

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse  
**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein  
**Band:** 164 (2013)  
**Heft:** 11

**Artikel:** Eichenrückgang in Schweizer Naturwaldreservaten  
**Autor:** Rohner, Brigitte / Bugmann, Harald / Brang, Peter  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1097635>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 01.05.2026

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

# Eichenrückgang in Schweizer Naturwaldreservaten

**Brigitte Rohner** ETH Zürich, Waldökologie, und Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Waldressourcen und -management (CH)\*  
**Harald Bugmann** ETH Zürich, Waldökologie (CH)  
**Peter Brang** Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Waldressourcen und -management (CH)  
**Jan Wunder** Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Insubrische Ökosysteme (CH)  
**Christof Bigler** ETH Zürich, Waldökologie (CH)

## Oak decline in Swiss natural forest reserves

Knowledge on the natural potential of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland is important for both nature conservation and adaptation to climate change. To assess this natural potential, we analysed tree ring and inventory data collected in Swiss natural forest reserves. Influences of monthly climate variables on oak growth were determined by response functions, whereas generalized linear mixed-effects models were used to identify the influence of climate and site variables on oak mortality. Oak growth was most strongly limited by summer precipitation. Oak mortality reached values between 0% and 25% per year for the individual inventory period; it decreased with tree diameter and increased with stand basal area and mean precipitation during the inventory period. Because stand basal area has continuously increased since the first inventory, the oak proportion decreased in most reserves. In increasingly dense stands, oaks were outcompeted by more shade-tolerant species such as beech. For the investigated sites, a gain of relative competitiveness of oaks in the course of ongoing climate change was not evident. Regarding the preservation of oak proportions in managed forests, protection measures should therefore still be combined with targeted interventions for reducing the competitive pressure.

**Keywords:** *Quercus* spp., forest reserve, tree growth, tree mortality, response functions, generalized linear mixed-effects model

**doi:** 10.3188/szf.2013.0328

\* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail [brigitte.rohner@wsl.ch](mailto:brigitte.rohner@wsl.ch)

Die Eiche (*Quercus* spp.) wurde in der Schweiz während Jahrhunderten intensiv gefördert, vor allem in den ehemals häufigen Mittelwäldern und Waldweiden. Heute dominiert sie auf gut 2% der Schweizer Waldfläche (Cioldi et al 2010). Trotz ihrer vergleichsweise geringen Häufigkeit ist die Eiche in den letzten Jahren vermehrt ins Zentrum waldpolitischer und waldplanerischer Überlegungen gerückt (Bonfils et al 2005). Die Gründe dafür sind, dass sie wichtige Beiträge zur Erhaltung der Biodiversität liefert und ihr aufgrund ihrer Trockenheitstoleranz ein hohes Potenzial im Rahmen der Anpassung an den Klimawandel zugeschrieben wird (Bonfils et al 2005).

Sowohl für die Bewirtschaftung hinsichtlich Naturschutzziele als auch für die Planung von Strategien zur Anpassung an den Klimawandel ist die Frage nach dem natürlichen Potenzial der Eiche in der Schweiz und in Mitteleuropa zentral (Mühlethaler et al 2007). Aufgrund der intensiven Bewirtschaftungsgeschichte ist diese Frage nicht einfach zu klären. Vielmehr werden derzeit zwei gegenläufige Entwicklungen diskutiert: Einerseits wird die

lichtbedürftige und konkurrenzschwache Eiche ohne eine intensive Förderung zunehmend von schattentoleranteren Arten wie der Buche verdrängt (Otto et al 2009). Andererseits ist zu erwarten, dass viele Waldstandorte in Mitteleuropa im Zuge des Klimawandels trockener und wärmer werden, was die relative Konkurrenzkraft der Eiche begünstigt, sodass sie sich vermehrt gegen weniger trockenheitstolerante Arten wie die Buche durchsetzen könnte (Hanewinkel et al 2013).

Eine Möglichkeit zur Beurteilung des natürlichen Potenzials der Eiche liegt in der langfristigen Beobachtung der natürlichen Dynamik in Eichenwäldern. Eichenreiche Naturwaldreservate bieten optimale Voraussetzungen für solche Beobachtungen, weil keine lenkenden Eingriffe durch den Menschen erfolgen. Die ETH Zürich und die Eidgenössische Forschungsanstalt WSL erforschen seit über einem halben Jahrhundert Waldflächen in Reservaten (Brang et al 2011). Die dabei gewonnenen Daten erlauben fundierte Auswertungen bezüglich der natürlichen Wachstums- und Mortalitätsdynamik.



