S	37
Lausanne	LAU	LWF		Mai 11	Mittelland	VD	46.585056000	6.658866000	810	flach	7
Lens	LEN	WSL_Boden		März 14	Alpen	VS	46.268055556	7.436111111	1040	SO	65
Muri	MUR	IAP		Juli 11	Mittelland	AG	47.270000000	8.360000000	490	flach	0
Neunkirch	NEU1	WSL_Boden	N (LWF)	Apr 14	Mittelland	SH	47.682500000	8.531388889	600	N	55
Neunkirch	NEU2	WSL_Boden	SO	Apr 14	Mittelland	SH	47.682500000	8.531388889	640	SO	30
Neunkirch	NEU3	WSL_Boden	SW	Apr 14	Mittelland	SH	47.682500000	8.531388889	530	SW	50
Pfynwald	PFY	LWF		Nov 14	Alpen	VS	46.300000000	7.600000000	615	flach	
Riehen Maienbühl	RIE	IAP		Juni 11	Nordwestschv	BS	47.593213000	7.679849000	450	flach / SO	16
Sagno	SAG	IAP		Mai 12	Alpensüdseite	TI	45.860000000	9.040000000	770	S / SW	40
Saillon	SAI1	WSL_Boden	Bu	März 14	Alpen	VS	46.170555556	7.166944444	870	SO	60
Saillon	SAI2	WSL_Boden	Ei_1	März 14	Alpen	VS	46.170555556	7.166944444	785	SO	60
Saillon	SAI3	WSL_Boden	Ei_2	März 14	Alpen	VS	46.170555556	7.166944444	775	SO	60
Salgesch	SAL	WSL		Apr 11	Alpen	VS	46.318640000	7.583690000	800	SW	
Schänis	SCH	LWF		Apr 11	Voralpen	SG	47.166342000	9.068188000	733	W	60
Scuol-Tarasp	SCU1	WSL_Boden	Scuol	Mai 14	Alpen	GR	46.774444444	10.290555556	1505	SE	70
Scuol-Tarasp	SCU2	WSL_Boden	Tarasp	Mai 14	Alpen	GR	46.774444444	10.290555556	1510	N	10
Sihlwald	SIH	WSL_Boden		März 14	Mittelland	ZH	47.250555556	8.561111111	620	NO	13
Surava	SUR1	WSL_Boden	8106	Mai 14	Alpen	GR	46.674722222	9.622777778	1160	S	60
Surava	SUR2	WSL_Boden	8300	Mai 14	Alpen	GR	46.674722222	9.622777778	1140	N	75
Vétroz	VET	WSL_Boden		März 14	Alpen	VS	46.221388889	7.254166667	830	S	60
Visp	VIS	LWF		Apr 11	Alpen	VS	46.298119000	7.859356000	695	N	14
Vordemwald	VOR	LWF		Juni 12	Mittelland	AG	47.275421000	7.887789000	480	NW	14
Wangen	WAN	IAP		Nov 11	Mittelland	ZH	47.418948000	8.646594000	490	SW	19
Nicht im Datensatz dieses Berichts											
Bachtel	BAC	IAP			Voralpen		47.290000000	8.890000000	1030	N	
Birmensdorf	BIR	LWF			Mittelland		47.362903000	8.454245000	540	flach	
Novaggio	NOV	LWF			Alpensüdseite		46.023907000	8.835419000	950	S	
Schmitten	SCM	IAP			Alpen		46.688230000	9.664220000	1540	SO	
Hohtenn-Gampel	HOH	WSL_Boden			Alpen		46.322500010	7.776111119	1139	SW	75
Illgraben	ILL1	WSL_Boden			Alpen		46.293940000	7.632730000	805	N / NW	50
Illgraben	ILL2	WSL_Boden			Alpen		46.293940000	7.632730000	805	NW	40

Tabelle 2. TreeNet-Standorte – Meteorologische Beschreibung, Quelle: Netzwerk vor Ort.

		Meteo						
Name	ID	Jahresmittel-Temperatur (2012-2015)	Temperatur Wachstumsperiode (2012 -2015)	jährliche Niederschlagssumme (2012-2015)	Niederschlag Wachstumsperiode (2012 -2015)	Minimale klimatische Wasserbilanz (WASIM) [mm]	MeteoSchweiz Station	
Alvaneu	ALV1	6.8	13.5	815	231	-1	Thusis/Valbella	
Alvaneu	ALV2	7.1	13.7	815	231	-1	Thusis/Valbella	
Beatenberg	BEA	5.6	12.2	1348	590	106.0	Interlaken	
Büren	BUE	10.3	15.5	1020	530	-187	Rünenberg	
Chamoson	CHA1	10.0	14.3	549	170	-208	Sion	
Chamoson	CHA2	10.9	15.5	549	170	-208	Sion	
Chamoson	CHA3	10.9	15.5	549	170	-208	Sion	
Chippis	CHI1	10.9	16.6	638	292	-420	Sierre/Montana	
Chippis	CHI2	10.2	15.9	638	292	-420	Sierre/Montana	
Davos	DAV	4.5	11.4	687	330	-10	-	
Jussy	JUS	10.1	14.3	1126	426	-224.0	-	
Lägeren	LAE	9.2	14.8	828	417	-158	-	
Lausanne	LAU	9.0	15.7	1264	479	-25.0	Pully	
Lens	LEN	8.5	13.0	716	410	-250	Montana	
Muri	MUR	10.2	16.9	1026	473	-119.0	Mosen	
Neunkirch	NEU1	9.5	14.0	834	300	-209	Hallau	
Neunkirch	NEU2	9.3	13.9	834	300	-209	Hallau	
Neunkirch	NEU3	10.0	14.8	834	300	-209	Hallau	
Pfynwald	PFY	10.5	13.6	698	530	NA	Montana	
Riehen Maienbühl	RIE	11.3	16.9	888	383	-271.0	Basel	
Sagno	SAG	11.9	17.9	1482	814	-282.0	Stabio	
Saillon	SAI1	10.4	14.8	549	160	-253	Sion	
Saillon	SAI2	10.1	14.5	549	160	-253	Sion	
Saillon	SAI3	10.1	14.5	549	160	-253	Sion	
Salgesch	SAL	10.1	15.4	698	296	NA	Montana	
Schänis	SCH	9.8	15.5	1694	991	127.5	Glarus	
Scuol-Tarasp	SCU1	5.5	10.8	663	405	127.5	Scuol	
Scuol-Tarasp	SCU2	4.8	10.1	663	405	-79.5	Scuol	
Sihlwald	SIH	9.2	15.4	1304	527	-4.5	Wädenswil	
Surava	SUR1	7.7	14.2	815	346	-27.5	Thusis/Valbella	
Surava	SUR2	7.2	13.4	815	346	-27.5	Thusis/Valbella	
Vétroz	VET	11.2	16.0	549	194	-210.5	Sion	
Visp	VIS	9.9	16.4	622	310	-212.0	-	
Vordemwald	VOR	9.9	16.4	1074	472	-109.0	Wynau	
Wangen	WAN	10.5	17.0	945	373	-196.5	ZH-Kloten	

Tabelle 3. TreeNet-Standorte – Vegetation und Boden, Quelle: Netzwerke vor Ort.

Vegetation und Boden												
Name	ID	Hauptbaumart	weitere Baumarten	maximales Baumalter	Oberhöhe [m]	mittlerer Basalfächenzuwachs 2014-2015 [cm2 a-1]	Betriebsform	Bodentyp	nFk_100	LAI_Sommer	Vegetations-bedeckung Baumschicht [%]	Koniferen-anteil [%]
Alvanou	ALV1	Föhre	Bergföhre, Fichte	180	9	8,04	unbewirtschaftet	Rendzina	191	2,6	60	100
Alvanou	ALV2	Föhre	Fichte	180	14	5,90	unbewirtschaftet	Rendzina	106	3,3	75	100
Beatenberg	BEA	Fichte		190-210	14	26,51	Plentwald	Podsol (pseudovergleyt)	153	3,5	69	0
Büren	BUE	Eiche	Sträucher	170	13	5,25	Reservat	verbraunte Rendzina	36	4,4	85	0
Chamoson	CHA1	Buche	Edelkastanie	105	29	13,90	unbewirtschaftet	Braunerde	177	6,4	85	0
Chamoson	CHA2	Buche	Schneebühl, Ahorn	80	13	18,39	unbewirtschaftet	Pararendzina	147	4,5	90	18
Chamoson	CHA3	Eiche	Schneebühl, Ahorn	100	10	3,66	unbewirtschaftet	Pararendzina	198	4,7	90	0
Chippis	CHI1	Eiche		110	6,5	4,96	unbewirtschaftet	verbraunte Rendzina	137	2,9	65	3
Chippis	CHI2	Föhre	Mehlbeere, Stäucher	140	9,5	3,54	unbewirtschaftet	Rendzina	113	3,8	75	96
Davos	DAV	Fichte		240 (mean) - 390	26	20,38	Plentwald	Podzol, Braunerde, Regosol	104	3,9	74	100
Jussy	JUS	Eiche	Hainbuche, Aspe	60-90	26	6,48	n.b./Schirmschlag	Braunerde, grundnass	215	5,8	95	0
Lägeren	LAE	Buche	Esche, Tanne, Linde, Ahorn, Hainbuche, Ume	120-170	15	36,92	Plentwald	Rendzina, Terra fusca, Braunerde, Kalkbraunerde	88	6	94	30
Lausanne	LAU	Buche	Tanne	160-170	15	44,83	Fernl Schirmschlag	Braunerde, mässig pseudovergleyt	207	6,9	100	10
Lens	LEN	Föhre	Mehlbeere	100	15	12,55	unbewirtschaftet	Braunerde	201	3,8	80	100
Muri	MUR	Buche / Fichte	Föhre, Lärche, Tanne, Ahorn	150	27	14,58	Reservat	Geschiebelehmp-Parabraunerde	133	4,3	75	0
Neunkirch	NEU1	Buche	Linde, Esche, Eiche	150	18	22,12	Reservat	Rendzina	87	4,4	85	0
Neunkirch	NEU2	Eiche	Buche, Hagebuche, Feldahorn	150	25	11,62	Reservat	Rendzina	80	4,7	90	18
Neunkirch	NEU3	Buche	Föhre, Eiche, Esche	150	25	3,38	Reservat	Rendzina	97	4,7	90	18
Plymvald	PPY	Föhre	Eiche	100 (mean)	25	3,38	Reservat	Pararendzina	97	2,2	47	47
Rienan Malenbühl	RIE	Buche / Eiche	Linde, Esche			36,05		Rendzina	44			
Sagno	SAG	Fichte, Buche	Spitzahorn / Föhre / Vogelkirsche			21,13		Rendzina	82			
Sallion	SAI1	Buche	Föhre, Tanne, Schneebühl, Ahorn	120	25	20,54	unbewirtschaftet	Pararendzina, verbraunte	197	6,0	95	16
Sallion	SAI2	Eiche	Schneebühl, Ahorn, Föhre, Tanne	120	17	6,57	unbewirtschaftet	Pararendzina, verbraunte	213	4,7	85	15
Sallion	SAI3	Eiche	Wacholder	120	9	1,58	unbewirtschaftet	Pararendzina, verbraunte	186	4,1	65	4
Salgesch	SAL	Föhre				2,53		Pararendzina	48			
Schänis	SCH	Buche	Esche, Bergahorn	130-150	19	23,12	Fernschlag	Braunerde	200	5,5	90	10
Sciol-Tarasp	SCU1	Föhre		180	28	7,94	Gebirgsplentung	Pararendzina	109	3,4	55	100
Sciol-Tarasp	SCU2	Fichte		150	28	30,49	Gebirgsplentung	Braunerde	120	3,8	70	100
Sihlwald	SIH	Buche	Fichte	120	39	49,47	Reservat	sehr schwach pseudovergleyt	201	7,1	90	2
Surava	SUR1	Föhre		180	14	6,76	Gebirgsplentung	Braunerde	100	2,2	45	100
Surava	SUR2	Fichte, Föhre	Weisstanne	180	28	21,03	Gebirgsplentung	verbraunte Pararendzina	179	3,9	60	100
Vétroz	VET	Eiche	Schneebühl, Ahorn, Föhre	100	13	2,38	unbewirtschaftet	Pararendzina	160	3,3	75	19
Vsp	VIS	Föhre	Föhre, Mehlbeere, Vogelkirsche	40-90	13	12,68	n.b.	Pararendzina	185	2,7	40	94
Vorderwald	VOR	Tanne	Fichte, Buche	110	25	25,57	Fernschlag	Pseudogley bis Stagnogley, zt verbraunt	212	6,1	95	90
Wangen	WAN	Tanne				19,23		Parabraunerde-Braunerde	153			

3.1 Trockenheitsgradienten

Die Wasserverfügbarkeit an einem Standort hängt vom Waldbestand, von Niederschlag und Verdunstung ab, aber auch von Luft- und Bodenfeuchte, die wiederum von topografischen und edaphischen Eigenschaften, sowie von der Durchwurzelung und der Bodentextur beeinflusst werden. Es gibt viele verschiedene Arten von Trockenheitsindizes. Für diesen Bericht haben wir die standörtliche Wasserbilanz (Differenz von Niederschlag zu Verdunstung plus die nutzbare Feldkapazität nF_k des Bodens), die gemessenen Bodenwasserpotentiale des Oberbodens (ein Mass für die Trockenheit des Bodens), die modellierten Bodenwasserpotentiale mit dem WASIM-Modell, das Dampfdruckdefizit (VPD, ein Mass für die Trockenheit der Luft) und den Niederschlag (ein Mass für das eingebrachte Wasser) gewählt, um Trockenheit, resp. Wasserverfügbarkeit zu beschreiben. Wie für alle folgenden Resultate dieses Berichts folgen wir dem Konzept, die Bedingungen für die jeweilige Wachstumsperiode des Standorts darzustellen. Dies mit dem Ziel, die Bedingungen möglichst passgenau auf die eigentliche Zeit des (primären) Wachstums einzuschränken (für weitere Details siehe Box 3).

Je nach Trockenheitsindikator sind die untersuchten Standorte in etwas veränderter Reihenfolge entlang des jeweiligen Trockenheitsgradienten verteilt (Abbildung 7–9, 11). Der Sihlwald erscheint bei allen Darstellungen bei den feuchtesten Standorten, während

Lausanne und Schänis zwar eine gute Wasserversorgung aus dem Boden haben, aber eher trockenere Luft. Die Standorte im Wallis gehören erwartungsgemäss zu den trockensten TreeNet-Standorten. Während die Buche entlang des gesamten Trockenheitsgradienten auftritt, ist die Fichte vor allem auf den feuchteren Standorten, die Föhre und die Eichenarten vor allem auf den trockenen Standorten vertreten.

Die **standörtliche Wasserbilanz** (SWB) eines Standorts ist die Differenz zwischen der Niederschlagssumme und der potentiellen Evapotranspiration (Verdunstung) plus die nutzbare Feldkapazität nF_k des Bodens und wurde mit dem Modell WASIM aus meteorologischen Variablen, dem Blattflächenindex LAI, der nutzbaren Feldkapazität (nF_k) des Bodens und dem Vegetationsbedeckungsgrad von Laub- und Nadelhölzern berechnet (Datenauflösung: täglich). Dargestellt sind in der Abbildung 7 die minimalen klimatischen Wasserbilanzen der Standorte. Diese minimalen Werte erwiesen sich in früheren Studien als aussagekräftiger als Mittelwerte (Braun, 2015).

Box 3. Konzept der Wachstumsperiode

Die Wachstumsperiode ist in diesem Bericht definiert als Zeitraum in dem 90% des primären Stammdickenwachstums stattfindet. Die Wachstumsperiode wurde für jeden Standort separat bestimmt und beruht auf den Wachstumsperioden der dort untersuchten Bäume aller Arten über alle verfügbaren Jahre. Dabei wurden die ersten und letzten 5% der Periode abgeschnitten, um allfälligen Ausreissern kein Gewicht zu geben. Start und Endpunkt der standörtlichen mittleren Wachstumsperiode definieren sich als Mittelwert aller Arten \pm eine Standardabweichung.

- Die Wachstumsperiode ist standort-spezifisch und
- bezieht sich auf das primäre Stammdickenwachstum.
- Die Wachstumsperiode hat damit für jeden Standort einen spezifischen Beginn, eine spezifische Länge und ein spezifisches Ende.
- Die Wachstumsperiode bildet die Grundlage für die Bestimmung der mittleren abiotischen Bedingungen für das Wachstum

Die Definition der Wachstumsperiode erlaubt es, Bedingungen auch für Standorte zu vergleichen, an denen die Bäume zu unterschiedlichen Zeiten im Jahr wachsen (z.B. starten Bäume in Tieflagen bis zu 2 Monate früher mit dem Wachstum als in Hochlagen). Dieses Konzept hat auch zur Folge, dass benachbarte Standorte mit einer anderen Artenzusammensetzung z.T. bemerkenswert grosse Unterschiede aufweisen, sowohl für die Wachstumsperiode selbst als auch für die damit verknüpften abiotischen Bedingungen.

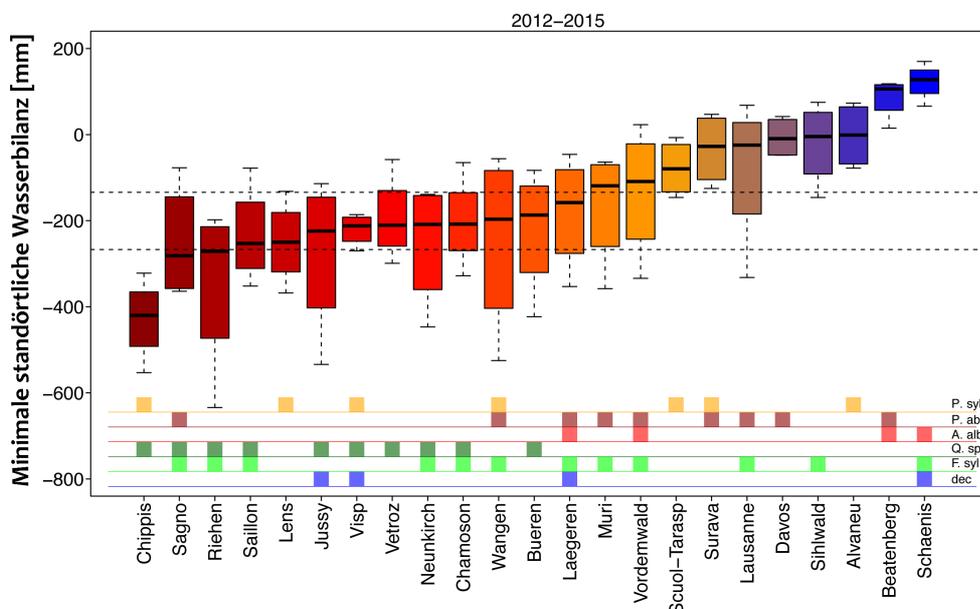


Abbildung 7. Minimale standörtliche Wasserbilanz SWBmin (Niederschlag minus Verdunstung in mm unter Berücksichtigung der nutzbaren Feldkapazität, berechnet mit dem Model WASIM auf Tagesbasis) während der Wachstumsperiode von 2012 bis 2015 der TreeNet-Standorte dargestellt in Boxplots mit Median und dem 25 bis 75% -Datenbereich. Die gestrichelten Linien markieren das 95%-Konfidenzintervall. Die farbigen Quadrate zeigen, welche Baumarten an jedem Standort gemessen wurden (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubhölzer = *dec*).

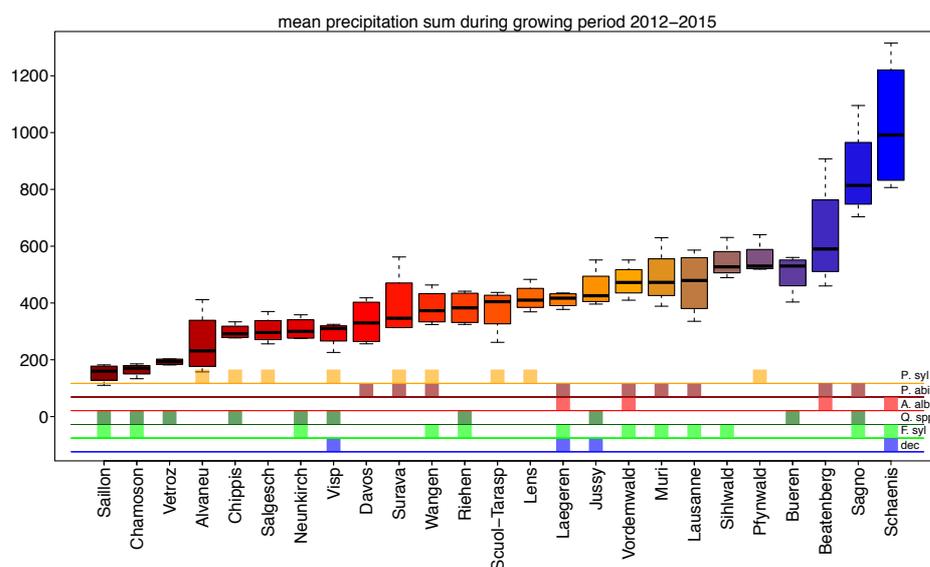


Abbildung 8. Niederschlagssummen der Wachstumsperiode von 2012 bis 2015 der TreeNet-Standorte (in mm). Für Details siehe Abbildung 7. Die farbigen Quadrate zeigen, welche Baumarten an jedem Standort gemessen wurden (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubhölzer = *dec*).

Die **Niederschlagssumme** während der Wachstumsperiode quantifiziert die Regenmenge, die in dieser sensiblen Phase durchschnittlich in den Wald eingebracht wurde. Die tiefsten Werte haben erwartungsgemäss die Walliser Standorte mit z.T. weniger als 200 mm Regen. Am meisten Regen erhielt Schanis mit durchschnittlich ca. 1000 mm. Wichtig zu beachten ist, dass die Wachstumsperioden an den TreeNet-Standorten sehr unterschiedlich sein können (Abbildung 17) und sich entsprechend die Niederschlagssummen auf sehr unterschiedliche Zeitperioden beziehen.

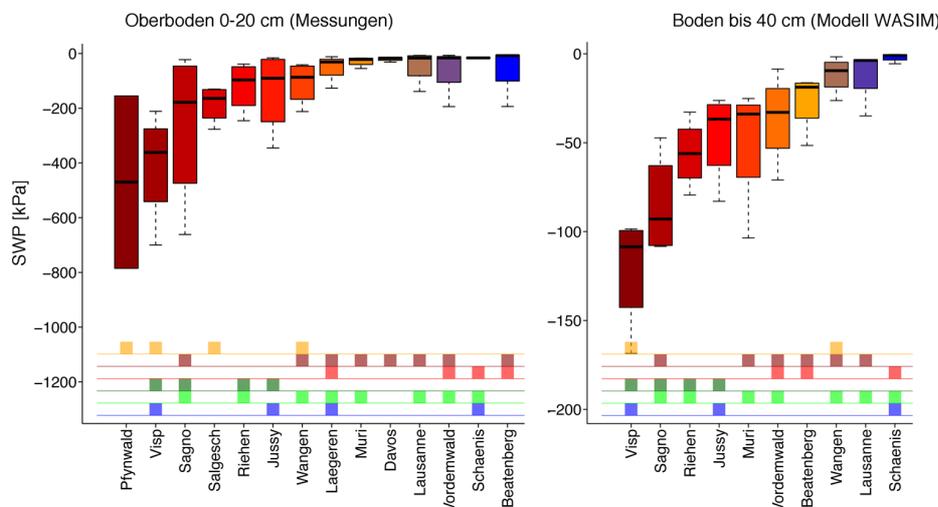


Abbildung 9. Durchschnittliches Bodenwasserpotential im Oberboden (0-20 cm) der TreeNet-Standorte mit entsprechenden Messungen (in kPa) während der Wachstumsperiode in den Jahren 2012-2015 (linke Darstellung). Modelliertes Bodenwasserpotential bis in eine Bodentiefe von 40 cm (Modell WASIM). (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb.*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubbölzer = *dec*). Die Daten aus dem Pfywald beziehen sich nur auf die beiden Jahre 2014-2015.

Das **Bodenwasserpotential** eines Bodens zeigt, wie stark das Wasser im Boden gebunden ist, respektive wie viel Saugkraft eine Pflanze aufbringen muss, um Wasser aus dem Boden saugen zu können (Abbildung 9). Der Wert Null (kPa) entspricht einem voll wassergesättigten Boden, je negativer das Wasserpotential wird, desto trockener ist der Boden. Die im Rahmen von TreeNet eingesetzten Bodenwasserpotential-Sensoren haben eine Messgrenze im feuchten Bereich bei -10 kPa. Die Daten in (Abbildung 9) zeigen einerseits den Mittelwert des Oberbodens der Standorte mit verfügbaren Wasserpotentialdaten in unmittelbarer Nähe der Messbäume (in 10–20 cm Tiefe) während der Wachstumsperiode 2014 bis 2015 (Definition Wachstumsperiode in der Box 3) und andererseits modellierte Bodenwasserpotentiale bis in eine Tiefe von 40 cm, wiederum nur für eine Selektion von Standorten, für die die nötigen Inputdaten zur Verfügung standen. Die Bodenfeuchtigkeit nimmt in der Regel mit der Bodentiefe zu, was sich auch in der Grössenordnung der beiden Datensätze widerspiegelt (Abbildung 9).

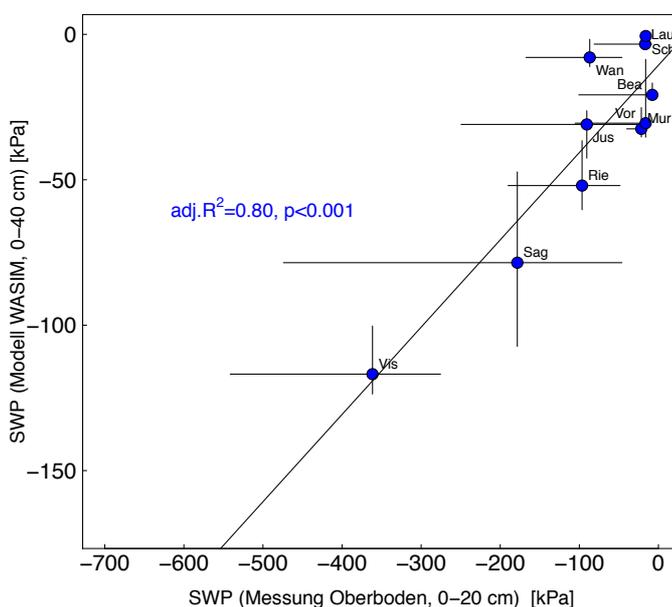


Abbildung 10. Lineare Regression der beiden Bodenwasserpotential-Datensätze über die Wachstumsperiode: gemessenes Bodenwasserpotential im Oberboden (0–20 cm) und modelliertes Bodenwasserpotential bis in eine Bodentiefe von 40 cm mit dem Modell WASIM.

Eine lineare Regression mit den beiden Datensätzen zeigt, dass die gemessenen Oberbodendaten sehr eng mit den modellierten WASIM-Daten korrelieren (Abbildung 10).

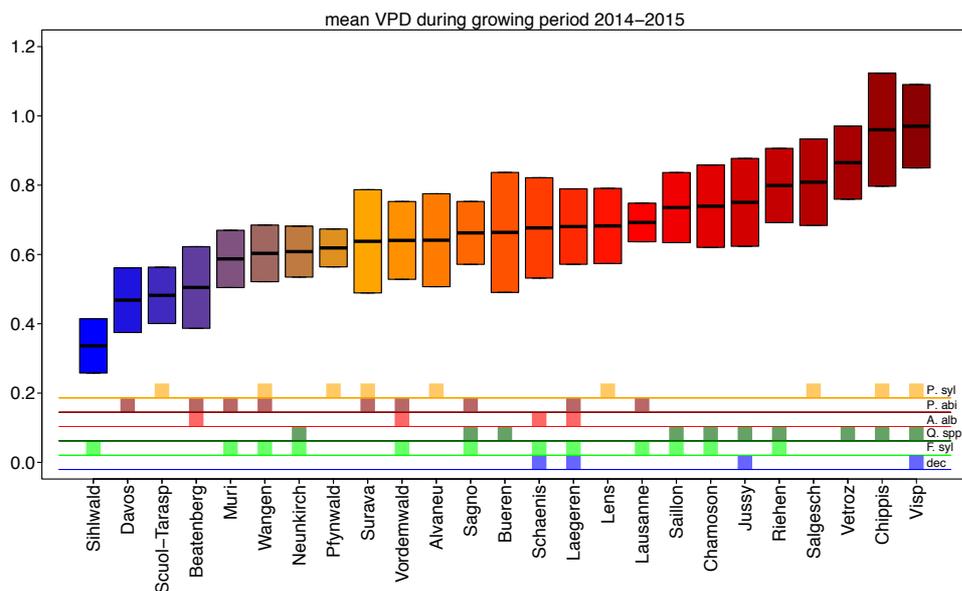


Abbildung 11. Durchschnittliches Dampfdruckdefizit (VPD) der TreeNet-Standorte während der Wachstumsperiode der Jahre 2014 und 2015 (in kPa). Für Details siehe **Abbildung 7**. (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubbölzer = dec)

Das **Dampfdruckdefizit** (VPD) ist ein Mass für die Trockenheit der Luft. Verwendet wurden die Luft-Temperatur und -Feuchte-Daten gemessen ausserhalb oder oberhalb des jeweiligen Bestandes. Die Daten in der **Abbildung 11** zeigen den Mittelwert 2014/2015 jedes Standorts während der Wachstumsperiode (Box 3). Je grösser das VPD ist, desto trockener ist die Luft. Ein hohes VPD verursacht das Schliessen der Stomata (Oren et al., 1999; Zweifel et al., 2007), was letztlich die Kohlenstoffaufnahme für die Photosynthese stoppt.

3.2 Temperaturgradienten

Die Temperatur eines Standorts ist stark mit der Höhenlage korreliert. Generell gilt, je höher der Standort, desto niedriger ist die durchschnittliche Temperatur. Die Darstellung der beiden Verteilungen von TreeNet-Standorten entlang der beiden Gradienten (**Abbildung 12** und **13**) zeigt erwartungsgemäss auch graduelle Unterschiede in der Reihenfolge der Standorte.

Interessant ist auch der Vergleich des Temperatur- mit den Trockenheits-Gradienten. Riehen, um nur ein Beispiel herauszugreifen, gehört zu den wärmsten Standorten während der Wachstumsperiode, bewegt sich aber auf den Trockenheitsskalen (**Abbildung 7-9, 11**) von sehr trocken bis kaum trockengestresst beim Baumwasserdefizit (siehe Kapitel 6.1). Weitere Details zum Zusammenhang zwischen Temperatur und Trockenheit finden sich im Kapitel 4.4.

Neben den Fichtenstandorten (Höhenlagen ≥ 1000 m ü.M. und Tieflagen <1000 m ü.M., **Abbildung 13**) wurden auch die Buchenstandorte für die folgenden Analysen in zwei Gruppen unterteilt. Mittels einer Hauptkomponentenanalyse (**Abbildung 14**) wurden zwei Subgruppen von Buchen gebildet, eine mit den eher feuchten Standorten und eine mit den eher trockenen Standorten.

