

Die Auswirkungen des globalen Wandels auf Schweizer Wälder aus ökophysiologischer Sicht

Sebastian Leuzinger Waldökologie, Institut für Terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)*

Effects of global change on Swiss forests from an ecophysiological point of view

As a consequence of global change, our forests experience abruptly changing environmental conditions. Atmospheric CO₂, temperature, water availability and nutrient (particularly nitrogen) deposition are the key drivers of environmental change. The present contribution summarizes the current state of knowledge from an ecophysiological point of view and provides some guidelines for research and forest management. Rising mean temperatures hardly affect photosynthesis and carbon stocks, but rather cause changes in species composition. In summer, they lead to increased evapotranspiration, which exacerbates the danger of summer droughts likely to become more frequent until the middle of this century. Increasing nitrogen deposition has probably contributed to increased tree growth during the past century. However, deposition rates often occur at such high levels that negative effects (immobilization and leaching of other essential nutrients, soil acidification) dominate. Increased atmospheric CO₂ concentration may promote tree growth in Switzerland in young individuals, but overall, its effect on tree water relations is probably more important. Species-specific water savings and consequences for soil moisture and runoff could affect catchment hydrology. Interactions between factors such as the one between water availability and CO₂ concentration are of prime interest. However, there are only few long-term ecophysiological experiments testing interactive effects on forest trees. Many open questions could be answered by such experiments, which are an important basis for model parametrization and eventually decision-making in forest management.

Keywords: global change, forest, CO₂, physiology, Switzerland

doi: 10.3188/szf.2010.0002

* Universitätsstrasse 16, CH-8092 Zürich, E-Mail sebastian.leuzinger@env.ethz.ch

Der rasante Klimawandel stellt für unsere Wälder eine nie da gewesene Herausforderung dar. Dies gab Anlass für zwei Schwerpunktnummern der Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen im Jahr 2008, welche sich den Themen «Wald und Holz in der Treibhausgasbilanz» (Ausgabe 9) und «Waldbewirtschaftung und Klimaänderung» (Ausgabe 10) widmeten. Der Fokus lag dabei auf ökosystemaren Fragen, wogegen die zugrunde liegenden physiologischen Prozesse weitgehend ausgeklammert wurden.

Die Stoffwechselprozesse der höheren Pflanzen werden im Wesentlichen entweder über die Zellmembran der Feinwurzeln oder über die Blattofen (Stomata) vollzogen. Nährstoffe, Wasser und CO₂ werden aufgenommen, und Wasserdampf wird an die Atmosphäre abgegeben. Mit dem globalen Wandel ändern sich die Verfügbarkeit dieser Ressourcen sowie die mittlere Umgebungstemperatur, bei welcher die Stoffwechselprozesse stattfinden. Mit der Veränderung dieser vier Hauptfaktoren entstehen komplizierte Wechselwirkungen (Abbildung 1), die unmittelbar

die Physiologie des einzelnen Baumes, in der Folge aber auch Grössen wie den unter- und oberirdischen Kohlenstoffspeicher oder die Konkurrenzkraft der Arten und somit die Artenzusammensetzung verändern. Wälder werden aber nicht nur vom Klima beeinflusst, sondern sie beeinflussen dieses auch über Kohlenstoffspeicherung und Verdunstung, was ihnen in der Diskussion um den globalen Wandel zu Recht einen äusserst hohen Stellenwert zukommen lässt.

Gute Kenntnisse der physiologischen Grundlagen des Baumwachstums und der Populationsdynamik von Waldbäumen ist unter anderem wichtig für die Erstellung von Waldmodellen (Zimmermann & Bugmann 2008). Klassische pflanzenphysiologische Experimente beschreiben zum Beispiel die Abhängigkeit der Fotosynthese von der umgebenden CO₂-Konzentration. Ein Problem solcher Experimente ist, dass sie in der Regel nur für kontrollierte (konstante) Laborbedingungen auf Blattebene gelten. Für intakte, natürliche Bestände, die aus verschiedenen Arten bestehen und unter ständig wechselnden Umweltbedingungen wachsen, existieren

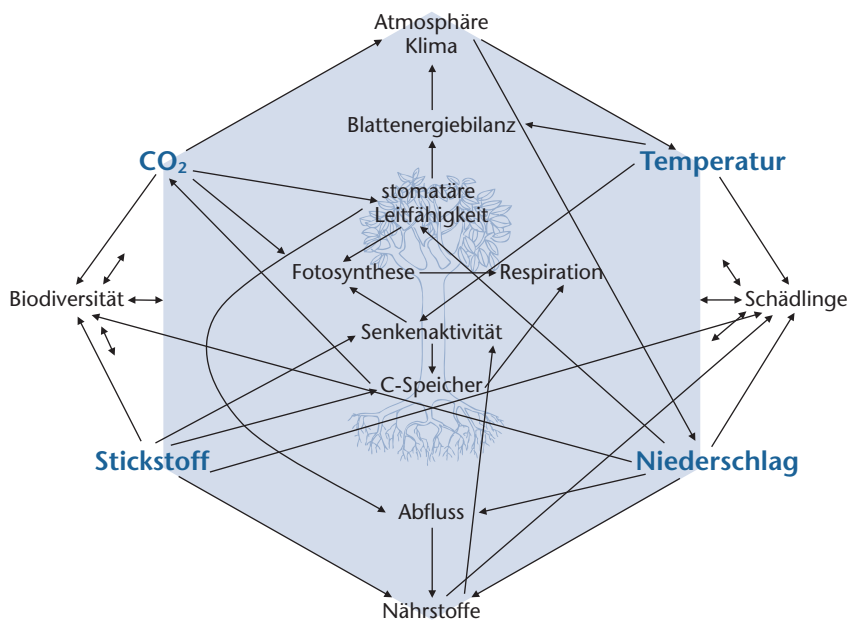


Abb 1 Die wichtigsten vier Treiber des globalen Wandels für den Schweizer Wald (in Blau): die steigende atmosphärische CO₂-Konzentration, die steigende Temperatur, das veränderte Niederschlagsregime (v.a. Sommerdürren) und die steigenden Nähr- und Schadstoffeinträge (v.a. Stickstoff). Die Pfeile stellen eine nicht umfassende Auswahl an Wirkungsmechanismen und -richtungen dar, die hier besprochen werden. Die Änderung der Landnutzung (z.B. Bodenversiegelung) als Treiber des globalen Wandels hat weitreichende Konsequenzen für praktisch alle Ökosystemprozesse, bleibt hier aber mangels unmittelbarer ökophysiologischer Relevanz ausgeklammert.

eine Vielzahl von Interaktionen und Rückkopplungsmechanismen, sodass isoliert gemessene Prozesse (zum Beispiel die Abhängigkeit der Photosynthese von einer erhöhten CO₂-Konzentration) unter Umständen nur noch eingeschränkt gültig sind und beispielsweise für die Parametrisierung von Modellen nur mit Vorsicht genutzt werden sollten. Ökophysiologische Experimente hingegen untersuchen physiologische Phänomene im Kontext des natürlichen Umfeldes.

Der vorliegende Aufsatz versucht, basierend auf einer Übersicht der vorhandenen Literatur, die Wirkungen von Änderungen der Temperatur, der atmosphärischen CO₂-Konzentration, des Niederschlagsregimes und des Stickstoffeintrags als wichtigste Treiber des globalen Wandels aus ökophysiologischer Sicht zu beleuchten und mögliche Konsequenzen für die Schweizer Wälder aufzuzeigen. Obwohl die Auswirkung von Interaktionen verschiedener treibender Faktoren auf den Wald sicher am bedeutsamsten ist, sollen die einzelnen Faktoren zuerst isoliert betrachtet werden.

