

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band: 79 (2022)

Artikel: Was uns die Vergangenheit über die Wälder der Zukunft verrät
Autor: Schwörer, Christoph / Gobet, Erika / Tinner, Willy
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1049730>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 26.11.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Was uns die Vergangenheit über die Wälder der Zukunft verrät

Der Klimawandel wird für die Schweizer Wälder zu einer grossen Herausforderung. Um herauszufinden, wie der Wald auf wärmere Temperaturen reagieren wird und welche Baumarten besonders für die Zukunft geeignet sind, lohnt sich ein Blick in die Vergangenheit. So kann der Einfluss vergangener Klimaänderungen auf die Vegetation durch Pollen und Pflanzenreste, welche in Seesedimenten konserviert bleiben, untersucht werden. Mit solchen paläoökologischen Zeitreihen kann zudem überprüft werden, ob dynamische Vegetationsmodelle realistische Ergebnisse liefern. Diese Modelle können anschliessend die Wälder der Zukunft unter verschiedenen Klimaszenarien simulieren.

Einleitung

Autor
Christoph Schwörer,
Erika Gobet,
Willy Tinner

Der Klimawandel findet statt. An dieser Tatsache gibt es mittlerweile nicht nur in wissenschaftlichen Kreisen längst keinen Zweifel mehr; auch die Weltbevölkerung bekommt die Auswirkungen des Klimawandels immer stärker zu spüren. Temperaturmessungen etwa belegen eindrücklich, dass es in den letzten 150 Jahren stetig wärmer wurde, mit einer besonders starken Erwärmung seit Mitte der 80er-Jahre. Die fünf wärmsten je

gemessenen Jahre liegen alle im letzten Jahrzehnt, in der Schweiz mit Temperaturen von ca. 2 °C über dem langjährigen Durchschnitt. Andere Gebiete der Welt sind mit gefährlichen Hitzewellen, Dürren, Stürmen und Überschwemmungen zunehmend betroffen. Wärmere Temperaturen und Änderungen im Niederschlagsregime haben auch einen grossen Einfluss auf die Pflanzenwelt. Einige Arten können sich an die steigenden Temperaturen anpassen, indem sie etwa den Blühzeitpunkt oder den Blattaustrieb

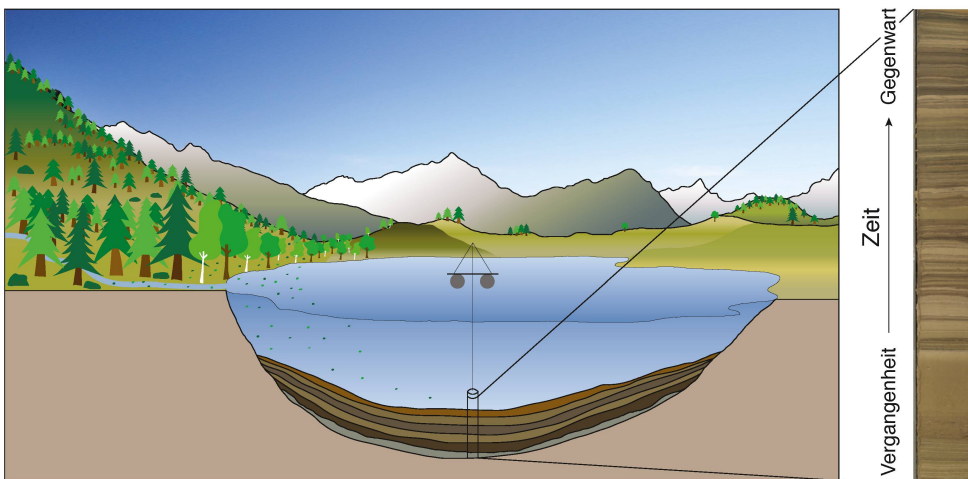


Abb. 1: Seen sind natürliche Archive, da Umweltinformationen im Sediment über Jahrtausende konserviert bleiben und durch die Entnahme eines Bohrkerns analysiert werden können.

vorverschoben. Solche phänologischen Anpassungen sind gut dokumentiert, beispielsweise blühen die Kirschbäume in Liestal rund zwei Wochen früher als noch vor 50 Jahren. Es gibt auch Pflanzenarten, welche ihr Verbreitungsgebiet ändern, um so in ihrer optimalen Temperaturnische zu bleiben. Dieser Prozess ist besonders bei alpinen Pflanzen bereits heute zu beobachten. So nimmt etwa die Artenvielfalt auf den Alpengipfeln über die letzten hundert Jahre kontinuierlich zu, da Pflanzenarten ihr Verbreitungsgebiet in höhere Lagen verschieben. Auch im Wald sind die ersten Auswirkungen des Klimawandels bereits ersichtlich. Der aussergewöhnlich trockene und heisse Sommer 2018 etwa führte durch Hitze- und Trockenstress an einigen Orten im Schweizer Mittelland zum frühzeitigen Laubabwurf der Buche, zu einer Zunahme der Baumortalität und zu einer Häufung von Waldbränden. Klimaprognosen gehen je nach Szenario für die tiefen Lagen der Schweiz von einer weiteren Erwärmung von bis zu 5,4 °C Jahresmitteltemperatur zum Ende dieses Jahrhunderts aus (CH 2018, 2018). Da stellt sich natürlich die Frage wel-

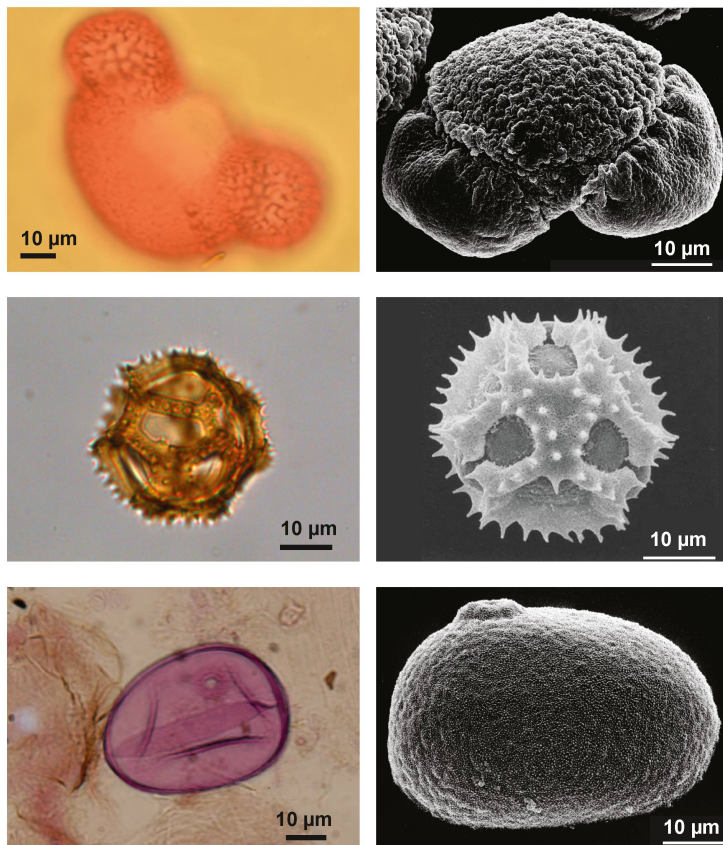
che Auswirkungen eine solche Klimaänderung auf die Vegetation und besonders den Wald hat.

Wissenschaftliche Untersuchungsmethoden

Um abschätzen zu können, wie sich der Klimawandel auf die Wälder auswirkt, gibt es in der Forschung verschiedene Ansätze: Weit verbreitet sind etwa Experimente, bei denen ein oder mehrere Umweltfaktoren (z. B. Temperatur, Niederschlag, CO₂-Gehalt der Luft) verändert werden, um dann den Effekt auf die Pflanze zu messen. Solche Experimente haben den Vorteil, dass sie unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt werden können, was die statistische Analyse und die Zuweisung der Ursachen erleichtert. Ein Nachteil solcher Studien ist hingegen, dass Experimente meist nur über einige wenige Jahre und selten unter komplett natürlichen Bedingungen durchgeführt werden können. Gerade bei langlebigen Organismen wie Bäumen, welche die Dauer eines Forschungsprojektes oder eines Forscherlebens um ein Vielfaches übertreffen,

Abb. 2: Pollenkörner verschiedener Pflanzen unter dem Lichtmikroskop (links) und dem Rasterelektronenmikroskop (rechts). Oben: Waldföhre (*Pinus sylvestris*); Mitte: Zungenblütler (Cichorioideae); Unten: Roggen (*Secale cereale*).