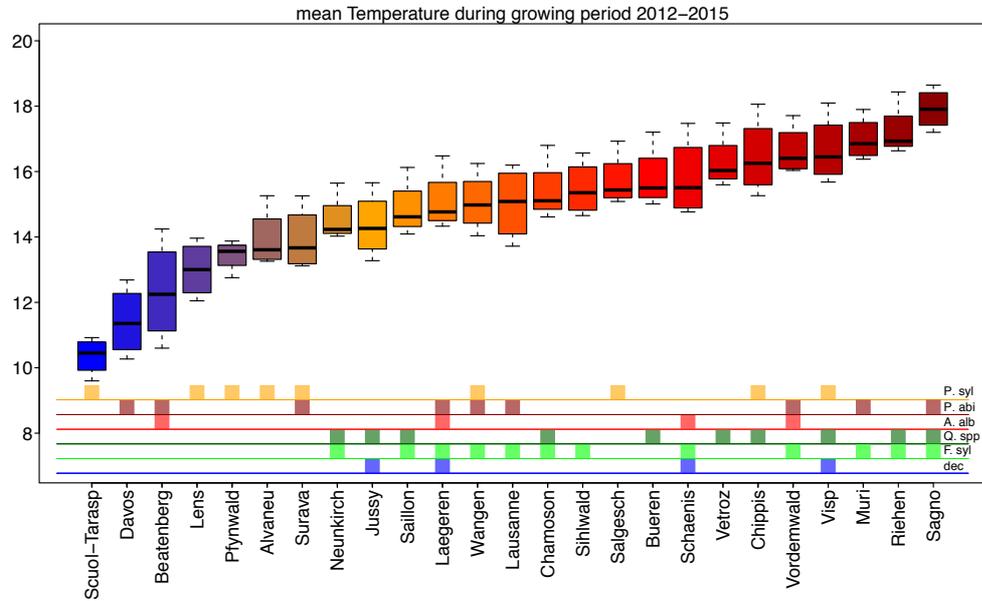


Abbildung 12. Durchschnittliche Lufttemperatur (in °C) während der Wachstumsperiode an den TreeNet-Standorten in den Jahren 2012 bis 2015. Für Details siehe Abbildung 7. (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubhölzer = *dec*).

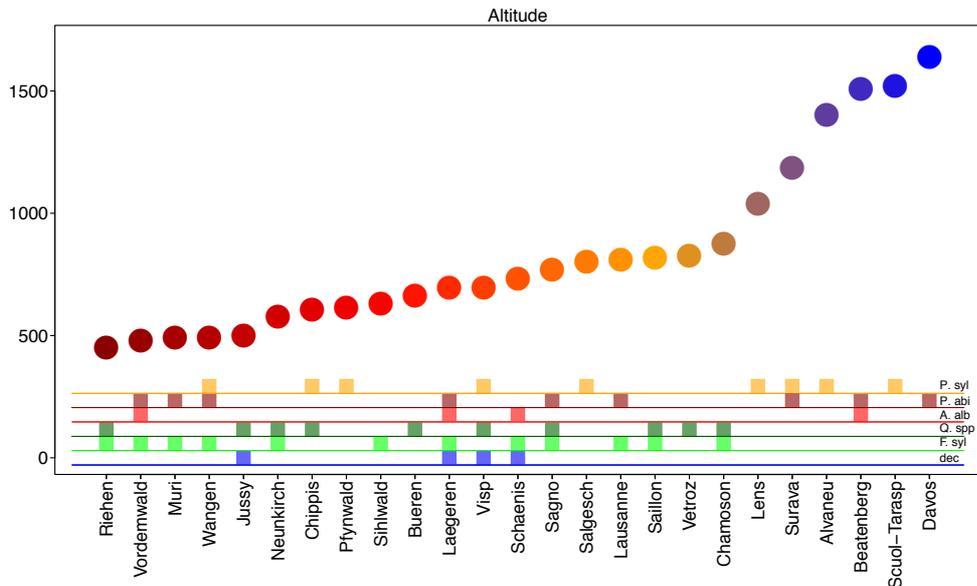


Abbildung 13. Höhenlage (in m ü.M.) der TreeNet-Standorte. Grundlage für die Subgruppen von Fichten in Höhen- (Davos, Beatenberg, Surava; > 1000 m ü. M.) und Tieflagen (restliche Fichtenstandorte). Für Details siehe Abbildung 7. (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubhölzer = *dec*).

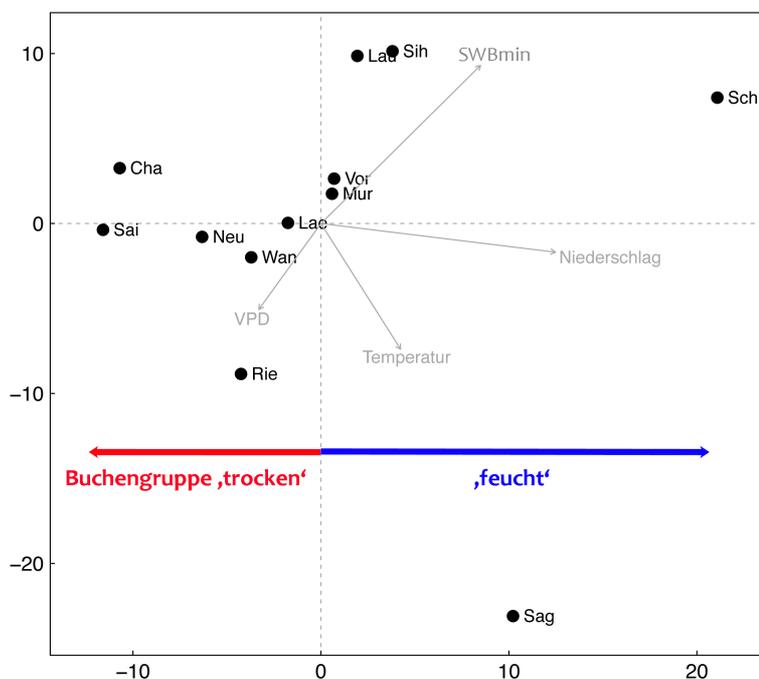


Abbildung 14. Hauptkomponentenanalyse der Buchenstandorte zur Unterteilung in die Gruppen ‘trocken’ (Chamoson, Saillon, Neunkirch, Riehen, Wangen, Laegeren) und ‘feucht’ (Muri, Vordemwald, Lausanne, Sihlwald, Sagno und Schänis). VPD = Wasserdampfdruckdefizit der Luft, SWBmin = minimale standörtliche Wasserbilanz.

3.3 Stickstoffdeposition

Der Stickstoff-Depositions-Gradient (gesamter Eintrag aus trockener und feuchter Deposition) charakterisiert die Belastung eines Standorts mit anthropogenen Stickstoffeinträgen. Interessant ist dieser Gradient, weil der Düngungseffekt auf das Baumwachstum ins Negative drehen kann, wenn die Standorte zu viel Stickstoff erhalten (Aber et al., 1998; Bobbink et al., 2015; Braun et al., 2017; Hettelingh et al., 2015). Die höchsten Stickstoffeinträge gibt es auf Standorten im Mittelland, sowie im Tessin. Höhere Lagen und Standorte im Wallis haben deutlich geringere Stickstoffeinträge (Abbildung 15).

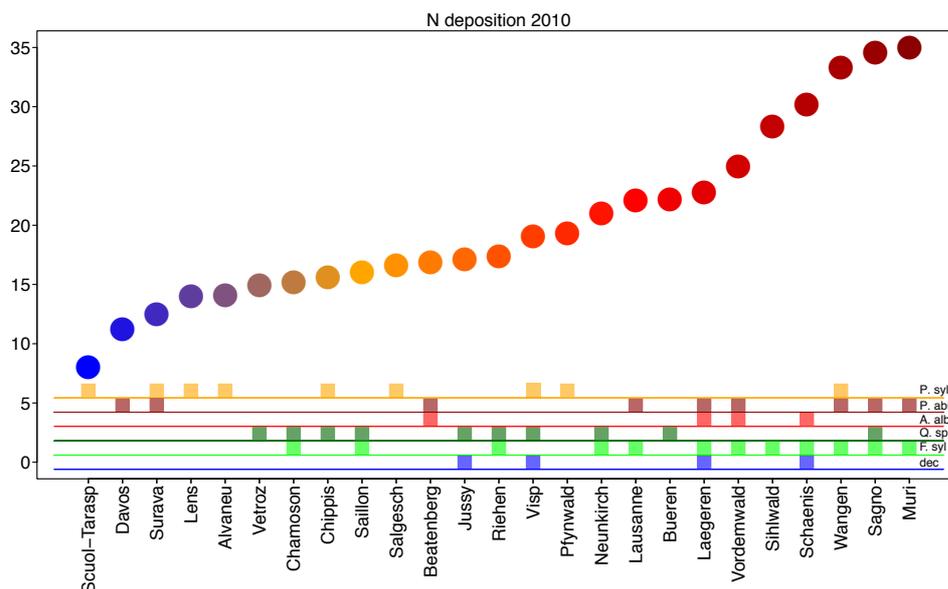


Abbildung 15. Durchschnittlicher jährlicher Stickstoffeintrag (in kg N ha⁻¹ J⁻¹) an den TreeNet-Standorten im Jahr 2010. Datenquelle: Meteotest. (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb.*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubbölzer = *dec*).

3.4 Ozon

Bodennahes Ozon entsteht bei intensiver Sonneneinstrahlung aus Stickoxiden und flüchtigen organischen Verbindungen (Volatile Organic Compounds, VOC). Ozon ist bekannt als potentieller Schadstoff für den Photosyntheseapparat von Pflanzen. Die jährliche Ozonaufnahme durch die Bäume wurde mit dem Flux-Modell DO3SE (Bueker et al., 2012; Emberson et al., 2000) für ländliche Ozonmessstationen in der Schweiz berechnet und anschliessend kartiert (Braun et al., 2014). Sagno, der Standort im Tessin, hat mit Abstand die höchste Ozonbelastung aller TreeNet-Standorte (Abbildung 16).

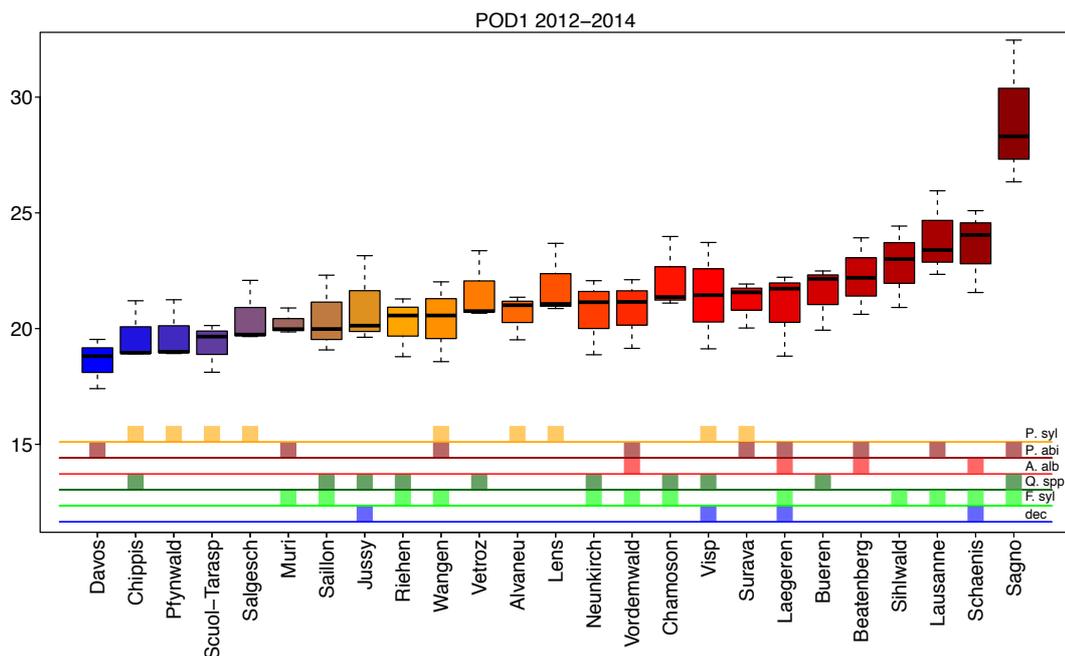


Abbildung 16. Durchschnittliche jährliche Ozondosen (phytotoxische Ozondosen POD in mmol m⁻² mit Schwellenwert 1, Mittelwerte für Buche und Fichte) an den TreeNet-Standorten in den Jahren 2012 bis 2014. Datenquelle: Meteotest. (Waldföhre = *P. syl*, Fichte = *P. abi*, Tanne = *A. alb*, Eichen = *Q. spp*, Buche = *F. syl*, übrige Laubbölzer = *dec*).

4 Wachstumsmuster (2011–2015)

Das radiale Stammwachstum von Bäumen kann auf verschiedene Arten quantifiziert werden (Box 4). Dieser Bericht verwendet die beiden Grössen Basalflächenzuwachs (BFZ, mm^2) und relatives Wachstum (RW, %). Für das relative Wachstum wurde der BFZ mit dem Stammdurchmesser auf Brusthöhe normiert. Die erste Grösse spiegelt den absolut gemessenen Zuwachs wider, während RW die relativen Veränderungen im Zuwachs, unabhängig von der Stammdicke der gemessenen Bäume, wiedergibt. Diese beiden Wachstumsmasse sind allen folgenden Analysen zu Grunde gelegt und berücksichtigen immer nur die radiale Ausdehnung der Stämme (primäres Wachstum), nicht aber das sekundäre Dickenwachstum, bei dem zwar weiterer Kohlenstoff im Holz eingelagert wird, dies aber nicht in der Stammdicke sichtbar wird (Cuny et al., 2015).

Unterschieden wird im Folgenden zudem zwischen jährlichem, täglichem und stündlichem Wachstum. Jährliches Wachstum beinhaltet in der Regel Phasen mit und ohne Wachstum während der Wachstumsperiode. Auch das tägliche Wachstum mittelt häufig Phasen von Zellteilung und Zellstreckung in der Nacht und Wachstumspausen während des Tages (Abbildung 6, siehe auch Kapitel 5.3). Im Gegensatz dazu sind Wachstumsdaten auf stündlicher Basis sehr viel präziser mit den aktuellen Bedingungen zu beschreiben, da bei dieser Auflösung tägliche Wachstums- von Nicht-Wachstums-Phasen unterschieden werden.

Eine der Fragen dieses Berichts (Box 1) ist, wie weit das Wachstum mit den aktuellen Bedingungen in Luft und Boden erklärt werden kann und ob der Erklärungsgrad mit präziserem Eingrenzen der eigentlichen Wachstumsphasen höher wird (Antworten dazu im Kapitel 5). Bekannt ist, dass das Stammwachstum, neben den aktuellen Umwelteinflüssen, stark durch Bedingungen des Vorjahres (oder der Vorjahre) determiniert wird (Anderegg et al., 2015; Haeni et al., 2017; Ogle et al., 2015; Zielis et al., 2013). Man geht davon aus, dass jährliches Wachstum von Baumarten in unseren Breiten nur etwa zur Hälfte mit den (klimatischen) Bedingungen des laufenden Jahres (Ogle et al., 2015) erklärt werden kann. Die andere Hälfte wird durch Bedingungen aus den Vorjahren determiniert. Dieser Vergangenheitseffekt beinhaltet interne (Kohlenstoff-) Speicher (Monson et al., 2006), die ein Baum während der vergangenen Jahre auffüllen konnte oder aber eben leerte, die Bildung der Knospen im Vorjahr (Basler und Korner, 2014), oder auch mehrjährige Baumstrukturen, wie wasserleitendes Gewebe (Splintholz) das über mehrere Jahre aufgebaut wurde und die Basis für die ökophysiologische Effizienz eines Baumes bildet (Sterck und Schieving, 2011; Sturm et al., 1998). Zu dieser artspezifischen Effizienz gehören z.B. auch mehrjährige Nadeln, die je nach Bedingungen in der Vergangenheit in grosser oder kleiner Zahl vorliegen und die zusammen mit neu gebildeten Nadeln über die Kohlenstoffaufnahme-Kapazität entscheiden (Dobbertin et al., 2010). Bei der Buche, als weiterem Beispiel, ist der Fruchtbehang des laufenden Jahres ein wichtiger wachstumsbestimmender Faktor, der von den Witterungsbedingungen der letzten vier Vorjahre abhängt (Braun et al., 2017). Alle diese Vorjahresfaktoren zusammen bilden eine Art Wachstumspotential für das laufende Jahr (Zweifel et al., 2006), das wiederum durch gute oder schlechte Bedingungen ausgeschöpft wird oder eben auch nicht (Anderegg et al., 2015; Ogle et al., 2015).

Box 4. Wachstum ist nicht gleich Wachstum

Diese Arbeit unterscheidet zwischen **absolutem Basalflächenzuwachs (BFZ in mm^2)** und **relativem Wachstum (RW in %)** normiert mit dem Stammdurchmesser.

Das BFZ repräsentiert den gemessenen Holzzuwachs in absoluten Zahlen. Eine bestimmte Jahrringbreite bedeutet bei einem grossen Baum mit einem grossen Stammdurchmesser ein grosses BFZ, bei einem kleinen Baum mit kleinem Durchmesser aber ein viel kleineres BFZ.

Das RW normiert den BFZ mit dem Stammdurchmesser, daher werden die Messungen an kleinen Bäumen stärker gegenüber den grossen gewichtet.

Je nach Fragestellung ist das eine oder das andere Mass von grösserer Relevanz.

Wichtig ist auch zwischen **Wachstumsraten über verschieden lange Perioden** zu differenzieren, weil Wachstum ein diskontinuierlicher Prozess ist, der bei schlechten Bedingungen (z.B. Trockenheit) auch mal ganz aussetzt. Das **Jahreswachstum** findet in der Wachstumsperiode statt (Definition siehe Box 3) und die dazugehörigen Bedingungen integrieren folglich über einen Zeitraum, der aus **Phasen mit und ohne Wachstum** innerhalb der Wachstumsperiode besteht.

Im Gegensatz dazu repräsentiert das **Wachstum über eine Stunde** sehr viel präziser eine eigentliche Wachstumsphase. Werden nun Jahres- und Stunden-Zuwächse zu den jeweiligen klimatischen Bedingungen korreliert, ergeben sich daraus logischerweise auch unterschiedliche Resultate.

In diesem Bericht folgen wir der Frage, inwiefern das Wachstum aus den herrschenden Bedingungen erklärt werden kann. Sogenannte ökologische Memory-Effekte (Zielis et al., 2014) werden nicht analysiert.

4.1 Art- und Standort-spezifische Wachstumsperioden

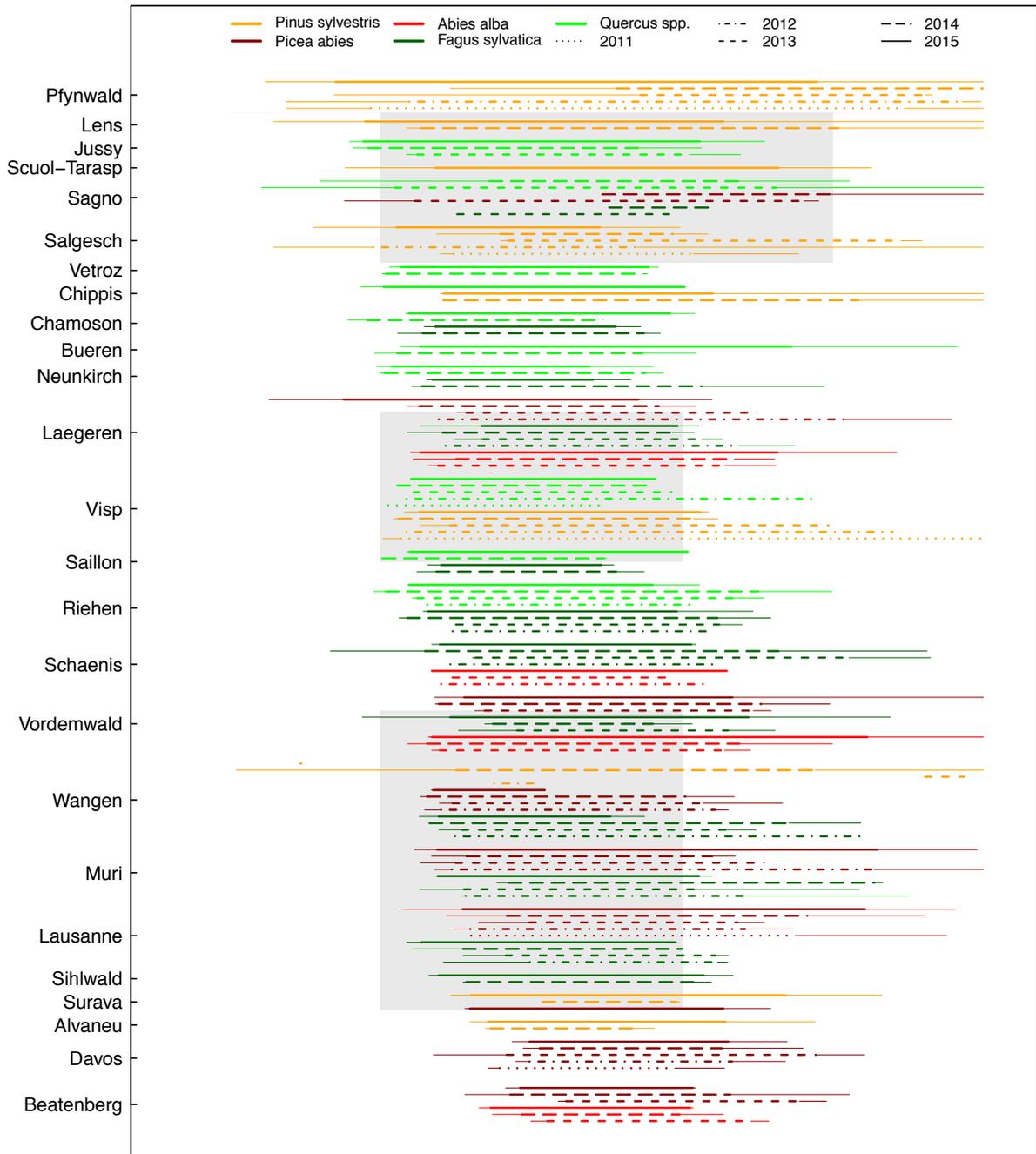


Abbildung 17. Wachstumsperioden pro Standort (y-Achse), Baumart (farb-kodiert) und Jahr (Linientyp) an den untersuchten TreeNet-Standorten. Die Standorte sind nach dem Beginn der Wachstumsperiode geordnet. Wachstumsstart und Wachstumsende einzelner Baumarten wurden durch den mittleren Start- (resp. End-) Zeitpunkt der einzelnen Bäume pro Baumart bestimmt. Dabei wurden, um allfälligen Messungenauigkeiten kein Gewicht zu geben, die ersten und letzten 5% der Periode abgeschnitten. Die graue Fläche repräsentiert die durchschnittliche Wachstumsperiode aller Baumarten an einem Standort (Start und Endpunkt definieren sich als Mittelwert aller Arten \pm eine Standardabweichung).

Der Wachstumsstart, das Wachstumsende, sowie die Wachstumsperiodenlänge der untersuchten Baumarten sind abhängig vom Standort und der Baumart (Box 5). Generell gilt, je höher (ANOVA mit Meereshöhe: pro 100m -2 Tage, $p=0,01$) und feuchter (ANOVA mit standörtlicher Wasserbilanz: pro 100 mm +3,8 Tage, $p=0,005$) der Standort ist, desto später beginnt das Wachstum. Die frühesten Wachstumsstarts wurden für die warmen Standorte im Wallis gefunden (Abbildung 12 und 17), die spätesten für die höchst gelegenen Standorte Beatenberg, Davos und Alvaneu. Föhren in Alvaneu oder im benachbarten Surava hatten einen ähnlich verzögerten Wachstumsbeginn gegenüber ihren tiefer gelegenen Artgenossen im Wallis, wie z.B. Fichten an höher gelegenen Standorten gegenüber den tiefer gelegenen (Abbildung 17). Der Unterschied im Wachstumsstart kann je nach Standort fast 2 Monate betragen (Abbildung 18).

Die längsten Wachstumsperioden zeigte die Föhre, speziell an schlecht wüchsigen Standorten wie dem Pfynwald oder in Salgesch. An diesen Standorten war das Wachstum sehr klein oder bei einzelnen Bäumen und Jahren gar nicht existent. Wenn solche Bäume dann günstige Wachstumsbedingungen vorfanden (in Bezug auf Temperatur und Wasserverfügbarkeit), wuchsen sie auch ausserhalb der erwarteten Perioden (also z.B. im Herbst oder Winter). Die sich verlierende eindeutige Wachstumsperiode bei Föhre an sehr trockenen Standorten könnte eine Anpassung an sehr trockene Bedingungen sein. Das Phänomen muss aber noch weiter untersucht werden, da Artefakte durch das sehr kleine Wachstum zum jetzigen Zeitpunkt nicht ausgeschlossen werden können.

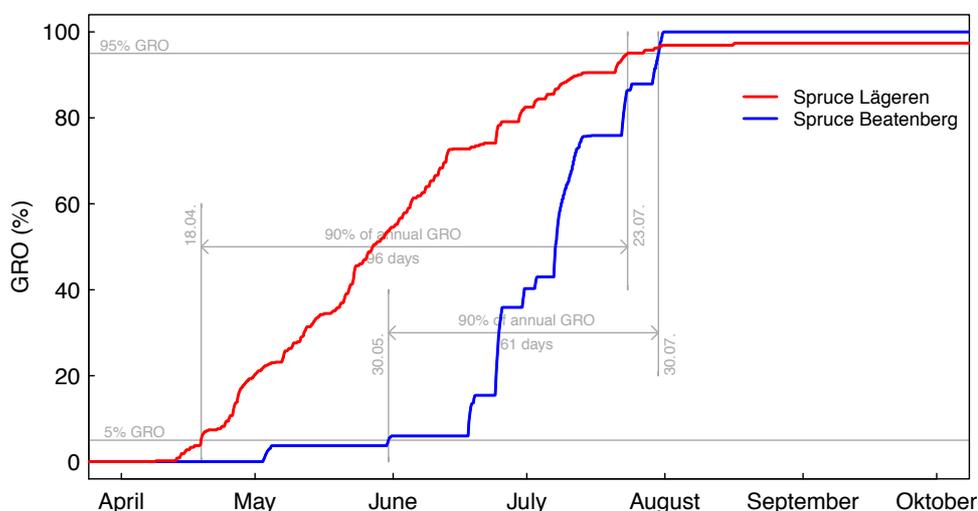


Abbildung 18. Zeitliche Verschiebung der Wachstumsperioden an zwei Fichtenstandorten. Die Fichte an der Lägeren wächst früher und über eine längere Zeitperiode im Vergleich zur höher gelegenen Fichte in Beatenberg (Einzelbaumdaten aus dem Jahr 2014).

Die kürzesten Wachstumsperioden wurden an Standorten im Unterwallis gefunden (Eiche, Buche), aber auch in Neunkirch, SH (Eiche, Buche), Alvaneu, GR (Föhre) oder Beatenberg, BE (Fichte, Tanne).

Zu beachten gilt, dass die gemittelten standort-spezifischen Wachstumsperioden (graue Flächen in Abbildung 17) auf den am jeweiligen Standort vorkommenden Baumarten beruhen und deshalb auch bei benachbarten Standorten voneinander verschieden sein können (Box 3). Generell basieren die folgenden Analysen auf diesen Wachstumsperioden und definieren damit auch die Periode für das für die Analysen verwendete Klima. Das

Box 5. Statistische Erklärungskraft von Standort und Baumart für die Wachstumsperiode

Wachstumsperiode	ANOVA, F-value	
	Standort	Art
Start	5.710***	2.92*
Ende	6.418***	2.69*
Länge	5.330***	0.03

Signifikanz: * $P<0,05$, ** $P<0,01$, *** $P<0,001$

bedeutet, dass die auf diesen Wachstumsperioden beruhenden meteorologischen Bedingungen in den Abbildungen 7 bis 12 sich u.U. für benachbarte Standorte mehr als erwartet unterscheiden. Oder, dass ein feuchter und eher kühler Standort wie Schänis eine höhere durchschnittliche Temperatur während der Wachstumsperiode aufweist als z.B. der Standort Salgesch, der sich im zentralen Wallis an einer viel wärmeren Lage befindet. Das ist nicht etwa ein Fehler, sondern zeigt, dass Bäume nur unter ganz bestimmten klimatischen Bedingungen wachsen, unabhängig ob der Standort kühl-feucht oder heiss-trocken ist. Im Fall von Salgesch endet das Wachstum in der Regel bereits Ende Juli bevor die höchsten Temperaturen auftreten (Abbildung 17), weil es danach für Wachstum zu trocken ist (Zweifel et al., 2012; Zweifel et al., 2009). In Schänis hingegen, wachsen die Bäume später im Sommer, wenn es durchschnittlich wärmer ist (Abbildung 12), die (Boden-) Feuchtebedingungen an diesem feuchten Standort aber noch nicht limitierend wirken (Abbildung 7). Diese wachstumsperioden-spezifische Analyse der Wachstumsdaten erlaubt einen Vergleich der abiotischen Bedingungen während Wachstumsphasen über das gesamte, sehr heterogene Gebiet von TreeNet, unabhängig von Zeit und Ort.

4.2 Wo wachsen welche Baumarten wie viel?

Das Landesforstinventar (LFI4, WSL Birmensdorf) weist sechs verschiedene Produktionsregionen für die Schweiz aus (Abbildung 3). Die mittleren jährlichen Zuwächse ($\text{m}^3/\text{Jahr}/\text{ha}$) aller im LFI erfassten Baumarten sind in Abbildung 3 mit verschiedenen Hintergrundfarben dargestellt. Der mittlere BFZ (Jahre 2014 und 2015) der TreeNet-Daten ist als Säule, aufgeschlüsselt nach Baumart, darübergelegt. Die räumliche Verteilung des BFZ der TreeNet Standorte deckt sich gut mit den Produktionsregionen des LFI. So wurde das höchste BFZ an den TreeNet Standorten gemessen, die in der LFI Produktionsregion Mittelland mit der schweizweit höchsten Produktivität liegen, das niedrigste BFZ an den TreeNet Standorten der östlichen Zentralalpen mit der tiefsten Produktivität gemäss LFI.

Interessant ist, dass der relative Holzzuwachs, bei dem das Wachstum mit dem Stammquerschnitt normiert wird (Box 4) ein anderes Muster zeigt (Abbildung 19). Das Wallis als unterdurchschnittliche Holzproduktionsregion schneidet bei den relativen Zuwächsen RW (in % der Basalfläche) der beiden Jahre 2014 und 2015 sehr viel besser ab, als man auf Grund der BFZ erwarten würde. Mit anderen Worten, die relativ kleinen Bäume im Wallis haben relativ zu ihrer Grösse z.T. ähnlich viel oder gar mehr zugelegt, als ihre Artgenossen im Mittelland (Abbildung 19). Das mag unter anderem den beiden speziellen Jahren 2014 und 2015 zuzurechnen sein und ist ein Indiz dafür, dass die Bedingungen in diesen beiden Jahren im Wallis überdurchschnittlich gut waren. Das Jahr 2014 war schweizweit relativ kühl und feucht, was im trockenen Wallis zu gutem Wachstum führte. Der heisse und trockene Sommer 2015 war hingegen im Wallis vergleichbar moderat trocken, was den Bäumen dort relativ zu ihren Artgenossen auf der Alpennordseite zu einem Vorteil gereicht hat.

