

Zuwachs und Klimasensitivität von Baumarten im Ökogramm der kollinen und submontanen Stufe

Pascale Weber

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*

Caroline Heiri

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Mathieu Lévesque

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft und Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University (USA)

Tanja Sanders

Institut für Waldökosysteme, Thünen-Institut Eberswalde (DE)

Volodymyr Trotsiuk

Czech University of Life Sciences (CZ)

Lorenz Walthert

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Zuwachs und Klimasensitivität von Baumarten im Ökogramm der kollinen und submontanen Stufe

Obwohl in der Forstpraxis ein grosses empirisches Wissen über die Produktivität von einzelnen Baumarten am jeweiligen Standort vorhanden ist, wurde bisher wissenschaftlich noch wenig untersucht, wie die Bodeneigenschaften das Zuwachspotenzial verschiedener Baumarten entlang von Gradienten der Bodenwasser- und Nährstoffverfügbarkeit beeinflussen. Um die Produktivität und Klimaanfälligkeit von Baumarten unter Klimawandel abzuschätzen, besteht hier demnach eine Wissenslücke, insbesondere was produktive Standorte und Mischbestände der unteren Lagen betrifft. Mithilfe eines «Zuwachsökogramms» belegen wir baumarten- und standortspezifische Muster des mittleren jährlichen Grundflächenzuwachses und der mittleren Jahrringsensitivität (Stärke der Jahr-zu-Jahr-Schwankung) für Buche, Eiche, Esche, Fichte, Tanne und Waldföhre, basierend auf Jahrringdaten von 508 (ko-)dominanten Bäumen auf 27 Standorten. Der jährliche Grundflächenzuwachs (Mittelwert 1957–2006) korrelierte bei der Buche signifikant mit der Baumhöhe der dominanten Probestämme und erwies sich damit als möglicher alternativer Indikator für die Standortgüte. Dass die verschiedenen Baumarten auf demselben Standorttyp teilweise ähnliche Zuwächse vorzuweisen hatten, deutet auf eine vergleichbare Limitierung des Zuwachses durch vorherrschende Standortfaktoren hin. Die aus dem Jahrringwachstum abgeleitete mittlere Sensitivität – ein Mass für die Klimasensitivität – nahm bei Eiche und Esche ab, während sie bei der Waldföhre zunahm. Bei der Buche divergierten die Reaktionen, wobei wüchsige Standorte (gemessen am C:N-Verhältnis des Oberbodens) zunehmend sensitiv waren, was auf eine zunehmende klimatische Limitierung auf diesen Standorten hindeutet. Wir leiten daraus eine zentrale Rolle der Bodeneigenschaften für die Klimareaktion der Waldbestände tieferer Lagen ab, die bei der Abschätzung der zukünftigen Produktivität unbedingt stärker gewichtet werden sollte.

Keywords: basal area increment, climate change, growth ecogram, dendroecology, mean sensitivity, C:N ratio
doi: 10.3188/szf.2015.0380

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Zürich, E-Mail pascale.weber@alumni.ethz.ch

Die Standortfaktoren Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit und Wärme bestimmen zu einem grossen Teil die Produktivität von Waldbeständen (Otto 1994). Obwohl die Forstpraxis über grosse Erfahrung verfügt, wie Standortfaktoren das baumartenspezifische Wachstumspotenzial im Bestand beeinflussen, existieren relativ wenige wissenschaftliche Untersuchungen dazu. 1978 erarbeitete Keller einen Bonitätsschlüssel für Waldbestände der Schweiz, der anhand eines einfachen ökologischen Schemas Standorttypen Oberhöhenbonitäten (h_{dom} im Alter 50) zuordnet. Dabei nutzte Keller geschätzte Baumhöhen- und Baumaltersangaben aus pflanzensoziologischen Aufnah-

men, um die Bonitäten unter Anwendung der Ertrags tafeln abzuleiten. Im Gegensatz dazu werden in der vorliegenden Arbeit Jahrringanalysen verwendet, um den potenziellen (Grundflächen-)Zuwachs von Einzelbäumen und dessen Klimasensitivität auf verschiedenen Standorttypen der unteren Lagen zu ermitteln.

Bei jahrringkundlichen Studien interessierte lange nur der statistische Zusammenhang zwischen mittleren Zuwachsreihen (Jahrringchronologien) und klimatischen Faktoren, klassischerweise Temperatur und Niederschlag. Dabei wurden tiefer gelegene Standorte über lange Zeit vernachlässigt, da sie weniger temperaturlimitiert sind als Standorte an der oberen Waldgrenze und sich somit Temperatursig-

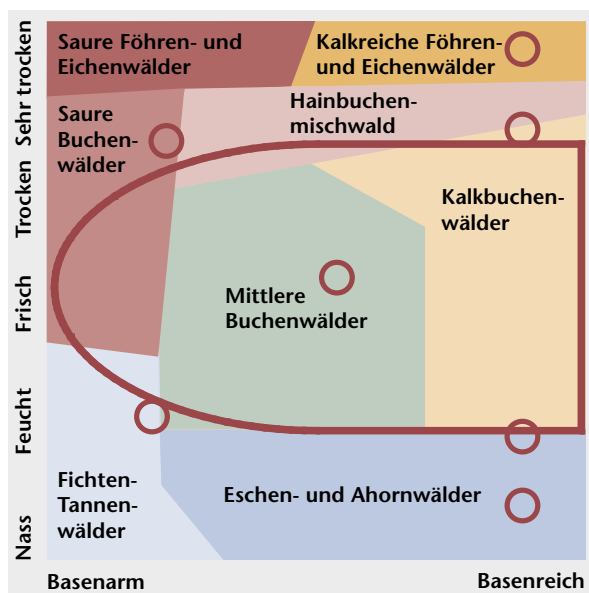


Abb 1 Ökogramm für die kolline und submontane Stufe, abgeändert nach Schmider et al (1994). Die Kreise verorten die beprobten Standorttypen, die umrandete Fläche den Dominanzbereich der Buche.

nale weniger ausgeprägt im Jahrringmuster niederschlagen (Schweingruber 1983). Im Kontext des Klimawandels werden zwar zunehmend auch Standorte der unteren, trockenen Waldgrenze untersucht, wo die Wasserverfügbarkeit der wachstumslimitierende Faktor ist. Der Fokus liegt dabei meist auf Standorten mit geringer Produktivität, welche häufig seltene Waldgesellschaften beinhalten. Die Ertragskunde befasst sich dagegen traditionellerweise mit wüchsigen Beständen auf häufig vorkommenden Standorttypen, untersucht meist jedoch nur gleichaltrige Reinbestände. Wüchsige Mischbestände der unteren Lagen werden also generell vernachlässigt.