Reaktionen auf Temperaturerhöhung

Die insbesondere während der Sommermonate erwartete Temperaturerhöhung in der Schweiz stellt auf den ersten Blick die offensichtlichste Veränderung für unsere Baumarten dar (+1.5 bis +5 °C für

die Monate Juni–August bis 2050 im Vergleich zur Periode 1961–1990; OcCC 2008). Diese geht einher mit tendenziell milderen Wintern, was einer längeren Vegetationsperiode gleichkommt. Zu beachten ist die Tatsache, dass ein Temperaturanstieg immer zu einer höheren Evapotranspiration und damit auch bei gleichbleibendem Niederschlag zu trockeneren Bedingungen führt.

Der direkte Einfluss der Temperatur wird vermutlich höchstens in den tiefsten Lagen der Schweiz und bei Windstille, kombiniert mit grosser Hitze und Wasserknappheit (Einschränkung des latenten Wärmestroms), zu Problemen führen. Bei der Linde mit ihrer zeltartigen, dichten Kronenarchitektur zum Beispiel könnte bei etwa 35 °C Lufttemperatur und starker Sonneneinstrahlung die Blatttemperatur auf über 40 °C steigen (Leuzinger & Körner 2007a). Schäden an Proteinen erfolgen aber im Allgemeinen erst bei über 50 °C. Hingegen kommt die Photosynthese schon bei 40 °C praktisch zum Stillstand (Abbildung 2). Der Effekt der hohen Blatttemperaturen auf die Photosynthese ist aber nicht von grosser Bedeutung, da so hohe Blatttemperaturen praktisch immer mit sehr trockenen Bedingungen einhergehen, die ohnehin eine weitgehende Schliessung der Blattoberflächen und damit eine Einschränkung der CO₂-Diffusion bewirken. Bei Temperaturen gegen den Gefrierpunkt verlangsamt sich die Zellteilung sehr stark. Diese Wachstumslimitierung, die von einer eingeschränkten meristematischen Aktivität ausgeht, übertrifft den Effekt der tiefen Temperatur auf die Photosyntheseleistung bei Weitem (Abbildung 2). Eine (hypothetische) ständige Optimaltemperatur in alpinen Ökosystemen zum Beispiel würde dazu führen, dass nur gerade eine 7% höhere Photosyntheseleistung erreicht würde (Körner 2006b). In wärmeren Gebieten wie im Schweizer Mittelland wäre

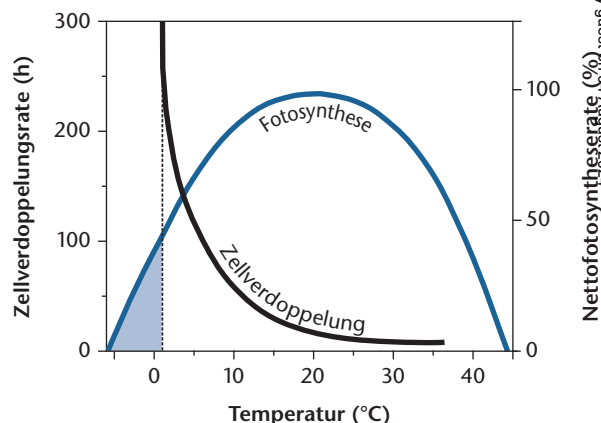


Abb 2 Temperaturabhängigkeit der Nettofotosyntheserate und des Zellteilungszyklus. Die Darstellung illustriert, dass bei tiefen Temperaturen der Effekt der Temperatur auf die Photosynthese im Vergleich zu demjenigen auf die Zellteilung (blau hinterlegter Bereich) zweitrangig ist. Analoge Überlegungen lassen sich auch für hohe Temperaturen anstellen. Die Darstellung stammt aus Körner (2003).

der Gewinn durch eine solche hypothetische Optimaltemperatur für die Fotosynthese noch viel geringer. Dies bedeutet, dass die Fotosynthese wegen der damit einhergehenden Wachstumsbeschränkung (sog. Senkenlimitierung) praktisch nie durch tiefe Temperaturen limitiert ist. Der Einfluss steigender Temperaturen auf die Fotosynthese ist deshalb nicht entscheidend.

Die heterotrophe Atmung wird in isolierten, kurzfristigen Experimenten durch höhere Temperaturen stimuliert. Langfristig gesehen ist sie aber stark mit der Biomasseproduktion (Nettoprimärproduktion) korreliert. Deswegen und aus stöchiometrischen Gründen (jedes Gramm gespeicherter Kohlenstoff bedingt die Bindung anderer Elemente, z.B. Stickstoff) laufen Änderungen im Bodenkohlenstoffspeicher langsam ab (Körner 2004). Im Allgemeinen handelt es sich dabei nur um wenige Gramm pro Quadratmeter und Jahr (Schlesinger & Lichten 2001). Eine Ausnahme ist der Abbau von Langzeit-Kohlenstoffreserven, was allenfalls in Permafrostgebieten der Fall, aber für Wälder kaum relevant ist (Raich & Nadelhoffer 1989). Kurzfristig kann jedoch durch eine geeignete Bewirtschaftung eine Erhöhung der Senkenleistung des Waldes erreicht werden (Wolf 2008). Die autotrophe (pflanzliche) Atmung hingegen steigt bei einer Erhöhung der Temperatur überproportional und kann bei Bäumen zu Kohlenstoffknappheit führen, die insbesondere auch die Anfälligkeit gegenüber Schädlingen erhöht (McDowell et al 2008, Adams et al 2009).

Die Auswirkung erhöhter Temperatur auf die Frosthärte ist ein sehr wichtiger Aspekt, speziell in Anbetracht einer sich verlängernden Vegetationsperiode. Der in erster Annäherung erwartete Effekt verminderter Frostschäden in einem wärmeren Klima wird durch die Gefahr des unzeitigen oder verfrühten Verlassens der winterlichen Frosthärte stark vermindert (sog. «frost damage hypothesis», Hänninen et al 2001). Nehmen die Temperaturschwankungen in den Übergangszeiten zu, was gemäss den meisten Klimaszenarien zu erwarten ist, so kann geschlossen werden, dass ein verbreiteter verfrühter Austrieb zu einer Zunahme von Schäden durch Spätfröste führt. Die verfügbaren Studien zeigen tatsächlich, dass zumindest in borealen, immergrünen Wäldern eine Temperaturerhöhung eine Gefahr durch verfrühtes Verlassen der Frosthärte mit sich bringt (Hänninen 2006), wobei die am besten an die Kälte angepassten Arten am wenigsten beeinträchtigt werden (Taulavuori et al 2004). Die Reduktion der Anzahl starker Frosttage kann aber auch die Etablierung frostempfindlicher Keimlinge begünstigen, was zum Beispiel zur Verbreitung des Walnussbaums (*Juglans regia*) in den österreichischen Alpen beiträgt (Loacker et al 2007). Auch Obstbäume dürften generell von weniger tiefen Minimum- sowie Mitteltemperaturen während des Winters profitieren (Rochette et

al 2004). Im Zusammenhang mit Pathogenen lässt sich anmerken, dass sich in einer verlängerten Vegetationsperiode unter Umständen mehr Generationen von Schadinsekten entwickeln können, was diese massgebend begünstigen könnte (siehe dazu Engesser et al 2008).