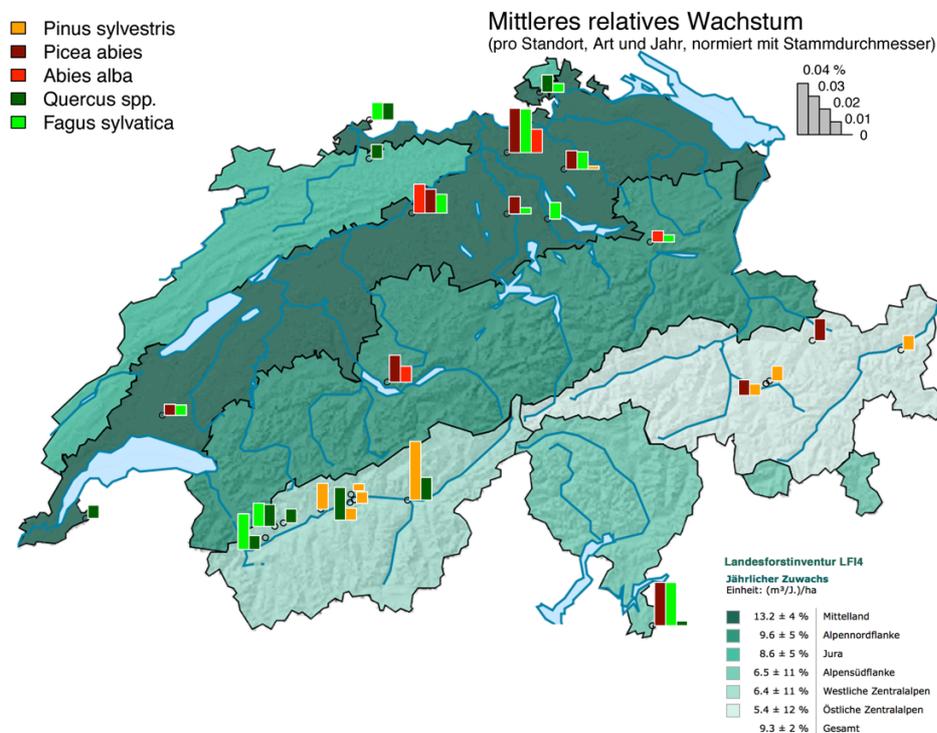


Abbildung 19. Mittlerer relativer Holzzuwachs von 2014 und 2015 (in % der Basalfäche, pro Jahr, Standort und Baumart; farbige Säulen) an den TreeNet-Standorten. Die Hintergrundfarben zeigen das Wachstum der sechs Produktionsregionen gemäss dem Schweizerischen Landesforstinventar (LFI4). Datenquelle: LFI.

4.3 Jährliches Wachstum

Das Jahreswachstum von Einzelbäumen wurde in Abhängigkeit der drei Klimafaktoren minimale standörtliche Wasserbilanz (SWBmin), Temperatur und Dampfdruckdefizit (VPD) während der Wachstumsperiode dargestellt (Abbildung 20). Für alle drei Faktoren zeigen sich Bereiche von optimalen Bedingungen, die zu den grössten jährlichen Zuwächsen führten (Box 6). Diese Bereiche der Wachstumsmaxima sind stark art-spezifisch (Daten von 2011 bis 2015).

Das SWBmin während der Wachstumsphase pro Jahr variiert zwischen -400 (sehr trocken) bis +50 mm (feucht) (Abbildung 20). Die Buche deckt als einzige der untersuchten Baumarten das gesamte von uns gemessene Spektrum an SWBmin von sehr trocken bis sehr feucht ab. Sie zeigt auch den weitesten SWBmin-Bereich für optimales Wachstum (Box 6). Die Eiche ist diejenige Baumart in TreeNet, die bei den tiefsten SWBmin noch optimales Wachstum zeigte, gefolgt von Buche und Föhre. Fichte und Tanne wachsen an den Standorten mit der positivsten klimatischen Wasserbilanz.

Die durchschnittliche Temperatur während der Wachstumsperiode über alle Standorte, Arten und Jahre bewegt sich zwischen 5 und 22°C mit v.a. nach unten deutlichen artspezifischen Unterschieden (Abbildung 20 und Box 6). Fichte, Tanne und auch Föhre wachsen optimal bei tieferen mittleren Temperaturen über die Wachstumsperiode als Buche und Eiche. Nach oben haben alle untersuchten Baumarten eine ähnliche Grenze für optimales Wachstum das sich maximal zwischen 17 und 20°C bewegt (Box 6).

Box 6. Abiotische Bedingungen in den Wachstumsperioden, die zu den 50% höchsten jährlichen Wachstumsraten führten.

	SWBmin ¹ [mm]	Temp ¹ [°C]	VPD ¹ [kPa]
Buche	-350 bis -100	13-18	0.3-0.8
Fichte	-112 bis 0	10-17	0.4-0.8
Föhre	-250 bis -100	11-19	0.4 -1.0
Tanne	-200 bis 50	10-20	0.3-0.8
Eiche	-400 bis -200	15-18	0.4-1.0

¹ Minimale standörtliche Wasserbilanz (SWBmin), Temperatur (Temp) und Dampfdruckdefizit (VPD) über die Wachstumsperiode

Das mittlere VPD der Luft in der Wachstumsperiode reicht von 0,2 kPa (feucht) bis 1,3 kPa (trocken) (Abbildung 20). Die artspezifischen Unterschiede zeigen sich beim VPD deutlicher an der oberen als an der unteren Grenze. Das maximale Wachstum lag für alle fünf Baumarten innerhalb eines relativ schmalen Bereichs zwischen 0.3 und 1.0 kPa. Fichte, Tanne und Buche haben ein tendenziell tieferes VPD für maximales Wachstum als Eiche und Föhre (Box 6).

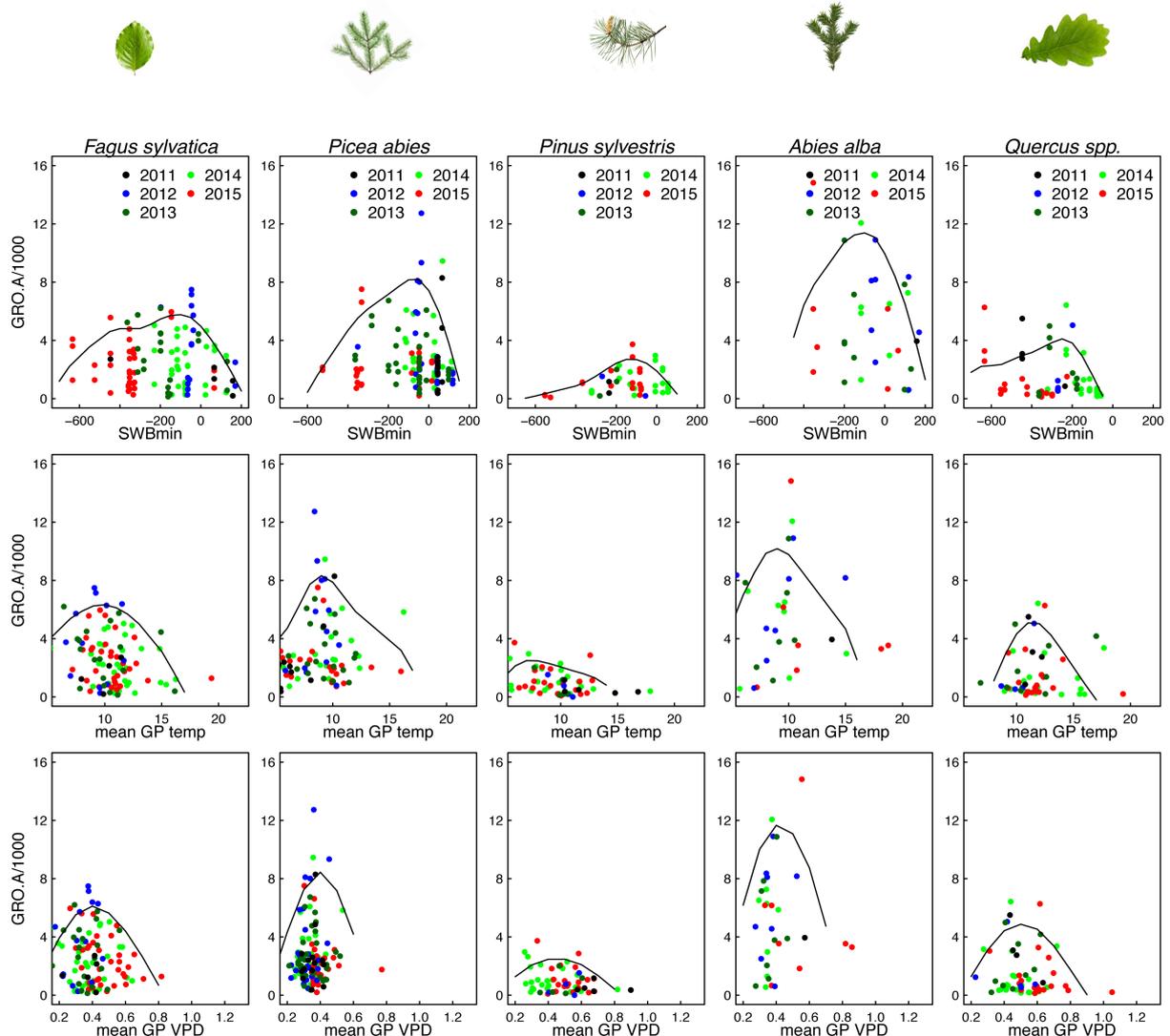


Abbildung 20. Jährliche Basalflächenzunahme (GRO.A/1000) von Buche (*Fagus sylvatica*), Fichte (*Picea abies*), Föhre (*Pinus sylvestris*), Tanne (*Abies alba*) und verschiedenen Eichenarten (*Quercus* spp.) in Bezug zur minimalen standörtlichen Wasserbilanz (SWBmin), der mittleren Temperatur, sowie dem mittleren Dampfdruckdefizit (VPD) über die Wachstumsperiode (GP). Jeder Punkt repräsentiert den jährlichen Zuwachs eines Einzelbaumes pro Jahr. Die Jahre sind farbcodiert. Hüllkurven (in schwarz) verdeutlichen die Bedingungen mit dem höchsten Jahreswachstum über alle Jahre und Standorte (95%-Perzentile).

Artspezifische Unterschiede lassen sich nicht nur für die Mikroklima-Bereiche des maximalen Wachstums finden, sondern auch im Vergleich von einzelnen Jahren. Es gibt Jahre (farbcodiert in der Abbildung 20), die tendenziell unter oder über dem klimatischen Bereich für maximales Wachstum lagen. Die standörtliche Wasserbilanz 2015 war z.B. unter dem optimalen Bereich für die Fichte (zu trocken), während sie für die übrigen Baumarten noch (z.T. knapp) im Bereich für maximales Wachstum lagen. Im Kontrast dazu war das Jahr 2014 feucht und praktisch sämtliche Jahreswachstumspunkte liegen zwar noch im optimalen Bereich aber deutlich in Richtung der feuchten Bedingungen verschoben.

4.4 Artspezifische Klima-Nischen

Den untersuchten Bäumen konnten auf Grund der gemessenen klimatischen Faktoren während der Wachstumsperiode artspezifische Nischen zugeordnet werden. Diese Nischen sind ähnlich der Idee von Ökogrammen aus der Literatur, die sich auf jährliche Mittelwerte der Umgebungsbedingungen beziehen (z.B. Weber et al., 2015).

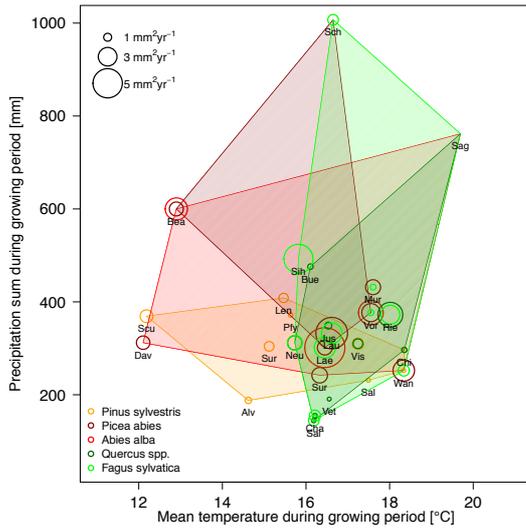


Abbildung 21. Mittlerer Basalflächenzuwachs (BFZ, Grösse des Kreissymbols) der fünf Hauptbaumarten in Bezug zu Temperatur und Niederschlag über die Wachstumsperiode. Daten von 2014 und 2015.

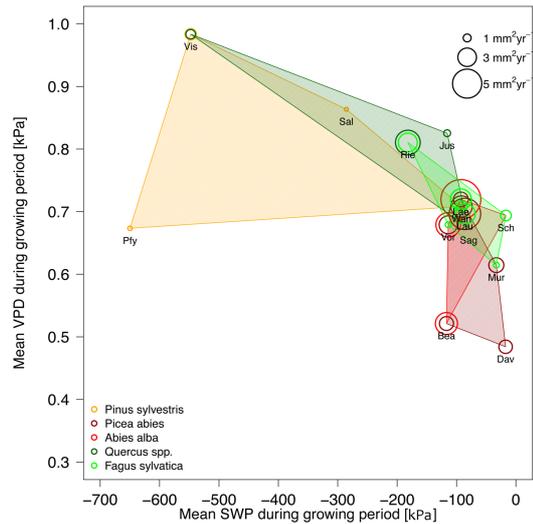


Abbildung 22. Mittlerer BFZ in Bezug zum mittleren Bodenwasserpotential des Oberbodens (SWP) und dem mittleren Dampfdruckdefizit (VPD) über die Wachstumsperiode. Daten von 2014 und 2015.

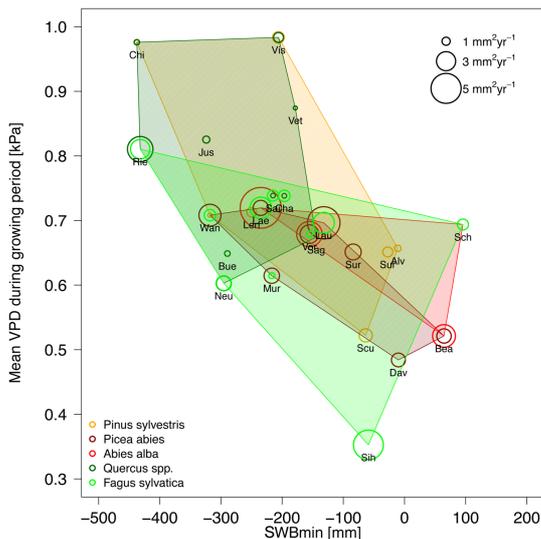


Abbildung 23. Mittlerer BFZ in Bezug zur minimalen standörtliche Wasserbilanz (SWBmin) und dem mittleren Dampfdruckdefizit (VPD) über die Wachstumsperiode. Daten von 2014 und 2015.

Die artspezifischen Nischen in den Abbildungen 21 bis 23 visualisieren nochmals die Resultate aus dem Kapitel 4.3: die Föhre wächst an den trockensten Standorten über den gesamten Temperaturbereich (Abbildung 21), während Eiche und Buche nur an den wärmsten Standorten wachsen, jedoch über einen sehr viel grösseren Bereich von feucht bis trocken. Fichte und Tanne bevorzugen die feuchteren und kühleren

Wasserbilanzgradienten in eine feuchte und eine trockene Gruppe unterteilt (gemäss Hauptkomponentenanalyse in Abbildung 14). Fichten wurden gemäss ihrer Verbreitung in höhere und tiefere Lagen unterteilt (Grenzwert bei 1000 m ü.M.).

Die **Buche** (*Fagus sylvatica*) wuchs im Jahr 2012 eher überdurchschnittlich und im feucht-kühlen Jahr 2014 eher unterdurchschnittlich (Abbildung 25). Unterschiede zwischen der Gruppe an den trockenen und derjenigen an den feuchten Standorten werden in der Box 7 ersichtlich. Ein eher unterdurchschnittliches Wachstumsjahr war auch das Jahr 2011, welches sich durch ein trockenes Frühjahr und eine ausgeprägte Fruchtbildung der Buche (mast fruiting) auszeichnete (Braun et al., 2017; Nussbaumer et al., 2016). Auch das Jahr 2014 war ein Mastjahr der Buche, allerdings etwas weniger ausgeprägt als das Jahr 2011. Da das Jahr 2011 nur mit einem Buchenstandort vertreten war, wurde dieses Jahr nicht mit einer statistischen Signifikanz dargestellt (Box 7). Der sehr heisse Sommer 2015 bewirkte keine signifikante Abweichung vom mittleren Jahreswachstum. Im Gegensatz zu anderen Baumarten wuchs die Buche in diesem Jahr sogar relativ gut (siehe auch Kapitel 7).

Das unterdurchschnittliche Wachstum der Buche im feucht-kühlen Jahr 2014 deutet auf eine gewisse Wärme- und Feuchtigkeitsliebe dieser Art hin. Die Regression der mittleren Temperatur über die Wachstumsperiode mit dem jährlichen Wachstum stützt das Statement zwar nicht (Abbildung 25), der Grund dafür dürfte aber in der (zu langen) Integrationsperiode liegen, in der sich der Zusammenhang zwischen Temperatur und Wachstum während der Wachstumsperiode verändert (siehe Kapitel 5.2) oder aber mit dem Mastjahr 2014. Ebenfalls nicht als Signifikanz aber als Trend erkennbar ist der Zusammenhang zwischen erhöhtem Niederschlag und grösserem Jahreswachstum an den trockeneren Buchenstandorten.

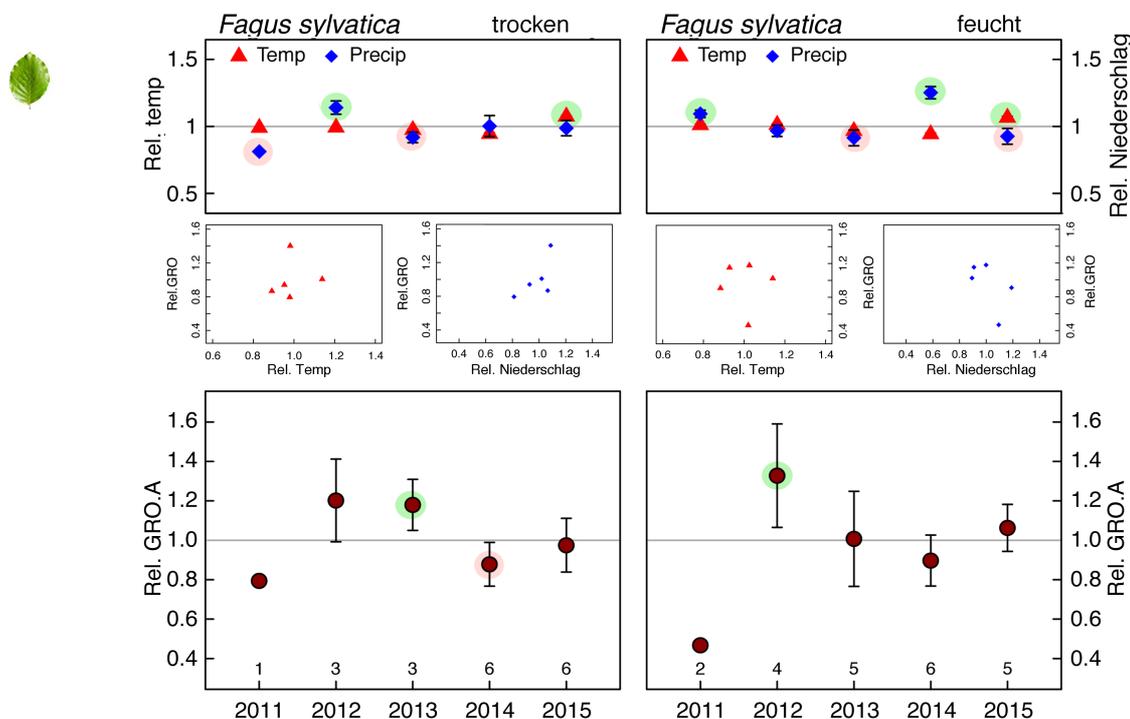


Abbildung 25. Gute und schlechte Wachstumsjahre der Buche (*Fagus sylvatica*). Die Buchenstandorte wurden in eine trockene und eine feuchte Gruppe unterteilt. Zur Unterteilung in die beiden Gruppen wurde eine Hauptkomponentenanalyse verwendet (Abbildung 14). Die y-Skalen wurden normiert auf 1.0 für das mittlere relative Wachstum (Rel.GRO.A), die mittlere Temperatur (Rel. temp) und den mittleren Niederschlag über die Jahre 2012 bis 2015. Werte < 1 deuten auf unterdurchschnittliches Wachstum, resp. Temperatur und Niederschlag, Werte > 1 auf überdurchschnittliches Wachstum hin. Farbig markiert sind die Datenpunkte deren Mittelwert mindestens eine Standardabweichung vom Durchschnitt entfernt liegen (rot = signifikant unterdurchschnittlich, grün = überdurchschnittlich) und mehr als ein Messstandort beinhaltet. Die Zahlen über der x-Achse zeigen die Anzahl Standorte, die in die Analyse einfließen. Die mittleren beiden Grafiken zeigen die Beziehung zwischen Temperatur und Niederschlag und dem Wachstum.

Fichten (*Picea abies*) zeigten klar unterschiedliche Wachstumsmuster für die beiden Gruppen Hoch- (> 1000 m ü.M.) und Tieflage (Abbildung 26). Einzig das feucht-kühle Jahr 2014 führte zu generell höherem Fichtenwachstum (signifikant allerdings nur für die Hochlagen, Box 7). In den Tieflagen wuchs die Fichte v.a. im Jahr 2012 überdurchschnittlich gut. Deutlich unterdurchschnittlich wuchs die Fichte in Tieflagen im heißen Jahr 2015. Der Hitzesommer 2015 hatte aber keinen negativen Effekt auf Fichten in den höheren Lagen, die tendenziell sogar überdurchschnittlich wuchsen. Dafür wuchsen Fichten in den Höhenlagen unterdurchschnittlich im Jahr 2013. Dieses Jahr, respektive dessen Wachstumsperiode, war geprägt durch unterdurchschnittliche Temperaturen und Niederschläge (Abbildung 26).

Die Regressionen zwischen der Temperatur, resp. dem Niederschlag und dem Wachstum waren auch für die Fichte nicht signifikant. Allerdings ist zu erkennen, dass die Tieflagenfichten tendenziell positiv auf mehr Niederschlag und tiefere Temperaturen während der Wachstumsperiode reagieren, während für die Hochlagenfichten kein Trend ersichtlich wird. Das Resultat deckt sich mit Analysen von langjährigen Baumring- und Waldinventur-Daten (Rohner et al., 2016), die einen negativen Zusammenhang zwischen der Temperatur (Monate April bis Juni) und dem Wachstum und einen positiven Zusammenhang zwischen dem Niederschlag und dem Wachstum von Tiefland-Fichten zeigen.

Box 7. Gute und schlechte Wachstumsjahre

Gute Wachstumsjahre sind mit grünen, schlechte Wachstumsjahre mit roten Feldern markiert. Die intensiv gefärbten Felder indizieren eine statistische Signifikanz¹, schwach gefärbte Felder einen nicht signifikanten Trend. Nicht markierte Felder liegen im Durchschnitt der fünf Jahre.

	2011	2012	2013	2014	2015
Buche trocken	Red	Green	Green	Red	Grey
Buche feucht	Red	Green	Blue	Red	Green
Fichte hoch	Grey	Grey	Red	Green	Green
Fichte tief	Red	Green	Grey	Green	Red
Föhre	Grey	Red	Grey	Green	Red
Tanne	Green	Green	Red	Red	Red
Eiche	Red	Green	Grey	Grey	Grey

¹ Jahreswachstum mehr als eine Standardabweichung über oder unter dem Mittelwert

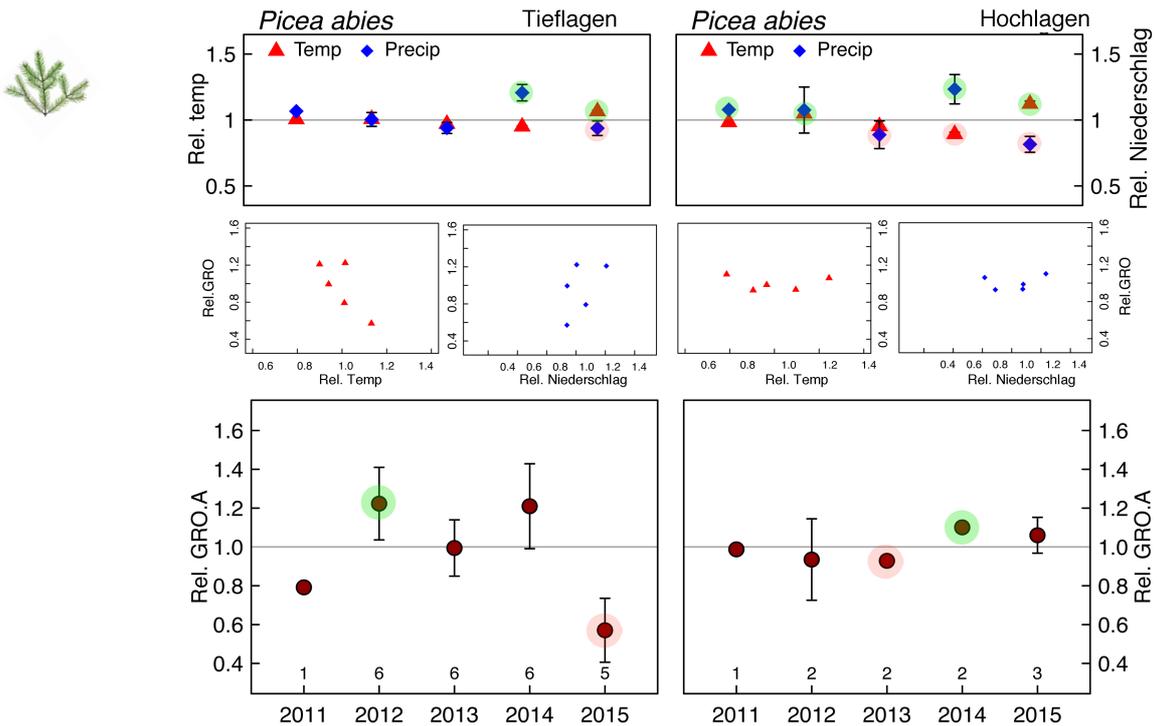


Abbildung 26. Gute und schlechte Wachstumsjahre der Fichte (*Picea abies*). Die Fichtenstandorte wurden in höhere und tiefere Lagen unterteilt (Grenzwert: 1000 m ü.M., siehe Abbildung 13). Für Details siehe Abbildung 25.

Föhren (*Pinus sylvestris*) zeigten sehr heterogene Wachstumsreaktionen mit grosser Streuung innerhalb der einzelnen Jahre (Abbildung 27). Tendenziell war das Föhren-Wachstum in den Jahren 2012 und 2015 unterdurchschnittlich und im Jahr 2014 überdurchschnittlich. Keines dieser Jahre erreichte allerdings eine signifikante Abweichung vom mittleren Wachstum (> 1 Standardabweichung vom Mittelwert, Box 7). Im Gegensatz dazu wichen die Temperatur und der Niederschlag in mehreren Jahren signifikant vom Mittelwert ab. Eine möglicherweise sinnvolle Unter-Gruppierung der Daten, wie für Buche und Fichte gemacht, war für die Föhre auf Grund der Datenlage nicht möglich (genügend Standorte erst ab dem Jahr 2014).

Fast genau gegensätzliche Wachstumsmuster zeigten **Eiche** (*Quercus* spp.) und **Tanne** (*Abies alba*) im Verlauf der untersuchten Jahre. Während 2011 und 2012 überdurchschnittliches Wachstum für die Tanne brachte, waren diese beiden Jahre schlechte Wachstumsjahre für die Eichenarten (Abbildung 28). Für gewisse Jahre kann man dies mit den auch recht unterschiedlichen Temperatur- und Niederschlagsdaten begründen (z.B. 2011). Regressionen zwischen Wachstums- und Temperatur- bzw. Niederschlagsdaten waren für beide Baumarten nicht signifikant. Grundsätzlich gilt, wenn die Variabilität gross und der Datensatz klein ist, ist es schwierig, signifikante Zusammenhänge zu finden. Das muss nicht bedeuten, dass es diese Zusammenhänge nicht gibt. Mit steigender Länge der Zeitserien nimmt die Wahrscheinlichkeit aber zu, signifikante Zusammenhänge zu erkennen (falls sie denn existieren).

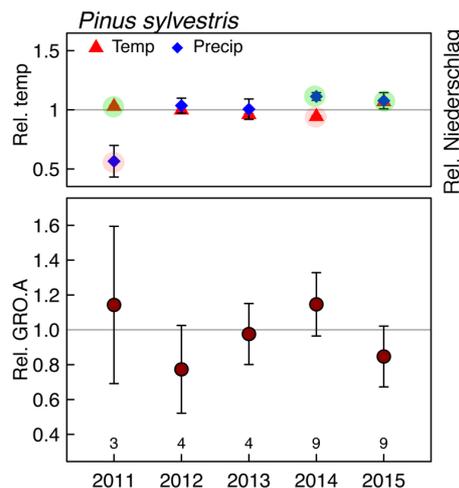


Abbildung 27. Gute und schlechte Wachstumsjahre der Föhre (*Pinus sylvestris*).

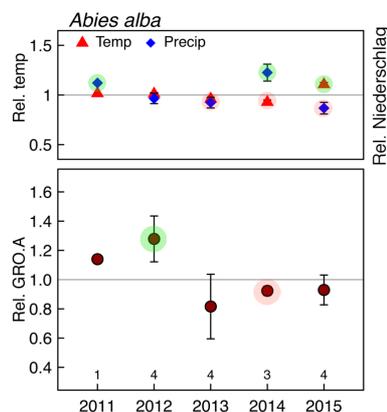
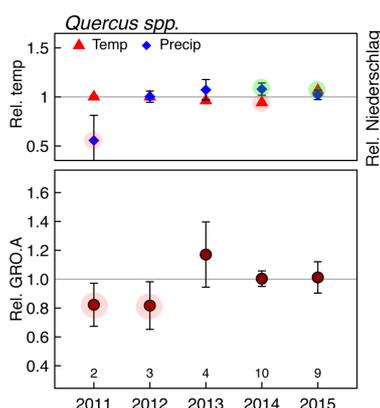


Abbildung 28. Gute und schlechte Wachstumsjahre der Eiche (*Quercus* spp.) und Tanne (*Abies alba*).

5 Baumwachstum und ihre Treiber

Radiales Stammwachstum konnte mit unseren Messungen und Ansätzen bis auf stündliche Intervalle aufgelöst werden (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016). Damit können wir (wohl wissenschaftlich erstmals) den Einfluss der unmittelbaren Bedingungen (stündliche Auflösung) auf das Wachstum untersuchen und der Frage nachgehen, ob sich der Erklärungsgrad der klimatischen Faktoren in Luft und Boden für das Baumwachstum erhöht, wenn die Phasen mit Wachstum präziser definiert werden können. Bewusst nicht im Fokus dieser Analysen sind Effekte, die sich zeitlich verzögert auf das Wachstum auswirken (Ogle et al., 2015). Die folgenden Resultate von univariaten Analysen zeigen, welche meteorologischen Bedingungen herrschten während die Bäume (i) am meisten wuchsen (prozentuales jährliches Wachstum pro z.B. Temperaturklasse, Abbildung 29, dunkelgrüne Symbole), und (ii) die grössten stündlichen Wachstumsraten pro z.B. Temperaturklasse zeigten (Abbildung 29, hellgrüne Symbole).