Für die Holzproduktion im Schweizer Wald sind die Waldbestände der unteren Lagen von grosser Bedeutung (Brändli 2010). Unter Klimawandel fehlen uns damit insbesondere Studien, welche sich mit der Veränderung des Zuwachses der Bestände der kollinen und submontanen Stufe befassen und dabei auch Mischbestände und wüchsigere Standorte berücksichtigen.

Die vorliegende Studie soll deshalb mithilfe eines hier entwickelten «Zuwachsökogramms» eine neue Sichtweise auf das Zuwachspotenzial von Waldbeständen in der kollinen und submontanen Stufe der Schweiz eröffnen und eine Abschätzung ihrer Klimaanfälligkeit ermöglichen. Das Zuwachsökogramm ergänzt das klassische Ökogramm der Waldstandorttypen (Ellenberg & Klötzli 1972) mit dem auf der dritten Achse abgebildeten mittleren Grundflächenzuwachs von dominanten Einzelbäumen und schafft so eine Beziehung zwischen den Bodeneigenschaften und der Produktivität von Standorttypen. Mithilfe von Jahrringbeprobungen auf ausgewählten Standorten im Ökogramm für die kolline und submontane Stufe schätzen wir die Klimaanfälligkeit

des Zuwachses der Laubbaumarten Buche (*Fagus sylvatica*), Eiche (*Quercus* spp.) und Esche (*Fraxinus excelsior*) sowie der Nadelbaumarten Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*) und Waldföhre (*Pinus sylvestris*) ab. Wir evaluieren den Einfluss der Standortfaktoren entlang der Ökogramachsen Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit und konzentrieren uns dabei auf die Analyse der standort- und artenspezifischen Muster im mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs und in der mittleren Sensitivität von dominanten Einzelbäumen. Soweit möglich leiten wir daraus ab, wie sich der Zuwachs von Baumarten der unteren Lagen unter Klimawandel verhält und welche Rolle dabei der Standort spielt.

Material und Methoden

Wahl der Untersuchungsstandorte

Das Beprobungsdesign orientierte sich am Ökogramm für die kolline und die submontane Stufe nach Schmider et al (1994) (Abbildung 1). Anhand von GIS-basierten Abfragen wurden geeignete Standorte aus an der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL vorhandenen Datenbanken (Bodendatenbank und Vegetationsdaten) vorselektiert. Insgesamt wurden sieben Standorttypen für die Beprobung ausgewählt (Abbildung 1). Sie umfassen die mittleren (mesischen) Buchenwaldstandorte und schliessen die Feuchtgrenze der Buche mit dem Wechsel zum Eschenwald sowie ihre Trockengrenze mit dem Wechsel zum Eichenwald ein. Jeder dieser Standorttypen wurde mittels der folgenden Kriterien charakterisiert: Bodentyp, Gründigkeit, pH-Wert beziehungsweise Basensättigung, nutzbare Feldkapazität und Waldgesellschaft. Die so vorselektierten Bestände wurden anschliessend im Feld auf ihre Eignung überprüft, wobei folgende weitere Kriterien massgebend waren: Das Entwicklungsstadium der Bestände sollte fortgeschritten sein; das Baumalter sollte wenn möglich höher als 80 Jahre sein; die Bestände im Optimum der Buche sollten eine Baumhöhe von mindestens 40 m aufweisen; und nicht zuletzt sollten wir für die Beprobung auch die Erlaubnis der Waldeigentümer erhalten. Schliesslich wurden je drei Standorte für jeden der fünf Standorttypen mit Buche für eine Beprobung ausgewählt (mesisches Optimum, basenreich-feucht, basenreich-trocken, basenarm-feucht, basenarm-trocken) und je zwei Standorte für den reinen Eichen- (basenreich-sehr trocken) und den reinen Eschen-Standorttyp (basenreich-sehr feucht; Lage der Standorttypen siehe Kreise in Abbildung 1). Weitere sieben Standorte wurden beprobt, um die Fichte auf den Standorttypen «mesisch» und «basenreich-trocken» zu ergänzen. Ausserdem lag bereits eine weitere Beprobung eines mesischen Standorts («NEU») vor, welchen wir in die statistische Auswertung einbezogen.

Ort	Landeskoordinaten		Höhe über Meer (m)	Exposition	Neigung (%)	Jahresmitteltemperatur (°C)	Jahresniederschlag (mm)	KWB	SWB	nFK (mm)	pH (CaCl ₂)	Basensättigung (%)	C:N
	X	Y											
AOS	607 194	68 306	1000	SW	58	7.3	682	-123	-	82	6.1	98.1	15.0
BAR	602 200	249 150	650	S	55	8.1	1163	596	5	30	7.2	99.9	16.7
BAT	600 950	248 960	670	N	42	7.8	1206	702	96	121	7.1	99.9	13.4
BEI	658 500	233 330	580	NE	5	8.2	1208	602	330	198	6.1	98.7	11.5
BUE	618 025	256 640	660	SW	85	7.9	1092	587	-3	36	6.9	99.8	19.9
CHU	761 350	194 150	770	WNW	15	7.4	1007	539	-187	108	4.1	85.3	21.8
DAG	641 425	231 350	590	SW	100	8.2	1230	642	131	163	3.4	15.8	24.4
EPT	629 007	246 141	869	NNW	30	6.9	1261	798	158	177	4.4	89.5	13.4
ERM	723 664	278 535	550	N	6	8.2	989	378	325	244	7.1	99.9	10.3
MAN	656 670	267 850	455	SW	59	8.7	1134	540	66	119	4.1	75.1	20.3
MEL	748 300	214 500	500	NW	35	8.8	1308	841	194	176	3.1	10.4	20.7
NED	656 566	225 426	755	-	0	7.5	1318	716	330	204	5.1	97.4	11.5
NEK	659 495	219 659	565	NNW	2	8.4	1198	571	330	215	5.2	94.4	11.5
NES	681 740	281 775	530	SW	50	8.2	1016	437	27	119	7.1	99.9	16.8
NEU	682 307	282 081	570	N	58	8.2	1000	517	-22	71	7.3	99.9	14.5
OBE	730 875	256 170	565	NW	5	8.2	1211	602	330	211	7.2	99.9	13.2
OEF	644 000	245 000	455	N	20	8.8	1103	489	179	209	5.6	97.0	14.5
OTH	659 433	250 099	490	SE	15	8.7	1120	482	187	229	3.9	41.2	17.7
REI	630 740	222 660	680	ENE	6	7.8	1306	703	233	222	2.9	11.1	20.0
REM	654 650	263 250	595	SW	90	8.2	1205	598	-6	41	6.9	100.0	15.3
ROG	629 300	230 500	490	NW	20	8.7	1130	497	230	216	3.5	8.4	16.2
SCW	690 000	209 000	712	ESE	88	7.7	1757	1266	58	61	6.8	99.8	17.8
SIH	684 700	233 900	625	ENE	13	7.9	1377	839	176	166	3.5	23.5	14.8
TAG	727 719	277 497	520	-	0	8.4	978	350	185	221	4.7	93.8	12.7
UNT	650 000	240 000	510	N	26	8.6	1152	620	186	198	2.9	13.5	16.4
VEF	585 460	122 380	1280	SW	70	5.4	1199	867	-114	70	6.5	98.8	20.0
VOR	633 773	235 901	480	NW	14	8.7	1124	502	216	220	3.3	6.5	20.1