Fotos: Institut für Pflanzenwissenschaften, Universität Bern.



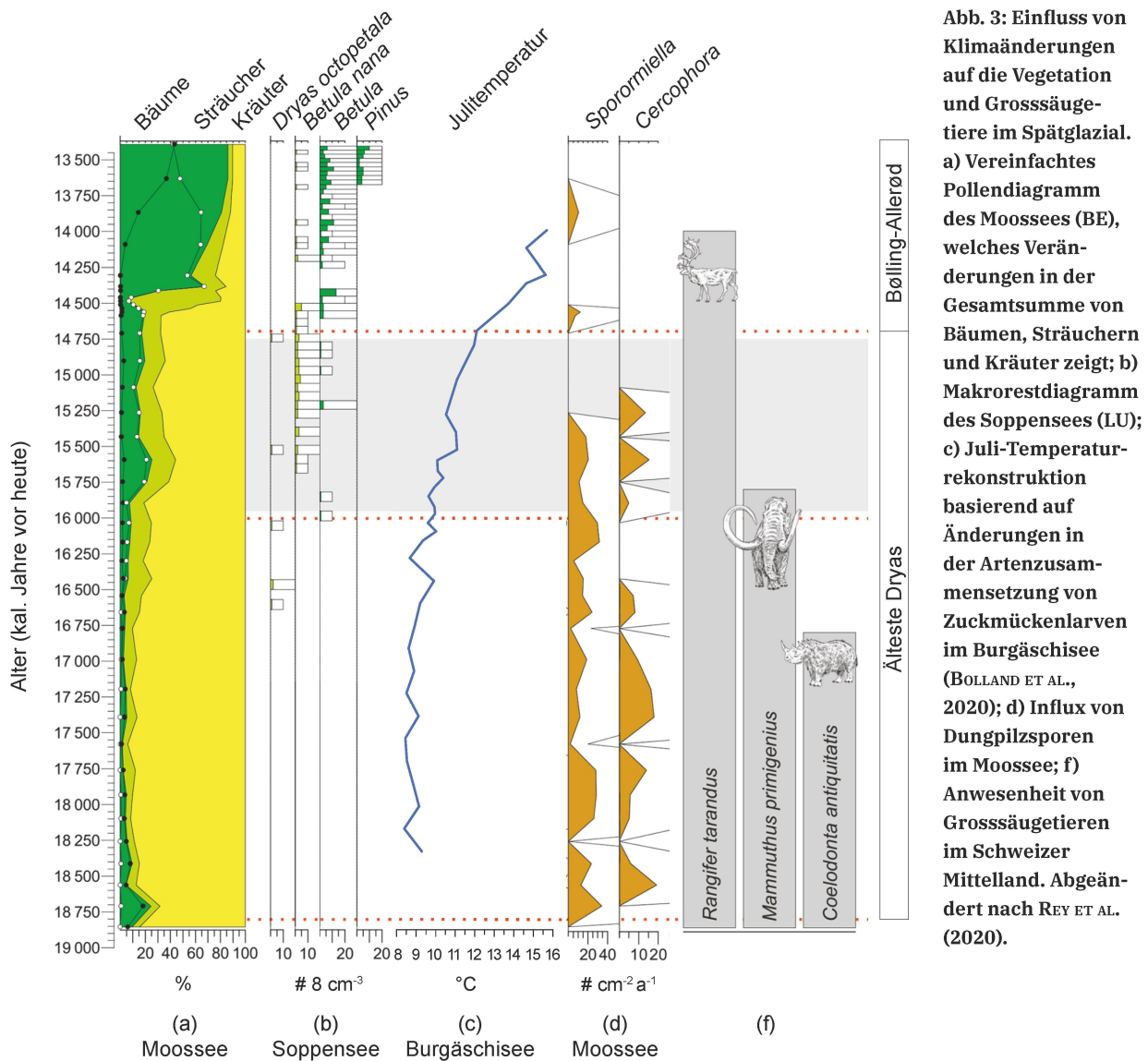
ist es schwierig, Aussagen über den Lebenszyklus einer Baumart zu machen und Prognosen für die Wälder der Zukunft abzuleiten. Ein anderer Ansatz versucht die wichtigsten Prozesse eines Waldes, wie zum Beispiel Wachstum verschiedener Baumarten, Konkurrenz, Störungen und Mortalität, mittels mathematischer Gleichungen zu beschreiben, welche dann mit Computer gelöst werden können. Ähnliche Computermodelle werden etwa auch in der Klimaphysik verwendet, um das zukünftige Klima unter verschiedenen Emissionsszenarien abzuschätzen. Solche prozess-basierten Vegetationsmodelle stellen aber immer auch eine Vereinfachung der komplexen Wechselwirkungen innerhalb eines Waldes dar, weshalb es wichtig ist, zuerst zu überprüfen, ob die Simulationen auch realistische Ergebnisse liefern. Zu guter Letzt liefern Beobachtungen über in den letzten Jahrzehnten bereits eingetretene Veränderungen aufgrund des Klimawandels wichtige Anhalts-

punkte, wie sich der Wald in Zukunft weiter verändern könnte. Ein Nachteil dieses Ansatzes ist aber einerseits, dass nicht-lineare Veränderungen wie zum Beispiel das Überschreiten von Schwellenwerten nicht oder nur zu spät erkannt werden können. Andererseits ist die anhin beobachtete Klimaänderung kleiner, als das, was für die nächsten Jahrzehnte erwartet wird. Deshalb wäre es äusserst hilfreich, zurück in die Zeit zu reisen, um die Auswirkungen vergangener, grosser Klimaänderungen auf den Wald zu untersuchen und daraus Aussagen über die Zukunft machen zu können.

Natürliche Archive als Zeitmaschine

Glücklicherweise gibt es bereits eine Art Zeitmaschine, mit der die Vergangenheit untersucht werden kann: Natürliche Archive wie z.B. Seen oder Moore können Informationen über die Umwelt in ihrer Umgebung speichern. Pflanzenteile wie z.B. Blätter, Samen und Früchte aber auch Pollen (Blütenstaub), welche in den See fallen, sinken auf den Seegrund und werden dort ins Sediment eingelagert (Abb. 1). Der geringe Sauerstoffgehalt im Sediment und niedrige Temperaturen verhindern den Abbau dieses organischen Materials, weshalb es im Laufe der Zeit mit neuem Material so überdeckt wird, dass die Informationen über Jahrtausende oder noch länger erhalten bleiben. Mit der Entnahme und Analyse eines Sedimentbohrkernes kann so in der Zeit zurückgereist werden, bis zur Entstehung des Sees oder Moores. In den tiefen Lagen der Schweiz bedeutet dies meist bis zum Ende der letzten Eiszeit, ca. 19 000 Jahre vor heute, ausserhalb der Schweiz gibt es europäische Seen und Moore, die über hunderttausende von Jahren Informationen gesammelt haben. Das genaue Alter verschiedener Tiefen im Sediment kann beispielsweise mit der Radiokarbonmethode bestimmt werden.

Bereits vor mehr als hundert Jahren erkannten Forscher, dass Pollen zur Rekonstruktion der vergangenen Vegetation verwendet werden kann (BIRKS, 2019). Die grosse Formenvielfalt erlaubt es, Pollenkörner zu bestimmen und vielfach einer bestimmten Art oder zumindest einer Artengruppe zu-



zuweisen (Abb. 2). Anhand des in einer Sedimentprobe vorhandenen Pollenspektrums, kann man Rückschlüsse auf die damalige Vegetation ziehen. Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass Pflanzen unterschiedlich viel Pollen produzieren und dieser durch den Wind über grössere Distanzen verbreitet werden kann. Grössere Pflanzenreste erlauben es hingegen, die lokale Vegetation um den Standort zu rekonstruieren, da diese meist nicht weit von ihrem Ursprung wegtransportiert werden. Gerade Früchte, Samen, gut erhaltene Blätter oder

Nadeln können direkt einer bestimmten Art zugewiesen werden und belegen deren lokale Anwesenheit.

