

Invasionen und Zusammenbrüche von Baumarten nach der Eiszeit

Willy Tinner

W.O. (Pim) van der Knaap

Marco Conedera

Brigitta Ammann

Pflanzenwissenschaften und Oeschger-Zentrum für Klimaforschung, Universität Bern (CH)*

Pflanzenwissenschaften und Oeschger-Zentrum für Klimaforschung, Universität Bern (CH)

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Pflanzenwissenschaften und Oeschger-Zentrum für Klimaforschung, Universität Bern (CH)

Invasionen und Zusammenbrüche von Baumarten nach der Eiszeit

Die Analyse von Pollen, Sporen und Makrofossilien erlaubt es, Mechanismen und Prozesse vergangener Invasionen und Zusammenbrüche von Baumarten zu rekonstruieren und daraus Schlüsse für künftige Entwicklungen zu ziehen. Durch Klimaänderungen und Landnutzung waren die Schweizer Waldgesellschaften seit der letzten Eiszeit stetig Veränderungen unterworfen. Dabei liefen gewisse Invasionen überraschend gleichzeitig im Raum ab. Die Anpassungsprozesse der Ökosysteme setzten nach einer Klimaänderung oder einer Störung rasch ein, dauerten dann aber mehrere Jahrhunderte, da sie mehrere Baumgenerationen umfassten. Die Erkenntnisse aus Klima- und Vegetationsgeschichte lassen vermuten, dass die heutigen, wenig durchmischten Kastanien-, Eichen-, Buchen- und Fichtenwaldgesellschaften besonders anfällig für Invasionen sind, da sie durch die Landnutzung über die Jahrtausende geschaffen wurden und die realisierte klimatische Nische der dominanten Baumarten anthropogen stark geweitet ist. Im Gegensatz dazu ist die von der Weisstanne realisierte klimatische Nische anthropogen stark verengt. Dies bedeutet zum einen, dass die Weisstanne viel klimaelastischer ist, als ihre heutige Verbreitung vermuten lässt, und zum andern, dass neue Pflanzenarten in naturnah bestockte Tannenwaldgesellschaften deutlich schlechter eindringen könnten. Ähnlich, aber weniger ausgeprägt, verhält es sich für Linden-, Ulmen-, Eschen- und Ahornarten. Immergrüne Laubbaumarten aus dem Mittelmeergebiet, die seit Jahrtausenden in der Schweiz heimisch sind, sich aber aufgrund der Klimabedingungen nicht ausbreiten konnten (z.B. *Quercus ilex*), werden sich wegen des Klimawandels nun vermutlich spontan und innerhalb weniger Jahrzehnte ausbreiten. Solche Invasionen können aus ökologischer Sicht als natürlicher Prozess aufgefasst werden, falls die vordringenden Arten aus den angrenzenden Subtropen stammen.

Keywords: invasions, global change, climate change, forests, vegetation history, Switzerland

doi: 10.3188/szf.2018.0060

* Altenbergrain 21, CH-3013 Bern, E-Mail willy.tinner@ips.unibe.ch

Da wegen der langen Lebens- und Reproduktionsdauer der Bäume die Langzeitdynamik von Baumpopulationen nicht über Experimente oder Beobachtungen erfasst werden kann, wurden paläoökologische Methoden entwickelt, um dieselbe über die Jahrhunderte und Jahrtausende zu rekonstruieren. Die am meisten verwendete Methode ist die Pollenanalyse oder genauer die Palynologie, da sie neben Pollen auch Sporen und andere Mikrofossilien von Pflanzen (z.B. Spaltöffnungen, Holzkohle, Algenzellen), die in Naturarchiven wie Seesedimenten, Torfmooren, Böden oder Eis gespeichert sind, als Zeiger (sog. Proxys) nutzt.

Um das regionale und lokale Vorkommen einer Art abzuschätzen, werden terrestrische Pflanzenreste (z.B. Nadeln, Blätter, Früchte) radiokarbondatiert und die Pollenhäufigkeit in sog. Pollendiagrammen eingetragen. Dabei werden drei Typen von Grenzen verwendet (Abbildung 1): Als «absolute Grenze» wird

der erste (vereinzelt) Pollenfund bezeichnet, als «empirische Grenze» die erstmals zusammenhängende Pollenkurve und als «rationale» Grenze der rapide Anstieg der Kurve, wobei die absolute und die empirische Pollengrenze auch abhängig von der ausgezählten Pollensumme sind. Makroreste wie Knospenschuppen, Nadeln oder Spaltöffnungen unterstützen die Abschätzung des lokalen Vorkommens (Lang 1994). Im Gegensatz zum Vorkommen ist das Fehlen von Arten nicht nachweisbar, weshalb auch die Ankunft oder Einwanderung einzelner Individuen nicht nachweisbar ist. Für weitere Informationen zur Absenz/Präsenz von Baumarten an bestimmten Standorten, zum Zeitpunkt eines Populationsaufbaus oder zum Erkennen von menschlichen Einflüssen in der Vegetationsdynamik verweisen wir auf Birks & Tinner (2016a, 2016b).

Für die pollenanalytisch untersuchten Lokaltäten können in der Schweiz die alpine paläoöko-

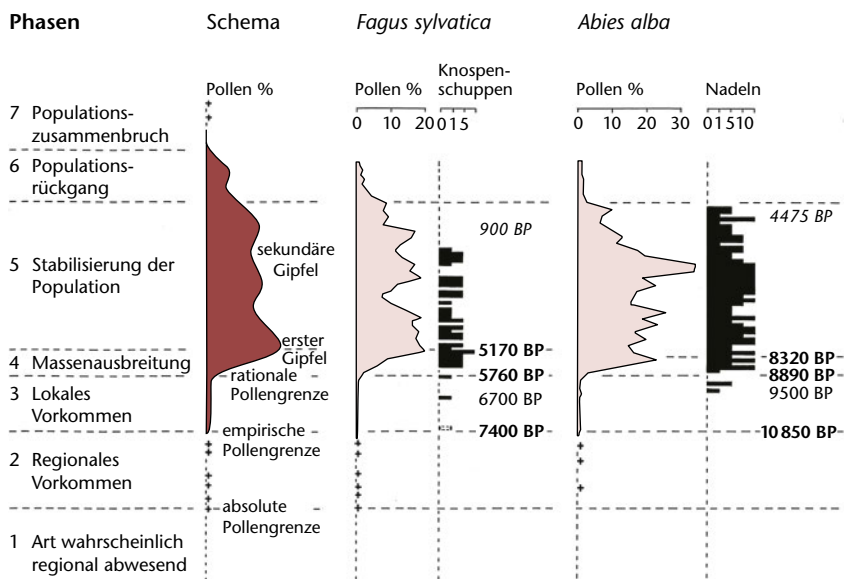


Abb 1 Schema zur Charakterisierung der Populationsdynamik von Bäumen (links) sowie Pollen- und Knospenschuppen- bzw. Nadeln diagramme für die Buche (*Fagus sylvatica*) und die Tanne (*Abies alba*) am Lago di Ganna. Datiert (kalibrierte Radiokarbonjahre vor heute; BP) sind Phasengrenzen (fett), erstes Auftreten von Makroresten (normale Schrift) sowie Jahre, nach denen der nicht genau datierte Populationsrückgang eintrat (kursiv).

logische Datenbank (ALPADABA) und in Europa die European Pollen Database (EPD) konsultiert werden. Schriftlich bieten für die Schweiz Burga & Perret (1998) und für Europa Lang (1994) frühe Übersichten, die aber aus Forschungssicht nach nun etwa 20 Jahren teilweise überholt sind. Hier deshalb der Versuch einer kurzen, aktuellen Synthese für die Schweiz.