Tab 1 Lage, Klima und Bodeneigenschaften der Untersuchungsstandorte. Klimatische Wasserbilanz KWB und Standortwasserbilanz SWB von September bis August. Nutzbare Feldkapazität nFK bis 100 cm Bodentiefe. C:N=C_{org}:N_{tot}.

Zuwachspotenzial und Sensitivität

In den Jahren 2007 bis 2012 beprobten wir insgesamt 508 (vor)herrschende Bäume (nach Kraft 1884) auf total 27 Standorten (Tabelle 1). Mit einem Zuwachsbohrer wurden auf einer Stammhöhe von 1 m je zwei Bohrkern pro Probebaum entnommen. Ausserdem wurden der Brusthöhendurchmesser (BHD) und die Baumhöhe ermittelt. Die Jahrringe wurden an der WSL auf einem LINTABTM-Messtisch mit dem Programm TSAP-WinTM gemessen und kontrolliert. Für das Zuwachspotenzial wurden die Jahrringbreiten in jährliche Grundflächenzuwächse umgerechnet.

Unter der Annahme, dass ein Baum sein Zuwachspotenzial unter gegebenen Standortbedingungen bei vollem Licht erreicht, diente uns der Zuwachs von dominanten Einzelbäumen als Mass für die Produktivität einer Baumart am jeweiligen Standort. Es scheint uns daher wichtig, darauf hinzuweisen, dass wir ausschliesslich dominante und kodominante Bäume beprobten, um den Faktor Konkurrenz soweit als möglich auszuschalten. Das Zuwachspotenzial wurde als mittlerer jährlicher Grundflächenzuwachs

über die letzten 50 Jahre berechnet (Untersuchungsperiode 1957–2006). Daher war es erforderlich, dass diese Bäume laut unserer Einschätzung ihre Krone möglichst über 50 Jahre im Licht hatten, weshalb wir Bestände in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium bevorzugten.

In der Jahrringökologie dient die Sensitivität als Mass für die Limitierung des Wachstums durch äussere Faktoren, insbesondere durch das Klima. Die Sensitivität misst die Stärke der Schwankung der Jahrringbreite von einem Jahr zum nächsten (Schweinruber 1983). Die mittlere Sensitivität wird basierend auf der Jahrringmittelkurve ermittelt, welche sich wiederum aus dem Mittel aller Einzelbaumkurven eines Standortes berechnet. Die mittlere Sensitivität ist damit ein Mass für die Klimasensitivität der Baumart am Standort: Je weniger limitierend die klimatischen Faktoren wirken, desto weniger schwankt die Jahrringkurve von Jahr zu Jahr und desto kleiner ist die mittlere Sensitivität und umgekehrt. Zusätzlich wurde die Änderung der Sensitivität im letzten Jahrhundert untersucht. Dabei wurde die mittlere Sensitivität der Jahre 1931–1968 mit derjenigen der

Jahre 1969–2006 verglichen (Angabe der Änderung in %, d.h. Abnahme = Wert <100%, Zunahme = Wert >100%).

Standortfaktoren

Zur Charakterisierung der Standorte verwendeten wir mit dem DAYMET-Modell räumlich interpolierte Klimadaten von MeteoSchweiz (Thornton et al 1997), die durch die Forschungsgruppe Landschaftsdynamik der WSL zur Verfügung gestellt wurden. Nebst Temperatur und Niederschlag wurde die klimatische Wasserbilanz (KWB; Differenz zwischen Niederschlag und potenzieller Evapotranspiration; ein Trockenheitsindikator) verwendet (Tabelle 1). Ausgehend von den Bodendaten berechneten wir die nutzbare Feldkapazität (nFK) bis 100 cm Bodentiefe nach AG Bodenkunde (1982). Mithilfe dieses Parameters wurde ausserdem die Standortwasserbilanz (SWB) nach Grier & Running (1977), ein weiterer Indikator für Trockenheit, ermittelt.

Bei den bodenchemischen Standorteigenschaften benutzten wir jeweils die nach der Methode Walthert et al (2010) gemessenen Werte der oberen organischen Bodenhorizonte – wo die Bäume hauptsächlich ihre Nährstoffe aufnehmen – zur Berechnung eines Mittelwerts für pH, Basensättigung und für das Verhältnis von organischem Kohlenstoff zu Stickstoff ($C_{org}:N_{tot}$). Letzteres gilt als gutes Mass für die Nährstoffverfügbarkeit im Boden (Andrianarisoa et al 2009, Bardgett 2005).

Zuwachsökogramm und statistische Auswertung

Der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs von bis zu drei Einzelstandorten pro Standorttyp (Tabelle 2) wurde gemittelt und im Zuwachsökogramm eingetragen. Bei der mittleren Sensitivität und dem mittleren Baumalter gingen wir analog vor. Die Signifikanz von standort- und baumartenspezifischen Mustern wurde anhand einer Varianzanalyse (ANOVA) getestet.

Da für die Buche Daten von insgesamt fünf Standorttypen (von mehr als 15 Einzelstandorten) über grosse Standortgradienten vorlagen, wurden hier weitergehende statistische Analysen durchgeführt. Diese beinhalteten die Auswertung von linearen Beziehungen zwischen dem Grundflächenzuwachs, der mittleren Sensitivität, der Baumhöhe, dem Baumalter und allen klimatischen und edaphischen Standortfaktoren (aufgeführt in Tabelle 1). Für alle statistischen Analysen verwendeten wir das Programm R, Version 2.15.2 (R Core Team 2012).

Resultate

Der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs und die Sensitivität zeigten standort- und baumar-

tenspezifische Muster (Tabelle 2, Abbildung 2). Signifikante standortspezifische Unterschiede fanden sich nicht nur im Grundflächenzuwachs, sondern auch im Baumalter, dem BHD und der Baumhöhe (AOV: $p < 0.001$). Änderungen in der mittleren Sensitivität (Periode 1969–2006 verglichen mit Periode 1931–1968) waren signifikant baumartenspezifisch ($p < 0.001$). Signifikante baumartenspezifische Unterschiede waren jedoch auch beim Grundflächenzuwachs ($p < 0.001$), bei der mittleren Sensitivität ($p < 0.05$), dem BHD und der Baumhöhe auszumachen (beide $p < 0.001$).