Reaktionen auf Trockenheit

Der Hitze- und Trockensommer 2003 ermöglichte eine Reihe von Studien, die Aufschluss über die Belastbarkeit unserer Wälder auf derartige Ereignisse gaben (Martinez-Meier et al 2008, Weber et al 2007, Seidling 2007, Zweifel et al 2007, Rennenberg et al 2006, Ciais et al 2005, Leuzinger et al 2005, Jolly et al 2005). Das offensichtlichste Beispiel trockenheitsbedingter Mortalität in der Schweiz sind die Wälder auf den ohnehin schon niederschlagsarmen Standorten (z.B. Zentralwallis). In den letzten 20 Jahren sind in gewissen Beständen die Hälfte der dort dominierenden Waldföhren abgestorben (Rebetez & Dobbertin 2004). In einigen Jahrzehnten könnten diese Standorte komplett waldfrei sein (Wohlgemuth et al 2006, Bugmann 1997). Untersuchungen der beiden extremen Trockensommer 1976 und 2003 deuten darauf hin, dass die Flaumeichen die Trockenjahre deutlich besser überstehen als die Waldföhren und dass es in dieser Region zunehmend zu einer Artenverschiebung kommt (Weber et al 2008, Rigling et al 2006). Während die Niederschlagsmenge in diesen Gebieten in den letzten 20 Jahren nicht signifikant zurückgegangen ist, stiegen die Sommertemperaturen und damit die Evapotranspiration signifikant an, was zur Bodenaustrocknung beitrug (Rebetez & Dobbertin 2004). Die Ursache für die höhere Trockenresistenz der Flaumeiche liegt darin, dass diese während Trockenperioden die Spaltöffnungen wesentlich später schliesst, wahrscheinlich weil ihr Leitgefässsystem höheren Unterdrücken standhalten kann (Zweifel et al 2007). Daraus resultiert ein Assimilationsvorteil, der sich über den Sommer verzinst. Hemiparasiten und Schädlinge (Misteln, Nematoden, Bläuepilze, Käfer) schwächen die Föhren zusätzlich und sind wohl in vielen Fällen ausschlaggebend für ihren Tod. Längerfristig dürfte aufgrund des Klimawandels aber auch die Flaumeiche in den Trockengebieten der Schweiz an ihre physiologischen Grenzen kommen.

Die Analyse von Dürreeffekten auf die Konkurrenz zwischen Baumarten wird dadurch erschwert, dass die Auswirkungen oft erst im Folgejahr bis viele Jahre danach beobachtet werden können (Bigler et al 2006, Seidling 2007). So zeigten Eichen mit den kleinsten Stärkevorräten im Dürrejahr im darauffolgenden Jahr die grössten Anteile an abgestorbenen Ästen (Breda et al 2006). Eine Analyse des Waldwachstums während der Trockenperioden des

20. Jahrhunderts in der Schweiz zeigt, dass die Fichte und die Buche grössere Einbussen im Grundflächenzuwachs erleiden als die Tanne und vor allem als die Eiche (Zingg & Bürgi 2008). Die Auswirkung von Dürren ist stark abhängig von der Höhenlage. In Lagen ab ca. 1000 m ü. M. mit höheren Niederschlagssummen und tieferen Mitteltemperaturen können Perioden, die in Tieflagen als Dürre wirken, durchaus positive Auswirkungen haben. So profitierten subalpine Wälder im Trockensommer 2003 von der verlängerten Wachstumsperiode, während Wälder in Tieflagen ein durch Wasserdefizit verursachtes verringertes Wachstum zeigten (Jolly et al 2005). Vor allem die Buche als heute noch dominierende Baumart in den tieferen Lagen wird in Zukunft weniger konkurrenzfähig sein (Gessler et al 2004).

Die detaillierten physiologischen Prozesse, die unter Wasserstress schliesslich zum Absterben eines Individuums führen, sind erst ansatzweise untersucht (Zweifel et al 2007). Grundsätzlich sind zwei Mechanismen denkbar: Entweder führen irreparable Kavitationen (d.h. Abreissen des Wasserfadens im Stamm) zu einem Kollaps des hydraulischen Systems, oder ein anhaltender Stomatenschluss verhindert zwar weitgehend die Kavitation, führt aber wegen weitgehend geschlossener Stomata langfristig zu einer negativen Kohlenstoffbilanz und so zum Absterben der Pflanze (McDowell et al 2008). Praktisch immer sind Schädlinge (am häufigsten Borkenkäfer) in den Absterbeprozess involviert, jedoch fehlen entsprechende systematische Analysen.

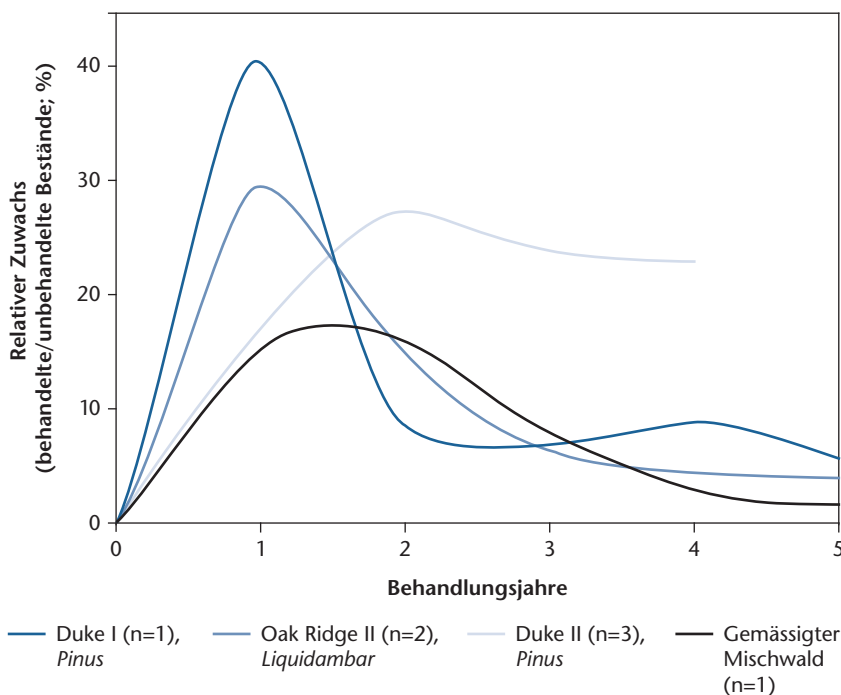


Abb 3 Schematische Zusammenstellung des oberirdischen Zuwachses von drei gross angelegten CO₂-Experimenten in intakten, jungen Waldbeständen. Duke I ist eine Vorstudie zu Duke II. Beim «gemässigten Mischwald» handelt es sich um das Schweizer Baumkronen-Forschungsprojekt in Hofstetten (SO). n: Anzahl Wiederholungen (Darstellung verändert nach Körner 2006a).

Reaktionen auf eine erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration

Grundsätzlich stimuliert eine höhere CO₂-Konzentration die Fotosynthese und führt zu reduzierter stomatärer Öffnungsweite, was eine Wassersparnis bedeutet. Diese unmittelbaren Reaktionen lassen sich in praktisch allen funktionellen Pflanzengruppen auf Blattebene messen (Ainsworth & Rogers 2007), sie können aber nicht ohne Weiteres auf Ökosystemebene übertragen werden (Körner 2006a). Frühe Studien spekulierten, dass ein grosser Teil der anthropogenen CO₂-Emissionen von Wäldern aufgenommen werden könne (DeLucia et al 1999). Die generelle Stimulierung der Fotosynthese in Bäumen in gemässigten Zonen um 20–40% und die ausbleibende längerfristige Anpassung der Assimilationsraten (Zotz et al 2005) stützen diese Annahme scheinbar. Das einzige europäische Free Air Carbon Dioxide Enrichment Experiment (FACE-Experiment; Abbildung 4) mit adulten Waldbäumen in der gemässigten Zone zerstörte jedoch die Hoffnungen auf ein langfristig stimuliertes Baumwachstum unter höheren CO₂-Konzentrationen, denn der zusätzlich assimilierte Kohlenstoff verlässt das System offensichtlich relativ schnell wieder (Keel et al 2007, Asshoff et al 2006). Norby et al (2005) fassen die Resultate von vier CO₂-Experimenten an Bäumen zusammen, wobei es wichtig zu bemerken ist, dass alle diese Studien junge Bestände (Alter < 20 Jahre) untersuchten. Es zeigt sich deutlich, dass eine anfängliche Wachstumsstimulierung zusehends abklingt (Abbildung 3; Körner et al 2005). Die gefundene anfängliche Stimulierung der Nettoprimärproduktion durch eine höhere CO₂-Konzentration darf dementsprechend nicht auf die wichtigsten am globalen Kohlenstoffkreislauf beteiligten Waldökosysteme (tropische Regenwälder, nördliche Nadelwälder) übertragen werden, sie kann aber für stark genutzte mitteleuropäische Wälder durchaus positiv sein im Sinne eines beschleunigten Wachstums von Jungbäumen (Boisvenue & Running 2006). Dies bestätigen auch Daten einer natürlichen geologischen CO₂-Quelle in Norditalien, die zeigen, dass eine erhöhte CO₂-Konzentration zu einem schnelleren Wachstum in der Jugendphase von Steineichen (*Quercus ilex*) führen kann und dass langfristig eine morphologische und wohl auch physiologische Anpassung stattfindet, sodass nach etwa 25 Jahren kein erhöhtes Wachstum mehr messbar ist (Hättenschwiler et al 1997).