Rekolonisation der Schweiz nach der Eiszeit

Der Wiederaufbau der Baumartenpopulationen nördlich von ca. 45° N, d.h. in den Gebieten, in denen während der Eiszeit das Wachstum von Bäu-

men wegen Vereisung, Permafrost oder Kälte nicht möglich war, ist in groben Zügen recht gut bekannt. Die Schweiz ist wie alle Gebirgräume etwas ein Sonderfall, weil die Alpen für Einwanderer aus dem Süden eine Barriere sein konnten – für gewisse Arten allerdings auch eine Brücke. Genetische Analysen deuten beispielsweise darauf hin, dass die Eichen über den Simplonpass ins Wallis und von dort via Sanetsch, Rawil und Gemmi ins Berner Oberland gelangten (Mátyás & Sperisen 2001).

Das Tessin war natürlicherweise offen für Arten, die am Alpensüdrand, in Norditalien oder in den Dinarischen Alpen die letzte Eiszeit überdauerten (Kaltenrieder et al 2009), zum Beispiel Eichen, Ulmen, Linden, Buche und Tanne. Das nächste Eiszeit-Refugium lag in den Colli Euganei, einem vulkanischen Gebirgszug in Venetien, ca. 150 km von der Südschweiz entfernt, der auf Meereshöhe endet. Dass alle wichtigen Waldbäume die Südschweiz nach der Eiszeit in nur ca. 750 Jahren (also ca. vor 18000 Jahren) aus den Refugien der Colli Euganei erreichen konnten, setzt eine durchschnittliche Ausbreitungsgeschwindigkeit von ca. 200 Metern pro Jahr voraus (Tabelle 1). Die tatsächliche Ausbreitungsgeschwindigkeit einer Art hängt von ihrem ersten Blühalter (Mannbarkeit) und von möglichen Sprüngen bei ihrer Samenverbreitung ab (Firbas 1949, Lang 1994). Ausbreitungssprünge von Dutzenden bis Hunderten von Kilometern können aus einzelnen, kurzen Ereignissen resultieren, beispielsweise dank Transport der Samen durch Flüsse, Stürme oder Vogelflug (Firbas 1949, Tinner & Lotter 2006). Sie beschleunigen die Migration von Individuen markant. Auch der Mensch könnte eine Rolle gespielt haben. So könnten die Sprünge beim Hasel im frühen Holozän noch viel grösser als 5 bis 15 Kilometer (Tabelle 1) gewesen sein, da die prähistorischen Menschen bei ihren Reisen auf dem Flussweg in den Norden sehr wahrschein-

Bedeutung in Mitteleuropa in der Abfolge der jetzigen Zwischeneiszeit	Mannbarkeitsalter	Mögliche Ausbreitungsgeschwindigkeit (m/J)		Mögliche Populations sprünge (km)			Verbreitung der Früchte, Samen
		nur südliche Refugien berücksichtigt	auch nordöstliche Refugien berücksichtigt	nur südliche Refugien berücksichtigt	auch nordöstliche Refugien berücksichtigt	heute beobachtete Sprünge	
Pioniere							
<i>Betula pendula/pubescens</i>	10	540	260	2.5–<20	2.6	3	Wind
<i>Pinus sylvestris</i>	10	360	195	15–60	1.95	2	Wind
Mittlere Taxa							
<i>Corylus avellana</i>	10	500–1500	–	5–15	–	10	Tiere, Wasser
<i>Quercus deciduous</i>	30	5–500	220	2.2–15	6.6	20–30	Tiere
<i>Tilia</i>	10	50–500	–	0.5–5	–	?	Wind
Spätankömmlinge							
<i>Abies</i>	30	40–300	205	1.2–9	6.15	8	Wind
<i>Picea</i>	30	60–500	385	1.8–15	11.55		Wind
<i>Carpinus betulus</i>	20	50–1000	115	1–20	2.3		Wind
<i>Fagus</i>	40	175–350	130	7–14	5.2	10	Tiere

Tab 1 Mögliche Ausbreitungsgeschwindigkeiten verschiedener Taxa, definiert durch Pollengrenzwerte (hier: empirische Grenze), zusammengestellt nach Feurdean et al (2013).

lich Haselnüsse als Proviant mitführten (massenhaft Funde an Feuerstellen).

Für das Mittelland lässt sich aus den genetischen Informationen zusammenfassen, dass sich die Fichte vermutlich zuerst im Osten, die Tanne im Westen und die Buche sowohl im Westen als auch im Osten ausbreiteten (Gugerli & Sperisen 2010). Solche genetische Analysen leiten allerdings die Informationen aus der Gegenwart ab, deshalb sind Rekonstruktionen von Ausbreitungsrouten ohne unterstützende paläogenetische Analysen als vorläufig zu betrachten.

Geschichte einiger wichtiger Baumarten der Schweiz

Im Folgenden verknüpfen wir die Verbreitungsgeschichte von Baumarten, die für die Schweiz besonders wichtig sind (Abbildung 2), mit der Klima- und Landnutzungsgeschichte (Abbildung 3). Wir stützen uns dabei auf die europäische Übersicht von Lang (1994), die derzeit aktualisiert wird (Lang et al, in Vorbereitung).

Waldföhre (*Pinus sylvestris*)

Die Waldföhrenwälder etablierten sich vor ca. 14 500 Jahren in der Schweiz bis in etwa eine Höhe von ca. 1500–1800 m ü. M. (montane Stufe) als Folge der Bölling-Erwärmung (Welten 1982, Ammann et al 2013; Abbildungen 2a–2f). Sie blieben im Spätglazial und zu Beginn des Holozäns vorherrschend, wurden aber im Verlauf der letzten 11 000 Jahre von wärmeliebenden Arten meist verdrängt. Nur an Extremstandorten (Sandsteinkuppen, Bergsturzmaterial, Feuchtgebiete) und in den Zentralalpentälern (Abbildungen 2b, 2c; Welten 1982) konnten sie aus klimatischen und störungsökologischen Gründen (Trockenheit, Brände) ihre vormalige Bedeutung auch im Verlauf des Holozäns halten oder zumindest nicht ganz verlieren (Tinner & Ammann 2005).

Arve (*Pinus cembra*)

Arven bildeten vor 16 500 Jahren im Tessin Waldgrenzbestände auf ca. 400 m ü. M., sie verdrängten dort aufgrund einer Erwärmung Wacholder- und Steppentundra-Gemeinschaften, die sich Jahrtausende vorher, kurz nach dem letzten glazialen Maximum (LGM), ausgebreitet hatten (Abbildung 2a; Tinner et al 1999). In der Bölling-Warmzeit (vor ca. 14 500 Jahren; Abbildung 3) verschob sich die Waldgrenze und somit auch die Arve um ca. 1000 bis 1400 m nach oben. In den Zentral- und Nordalpen lagen die Arvenwälder im Bölling und im anschliessenden Alleröd ebenfalls auf ca. 1400 bis 1800 m ü. M. (Abbildungen 2c, 2e; Gobet et al 2005). Nach dem Rückschlag der Kaltzeit der Jüngeren

Dryas, während der die Waldgrenze um mehrere 100 m sank, stiegen die Arvenbestände im Frühholozän bald auf heutige Höhen. Arvenwälder brachen in den Süd- und Nordalpen als Folge von Brandrodungen zur Einführung der Alpwirtschaft im Neolithikum vor ca. 5000 Jahren zusammen (Abbildung 2e; Wick et al 2003). Davon profitierten insbesondere Grünerle und Fichte (Schwörer et al 2014a, 2014b, 2015), die in den unteren subalpinen und oberen montanen Lagen zusätzlich von den zunehmend ozeanischen Verhältnissen im Spätholozän begünstigt wurden (Abbildungen 2c–2e). Die Arve konnte sich in den kontinentalen Zentralalpen in Waldgrenzlagen einigermaßen halten, währenddem sie in den Süd- und Nordalpen meist nur in schwer zugänglichen oder für die Alpwirtschaft wertlosen Gebieten an der Waldgrenze vorhanden ist (z.B. Felsabhängige, grobes Bergsturzmaterial).