Im Sediment finden sich zudem auch noch weitere Informationen, z. B. ermöglicht die Analyse von Holzkohlepartikeln Aussagen über vergangene Waldbrände. Auch aquatische Organismen bleiben teilweise im Sediment erhalten. Die aus Chitin bestehenden Kopfkapseln von Zuckmückenlarven (Chironomidae) können unterschiedlichen Arten mit klaren Temperaturpräferenzen zugewiesen werden und ermöglichen die

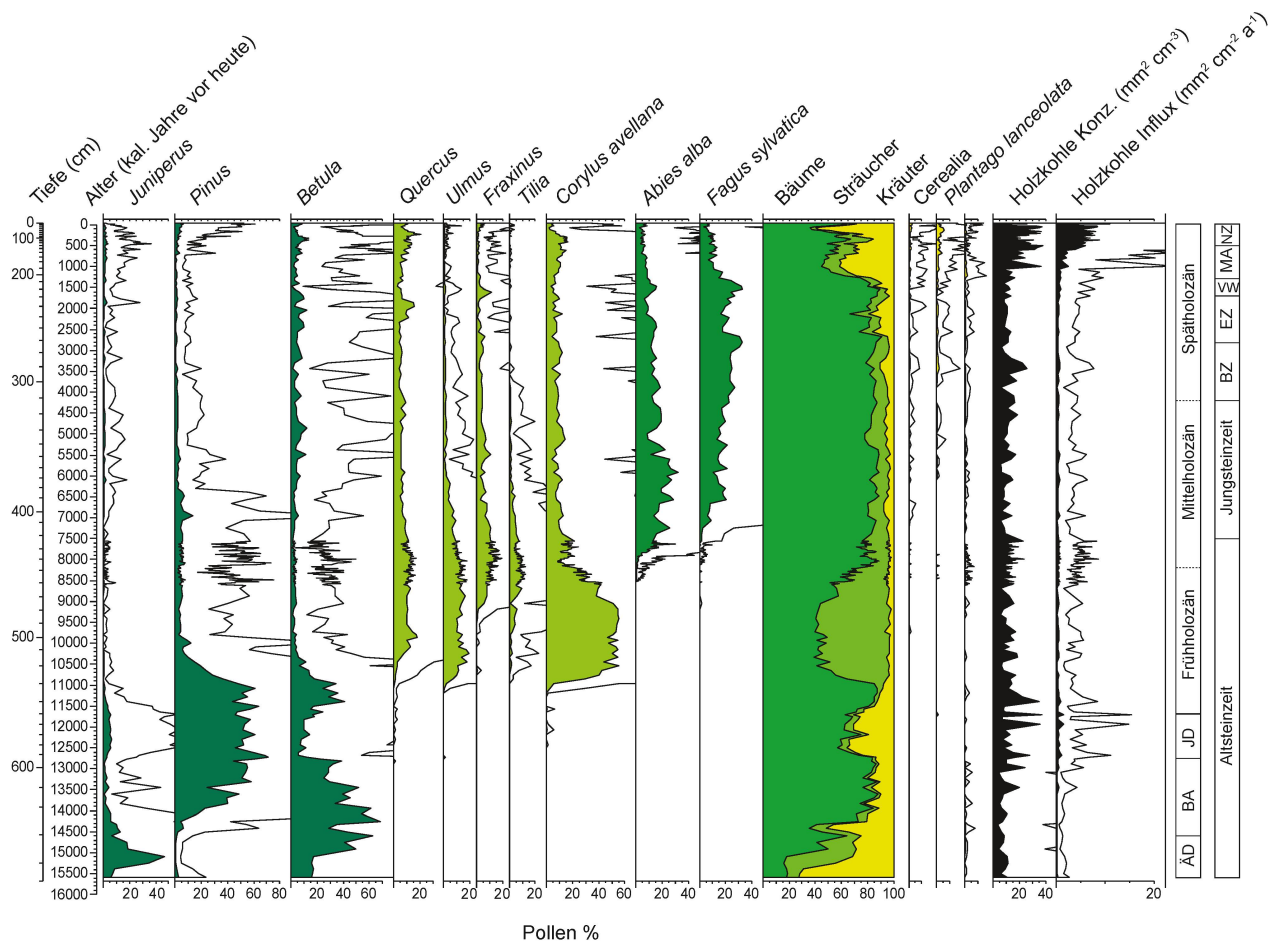


Abb. 4: Pollendiagramm des Soppen-sees (LU), welches Vegetationsänderungen seit dem Spätglazial zeigt. ÄD Älteste Dryas, BA Bølling-Allerød, JD Jüngere Dryas, BZ Bronzezeit, EZ Eisenzeit, VW Völkerwanderung, MA Mittelalter, NZ Neuzeit. Abgeändert nach LOTTER (1999).

Rekonstruktion vergangener Sommertemperaturen. Da mittlerweile eine grosse Anzahl von Standorten in der Schweiz mit solchen paläoökologischen Methoden untersucht wurde, haben wir einen guten Überblick über Vegetationsveränderungen seit der letzten Eiszeit. Im Hinblick auf den zukünftigen Klimawandel sind besonders drei verschiedene Zeitabschnitte von besonderem Interesse: Eine erste Erwärmung der Sommertemperaturen von ca. +5 °C am Ende der letzten Eiszeit um 14 600 Jahre vor heute (Bølling-Allerød Interstadial), der Beginn der momentanen Warmzeit (Holozän) um 11 700 Jahre vor heute, als Sommertemperaturen um ca. +2,5 °C innerhalb von 50 Jahren anstiegen und schliesslich das Holozäne Temperaturoptimum von ca. 9000–5000 Jahre vor heute, als Sommer-

temperaturen etwa 1–2 °C höher waren als heute (HEIRI ET AL. 2014).

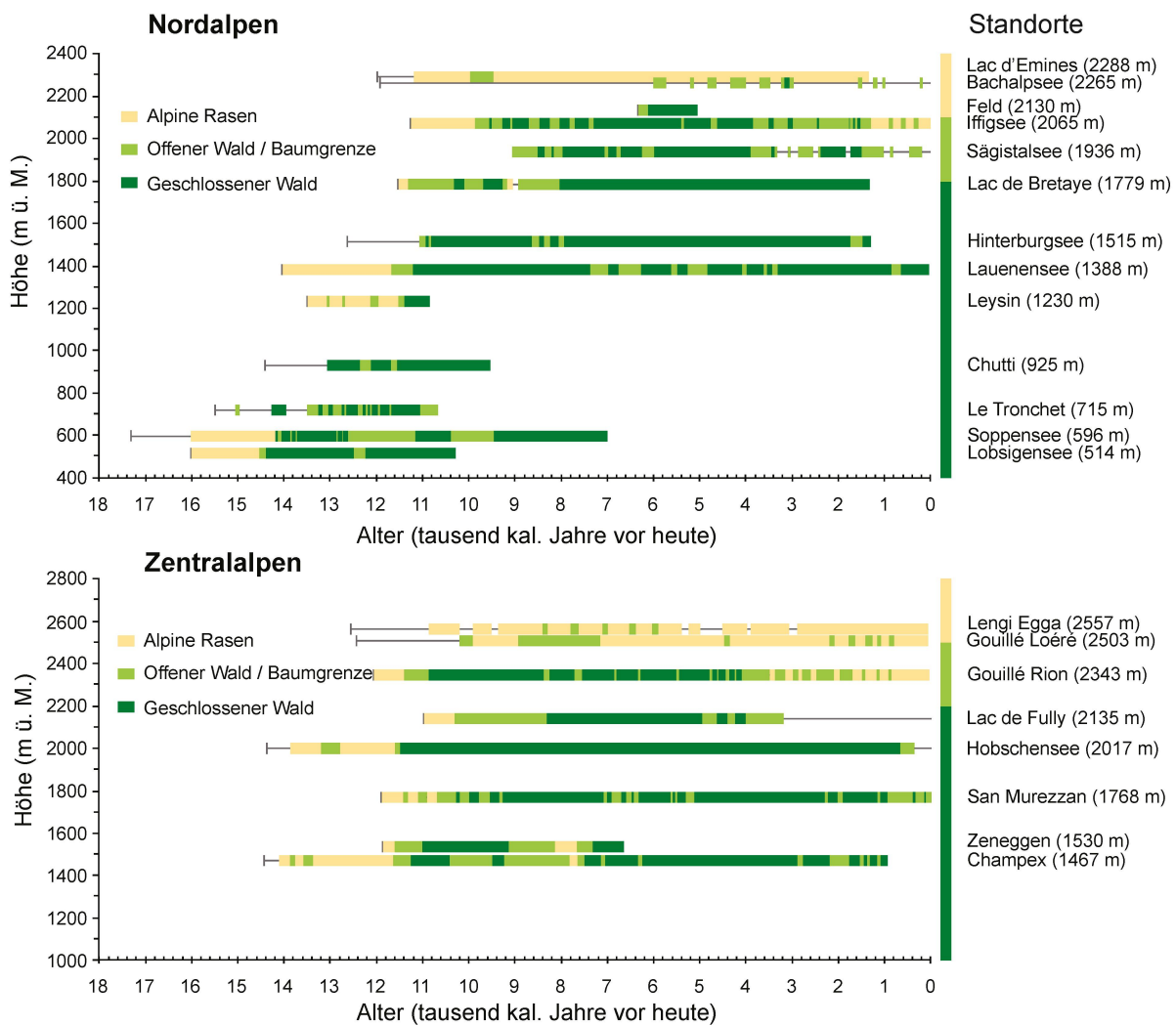
Erste Wälder nach der Eiszeit

Pflanzenreste aus den tiefsten Schichten verschiedener Seen im Mittelland, welche mittels Radiokarbonmethode datiert wurden, belegen den Rückzug der Tieflandgletscher um ca. 19 000 Jahre vor heute. Pollen und Pflanzenreste deuten darauf hin, dass die Vegetation bis ca. 16 000 Jahre vor heute aus einer baumlosen Tundra oder Kältesteppe bestand, wie sie heutzutage beispielsweise noch in der Mongolei anzutreffen ist. Bemerkenswert ist, dass in Proben dieser Zeitperiode auch viele Sporen von Pilzen, die sich auf den Abbau von Tierdung spezialisiert haben, zu finden sind (z.B.