Ein FACE-Experiment an der Schweizer Baumgrenze zeigte, dass Lärchen (*Larix decidua*) stärker wuchsen unter höheren CO₂-Konzentrationen, Bergföhren (*Pinus uncinata* Ramond) hingegen nicht (Handa et al 2006). Der Effekt artspezifischer Reaktionen auf CO₂ ist auch am Beispiel des Efeu (*Hedera helix*) als wichtigste Liane in der Schweiz ersichtlich. Efeu profitiert vor allem im Schatten von steigenden

CO₂-Konzentrationen (Zotz et al 2006, Hättenschwiler & Körner 2003), was ein aggressiveres Wachstum und höhere Befallsraten möglich machen wird. Vor allem wegen der wahrscheinlich erhöhten Sturmanfälligkeit von mit Efeu befallenen Bäumen könnte dieser Effekt längerfristig zu einem einflussreichen Faktor für die Walddynamik werden.

Wichtig ist, dass beschleunigtes Wachstum in der frühen Lebensphase eines Baumes keine langfristige Kohlenstoffsенке, sondern nur eine kurzfristig höhere Umsatzrate und, abhängig von einer allenfalls verkürzten Lebensdauer schnell wachsender Individuen (Backman 1943, Bigler & Veblen 2009), einen geringfügig höheren Kohlenstoffvorrat unserer Wälder anzeigt (Körner 2000).

Reaktionen auf zunehmenden Stickstoffeintrag

Oft stehen beim Gedanken an den globalen Wandel die atmosphärischen Veränderungen im Vordergrund. Möglicherweise laufen die Schlüsselprozesse aber im Boden ab, der viel träger reagiert als die Atmosphäre und wo Experimente aufwendiger sind. Böden haben im 20. Jahrhundert vor allem durch die intensive landwirtschaftliche Nutzung und durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe einen massiv erhöhten Eintrag von Säure bildenden Schadstoffen (Schwefel- und Stickstoffverbindungen) erlebt (Bafu 2005). Die wichtigsten zwei Fragen sind, ob sich der Stickstoffeintrag grundsätzlich positiv auf das Baumwachstum auswirkt und ob er wesentlich zur Kohlenstoffspeicherung beiträgt. Tatsächlich wird im 20. Jahrhundert ein erhöhtes oberirdisches Wachstum der europäischen Wälder festgestellt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass mindestens ein wichtiger Grund dafür der erhöhte Stickstoffeintrag ist (Spiecker 1999). Vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen erhöht eine In-situ-Stickstoff-

düngung zumindest kurzfristig den Stammdickenzuwachs (z.B. Makinen et al 2002, Anttonen et al 2002). In der Schweiz sind aber praktisch alle Wälder mit Stickstoff überversorgt (Bafu 2005). Stöchiometrische Gründe weisen darauf hin, dass relativ kleine Stickstoffeinträge (10 kg N/ha×J) langfristig bereits zu Stickstoffauswaschung führen, obwohl noch geringfügige Wachstumssteigerungen möglich wären (De Vries et al 2008). Für die Schweiz gilt ein Eintragswert von etwa 10–20 kg N/ha×J als kritisch. Dieser wird in weiten Teilen des Mittellandes sowie im Tessin zum Teil stark überschritten (Bobbink et al 2002, Flückiger & Braun 2004).

Nebst einem Düngungseffekt führt der Stickstoffeintrag zur nachhaltigen Versauerung der Waldböden. Dies wiederum führt zu einer Abnahme der Basensättigung, und Nitrat wird zusammen mit Nährstoffionen (Na, Mg, Ca, K) ausgewaschen (Magill et al 1997). Vor allem bei Fichten herrscht deshalb oft Kaliummangel (Flückiger & Braun 2004).

Die Frage nach dem Verbleib des eingetragenen Stickstoffs für den Wald als CO₂-Senke ist essenziell, da das C:N-Verhältnis im Boden je nach Bodentyp etwa 15 Mal kleiner ist als im Holz. Nadelhoffer et al (1999) argumentieren aufgrund von Versuchen mit stabilen Isotopen in Europa und Nordamerika, dass der Grossteil des Stickstoffs im Boden gebunden bleibt oder ausgewaschen wird, was gegen einen starken Düngungseffekt spricht. Möglicherweise sind die Stickstoffeinlagerungsmechanismen auch stark artspezifisch und abhängig vom Bodentyp. In einer Langzeitstudie mit Koniferen wurde bei der Fichte (*Picea abies*) ein Grossteil des gedüngten Stickstoffs in der Biomasse untergebracht, während bei der Waldföhre (*Pinus sylvestris*) der Boden die Hauptsенке für den zusätzlichen Stickstoff bildete (Ladanaï et al 2007). In einem Schweizer Gebirgsfichtenwald konnte mittels Isotopenanalyse festgestellt werden, dass ein grosser Teil des Stickstoffs im Boden festgehalten wurde, was das C:N-Verhältnis im Boden langfristig absinken lässt (Providoli et al 2005). Ein erhöhter atmosphärischer Stickstoffeintrag kann neben einer Stickstoffanreicherung in Boden und Grundwasser auch zu einem erhöhten Ausstoss gasförmiger, stark treibhausaktiver Stickoxide (z.B. Lachgas) führen (Rennenberg & Gessler 1999, Butterbach-Bahl et al 1997).

Die Anfälligkeit auf Windwurf kann sich durch beschleunigtes Wachstum erhöhen, wie für Fichten in der Schweiz, die während des Sturmes Lothar geworfen wurden, gezeigt werden konnte (Meyer et al 2008). Bei dieser Studie blieb allerdings unklar, ob das erhöhte Wachstum durch den Stickstoffeintrag zustande kam. Wahrscheinlich ist hingegen, dass saure Böden ein grösseres Risiko für Sturmschäden darstellen, wobei eine mechanistische Erklärung dazu fehlt (Braun et al 2003). Möglich ist, dass ein kleineres Wurzel-Spross-Verhältnis in stark stickstoff-



Abb 4 Das FACE-Forschungsprojekt in Hofstetten (SO). Manipulative Experimente mit adulten Waldbäumen stellen erhebliche Ansprüche an die Logistik. Links: Blattleitfähigkeitsmessungen von der Krangon aus. Rechts: der Forschungskran aus der Luft.

belasteten Böden (De Vries et al 1995) zu einer verringerten Wurzelstabilität führt (Mayer et al 2005). Zusammenfassend lässt sich für die Schweiz festhalten, dass Stickstoffeinträge auf dem heutigen Niveau für einen grossen Teil der Waldfläche einen Stressfaktor darstellen und somit das Risiko negativer Reaktionen auf die Klimaänderung erhöhen dürften (Bobbink et al 2002).