Wir interpretieren die Bedingungen mit dem grössten prozentualen Anteil am Jahreswachstum als die herrschenden Bedingungen vor Ort, während die grössten Wachstumsraten als optimale Wachstumsbedingungen einer Art angesehen werden. Wie in den folgenden Abbildungen ersichtlich wird, decken sich die beiden Häufigkeitsverteilungen nur zum Teil. Wir interpretieren das wie folgt: Je grösser die Differenz zwischen den beiden Häufigkeitsverteilungen ist, desto weiter entfernt von ihren optimalen Bedingungen wächst eine Art auf den hier untersuchten Standorten.

Mit diesem Ansatz gingen wir der Frage nach, ob die herrschenden Bedingungen nahe des physiologischen Wachstumsmaximums lagen oder ob sie eindeutig davon abwichen. Basierend auf diesen Analysen zogen wir Schlüsse, inwiefern die untersuchten Baumarten plastisch auf Mikroklima-Schwankungen reagierten, ob sie bezüglich eines einzelnen Faktors (z.B. der Temperatur) in gewissen Jahren bereits über oder unter dem Optimum lagen und wo potentielle Wachstumsschwellenwerte erreicht werden könnten.

5.1 Wachstumsverteilung entlang von Klimagradierten in Luft und Boden

Beide Untergruppen der **Buche** (trocken vs. feucht) wuchsen bei 15°C (Abbildung 29), einem VPD von < 0,1

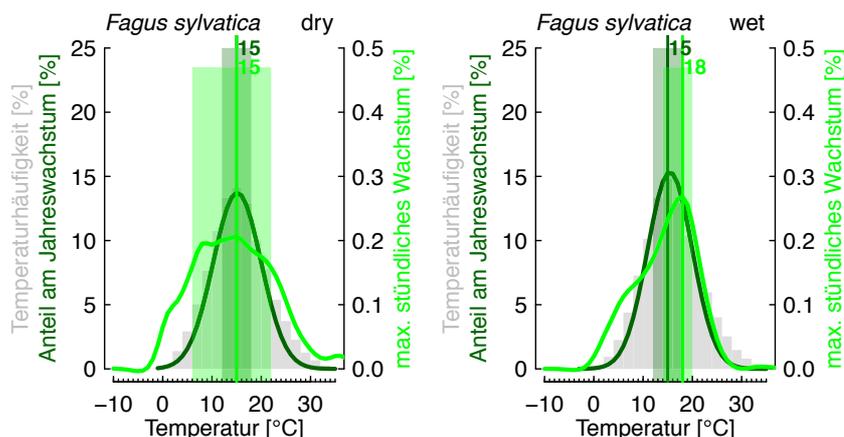


Abbildung 29. Relatives Wachstum von Buche (*Fagus sylvatica*) entlang des gemessenen Temperaturgradienten über die Wachstumsperiode (Stundenwerte). Die Buchen sind gruppiert in trockene und feuchte Standorte (Aufteilung gemäss Hauptkomponentenanalyse in Abbildung 14). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro Temperaturklasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchen Temperaturen die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung der Temperatur während der Wachstumsphasen.

kPa (Abbildung 30) und einem (Ober-)Bodenwasserpotential von -10 kPa (Abbildung 31) am meisten. Die höchsten stündlichen Wachstumsraten erreichten die Buchen an den trockenen Standorten bei 15°C , die Buchen an den feuchten Standorten bei 18°C .

Die Häufigkeitsverteilung des Wachstums (dunkelgrüne Linien) deckt sich für alle drei Klimaparameter recht exakt mit der jeweiligen Häufigkeitsverteilung (graue Flächen) (alle Parameter immer nur für die Wachstumsperiode dargestellt). Dies bestätigt unsere Annahme, dass diese Wachstumsverteilung des häufigsten Wachstums die herrschenden Bedingungen während der Wachstumsperiode repräsentiert und nur bedingt durch Wachstumslimitierungen auf Grund von klimatischen Bedingungen zu Stande kommt.

Der Bereich der höchsten Wachstumsraten pro Temperaturklassen der Buchengruppe an den trockenen Standorten (hellgrün in Abbildung 29) liegt fast exakt zentriert über der Verteilung des häufigsten Wachstums (dunkelgrün in Abbildung 29), umfasst aber einen grösseren Temperaturbereich. Wir interpretieren das so, dass die TreeNet-Buchen an den trockenen Standorten in den untersuchten Jahren genau im Klimabereich der grösstmöglichen Wachstumsraten lagen und damit bezüglich Temperatur optimale Wachstumsbedingungen vorfanden.

Das häufigste Wachstum der Buche an den feuchten Standorten hingegen lag um 2 bis 3°C unterhalb des Temperaturbereichs mit den maximalen Wachstumsraten. Wir interpretieren das so, dass diese Buchen durchaus noch von wärmeren Bedingungen profitieren könnten, wenn die Feuchtigkeitsbedingungen stimmen. Dies deckt sich auch mit dem überraschend guten Wachstum der Buchen im heissen Sommer 2015 in der Schweiz (Kapitel 7), sowie ähnlichen Resultaten dazu aus Bayern (Raspe et al., 2016; Stiegler et al., 2016).

Das Wachstum der Buche ist auf Phasen sehr hoher Luftfeuchte (= tiefes VPD) limitiert und zeigt ein ausgeprägtes Maximum bei $< 0,1$ bis $0,2$ kPa, sowohl für das häufigste Wachstum (dunkelgrüne Linien und Flächen in Abbildung 30) als auch für die Bedingungen mit den grössten Wachstumsraten (hellgrüne Linien und Flächen in Abbildung 30). Tendenziell ist es so, dass die Buchen an den feuchteren Standorten leicht trockenere Luftbedingungen abdecken als die Artgenossen an den trockeneren Standorten.

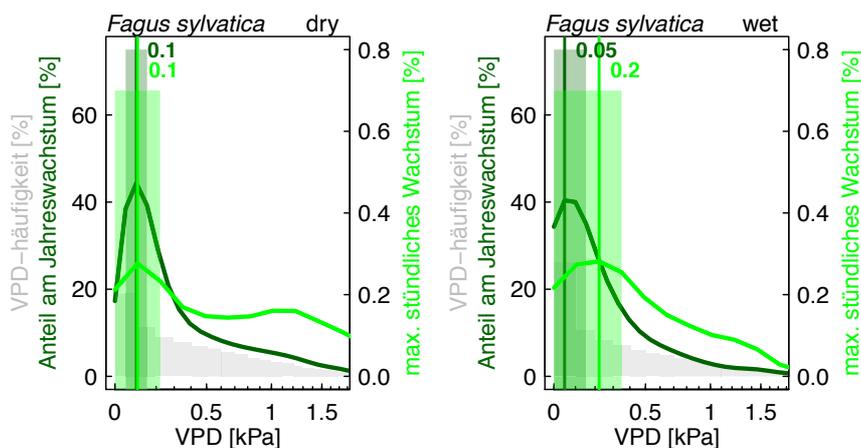


Abbildung 30. Relatives Wachstum von Buche (*Fagus sylvatica*) entlang des gemessenen Dampfdruckdefizit (VPD)-Gradienten über die Wachstumsperiode (Stundenwerte, Gruppe trocken (dry) und feucht (wet)). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro VPD-Klasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchem VPD die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung des VPD während der Wachstumsphasen. Die x-Achse ist logarithmisch dargestellt.

Auch der Boden ist streng wachstumslimitierend und beschränkt das häufigste Wachstum (25%, dunkelgrüne Flächen in Abbildung 31) auf Zeiten, in denen der Oberboden > -20 kPa aufwies. Auf den ersten Blick erstaunlich ist, dass die höchsten Wachstumsraten im Gegensatz zum häufigsten Wachstum bei trockeneren

Bodenwasserbedingungen zu Stande kamen, dies sowohl an den trockeneren als auch an den feuchteren Buchen-Standorten. Wir interpretieren das so, dass die maximalen stündlichen Wachstumsraten dann erreicht werden, wenn der Boden vom Oberboden her abzutrocknen beginnt, die Wasserversorgung aus den tieferen Bodenschichten aber noch optimal ist. Zudem bildet die Eiche ihre gross-lumigen Frühholzzellen sehr früh in der Wachstumsperiode und damit in einem engen Zeitfenster mit eignen Umweltbedingungen. Es ist nicht auszuschliessen, dass die Bildung dieser gross-lumigen Frühholzzellen eine leicht andere Abhängigkeit von Umweltbedingungen hat, als diejenige der später gebildeten Zellen. Generell passen diese Resultate in das Bild der bisher beschriebenen Eigenschaft der Buche, die bezüglich Wachstum sehr wärmetolerant ist, solange die Wasserversorgung aus dem Boden gut ist und die Luft nicht zu stark abtrocknet.

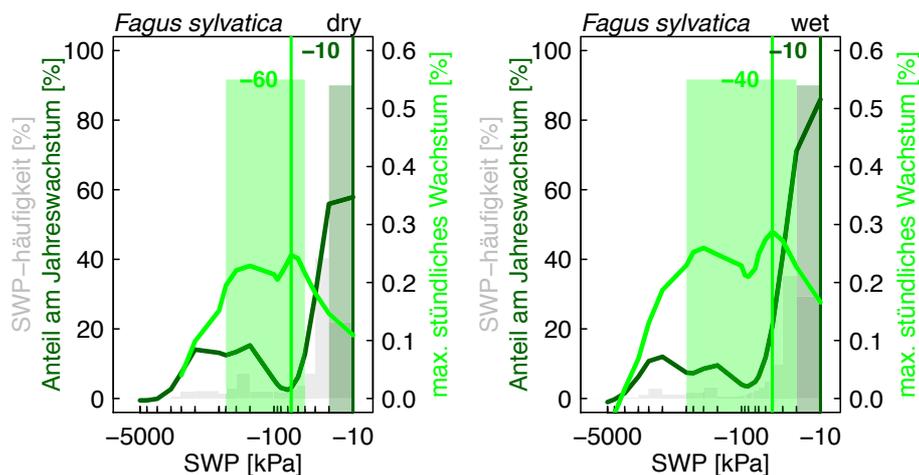


Abbildung 31. Relatives Wachstum von Buche (*Fagus sylvatica*) entlang des gemessenen Bodenwasserpotential (SWP) -Gradienten im Oberboden über die Wachstumsperiode (Stundenwerte, Gruppe trocken [dry] und feucht [wet]). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro Bodenwasserpotentialklasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchem Bodenwasserpotential die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung der Bodenwasserpotentiale während der Wachstumsphasen. Die x-Achse ist logarithmisch dargestellt.

Fichten in Tieflagen wuchsen bei 14°C (Abbildung 32) am meisten, diejenigen in Hochlagen bei 9°C. Auch hier deckt sich die Verteilung des häufigsten Wachstums (Abbildung 32, dunkelgrüne Flächen) weitgehend mit der Verteilung der häufigsten Temperaturen (Abbildung 32, graue Flächen), allerdings mit Abstrichen im oberen Temperaturbereich. Dies interpretieren wir als Hinweis darauf, dass es der Fichte an unseren Standorten oft etwas zu warm war.

Der Bereich der grössten stündlichen Wachstumsraten (Abbildung 32, hellgrüne Flächen) deckt zwar den Bereich des häufigsten Wachstums ab, ist aber deutlich zu kühleren Temperaturen hin verschoben. Die beiden Untergruppen der Fichte zeigen ein sehr ähnliches Verhältnis von grösstem Anteil an Jahreswachstum zu grössten Wachstumsraten, allerdings um ca. 5 bis 6°C verschoben. Erstaunlich ist nicht, dass die höher gelegenen Fichten bei deutlich kühleren Temperaturen wachsen als die tiefergelegenen, sondern die Tatsache, dass beide Gruppen am oberen Temperaturrend angekommen zu sein scheinen. Gemäss der Abbildung 32 scheint die Fichte sowohl in Tief- wie in Hochlagen nur bedingt mit gesteigertem Wachstum auf höhere Temperaturen reagieren zu können. Wir interpretieren das so, dass die Fichte unabhängig vom Standort unter höheren Temperaturen weniger wächst, dass sie aber ein sehr grosses Potential hat, sich mittelfristig an veränderte Temperatur-Bedingungen anzupassen. Aus unseren Daten lässt sich momentan nicht abschätzen, bis zu welchen maximalen Temperaturen die Fichte bezüglich Wachstum plastisch reagieren kann. Im Gegensatz dazu liegt die untere Temperaturgrenze für Wachstum um die Null Grad und zeigt, dass die Fichte bereits bei diesen kühlen Temperaturen höchste Wachstumsraten erreichen kann und somit für kühle

Standorte prädestiniert ist.

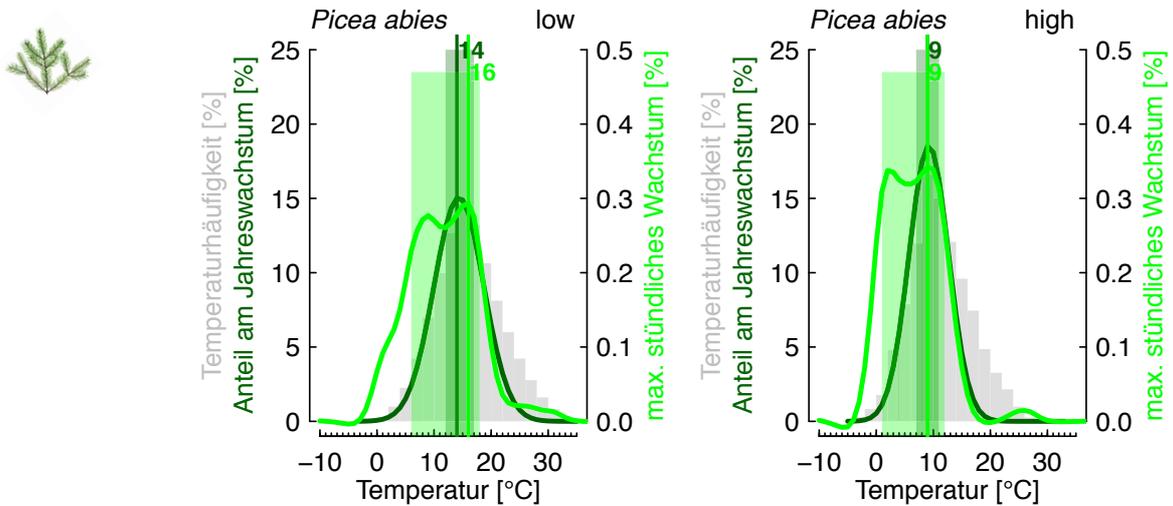


Abbildung 32. Relatives Wachstum von Fichte (*Picea abies*) entlang des gemessenen Temperaturgradienten über die Wachstumsperiode (Stundenwerte). Die Fichten sind gruppiert in höhere und tiefere Lagen (Grenzwert 1000 m ü.M., Abbildung 13). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro Temperaturklasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchen Temperaturen die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung der Temperatur während der Wachstumsphasen.

Im Vergleich zur Buche wuchs die Fichte bei noch feuchterer Luft (häufigstes Wachstum bei VPD = 0.05 kPa, grösste Wachstumsraten bei 0 kPa) (Abbildung 33) und sehr feuchten Bodenbedingungen (Bodenwasser-

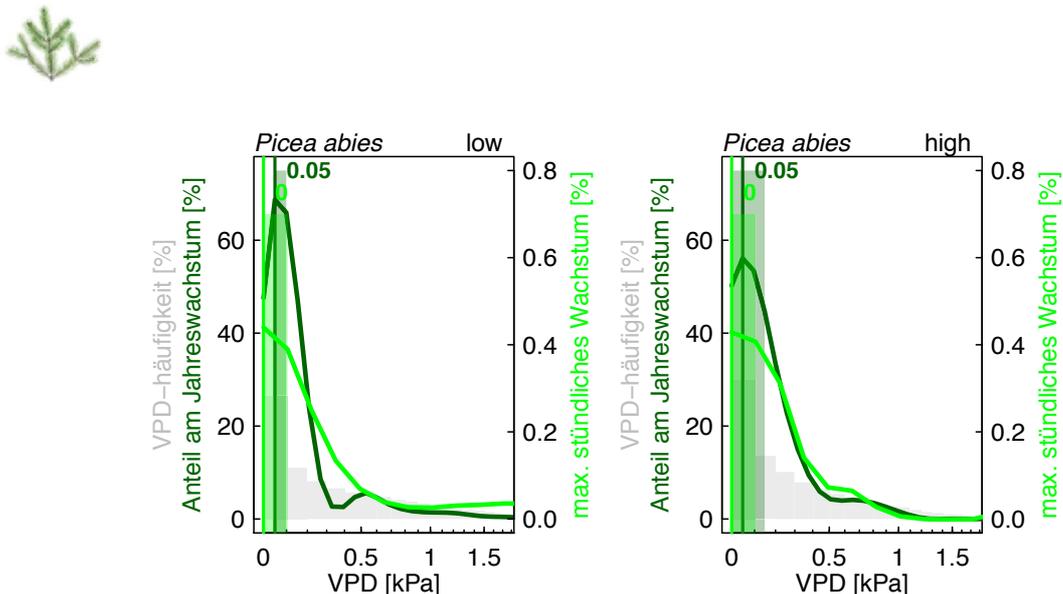


Abbildung 33. Relatives Wachstum von Fichte (*Picea abies*) entlang des gemessenen Dampfdruckdefizit-Gradienten (VPD) über die Wachstumsperiode (Stundenwerte). Die Fichten sind gruppiert in höhere und tiefere Lagen (Grenzwert 1000 m ü.M., Abbildung 13). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro VPD-Klasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchem VPD die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung der VPD während der Wachstumsphasen.

potential = -10 kPa, was der Auflösungsgrenze der Sensorik im feuchten Bereich entspricht) (Abbildung 34). Wie bei der Buche decken die höchsten stündlichen Wachstumsraten (hellgrün) einen grösseren Bereich an Bodenwasserpotentialen ab, als es die Daten zum häufigsten Wachstum (dunkelgrün) tun. Wir interpretieren die Resultate dahingehend, dass das Wachstum schon bei geringstem Abtrocknen der Luft stoppt, während der Oberboden bis zu einem gewissen Mass austrocknen kann, ohne das Wachstum einzuschränken. Allerdings gilt für die Fichte noch mehr als für die Buche, dass das Wachstum normalerweise nur bei feuchte(sten) Bodenbedingungen stattfindet, aber dass wir dennoch Wachstum bei markant trockeneren Oberbodenbedingungen messen konnten (bis -4000 kPa). Einzelne Messfehler können nicht ausgeschlossen werden, die Häufigkeit dieser Wachstumspunkte bei tiefen Wasserpotentialen lässt aber doch auf reale Prozesse schliessen. Ein Erklärungsgrund könnte, wie bei der Buche, ein abtrocknender Oberboden sein, in Kombination mit guter Wasserverfügbarkeit in den unteren Schichten des Wurzelraums. Eine weitere Erklärung wäre aber auch, dass sehr feuchte Bedingungen im Kronenraum herrschen, z.B. bei Nebel oder leichtem Regen nach oder während einer Trockenheit, die den Baum von oben her befeuchtet, der Niederschlag aber nicht für eine Befeuchtung des Wurzelraumes reicht, resp. dass die geringe Regenmenge nicht bis zum Bodenfeuchtesensor in 10 bis 20 cm Tiefe vordringt. Forschungsergebnisse, dass Bäume auch über die Blätter Wasser aufnehmen können, unterstützen diese Argumentation (Burgess und Dawson, 2004).

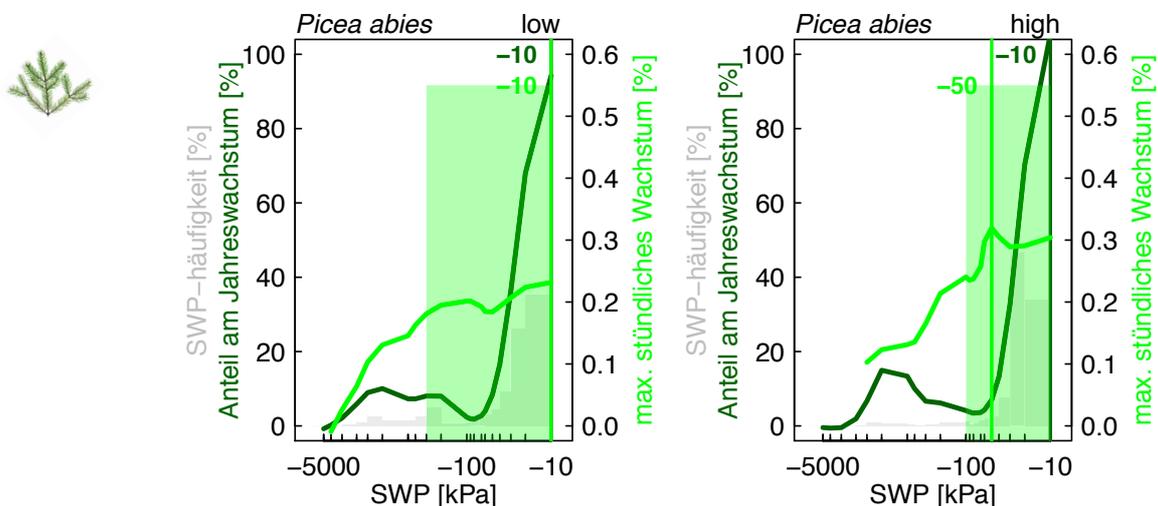


Abbildung 34. Relatives Wachstum von Fichte (*Picea abies*) entlang des gemessenen Oberboden-Wasserpotential (SWP)-Gradienten über die Wachstumsperiode (Stundenwerte). Die Fichten sind gruppiert in höhere und tiefere Lagen (Grenzwert 1000 m ü.M., Abbildung 13). Die dunkelgrünen Linien (Kurve: 90% Perzentile der Verteilung, vertikale Linie: Median der Verteilung) und Flächen (Bereich mit 25% des häufigsten Wachstums) zeigen die Verteilung des häufigsten Wachstums pro SWP-Klasse. Die hellgrünen Linien und Flächen zeigen, bei welchem SWP die Baumart die grössten stündlichen Wachstumsraten (% des Jahreswachstums) hatten. Graue Flächen zeigen die Häufigkeitsverteilung des SWP während der Wachstumsphasen.

Durchschnittlich 2 bis 5°C über dem Temperaturbereich mit maximalen Wachstumsraten wuchsen die drei Baumarten **Föhre** (*Pinus sylvestris*), **Tanne** (*Abies alba*) und **Eiche** (*Quercus* spp.) an den von uns untersuchten Standorten (Box 8). Aus dem Wallis kennen wir die Föhrenproblematik mit dem mehr oder weniger flächigen Absterben von **Föhren** seit 2-3 Jahrzehnten (Rigling et al., 2013; Zweifel et al., 2009). Verschiedene Studien konnten zeigen, dass die Föhre im Wallis die klimatische Grenze ihrer physiologischen Möglichkeiten erreicht hat (Eilmann et al., 2013; Zweifel et al., 2012; Zweifel et al., 2009) und dass das Absterben der Föhre zumindest teilweise den sich ändernden klimatischen Bedingungen zuzuschreiben ist (Gimmi und Bürgi, 2007; Rigling et al., 2013). Steigende Temperaturen, und damit verbunden steigende Trockenheit, dürfte die Föhre mittelfristig in diesem Gebiet weiterhin dezimieren.

Weniger erwartet ist das entsprechende Resultat für die **Eiche**, da z.B. im Wallis gezeigt werden konnte, dass die Flaumeiche Vorteile gegenüber der Föhre hat, wenn es zunehmend trockener wird (Eilmann und Rigling, 2012; Rigling et al., 2013; Slot et al., 2012; Zweifel et al., 2007). Andererseits gibt es Verbreitungsstudien

basierend auf Landesforstinventuren, die für viele Eichenarten in Europa eine Verschiebung ihres Habitats zeigen oder für die nahe Zukunft prognostizieren (Lindner et al., 2014; Urbietta et al., 2008). Aus diesem Blickwinkel macht die in dieser Studie gefundene Differenz zwischen aktuellen und optimalen Bedingungen auch für die Eichen durchaus Sinn, zumal z.B. die Flaumeiche im Wallis im Hitzesommer 2003 ebenfalls grosse Mühe hatte und bereits im Juli alle Blätter abwarf (Zweifel et al., 2009; Zweifel et al., 2007) und damit zeigte, dass sie in diesem speziellen Sommer an ihre physiologischen Grenzen stiess. Ein möglicher Grund für die höchsten stündlichen Wachstumsraten bei tieferen Temperaturen könnte auch die Tatsache sein, dass die Eiche als ringporige Art im Frühling bei noch relative kühlen Temperaturen weitlumige Gefässe bildet und somit grössere Wachstumsraten aufweist als später im Jahr, wenn das Spätholz mit kleineren Zelltypen gebildet wird. Einschränkend ist zu erwähnen, dass wir sämtliche verfügbaren Eichenarten in einer Gruppe zusammenfassten, was der Vielfalt der Eichenarten wohl nicht gerecht wird (Mellert et al., 2017).

Sehr eindeutig erscheinen die Resultate bei der **Tanne** (Box 8). Ihre grössten Wachstumsraten sind deutlich auf der kühleren Seite der heute herrschenden Bedingungen. Auf Grund dieser (allerdings noch etwas dünnen)

Faktenlage ist auch bei der Tanne zu erwarten, dass sich zukünftig wärmere und trockenere Bedingungen negativ auf das Wachstum auswirken könnten.

Die durchwegs tiefen VPD- und hohen SWP-Werte für gutes Wachstum (Box 8) lassen den Schluss zu, dass alle unsere untersuchten Baumarten hauptsächlich bei feuchten Bedingungen in Luft und Boden wachsen. Dies gilt nicht nur für feuchte-liebende Arten wie Fichte oder Tanne, sondern explizit auch für als trockenadaptiert bekannte Arten wie Föhre oder Eiche.

Solche Bedingungen herrschen nur an feuchten Tagen und während der Nacht. Die eigentlichen Wachstumsphasen innerhalb der Wachstumsperiode sind deshalb zur Hauptsache auf Nächte und auf regnerische Tage beschränkt (siehe Kapitel 5.3), sowie auf Phasen in der frühen Wachstumsperiode. Einige der von uns gemessenen Föhren an den trockensten Standorten, z.B. im Wallis, zeigen kaum messbare jährliche Zuwächse. Dort dürften die für das Wachstum nötigen Feuchte-Bedingungen nicht mehr erreicht werden, respektive zu Zeiten auftreten, in denen andere (exogene oder endogene) Faktoren ein Wachstum verhindern.

Box 8. Häufigstes und maximales stündliches Wachstum

Meteorologische Bedingungen, die zum häufigsten Wachstum (grösster Anteil am Jahreswachstum) und zu den maximalen stündlichen Basalflächenzuwächsen führten. Angegeben sind jeweils das Maximum (Modalwert) und der Bereich in dem 25% des häufigsten Wachstums bzw. der höchsten Wachstumsraten auftraten. Datenauflösung: stündlich

TEMP	Häufigstes Wachstum		Max. stündl. Wachstum	
	Max [°C]	Bereich [°C]	Max [°C]	Bereich [°C]
Buche dry	15	12-18	15	6-22
Buche wet	15	12-18	18	14-20
Fichte low	14	12-17	16	6-18
Fichte high	9	7-11	9	1-12
Föhre	11	9-14	9	6-11
Tanne	13	10-16	9	3-12
Eiche	13	10-17	8	3-12

VPD	Häufigstes Wachstum		Max. stündl. Wachstum	
	Max [kPa]	Bereich [kPa]	Max [kPa]	Bereich [kPa]
Buche dry	0.1	0.05-0.15	0.1	0-0.2
Buche wet	0.05	0-0.15	0.2	0-0.3
Fichte low	0.05	0.05-0.1	0	0-0.1
Fichte high	0.05	0-0.15	0	0-0.1
Föhre	0.05	0.05-0.1	0	0-0.1
Tanne	0.1	0-0.15	0.1	0-0.2
Eiche	0.1	0.05-0.2	0	0-0.1

SWP	Häufigstes Wachstum		Max. stündl. Wachstum	
	Max [kPa]	Bereich [kPa]	Max [kPa]	Bereich [kPa]
Buche dry	-10	-10 - -20	-60	-40 - -400
Buche wet	-10	-10 - -20	-40	-20 - -500
Fichte low	-10	-10	-10	-10 - -300
Fichte high	-10	-10	-50	-10 - 100
Föhre	-20	-20 - -30	-20	-20 - -20
Tanne	-10	-10	-40	-10 - -70
Eiche	-10	-10	-10	-10 - -30

Es ist deshalb anzunehmen, dass jegliche Verkürzung der wachstums-tauglichen Phasen durch zunehmende Hitze, weniger Niederschlag oder trockenere Luft und trockeneren Boden sich direkt in vermindertem Wachstum auswirken werden. Insbesondere dann, wenn auch nachts die Schwellenwerte für Wachstum nicht mehr erreicht werden, weil z.B. die Luftfeuchtigkeit nicht mehr genügend ansteigt oder der Boden zu trocken bleibt. Wir schliessen daraus, dass eine überproportionale Zunahme der Trockenheit in der Nacht sich negativer auf das Wachstum auswirken könnte, als eine Intensivierung von Trockenheit während den Tageslicht-Stunden, in denen heute schon kaum noch Wachstum möglich ist. Allerdings ist Trockenheit während Tages- und Nachtstunden meist eng gekoppelt.

Weiter gilt festzustellen, dass die Trockenheit des Oberbodens, im Vergleich mit den anderen untersuchten Faktoren, die grösste Spannweite für Wachstum aufwies (Box 8). Häufigstes Wachstum fand generell unter gut wasserversorgten Bedingungen statt, aber es scheint gemäss unseren Messungen den Bäumen auch möglich zu sein, bei relativ trockenen Oberbodenbedingungen – wenigstens kurzzeitig – noch wachsen zu können. Wie unsere stündlich aufgelösten Resultate zeigen, können bei Oberbodentrockenheit zeitweise sogar sehr grosse Wachstumsraten auftreten. Dies hat einerseits sicherlich damit zu tun, dass der Oberboden schon abgetrocknet sein kann, während die tieferen Bodenschichten noch kaum eine Wasseraufnahme limitieren. Baumarten mit einer hohen Durchwurzelungstiefe, wie beispielsweise die Buche, sind dabei im Vorteil.

Dies könnte andererseits aber auch damit zu tun haben, dass sehr feuchte Bedingungen im Kronenraum bei gleichzeitig trockenem Boden Wachstum ermöglichen. Bäume können nachweislich Wasser aus der Luft, über ihre Oberfläche (Burgess und Dawson, 2004; Dawson, 1998) oder aber durch sehr oberflächlich gelegene Wurzeln aufnehmen und die so in den Baum gelangte Feuchtigkeit scheint eine ausreichende Wassersättigung für Wachstum zu bieten (Mencuccini et al., 2017).