Laubwerfende Eichen (*Quercus* spp.)

Immergrüne Eichen (*Quercus ilex*-t.; Abbildung 2a) sind palynologisch einfach von laubwerfenden Eichen (*Quercus robur*-t.) zu trennen, somit beziehen wir uns hier auf die laubwerfenden Eichen. Die Eiche überlebte die Eiszeit in Refugien in Südeuropa. In den Colli Euganei, dem nachgewiesenen Refugium, das der Schweiz am nächsten liegt, sind heute natürlicherweise immergrüne Eichen und andere mediterrane Elemente bestandesbildend, was die einmalige Gunstlage in der sonst sehr kontinentalen Po-Ebene eindrücklich darlegt. Die Nähe der Refugien zur Südschweiz ist am Lago di Origlio klar erkennbar (Abbildung 2a): Hier tritt Pollen der Eiche im Gegensatz zum im Mittelland gelegenen Rotsee (Abbildung 2f) in den letzten ca. 19 000 Jahren von Anfang an und ununterbrochen auf (Tinner et al 1999). In Norditalien breiteten sich Eichenwälder bereits vor dem Beginn des Holozäns in den späteiszeitlichen Birken-Föhrenwäldern aus, eine solche Invasion war im Tessin erst im Holozän erfolgreich, obwohl das Pollenbild eindeutig belegt, dass die Eiche bereits vor der Wärmezeit in der Region vorkam. Die Ausbreitungsverzögerung, die viele Jahrtausende dauerte, ist wohl klimatischer Natur, vermutlich verursacht durch die Alpennähe mit dem dazugehörigen relativ feuchten Klima. Mit dem Beginn des Holozäns vor rund 11 500 Jahren breitete sich die Eiche in der Südschweiz innerhalb weniger Jahrzehnte massiv aus (Abbildung 2a). Im Norden und in den Zentralalpen war die Ausbreitung der Eiche zu Beginn des Holozäns etwas weniger ausgeprägt, aber auch kaum verzögert (Abbildungen 2b, 2d, 2f). Eindrücklich ist, wie konstant die Bedeutung der wärme- und lichtliebenden Eiche an den meisten Alpenstandorten blieb. Dagegen erreichte sie in der Südschweiz und im Mittelland erst in den letzten 2500 (z.B. Origlio; Abbildung 2a) bis 1000 Jahren (z.B. Rotsee; Abbildung 2e) holozäne Maxima, was

mit den vielen menschlichen Zeigern für Landnutzung (z.B. *Cerealia*, *Plantago lanceolata*; Abbildung 2) ein Hinweis auf die anthropogene Nutzung der Eichen, beispielsweise zur Mast, ist (Welten 1982).

Linden (*Tilia* spp.), Ulmen (*Ulmus* spp.) sowie weitere Edellaubhölzer

Ähnlich wie die Eichen wuchsen Linden und Ulmen sowie andere Edellaubhölzer (z.B. Esche, *Fraxinus*, und Ahorn, *Acer*) bereits vor dem Beginn des Holozäns in der Südschweiz (Abbildung 2a). Die Massenausbreitung der Linde erfolgte dort, im Gegensatz zur Eiche, bereits im Alleröd vor ungefähr 14 000 bis 13 000 Jahren (Tinner et al 1999). Mit dem Beginn des Holozäns und der damit verbundenen Erwärmung um etwa 4 °C breiteten sich Linden und Ulmen auch nördlich der Alpen aus (Abbildung 2f) und wurden teilweise wichtiger als die Eichen. Zu beachten ist, dass die alleinige Betrachtung des Pollenbilds zu einer Unterschätzung der Bedeutung dieser beiden Baumarten führt, da insektenbestäubte Bäume in diesem stark untervertreten sind. So konnte beispielsweise mit der Analyse von Makroresten gezeigt werden, dass am Soppensee im Kanton Luzern die Linden in den holozänen Wäldern lokal dominant waren, bevor die Bucheninvasion vor 8200 Jahren begann (Lotter 1999). Die Linden, Ulmen sowie weitere Edellaubhölzer wurden durch die vor ca. 7500 Jahren einsetzende Landnutzung (neolithischer Ackerbau, Waldweide) zugunsten von Eichen und Buchen sehr stark zurückgedrängt (Tinner et al 1999, Tinner & Ammann 2005, Gobet et al 2010, Rey et al 2017).

Buche (*Fagus sylvatica*)

Die Buche überdauerte wie andere laubwerfende Bäume das letzte glaziale Maximum (LGM) in Südeuropa und in den norditalienischen Refugien nahe der Schweiz (z.B. Colli Euganei). Sie breitete sich erst spät ausserhalb der Refugien aus und war vor dem Mittelholozän in der Schweiz nicht bestandesbildend. Diese Verzögerung ist vermutlich klimatisch und nicht durch Wanderungsverzögerungen bedingt: Um 8200 vor heute wurde das Klima für etwa 200 bis 300 Jahre markant kühler (Temperaturabnahme um etwa 2 °C) und feuchter (Verdopplung des Niederschlags; Abbildung 3), danach erwärmte es sich wieder, blieb aber feucht (Tinner & Lotter 2001, 2006). Als Folge davon konnten sich erste grössere Buchenbestände etablieren, und die Buche konnte sich in der Folge rasch und synchron ausbreiten (Abbildungen 2d, 2f). Die Buchenausbreitung im Mittelland kann als Modellbeispiel einer Invasion betrachtet werden, sie verlief nach dem Klimawandel in den betrachteten Pollenprofilen (Probenauflösung ca. 15–20 Jahre) ohne erkennbare Verzögerung. Die vorher dominierenden Laubmischwälder konnten der Invasion nicht standhalten, und

es entwickelten sich artenreiche Buchenmischwälder, die als Folge der zunehmenden Landnutzung ab ca. 7500 vor heute in der montanen Stufe zu reinen Buchenwäldern wurden.

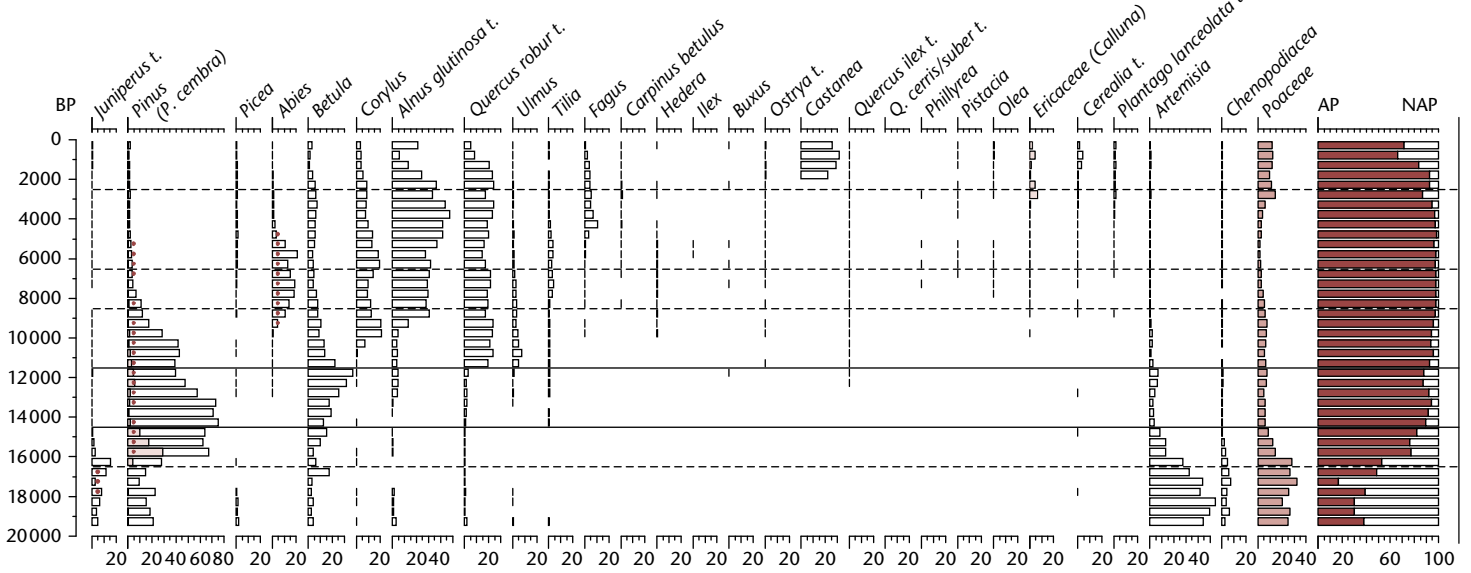
Tanne (*Abies alba*)