Die Ökogramme geben einen Überblick über das Zuwachspotenzial anhand des mittleren jährlichen Grundflächenzuwachses (Abbildungen 2a und 2b, linke Spalte). Die Buche zeigte einen Zuwachs von rund $31 \text{ cm}^2/\text{J}$ in ihrem Optimum, während er am feuchten Rand ihres Verbreitungsareals noch rund die Hälfte davon und am trockenen Rand nur noch $9 \text{ cm}^2/\text{J}$ betrug. Bei der Eiche ergab sich eine Abnahme entlang des Feuchtegradienten von feucht ($22 \text{ cm}^2/\text{J}$) über trocken ($8.9 \text{ cm}^2/\text{J}$ im basenarmen, $5 \text{ cm}^2/\text{J}$ im basenreichen Standorttyp) bis sehr trocken ($3.3 \text{ cm}^2/\text{J}$). Die Esche lag im feuchten ($25 \text{ cm}^2/\text{J}$) und sehr feuchten Standorttyp ($19.9 \text{ cm}^2/\text{J}$) in einem ähnlichen Bereich wie die Eiche; im trockenen Standorttyp ($8.9 \text{ cm}^2/\text{J}$) wie die Buche. Bei den Nadelbaumarten ergab sich ein ähnliches Zuwachspotenzial im Bereich von 10 – $12 \text{ cm}^2/\text{J}$ im trockenen Standorttyp. Fichte und Tanne wiesen im feuchten Standorttyp wiederum ähnliche mittlere jährliche Grundflächenzuwächse auf (zwischen 31 und $36 \text{ cm}^2/\text{J}$). Die Fichtewuchs im Optimum ($31.5 \text{ cm}^2/\text{J}$) etwa gleich gut wie die Buche ($30.8 \text{ cm}^2/\text{J}$).

Die mittlere Sensitivität misst die Jahr-zu-Jahr-Schwankungen im Jahrringmuster und gilt als Mass für die Klimalimitierung an einem Standort. Insgesamt waren die standörtlichen Unterschiede in der mittleren Sensitivität innerhalb einer Baumart nicht sehr gross, obwohl bei Eiche und Fichte eine Tendenz auszumachen war, dass die Sensitivität mit zunehmender Trockenheit grösser wurde (Abbildungen 2a und 2b, rechte Spalte). Bei der Buche war die mittlere Sensitivität auf den basenarmen Standorttypen am grössten. Im Schnitt (über alle Standorte gemittelt) war die Sensitivität bei Buche und Waldföhre (beide 0.28) am grössten, wohingegen Esche (0.20) und Tanne (0.22) die tiefsten Sensitivitäten aufwiesen. Eiche (0.24) und Fichte (0.26) lagen dazwischen. Beim Baumalter war dagegen bei allen Baumarten ein klarer Standortgradient festzustellen, indem dieses auf feuchten Standorttypen am geringsten und auf trockenen Standorttypen am höchsten war (Abbildungen 2a und 2b, rechte Spalte).

Die Detailanalyse der Buchenwachstumsdaten mit den klimatischen und edaphischen Standortfaktoren zeigte einen schwach signifikanten negativen Zusammenhang zwischen dem mittleren