Als dritte mögliche Erklärung könnte Osmoregulation den Bäumen ermöglichen trotz Oberbodentrockenheit das Wachstum aufrecht zu erhalten. Pflanzen im Allgemeinen und Bäume im Speziellen können den für Wachstum nötigen Turgordruck aktiv durch das Mobilisieren von Zuckern und anderen osmotischen Substanzen, wie z.B. Kalium, verändern (was man Osmoregulation nennt) und so Wachstum unter Bedingungen ermöglichen, die ansonsten dafür nicht geeignet sind (Chan et al., 2016; Vandegehuchte et al., 2014). Ein Baum ist damit in der Lage, sein für das Überleben wichtige Leitgewebe auch unter (zu) trockenen Bedingungen, wenigstens für eine gewisse Zeit zu produzieren. Dies könnte insbesondere bei Nadelbäumen mit mehreren Nadeljahrgängen wichtig sein, um grosse Kronenflächen aus vergangenen (guten) Jahren zumindest kurzfristig mit Wasser zu versorgen (bevor dann das Abwerfen von Nadeln beginnt), oder auch bei Laubbäumen, um die Lauffläche trotz eines trockenen Jahres, gross zu halten.

Interessanterweise scheinen die Buche und die Fichte am tolerantesten auf Oberbodentrockenheit zu reagieren, zumindest wenn man die Klima-Bereiche für das grösste stündliche Wachstum (25% der höchsten Werte) in Box 8 mit den anderen Baumarten vergleicht. Föhre, Eiche und Tanne scheinen stärker durch Bodentrockenheit (im Oberboden) limitiert zu sein. Dies erstaunt im Hinblick darauf, dass Föhre und Eiche generell als sehr trockenheitstolerant gelten. Das Resultat lässt sich damit auch noch nicht schlüssig in bestehendes Wissen einbetten. Weiter Messungen und Auswertungen müssen folgen.

5.2 Saisonale Klima-Wachstums-Beziehungen

Wachstum ist ein Prozess, der nicht nur von den aktuellen Bedingungen abhängt, sondern auch durch Bedingungen in der Vergangenheit und damit durch endogene Mechanismen determiniert wird (Ogle et al., 2015). Auch dendroökologische Studien zeigen die Abhängigkeit des (Jahres-) Wachstums von klimatischen Bedingungen in der Vergangenheit (Feichtinger et al., 2014; Michelot et al., 2012; Rohner et al., 2016). Dabei wurde häufig das Jahreswachstum mit monatlich aufgelösten Meteodaten in Verbindung gebracht. Wir blenden einmal mehr diesen wohlbekanntem Vergangenheitseffekt aus und untersuchen, ob und zu welchem Grad die aktuellen Bedingungen das täglich aufgelöste Stammwachstum erklären können. Im Fokus der folgenden Analyse stand die Frage, wie konsistent ein bestimmter Klimafaktor auf das Baumwachstum wirkt und ob es artspezifische Unterschiede gibt. In einer sogenannten ‚moving window‘ Korrelationsanalyse wurden tägliche Baumwachstumsraten von Einzelbäumen zu klimatischen Grössen, wie Temperatur, Niederschlag, VPD und Bodenwasserpotential in einem gleitenden Fenster von 30 Tagen korreliert.

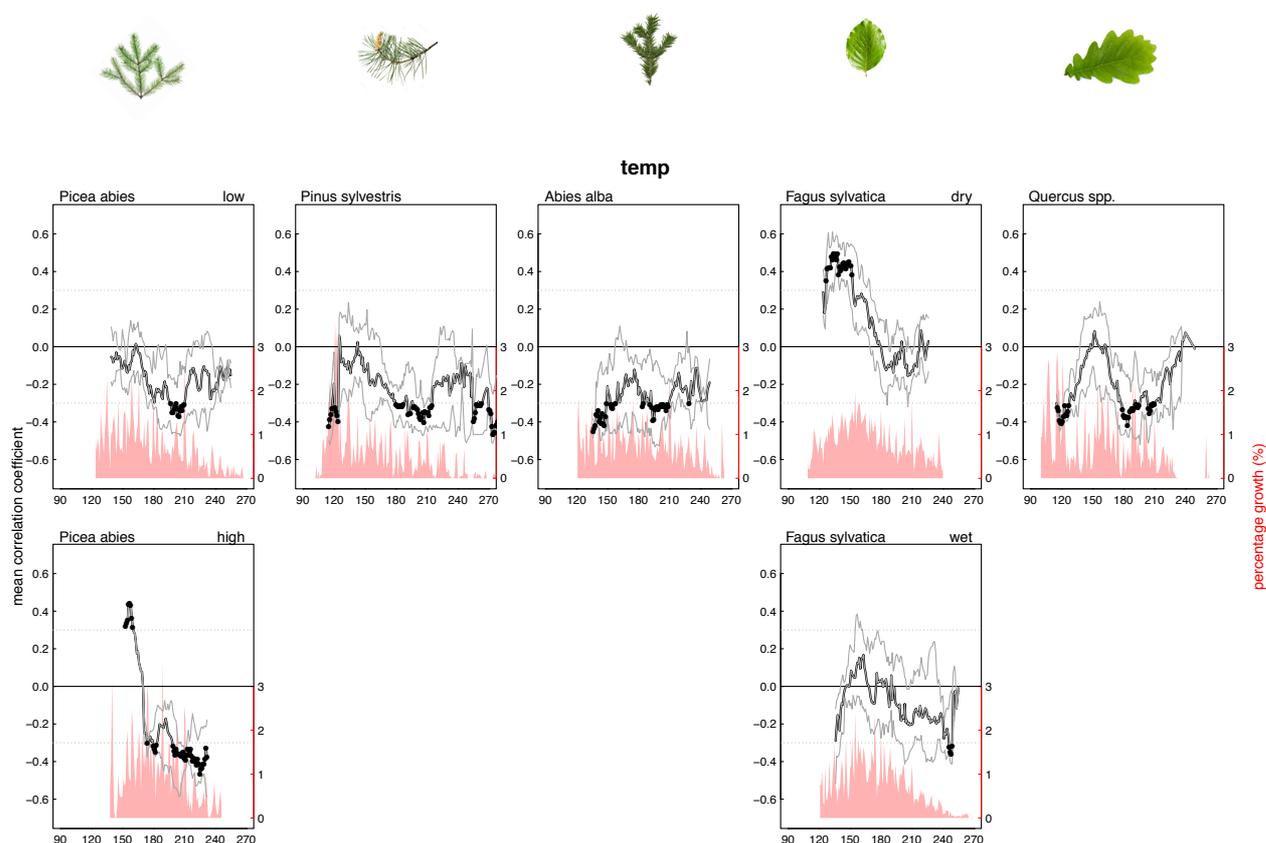


Abbildung 35. ‚Moving window‘ Analyse für Temperatur. Sogenannte ‚gleitende Fenster‘ (‚moving windows‘) von 30 Tagen quantifizieren fortlaufend den Einfluss eines Klimaparameters auf das Wachstum (mean correlation coefficient) über die Wachstumsperiode (x-Achse mit Angaben zum Tag des Jahres). Die dicke schwarze Linie stellt den Median über alle Einzelbäume und Standorte dar, die dünnen grauen Linien das 25% bzw. 75%-Quantil. Werte die über (oder unter) der gepunkteten Linie liegen sind signifikant positiv (oder negativ) zum Wachstum korreliert und mit schwarzen Punkten hervorgehoben. Die roten Flächen zeigen das Stammwachstum pro Tag. Datenauflösung: täglich.

Bei den Baumarten **Fichte** (tiefere Lagen), **Föhre**, **Tanne** und **Eiche** ist die Temperatur mehrheitlich negativ zum Wachstum korreliert (je wärmer, desto weniger Wachstum) (Abbildung 35). **Fichte** in höheren Lagen und **Buche** an den trockenen Standorten zeigen einen Wechsel von positiver zu negativer Korrelation im Verlaufe der Wachstumsperiode: Zu Beginn reagieren die beiden Baumarten mit mehr Wachstum auf höhere Temperaturen, mit zunehmender Dauer verliert sich dieses Signal (bei **Buche**) oder es wechselt ins Gegenteil (weniger Wachstum mit höherer Temperatur). Bei den **Fichten** in den höheren Lagen ist dies durchaus mit den für das Wachstum limitierenden Frühlings- resp. Frühsommertemperaturen erklärbar. Je höher diese sind, desto eher und kräftiger kann das Wachstum einsetzen. Erstaunlich ist, dass die höher gelegenen Fichten offensichtlich nur sehr bedingt von höheren Temperaturen profitieren können und zumindest in dieser Gruppierung nicht von tiefen Temperatur limitiert sind (siehe auch die Interpretation zu Abbildung 32), was man generell von Bäumen in Hochlagen erwarten könnte (Körner und Paulsen, 2004). Dies könnte zumindest teilweise damit zu tun haben, dass die Temperaturlimitierung wohl erst in noch höheren Lagen wirksam wird und darum in unserer Fichten-Gruppierung (Gruppengrenze bei 1000 m ü. M.) nicht sichtbar wird.

Auch die Buche, resp. die Untergruppe der Buchen an den trockeneren Standorten, zeigt ein solches Muster (Abbildung 35). Auch hier scheinen höhere Temperaturen in der frühen Wachstumsphase von Vorteil zu sein, während sich in der späteren Wachstumsphase eher tiefe Temperaturen positiv auf das Wachstum auswirken. Interessant ist dieser wechselnde Einfluss der Temperatur auf das Wachstum über die Wachstumsperiode v.a. auch darum, weil er widersprüchliche Resultate aus der wissenschaftlichen Literatur erklären kann. Je nachdem, welche Periode für die Integration der Temperatur verwendet wird, können mit demselben Datensatz gegensätzliche Aussagen erzeugt werden.

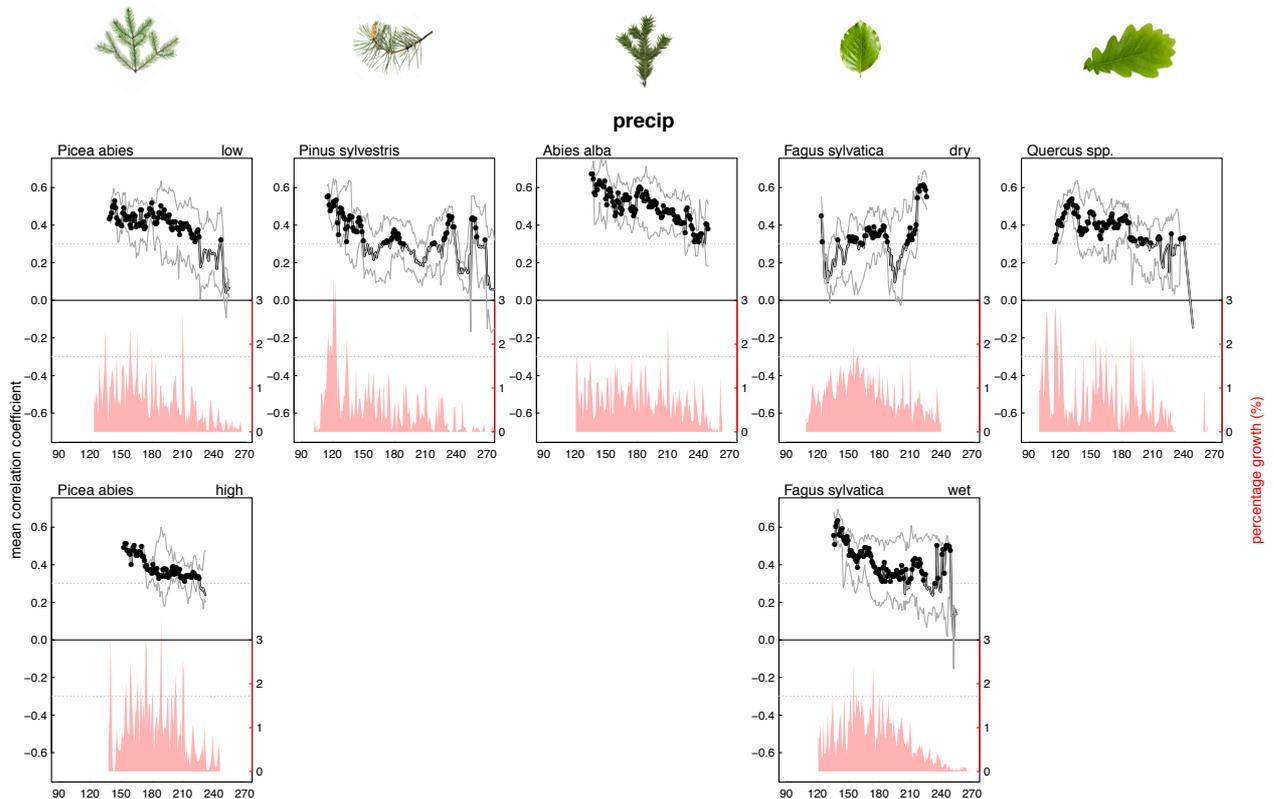


Abbildung 36. „Moving window“ Analyse für den Niederschlag. Details zu der Darstellung finden sich in Abbildung 35.

Als einziger der untersuchten Klima-Faktoren erwies sich der Niederschlag als ein Faktor mit konsistent positivem Einfluss auf das Wachstum (Abbildung 36) und dies über fast die gesamte Wachstumsperiode aller Baumarten. Auch nimmt die Bedeutung des Niederschlags für das Wachstum bei allen Arten tendenziell mit andauernder Wachstumsperiode ab, mit Ausnahme der Buche an den trockeneren Standorten. Warum es eine solche Abnahme gibt, ist schwierig zu sagen, klar scheint jedoch die grosse Bedeutung von Regen zu Beginn der Wachstumsperiode zu sein. Fehlt der Regen in dieser Phase, treten die grössten Wachstumseinbussen auf. Die Bedeutung von Niederschlägen im Frühling und Frühsommer für das Baumwachstum ist zahlreich empirisch belegt (z.B. Rohner et al., 2016) und ist in diesem Zusammenhang weniger eine neue Erkenntnis als viel mehr eine Bestätigung der Brauchbarkeit der gewählten Analyse-Methode.

Das Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD) ist für die Nadelbaumarten **Fichte**, **Föhre** und **Tanne** sowie die **Eiche** signifikant negativ zum Wachstum korreliert: je grösser das VPD, desto kleiner ist das Wachstum (Abbildung 37). Am stärksten ausgeprägt ist dieser Zusammenhang für die **Tanne**. Diese Baumart scheint am sensibelsten auf ein steigendes VPD mit reduziertem Wachstum zu reagieren (tiefste R-Werte in der Abbildung 37). Etwas aus der Reihe tanzt die **Fichte** in höheren Lagen und die **Buche** an den trockeneren Standorten. Beide zeigen eine sich stark verändernde Korrelation über die Wachstumsperiode von tendenziell positiv zu signifikant negativ. Offenbar bevorzugt v.a. diese Buchengruppe eher trockene Luft für das Wachstum zu Beginn der Wachstumsperiode, während mit fortlaufender Zeit sich das ins Gegenteil verändert.

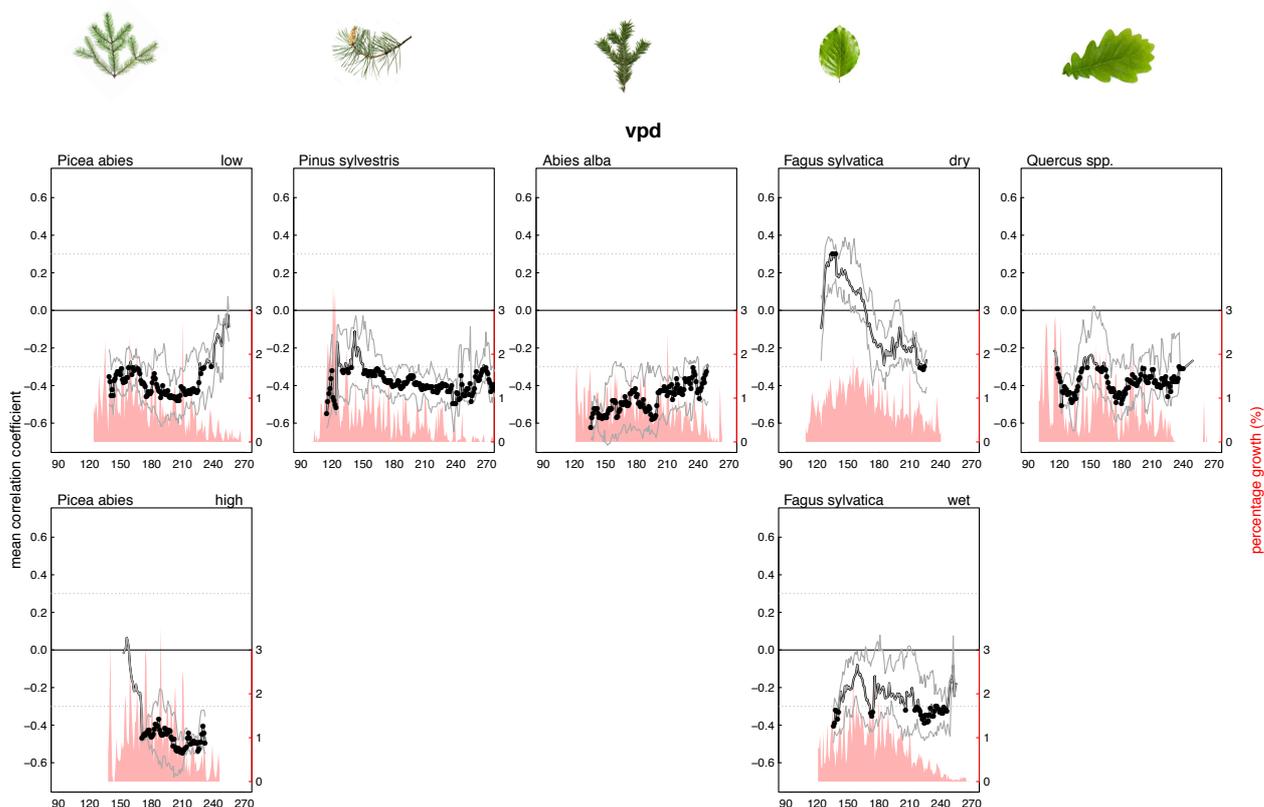


Abbildung 37. Moving window' Analyse für das Dampfdruckdefizit der Luft (VPD). Details zu der Darstellung finden sich in Abbildung 35.

Ein nicht *per se* zu erwartendes Muster zeigt die Korrelationen von Wachstum und Oberbodenwasserpotential (SWP) (Abbildung 38). Alle Baumarten, inkl. Untergruppen, zeigen eine ähnliche Beziehung: die frühe Phase der Wachstumsperiode ist negativ korreliert, das heisst, je trockener der Oberboden, desto besser wachsen die Bäume. Gleichförmig über alle Arten ändert sich diese Anfangsbeziehung während der Wachstumsperiode ins Gegenteil: je feuchter der Oberboden, desto grösser das Wachstum. Die Beziehungen sind nur an den wenigsten Tagen signifikant, trotzdem erscheint das Muster, da für alle Baumarten gleich, als robust. Während die zweite Hälfte der Wachstumsperiode einleuchtend zu erklären ist, erscheint die erste Hälfte auf den ersten Blick rätselhaft. Warum sollen die Bäume zu Beginn der Wachstumsperiode mit mehr Bodenfeuchte schlechter wachsen? Wir interpretieren die Resultate wie folgt: Zu Beginn der Wachstumsperiode sind zumindest die oberen Bodenschichten meist gut mit Wasser versorgt (Schneesmelze, kleine Verdunstung während des Winters, etc.) und zusätzliche Feuchte bringt keinen Wachstumsvorteil, ist aber eventuell gekoppelt mit z.B. (zu) tiefen Temperaturen, die wachstumslimitierend sein können. Oder anders ausgedrückt, leicht abtrocknende Oberböden in der frühen Wachstumsphase bedeuten noch keine Wasserlimitierung, deuten aber auf viel Sonne und damit auf Wärme, Energie und Photosynthese-Produkte hin, die alle das Wachstum begünstigen. Bezüglich Temperatur ist diese Argumentation allerdings nur für die Buche an den trockeneren Standorten und die Fichte in den höheren Lagen sichtbar. Später in der Wachstumsphase bedeuten dann trockene Oberböden, dass die Wasseraufnahme des gesamten Wurzelraums zunehmend erschwert ist und die Beziehung zwischen Bodenwasserpotential und Wachstum sich ändert.

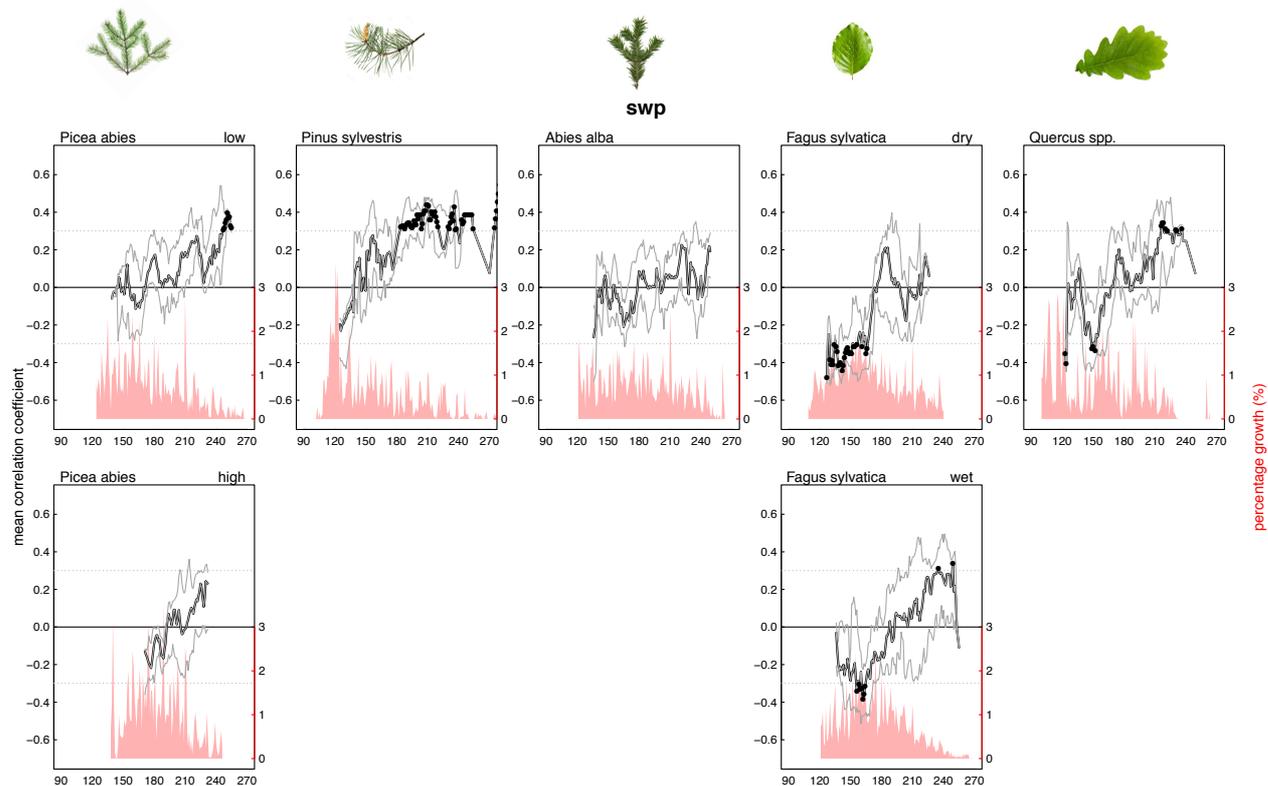


Abbildung 38. Moving window' Analyse für das Wasserpotential des Oberbodens (SWP). Details zu der Darstellung finden sich in Abbildung 35.

Die grösste Erklärungskraft für das Wachstum hat das SWP für die Föhre. Wir interpretieren das so, dass die Föhre an den insgesamt trockensten, der von uns untersuchten Standorten wächst (vergleiche Abbildung 22) und damit auch am stärksten durch trockene Bedingungen des Bodens limitiert wird. Zusätzlich hat die Föhre generell die längste Wachstumsperiode und deckt damit eine zeitliche Periode im Spätsommer ab, in der die anderen Baumarten nicht mehr wachsen, das Bodenwasserpotential aber generell fällt. Das SWP dürfte so auch wegen der längeren Wachstumsperiode ein grösseres erklärendes Gewicht für die Föhre erhalten.

Unsere ‚moving window‘ Analyse brachte zwei Schlüsselresultate hervor. Erstens, die untersuchten Baumarten reagieren z.T. sehr unterschiedlich auf ähnliche äussere Bedingungen und dies sogar innerhalb einzelner Baumarten, wie bei den Fichten und Buchen, die wir für die Analysen in zwei Gruppen unterteilt haben. Und zweitens, der Einfluss einer Umweltvariable auf das Wachstum kann sich im Verlaufe der Wachstumsperiode sehr stark ändern, respektive er kann gar von signifikant positiv zu signifikant negativ wechseln (und umgekehrt), oder er kann sich in gewissen Phasen der Wachstumsperiode im nicht-signifikanten Bereich verlieren. Wir schliessen daraus, dass das Baumwachstum höchst nichtlinear auf die herrschenden Bedingungen reagiert und wie vielfach belegt, auch von vergangenen klimatischen Bedingungen in Luft und Boden und endogenen Zuständen abhängt (Ogle et al., 2015). Damit lassen sich widersprüchliche Resultate in der wissenschaftlichen Literatur erklären und auch die Tatsache, dass das jährliche Wachstum unserer Baumarten der gemässigten Breiten generell zu weniger als 50% aus den herrschenden Bedingungen erklärt werden kann (siehe auch Kapitel 5.4). Sobald aber vergangenheitsbezogene Faktoren miteinbezogen werden, steigert sich die Erklärungskraft der Umweltbedingungen für das jährliche Wachstum auf über 70% (Ogle et al., 2015).

5.3 Baumwachstum eines Jahres in 24h

Mit den stündlich aufgelösten Wachstumsdaten konnten wir der Frage nachgehen, wann innerhalb eines Tageszyklus Bäume wachsen. Dafür wurden die Wachstumsdaten aller verfügbaren Jahre pro Baumart auf die 24h eines Tages aufgeschlüsselt. Wie aus der Abbildung 39 zu entnehmen ist, wuchsen die fünf untersuchten Baumarten am meisten in der Nacht und am wenigsten in den Nachmittagsstunden. **Tanne, Buche** und **Eiche** wuchsen v.a. am Abend und während der ersten Stunden des neuen Tages am meisten, während **Fichte** und **Föhre** in den frühen Morgenstunden am meisten wuchsen. Ausgeprägt ist dieses Wachstumsmuster v.a. bei der Föhre, die ihr Wachstum wie keine andere Baumart auf die fünf Morgenstunden von 4-8 h konzentriert.

Der Grund für das generell grössere Wachstum in der Nacht liegt beim Wasserpotential, das tagsüber häufig so tief ist, dass der Turgordruck im Kambium keine Zellteilung und oder Zellstreckung mehr erlaubt (Hsiao und Acevedo, 1974; Mencuccini et al., 2017; Zweifel et al., 2006). Nachts, wenn die Transpiration nachlässt, sich die internen Speicher wieder mit Wasser füllen (der Stamm dehnt sich wieder aus), erhöht sich auch wieder das Wasserpotential im Stamm und damit kehren die Druckverhältnisse im Kambium in einen Bereich zurück, der Wachstum zulässt. Obige Analysen haben gezeigt, dass v.a. das VPD sehr klein sein muss, damit Wachstum auftritt (Abbildung 37, Box 8). Solche Bedingungen treten nur nachts oder aber an regnerisch feuchten Tagen auf. Regnerische Tage erklären dann auch das kleine aber doch vorhandene Wachstum in den Tagesstunden.

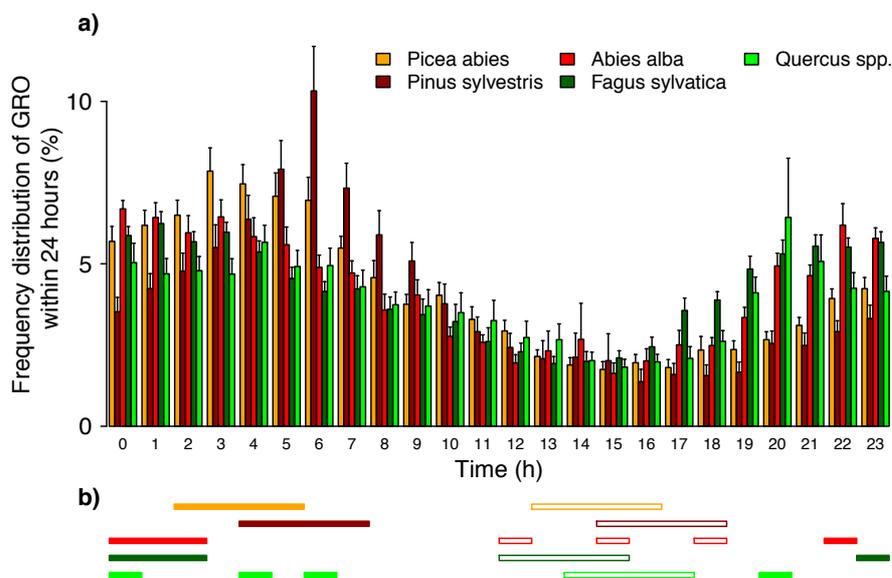


Abbildung 39. a) 24h-Zyklus des Stammwachstums der fünf häufigsten Baumarten in TreeNet. Die Säulen zeigen die artspezifische Häufigkeitsverteilung des Basalflächenzuwachses innerhalb eines Tages mit allen verfügbaren Daten (2011–2015, Stundenwerte). b) Perioden mit dem grössten Wachstum pro Standort und Art sind mit gefüllten horizontalen Balken gekennzeichnet, solche mit dem geringsten Wachstum mit offenen horizontalen Balken. Die Baumarten sind farb-kodiert.

5.4 Multivariate Erklärung des täglichen Wachstums

Die Abhängigkeit des Wachstums von mikroklimatischen Bedingungen in Luft und Boden wurde mit gemischten logistischen Regressionsmodellen (sogenannten mixed effects models) analysiert. Dazu flossen die Daten sämtlicher Einzelbäume und ihrer umgebenden Bedingungen in einer täglichen Auflösung in das multivariate Modell ein.

Tabelle 4. Gemischte logistische Regressionsmodelle (linear mixed effects models) mit Oberbodenwasserpotential-Daten (SWP) für die Erklärung von radialem Wachstum. Erklärende Variablen (fixed effects): Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD), Niederschlag (NS), Oberbodenwasserpotential (SWP), Tag des Jahres (DOY) und Interaktionen zwischen DOY und klimatischen Variablen (z.B. VPD:DOY). Alle erklärenden Variablen wurden so skaliert, dass der Mittelwert =0 und SD=1 ist. Temperatur und Strahlung sind sehr eng korreliert mit dem VPD ($|r| \geq 0.58$) und wurden deshalb im Modell nicht separat berücksichtigt (Zielis et al., 2014). Gruppierende Variablen (random effects): Station / Baum / Jahr. N beinhaltet: Anzahl Jahre * Bäume / Anzahl Bäume / Anzahl Stationen/ Anzahl an Einzel-Beobachtungspunkten. Die Koeffizienten der erklärenden Variablen sind angegeben \pm den Standardfehler (SE). Signifikanzlevels: *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05. R² ist das Bestimmtheitsmass des Modells (modellerte Werte vs. beobachtete Werte).