Die Tanne etablierte sich südlich der Alpen (Abbildung 2a) bereits vor ca. 10 000 Jahren, sehr wahrscheinlich als Folge eines Wechsels zu feuchteren und weniger kontinentalen Verhältnissen (Beginn des insubrischen Klimas; Tinner et al 1999). Danach dominierte oder kodominierte sie die Wälder Insubriens von der kollinen bis zur subalpinen Stufe, was angesichts der hohen damaligen Sommertemperaturen (etwa 1–2 °C höher als heute) und der geringeren Sommerniederschläge aus rezenteökologischer Sicht verwunderlich erscheinen mag, aber in bester Übereinstimmung mit der europäischen Vegetationsgeschichte ist (z.B. Kodominanz von Tanne und Steineiche [*Quercus ilex*] bis ans Mittelmeer in Mittelitalien; Colombaroli et al 2007, Birks & Tinner 2016b). In den Zentralalpen, den Nordalpen und der Nordschweiz erfolgte die Etablierung der Tanne etwas später als in den Südalpen vor etwa 9500 bis 9000 Jahren, die Massenausbreitung begann dann zur gleichen Zeit wie die Etablierung der Buche vor etwa 8200 Jahren (Abbildungen 2b, 2d–2f). Der Unterschied im Zeitpunkt der Etablierung von Tanne und Buche wird durch die signifikant grössere Trockenresistenz der Tanne erklärt. Beide Arten konnten sich aber in Konkurrenz mit den Edellaubhölzern und den Eichen vor der Klimaänderung um 8200 Jahren, unter relativ kontinentalen Bedingungen (viele Spätfroste, Winter kälter als heute: Tinner et al 2013), vermutlich aufgrund ihrer Spätfrostempfindlichkeit oder wegen Trockenheit (Jahresniederschläge <700 mm) nicht als dominante oder kodominante Baumarten nördlich der Alpen etablieren (Tinner & Lotter 2001, 2006). Das sehr weite ökologische Potenzial der Tanne erlaubte es ihr, im Mittelholozän Waldgrenzbestände mit der Arve zu bilden (Wick et al 2003, Schwörer et al 2014a). Aus den Tieflagen der Südschweiz und aus den Waldgrenzlagen in den Alpen verschwand die Tanne in den letzten 5000 Jahren durch menschliche Störung, insbesondere übermässige Brände und hohen Verbiss (Tinner et al 1999, 2013, Rey et al 2013, Schwörer et al 2014a).

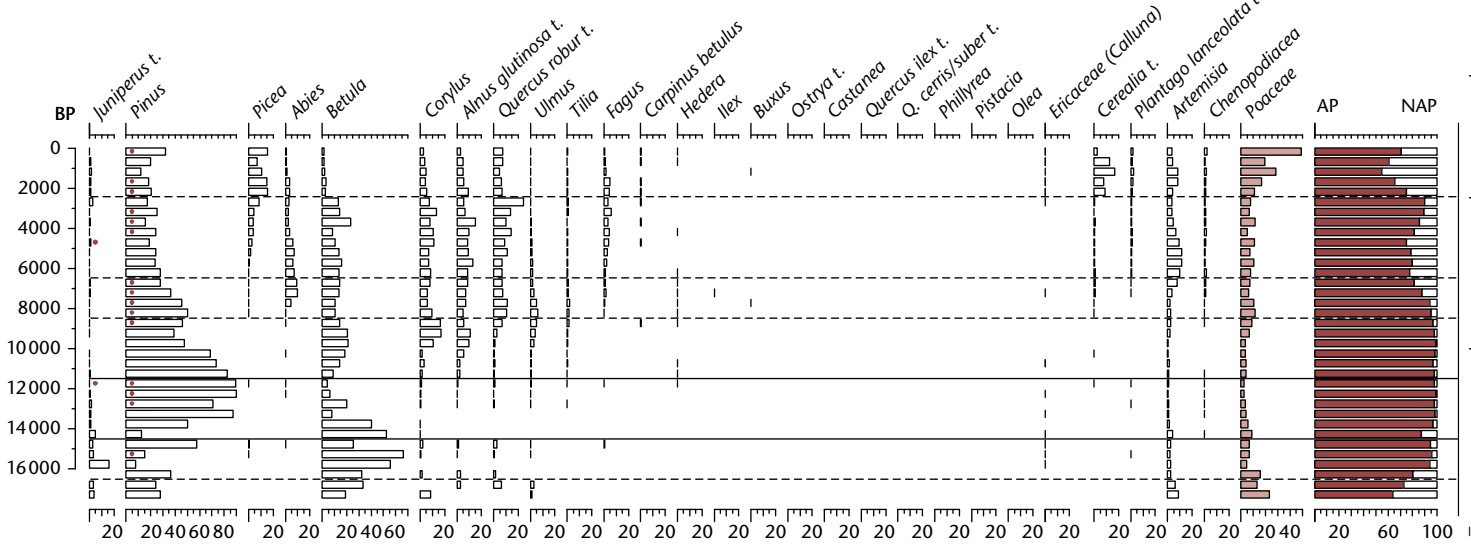
Fichte (*Picea abies*)

Die Fichte hat sich unter allen Baumarten am spätesten in der Schweiz etabliert und ausgebreitet. An den meisten Standorten der Schweiz (Abbildungen 2a–2f) ist die empirische Pollengrenze auf 8200 vor heute oder später datiert. Die Massenausbreitung erfolgte ausserhalb der Südostschweiz (Gobet et al 2005) später als die der Buche (8200–6000 vor heute) vor ca. 6000 bis 4000 Jahren, in den Tieflandstandorten sogar sehr spät (Rotsee; Abbildung 2f) oder nie

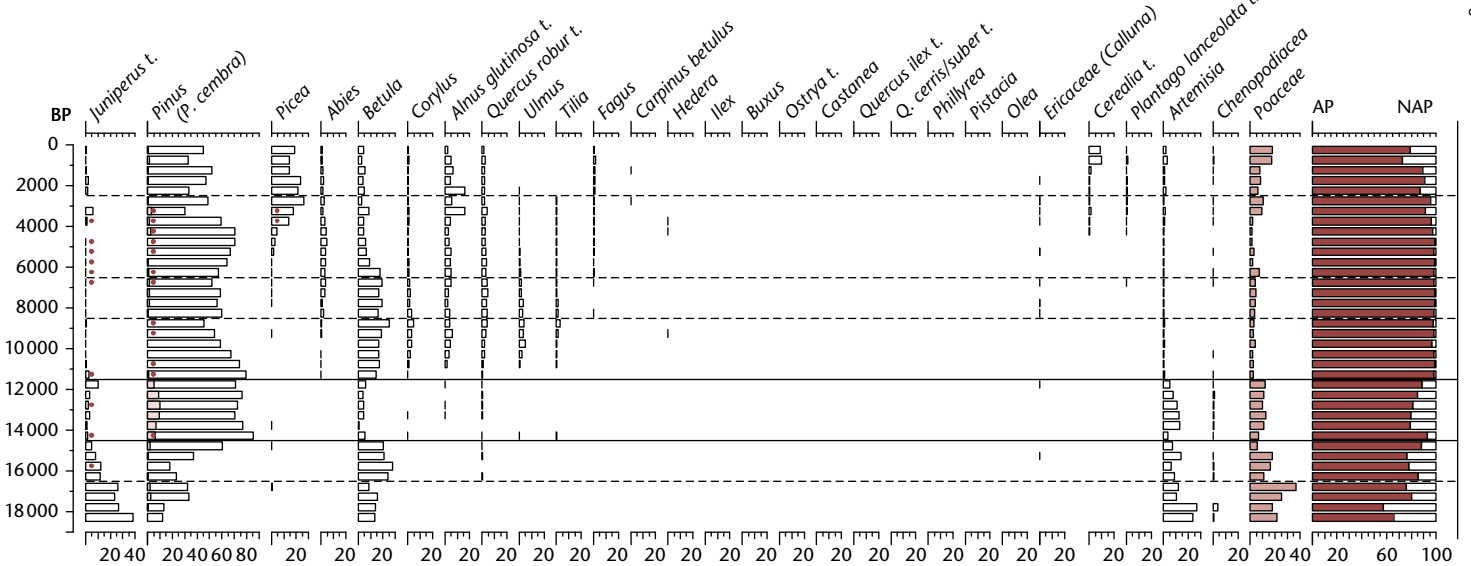
a) Lago di Origlio TI (416 m ü. M.; Südalpen)