Experimente mit einer Kombination mehrerer Faktoren

Experimente mit mehreren Faktoren kommen der Wirklichkeit am nächsten. Für Waldbäume gibt es allerdings kein einziges Experiment, das die wichtigsten Treiber im globalen Wandel (Temperatur, Stickstoff, Niederschlag, CO₂) auf umfassende Weise testet. Mit den erwähnten vier Hauptfaktoren entstehen bereits elf Zwei- bis Vierfachinteraktionen, was schon für ein kleines Laborexperiment eine He-

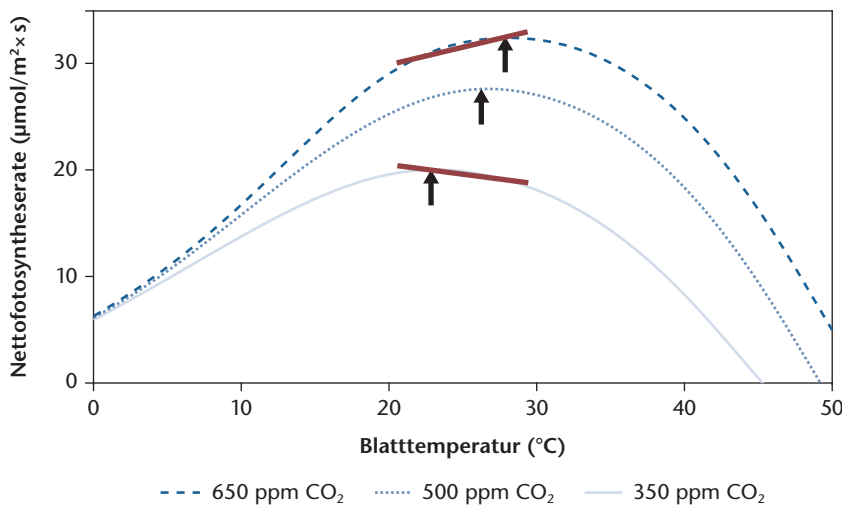


Abb 5 Optimumverschiebung der Nettofotosyntheserate mit steigender Blatttemperatur. Der stimulierende CO₂-Effekt ist temperaturabhängig: Es findet eine Verschiebung des Temperaturoptimums unter höheren CO₂-Konzentrationen statt (schwarze Pfeile). Die Richtung des Temperatureffektes auf die Fotosynthese kann sich unter höheren CO₂-Konzentrationen umdrehen (rote Linien, nach Long 1991 und Norby & Luo 2004).

erausforderung darstellt (Abbildung 1). Es ist deshalb verständlich, dass solche Experimente unter Freilandbedingungen bis heute noch nicht angegangen worden sind. Insbesondere stellen die notwendige Langfristigkeit und die Logistik der Versuchsanordnung erhebliche Probleme dar. Trotzdem lassen sich einige wichtige Erkenntnisse aus den bis jetzt vorliegenden Experimenten ableiten:

Unter Einwirkung eines zusätzlichen Faktors kann sich die Richtung eines Primäreffektes umdrehen. Als Beispiel sei hier die Erhöhung des Temperaturoptimums bei der Fotosynthese bei höheren CO₂-Konzentrationen erwähnt (Long 1991, Abbildung 5): Bei einer Temperaturerhöhung von 20 °C auf 30 °C nimmt die Fotosyntheseleistung bei einer

CO₂-Konzentration von 350 ppm ab, bei einer solchen von 650 ppm hingegen zu (eine CO₂-Konzentration von 650 ppm wird in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts mit grosser Wahrscheinlichkeit erreicht). Obwohl dieser Effekt für die Ökologie unsere Bäume wahrscheinlich nicht entscheidend sein wird, so illustriert er doch die Notwendigkeit der Berücksichtigung von Interaktionen. Experimentelle CO₂-Behandlungen bewirkten in den meisten Fällen auch Wassereinsparungen (Morgan et al 2004). Im Grasland kann das so weit führen, dass vermeintliche positive CO₂-Effekte auf die Biomassenproduktion ausschliesslich indirekt durch höhere Bodenfeuchten zustande kommen (Niklaus et al 1998). Am Schweizer Baumkronen-Forschungsprojekt in Hofstetten (SO) konnten ebenfalls Wasserersparnisse unter höheren atmosphärischen CO₂-Konzentrationen nachgewiesen werden (Leuzinger & Körner 2007b Abbildung 6). Die trockenheitsanfälliger Buche (*Fagus sylvatica*) sowie die Hagebuche (*Carpinus betulus*) könnten damit ihre Konkurrenzfähigkeit gegenüber der Eiche (*Quercus* sp.) steigern, die einen deutlich kleineren Wasserspareffekt unter erhöhten CO₂ Konzentrationen zeigte. Koniferen scheinen diesen Wasserspareffekt nicht zu zeigen (Ellsworth 1999). Obwohl atmosphärische Rückkoppelungsmechanismen den Nettoeffekt wahrscheinlich abschwächen, kann mit einer starken, artspezifischen Beeinflussung der Hydrologie auf Einzugsgebietsebene gerechnet werden (Leuzinger & Körner 2009, Leuzinger & Körner 2007b).

Die Interaktion von eingetragenem Stickstoff und der stetig wachsenden CO₂-Konzentration sollte einen positiven Effekt auf das Baumwachstum haben, verschiedentlich wurde vor allem die Kombination dieser beiden Faktoren für das stärkere Baumwachstum im 20. Jahrhundert verantwortlich gemacht (Brunner & Godbold 2007). Ein vierjähriges Experiment mit Fichten und Buchen unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration zeigte aber keine Interaktion zwischen Stickstoff und CO₂ (Spinnler et al 2002). Hingegen spielte der Bodentyp eine wesentliche Rolle: Auf saurem, nährstoffarmem Boden wuchs die Buche bei hoher CO₂-Konzentration sogar weniger stark als entsprechende Kontrollbäume. Das Fichtenwachstum wurde auf saurem Boden durch Stickstoff und CO₂ jeweils etwa gleich stimuliert, auf nährstoffreichem Kalkboden gab es nur noch einen CO₂-Effekt, Stickstoff hatte keine Wirkung mehr. Diese Experimente zeigen, dass es wichtig ist, die Bodeneigenschaften bei der Abschätzung der Wirkungen des globalen Wandels zu berücksichtigen. Experimente mit mehr als zwei der Faktoren sind für junge Bäume schwierig und für adulte Waldbäume technisch praktisch nicht durchführbar. In Grasland hingegen sind multifaktorielle Experimente mit adäquater Replikation machbar (Mikkelsen et al 2008). Zum Beispiel wurde bei einem Experiment, bei wel-