Sporormiella oder *Cercophora*), was auf eine hohe Anzahl von grossen Pflanzenfressern hinweist (Abb. 3; REY ET AL., 2020). Dazu gehören auch das Mammut oder das Wollnashorn, die dazumal im Schweizer Mittelland vorkamen. Eine erste Änderung der Vegetationszusammensetzung ist um etwa 16000 Jahre vor heute nachweisbar. Ein leichter Anstieg der Sommertemperaturen um ca. 1 °C (BOLLAND ET AL., 2020), führte zur Ausbreitung einer Strauchtundra, geprägt durch die Zwergbirke (*Betula nana*) und auch einzelne Baumbirken (*Betula pubescens*, *B. pendula*) in mikroklimatisch günstigen Lagen. Vergleichbare Vegetationsgesellschaften finden sich heutzutage etwa im Norden von Skandinavien. Mit dem Ausbreiten der

ersten Bäume, verschwand auch das Mammut aus dem Schweizer Mittelland. Temperaturrekonstruktionen mittels Zuckmückenlarven, aber auch Sauerstoffisotope aus karbonathaltigem Seesediment, belegen einen weitaus markanteren Temperaturanstieg um ca. 14600 Jahre vor heute, zu Beginn des Bølling-Allerød Interstadials (BOLLAND ET AL., 2020). Sommertemperaturen stiegen damals um ca. 5 °C was zu einer Ausbreitung von Birken- und Föhrenwäldern im Schweizer Mittelland führte (Abb. 3–5). Verschiedene Standorte entlang eines Höhentransektes in den Berner Alpen zeigen zudem, dass die Waldgrenze bis auf etwa 1000 m ü. M. ansteigen konnte (Abb. 5).

Abb. 5: Höhen-Zeit-Diagramm der Nord- und Zentralalpen basierend auf Standorten mit Makroresten, welche die lokale Anwesenheit von alpinen Rasen oder Bäumen nachweisen. Dünne Linien weisen auf Proben ohne Makroreste hin.



Schneller Klimawandel zu Beginn des Holozäns

Nach einer etwa tausend Jahre dauernden Kaltphase, der Jüngerer Dryas, nahmen die Sommertemperaturen um ca. 11700 Jahre vor heute sprunghaft um ca. 2,5 °C innerhalb von nur 50 Jahren zu (HEIRI ET AL., 2014). Dieser rasche Temperaturanstieg ist vergleichbar mit den Klimaprognosen bis zum Ende dieses Jahrhunderts, was diese Zeitperiode zu einem spannenden Untersuchungsobjekt macht, um die Reaktion der Wälder auf den Klimawandel zu untersuchen. Zahlreiche Standorte in der Schweiz zeigen einen drastischen Wechsel in der Artenzusammensetzung als Folge der Erwärmung. Innerhalb von ca. 500 Jahren wurden die borealen Birken-Föhrenwälder von wärmeliebenden Eichenmischwäldern verdrängt. Neben der Eiche (*Quercus* sp.) ist besonders der hohe Anteil an Hasel (*Corylus avellana*), Ulme (*Ulmus* sp.) und Linde (*Tilia* sp.) auffällig. Vergleichbare Waldgesellschaften gibt es heute noch in kontinentalen Gebieten Osteuropas.

Rascher Anstieg der Waldgrenze

Der Klimawandel zu Beginn des Holozäns führte auch in höheren Lagen zu eindrücklichen Änderungen der Vegetationsgemeinschaften. In den Zentralalpen etwa stieg die Waldgrenze innerhalb hundert Jahre um etwa 800 Höhenmeter, was durch Lärchennadeln im Sediment des Gouillé Rion (2343 m ü. M.), einem kleinen Bergsee im Val d'Hérémence belegt ist (KALTENRIEDER ET AL., 2005). In den Nordalpen dauerte der Anstieg der Waldgrenze bis auf die heutige Position etwas länger, höchstwahrscheinlich wegen einer zwischenzeitlichen Kaltphase im Frühholozän (Präboreale Klimaschwankung ca. 10800 Jahre vor heute) und der geringeren Sonneneinstrahlung durch stärkere Wolkenbedeckung. Kurz nach der ersten Erwärmung um 11700 Jahre ist aber ebenfalls ein rascher Anstieg der Waldgrenze auf knapp 1800 m ü. M. nachgewiesen. Erst als die Sommertemperaturen vor knapp 10000 Jahre heutige Werte überschritten, konnten Lärchen-Arvenwälder auch in den

Nordalpen über die heutige Waldgrenze hinaus ansteigen. Im Gegensatz zu den Zentralalpen ist diese Vegetationsstufe dort heute weitgehend verschwunden (Abb. 5).

Resilienz oder Anpassungsfähigkeit gegenüber Klimaänderungen

Eine im Moment vieldiskutierte Frage ist, ob sich Pflanzen möglicherweise auch direkt über Veränderungen des Erbgutes an sich ändernde Klimabedingungen anpassen können. So gibt es etwa klare Hinweise, dass Bäume sich über längere Zeiträume an lokale Umweltbedingungen anpassen, was zu lokalen Ausprägungen (Phänotyp) mit unterschiedlichen genetischen Merkmalen (Genotyp) führt. Ob dieser Prozess auch über relative kurze Zeiträume funktioniert, ist noch nicht bekannt. Es gibt aber tatsächlich Hinweise, dass sich gewisse Arten aussergewöhnlich lange an Standorten halten konnten, welche sich eigentlich nicht mehr in ihren optimalen klimatischen Bedingungen befinden. Eine kürzlich erschienene Studie zu Gola di Lago (790 m ü. M.), einem kleinen Moor im Tessin, zeigt eindeutig, dass sich kältetolerante Baumarten wie die Lärche, welche während der Jüngerer Dryas lokal dominant war, bis zu tausend Jahre nach dem raschen Temperaturanstieg zu Beginn des Frühholozäns an diesem Standort halten konnte (HÖHN ET AL., 2022). Ob diese Arten einfach einen Konkurrenzvorteil gegenüber sich neu ausbreitenden Arten hatten, oder ob sie sich bis zu einem gewissen Grad genetisch an die wärmeren Temperaturen anpassen konnten, könnte eventuell in Zukunft durch die Analyse von DNA aus jahrtausendealten Pflanzenresten untersucht werden (SCHWÖRER ET AL., 2022). Belegt ist jedoch, dass sich in Zeiten des raschen Klimawandels durch die Vermischung von sich neu ausbreitenden und lokal bereits vorhandenen Arten ungewöhnliche Vegetationsgemeinschaften bilden können.

Holozänes Temperaturmaximum als Analogie für die Zukunft

Wegen leicht unterschiedlicher Ausrichtung und Umlaufbahn der Erde zur Sonne war

die Sonneneinstrahlung in den Sommermonaten im Früh- und Mittelholozän (vor ca. 10000–5000 Jahren) höher als heute. Dies führte zu 0,5–2,0 °C höheren Sommertemperaturen. Werte, welche Klimaprognosen bereits für Mitte bis Ende dieses Jahrhunderts voraussagen. Im Gegensatz zur heutigen Situation war der Winter und Herbst aber höchstwahrscheinlich deutlich kühler, was zu kontinental geprägten Klimabedingungen führte. Nichtsdestotrotz führten die wärmeren Sommertemperaturen dazu, dass die Waldgrenze damals ca. 200–300 m höher lag als heute (Abb. 5; HEIRI ET AL., 2014). Auch die Obergrenze verschiedener Laubbäume verschob sich dementsprechend in höhere Lagen. Am Lac de Bretaye in der Westschweiz sind boreo-nemorale Wälder mit Linde, Ulme und Ahorn auf 1779 m ü. M. dokumentiert, einige hundert Höhenmeter höher als das heutige Verbreitungsgebiet dieser Arten (THÖLE ET AL., 2016).