b) Lac du Mont d'Orge VS (640 m ü. M.; Zentralalpen)

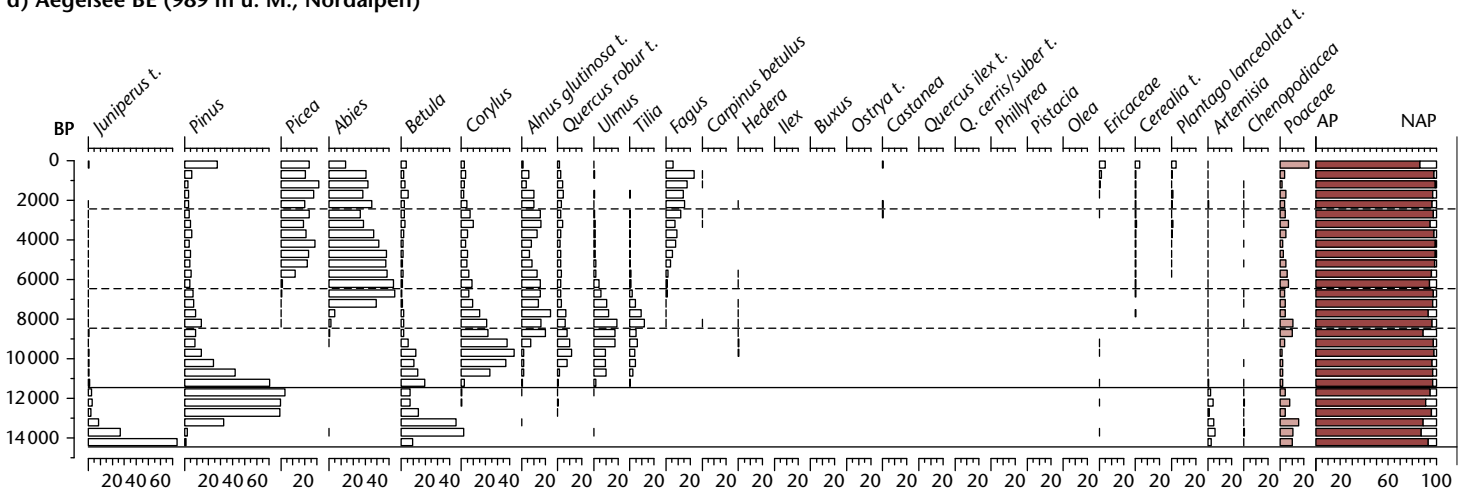


c) Zeneggen-Hellelen VS (1520 m ü. M.; Zentralalpen)

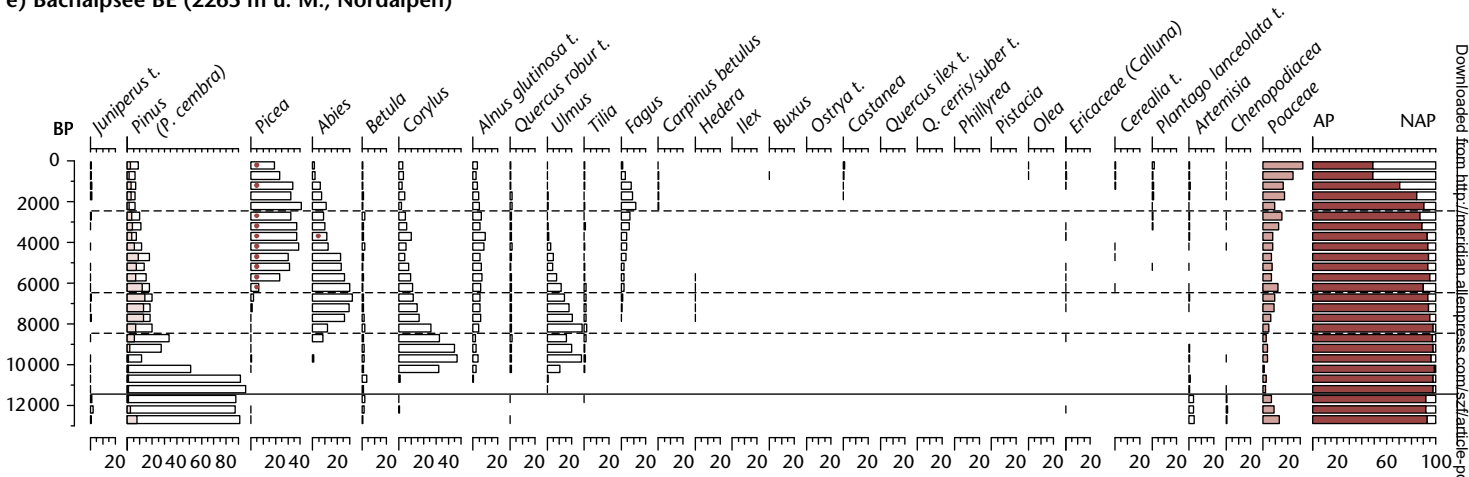


□ Pollenprozent (Mittelwert über 500 Jahre) □ Pollenprozent *P. cembra* bzw. *Calluna* (sofern separat ausgewiesen) ● Funde von Koniferen-Spaltöffnungen □ Pollenprozent separat berechnet ■ Anteil Gehölzpollen (AP)