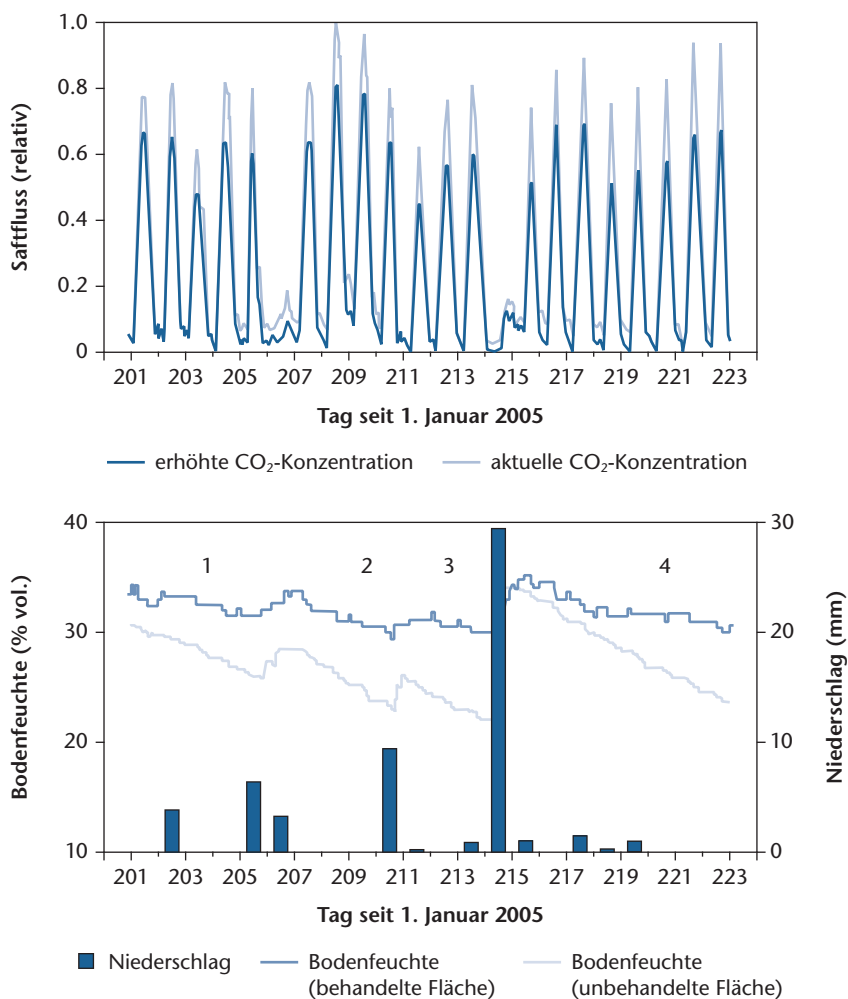


Abb 6 Saftstrom in Laubbäumen unter erhöhter (550 ppm; dunkelblau) und aktueller CO₂-Konzentration (hellblau; oben). Daraus resultiert eine unterschiedliche Bodenfeuchte zwischen der behandelten (dunkelblau) und der unbehandelten Fläche (hellblau; unten). Die Zahlen markieren vier Austrocknungsperioden. Das starke Niederschlagsereignis nach Periode 3 bewirkt eine Aufsättigung beider Böden. Die Daten stammen vom Schweizer Baumkronen-Forschungsprojekt in Hofstetten (SO; Darstellung aus Leuzinger & Körner 2007b).

chem die Faktoren Stickstoff, Temperatur, Niederschlag und CO₂ kombiniert wurden, eine generelle Verminderung der Nettoprimärproduktion-stimulierenden Effekte durch eine erhöhte CO₂-Konzentration gemessen (Shaw et al 2002). Man darf daher annehmen, dass die isoliert gemessenen Effekte einzelner Faktoren tendenziell eher abgeschwächt werden, wenn zusätzliche Faktoren berücksichtigt werden (Hyvönen et al 2007). Das Schwergewicht bei manipulativen Experimenten zur Untersuchung der Reaktion von Waldbäumen auf den globalen Wandel sollte deshalb auf Experimenten mit mehreren Faktoren liegen. Dies ist aber nur mit Jungbäumen oder Setzlingen möglich.

Schlussfolgerungen

Bei den Überlegungen, wie die Waldbewirtschaftung an den Klimawandel angepasst werden kann, sollten auch die Ergebnisse der ökophysiologischen Forschung berücksichtigt werden. In Anbe-

tracht der potenziellen Interaktionen von Treiberfaktoren des globalen Wandels, zu denen noch kaum experimentelle Daten verfügbar sind, ist im Waldbau vor allem auf eine Diversifizierung im weitesten Sinne zu setzen. Im Wesentlichen bedeutet dies die Bewirtschaftung des Waldes nach den Grundsätzen des naturnahen Waldbaus, die Förderung der Vielfalt bezüglich Baumarten, Herkünften und Waldstruktur sowie die Anwendung verschiedener Bewirtschaftungsformen. Eine umfassende Zusammenstellung der empfohlenen Massnahmen für den praktischen Waldbau findet sich in Brang et al (2008) und in Bürgi & Brang (2001). Aus ökophysiologischer Sicht lässt sich anmerken, dass speziell die steigende CO₂-Konzentration bei solchen Empfehlungen oft nicht berücksichtigt wird. Deren positive Wirkung auf den Wasserhaushalt von Laubbäumen (v.a. Hagebuche und Buche) unter Trockenheit, nicht aber auf jenen von Nadelbäumen ist mit ein Grund dafür, weshalb der Anbau der Fichte in den Tieflagen der Schweiz nicht empfohlen werden kann (Leuzinger & Körner 2007b). Trotz diesem positiven CO₂-Effekt auf den Wasserhaushalt wird die Buche wegen ihrer Trockenheitsanfälligkeit langfristig aus den Tieflagen der Alpennordseite verschwinden (Gessler et al 2007), was bei der Waldplanung bereits heute berücksichtigt werden sollte. Dort, wo die Datengrundlagen bereits ausreichen, sollten die neu evaluierten Standorteigenschaften berücksichtigt werden.

Generell bestehen aber noch grosse Wissenslücken zur Wirkung der Kombination mehrerer Treiberfaktoren auf Artniveau, da entsprechende Experimente einen erheblichen Aufwand bedeuten. In Betracht zu ziehen wäre ein gross angelegtes Experiment mit jungen Waldbäumen, das die Wirkung von mehr als zwei Faktoren (z.B. CO₂, Temperatur, Niederschlag und Stickstoff) auf die Baumphysiologie testet. In Gebieten, wo die artspezifische Mortalität bereits auf eine Veränderung in der Artenzusammensetzung hindeutet (z.B. im Wallis), ist es essenziell, dass die Absterbeprozesse besser verstanden werden. Hilfreich wären ein länderübergreifender, synergetischer Einsatz von Forschungsgeldern und die Sicherstellung einer langfristigen Finanzierung einzelner Projekte, da bei naturnahen Experimenten an Ökosystemen oft Initialeffekte auftreten und erst nach mehreren Jahren stabile Resultate erwartet werden können. Bedingt durch die vielen Interaktionen zwischen den sich mit dem globalen Wandel ändernden Umweltbedingungen sind monofaktorielle Experimente heute schwierig zu rechtfertigen. Ein umfassendes physiologisches Verständnis der vom globalen Wandel beeinflussten Prozesse in unseren Wäldern ist schliesslich nötig, um die existierenden Waldsukzessionsmodelle weiterzuentwickeln, damit diese auch künftig die Basis für waldbauliche Entscheidungen bilden können. ■

Eingereicht: 16. April 2009, akzeptiert (mit Review): 18. Juni 2009

Dank

Ich danke Harald Bugmann und Christian Körner für ihre wertvollen Kommentare zu diesem Manuskript. Dank gebührt ebenfalls Tom Wohlge-muth, Andreas Rigling und Matthias Dobbertin. Die Arbeit wurde über den Auftrag für einen Synthese-bericht zum Thema «Wald und Klimawandel» vom Bundesamt für Umwelt und über das FP7-Projekt ACQWA finanziert.