Art	Gruppe	N	Fixed effects \pm SE								Random effects			R ²	
			Intercept	VPD	NS	SWP	DOY	VPD:DOY	NS:DOY	SWP:DOY	Station	Tree	Jahr		
Fichte	Tieflage	60/15/6/ 5136	0.17 ± 0.26	-0.34 ± 0.03 ***	0.32 ± 0.02 ***		-0.22 ± 0.03 ***					0.56	0.38	0.51	0.39
Fichte	Hochlage	71/15/2/ 2802	0.99 ± 0.11 ***	-0.23 ± 0.03 ***	0.22 ± 0.02 ***	-0.10 ± 0.03 **	-0.26 ± 0.03 ***					0.00	0.39	0.25	0.29
Föhre		32/11/4/ 1316	0.48 ± 0.45	-0.13 ± 0.04 **	0.26 ± 0.03 ***		-0.39 ± 0.05 ***	-0.16 ± 0.04 ***	-0.09 ± 0.03 ***			0.87	0.26	0.10	0.29
Tanne		36/9/4/ 2898	0.02 ± 0.22	0.42 ± 0.03 ***	0.37 ± 0.03 ***	-0.20 ± 0.05 ***	-0.27 ± 0.05 ***					0.00	0.53	0.70	0.37
Buche	Trocken	43/10/3 4407	-0.04 ± 0.53	-0.28 ± 0.02 ***	0.27 ± 0.02 ***	0.14 ± 0.02 ***	-0.32 ± 0.02 ***	-0.26 ± 0.02 ***			0.23 ± 0.03 ***	0.80	0.72	0.76	0.43
Buche	Feucht	42/10/5 4079	-0.43 ± 0.33	0.16 ± 0.03 ***	0.35 ± 0.02 ***	-0.14 ± 0.05 **	-0.46 ± 0.03 ***	-0.11 ± 0.03 ***			0.26 ± 0.04 ***	0.48	0.53	0.49	0.27
Eiche		39/9/4/ 3488	-0.57 ± 0.34	-0.32 ± 0.04 ***	0.27 ± 0.03 ***	-0.48 ± 0.08 ***	-0.12 ± 0.05 *	-0.10 ± 0.03 **	-0.10 ± 0.02 ***		0.35 ± 0.08 ***	0.51	0.53	0.59	0.33

Das Bodenwasserpotential wurde einmal mit den gemessenen Oberboden-Daten (Tabelle 4) berücksichtigt und einmal mit den modellierten PSI40-Werten (Tabelle 5). Die beiden Bodenwasserpotential-Datensätze waren jeweils nicht für alle Standorte verfügbar, das heisst, die gemachten Analysen in den beiden Tabellen beziehen sich auf leicht unterschiedliche Datensätze, und sind daher nicht 1:1 vergleichbar.

Die beiden multivariaten Modelle zeichnen ein sehr ähnliches Bild bezüglich des Anteils des Wachstums, der aus den Umweltbedingungen erklärt werden kann, und auch bezüglich der Variablen, die am meisten zur Erklärung beitragen. Das Modell mit den gemessenen Oberbodenwasserpotentialen (SWP) erklärt das Wachstum über alle Baumarten besser als das Modell mit den modellierten Bodenwasserpotentialen (PSI40). Generell gilt, der Basalflächenzuwachs in einer täglichen Auflösung kann nur zu etwa 20 bis 40% erklärt werden, was dem entspricht, was andere Studien für Baumarten unseres Breitengrades fanden (Anderegg et al., 2015; Ogle et al., 2015).

Unsere anfängliche Hypothese, dass hochaufgelöste Wachstumsdaten besser mit mikroklimatischen Bedingungen erklärbar sind als jährliche Daten, hat sich damit nicht bestätigt. Die ökologischen Memory-Effekte, also Effekte aus der Vergangenheit, die sich mit Verzögerung auf das Baumwachstum auswirken, sind wohl die Erklärung für diese partielle Entkoppelung des Wachstums von den aktuellen Bedingungen. Die Bandbreite an R² für verschiedene Baumarten lässt vermuten, dass es dabei bedeutende artspezifische und standörtliche Unterschiede gibt.

Für den Teil des Wachstums, den wir aus den Mikroklimabedingungen erklären können, hat das VPD in den meisten Fällen eine negative Beziehung zu Wachstum und der Niederschlag eine positive Beziehung, was damit die Ergebnisse der ‚moving-window‘ Analyse bestätigt. Mit dem VPD eng korreliert sind Temperatur

und Strahlung. Diese beiden Variablen haben deshalb ebenfalls eine gewichtige Bedeutung für die Erklärung des Wachstums, fielen aber wegen dieser hohen Ko-Linearität zum VPD aus dem multivariaten Modell heraus.

Tabelle 5. Gemischte logistische Regressionsmodelle mit modellierten Bodenwasserpotential-Daten (PSI40).

Details wie in Tabelle 4

Art	Gruppe	N / Obs	Fixed effects ± SE								Random effects			R2	
			Intercept	VPD	NS	PSI40	DOY	VPD:DOY	NS:DOY	PSI40:DOY	Station	Tree	Jahr		
Fichte	Tieflage	51/12/5 2506	0.09 ±0.34	-0.19 ±0.03 ***	0.27 ±0.03 ***							0.64	0.48	0.0	0.36
Fichte	Hochlage	15/4/1 493	1.01 ±0.29	-0.95 ±0.10 ***		-0.05 ±0.04	0.62 ±0.11 ***	0.51 ±0.16 **			-0.11 ±0.05 *	-	0.46	0.02	0.27
Föhre		11/3/2 553	0.20 ±1.10	-0.23 ±0.04 ***	0.22 ±0.03 ***	0.09 ±0.04 *	-0.28 ±0.08 ***	-0.70 ±0.08 ***				1.5	0.0	0.00	0.34
Tanne		21/5/3 1189	0.12 ±0.29	-0.45 ±0.04 ***	0.39 ±0.04 ***	-0.01 ±0.03	0.25 ±0.08 **	0.09 ±0.04 *	0.29 ±0.05 ***	-0.12 ±0.03 ***	0.0	0.42	0.72	0.48	
Buche	Trocken	22/5/2 1485	-0.37 ±0.28	0.44 ±0.04 ***	0.39 ±0.04 ***	0.15 ±0.04 ***	-0.15 ±0.07 ***	-0.28 ±0.04 ***		0.17 ±0.04 ***	0.21	0.00	1.09	0.48	
Buche	Feucht	42/10/5 2248	-0.39 ±0.25	0.07 ±0.03 *	0.40 ±0.03 ***	-0.40 ±0.04 ***	-0.46 ±0.04 ***	-0.13 ±0.03 ***	0.09 ±0.04 *	0.35 ±0.04 ***	0.30	0.47	0.88	0.39	
Eiche		34/9/4 1829	-0.68 ±0.27	-0.28 ±0.04 ***	0.28 ±0.04 ***	-0.04 ±0.03	-0.16 ±0.07 *			-0.10 ±0.03 **	0.00	0.62	0.46	0.28	

Das Oberbodenwasserpotential hat für verschiedene Baumarten ebenfalls einen signifikanten Einfluss auf die Erklärung des Wachstums, bleibt aber erstaunlicherweise in seiner Erklärungskraft hinter dem VPD und dem Niederschlag zurück. Das hat sicherlich auch mit einer messtechnischen Limitierung zu tun: Unsere Sensoren im Boden sind zwar in den obersten 10 bis 20 cm platziert, können aber trotzdem kleine Niederschlagsmengen nicht detektieren, da die Feuchtigkeit nicht bis zu den Bodensensoren vordringt. Die mikroklimatischen Messungen in der Luft hingegen (z.B. das VPD, berechnet aus Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit) reagieren sehr viel sensibler und erscheinen damit wohl deshalb auch in unseren Analysen als Variable mit grösserer Erklärungskraft.

Die Modell-Variante mit dem PSI40 zeigt fast gar keinen signifikanten Einfluss des Bodenwasserpotentials auf das Wachstum. Vor allem die Eiche und die Untergruppe der Buche auf trockeneren Standorten zeigen eine hohe Korrelation des Wachstums zum Oberbodenwasserpotential, allerdings mit unterschiedlichen Vorzeichen. Die signifikanten Interaktionen von SWP und dem Tag des Jahres (DOY) deuten aber darauf hin, dass sich die Beziehung von SWP zu Wachstum auch im saisonalen Verlauf ändert, wie auch in der ‚moving window‘ Analyse ersichtlich wurde (Abbildung 38).

DOY hat mit zwei Ausnahmen eine negative Beziehung zum Wachstum, d.h. das Wachstum nimmt über das Jahr hinweg ab. Die generelle Bedeutung des DOY, also die zeitliche Abfolge des Wachstums über die Wachstumsperiode, spiegelt die Abhängigkeit des Wachstums vom saisonalen Zeitpunkt wieder, respektive die sich

Box 9. Interpretation von gemischten logistischen Regressionsmodelle (linear mixed effects models).

Erklärende Variablen (fixed effects): Der Koeffizient gibt das Gewicht der erklärenden Variable (bezüglich Wachstum) an. Werte können zwischen -1 (negative korreliert) und +1 (positiv korreliert) variieren. Signifikanzlevel (*) quantifizieren die statistische ‚Robustness‘ der Beziehung. Je mehr *, desto besser der Zusammenhang.

Gruppierende Variablen (random effects): Diese Variablen berücksichtigen, dass die gefundenen Beziehungen zwischen erklärenden Variablen und Wachstum durch Gruppierung der Daten nach Standort, Baumindividuum und Jahr beeinflusst sind.

Interaktionen zwischen erklärenden Variablen dargestellt als z.B. VPD:DOY tragen dem Umstand Rechnung, dass die Beziehung zwischen VPD und Wachstum beeinflusst ist, durch den Tag des Jahres (DOY) an dem das Wachstum auftritt.

R²: Das Bestimmtheitsmass quantifiziert wieviel das Modell erklären kann. Ein Wert von 1 bedeutet, dass 100% des Wachstums aus den verwendeten Variablen unter Berücksichtigung der Gruppierungen und der Interaktionen erklären kann.

ändernden Verhältnisse einzelner erklärender Variablen zum Wachstum wie im Kapitel 5.2 gezeigt. Dies kann u.a. damit zu tun haben, dass unterschiedliche Zelltypen im Verlaufe der Wachstumsperiode gebildet werden. Frühholzzellen haben zum Beispiel eine andere Form und Funktionalität als Spätholzzellen und es ist damit auch plausibel, dass deren jeweilige Entwicklung unterschiedlich von äusseren Bedingungen geprägt werden könnte. Für diese Interpretation spricht auch das relativ grosse Gewicht der (Modell-) Interaktionen zwischen DOY und den erklärenden Variablen. Auch diese Interaktionen deuten auf ein sich veränderndes Verhältnis einzelner Variablen zum Wachstum über die Zeit hin.

6 Baumwasserhaushalt

6.1 Baumwasserdefizit-Gradient über die Schweiz

Durch die Transpiration verlieren Bäume Wasser, das manchmal nur teilweise und meist zeitverzögert wieder über die Wasseraufnahme durch die Wurzeln ersetzt wird. Aus dieser Differenz zwischen (grosser) Wasserabgabe und (kleiner) Wasseraufnahme durch die Wurzeln aus dem Boden entsteht ein sogenanntes Baumwasserdefizit (tree water deficit-induced stem shrinkage, TWD, Zweifel et al., 2016), d.h. der Baum verliert Wasser aus all seinen wasserhaltigen Geweben. Sichtbar wird dieser Wasserverlust u.a. durch ein Schrumpfen des Stammes in radialer Richtung. Tagsüber wenn die Transpiration gross ist, zieht sich der Stamm zusammen, nachts wenn die Transpiration verschwindet, dehnt er sich wieder aus. Wasser aus dem Boden füllt langsam, abhängig von der Bodenwasserverfügbarkeit, die Wasserdefizite wieder auf. Im Idealfall erreicht der Baum über Nacht wieder eine Sättigung. Während Trockenperioden kumulieren sich diese TWDs aber, d.h. der Baumstamm schrumpft jeden Tag etwas mehr, als dass er sich nachts wieder ausdehnt. Verschiedene Forschungsergebnisse deuten darauf hin, dass Stämme während Schrumpfungsperioden nicht wachsen können, weil der Unterdruck im Kambium sowohl Zellteilung als auch Zellstreckung verhindern (Hsiao, 2000; Lockhart, 1965). Auf dieser Grundlage wurde das TWD vom Wachstum (in den Stammradiusänderungsdaten) in den Dendrometerdaten getrennt (Mencuccini et al., 2017; Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016).

Box 10. Baumwasserdefizit TWD

Die Masseinheit des TWDs wird in Mikrometer Schrumpfung des Stammradius gemessen und quantifiziert indirekt die Menge Wasser die einem Baum bis zu seiner vollständigen Wassersättigung fehlt.

Die Umrechnung von Mikrometer Schrumpfung in eine Literzahl für fehlendes Wasser im Baum ist theoretisch möglich braucht aber diverse Annahmen über Baumgrösse und dem Wasserspeicherpotential der verschiedenen Organe und wurde in Rahmen dieser Arbeit nicht gemacht.

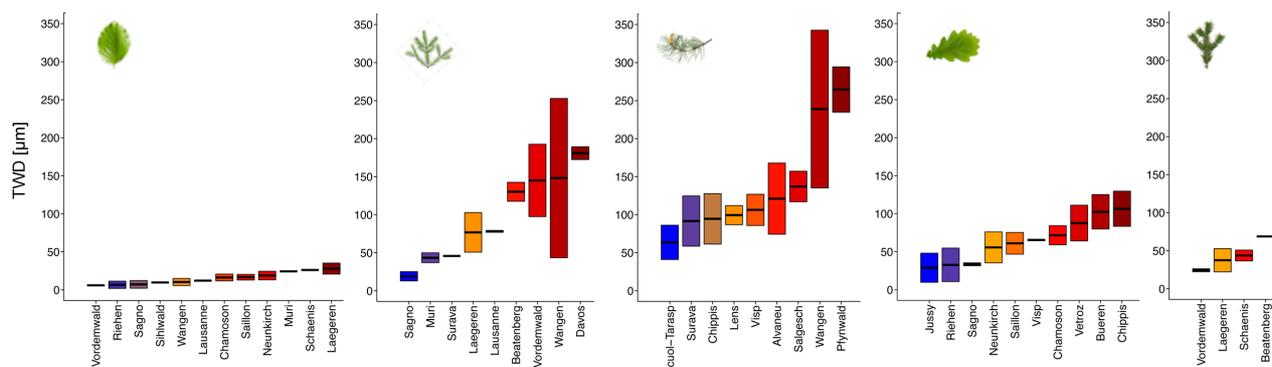


Abbildung 40. Mittlere absolute Baumwasserdefizite (TWD) für die Wachstumsperioden der Jahre 2014 und 2015 für die Baumarten Buche, Fichte, Föhre, Eiche und Tanne an den entsprechenden Standorten.

Die Amplituden des täglichen Schrumpfens und Quellens sind stark artspezifisch (Abbildung 40). Baumarten mit dicker, elastischer Rinde (z.B. Fichte, Föhre, Esche) zeigen viel grössere Amplituden als solche mit dünner Rinde (z.B. Buche). Die Buche hat auf Grund ihrer dünnen Rinde die absolut kleinsten Stammschrumpfungen. Ihr TWD ist ca. ein Faktor 6 kleiner als dasjenige von Föhren.

Für einen Vergleich von TWDs verschiedener Arten, muss dieses deshalb normiert werden. Wir tun das, indem wir die TWD jedes Baumes durch das jeweilige maximale TWD der Messperiode dividieren. In dieser Art werden auch die standortspezifischen TWD in der Abbildung 41 dargestellt.

Die Spanne der normierten TWD während der Wachstumsperiode für unsere untersuchten Standorte reicht von feucht (Jussy, GE) bis zu sehr trocken (Pfywald und weitere Walliser Standorte) (Abbildung 41). Die Rangierung der einzelnen Standorte deckt sich weitgehend mit denjenigen der meteorologischen Grössen (VPD, Temperatur, Bodenwasserpotential, siehe Kapitel 3.1-3.4), allerdings gibt es auch auffällige Unterschiede. Der Buchen-Eichen-Standort Riehen ist beispielsweise meteorologisch eher auf der trockenen Seite anzusiedeln und gehört zu den wärmsten Standorten von TreeNet, auf der TWD-Rangierung liegt der

Standort Riehen aber bei den kleinsten TWDs (Abbildung 41). Das heisst, trotz klimatisch trockenen Bedingungen zeigen die Bäume in Riehen weniger Trockenstress als erwartet, zumindest auf der TWD-Skala.

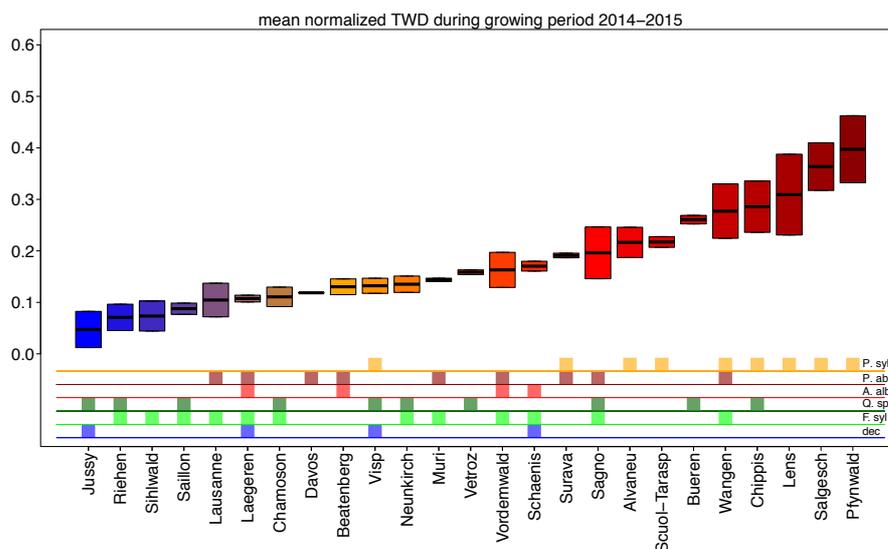


Abbildung 41. Standortspezifische, normierte Baumwasserdefizite (TWD) für die Wachstumsperioden der Jahre 2014 und 2015. Das TWD wurde pro Baumindividuum auf den Wertebereich von 0-1 normiert (über die beiden Jahre). Die hier dargestellten standörtlichen TWD sind pro Baum normierte und über alle Arten des Standorts gemittelte Werte.

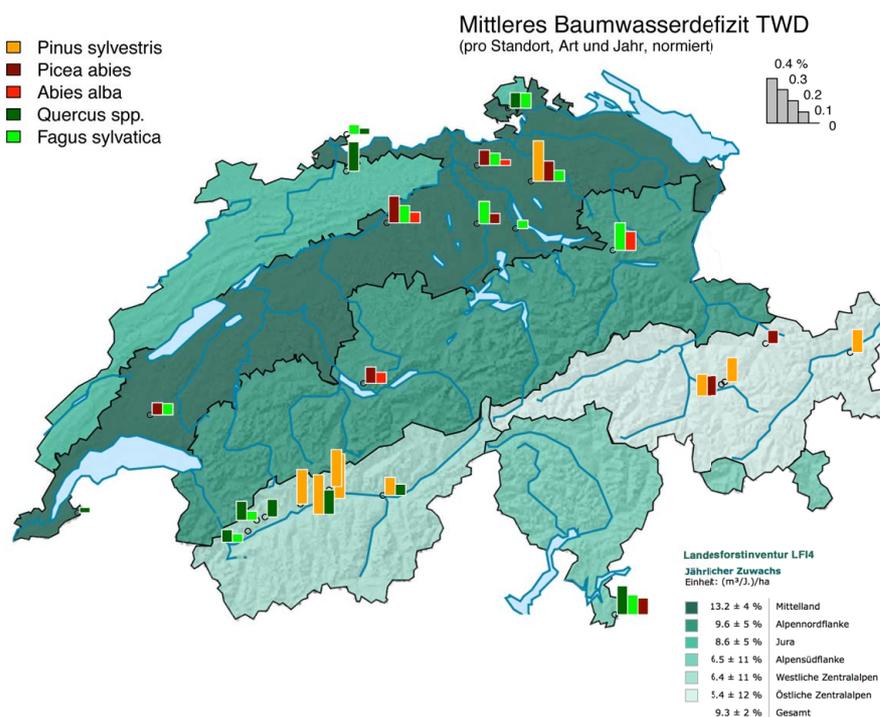


Abbildung 42. Mittleres Baumwasserdefizit (pro Jahr, Standort, Baumart, farbige Säulen) an den TreeNet-Standorten während der Wachstumsphase der Jahre 2014 und 2015. Die Daten wurden auf das Maximum der Messperiode pro Baum normiert (0 = kein TWD, 1 = maximales TWD) und dann für die Standorte und Baumarten gemittelt. Die Hintergrundfarben zeigen das Wachstum der sechs Produktionsregionen gemäss dem Schweizerischen Landesforstinventar (LFI4) Datenquelle: LFI.

Räumlich traten die grössten normierten TWD im zentralen Wallis auf (Abbildung 42), eine der trockensten Regionen der Schweiz. Die Föhre zeigte im Vergleich der Baumarten im Mittel das grösste (normierte) TWD. Das bedeutet, dass diese Baumart durchschnittlich am längsten und am stärksten im wasser-ungesättigten Zustand war und damit auch über längere Phasen in der Wachstumsperiode unfähig war zu wachsen. Dies ist in erster Linie so zu interpretieren, dass die Föhren an den trockensten Standorten unseres Messnetzes wuchsen und im Schnitt die schlechtesten Wachstumsbedingungen vorfanden, was durchaus mit den durchschnittlich kleinsten Wachstumsraten dieser Baumart zusammenpasst (Abbildung 3 und 19). Zusätzlich zu bemerken ist, dass die Flaumeiche an noch trockeneren Standorten wachsen als die Föhre. In unseren Analysen wurden aber alle Eichenarten in einem Datensatz gruppiert, was diese Eigenschaft der Flaumeiche nicht ersichtlich macht.

In zweiter Linie repräsentieren die hohen TWDs aber auch eine artspezifische Strategie mit Trockenstress umzugehen: Die Föhre zeigt an allen Multi-Spezies-Standorten die grössten normierten TWDs, was auf einen anatomischen oder physiologischen Grund hindeutet, wie diese Baumart generell mit Trockenstress umgeht. Man kann das so interpretieren, dass die Föhre anatomische Eigenschaften hat, die ein schnelles und starkes Schrumpfen zulassen und damit ihre internen Wasserspeicher im Artvergleich auch überdurchschnittlich leert. Man kann das aber auch so interpretieren, dass die Föhre im Artenvergleich an einem Standort tatsächlich den grössten Trockenstress erleidet und deshalb die grössten TWD aufweist.

Der Vergleich der normierten TWDs (Abbildung 42) mit den entsprechenden jährlichen, standort-spezifischen Wachstumsraten (Abbildung 3 und 19) erlaubt eine vorsichtige Interpretation über den relativen Trockenstress im Artenvergleich am selben Standort. Am Standort Lägeren, als Beispiel, zeigte die Fichte das grösste TWD, gefolgt von Buche und Tanne. Dies entspricht in umgekehrter Reihenfolge dem jährlichen absoluten Basalflächenzuwachs (Abbildung 3) dieser Baumarten: Tanne wuchs an diesem Standort am besten gefolgt von Buche und Fichte. Auch wenn dieses Ranking nicht an allen Standorten exakt stimmt, spiegelt es doch den allgemeinen Zusammenhang wider, dass geschrumpfte Stämme Wachstum weitgehend ausschliessen und sich dies entsprechend auf das Jahreswachstum auswirkt (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016).

Dies ist nicht etwa trivial, da sich Wachstum und TWD auf der hochaufgelösten Zeitachse (10-Minuten Auflösung) per Definition ausschliessen (Kapitel 2.3), sondern unterstreicht im Gegenteil die Richtigkeit der gemachten Annahmen, da sich das Jahreswachstum, unabhängig jeglicher Definitionen zur Unterscheidung von Wachstums- und Wasserhaushalts-Komponenten in Dendrometerdaten, bestimmen lässt. Nur das TWD – da nicht eine Jahressumme, sondern ein Mittel aller 10-Min-Werte verwendet wird – wird durch die gemachten Annahmen beeinflusst. Allerdings ist nicht primär die Grösse des TWD für das Wachstum von Belang, sondern die Zeitperioden in denen das TWD = 0 war. Nur in diesen Phasen der maximalen Ausdehnung des Stammes, wenn die Gewebe (nahezu) wassergesättigt sind, kann der Baum wachsen (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2016). In Phasen mit TWD > 0 spielt die Höhe des TWD gemäss diesem Ansatz keine Rolle, denn das Wachstum wird unabhängig von der Grösse des TWDs gestoppt.

Box 11. Jahre mit über- und unterdurchschnittlichem Baumwasserdefizit TWD

Jahre mit hohem TWD (grosses Wasserdefizit) sind rot gefärbt, Jahre mit tiefem TWD sind grün gefärbt. Die intensiv gefärbten Felder indizieren eine Signifikanz¹, schwach gefärbte Felder einen Trend. Nicht markierte Felder liegen im Durchschnitt der fünf Jahre.

	2011	2012	2013	2014	2015
Buche trocken	rot	grau	grün	grau	grau
Buche feucht	grau	grau	grün	grau	grau
Fichte hoch	grün	rot	grau	grün	grau
Fichte tief	rot	grau	grau	grau	grau
Föhre	grau	grau	grau	grün	grau
Tanne	rot	grün	grau	grau	rot
Eiche	grau	grau	grün	grün	rot

¹ Mittleres TWD mehr als eine Standardabweichung über oder unter dem Mittelwert

6.2 Trockene und feuchte Jahre

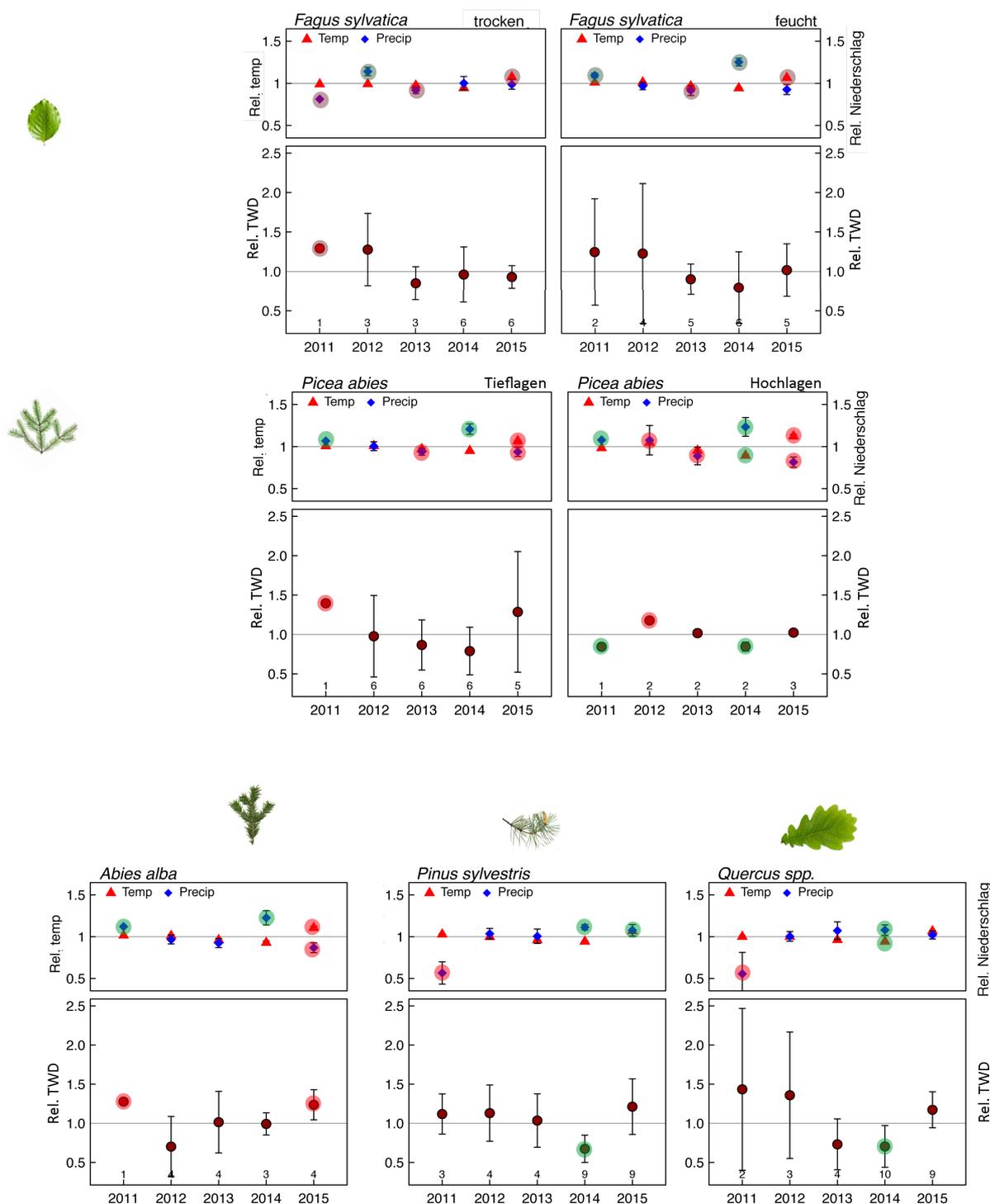


Abbildung 43. Jährliche Baumwasserdefizite gemittelt über die Wachstumsperiode für die verschiedenen Baumarten (z.T. mit Untergruppierungen). Die y-Skala wurde normiert auf 1.0 für das mittlere Baumwasserdefizit (TWD) über den gesamten Datensatz (2011–2015). Werte < 1 deuten auf feuchte Bedingungen (kein Trockenstress), Werte > 1 auf trockene Bedingungen (Trockenstress) hin. Farblich markiert sind die Datenpunkte deren Mittelwerte mindestens eine Standardabweichung vom Durchschnitt entfernt liegen. Rot bedeutet ein signifikant überdurchschnittliches TWD, grün ein unterdurchschnittliches TWD im jeweiligen Jahr. Auf dieselbe Weise wurden die relativen Abweichungen der Temperatur und des Niederschlags dargestellt. Überdurchschnittliche Temperaturen und unterdurchschnittliche Niederschläge sind rot markiert, unterdurchschnittliche Temperaturen und überdurchschnittliche Niederschläge sind grün markiert.

Die Gleichläufigkeit der TWD-Muster über alle Arten und Jahre hinweg (Box 11) ist deutlich grösser als beim Wachstum (Box 7). Wenn man in Box 11 die Resultate für die Fichten in höheren Lagen weglässt, ergibt sich ein ziemlich homogenes Bild, das mit einem hohen TWD im Jahr 2011 beginnt, gefolgt von drei Jahren mit eher unterdurchschnittlichem TWD und dann wieder mit hohem TWD im 2015. Das feuchte und regenreiche Jahr 2014 erscheint als das Jahr mit den am stärksten unterdurchschnittlichen TWD. Das Jahr 2011, und etwas weniger ausgeprägt das Jahr 2015, erscheinen als die Jahre mit dem überdurchschnittlichsten TWD, das heisst viele Bäume zeigten in diesen Jahren den grössten Trockenstress.