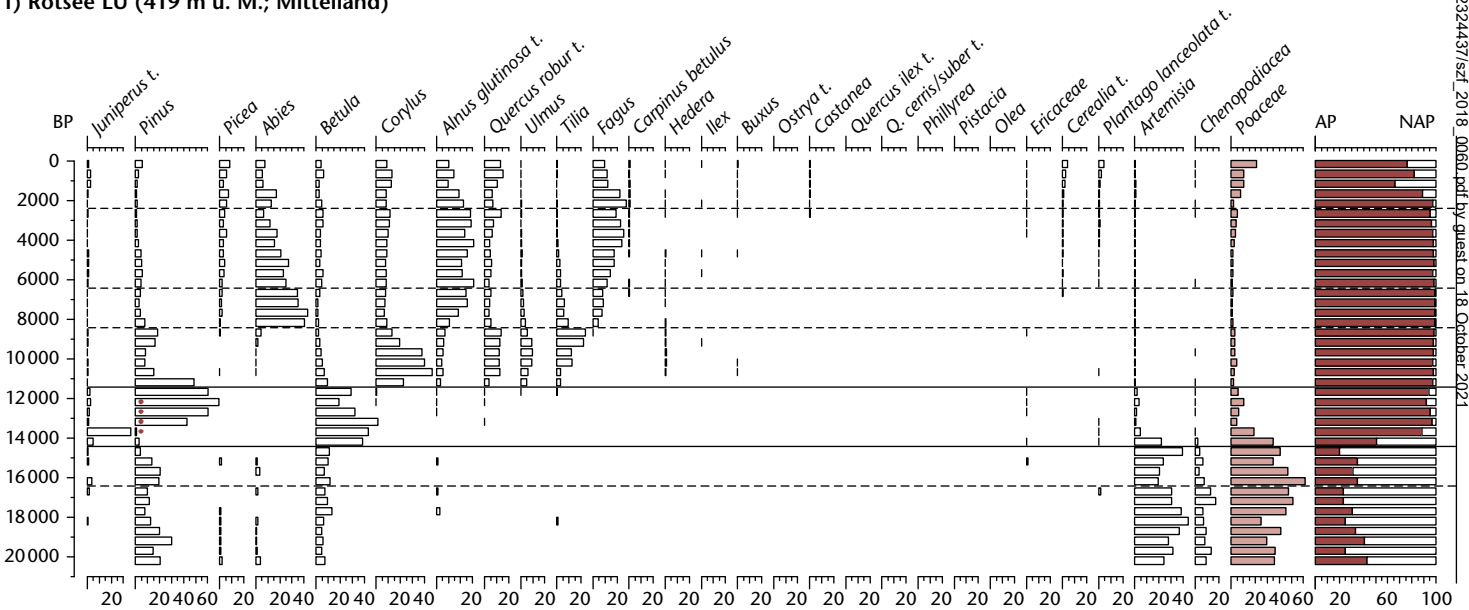
d) Aegelsee BE (989 m ü. M.; Nordalpen)



e) Bachalpsee BE (2265 m ü. M.; Nordalpen)



f) Rotsee LU (419 m ü. M.; Mittelland)



□ Pollenprozent (Mittelwert über 500 Jahre) □ Pollenprozent *P. cembra* bzw. *Calluna* (sofern separat ausgewiesen) ● Funde von Koniferen-Spaltöffnungen □ Pollenprozent separat berechnet ■ Anteil Gehölzpollen (AP)

Abb 2 Pollenprozentdiagramme für ausgewählte Gehölze an sechs auf einem Süd-Nord-Transsekt gelegenen Standorten. a) Lago di Origgio TI (Tinner et al 1999), b) Lac du Mont d'Orge VS (Welten 1982), c) Zeneggen-Hellelen VS (Welten 1982), d) Aegelsee BE (Wegmüller & Lotter 1990), e) Bachalpsee BE (Lotter et al 2006) und f) Rotsee LU (Lotter 1988). Durchgezogene Horizontale markieren den Beginn des bewaldeten Spätglazials (14 500 BP) und des Holozäns (11 500 BP). AP = Gehölzpollen (arboreal pollen), NAP = Kräuterpollen (non arboreal pollen), AP ist ein Proxy für Walddichte und -häufigkeit, NAP für Offenland. BP = kalibrierte Radiokarbonejahre vor heute.

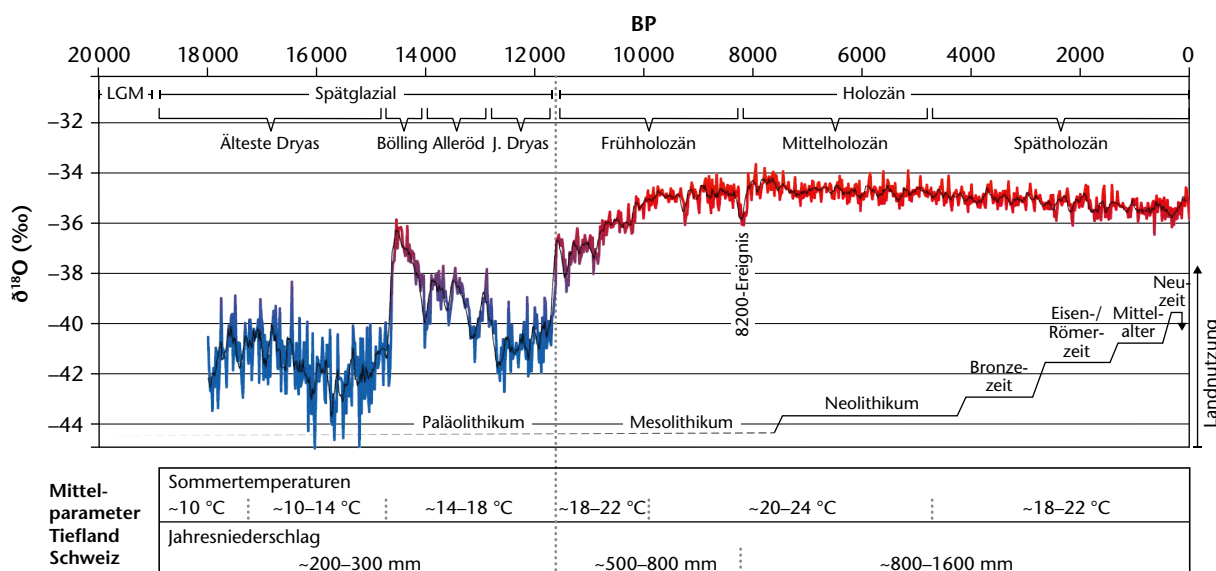


Abb 3 Sommertemperaturen und Jahresniederschläge sowie Kulturphasen in der Schweiz, verglichen mit den $\delta^{18}\text{O}$ -Werten im Grönlands, einem Mass für die (Jahres-)Temperatur. Der Temperaturverlauf war in Grönland und in der Schweiz zeitweise ähnlich, es bestehen aber wichtige Unterschiede, die teilweise mit der Saisonalität erklärt werden können. Beispielsweise erwärmte sich in der Schweiz das Sommerklima allmählich vor 19 000 bis 16 000 Jahren sowie zwischen 14 700 und 12 500 Jahren vor heute (BP), während sich das Jahresklima in Grönland jeweils abkühlte. Zudem war das mittelholozäne Wärmemaximum in der Schweiz ausgeprägter. Die Schweizer Klimadaten gelten für eine Höhe von 500 m ü. M. und sind aus Chironomidendaten abgeschätzt (Quellen in Heiri et al 2015). Grönlanddaten aus Rasmussen et al (2006). LGM: letztes glaziales Maximum.

(Origlio; Abbildung 2a). Die Fichte hat wie die Arve eine ausgeprägt subalpine Vegetationsgeschichte (z.B. Abbildungen 2d, 2e), nur durch Pflanzungen und Waldwirtschaft konnte sie sich gegenüber den anderen Baumarten im Tiefland durchsetzen. Sie kann daher als das Gegenbeispiel zur Tanne aufgefasst werden: eine kälteliebende und trockenheitsintolerante Art, die aufgrund von wirtschaftlichen Überlegungen und wegen ihrer grossen Verbisstoleranz bevorzugt wurde. Sogar in den Alpen in der subalpinen Stufe können reine Fichtenwälder aufgrund ihrer Geschichte als künstlich eingeschätzt werden (Rey et al 2013, Schwörer et al 2014a, 2014b, Thöle et al 2016). Damit gleicht die Fichte in ihrer spätholozänen Vegetationsgeschichte der Eiche und der Buche, die von Natur aus auch kaum das Potenzial haben, monospezifische Wälder zu bilden.