Ort	Standorttyp	Mittleres Alter (J)	Grundflächenzuwachs		Mittlere Sensitivität (-)	Änderung der mittleren Sensitivität (%)	Brusthöhen-durchmesser (cm)	Baumhöhe (m)	Anzahl Bäume
			Mittelwert (cm ² /J)	Standardabweichung (cm ² /J)					
Buche (<i>Fagus sylvatica</i>)									
REI	arm-feucht	98	16.5	9.8	0.313	94	36.5	26.2	10
ROG	arm-feucht	94	17.2	13.3	0.384	105	39.8	28.7	10
VOR	arm-feucht	99	18.9	10.4	0.285	79	39.1	31.6	10
BEI	reich-feucht	73	21.2	10.2	0.258	-	39.4	30.0	10
ERM	reich-feucht	70	13.5	6.0	0.244	-	30.8	27.7	6
OBE	reich-feucht	90	13.0	8.6	0.328	116	34.6	26.7	10
BAT	mesisch	121	24.6	11.5	0.225	111	49.0	40.8	10
OTH	mesisch	154	32.6	10.9	0.256	119	57.5	40.5	10
SIH	mesisch	118	35.2	9.5	0.276	142	60.9	39.8	11
NEU	mesisch	144	29.8	11.9	0.283	112	59.8	30.2	10
DAG	arm-trocken	108	10.8	4.9	0.263	93	31.1	18.1	10
MAN	arm-trocken	105	9.3	4.4	0.309	110	29.1	19.7	10
MEL	arm-trocken	160	6.9	2.6	0.319	91	30.6	14.0	10
BAR	reich-trocken	136	8.4	5.2	0.247	78	28.9	17.2	10
CHU	reich-trocken	148	20.3	8.3	0.244	98	46.0	25.3	8
NES	reich-trocken	145	9.9	5.0	0.248	95	37.7	20.7	10
SCW	reich-trocken	167	10.1	7.8	0.246	90	31.4	17.9	10
VEF	reich-trocken	162	9.5	4.0	0.297	97	35.9	12.8	10
	AOV (Standorttyp)	***	***		•	*	***	***	
Eiche (1 = Traubeneiche, <i>Quercus petraea</i>; 2 = Stieleiche, <i>Q. robur</i>)									
BUE ¹⁾	reich-sehr trocken	164	4.0	1.2	0.223	83	24.0	13.4	10
REM ¹⁾	reich-sehr trocken	117	2.5	1.3	0.294	92	17.4	9.0	10
BAR ¹⁾	reich-trocken	142	4.4	1.7	0.242	96	22.8	17.2	10
NES ¹⁾	reich-trocken	129	5.7	2.1	0.240	92	27.0	20.2	10
DAG ¹⁾	arm-trocken	105	10.9	5.5	0.228	102	31.6	18.3	10
MAN ¹⁾	arm-trocken	132	10.0	5.7	0.250	87	31.9	20.0	10
MEL ¹⁾	arm-trocken	152	5.7	2.3	0.273	84	27.4	13.0	10
ROG ²⁾	arm-feucht	75	20.0	8.6	0.219	85	39.8	27.0	10
VOR ²⁾	arm-feucht	143	24.1	9.6	0.216	81	49.7	30.8	8
	AOV (Standorttyp)	ns	**		ns	ns	*	*	
Esche (<i>Fraxinus excelsior</i>)									
NED	reich-sehr feucht	40	15.0	4.0	-	-	32.7	27.0	10
NEK	reich-sehr feucht	38	24.8	12.6	-	-	35.4	29.5	10
BEI	reich-feucht	96	29.7	10.2	0.217	80	51.0	34.8	11
ERM	reich-feucht	72	20.2	8.7	0.219	-	38.3	34.2	10
OBE	reich-feucht	78	25.2	9.1	0.191	87	44.8	30.1	10
BAR	reich-trocken	143	7.8	3.4	0.222	73	27.6	19.1	10
NES	reich-trocken	171	10.0	5.6	0.162	83	34.7	20.5	10
	AOV (Standorttyp)	**	•		ns	ns	•	**	
Fichte (<i>Picea abies</i>)									
REI	arm-feucht	120	37.3	14.3	0.253	128	61.3	33.7	10
ROG	arm-feucht	59	35.8	25.1	0.234	-	49.2	30.0	10
VOR	arm-feucht	66	29.9	11.7	0.203	-	46.5	35.0	10
EPT	mesisch	152	30.8	17.8	0.263	130	63.4	40.5	10
OEF	mesisch	104	27.6	11.1	0.250	117	51.8	39.3	10
TAG	mesisch	101	31.6	18.9	0.251	89	51.7	33.4	10
UNT	mesisch	114	32.1	14.9	0.262	119	58.5	44.1	10
AOS	reich-trocken	77	8.6	6.0	0.405	-	26.2	13.7	10
CHU	reich-trocken	149	17.2	7.2	0.207	97	44.3	30.9	10
SCW	reich-trocken	166	7.1	4.5	0.285	101	32.1	21.6	10
	AOV (Standorttyp)	*	***		ns	ns	•	*	
Tanne (<i>Abies alba</i>)									
REI	arm-feucht	80	26.9	10.7	0.205	79	45.9	28.6	10
ROG	arm-feucht	103	26.9	14.4	0.261	135	49.5	33.5	10
VOR	arm-feucht	91	39.5	16.5	0.236	136	53.6	33.1	10
OBE	reich-feucht	86	35.5	19.5	0.208	101	53.8	30.8	10
CHU	reich-trocken	132	10.5	4.0	0.211	-	33.1	26.4	10
	AOV (Standorttyp)	ns	ns		ns	ns	ns	ns	
Waldföhre (<i>Pinus sylvestris</i>)									
DAG	arm-trocken	100	13.1	4.5	0.251	115	41.5	18.6	4
MAN	arm-trocken	130	7.5	4.0	0.378	163	37.2	22.1	6
CHU	reich-trocken	148	12.2	4.1	0.218	129	40.3	25.8	10
NES	reich-trocken	150	5.5	2.5	0.333	133	39.7	22.7	10
VEF	reich-trocken	70	18.8	5.0	0.222	116	38.2	13.8	4
	AOV (Standorttyp)	ns	ns		ns	ns	ns	ns	
Baumart		•	***		*	***	***	***	
Standorttyp	AOV	***	***		ns	ns	***	***	
Baumart x Standorttyp	AOV	-	**		-	-	*	-	

Tab 2 Mittlerer jährlicher Grundflächenzuwachs, mittlere Sensitivität und Änderung der mittleren Sensitivität nach Baumart und Standorttyp. Änderung der mittleren Sensitivität: Periode 1969–2006 im Vergleich zur Periode 1931–1968; Werte <100 = Abnahme (grün), Werte >100 = Zunahme (gelb), grau = geringe Änderung. Resultate der ANOVA für standorttypen- und baumartenspezifische Unterschiede: *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05, • p < 0.1, ns nicht signifikant, – fehlende Werte aufgrund der jungen Bestände. Standorte in Kursivschrift wurden für die Erstellung der Zuwachsökogramme nicht weiter verwendet.