Menschlicher Einfluss als prägender Faktor seit Tausenden von Jahren

Vor 8200 Jahren wechselte das Klimaregime Mitteleuropas ein letztes Mal dramatisch, innerhalb von wenigen Jahrzehnten von trockenen, relativ kontinentalen Bedingungen wie sie heute noch im Wallis vorherrschen, zu den heutigen subozeanischen Bedingungen, welche die Ausbreitung neuer Vegetationsgemeinschaften begünstigte, wie z.B. die Buchenmischwälder (*Fagus sylvatica*). Obwohl sich die Klimabedingungen seit damals nicht mehr stark verändert haben, kam es zu grossen Änderungen in der Vegetation der Schweiz und Europas. (TINNER und LOTTER, 2001, 2006). Dies hat insbesondere mit der menschlichen Nutzung zu tun. Mit der Ausbreitung der Landwirtschaft zu Beginn der Jungsteinzeit vor ca. 7500 Jahren, änderte in zunehmendem Masse auch die Vegetation. Die ersten Bauern rodeten mit

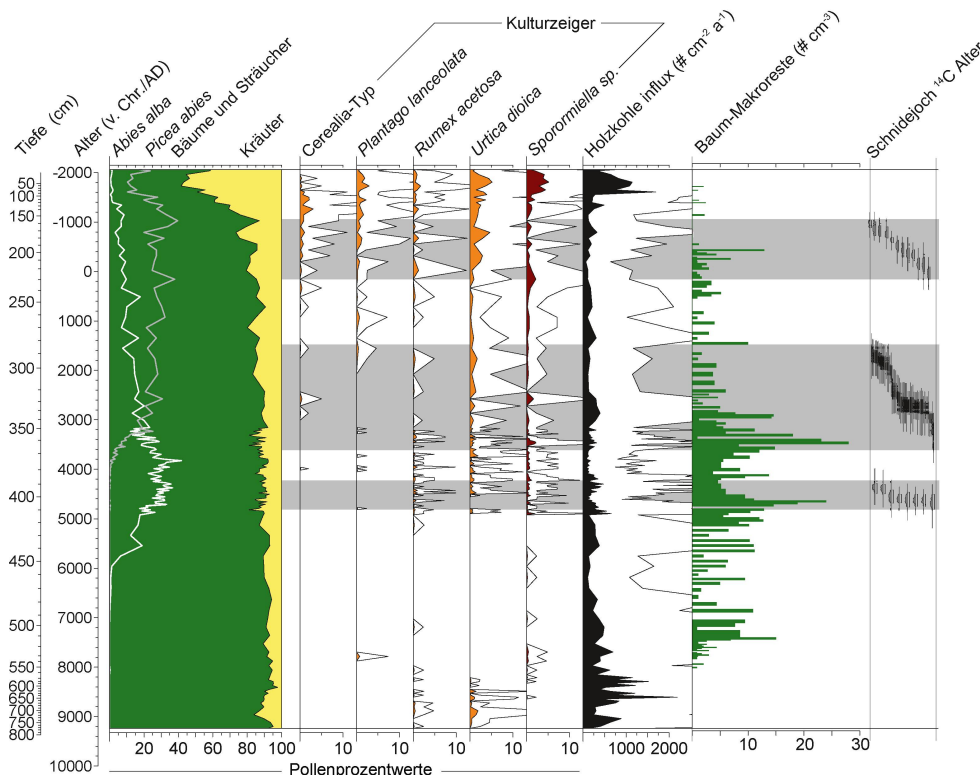


Abb. 6: Menschlicher Einfluss am Iffigsee (BE) auf 2065 m ü. M. Das Auftreten verschiedener Pollentypen ist charakteristisch für menschliche Landnutzung (Kulturzeiger) sowie Dungsporen (*Sporormiella*) und Holzkohlepartikel belegen, dass erste Bauern bereits in der Jungsteinzeit (5000 v. Chr.) ihre Tiere in der alpinen Stufe weiden liessen. Dies stimmt mit archäologischen Funden aus dem Schnidejoch überein (grau hinterlegte Balken). Abgeändert nach HAFNER & SCHWÖRER (2018).

Hilfe von Feuer kleinere Flächen in der Umgebung ihrer Siedlungen und betrieben dort Landwirtschaft. Besonders in der Nähe von Seeufersiedlungen im Mittelland, wie am Moossee und am Burgäschisee, sind solche Siedlungsphasen mittels paläoökologischer Methoden identifizierbar. Nach Aufgabe der Siedlung konnte sich der ursprüngliche vorhandene Wald jeweils innerhalb von ca. 250 Jahren wieder erholen (REY ET AL., 2019). Häufig wiederkehrende menschliche Siedlungstätigkeiten führten aber bereits in der Jungsteinzeit dazu, dass eher störungsanfällige Baumarten wie die Ulme, Linde oder Weisstanne (*Abies alba*) zurückgingen. Der menschliche Einfluss blieb nicht nur auf die besten Lagen des Mittellandes beschränkt, auch in den Alpen ist er seit der Jungsteinzeit nachweisbar. Am Iffigsee in den Berner Alpen deuten eine Zunahme von Holzkohlepartikel, Dungpilzsporen und stickstoffliebenden Arten (z. B. Brennessel *Urtica dioica* oder Sauerampfer *Rumex acetosa*) darauf hin, dass der Mensch den Bergwald im Bereich der Waldgrenze abbrannte, um zusätzliche Weidegründe zu erschliessen (Abb. 6; SCHWÖRER ET AL., 2015). Spektakuläre archäologische Funde aus einem schmelzenden Schneefeld ganz in der Nähe des Iffigsees lassen vermuten, dass es sich dabei um Hirten aus dem Wallis handelte, welche ihre Tiere über den Schnidejochpass trieben, um sie in der Umgebung des Iffigsees weiden zu lassen (HAFNER UND SCHWÖRER, 2018). Auch in der subalpinen Stufe hatten solche wiederholten Störungen einen Einfluss auf empfindliche Baumarten. Beispielsweise ist belegt, dass häufige Feuerereignisse in höheren Lagen zu einem Rückgang der Weisstanne und Arve führten, was wahrscheinlich wiederum erst die Ausbreitung der Fichte (*Picea abies*) um ca. 5900 Jahre vor heute im westlichen Alpenraum ermöglichte.

Mit zunehmendem technologischem Fortschritt und damit steigender Bevölkerungsdichte nahm auch der menschliche Einfluss auf die Wälder in der Schweiz zu. So kam es während der Bronzezeit, welche vor ca. 4200 Jahren begann, an vielen Orten zu einer weiteren Öffnung der Landschaft. In den Alpen wurde die Waldgrenze durch den Menschen um einige hundert Meter her-

abgesetzt, um Alpweiden zu vergrössern (TINNER and THEURILLAT, 2003), teilweise begünstigt durch langsam sinkende Sommertemperaturen. Ab der Eisenzeit ca. 2800 Jahre vor heute, ist eine aktive Bewirtschaftung der Wälder im Mittelland ersichtlich (Abb. 4). So wurde die Eiche gefördert, da deren Holz als Baumaterial begehrt war und das Vieh für die Eichelmast in die Wälder getrieben werden konnte. In kühleren und feuchteren Höhen spielte die Buche eine ähnliche Rolle. In der Südschweiz wurde die Edelkastanie (*Castanea sativa*) mit Brandrodungen durch die Römer eingeführt und konnte sich schnell auf Kosten der natürlicherweise vorhandenen Eichen-Weisstannenmischwälder ausbreiten (TINNER ET AL., 1999). Die Edelkastanie war zu Beginn besonders wegen ihrem Holz und der Fähigkeit zu Stockaustrieb begehrt, wurde dann aber bald auch zum «Brot der Armen», da die essbaren Früchte zu einer wichtigen Nahrungsgrundlage gerade der ärmeren Bevölkerungsschichten wurden. Während der Völkerwanderungszeit zwischen ca. 300–600 AD konnten sich die Wälder aufgrund der starken Abnahme der landwirtschaftlichen Nutzung und einer geringeren Bevölkerungsdichte erholen und ausbreiten. Im Mittelalter nahm der Nutzungsdruck dann wieder stark zu und in der ganzen Schweiz wurden Wälder grossflächig gerodet, um neue Anbau- oder Weideflächen zu erschliessen (Abb. 4 & 6). Diese Ausbreitung der traditionellen Kulturlandschaft führte zwar zu ziemlich eintönigen (monospezifischen) Wäldern, z. B. Eichen-, Buchen-, Fichtenwälder, insgesamt aber auch zu einer Zunahme der Artenvielfalt, da einerseits besonders im Offenland neue Arten eingeführt wurden und andererseits ein vielfältiges Mosaik von unterschiedlichen Lebensräumen entstand.