**Abb 1** Lage der berücksichtigten Reservate und Klimastationen. Anhand der Symbolfüllung ist erkennbar, welche der drei Klimastationen den jeweiligen Reservaten zugewiesen wurde. Reproduziert mit Bewilligung von swisstopo (JA100120).

Der vorliegende Artikel befasst sich neben der Beschreibung der Dynamik in eichenreichen Naturwaldreservaten mit den Klima- und Standortfaktoren, welche auf diese Dynamik wirken. Wir konzentrieren uns dabei auf zwei Fragen:

1. Wie korrelieren Niederschlag und Temperatur mit dem jährlichen Durchmesserzuwachs der Eiche? Unterscheiden sich diese Korrelationen entlang eines Bodenfeuchtgradienten?
2. Wie hat sich die Eichenmortalität seit der Gründung der Reservate entwickelt? Welche Einflussgrößen korrelieren mit der Eichenmortalität?

Der ersten Frage gehen wir mittels Jahrringdaten auf den Grund, der zweiten mittels Inventurdaten aus den Naturwaldreservaten des WSL/ETH-Netzwerks.

## Methoden

### Naturwaldreservate

Mit dem Ziel vor Augen, eine solide Basis für die Erforschung der natürlichen Walddynamik zu schaffen, initiierte Hans Leibundgut (1940–1979 Professor für Waldbau an der ETH Zürich) Ende der 1940er-Jahre ein Netzwerk von Naturwaldreservaten in der Schweiz. Seit 2006 führen die WSL und die ETH die Forschung in diesem Reservatsnetzwerk mit finanzieller Unterstützung des Bundesamts für Umwelt (Bafu) gemeinsam durch (für Details siehe Brang et al 2011 und [www.waldreservate.ch](http://www.waldreservate.ch)). Das Netzwerk umfasst heute 49 Naturwaldreservate.

Reservat (Kanton)	Höhe über Meer (m)	Hangneigung (°)	Exposition <sup>a</sup>	Wasserspeicherkapazität <sup>b</sup>	Sommertrockenheitsindex <sup>c</sup>	Bodentyp nach FAO (1998)	Waldgesellschaft nach Ellenberg & Klötzli (1972)	Inventurzeitpunkte	Berücksichtigter Zeitraum für Wachstumsstudie
Pfywald (VS)	570–605	13–38	N–S	3	–147	Regosol	65	<sup>d</sup>	1969–2008
Les Follatères (VS)	685–870	5–36	SE	2	–9	Leptosol	25*, 38S	1974, 1984–1986, 1995–1997	1884–2008
Josenwald (SG)	480–520	28–42	S	1	255	Leptosol	9, 25C, 40*	1980–1981, 1990–1991, 2007	1911–2008
Weidwald (AG)	610–640	6–36	S	3	37	Leptosol	12e, 16w, 25A	1976, 1987, 1998	1866–2008
Strassberg (ZH)	465–475	6–31	NW–SW	4	24	Cambisol	7d	1976, 1987, 2001	1934–2008
Bois de Chênes (VD)	500–520	0–15	N–S	5	–36	Cambisol	9, 11, 15	1970–1974, 1984, 1995, 2007	1873–2008
Langgraben (ZH)	420	0	–	4	–10	Luvisol	6 (35)	1973, 1983, 1994, 2004	1913–2008
Vorm Stein 1 (ZH)	540	0	–	4	33	Luvisol	1	1972, 1986, 1999–2000	1916–2008
Vorm Stein 2 (ZH)	500–540	20	SW	4	33	Cambisol	39, 64	1972, 1986, 2000 <sup>e</sup>	1916–2008
Vorm Stein 3 (ZH)	480–500	10	SW	4	33	Cambisol	7a, 7e, 10	1972, 1986, 1999	1916–2008
Adenberg (ZH)	490–530	0–17	NW	5	–4	Cambisol	7d	1970, 1980, 1990, 2002	1892–2008
Bannhalde (ZH)	425	0–14	–	5	–5	Cambisol	7e	1973, 1984, 1994, 2000	1866–2008
Krummenlinden (AG)	545–555	0	–	6	42	Cambisol	6	1956, 1966, 1976, 1986, 1996	1908–2008