Bei genauerer Betrachtung der TWD über die Jahre lassen sich dann aber doch deutlich artspezifische Unterschiede erkennen (Abbildung 43). Das Baumwasserdefizit ist bekannt als Grösse, die an einem Standort weitgehend baumarten-unabhängig ist (Zweifel et al., 2007; Zweifel et al., 2005), d.h. unabhängig welche Baumart gemessen wird, bewegen sich die TWD häufig parallel in dieselbe Richtung. Die artspezifischen Unterschiede, die trotzdem auftreten erklären wir mit den unterschiedlichen Standorten auf denen die Arten wachsen (Abbildung 43). Damit lässt sich auch das unterschiedliche Muster der Fichte in höheren Lagen erklären (Box 11). Die mikroklimatischen Bedingungen dieser Gruppe unterscheiden sich besonders im Jahr 2012 deutlich von den übrigen Arten (und Gruppen) (Abbildung 43). Die Temperatur war für die Fichten in den höheren Lagen signifikant über dem Durchschnitt, während der Niederschlag nicht vom Durchschnitt abwich, was bei keiner anderen Baumart (-Untergruppe) im 2012 auftrat.

6.3 Kaum saisonale Variation des Mikroklima-TWD Zusammenhangs

Das Baumwasserdefizit (TWD) ist im Gegensatz zum Wachstum eine Grösse, die sehr direkt aus den klimatischen Bedingungen hergeleitet werden kann. Die gewichtete Differenz zwischen dem Dampfdruckdefizit in der Luft und dem Bodenwasserpotential erklärt das TWD zu einem sehr grossen Teil (Zweifel et al., 2007; Zweifel et al., 2005).

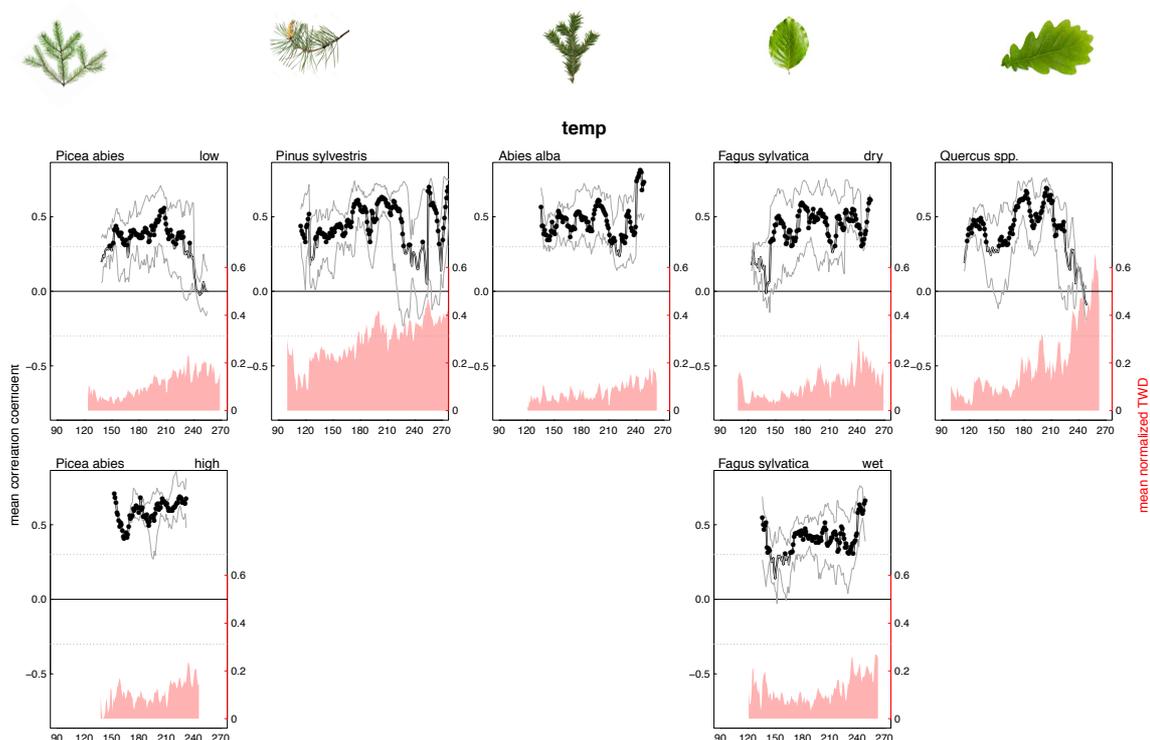


Abbildung 44. Moving window' Analyse des Zusammenhangs zwischen Temperatur und Baumwasserdefizit (TWD). Sogenannte ‚gleitende Fenster‘ („moving windows“) von 30 Tagen quantifizieren fortlaufend den Einfluss eines Klimaparameters auf das TWD (mean correlation coefficient). Die schwarze Linie stellt den Median über alle Einzelbäume und Standorte dar, die dünnen grauen Linien das 25% bzw. 75%-Quantil. Werte die über (oder unter) der gepunkteten Linie liegen sind signifikant positiv (oder negativ) zum TWD korreliert und mit schwarzen Punkten hervorgehoben. Die roten Flächen zeigen das mittlere TWD über die Wachstumsperiode. Datenaufösung: täglich.

Das Baumwasserdefizit (TWD) ist im Gegensatz zum Wachstum sehr eindeutig mit den mikroklimatischen Variablen Temperatur (Abbildung 42), Niederschlag (Abbildung 45), und Wasserdampfdruckdefizit VPD (Abbildung 46) korreliert. Es gibt nur geringe qualitative Unterschiede zwischen den Arten und es gibt keine grosse Variation über die Wachstumsperiode. Mit anderen Worten, die Beziehungen zwischen diesen Umweltvariablen und dem TWD ist sehr robust und sie können das TWD zu einem grossen Teil erklären (siehe auch die Multivariaten-Analysen im Kapitel 6.4). Dies steht im starken Kontrast zu den gleichen Analysen für das Wachstum (Kapitel 5.2). Einzig das Bodenwasserpotential im Oberboden zeigte keine konsistente Beziehung zum TWD über die Wachstumsperiode (Abbildung 47) mit einer entweder nicht signifikanten oder einer Beziehung, die im Verlaufe der Wachstumsperiode von positiv zu negativ wechselt.

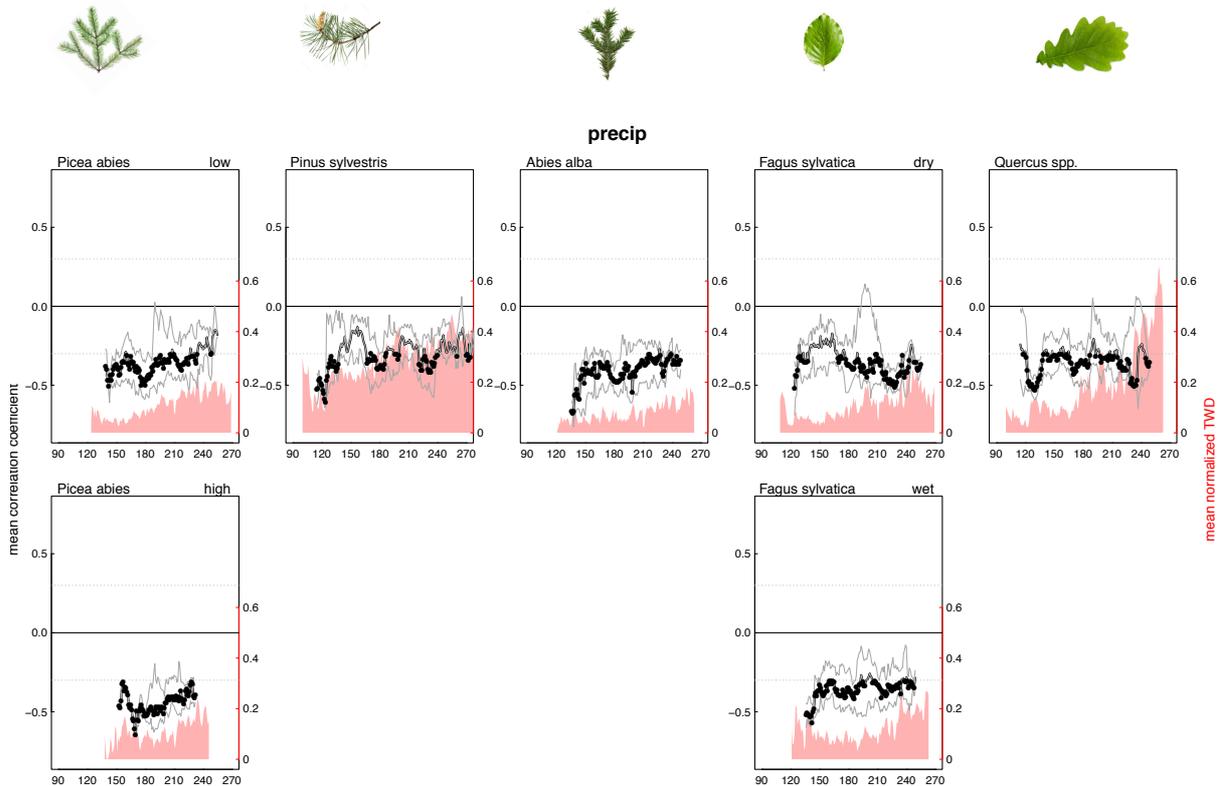


Abbildung 45. Moving window' Analyse des Zusammenhangs zwischen Niederschlag (precip) und Baumwasserdefizit (TWD). Details zur Darstellung finden sich in Abbildung 44.

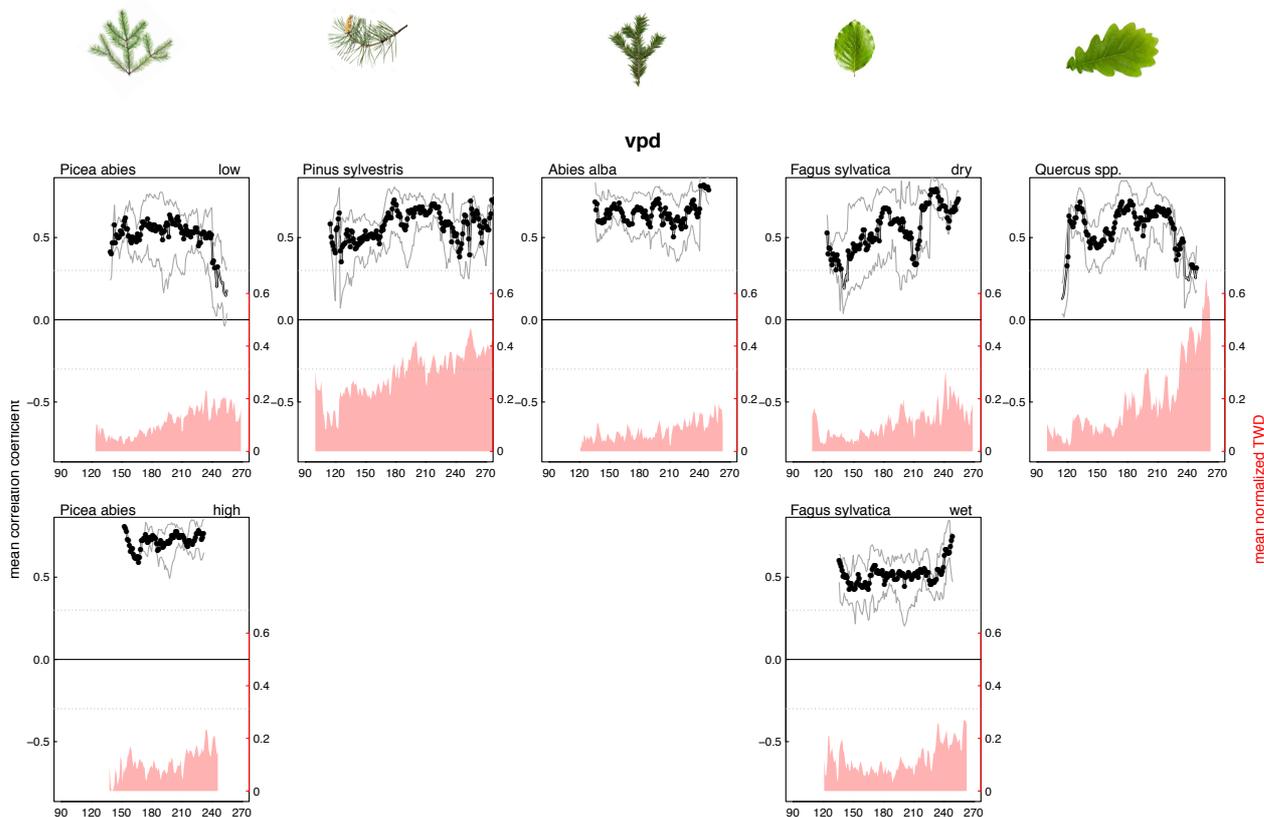


Abbildung 46. Moving window' Analyse des Zusammenhangs zwischen dem Dampfdruckdefizit (VPD) und Baumwasserdefizit (TWD). Details zur Darstellung finden sich in Abbildung 44.

Die Korrelation zwischen dem Bodenwasserpotential im Oberboden (SWP) und dem TWD zeigt für alle Arten einen Trend, der sich von (schwach) positiv zu signifikant negativ im Verlaufe der Wachstumsperiode verändert. Das bedeutet, dass zu Beginn der Wachstumsperiode das TWD nur bedingt grösser wird mit zunehmend abtrocknendem Boden, erst im weiteren Verlauf der Saison tritt dann dieser zu erwartende Zusammenhang (je trockener der Boden desto grösser das TWD) auch zu Tage.

Eine mögliche Erklärung für diesen Sachverhalt könnte die Wechselwirkung zwischen VPD und SWP sein. Unser (Boden-) Klima folgt normalerweise dem Muster von feucht im Frühling zu zunehmend (oder wechselnd) trocken im Sommer und Herbst. Dieses Muster spiegeln auch die generellen TWD Verläufe über die Wachstumsperiode wieder (Abbildungen 42–47). Die grössten Wasserflüsse im Stamm (und damit die grössten Unterdrücke und das grösste Schrumpfen = grosses TWD) treten dann in Bäumen auf, wenn die Differenz zwischen Lufttrockenheit (VPD) und Bodentrockenheit ([SWP]) am grössten ist (Zweifel et al., 2007). Dies steht in der Balance mit dem durchschnittlichen Level des Wasserpotentials eines Baumes (häufig als sogenanntes ‚pre-dawn-Wasserpotential‘ gemessen, hier als Nachtwasserdefizit bezeichnet), bei dem diese Differenz auftritt. Das heisst, bei relativ feuchten Bedingungen (z.B. zu Beginn der Wachstumsperiode; das Nachtwasserdefizit nahe 0) bedeutet ein gleichbleibendes VPD bei (moderat) zunehmender Bodentrockenheit (SWP) eine kleinere Wasserpotentialdifferenz zwischen Luft und Boden und damit auch ein kleineres TWD als bei einem komplett feuchten Boden. Der alleinige Treiber für das TWD ist in solchen Phasen die Transpiration, die selbst wiederum von Sonneneinstrahlung, relativer Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Wind abhängt. Diese Erklärung würde genau auf das Phänomen zwischen SWP und TWD zutreffen, welches in der frühen Wachstumsperiode in Abbildung 47 sichtbar wird.

Mit zunehmender Bodentrockenheit folgt das TWD dann dem Austrocknen des Bodens, d.h. die schrumpfenden Stämme können ihr Wasserdefizit über Nacht nicht mehr vollständig ausgleichen und das TWD wird gleichförmig mit dem sich austrocknenden Boden immer grösser. Das Gewicht des Bodenwasserpotentials

als erklärende Variable für das TWD wird dementsprechend immer grösser, der Einfluss der Transpiration und damit des VPD wird kleiner (Zweifel et al., 2007; Zweifel et al., 2005).

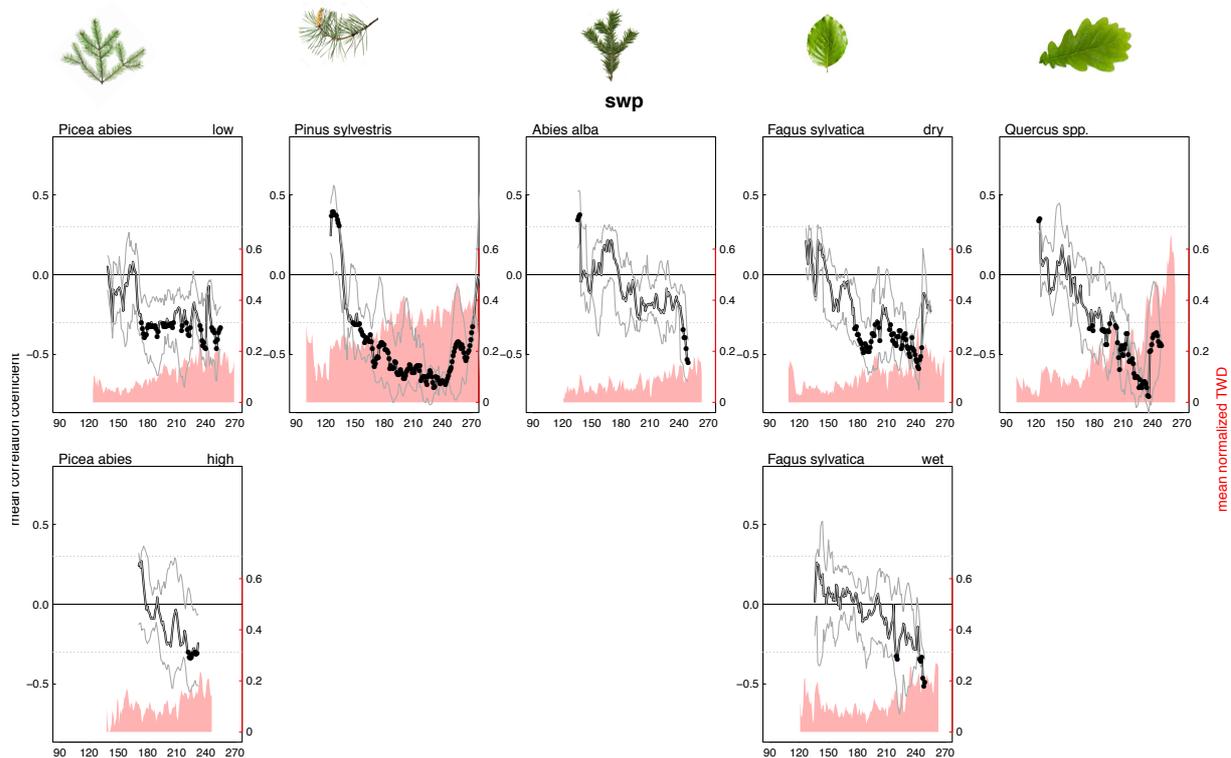


Abbildung 47. Moving window' Analyse des Zusammenhangs zwischen Bodenwasserpotential des Oberbodens und Baumwasserdefizit (TWD). Details zur Darstellung finden sich in Abbildung 44.

Interessant ist, dass die beiden Faktoren Wachstum und Baumwasserdefizit aus derselben Messung, der Stammradiusänderungs-Messung mit Punktdendrometern, stammen, aber verschiedene Reaktionen des Baumes auf die Umwelt zeigen.

Auf der einen Seite haben wir das radiale Wachstum des Stammes als einen hochgradig komplexen Prozess, der neben den aktuell herrschenden klimatischen Bedingungen durch Bedingungen aus früheren Perioden (Tage bis Jahre) vorbestimmt wird (z.B. die Knospenanlage im Vorjahr, den Kohlenstoffspeicher von vielen Jahren, oder die Langlebigkeit von Nadeln und dem mehrjährigen wasserleitenden Gewebe). Eine Hypothese dazu besagt, dass alle Vorbedingungen zusammen das maximal mögliche Wachstum eines Jahres festlegen, die aktuellen Wetterbedingungen dann aber bestimmen, inwieweit das auch erreicht werden kann (siehe Zweifel et al., 2006).

Das Baumwasserdefizit hingegen spiegelt den Wasserhaushalt eines Baumes im Allgemeinen und dessen Wasserspeicher im Speziellen wieder. Aus diesem Blickwinkel betrachtet ist es auch nicht weiter überraschend, dass das TWD viel unmittelbarer auf die äusseren Bedingungen reagiert als das Wachstum. Der Wasserhaushalt ist sehr viel sensitiver auf äussere Veränderungen da die dazugehörigen Prozesse (Wasseraufnahme, Wassertransport, Wasserspeicherung, etc.) sehr viel enger an die aktuellen Umweltbedingungen gekoppelt sind als die des Wachstums.

6.4 Multivariate Analyse der TWD-Treiber

Die generell engere Koppelung des TWD an die aktuellen mikroklimatischen Bedingungen als die des Wachstums wird durch unsere multivariate Analyse der erklärenden Faktoren für das Baumwasserdefizit (TWD)

bestätigt (Tabelle 6). Der Erklärungsgrad des TWDs liegt zwischen 52 und 75% (Tabelle 6) und beinhaltet die klimatischen Variablen VPD (aus Temperatur und relativer Luftfeuchte), Bodenwasserpotential (SWP), Niederschlag (NS) und Tag des Jahres (DOY). Um solch hohe Erklärungsgrade zu erhalten, muss das Analyse-Modell allerdings berücksichtigen, dass das Dampfdruckdefizit in der Luft (VPD) und das Bodenwasserpotential (SWP) als gewichtete Differenz eingehen (Zweifel et al., 2007; Zweifel et al., 2005), ansonsten erhält man deutlich tiefere R² (R² zwischen 28 und 60%, Daten nicht gezeigt). Diese gewichtete Differenz zwischen den Bedingungen in der Luft und im Boden tragen dem physikalischen Mechanismus Rechnung, dass Feuchtigkeitsgradienten (vom Boden über die Pflanze in die Atmosphäre) massgeblich für den Transport von Wasser verantwortlich sind. Das bedeutet, dass je grösser die Wasserpotentialdifferenz zwischen Luft und Boden ist, desto grösser ist der Wassertransport und desto grösser sind damit auch die Kräfte, die den wasserspeichernden Organen Wasser entziehen. Was dann z.B. ein Schrumpfen von Baumstämmen initiiert und damit ein sich vergrösserndes TWD.

Box 12. Was treibt das Baumwasserdefizit TWD?

Das Baumwasserdefizit lässt sich unabhängig von der Baumart mit der Trockenheit der Luft und der Bodenfeuchtigkeit an einem Standort abschätzen.

Im Gegensatz zum Wachstum ist das TWD damit unmittelbar von den herrschenden Bedingungen an einem Ort bestimmt. Offenbar spielen hier hauptsächlich physikalische Umweltfaktoren eine Rolle und weniger biologische (artspezifische) Prozesse.

Tabelle 6. Gemischte logistische Regressionsmodelle (linear mixed effects models) zur Erklärung des Baumwasserdefizits (TWD) aus mikroklimatischen Variablen. Erklärende Variablen (Fixed effects): gewichtete Differenz zwischen Wasserdampfdruckdefizit der Luft und dem Bodenwasserpotential (VPD.SWP), Niederschlag (NS), Tag des Jahres (DOY). Temperatur und Strahlung sind sehr eng korreliert mit dem VPD ($|r| \geq 0.58$) und wurden deshalb im Modell nicht separat berücksichtigt (Zielis et al., 2014). VPD.SWP ergibt sich aus der gewichteten Differenz $(VPD-SWP/k1)*k2$, nach Zweifel et al. (2005), wobei k1 und k2 wiederum Funktionen von SWP sind. Gruppierende Variablen (Random effects): Station / Baum / Jahr. Weiter berücksichtigt wurden Interaktionen zwischen dem DOY und den erklärenden Variablen (NS:DOY, etc.). Gelistet sind nur Interaktionen mit einem signifikanten Einfluss auf das Modell. N beinhaltet: Anzahl Jahre * Bäume / Anzahl Bäume / Anzahl Stationen/ Anzahl an Einzel-Beobachtungspunkten. Die Koeffizienten (Steigung bzw. Intercept) der erklärenden Variablen sind angegeben \pm den Standardfehler (SE). Signifikanzlevels: *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05. R² ist das Bestimmtheitsmass des Modells.

Art	Gruppe	N	Fixed effects \pm SE						Random effects			R2
			Intercept	VPD.SWP	NS	DOY	VPD.SWP:DOY	NS:DOY	Station	Baum	Jahr	
Fichte	Tieflage	55/15/6/ 9531	1.18 ± 0.11 ***	1.13 ± 0.02 ***	-0.09 ± 0.01 ***	0.31 ± 0.01 ***	0.26 ± 0.01 ***		0.11	0.20	0.59	0.75
Fichte	Hoch-	65/15/2/ 6667	1.27 ± 0.20 ***	0.98 ± 0.01 ***	-0.09 ± 0.01 ***	0.23 ± 0.01 ***	-0.03 ± 0.01 ***	-0.02 ± 0.01 *	0.24	0.31	0.31	0.64
Föhre		40/11/4/ 6690	3.05 ± 0.27 ***	2.17 ± 0.02 ***	-0.05 ± 0.02 **	0.28 ± 0.02 ***	-0.10 ± 0.02 ***		0.44	0.30	0.84	0.75
Tanne		25/9/4 3585	0.81 ± 0.19 ***	1.03 ± 0.02 ***	-0.11 ± 0.01 ***	0.28 ± 0.06 ***	0.18 ± 0.01 ***		0.24	0.00	0.70	0.63
Buche	Trocken	43/10/3 5625	0.57 ± 0.13 ***	0.51 ± 0.01 ***	-0.03 ± 0.01 ***	0.19 ± 0.01 ***	0.20 ± 0.01 ***		0.18	0.13	0.42	0.52
Buche	Feucht	42/10/5 8750	1.64 ± 0.18 ***	1.35 ± 0.02 ***	-0.11 ± 0.01 ***	0.27 ± 0.01 ***	0.08 ± 0.01 ***		0.32	0.06	0.67	0.63
Eiche		29/7/4 4698	1.36 ± 0.54 *	0.91 ± 0.03 ***	-0.15 ± 0.02 ***	0.41 ± 0.02 ***	0.14 ± 0.02 ***		1.05	0.20	0.40	0.69

Ähnlich wie beim Wachstum ist auch beim TWD wichtig, wann innerhalb der Wachstumsperiode ein gewisser Wert auftritt. Dies kann aus dem signifikanten Einfluss des DOY auf das TWD in der Multivariaten-Analyse geschlossen werden (Tabelle 6). Offenbar verändert sich auch beim TWD die Beziehung zu den erklärenden Faktoren mit Fortschreiten der Jahreszeit. Im Fall des TWD scheint damit aber nicht wie beim Wachstum die Polarität der Beziehung betroffen zu sein, als vielmehr die Gewichtung einzelner erklärender Variablen auf

die Grösse des TWD (Abbildungen 44–47). Oder in anderen Worten: eine bestimmte Konstellation von klimatischen Bedingungen führt in der frühen Wachstumsperiode zu einem anderen TWD als in der späten Wachstumsperiode. Beim Verwenden des TWD als Trockenstressindikator für eine Baumart ist diesen Zusammenhängen Rechnung zu tragen.

7 Hitzesommer 2015 – Was kümmert die Bäume ein heisser Sommer?

Die beiden Jahre 2014 und 2015 waren sehr unterschiedlich bezüglich ihrer klimatischen Bedingungen (Abbildung 48). Während der Sommer 2014 kühl und feucht war, war das 2015 nach einem feuchten Frühling heiss und trocken. Wie verschiedene der obigen Analysen schon gezeigt haben, war aber aus der Sicht der Bäume der Hitzesommer 2015 gar nicht so extrem wie er beispielsweise für Teile der Landwirtschaft war.

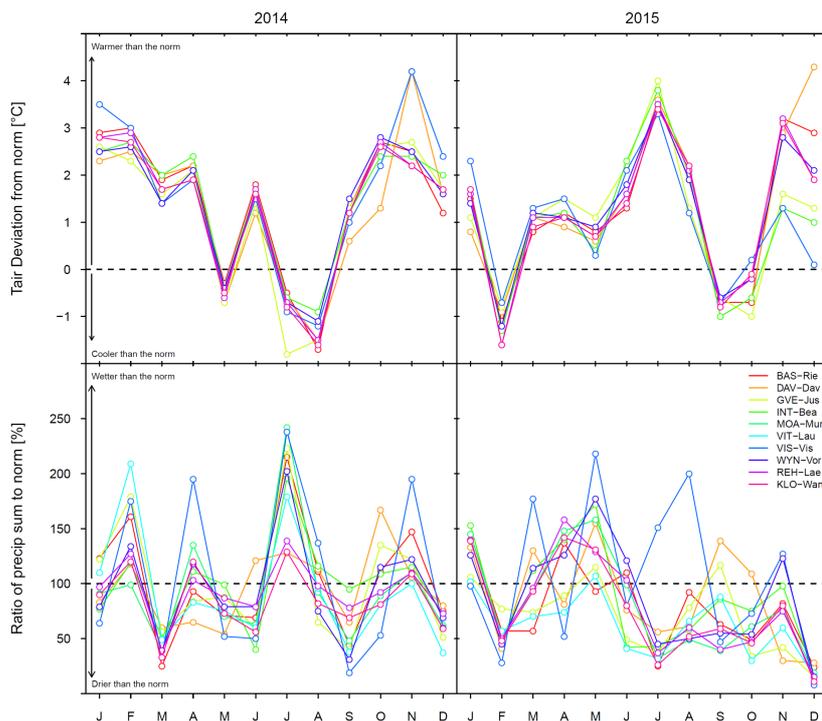


Abbildung 48. Abweichung der Temperatur und des Niederschlags der Jahre 2014 und 2015 vom Mittelwert der Jahre 1981 bis 2010 (Quelle MeteoSchweiz).

Die vier untersuchten Baumarten (Buche, Fichte, Tanne und Esche) in dieser Teilanalyse reagierten sehr unterschiedlich auf das Hitzejahr 2015 (Abbildung 49). Die Fichte an tiefgelegenen Standorten wuchs signifikant weniger im Jahr 2015 als im Jahr 2014 und zeigte damit die erwartete Reaktion. Die Tanne und die Esche zeigten kaum einen Wachstumstrend und schienen nicht unmittelbar auf den Hitzesommer 2015 zu reagieren. Im Wachstum tendenziell sogar zulegen konnte die Buche im Jahr 2015 (entgegen dem negativen Trend über die letzten 5 Jahre). Die Buche konnte offensichtlich von den Bedingungen im Jahr 2015 profitieren. Dazu gehörte neben der Hitze und Trockenheit im Sommer auch der sehr nasse Frühling. Über die Tatsache, dass Buchen vom Hitzesommer 2015 profitieren konnten, wurde auch von der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft berichtet (Stiegler et al., 2016) und wird durch unsere eigenen Resultate im Kapitel 4 bestätigt. Eine Rolle für das positive Abschneiden im Jahr 2015 könnte bei der Buche aber auch das Mast-Jahr 2014 gespielt haben. In solchen Jahren mit vielen Früchten wird das Holzwachstum in der Regel gedämpft und das darauffolgende Jahr ohne Mast erscheint dadurch auch ohne klimatischen Einfluss grösser. Dem ist speziell Rechnung zu tragen, wenn man wie wir hier in diesem Kapitel nur zwei Jahre vergleicht.

Allerdings haben die Resultate in den vorherigen Kapiteln schon gezeigt, dass die Buche auch unabhängig von solchen Begleiterscheinungen sehr gut mit warmen Temperaturen umgehen kann, sofern der Boden genügend feucht ist (siehe Kapitel 5).