Auswirkungen des Klimawandels auf die Wälder der Zukunft

Die neusten Berichte des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) sprechen eine deutliche Sprache. Nicht nur besteht überhaupt kein Zweifel mehr an der Tatsache, dass der Klimawandel menschengemacht

ist, es bleiben auch nur noch einige wenige Jahre, um die Treibhausgasemissionen soweit zu verringern, dass die schlimmsten Auswirkungen verhindert werden können (IPCC, 2021). Falls dies nicht gelingt, werden sich die Wälder der Schweiz längerfristig stark verändern. Beispiele aus der Vergangenheit zeigen, dass die Vegetation ohne Verzögerung auf bereits kleine Klimaänderungen reagiert. Die letzten beiden Klimaänderungen vergleichbaren Ausmasses führten zu einem Wechsel von Tundra zu borealen Birken-Föhrenwäldern im Mittelland zu Beginn des Bølling-Allerød Interstadials (14 600 Jahre vor heute) und zur Ausbreitung heutiger temperierter Laubmischwäldern zu Beginn des Holozäns (11 700 Jahre vor heute). Bereits wenig wärmere Sommertemperaturen, wie sie auch während dem Holozänen Temperaturoptimum verbreitet waren, haben zur Folge, dass die Waldgrenze einige hundert Höhenmeter nach oben steigt.

Dynamische Vegetationsmodelle

Dynamische Vegetationsmodelle eignen sich besonders, um detaillierte Voraussagen zu machen, wie sich der Wald unter verschiedenen Klimaszenarien entwickeln wird. Im Gegensatz zu statischen Modellen, welche bloss auf Korrelationen zwischen dem heutigen Verbreitungsgebiet einer Art und den dort anzutreffenden klimatischen Bedingungen beruhen, wird in dynamischen Modellen explizit das Wachstum, die Verbreitung und Mortalität verschiedener Baumarten unter sich wechselnden Klimabedingungen simuliert. Dabei fließt die räumliche Umgebung ebenso mit ein wie artspezifische Eigenschaften, z. B. unterschiedliche Wachstumsraten oder Temperaturgrenzwerte. Der grosse Vorteil solcher Modelle ist, dass einerseits die Konkurrenzverhältnisse der Baumarten untereinander miteinbezogen werden und so auch Artkombinationen entstehen können, welche heute nicht existieren und andererseits Veränderungen über die Zeit im Detail untersucht werden können. Wie bei allen Modellen, hängt die Qualität der Ergebnisse aber in grossem Masse von den Eingangsdaten

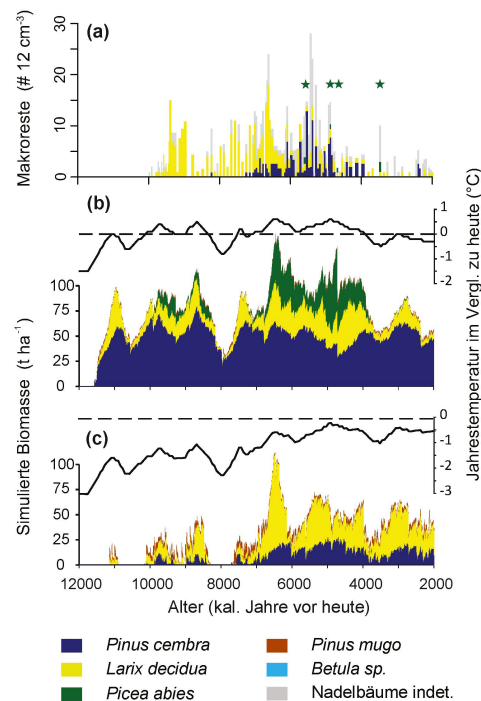


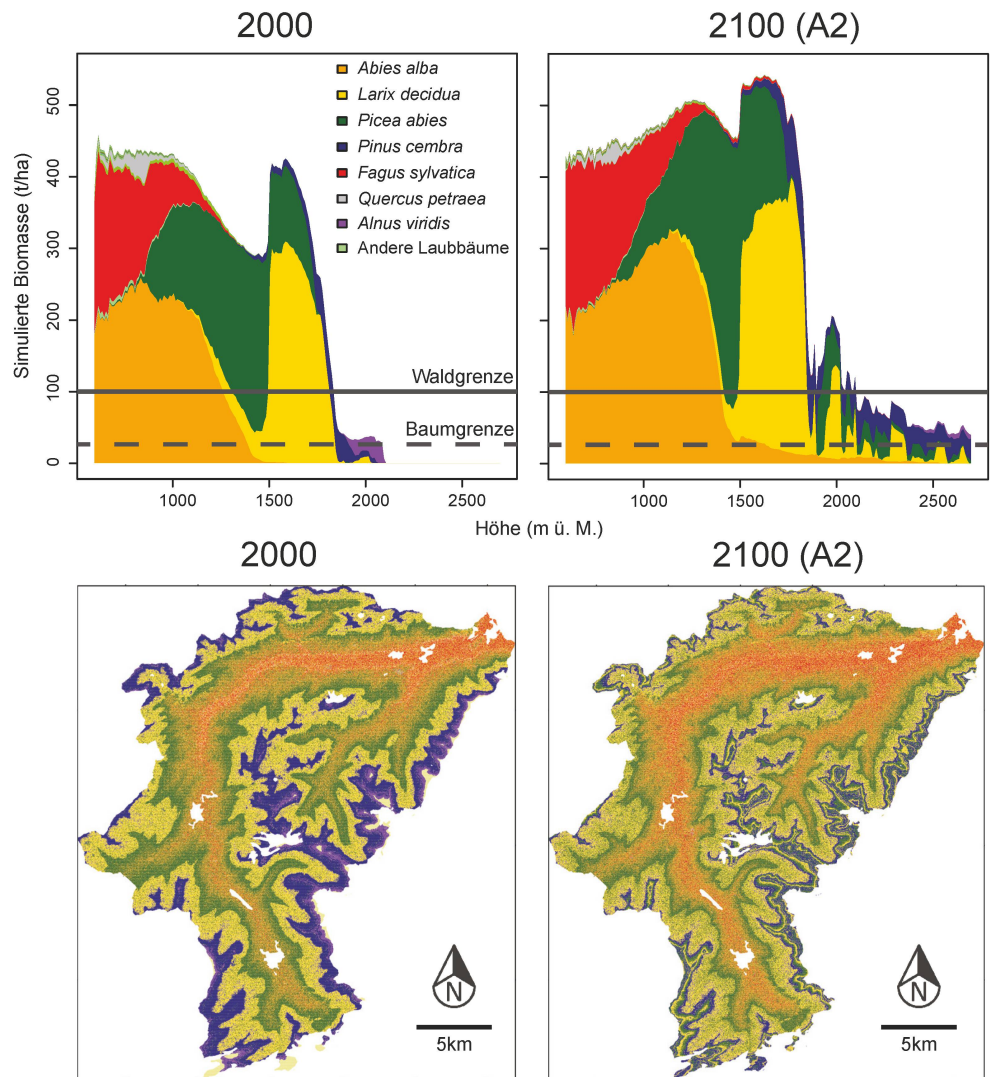
Abb. 7: Vergleich der Modellresultate mit paläoökologischen Daten. a) Konzentrationen von Makroresten (z. B. subfossile Nadeln) aus dem Iffigsee (BE), die grünen Sterne bezeichnen Proben mit Fichtennadeln (*Picea abies*); b) Simulierte Biomasse in der näheren Umgebung des Iffigsees (50 m) unter heutigen Boden- und Niederschlagsverhältnissen sowie Temperaturen basierend auf der Sommertemperaturrekonstruktion des Hinterburgsees; c) wie b) aber mit Umweltbedingungen des Frühholozäns (flachgründigere Böden, reduzierte Niederschlagswerte, sowie für unterschiedliche Sonneneinstrahlung korrigierte Jahrestemperaturen). Abgeändert nach SCHWÖRER ET AL. (2014)

ab, weshalb eine sorgfältige Validierung der Simulationen unabdingbar ist. So kann zum Beispiel überprüft werden, ob das Modell in der Lage ist, die heutigen Wälder korrekt abzubilden. Da es sich dabei aber nur um eine Momentaufnahme handelt und die heutigen Wälder stark durch den Menschen geprägt sind, ist es noch besser, die Simulationen mit paläoökologischen Daten zu vergleichen, um zu überprüfen, ob das Modell auch über lange Zeiträume realistische Ergebnisse liefert.