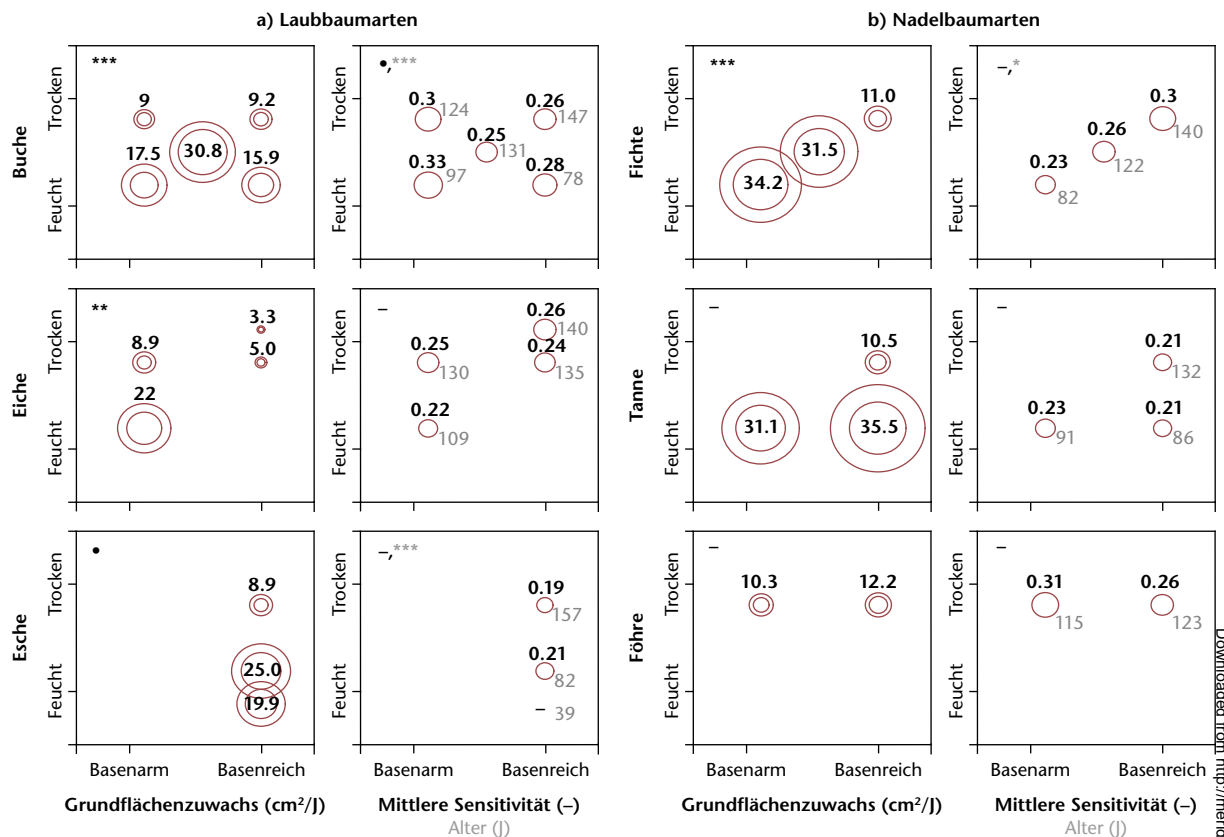


Abb 2 Zuwachsökogramme und Ökogramme der mittleren Sensitivität a) für die Laubbaumarten Buche, Eiche und Esche sowie b) für die Nadelbaumarten Fichte, Tanne und Waldföhre. Bei den Zuwachsökogrammen entsprechen die inneren Kreise dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs je Standorttyp, die äusseren Kreise dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs plus Standardabweichung. Bei den Ökogrammen der mittleren Sensitivität entsprechen die Kreise der mittleren Sensitivität (schwarz), ausserdem angegeben ist das mittlere Baumalter (grau). Signifikanzen für standortspezifische Unterschiede: *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, • $p < 0.1$, – nicht signifikant.

jährlichen Grundflächenzuwachs und dem C:N-Verhältnis im Boden auf (je nährstoffärmer, desto geringer der Zuwachs; Abbildung 3a, $p < 0.1$). Auch die Änderung der mittleren Sensitivität und die Baumhöhe korrelierten negativ mit dem C:N-Verhältnis (beide $p < 0.05$; Abbildungen 3b und 3 c). Jedoch zeigten weder der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs noch die Änderung der mittleren Sensitivität einen statistisch signifikanten Zusammenhang mit den klimatischen Einflussfaktoren Temperatur und Niederschlag oder mit den Trockenheitsindikatoren klimatische Wasserbilanz und Standortwasserbilanz. Der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs und die Baumhöhe korrelierten hochsignifikant miteinander ($R^2=0.82$, $p < 0.001$; Abbildung 3d). Hingegen zeigten weder der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs noch die mittlere Sensitivität einen signifikanten Zusammenhang mit dem Baumalter (Daten nicht gezeigt).

Diskussion

Grundflächenzuwachs als Produktivitätsmass und als Mass im Ökogramm

Der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs von dominanten Bäumen scheint ein gutes Mass für

die baumartenspezifische Produktivität an einem Standort zu sein. Dies zeigte sich auch darin, dass der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs und die Baumhöhe bei der Buche hochsignifikant korrelierten (Abbildung 3d). Üblicherweise wird für die Angabe der Produktivität die Oberhöhenbonität (h_{dom} , arithmetisches Mittel der 100 stärksten Bäume je ha) verwendet (Badoux 1966–1969), was vergleichbar ist mit der hier berechneten mittleren Baumhöhe der zehn dominanten Probebäume bei einer Beprobungsfläche von rund 1000 m². Unsere Resultate deuten also darauf hin, dass mittlere jährliche Grundflächenzuwächse von dominanten Bäumen aus Beständen in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium einen alternativen Indikator für die Wüchsigkeit eines Standorts abgeben könnten (Weber et al; in review)¹; dies gilt insbesondere auch für Mischbestände. Die Zuwachsökogramme zeigten denn auch klare Unterschiede im Wuchspotenzial zwischen den untersuchten Standorttypen auf. Interessant war auch zu sehen, dass die beprobten (ko-)dominanten Einzelbäume von gemeinsam vorkommenden Arten an einigen Standorttypen einen ähn-

1 WEBER P, HEIRI C, LÉVESQUE M, SANDERS T, TROTSIUK V ET AL (IN REVIEW) «Growth ecograms»: Soil nutrients play an important role for how tree species respond to climate change. Eur J For Res.

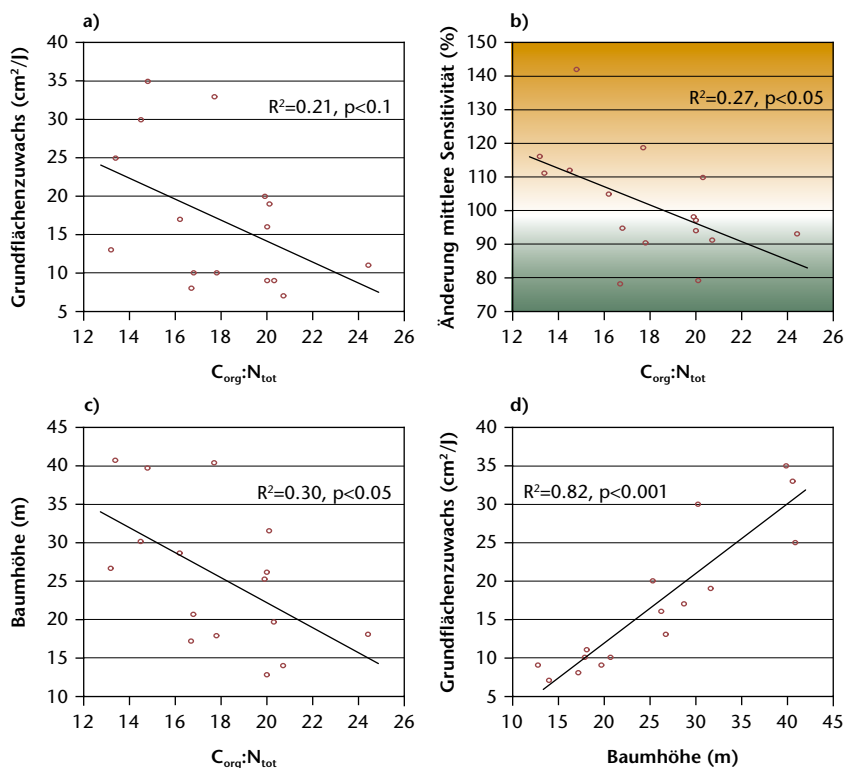


Abb 3 Beziehung bei der Buche zwischen dem Nährstoffgehalt im Boden ($C_{org}:N_{tot}$) und a) dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs, b) der Änderung der mittleren Sensitivität und c) der mittleren Baumhöhe sowie d) Beziehung zwischen der mittleren Baumhöhe der dominanten Probestämme und dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs. Änderung der mittleren Sensitivität: >100% = Zunahme (orange), <100% = Abnahme (grün). $C_{org}:N_{tot}$ = Verhältnis organischer Kohlenstoff- zu totalem Stickstoffgehalt, je höher dieser Wert, desto nährstoffarmer der Standort.

lichen mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs aufwiesen, was wiederum darauf hinweist, dass der Standorttyp nicht nur die maximale Baumhöhe, sondern auch den potenziellen Grundflächenzuwachs von Einzelbäumen – auf diesen Standorttypen offenbar sogar unabhängig von der Baumart – zu steuern vermag.