Generell gilt, trockene Jahre haben einen Einfluss auf das Wachstum von Bäumen, allerdings spielt das Timing der auftretenden Trockenheit eine sehr grosse Rolle. Im Fall der Buche hätte ein weniger feuchter

Frühling mit früher einsetzender Trockenheit wohl ebenfalls zu einer Wachstumsreduktion geführt (Braun et al. 2017). Zudem gibt es grosse artspezifische Unterschiede im Ertragen von Trockenheit. Ein einzelner Hitzesommer kann deshalb extrem unterschiedliche Wirkungen auf das Wachstum haben. Während der Hitzesommer 2003 zu sehr viel grösseren unmittelbaren Wachstumseinbussen führte, war der Hitzesommer 2015 aus all den aufgeführten Gründen relative moderat in seiner Wirkung auf das Baumwachstum.

Mit dem Wissen um verzögerte Wachstumsreaktionen auf klimatische Extremereignisse, ist eine Wachstumseinbusse in den folgenden Jahren zumindest nicht unwahrscheinlich und wird Gegenstand einer nächsten Auswertung sein. Auch hier dürfte das Timing von weiteren ungünstigen klimatischen Bedingungen für das Wachstum eine ganz grosse Rolle spielen.

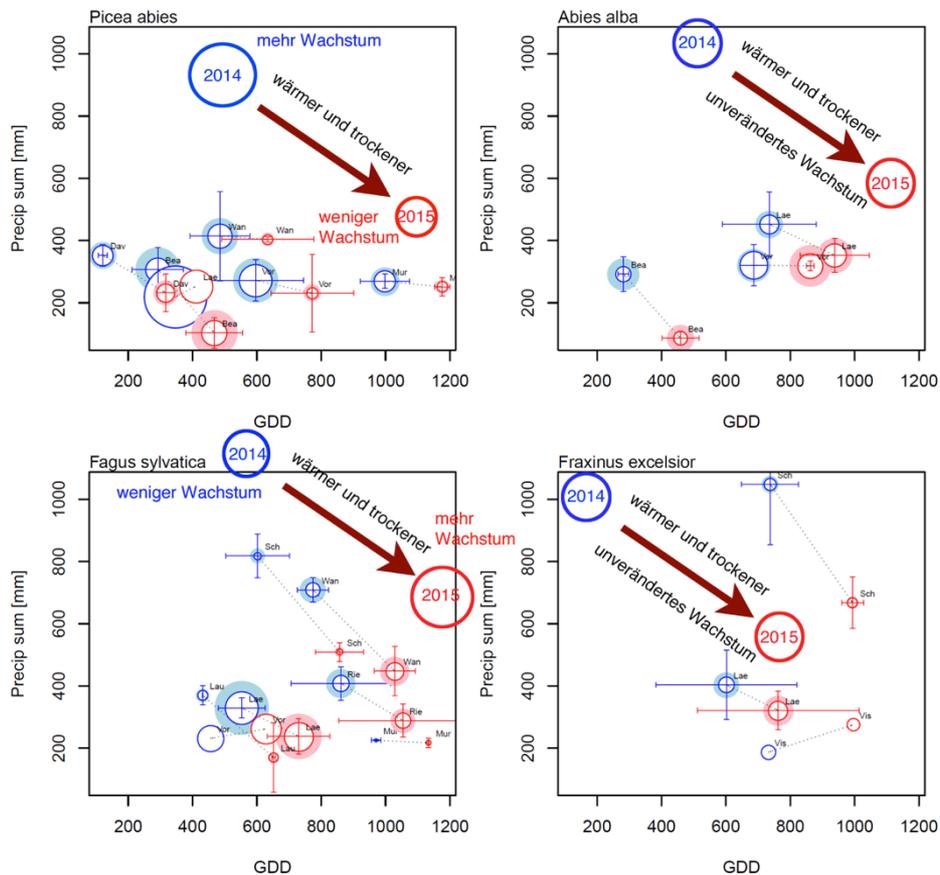


Abbildung 49. Veränderung des Wachstums (Grösse der Kreise) in Bezug zur Entwicklung der Wachstums-Grad-Tage (GDD) und des Niederschlags (precip sum) in den beiden Jahren 2014 (blau) und 2015 (rot). Die schematischen Pfeile mit den entsprechenden Kreisen und dem Text zeigen das generelle Muster der entsprechenden Beziehung. Jede Grafik zeigt eine andere Baumart: Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*), Buche (*Fagus sylvatica*) und Esche (*Fraxinus excelsior*).

8 Schlüsselresultate, Schlussfolgerungen und Ausblick

Das Messnetzwerk TreeNet bietet wohl weltweit eine einmalige Infrastruktur, um mit hochpräzisen Stammradiusänderungs-Daten sowohl Baumwachstum, wie auch den Baumwasserhaushalt von verschiedenen Baumarten über ein solch grosses Gebiet (die Schweiz) in fast-Echtzeit zu erfassen. Das derzeit involvierte Team ‚TreeNet‘ vereinigt ein breites Wissen über Klimatologie, Bodenprozesse, Baumanatomie und Baumphysiologie und hat in den letzten fünf Jahren massgeblich zu neuen (auch methodischen) Fortschritten im Gebiet der Ökophysiologie beigetragen.

Einzigartig sind aber nicht nur die Infrastruktur und die Manpower hinter dem Netzwerk, sondern vor allem auch die zeitliche Auflösung der Messdaten (Abbildung 1). Es existiert unseres Wissens keine andere Messinfrastruktur weltweit, die es ermöglicht Wachstums- und Wasserhaushalts-Daten von Bäumen in 10 Minuten-Schritten aufzulösen. Besonders für das Wachstum ist das ein Novum, das sehr viele neue Chancen zur Aufklärung von Zusammenhängen zwischen Umweltbedingungen und Wachstumsprozessen bietet. Die gezeigten Resultate sind aber nicht nur in ihrer zeitlichen Auflösung neu, sondern auch in ihren verwendeten Ansätzen. Dieser Report bildet nun die Grundlage für eine Vielzahl von wissenschaftlichen Publikationen, die in den nächsten 1 bis 2 Jahren umgesetzt werden sollen.

Das Setup der TreeNet-Daten ist stark, wenn es um zeitlich hochaufgelöste Analysen geht und weniger stark, wenn sich Fragen um jährliche Mittelwerte drehen. Weiter sind die Daten, resp. die Resultate aus den Analysen besser generalisierbar, wenn relative Vergleiche gemacht werden und sich ein bestimmtes Resultat nicht (nur) auf absolute Zahlen (Wachstum oder TWD) abstützt.

8.1 Einige Antworten

Die eingangs dieses Reports gestellten Fragen (Box 1) lassen sich wie folgt beantworten:

Lassen sich kontinuierliche Stammradius-Messungen in die funktionalen, physiologischen Grössen Wachstum und Wasserhaushalt umwandeln und analysieren?

Das Separieren von Stammradius-Daten in die wachstums- und wasserhaushalts-induzierten Fraktionen braucht Annahmen, unter welchen Bedingungen die Bildung von Zellen im Kambium möglich ist. Dieser Bericht verwendet das Konzept von Zweifel et al. (2016). Hier wird angenommen, dass Stämme nur wachsen können, wenn sie in einem (nahezu) wassergesättigten, nicht geschrumpften Zustand sind. Diese Annahme ist physiologisch und physikalisch untermauert, hat eine (empirisch belegte) Unschärfe von einigen Prozenten, konnte aber bis heute nicht mit einer unabhängigen Methode überprüft werden. Wir sind aber der Überzeugung, dass uns der Ansatz erlaubt, die Unterscheidung zwischen Wachstum und wasserinduziertem Schrumpfen und Schwellen mit einer Präzision zu machen, die zuverlässige Resultate liefert. Für Daten ab täglicher bis jährlicher Auflösung werden die getroffenen Annahmen fast irrelevant, d.h. die gemachten Annahmen betreffen hauptsächlich die innertäglich aufgelösten Daten (in diesem Bericht die stündlich aufgelösten Daten).

Wann wachsen Bäume? Gibt es artspezifische und standörtliche Unterschiede?

Der Zeitraum, in dem die untersuchten Schweizer Baumarten wachsen, ist auf 3 bis 4 Monate im Frühjahr/Sommer beschränkt. In dieser erstaunlich kurzen Zeit entsteht 95% des Jahreswachstums. Es gibt art- und orts-spezifische Unterschiede. Die grösste Abweichung von diesem generellen Wachstumsmuster zeigten die trockengestressten Föhren. Hier verlor sich das typische Wachstumsmuster und die z.T. sehr kleinen Radius-Zuwächse von nur noch einem Bruchteil eines mm pro Jahr konnten nicht einer spezifischen Wachstumsperiode zugeordnet werden, sondern erstreckten sich fast aufs ganze Jahr. Bäume wachsen vor allem nachts oder an feuchten Tagen mit ausgeprägten artspezifischen Tagesgängen.

Was sind die Treiber des Baumwachstums?

Baumwachstum kann nur zu 25 bis 45% aus den diesjährigen klimatischen Bedingungen erklärt werden. Innerhalb dieses Prozentsatzes hat der Niederschlag, die Temperatur und Luftfeuchtigkeit (kombiniert als Wasserdampfdruckdefizit VPD), das Bodenwasserpotential und der Zeitpunkt des Wachstums (DOY) die grösste Erklärungskraft. Die grosse erklärende Kraft des DOYs kann einerseits mit einem genetisch festgelegten Wachstumsprogramm erklärt werden, aber auch mit der Bildung von verschiedenartigen Zellen über den Verlauf der Wachstumsperiode. Es ist plausibel anzunehmen, dass diese zeitabhängige Zellbildung auch unterschiedliche Wachstumsbedingungen voraussetzt.

Was sind limitierende Bedingungen fürs Wachstum?

Das Dampfdruckdefizit der Luft zeigt die schärfsten Grenzen für das Wachstum. Dies ergibt sich daraus, dass trockene Luft immer auch eine hohe Transpiration bedeutet (Transpiration wird von der Sonneneinstrahlung, dem VPD und dem Wind getrieben) und dass die Stämme deswegen schrumpfen und nicht mehr in der Lage sind zu wachsen. Die Bodentrockenheit ist auch generell stark wachstumslimitierend, allerdings konnten wir Wachstum bei relativ trockenem Boden und gleichzeitig sehr feuchten Luftbedingungen messen. Dieses Resultat unterstreicht die Fähigkeit von Pflanzen im Allgemeinen und von Bäumen im Speziellen, dass sie in der Lage sind, Wasser über oberirdische Organe aufzunehmen. Zusätzlich unterstützt es die These, dass Bäume durch Osmoregulation zumindest kurzzeitig den Turgordruck, z.B. im Kambium, hochhalten können, um auch bei trockenen Bodenbedingungen einige Stunden pro Tag wachsen zu können.

Lässt sich Wachstum mit stündlich aufgelösten Daten besser aus Umweltbedingungen erklären, als mit jährlichen?

Nur ein kleinerer Prozentsatz des Wachstums (25–45%) kann mit diesjährigen klimatischen Bedingungen in Luft und Boden erklärt werden. Unsere Analysen zeigen, dass auch zeitlich hochaufgelöste Wachstumsdaten keine höhere Erklärungskraft in den mikroklimatischen Bedingungen finden. Der Grund dafür dürften die sogenannten 'ökologischen Memory-Effekte' sein. Diese Memory-Effekte beschreiben den Einfluss von Bedingungen in vergangenen Wochen, Monaten und Jahren, die sich in der Struktur und in den Reservestoffen abbilden und offensichtlich einen sehr grossen Einfluss auf das augenblickliche Wachstum haben. In anderen Worten könnte man sagen, die Geschichte des Baumes modifiziert seine Fähigkeit physiologisch auf die aktuellen Bedingungen zu reagieren. Das Wachstum ist da nur eine Komponente im Zusammenspiel der vielfältigen, physiologischen Prozesse. Wir haben für diesen Report bewusst alle Analysen zu Vergangenheitseffekten ausgeschlossen, weil wir primär die Annahme prüfen wollten, ob sich zeitlich höher aufgelöste Wachstumsdaten besser erklären lassen. Diese Annahme können wir nun ganz klar verwerfen.

Was lässt die Baumstämme schrumpfen und lässt sich das daraus resultierende Baumwasserdefizit mit den Umgebungsbedingungen erklären?

Das Baumwasserdefizit (TWD) wird zu einem sehr grossen Teil durch die Differenz zwischen Boden- und Lufttrockenheit erklärt. Das heisst, das Schrumpfen von Baumstämmen wird durch Trockenheit induziert und ist im Gegensatz zum Wachstum eng an die herrschenden Bedingungen in Luft und Boden gekoppelt und braucht deshalb, wenn überhaupt, kaum ökologische Memory-Effekte zur Erklärung. Erstaunlich, aber auch schon mehrfach bestätigt ist das Resultat, dass trotz aller artspezifischer physiologischer Unterschiede das TWD für alle Baumarten an einem Standort sehr ähnlich verläuft. Dies im Gegensatz zum Wachstum. Das Resultat unterstreicht die enge Koppelung des TWD an die physikalischen Bedingungen in Luft und Boden.

Welche Baumarten reagieren am sensitivsten auf Trockenstress?

Sensitivität gegenüber Trockenheit tritt bei allen untersuchten Baumarten auf. Es gibt aber graduelle Unterschiede. Die Föhre, z.B., zeigt generell die höchsten (relativen) Baumwasserdefizite, wenn verschiedene

Baumarten am selben Standort verglichen werden und auch ihre jährliche Wachstumsrate gehört in der Regel zu den kleinsten. Dies zeigt einerseits, dass die Föhre trotz kleinem Wachstum fähig ist, auch an relativ trockenen Standorten zu überleben. Es zeigt aber andererseits auch, dass die als trockenresistent bekannte Föhre an diversen Standorten am Rande ihrer physiologischen Möglichkeiten ist. Generell zeigen alle Baumarten, dass sie feuchte Perioden zum Wachsen brauchen. Je nach Baumart und Standort müssen dann nur noch sehr kurze Phasen reichen, um das überlebenswichtige Minimalwachstum (z.B. das Bilden von jährlich neuen Rindenzellen) zu sichern. Der Einfluss von Trockenheit lässt sich mit unseren Analysen auch klar vom Einfluss von Wärme auf das Wachstum unterscheiden. Die Buche zeigt zum Beispiel eine vergleichsweise hohe Wärmetoleranz, wenn die (Boden-) Feuchtebedingungen noch ausreichend sind. Andere Baumarten reagieren äusserst sensibel auf einen Anstieg der Lufttrockenheit (Tanne) oder generell auf Trockenheit in Luft und Boden (Fichte).

Gibt es Arten an gewissen Standorten, die an ihren physiologischen Grenzen sind?

Die Föhre scheint an verschiedenen Standorten im Wallis an der Grenze ihrer physiologischen Möglichkeiten angekommen zu sein. Ihr Wachstum ist über Jahre nur noch minimal oder es ist in gewissen Jahren gar nicht mehr messbar. Die Fichte zeigt in unseren Analysen, dass sie es lieber kühl und feucht hätte, dass sie aber generell ein grosses Potential besitzt, sich an veränderte Bedingungen anzupassen. Gerade bei der Fichte lässt sich aber aus unseren Daten nicht schlüssig beantworten, wo ihre physiologischen Grenzen erreicht sind. Letztlich sind aber auch keine Mortalitätsanalysen im Rahmen der bisher erfassten Daten möglich gewesen. Wir konnten aber quantifizieren, wann und wo welche Baumart ein grösseres Wachstum hätten erreichen können, wenn die Bedingungen näher bei ihren bevorzugtesten Umweltbedingungen gelegen hätten. Diese Diskrepanz zwischen tatsächlichen und potentiell optimalen Wachstumsbedingungen und den entsprechenden Wachstumsraten interpretieren wir als Hinweis auf mögliche klimabedingten Wachstumslimitierungen.

8.2 Einige offene Fragen

Die Fülle an Daten in hoher zeitlicher Auflösung ist geeignet, viele Fragestellungen zu bearbeiten und neue Analysewegen zu beschreiten. Für den vorliegenden Bericht wurden viele Möglichkeiten der Auswertung getestet, die nicht alle im Bericht gezeigt und diskutiert werden. Es ergaben sich neue Fragen und Themenstellungen und alternative Analysewege, die wir in Zukunft bearbeiten werden.

Offensichtlich relevant und immer wiederkehrend ist die Frage nach den ökologischen «Memory-Effekten» und deren Erklärungsgehalt für das Stammwachstum von Bäumen. Die nun vorliegende Zeitreihe bis 2018 ist prinzipiell für solche Analysen geeignet. Weiterhin ist der Einfluss des Standorts, der Stickstoffdeposition sowie des Nährstoffangebots von Bedeutung. Auch hierzu kann TreeNet noch weitere Beiträge liefern.

Eine weitere Frage ist die nach der Regionalisierbarkeit der TreeNet-Daten und ob und wie sich unterschiedliche Daten aus verschiedenen Netzwerken kombinieren lassen. Hierbei ist besonders die mögliche Verbindung von TreeNet-Daten mit den Aufnahmen des Landesforstinventars (LFI) gemeint. Das LFI ist eine Inventur, die in (5-) 10-Jahres-Intervallen durchgeführt wird. Die Übertragung von Ergebnissen des TreeNet zum – klimaabhängigen Anteil – des Wachstumsverlaufs könnte viel zur Erklärung der gefundenen Entwicklung beitragen. Es ist aus unserer Sicht ein erstrebenswertes und auch machbares Ziel, die 10-Jahres Daten des LFI mit Hilfe von TreeNet-Daten zeitlich zu interpolieren.

8.3 Ausblick

Die ursprüngliche Idee von TreeNet war, das Wachstum der Bäume entlang repräsentativer Gradienten von Klima, Höhenlage, Nährstoffangebot und Stickstoffdeposition zu untersuchen, was weitgehend gelungen ist. Deckt das Netzwerk mit seinen Standorten doch einen sehr weiten Teil der in der Schweiz auftretenden Gradienten ab. Allerdings gibt es räumlich noch ein paar Lücken, die wir in den nächsten Jahren schliessen wollen (z.B. in der Ostschweiz, im Jura und im Tessin). Ziel bleibt es neue Standorte an bestehende Infrastruktur

von Partnern anzubinden (z.B. Hölstein, Uni Basel oder Tessiner Standorte der WSL).

Die umfangreichen Auswertungen für diesen Bericht sollen nun in wissenschaftlichen Publikationen veröffentlicht werden. Dafür nutzen wir das bestehende Netzwerk von direkt beteiligten Personen innerhalb des TreeNet-Verbundes, aber es sind auch Zusammenarbeiten mit Wissenschaftlern ausserhalb des Netzwerkes vorgesehen. Eine Publikation über TreeNet als Messplattform in einer wissenschaftlichen Zeitschrift ist angedacht, und könnte das Netzwerk als solches international (noch) bekannter machen.

TreeNet hat mit Abschluss der ersten Fünfjahresperiode die «Kinderstube» durchlaufen und bewiesen, dass es sowohl zur Klärung von Wald-Klima-Fragen beitragen kann, und dabei gleichzeitig auch als Plattform für den wissenschaftlichen Austausch fungiert. Als nächstes ist geplant, Datenerfassung, Aufarbeitung und Auswertung soweit zu automatisieren, dass das Wachstum von Bäumen und ihr Wasserhaushalt in der Schweiz in fast-Echtzeit visuell erfahrbar gemacht werden kann. Dazu müssen Algorithmen entwickelt werden, die das vorhandene Datenmaterial von Messfehlern befreien und die bereinigten Daten in Grafiken umwandeln. Es soll in Zukunft einer breiten Öffentlichkeit möglich sein zu verfolgen, wann die einzelnen Baumarten wachsen, wo es regionale Unterschiede gibt und wie diese Prozesse mit aktuellen klimatischen Bedingungen zusammenhängen. Hierfür bräuchte es allerdings zusätzliche Ressourcen.

Und last but not least, die Finanzierung von TreeNet (Infrastruktur-Unterhalt und Auswertungen) sollte längerfristig wieder auf ein festes Fundament mit einem mehrjährig zugesicherten Budget gestellt werden können. In diesem Rahmen wären dann auch höherfliegende Ziele, wie oben skizziert, realistisch zu verfolgen.

9 Dank

Wir bedanken uns bei den folgenden Institutionen für die Unterstützung:

Bundesamt für Umwelt Wald BAFU (Finanzierung der Infrastruktur und Teilen der Lohnkosten)

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL (Finanzierung von Lohnkosten und der Infrastruktur der WSL_Boden-Standorte, Wissenschaftliche Zusammenarbeit mit verschiedenen Forschungseinheiten)

Institut für Angewandte Pflanzenbiologie IAP sowie den involvierten Kantonen, die zum **Interkantonalen Walddauerbeobachtungsprogramm** beitragen (Zusammenarbeit bei Feldarbeiten, Datenaustausch).

ETH Zürich (Finanzierung Infrastruktur Lägeren, Zusammenarbeit bei Feldarbeiten, Datenaustausch)

Netzwerk der **Langfristige Waldökosystemforschung LWF** (Zusammenarbeit bei Feldarbeiten, Datenaustausch)

SwissForestLab (Zusammenarbeit bei der Aufarbeitung und Auswertung von Daten)

Schweizer Netzwerk des **Integrated Carbon Observation System ICOS** (Finanzierung Infrastruktur Davos, Datenaustausch, Zusammenarbeit bei Feldarbeiten)

Meteotest (Datenbezug)

MeteoSchweiz (Datenbezug)

10 Referenzliste

- Aber, J. et al., 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems – Hypotheses revisited. *Bioscience*, 48(11): 921–934.
- Anderegg, W.R.L. et al., 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349(6247): 528–532.
- Basler, D.; Korner, C., 2014. Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. *Tree Physiol*, 34(4): 377–388.
- Bobbink, R. et al., 2015. Effects and Empirical Critical Loads of Nitrogen for Europe. *Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems*, 25, 85–127 pp.
- Braun, S., 2015. Die Eignung verschiedener Trockenheitsindices zur Abschätzung des Trockenheitsrisikos für den Wald und standortsspezifische Entwicklung 2050/2100. Schlussbericht eines Projekts im Forschungsprogramm "Wald und Klimawandel" von BAFU und WSL, ETH Zurich, Zurich.
- Braun, S., Schindler, C.; Rihm, B., 2014. Growth losses in Swiss forests caused by ozone: Epidemiological data analysis of stem increment of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst. *Environmental Pollution*, 192: 129–138.
- Braun, S., Schindler, C.; Rihm, B., 2017. Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: The role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate. *Science of the Total Environment*, 599: 637–646.
- Bueker, P. et al., 2012. DO3SE modelling of soil moisture to determine ozone flux to forest trees. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12(12): 5537–5562.
- Burgess, S.S.O.; Dawson, T.E., 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell Environm*, 27: 1023–1034.
- Chan, T. et al., 2016. Separating water-potential induced swelling and shrinking from measured radial stem variations reveals a cambial growth and osmotic concentration signal. *Plant Cell Environm*, 39(2): 233–244.
- Cuny, H.E. et al., 2015. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*, 1(11): 1–6.
- Dawson, T.E., 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia*(117): 476–485.
- Deslauriers, A., Rossi, S.; Anfodillo, T., 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia*, 25(2): 113–124.
- Dobbertin, M. et al., 2010. Effect of irrigation on needle morphology, shoot and stem growth in a drought-exposed *Pinus sylvestris* forest. *Tree Physiol*, 30(3): 346–360.
- Downes, G.M., Drew, D., Battaglia, M.; Schulze, D., 2009. Measuring and modelling stem growth and wood formation: An overview. *Dendrochronologia*, 27(2): 147–157.
- Drew, D.M., Downes, G.M., Battaglia, M., 2010. CAMBIUM, a process-based model of daily xylem development in *Eucalyptus*. *J Theor Biol*, 264(2): 395–406.
- Ehrenberger, W. et al., 2012. Concomitant dendrometer and leaf patch pressure probe measurements reveal the effect of microclimate and soil moisture on diurnal stem water and leaf turgor variations in young oak trees. *Funct Plant Biol*, 39: 297–305.
- Eilmann, B., Dobbertin, M.; Rigling, A., 2013. Growth response of Scots pine with different crown transparency status to drought release. *Annals of Forest Science*, 70(7): 685–693.
- Eilmann, B.; Rigling, A., 2012. Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiol*, 32(2): 178–187.
- Emberson, L.D., Ashmore, M.R., Cambridge, H.M., Simpson, D.; Tuovinen, J.P., 2000. Modelling stomatal ozone flux across Europe. *Environmental Pollution*, 109(3): 403–413.
- Etzold, S., Dobbertin, M., Waldner, P., Thimonier, A.; Schmitt, M., 2011a. The carbon cycle of LWF sites in Switzerland (Report für das Bundesamt für Umwelt), WSL, Birmensdorf.
- Etzold, S. et al., 2011b. The carbon balance of two contrasting mountain forest ecosystems in Switzerland: Similar annual trends, but seasonal differences. *Ecosystems*, 14(8): 1289–1309.

- Feichtinger, L.M., Eilmann, B., Buchmann, N.; Rigling, A., 2014. Growth adjustments of conifers to drought and to century-long irrigation. For Ecol Manag, 334: 96–105.
- Gimmi, U.; Bürgi, M., 2007. Using oral history and forest management plans to reconstruct traditional non-timber forest uses in the Swiss Rhone valley (Valais) since the late nineteenth century. Environ History, 13(2): 211–246.
- Haeni, M., 2014. Seeing the forest for the trees: Linking tree growth measurements to forest net carbon uptake. Doctoral thesis Thesis, Eidgenössische Technische Hochschule ETH Zürich, Zürich.
- Haeni, M. et al., 2017. Winter respiratory C losses provide explanatory power for net ecosystem productivity. Journal of Geophysical Research-Biogeosciences, 122(1): 243–260.
- Hettelingh, J.-P., Stevens, C.J., Posch, M., Bobbink, R.; de Vries, W., 2015. Assessing the Impacts of Nitrogen Deposition on Plant Species Richness in Europe. Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems, 25, 573–586 pp.
- Hinckley, T.M.; Bruckerhoff, D.M., 1975. The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. Canadian Journal of Botany - Revue Canadienne de Botanique, 53: 62–72.
- Hsiao, T.C., 2000. Leaf and root growth in relation to water status. Hortscience, 35(6): 1051–1058.
- Hsiao, T.C.; Acevedo, E., 1974. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. Agric Meteorol, 14: 59–84.
- Körner, C.; Paulsen, J., 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. Journal of Biogeography, 31(5): 713–732.
- Lindner, M. et al., 2014. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? Journal of Environmental Management, 146: 69–83.
- Lockhart, J.A., 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. J Theor Biol, 8: 264–275.
- Mellert, K.H. et al., 2017. Eur. J. For. Res., doi.org/10.1007/s10342-017-1092-x.
- Mencuccini, M. et al., 2017. An empirical method that separates irreversible stem radial growth from bark water content changes in trees: theory and case studies. Plant Cell and Environment, 40(2): 290–303.
- Michelot, A., Breda, N., Damesin, C.; Dufrene, E., 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. For Ecol Manag, 265: 161–171.
- Monson, R.K., Rosenstiel, T.N., Forbis, T.A., Lipson, D.A.; Jaeger, C.H., 2006. Nitrogen and carbon storage in alpine plants. Integrative and Comparative Biology, 46(1): 35–48.
- Nussbaumer, A. et al., 2016. Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. For Ecol Manag, 363: 237–251.
- Ogle, K. et al., 2015. Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. Ecology Letters, 18(3): 221–235.
- Oren, R., Phillips, N., Ewers, B.E., Pataki, D.E.; Megonigal, J.P., 1999. Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. Tree Physiol, 19(6): 337–347.
- Raspe, S., Zimmermann, L.; Wauer, A., 2016. Dem Wald den Puls gefühlt – Erste Ergebnisse aus dem forstlichen Umweltmonitoring zum Trockenjahr 2015, Zentrum Wald Forst Holz, Weihestephan.
- Rigling, A. et al., 2013. Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. Glob Change Biol, 19(1): 229–240.
- Rohner, B., Weber, P.; Thurig, E., 2016. Bridging tree rings and forest inventories: How climate effects on spruce and beech growth aggregate over time. For Ecol Manag, 360: 159–169.
- Schulla, J., 2015. Model Description WaSiM (verfügbar auf www.wasim.ch), ETH, Zürich.
- Slot, M., Janse-ten Klooster, S.H., Sterck, F.J., Sass-Klaassen, U.; Zweifel, R., 2012. A lifetime perspective of biomass allocation in *Quercus pubescens* trees in a dry, alpine valley. Trees - Struct Funct, 26(5): 1661–1668.
- Steppe, K., De Pauw, D.J.W.; Lemeur, R., 2008. Validation of a dynamic stem diameter variation model and the resulting seasonal changes in calibrated parameter values. Ecol Model, 218(3-4): 247–259.

- Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Lemeur, R.; Vanrolleghem, P.A., 2006. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiol*, 26: 257–273.
- Sterck, F.; Schieving, F., 2011. Modelling functional trait acclimation for trees of different height in a forest light gradient: emergent patterns driven by carbon gain maximization. *Tree Physiol*, 31(9): 1024–1037.
- Stiegler, J., Wörle, A., Zimmermann, L.; Dietrich, H.-P., 2016. Es war einmal ein heisser Sommer - Auswirkungen der Trockenperiode 2015 auf die Durchmesserentwicklung von Bäumen, Zentrum Wald Forst Holz, Weihenstephan.
- Sturm, N., Köstner, B., Hartung, W.; Tenhunen, J.D., 1998. Environmental and endogenous controls on leaf- and stand-level water conductance in a Scots pine plantation. *Ann Sci For*, 55(1–2): 237–253.
- Urbieta, I.R., Zavala, M.A.; Maranon, T., 2008. Human and non-human determinants of forest composition in southern Spain: evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of management over the past century. *Journal of Biogeography*, 35(9): 1688–1700.
- Vandegheuchte, M.W. et al., 2014. Long-term versus daily stem diameter variation in co-occurring mangrove species: Environmental versus ecophysiological drivers. *Agric For Meteorol*, 192: 51–58.
- Weber, P. et al., 2015. Zuwachs und Klimasensitivität von Baumarten im Ökogramm der kollinen und submontanen Stufe. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166(6): 380–388.
- Zielis, S. et al., 2013. Forest NEP is significantly driven by previous year's weather. *Biogeosciences Discussions*, 10: 15587–15611.
- Zielis, S. et al., 2014. NEP of a Swiss subalpine forest is significantly driven not only by current but also by previous year's weather. *Biogeosciences*, 11: 1627–1635.
- Zweifel, R., 2016. Radial stem variations – a source of tree physiological information not fully exploited yet. *Plant Cell Environ*, 39(2): 231–232.
- Zweifel, R., Bangerter, S., Rigling, A.; Sterck, F.J., 2012. Pine and mistletoes: how to live with a leak in the water flow and storage system? *J Exp Bot*, 63(7): 2565–2578.
- Zweifel, R., Haeni, M., Buchmann, N.; Eugster, W., 2016. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytol*, 211: 839–849.
- Zweifel, R.; Häslér, R., 2001. Dynamics of water storage in mature, subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiol*, 21: 561–569.
- Zweifel, R., Rigling, A.; Dobbertin, M., 2009. Species-specific stomatal response of trees to drought – a link to vegetation dynamics. *J Veg Sci*, 20: 442–454.
- Zweifel, R., Steppe, K.; Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J Exp Bot*, 58(8): 2113–2131.
- Zweifel, R., Zeugin, F., Zimmermann, L.; Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees – implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot*, 57(6): 1445–1459.
- Zweifel, R., Zimmermann, L.; Newbery, D.M., 2005. Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol*, 25: 147–156.

Zweifel et al. 2010 fehlt