Literatur

- ADAMS HD ET AL (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 7063–7066.
- AINSWORTH EA, ROGERS A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environ* 30: 258–270.
- ANTTONEN S ET AL (2002) Effects of long-term nutrient optimisation on stem wood chemistry in *Picea abies*. *Trees* 16: 386–394.
- ASSHOFF R, ZOTZ G, KÖRNER C (2006) Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. *Glob Chang Biol* 12: 848–861.
- BACKMAN G (1943) Wachstum und organische Zeit. Leipzig: Barth. 195 p.
- BAFU (2005) Waldbericht 2005. Zahlen und Fakten zum Zustand des Schweizer Waldes. Bern: Bundesamt Umwelt. 152 p.
- BIGLER C, VEULEN TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos* 118: 1130–1138.
- BIGLER C, BRÄKER OU, BUGMANN H, DOBBERTIN M, RIGLING A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9: 330–343.
- BOBBINK R ET AL (2002) Empirical critical loads for Nitrogen. Proc Expert Workshop Bern, Nov 11–13, 2002. Berne: Swiss Agency Environment Forests Landscape, environmental documentation 164. 20 p.
- BOISVENUE C, RUNNING SW (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob Chang Biol* 12: 862–882.
- BRANG P ET AL (2008) Klimawandel als waldbauliche Herausforderung. *Schweiz Z Forstwes* 159: 362–373. doi: 10.3188/szf.2008.0362
- BRAUN S, SCHINDLER C, VOLZ R, FLÜCKIGER W (2003) Forest damages by the storm “Lothar” in permanent observation plots in Switzerland: The significance of soil acidification and nitrogen deposition. *Water Air Soil Pollut* 142: 327–340.
- BREDA N, HUC R, GRANIER A, DREYER E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63: 625–644.
- BRUNNER I, GODBOLD DL (2007) Tree roots in a changing world. *J For Res* 12: 78–82.
- BUGMANN H (1997) Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change. *Clim Res* 8: 35–44.
- BÜRGI A, BRANG P (2001) Das Klima ändert sich – Wie kann sich der Waldbau anpassen? *Wald Holz* 82 (3): 43–46.
- BUTTERBACH-BAHL K, GASCHER R, BREUER L, PAPAN H (1997) Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soils: impact of forest type, N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions. *Nutri Cycl Agroecosyst* 48: 79–90.
- CAIAS P ET AL (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529–533.
- DELUCIA EH ET AL (1999) Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science* 284: 1177–1179.
- DE VRIES W, LEETERS EEJM, HENDRIKS CMA (1995) Effects of acid deposition on Dutch forest ecosystems. *Water Air Soil Pollut* 85: 1063–1068.
- DE VRIES W (2008) Ecologically implausible carbon response? *Nature* 451: E1–E3. doi: 10.1038/nature06579
- ELLSWORTH DS (1999) CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected? *Plant Cell Environ* 22: 461–472.
- ENGESSER R, FORSTER B, MEIER F, WERMELINGER B (2008) Forstliche Schadorganismen im Zeichen des Klimawandels. *Schweiz Z Forstwes* 159: 344–351. doi: 10.3188/szf.2008.0344
- FLÜCKIGER W, BRAUN S (2004) Wie geht es unserem Wald? Ergebnisse aus Dauerbeobachtungsflächen von 1984 bis 2004, Bericht 2. Schönenbuch: Inst Angewandte Pflanzenbiologie. 68 p.
- GESSLER A, KEITEL C, NAHM M, RENNENBERG H (2004) Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. *Plant Biol* 6: 289–298.
- GESSLER A ET AL (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21: 1–11.
- HANDA IT, KÖRNER C, HÄTTENSCHWILER S (2006) Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO₂ enrichment. *Glob Chang Biol* 12: 2417–2430.
- HÄNNINEN H (2006) Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiol* 26: 889–898.
- HÄNNINEN H ET AL (2001) Impacts of climate change on cold hardiness of conifers. Bigras FJ, Colombo SJ, editors. *Conifer Cold Hardiness*. Dordrecht: Kluwer. pp. 305–333.
- HÄTTENSCHWILER S, KÖRNER C (2003) Does elevated CO₂ facilitate naturalization of the nonindigenous *Prunus laurocerasus* in Swiss temperate forests? *Funct Ecol* 17: 778–785.
- HÄTTENSCHWILER S, MIGLIETTA F, RASCHI A, KÖRNER C (1997) Thirty years of in situ tree growth under elevated CO₂: a model for future forest responses? *Glob Chang Biol* 3: 463–471.
- HYVÖNEN R ET AL (2007) The likely impact of elevated CO₂, nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytol* 173: 463–480.
- JOLLY WM, DOBBERTIN M, ZIMMERMANN NE, REICHSTEIN M (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophys Res Lett* 32. 4 p.
- KEEL SG, SIEGWOLF RTW, JAGGI M, KÖRNER C (2007) Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees. *Plant Cell Environ* 30: 963–972.
- KÖRNER C (2006A) Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytol* 172: 393–411.
- KÖRNER C (2006B) Significance of temperature in plant life. In: Morison JIL, Morecroft MD, editors. *Plant growth and climate change*. Oxford: Blackwell Publishing. pp. 48–69.
- KÖRNER C (2004) Die Biosphäre als Energiequelle und Kohlenstoffsenke. In: zur Hausen H, editor. *Energie. Halle: Deutsche Akademie Naturforscher Leopoldina*. pp. 287–303.

- KÖRNER C (2003) Carbon limitation in trees. *J Ecol* 91: 4–17.
- KÖRNER C (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecol Appl* 10: 1590–1619.
- KÖRNER C ET AL (2005) Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science* 309: 1360–1362.
- LADANAI S, AGREN GI, HYVONEN R, LUNDKVIST H (2007) Nitrogen budgets for Scots pine and Norway spruce ecosystems 12 and 7 years after the end of long-term fertilisation. *For Ecol Manage* 238: 130–140.
- LEUZINGER S, KÖRNER C (2009) Rainfall distribution is the main driver of runoff under future CO₂-concentration in a temperate deciduous forest. *Glob Chang Biol*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01937.x
- LEUZINGER S, KÖRNER C (2007A) Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agric For Meteorol* 146: 29–37.
- LEUZINGER S, KÖRNER C (2007B) Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO₂. *Glob Chang Biol* 13: 2498–2508.
- LEUZINGER S, ZOTZ G, ASSHOFF R, KÖRNER C (2005) Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol* 25: 641–650.
- LOACKER K, KOFLER W, PAGITZ K, OBERHUBER W (2007) Spread of walnut (*Juglans regia* L.) in an Alpine valley is correlated with climate warming. *Flora* 202: 70–78.
- LONG SP (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations – has its importance been underestimated? *Plant Cell Environ* 14: 729–739.
- MAGILL AH (1997) Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecol Appl* 7: 402–415.
- MAKINEN H, SARANPAA P, LINDER S (2002) Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Can J For Res* 32: 185–194.
- MARTINEZ-MEIER A, SANCHEZ L, PASTORINO M, GALLO L, ROZENBERG P (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256: 837–843.
- MAYER P ET AL (2005) Forest storm damage is more frequent on acidic soils. *Ann For Sci* 62: 303–311.
- MCDOWELL N ET AL (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178: 719–739.
- MEYER FD, PAULSEN J, KÖRNER C (2008) Windthrow damage in *Picea abies* is associated with physical and chemical stem wood properties. *Trees* 22: 463–473.
- MIKKELSEN TN ET AL (2008) Experimental design of multifactor climate change experiments with elevated CO₂, warming and drought: the CLIMATE project. *Funct Ecol* 22: 185–195.
- MORGAN JA ET AL (2004) Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* 140: 11–25.
- NADELHOFFER KJ ET AL (1999) Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature* 398: 145–148.
- NIKLAUS PA, SPINNLER D, KÖRNER C (1998) Soil moisture dynamics of calcareous grassland under elevated CO₂. *Oecologia* 117: 201–208.
- NORBY RJ ET AL (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 18052–18056.
- NORBY RJ, LUO YQ (2004) Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytol* 162: 281–293.
- OCCC (2008) Das Klima ändert sich – was nun? Der neue UN-Klimabericht (IPCC 2007) und die wichtigsten Ergebnisse aus Sicht der Schweiz. Bern: Organe consultatif sur les changements climatiques. 47 pp.
- PROVIDOLI I, BUGMANN H, SIEGWOLF R, BUCHMANN N, SCHLEPPI P (2005) Flow of deposited inorganic N in two Gleysol-dominated mountain catchments traced with (NO₃-)-N-15 and 15NH(4)(+). *Biogeochemistry* 76: 453–475.
- RAICH JW, NADELHOFFER KJ (1989) Belowground carbon allocation in forest ecosystems – global trends. *Ecology* 70: 1346–1354.
- REBETEZ M, DOBBERTIN M (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theor Appl Climatol* 79: 1–9.
- RENNENBERG H ET AL (2006) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biol* 8: 556–571.
- RENNENBERG H, GESSLER A (1999) Consequences of N deposition to forest ecosystems – Recent results and future research needs. *Water Air Soil Pollut* 116: 47–64.
- RIGLING A ET AL (2006) Baumartenwechsel in den Walliser Waldföhrenwäldern. In: Wohlgemuth T, editor. *Wald und Klimawandel*. Birmensdorf: Eidgenöss Forsch.anst Wald Schnee Landsch, Forum für Wissen. pp. 23–33.
- ROCHETTE P, BELANGER G, CASTONGUAY Y, BOOTSMA A, MONGRAIN D (2004) Climate change and winter damage to fruit trees in eastern Canada. *Can J Plant Sci* 84: 1113–1125.
- SCHLESINGER WH, LICHTER J (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 411: 466–469.
- SEIDLING W (2007) Signals of summer drought in crown condition data from the German Level I network. *Eur J For Res* 126: 529–544.
- SHAW MR ET AL (2002) Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂. *Science* 298: 1987–1990.
- SPIECKER H (1999) Overview of recent growth trends in European forests. *Water Air Soil Pollut* 116: 33–46.
- SPINNLER D, EGLI P, KÖRNER C (2002) Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees* 16: 423–436.
- TAULAVUORI KMJ ET AL (2004) Dehardening of mountain birch (*Betula pubescens* ssp *czerepanovii*) ecotypes at elevated winter temperatures. *New Phytol* 162: 427–436.
- WEBER P, RIGLING A, BUGMANN H (2008) Sensitivity of stand dynamics to grazing in mixed *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* forests: A modelling study. *Ecol Model* 210: 301–311.
- 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.
- WOHLGEMUTH T, EDITOR (2006) *Wald und Klimawandel*. Birmensdorf: Eidgenöss Forsch.anst Wald Schnee Landsch, Forum für Wissen. 71 p.
- WOLF A (2008) Die Kohlenstoff-Senkenkapazität des Schweizer Waldes. *Schweiz Z Forstwes* 159: 273–280. doi: 10.3188/szf.2008.0273
- ZIMMERMANN NE, BUGMANN H (2008) Die Kastanie im Engadin – oder was halten Baumarten von modellierten Potenzialgebieten? *Schweiz Z Forstwes* 159: 326–335. doi: 10.3188/szf.2008.0326