Einfluss der Standorteigenschaften auf die Klimaanfälligkeit

Interpretieren wir die vom Jahrringwachstum abgeleitete mittlere Sensitivität als ein Mass für die Klimaanfälligkeit, so lässt sich folgern, dass Buche, Eiche, Fichte und Waldföhre generell etwas klimasensitiver sind als Esche und Tanne. Bei letzteren beiden Baumarten sind womöglich die Einzelbäume stärker durch ihre Position im Bestand und individuelle Wachstumsmuster beeinflusst, wodurch die mittlere Sensitivität weniger ausgeprägt ausfällt. Was die Änderung der mittleren Sensitivität von einer ersten Phase im 20. Jahrhundert (1931–1968) zu einer zweiten Phase (1969–2006) betrifft, stach besonders die Abnahme der Klimasensitivität der Baumarten Eiche und Esche auf allen untersuchten Standorten heraus, währenddessen bei der Waldföhre auf den beprobten trockenen Standorttypen eine Zunahme der Sensitivität festzustellen war (Tabelle 2). Unter anderem

haben Arbeiten zur Ablösung der Waldföhre durch die Flaumeiche in den unteren Lagen des Wallis gezeigt, dass diese Art womöglich besser an ein sich veränderndes Klima angepasst ist als die Waldföhre (Eilmann et al 2011, Weber et al 2007). Fichte und Tanne zeigten abnehmende, aber auch zunehmende Sensitivitäten, Letzteres eher auf feucht-basarmen und mesischen Standorten. Hier könnte nebst dem Klimawandel auch die Versauerung der Standorte beziehungsweise eine Stickstoffsättigung durch Stickstoffdepositionen aus der Luft (Aber et al 1989) einen Einfluss haben, auch wenn Solberg et al (2009) bei der Fichte keinen negativen Zusammenhang zwischen Stickstoffdeposition und Wachstum auf potenziell versauerten Standorten feststellen konnten. Bei der auf fünf sehr unterschiedlichen Standorttypen beprobten Buche divergierten die Sensitivitätsänderungen in Abhängigkeit des Standorttyps signifikant (Tabelle 2); so nahm die Sensitivität insbesondere auf den wüchsigen mesischen Standorten zu. Dieses Ergebnis wird ausserdem dadurch bestätigt, als dass das C:N-Verhältnis im Oberboden als einziger Umweltfaktor einen Einfluss auf die Änderung der mittleren Sensitivität zu haben scheint, wobei die Sensitivität an nährstoffreichen Standorten zu- und an nährstoffarmen Standorten abnahm (Abbildung 3b; siehe auch Weber et al 2013). Auch bei Scharnweber et al (2011) wiesen feuchtere Buchenstandorte im Vergleich zu trockenen eine Zunahme der Sensitivität und vermehrte Wachstumseinbrüche (negative Zeigerjahre) auf. Diese Resultate deuten darauf hin, dass sich gerade an produktiven Standorten, wo die Bäume grosse Höhen und Durchmesser aufweisen, eine zunehmende Wachstumslimitierung manifestiert. Dies könnte eine Folge von verstärkter Sommertrockenheit sein, die sich auf diesen Standorten stärker auswirkt als auf Trockenstandorten, wo die Bäume physiologisch – zum Beispiel durch die geringere Baumhöhe – bereits an Trockenheit angepasst sind.

Mit unseren Daten können wir keine Aussage zur Mortalität machen, welche gegebenenfalls die Produktivität einer Baumart im Bestand über kürzer oder länger stark verringern kann. Andererseits können heute neu aufkommende Bäume ihre Physiologie besser an die aktuell vorherrschenden Standortbedingungen anpassen; sie wachsen dann beispielsweise weniger stark in die Höhe. Eine standortspezifisch zunehmende Sensitivität lässt also nicht unbedingt auf ein zu erwartendes generelles Ausfallen der Baumart am Standort schliessen, da die sich neu etablierenden Bäume womöglich besser adaptiert sein werden als die heute vorherrschenden Bäume.

Schlussfolgerungen

Es ist anzunehmen, dass sich die Standorttypen unter Klimawandel nicht linear verändern, da



Abb 4 Auf wüchsigen Standorten reagieren die Bäume zunehmend sensitiv auf das Klima (mesischer Standorttyp mit Buche in Othmarsingen). Foto: Pascale Weber

die Klimaveränderung auch saisonale Veränderungen im Niederschlag mit sich bringt und die Böden dieses Wasser unterschiedlich zu speichern vermögen. Der Bodenwassergehalt hat zusammen mit dem vorhandenen Nährstoffpool einen entscheidenden Einfluss auf die pflanzenverfügbaren Nährstoffe. Es muss daher davon ausgegangen werden, dass die Baumarten standortspezifische Reaktionen in ihrer Produktivität zeigen, wie sich dies hier analog in den Sensitivitätsveränderungen abgebildet hat. Aufgrund der Reaktionen der Buche, aber auch von Fichte und Tanne ist auf wüchsigen Standorten der kollinen und submontanen Stufe mit einer zunehmenden Limitierung des Grundflächenzuwachses und damit einem Rückgang der Produktivität zu rechnen (Abbildung 4). Eine massgebende Rolle in Bezug auf die Wachstumsreaktion der Bäume unter Klimawandel dürften die Bodeneigenschaften spielen. Entsprechend sollten diese für Modellierungen des künftigen Waldwachstums stärker beachtet werden. Die vorliegende Untersuchung gibt Anhaltspunkte dafür, wie sich das Wachstum der Hauptbaumarten unter Klimawandel in der kollinen und submontanen Stufe verändern dürfte. Um die Klimaanfälligkeit von Beständen in diesen Lagen insgesamt abschätzen zu können, wären die hier vorliegenden Resultate mit baumartenspezifischen Mortalitäts- und Verjüngungsraten zu ergänzen. ■

Eingereicht: 15. Februar 2015, akzeptiert (mit Review): 10. September 2015

Dank

Wir danken allen am Projekt Beteiligten, insbesondere der WSL-Forschungseinheit «Waldböden und Biogeochemie» sowie den Zivildienstleistenden. Ausserdem bedanken wir uns bei den Waldeigentümern und den Forstdiensten für die Beprobungserlaubnis und die Bereitschaft für gemeinsame Beprobungen sowie beim BAFU/WSL-Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel» für die Finanzierung des Projektes «Klimaanfälligkeit von Waldbeständen im Mittelland» (KABIM).