Voraussage zukünftiger Waldentwicklung

Das an der ETH Zürich entwickelte dynamische Modell LandClim ist besonders geeignet für den Vergleich mit paläoökologischen Daten, da die räumliche Skala gut mit dem Polleneinzugsgebiet übereinstimmt. Im Berner Oberland, im Wallis und im Engadin konnten klimatisch bedingte Vegetationsänderungen seit dem Ende der letzten Eiszeit erfolgreich mit LandClim reproduziert werden (Abb. 7; HENNE ET AL., 2011; SCHWÖRER ET AL., 2014).

Abb. 8: Simulation heutiger und zukünftiger Vegetation im Simmental (BE). Oben: Simulierte Biomasse verschiedener Arten in Abhängigkeit der Höhe für heute (links) und für das Jahr 2100 unter dem maximalen Emissionsszenario (A2, +4,6 °C). Unten: Karte des Simmentals mit der dominanten Baumart pro Pixel für das Jahr 2000 und 2100. Eindeutig erkennbar ist der simulierte Anstieg der Wald- und Baumgrenze.



Bei der Simulation zukünftiger Vegetationsänderungen unter verschiedenen Klimaszenarien zeigt sich, dass wärmere Temperaturen zu einem raschen Anstieg der Waldgrenze um mehrere hundert Höhenmeter bis zum Ende dieses Jahrhunderts führen werden. Im Simmental beispielsweise, gehen Modellrechnungen davon aus, dass die Waldgrenze bis über 2500 m ansteigen könnte und die alpinen Rasen damit fast vollständig verdrängt werden (Abb. 8). Obwohl die klimatischen Bedingungen für alpine Arten zwar gegeben sind, werden sie sich wegen fehlendem Substrat nur beschränkt in höheren Lagen ausbreiten können.

Zudem nimmt die Fläche, welche besiedelt werden kann, mit zunehmender Höhe ab, was deshalb auf jeden Fall zu einem Populationsrückgang führen wird. Andererseits werden trockenheitsempfindliche Bäume wie *Picea abies* ebenfalls Schwierigkeiten haben, sich in der heutigen alpinen Stufe zu etablieren, da die äusserst flachgründigen Rohböden zu bedeutendem Trockenstress führen könnten (HENNE ET AL. 2011). Alpine Arten könnten so auch in isolierten Restbeständen unterhalb der neuen Baumgrenze überleben. In tieferen Lagen wird es ebenfalls zu einer Verschiebung der Baumarten in höhere Lagen kommen. Da

hier die Neuzuzüger aber in Konkurrenz mit den alteingesessenen Arten stehen, wird dieser Prozess über längere Zeiträume stattfinden als an der Waldgrenze. Es ist aber durchaus möglich, dass es bereits in naher Zukunft zur Vermischung von bisher getrennten Vegetationsgesellschaften kommt, beispielsweise wenn sich wärmeliebende Arten wie die Linde, Ulme oder Eiche in der subalpinen Stufe, welche von der Fichte dominiert ist, ausbreiten können.

Über längere Zeiträume von einigen hundert Jahren, wird sich auch die Artenzusammensetzung drastisch ändern (Abb. 9). Die Simulationen zeigen, dass sich die heutigen Höhenstufen nach oben verschieben werden, d.h. Buchenwälder, welche heute die kolline und montane Stufe prägen, werden sich bis an die heutige Waldgrenze ausdehnen. Im Gegenzug werden die subalpinen Fichtenwälder an günstigen Standorten mit genügend Bodenfeuchte die heutige alpine Stufe ersetzen (HENNE ET AL. 2011).

In tieferen Lagen des Mittellandes werden vor allem die gepflanzten und stark forstwirtschaftlich genutzten Fichtenwälder vom Klimawandel betroffen sein. Als Flachwurzler werden der Fichte vor allem die warmen und trockenen Sommer zu schaffen machen. Simulationen zeigen, dass die Fichte bereits unter mittleren Klimaszenarien gegen Ende dieses Jahrhunderts nicht mehr konkurrenzfähig sein wird. Anders sieht es bei der Buche aus, welche zwar an eher trockenen Standorten ebenfalls gefährdet ist, in Gebieten mit tiefgründigem Boden aber auch mit wärmeren Temperaturen gut zurechtkommt. Die Modellrechnungen zeigen auch, dass einige Baumarten sogar vom Klimawandel profitieren können. Solche «Zukunftsbäume» sind besonders für die Forstwirtschaft interessant, welche bereits heute wissen möchte, welche Bäume gepflanzt werden können, um sie dann in 50–100 Jahren zu ernten. Besonders erwähnenswert ist hier die Weisstanne, welche gut an wärmere Klimabedingungen angepasst ist. Dies mag auf den ersten Blick erstaunen, da die Weisstanne in der Schweiz heute eher in kühleren und feuchteren Lagen der montanen Stufe vorkommt. Im Süden Europas kommt die Weisstanne unter sommertro-

ckenen Mittelmeerbedingungen allerdings oft an wärmeren Standorten vor, meist unterhalb der Buchenstufe. Ein Blick in die Vergangenheit zeigt zudem, dass im Früh- und Mittelholozän (vor 10 000–5000 Jahren) die Weisstanne die dominante Baumart in tieferen Lagen des Tessins war und erst mit zunehmendem menschlichen Einfluss verdrängt wurde (TINNER ET AL., 1999). Noch erstaunlicher ist, dass zu dieser Zeit relativ dichte Weisstannen-Steineichenmischbestände an der sommertrockenen, subtropischen Mittelmeerküste Italiens wuchsen (TINNER ET AL. 2013). Ebenfalls ziemlich gut an wärmere Temperaturen angepasst sind Baumarten wie die Ulme, die Linde oder die Eiche, welche bereits im Holozänen Temperaturmaximum (vor der Ausbreitung der Buche) im Schweizer Mittelland weit verbreitet waren.

Zusammenfassung

Paläoökologische Daten und dynamische Vegetationsmodelle zeigen eindrücklich, wie empfindlich Wälder auf Klimaänderungen reagieren. In der Vergangenheit führten ähnliche Temperaturanstiege, wie sie für das Ende dieses Jahrhunderts prognostiziert werden, jeweils zu drastischen Änderungen der Vegetation: Von baumloser Tundra zu borealen Birken-Föhrenwäldern im Spätglazial und weiter zu temperierten Laubmischwäldern zu Beginn des Holozäns. Pollenanalysen und Modelle zeigen aber auch, dass solche Prozesse über längere Zeiträume von einigen hundert Jahren stattfinden, da z.B. bereits bestehende Baumarten einen Konkurrenzvorteil gegenüber sich neu ausbreitenden Arten haben. Bereits in naher Zukunft könnte es aber an einzelnen Standorten zu einer Vermischung von bisher getrennt vorkommenden Arten kommen, da wärmeliebende Arten in höheren Lagen nicht mehr durch tiefe Temperaturen limitiert werden. Solche Vegetationsgemeinschaften, welche heute keine Entsprechung kennen, sind beispielsweise auch für das Frühholozän nachgewiesen, als sich das Klima schnell und stark erwärmte. In Gebieten, wo der Konkurrenzdruck durch andere Baumarten tief ist, beispielsweise oberhalb der