Schlussfolgerungen

Der Blick zurück in die Vegetationsgeschichte macht deutlich, dass die Schweizer Waldgesellschaften immer Veränderungen unterworfen waren und keine Stabilität zeigten, weder im Hinblick auf Klimaänderungen noch auf die Landnutzung. Aus paläoökologischer Sicht scheinen verarmte Gesellschaften (z.B. Buchen- und Eichenwälder, subalpine Fichtenwälder) oder künstliche Ökosysteme (Fichtenforste im Tiefland, Kastanienselven) besonders empfindlich auf Invasionen zu sein, da sie im Ungleichgewicht mit dem Klima (und dem Klimawandel) sind und von der Landnutzung abhängen. Sie

mit Aufwand zu erhalten, scheint nur Sinn zu machen, wenn ihr Anbau auch wirtschaftlich oder landschaftsökologisch interessant bleibt. Invasionen können sehr schnell beginnen und sind, einmal gestartet, kaum mehr zu stoppen. Die darauf folgenden Anpassungsprozesse dauern normalerweise mehrere Jahrhunderte bis ein Jahrtausend, da sie mehrere Baumgenerationen umfassen.

Fichten- und Buchenwaldgesellschaften können aufgrund ihrer Geschichte als besonders klimapfänglich eingestuft werden (Tinner et al 2013). Ihre Zukunft erscheint als Folge des Klimawandels sehr ungewiss, während Waldgesellschaften, bei denen Tanne, Waldföhre, Edellaubhölzer und Eichen namensgebend sind, dem Klimawandel, soweit über Szenarien abschätzbar, gut standhalten dürften (Henne et al 2015, 2018, Bugmann et al 2014, Ruosch et al 2016). Die von der Tanne realisierte klimatische Nische ist anthropogen besonders stark reduziert, sodass ihre heutige Verbreitung nicht mehr ihrem natürlichen Klimapotenzial entspricht. Das hat Konsequenzen für die Modellierung der zukünftigen Baumartenverbreitung. Wenn nur die heutige Verbreitung verwendet wird, wie das bei Artverbreitungs- und Bioklimamodellen meist der Fall ist, kann dies bei der Tanne, aber auch bei anderen Bäumen mit anthropogen reduzierten klimatischen Nischen (z.B. Linde, Ulme, Steineiche) zu einer markanten Unterschätzung ihres künftigen Potenzials unter wärmeren Klimabedingungen führen (Tinner et al 2013, 2016, Schwörer et al 2014b, Henne et al 2015). Gerade umgekehrt verhält es sich bei Eiche, Buche und Fichte. Hier besteht wegen ihrer anthropogen

stark erweiterten klimatischen Nische das Risiko, dass ihr künftiges Potenzial überschätzt wird. Diese Beispiele, die nur aus der Vegetationsgeschichte abgeleitet werden können, zeigen, dass man bei der Planung der künftigen Baumartenzusammensetzung von der Paläoökologie stark profitieren kann (Birks & Tinner 2016a). Mit einiger Sicherheit lässt sich ableiten, dass monospezifische Buchen-, Fichten-, Eichen- oder Kastanienwaldgesellschaften kaum die angehenden Invasionen von (immergrünen, subtropischen) Exoten überdauern werden, während Tannenwaldgesellschaften, solange sie naturnah bestockt sind, dank ihrer Klimaelastizität für invasive Arten ein grosses Hindernis darstellen können.

Arven und Lärchen werden sich als Waldgrenzbäume innerhalb von Jahrzehnten gegen oben in die alpine Stufe verschieben, wie sie es zu Beginn des Holozäns taten, auch hier werden die vollen Populationsbildungen wohl mehrere Jahrhunderte andauern. Immergrüne Laubbaumarten aus dem Mittelmeergebiet, die seit Jahrtausenden in der Schweiz heimisch sind, sich aber wegen der herrschenden Klimabedingungen nicht ausbreiten konnten (z.B. *Quercus ilex*; Abbildung 2a), werden dies nun wohl tun (Henne et al 2015, Bugmann et al 2014). Solche künftige Invasionen können als natürlicher Prozess aufgefasst werden, falls die invasiven Arten aus den angrenzenden Subtropen stammen (z.B. *Quercus ilex*). Aus vegetationsgeschichtlicher Sicht besteht die beste Strategie im Umgang mit dem globalen Wandel darin, artenreiche Bestände aus europäischen Baumarten zu fördern, die sich in einem dynamischen Gleichgewicht mit den heutigen und den künftigen Klima- und Nutzungszuständen befinden. ■

Eingereicht: 27. November 2017, akzeptiert (mit Review): 2. Februar 2018

Literatur

- AMMANN B, VAN RADEN UJ, SCHWANDER J, EICHER U, GILLI A ET AL (2013) Responses to rapid warming at Termination Ia at Gerzensee (Central Europe): Primary succession, albedo, soils, lake development, and ecological interactions. *Palaeogeog Palaeoclimatol Palaeoecol* 391: 111–131.
- BIRKS HJB, TINNER W (2016A) Past forests of Europe. In: San-Miguel-Ayanz J, de Rigo D, Caudullo G, Houston Durrant T, Mauri A, editors. *European atlas of forest tree species*. Luxembourg: Publication Office of the European Union. pp. 36–39.
- BIRKS HJB, TINNER W (2016B) European tree dynamics and invasions during the Quaternary. In: Krumm F, Vítková L, editors. *Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges*. Bonn: European Forest Institute. pp. 22–43.
- BUGMANN H, BRANG P, ELKIN C, HENNE P, JAKOBY O ET AL (2014) Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. In: CH2014-Impacts, editor. *Toward quantitative scenarios of climate change impacts in Switzerland*. Bern: Oeschger Centre for Climate Change Research. pp. 79–88.
- BURGA CA, PERRET R (1998) *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter*. Thun: Ott Verlag. 805 p.
- COLOMBAROLI D, MARCHETTO A, TINNER W (2007) Long-term interactions between Mediterranean climate, vegetation and fire regime at Lago di Massaciuccoli (Tuscany, Italy). *J Ecol* 95: 755–770.
- FEURDEAN A, BHAGWAT SA, WILLIS KJ, BIRKS HJB, LISCHKE H ET AL (2013) Tree migration-rates: Narrowing the gap between inferred post-glacial rates and projected rates. *Plos One* 8 (8): e71797.
- FIRBAS F (1949) Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Jena: Fischer.
- GOBET E, TINNER W, BIGLER C, HOCHULI PA, AMMANN B (2005) Early-Holocene afforestation processes in the lower subalpine belt of the Central Swiss Alps as inferred from macrofossil and pollen records. *Holocene* 15: 672–686.
- GOBET E, VESCOVI E, TINNER W (2010) A paleoecological contribution to assess the natural vegetation of Switzerland. *Bot Hel* 120: 105–115.
- GUGERLI F, SPERISEN C (2010) Genetische Struktur von Waldbäumen im Alpenraum als Folge (post)glazialer Populationsgeschichte. *Schweiz Z Forstwes* 161: 207–215. doi: 10.3188/szf.2010.0207
- HEIRI O, ILYASHUK B, MILLET L, SAMARTIN S, LOTTER AF (2015) Stacking of discontinuous regional palaeoclimate records: Chronomid-based summer temperatures from the Alpine region. *Holocene* 25: 137–149.
- HENNE PD, ELKIN C, FRANKE J, COLOMBAROLI D, CALÒ C ET AL (2015) Reviving extinct Mediterranean forests increases ecosystem potential in a warmer future. *Front Ecol Environ* 13: 356–362.
- HENNE PD, BIGALKE M, BÜNTGEN U, COLOMBAROLI D, CONEDERA M ET AL (2018) An empirical perspective for understanding climate change impacts in Switzerland. *Reg Environ Chang* 18: 205–221.
- KALTENRIEDER P, BELIS CA, HOFSTETTER S, AMMANN B, RAVAZZI C ET AL (2009) Environmental and climatic conditions at a potential glacial refugial site of tree species near the Southern Alpine glaciers. New insights from multiproxy sedimentary studies at Lago della Costa (Euganean Hills, North-eastern Italy). *Quat Sci Rev* 28: 2647–2662.
- LANG G (1994) *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Methoden und Ergebnisse. Jena: G. Fischer. 462 p.
- LOTTER A (1988) *Paläoökologische und paläolimnologische Studie des Rotsees bei Luzern*. Pollen-, grossrest-, diatomeen- und sedimentanalytische Untersuchungen. *Diss Bot* 124: 1–187.
- LOTTER AF (1999) Late-glacial and Holocene vegetation history and dynamics as evidenced by pollen and plant macrofossil analyses in annually laminated sediments from Soppensee (Central Switzerland). *Veg Hist Archaeobot* 8: 165–184.
- LOTTER AF, HEIRI O, HOFMANN W, VAN DER KNAAP WO, VAN LEEUWEN JFN ET AL (2006) Holocene timber-line dynamics at Bachalpsee, a lake at 2265 m a.s.l. in the northern Swiss Alps. *Veg Hist Archaeobot* 15: 295–307.
- MÁTYÁS G, SPERISEN C (2001) Chloroplast DNA polymorphisms provide evidence for postglacial re-colonisation of oaks (*Quercus* spp.) across the Swiss Alps. *Theor Appl Genet* 102: 12–20.
- RASMUSSEN SO, ANDERSEN KK, SVENSSON AM, STEFFENSEN JP, VINTHER BM ET AL (2006) A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. *J Geophys Res Atmos* 111 (D6): D0610.
- REY F, SCHWÖRER C, GOBET E, COLOMBAROLI D, VAN LEEUWEN JFN ET AL (2013) Climatic and human impacts on mountain vegetation at Lauenensee (Bernese Alps, Switzerland) during the last 14 000 years. *Holocene* 23: 1415–1427.
- REY F, GOBET E, VAN LEEUWEN JFN, GILLI A, VAN RADEN UJ ET AL (2017) Vegetational and agricultural dynamics at Burgäschisee (Swiss Plateau) recorded for 18 700 years by multi-proxy evidence from partly varved sediments. *Veg Hist Archaeobot* 26: 571–586.