Literatur

- ABER JD, NADELHOFFER KJ, STEUDLER P, MELILLO JM (1989)** Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* 39: 378–386.
- AG BODENKUNDE (1982)** Bodenkundliche Kartieranleitung. Stuttgart: Schweizerbart. 331 p.
- ANDRIANARISOA KS, ZELLER B, DUPOUEY JL, DAMBRINE E (2009)** Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *For Ecol Manage* 257: 2241–2253.
- BADOUX E (1966–1969)** Ertragstabellen für die Fichte, die Tanne, die Buche und die Lärche. Birmensdorf: Eidg Anst forstl Versuchswes.
- BARDGETT RD (2005)** The biology of soil: a community and ecosystem approach. Oxford: Oxford Univ Press. 242 p.
- BRÄNDLI UB, EDITOR (2010)** Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004–2006. Birmensdorf: Eidgenöss Forsch.anstalt WSL. 312 p.

- EILMANN B, ZWEIFEL R, BUCHMANN N, GRAF PANNATIER E, RIGLING A (2011) Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *J Exp Bot* 62: 2763–2771.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt Eidg Anst forstl Versuchswes* 48: 587–930.
- GRIER CG, RUNNING SW (1977) Leaf area of mature northwestern coniferous forests: relation to site water balance. *Ecology* 58: 893–899.
- KELLER W (1978) Einfacher ertragskundlicher Bonitätsschlüssel für Waldbestände in der Schweiz. *Mitt Eidg Anst forstl Versuchswes* 54: 3–98.
- KRAFT G (1884) Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover: Klindworth's. 147 p.
- OTTO HJ (1994) *Waldökologie*. Stuttgart: Ulmer. 391 p.
- R CORE TEAM (2012) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing <http://cran.r-project.org> (2.9.2015).
- SCHARNWEBER T, MANTHEY M, CRIGEE C, BAUWE A, SCHROEDER C ET AL (2011) Drought matters. Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For Ecol Manage.* 262: 947–961.
- SCHMIDER P, KÜPER M, TSCHANDER B, KÄSER B (1994) Die Waldstandorte im Kanton Zürich. *Waldgesellschaften, Waldbau, Naturkunde*. Zürich: VDF. 287 p.
- SCHWEINGRUBER FH (1983) *Der Jahrring: Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie*. Bern: Haupt. 234 p.
- SOLBERG S, DOBBERTIN M, REINDS GJ, LANGE H, ANDREASSEN K ET AL (2009) Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *For Ecol Manage* 258: 1735–1750.
- THORNTON PE, RUNNING SW, WHITE MA (1997) Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *J Hydrol* 190: 214–251.
- WALTHERT L, GRAF U, KAMMER A, LUSTER J, PEZZOTTA D ET AL (2010) Determination of organic and inorganic carbon, delta C-13, and nitrogen in soils containing carbonates after acid fumigation with HCl. *J Plant Nutr Soil Sci* 173: 207–216.
- WEBER P, BUGMANN H, PLUESS A, WALTHERT L, RIGLING A (2013) Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees* 27: 171–181.
- WEBER P, BUGMANN H, RIGLING A (2007) Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *J Veg Sci* 18: 777–792.

Accroissement et sensibilité au climat des espèces d'arbres dans l'écogramme pour les étages de végétation collinéen et submontagnard

Dans la pratique sylvicole, il existe une grande connaissance empirique sur la productivité de chaque espèce d'arbres selon les propriétés du site. Toutefois jusqu'à maintenant peu d'études scientifiques ont étudié l'influence des propriétés édaphiques sur le potentiel de croissance des diverses espèces d'arbres. De plus, il y a un manque de connaissances sur la productivité et la vulnérabilité des espèces d'arbres face au changement climatique, en particulier en ce qui concerne les peuplements forestiers mixtes de basse altitude. À l'aide d'un «écogramme d'accroissement», nous avons analysé l'accroissement annuel moyen en surface terrière et la sensibilité moyenne (variabilité interannuelle dans la croissance radiale) du hêtre, du chêne, du frêne, de l'épicéa, du sapin et du pin sylvestre par mesure des largeurs de cernes effectuées sur 508 arbres (co-)dominants sur 27 sites. Pour le hêtre, l'accroissement annuel moyen de la surface terrière entre 1957 et 2006 était significativement corrélé avec la hauteur des arbres dominants échantillonnés, ce qui indique que cette variable dendrométrique peut être utilisée comme une alternative pour évaluer la qualité des sites. De plus, le fait que les différentes espèces d'arbres ont montré une productivité similaire sur les mêmes sites indique une limitation de croissance comparable, prédisposée essentiellement par les conditions du site. La sensibilité moyenne – un indicateur de la sensibilité au climat – a diminué pour le chêne et le frêne, tandis que pour le pin elle a augmenté. Le hêtre a montré une réaction divergente avec une augmentation de sa sensibilité sur sites fertiles (sites avec des valeurs de C:N faibles), ce qui suggère une limitation grandissante de cette espèce aux conditions climatiques sur ces sites. Cette étude démontre le rôle central qu'exercent les propriétés du sol sur la réponse climatique des forêts de basse altitude et de l'importance de leur prise en compte lors de l'estimation de la productivité forestière future.

Growth potential and climate sensitivity of tree species in the ecogram for the colline and submontane zone

In forestry practice a large amount of empirical knowledge exists about the productivity of individual tree species in relation to site properties. However, so far, only few scientific studies have investigated the influence of soil properties on the growth potential of various tree species along gradients of soil water as well as nutrient availability. Thus, there is a research gap to estimate the productivity and climate sensitivity of tree species under climate change, especially regarding productive sites and forest admixtures in the lower elevations. Using what we call a «growth ecogram», we demonstrate species- and site-specific patterns of mean annual basal area increment and mean sensitivity of ring width (strength of year-to-year variation) for *Fagus sylvatica*, *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Abies alba* and *Pinus sylvestris*, based on tree-ring data from 508 (co-)dominant trees on 27 locations. For beech, annual basal area increment (average 1957–2006) was significantly correlated with tree height of the dominant sampling trees and proved itself as a possible alternative for assessing site quality. The fact that dominant trees of the different tree species showed partly similar growth potential within the same ecotype indicates comparable growth limitation by site conditions. Mean sensitivity of ring width – a measure of climate sensitivity – had decreased for oak and ash, while it had increased in pine. Beech showed diverging reactions with increasing sensitivity at productive sites (as measured by the C:N ratio of the topsoil), suggesting an increasing limitation by climate at these sites. Hence, we derive an important role of soil properties in the response of forests to climate change at lower elevations, which should be taken into account when estimating future forest productivity.