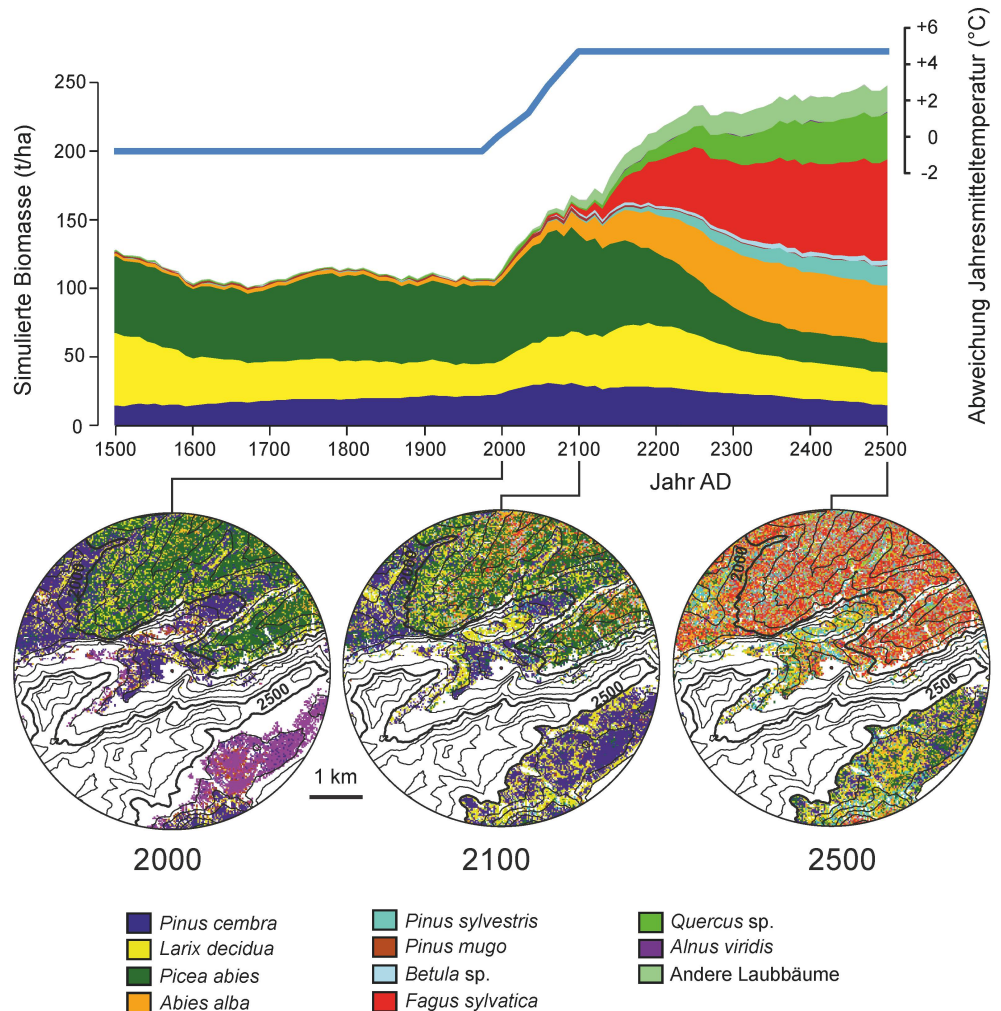
heutigen Waldgrenze, wird es ebenfalls zu raschen Vegetationsänderungen kommen. So gehen dynamische Modelle davon aus, dass die Waldgrenze bis zum Ende dieses Jahrhunderts um mehrere hundert Meter ansteigen wird und die alpinen Rasen weitgehend verdrängen könnte. Dies stimmt gut mit Makroreststudien überein, welche ebenfalls einen schnellen Anstieg der Waldgrenze um bis zu 800 Höhenmeter innerhalb 50 Jahre zu Beginn der heutigen Warmzeit belegen. Paläoökologische Daten zeigen aber auch, dass eine extensive Alpweidewirtschaft das Potential hat, diesen raschen Anstieg der Waldgrenze zu verhindern und somit die artenreichen alpinen Rasen erhalten werden könnten. Paläoökologische Da-

ten geben einmalige Einblicke in das Verhalten der Arten unter sich stark ändernden Bedingungen, die nicht direkt aus Beobachtungen und Experimenten abgeleitet werden können. Diese ökologischen Überraschungen aus der Vergangenheit (z.B. Weisstannenwälder am Mittelmeerstrand) tragen dazu bei, nachhaltige Lösungen für die Klima- und Biodiversitätskrisen zu finden.

Literatur

BIRKS, H.J.B., 2019. Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology & Diversity* 12, 189–385. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831>

Abb. 9: Simulation zukünftiger Vegetationsentwicklung rund um den Iffigsee im Berner Oberland. Steigende Temperaturen bis zum Ende des 21. Jahrhunderts führen zunächst zu einer Zunahme der Biomasse (oben) bedingt durch einen schnellen Anstieg der Waldgrenze (Karte unten). Längerfristig führen +4,6 °C zu einer drastischen Änderung der Artenzusammensetzung. Abgeändert nach SCHWÖRER ET AL. (2014)



- BOLLAND, A., REY, F., GOBET, E., TINNER, W., HEIRI, O., 2020. Summer temperature development 18,000–14,000 cal. BP recorded by a new chironomid record from Burgäschisee, Swiss Plateau. *Quaternary Science Reviews* 243, 106484. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106484>
- CH 2018, 2018. Climate Scenarios for Switzerland, Technical Report. National Centre for Climate Services, Zurich.
- HAFNER, A., SCHWÖRER, C., 2018. Vertical mobility around the high-alpine Schnidejoch Pass. Indications of Neolithic and Bronze Age pastoralism in the Swiss Alps from paleoecological and archaeological sources. *Quaternary International*, 484, 3–18. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.12.049>
- HEIRI, O., KOINIG, K.A., SPÖTL, C., BARRETT, S., BRAUER, A., DRESCHER-SCHNEIDER, R., GAAR, D., IVY-OCHS, S., KERSCHNER, H., LUETSCHER, M., MORAN, A., NICOLUSSI, K., PREUSSER, F., SCHMIDT, R., SCHOENEICH, P., SCHWÖRER, C., SPRAFKE, T., TERHORST, B., TINNER, W., 2014. Palaeoclimate records 60–8 ka in the Austrian and Swiss Alps and their forelands. *Quaternary Science Reviews* 106, 186–205. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.05.021>
- HENNE, P.D., ELKIN, C.M., REINEKING, B., BUGMANN, H., TINNER, W., 2011. Did soil development limit spruce (*Picea abies*) expansion in the Central Alps during the Holocene? Testing a palaeobotanical hypothesis with a dynamic landscape model. *Journal of Biogeography* 38, 933–949.
- HÖHN, L., LEUNDA, M., GOBET, E., TINNER, W., SCHWÖRER, C., 2022. Vegetation response to rapid climate change during the Lateglacial – Early Holocene transition at Gola di Lago, southern Switzerland. *Boreas*. <https://doi.org/10.1111/bor.12578>
- IPCC, 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- KALTENRIEDER, P., TINNER, W., AMMANN, B., 2005. Zur Langzeitökologie des Lärchen-Arvengürtels in den südlichen Walliser Alpen. *Botanica Helvetica* 115, 137–154.
- LOTTER, A., 1999. Late-glacial and Holocene vegetation history and dynamics as shown by pollen and plant macrofossil analyses in annually laminated sediments from Soppensee, central Switzerland. *Vegetation History and Archaeobotany* 8, 165–184. <https://doi.org/10.1007/BF02342718>
- REY, F., GOBET, E., SCHWÖRER, C., HAFNER, A., SZIDAT, S., TINNER, W., 2020. Climate impacts on vegetation and fire dynamics since the last deglaciation at Moossee (Switzerland). *Climate of the Past* 16, 1347–1367. <https://doi.org/10.5194/cp-16-1347-2020>
- REY, F., GOBET, E., SCHWÖRER, C., WEY, O., HAFNER, A., TINNER, W., 2019. Causes and mechanisms of synchronous succession trajectories in primeval Central European mixed *Fagus sylvatica* forests. *Journal of Ecology* 107, 1392–1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13121>
- SCHWÖRER, C., COLOMBAROLI, D., KALTENRIEDER, P., REY, F., TINNER, W., 2015. Early human impact (5000–3000 BC) affects mountain forest dynamics in the Alps. *Journal of Ecology* 103, 281–295. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12354>
- SCHWÖRER, C., HENNE, P.D., TINNER, W., 2014. A model-data comparison of Holocene timberline changes in the Swiss Alps reveals past and future drivers of mountain forest dynamics. *Global Change Biology* 20, 1512–1526. <https://doi.org/10.1111/gcb.12456>
- SCHWÖRER, C., LEUNDA, M., ALVAREZ, N., GUGERLI, F., SPERISEN, C., 2022. The untapped potential of macrofossils in ancient plant DNA research. *New Phytologist* 235. <https://doi.org/10.1111/nph.18108>
- THÖLE, L., SCHWÖRER, C., COLOMBAROLI, D., GOBET, E., KALTENRIEDER, P., VAN LEEUWEN, J., TINNER, W., 2016. Reconstruction of Holocene vegetation dynamics at Lac de Bretaye, a high-mountain lake in the Swiss Alps. *The Holocene* 26, 380–396. <https://doi.org/10.1177/0959683615609746>
- TINNER, W., HUBSCHMID, P., WEHRLI, M., AMMANN, B., CONEDERA, M., 1999. Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 87, 273–289. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00346.x>
- TINNER, W., LOTTER, A. F., 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29, 551–554.
- TINNER, W., LOTTER, A.F., 2006. Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quaternary Science Reviews* 25, 526–549.
- TINNER, W., THEURILLAT, J.-P., 2003. Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecocline in the Swiss Central Alps during the past 11,500 years. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35, 158–169.