- RUOSCH M, SPAHNI R, JOOS F, HENNE PD, VAN DER KNAAP WO ET AL (2016) Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe – comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. *Glob Chang Biol* 22: 727–740.
- SCHWÖRER C, KALTENRIEDER P, GLUR L, BERLINGER M, ELBERT J ET AL (2014A) Holocene climate, fire and vegetation dynamics at the treeline in the Northwestern Swiss Alps. *Veg Hist Archaeobot* 23: 479–496.
- SCHWÖRER C, HENNE PD, TINNER W (2014B) A model-data comparison of Holocene timberline changes in the Swiss Alps reveals past and future drivers of mountain forest dynamics. *Glob Chang Biol* 20: 1512–1526.
- SCHWÖRER C, COLOMBAROLI D, KALTENRIEDER P, REY F, TINNER W (2015) Early human impact (5000–3000 BC) affects mountain forest dynamics in the Alps. *J Ecol* 103: 281–295.
- THÖLE L, SCHWÖRER C, COLOMBAROLI D, GOBET E, KALTENRIEDER P ET AL (2016) Reconstruction of Holocene vegetation dynamics at Lac de Bretaye, a high-mountain lake in the Swiss Alps. *Holocene* 26: 380–396.
- TINNER W, HUBSCHMID P, WEHRLI M, AMMANN B, CONEDERA M (1999) Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *J Ecol* 87: 273–289.
- TINNER W, LOTTER AF (2001) Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29: 551–554.
- TINNER W, AMMANN B (2005) Long-term responses of mountain ecosystems to environmental changes: Resilience, adjustment, and vulnerability. In: Huber UM, Bugmann H, Reasoner M, editors. *Global change and mountain research – state of knowledge overview*. Dordrecht: Springer. pp. 133–144.
- TINNER W, LOTTER AF (2006) Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quat Sci Rev* 25: 526–549.
- TINNER W, COLOMBAROLI D, HEIRI O, HENNE PD, STEINACHER M ET AL (2013) The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecol Monogr* 83: 419–439.
- TINNER W, CONEDERA M, BUGMANN H, COLOMBAROLI D, GOBET E ET AL (2016) Europäische Wälder unter wärmeren Klimabedingungen: neue Erkenntnisse aus Paläoökologie und dynamischer Vegetationsmodellierung. *AFZ/Der Wald* 71 (18): 45–49.
- WEGMÜLLER S, LOTTER AF (1990) Palynostratigraphische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der nordwestlichen Kalkvoralpen. *Bot Helv* 100: 37–73.
- WELTEN M (1982) Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern-Wallis. *Denkschr Schweiz Nat.forsch Ges* 95: 1–104.
- WICK L, VAN LEEUWEN JFN, VAN DER KNAAP WO, LOTTER AF (2003) Holocene vegetation development in the catchment of Sagistalsee (1935 m asl), a small lake in the Swiss Alps. *J Paleolimnol* 30: 261–272.

Invasions et régressions des essences forestières après l'ère glaciaire

L'analyse du pollen, des spores et des macrofossiles nous permet de reconstruire les mécanismes et les processus à la base des invasions et des régressions des espèces forestières dans le passé et de tirer des conclusions pour les invasions et régressions futures. Depuis la dernière ère glaciaire, les associations forestières suisses sont en transformation permanente suite aux changements du climat et de l'utilisation du sol. Certaines invasions se sont déroulées de façons étonnamment synchronisées spatialement. Les processus d'adaptation des écosystèmes ont commencé rapidement après un changement climatique ou une perturbation, mais ont duré plusieurs siècles, car ils comprennent plusieurs générations d'arbres. Les résultats disponibles sur l'histoire du climat et la végétation suggèrent que les associations forestières actuellement essentiellement composées d'une essence telles que les châtaigneraies, les chênaies, les hêtraies et les pessières sont particulièrement exposées aux invasions, car elles ont été créées par l'action millénaire de l'homme et la niche climatique des essences dominantes a fortement été étendue. A l'inverse, la niche climatique du sapin blanc a été considérablement réduite par l'action anthropogène. Cela signifie d'une part que le sapin est beaucoup plus tolérant aux changements climatiques que sa répartition actuelle ne le laisse supposer et, d'autre part, que des nouvelles espèces ont plus de peine à pénétrer des sapinières proches de l'état naturel. Il en est de même, mais de façon moins marquée, pour les tilleuls, ormes, frênes et érables. Les feuillus sempervirents méditerranéens (par ex *Quercus ilex*) qui sont autochtones depuis des millénaires en Suisse, mais qui n'ont pas pu se développer pour des raisons climatiques vont sans doute se propager spontanément sous l'influence du changement climatique en l'espace de quelques décennies. Une invasion qui peut être considérée naturelle du point de vue écologique, si les espèces concernées sont originaires des zones subtropicales voisines.

Invasions and collapses of tree species after the Ice Age

Pollen and macrofossils are used to reconstruct mechanisms and processes of past invasions and collapses of tree species. They are also providing bottom lines for future invasions and collapses. The Swiss forest communities were always shifting to adjust to climate and land use changes. Some invasions occurred surprisingly synchronous in space. Ecosystem adjustment processes started rapidly after climate change or disturbance, but usually lasted several centuries, given that they involved several tree generations. The available climate and vegetation history evidence suggests that the today's rather homogenous sweet chestnut, oak, beech and spruce forests are particularly prone to be invaded, because the communities were created by millennial-long land use and also because the realized climatic niche of the dominant species is strongly anthropogenically widened. On the other hand, the realized climatic niche of silver fir is strongly narrowed by human impact. This implies that silver fir is far more resilient to climate change than its today's range would suggest. Thus new plant species may have considerable difficulties to enter quasi-natural mixed silver fir forest communities. A similar finding, although less pronounced, was obtained for linden, elm, ash and maple species. Evergreen broadleaved species from the Mediterranean region, which are native to Switzerland since millennia but were not able to expand due to climatic reasons (e.g. *Quercus ilex*), will presumably spread spontaneously within a few decades under changing climate. Such future invasions can be considered as a natural process from an ecological point of view, if the invading species involved originate from the neighboring subtropics.