- ZINGG A, BÜRGI A (2008) Trockenperioden seit 1900 und Wachstum von Waldbeständen: eine Analyse langfristiger Datenreihen. *Schweiz Z Forstwes* 159: 352–361. doi: 10.3188/szf.2008.0352
- ZOTZ G, CUENI N, KÖRNER C (2006) In situ growth stimulation of a temperate zone liana (*Hedera helix*) in elevated CO₂. *Funct Ecol* 20: 763–769.

- ZOTZ G, PEPIN S, KÖRNER C (2005) No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated CO₂. *Plant Biol* 7: 369–374.
- ZWEIFEL R, STEPPE K, STERCK FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J Exp Bot* 58: 2113–2131.

Die Auswirkungen des globalen Wandels auf Schweizer Wälder aus ökophysiologischer Sicht

Als Folge des globalen Wandels ändern sich für den Wald in- nert kürzester Zeit die Umweltbedingungen. Die wichtigsten Treiber sind dabei die atmosphärische CO₂-Konzentration, die Temperatur, die Wasserverfügbarkeit und die Nährstoff- einträge (v.a. Stickstoff). Der vorliegende Beitrag fasst den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse bezüglich der Wirkun- gen der veränderten Umweltbedingungen auf den Wald aus ökophysiologischer Sicht zusammen und liefert Anhalts- punkte für Forschung und Praxis.

Steigende Mitteltemperaturen beeinträchtigen Fotosynthese und Kohlenstoffspeicherung kaum, sondern führen zu einer Verschiebung in der Artenzusammensetzung. Im Sommer führen sie zu einer höheren Evapotranspiration und verschlechtern dadurch die Wasserversorgung. Damit erhöhen sie die Gefahr der bis Mitte des 21. Jahrhunderts erwarteten Sommerdürren. Der zusätzliche Stickstoffeintrag hat vermut- lich zum stärkeren Baumwachstum im letzten Jahrhundert beigetragen. Die Einträge sind aber oft so hoch, dass negative Effekte (Immobilisierung und Auswaschung anderer essenzi- eller Nährstoffe, Bodenversauerung) dominieren. Möglicher- weise fördert die erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration das Baumwachstum in der Schweiz im Jugendstadium, wich- tiger ist aber ihr Effekt auf den Wasserhaushalt der Bäume. Artspezifische Wasserersparnis und die damit verbundenen Auswirkungen auf die Bodenfeuchte und den Abfluss könn- ten die Hydrologie ganzer Einzugsgebiete beeinflussen. Die Wirkung von Interaktionen zwischen verschiedenen Faktoren wie beispielsweise zwischen Wasserverfügbarkeit und CO₂- Konzentration ist von grosser Bedeutung. Leider gibt es nur wenige langfristig angelegte ökophysiologische Experimente an Waldbäumen. Mit solchen würden sich viele offene Fra- gen beantworten lassen. Insbesondere würden sie eine wichti- ge Grundlage für die Parametrisierung von Modellen und für Entscheidungen bei der Waldbewirtschaftung bilden.

Les répercussions des changements climatiques sur les forêts suisses du point de vue écophysiologique

Les conditions environnementales changent rapidement pour la forêt par suite des changements climatiques. Les princi- paux moteurs de cette évolution sont la concentration du CO₂ dans l'atmosphère, la température, la disponibilité de l'eau et les apports d'éléments nutritifs (surtout azote). Le présent ar- ticle fait le point des connaissances actuelles concernant les effets des changements environnementaux sur la forêt au ni- veau écophysiologique et fournit des points de référence pour la recherche et la pratique.

L'élévation des températures n'influence guère la photosyn- thèse et le stockage du carbone, mais entraîne un décalage de la composition des essences. En été, elle provoque une hausse de l'évapotranspiration et dégrade ainsi l'approvisi- onnement en eau. Elle renforce par là le risque de sécheresses estivales auxquelles on s'attend dès le milieu du XXI^e siècle. Les apports supplémentaires d'azote ont probablement contribué à la forte croissance des arbres durant le dernier siècle. Les apports sont toutefois souvent si élevés que les ef- fets négatifs dominent (immobilisation et lessivage d'autres éléments nutritifs essentiels, acidification du sol). Il est pos- sible que la concentration élevée de CO₂ dans l'atmosphère favorise la croissance des arbres dans leur jeunesse, mais son effet sur le cycle hydrique des arbres est plus important. L'éco- nomie des eaux spécifique à certaines essences et ses effets sur l'humidité du sol et l'écoulement des eaux pourrait in- fluencer l'hydrologie de bassins de réception entiers. Les ré- percussions des interactions entre différents facteurs comme par exemple la disponibilité de l'eau et la concentration en CO₂ sont très importantes. Malheureusement, les expérien- ces écophysiologiques de longue durée concernant les arbres forestiers sont rares. Celles-ci permettraient de répondre à de nombreuses questions. Elles fourniraient en particulier une base importante pour paramétrer les modèles et pour les dé- cisions relatives à la gestion des forêts.