**Tab 1** Übersicht über die Untersuchungsgebiete. Das Reservat Vorm Stein wurde in drei einheitliche Standorte aufgeteilt. a: Bei einer Hangneigung von 0° ist die Exposition nicht definiert. b: Die Kategorien entsprechen den folgenden Werten: 1: < 15 l/m<sup>2</sup>; 2: 15–30 l/m<sup>2</sup>; 3: 30–45 l/m<sup>2</sup>; 4: 45–60 l/m<sup>2</sup>; 5: 60–100 l/m<sup>2</sup>; 6: > 100 l/m<sup>2</sup>. c: Der Sommertrockenheitsindex ist definiert als die Niederschlagssumme minus die potenzielle Evapotranspiration von Mai bis Juli. Angegeben ist der Mittelwert der Jahre 1960–2006. d: Das Reservat Pfywald wurde wegen Störungsereignissen nur für die Zuwachsanalyse berücksichtigt. e: In den Abbildungen 2 und 3 ist nur die zweite Inventurperiode dargestellt, da während der ersten Inventurperiode die inventarisierte Fläche ausgedehnt wurde.

Um die Waldentwicklung zu verfolgen, wurden in jedem Reservat sogenannte Kernflächen ausgeschieden, in denen alle Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser (BHD)  $\geq 4$  cm individuell gekennzeichnet sind. Im Rahmen von Inventuren wird alle 8 bis 15 Jahre an diesen Bäumen eine Vielzahl von Merkmalen erhoben. Unter anderem wird der BHD gemessen und festgestellt, welche Bäume seit der letzten Inventur abgestorben sind.

Für die vorliegende Studie wurden jene Reservate berücksichtigt, in denen bereits mindestens drei Inventuren stattgefunden haben und deren Eichenanteil bei der letzten Inventur mindestens 10% betrug. Als Mass für den Eichenanteil wurde der Mittelwert zwischen relativem Stammzahlanteil und relativem Grundflächenanteil verwendet (in der Literatur bekannt als «Importance Value»; Parker & Leopold 1983). Elf Reservate erfüllten beide Kriterien; sie decken ein breites Spektrum der eichenfähigen Standorte in der Schweiz ab, wobei neben typischen Eichenstandorten auch Standorte im Buchenoptimum vertreten sind (Abbildung 1, Tabelle 1).

### Eichenanteile

Die häufigsten Eichenarten der Schweiz sind die Traubeneiche (*Q. petraea*), die Stieleiche (*Q. robur*) und die Flaumeiche (*Q. pubescens*) mit jeweiligen relativen Stammzahlanteilen von 61%, 24% und 15% (Cioldi et al 2010). Diese drei Arten wurden in der vorliegenden Studie nicht unterschieden, weil in den Reservatsinventuren nicht zwischen *Q. petraea* und *Q. robur* differenziert wird und sich die Eichenarten in vielen morphologischen und ökologischen Eigenschaften überschneiden (Aas 1998). Für jede Inventur wurde der Anteil an Eichen gemäss oben stehender Definition ermittelt.

### Zuwachsanalyse

In jedem Reservat wurden Bohrkerne von 30 lebenden Eichen entnommen. Die beprobten Eichen wurden so gewählt, dass sie die BHD-Verteilung im jeweiligen Reservat repräsentierten, weshalb neben herrschenden auch unterdrückte Eichen in der Stichprobe vertreten waren. Im Jahrringlabor wurden die Jahrringbreiten gemessen und kreuzdatiert, d.h., jeder Jahrring wurde dem korrekten Kalenderjahr zugeordnet. Anschliessend wurden lang- bis mittelfristige Wachstumstrends mittels glättender Splines entfernt, und pro Reservat wurde eine Jahrringchronologie gebildet. Die durch die Chronologie abgedeckte Zeitperiode für jedes Reservat begann zwischen 1866 und 1969 und endete 2008 (Tabelle 1).

Um die Korrelation zwischen monatlichen Temperatur- und Niederschlagswerten und dem jährlichen Zuwachs zu quantifizieren, wurden für jedes Reservat «response functions» (Fritts 1976) berechnet. Dabei handelt es sich um Hauptkomponentenregressionen zwischen der monatlichen Witterung

und den jährlichen Werten der Jahrringchronologie. Zur Berechnung der Regressionen wurde die Software «DendroClim2002» verwendet (Biondi & Waikul 2004). Als Zeitfenster, in welchem die Witterungseinflüsse potenziell auf den jährlichen Durchmesserzuwachs wirken, wurde die Periode zwischen Juni des Vorjahres und September des aktuellen Jahres gewählt (vgl. Weber et al 2007). Die monatlichen Witterungsdaten stammten von der dem jeweiligen Reservat nächstgelegenen langfristigen Klimastation von Meteo Schweiz (Abbildung 1).

Die Reservate wurden nach ihrer Bodenfeuchtigkeit geordnet, um zu untersuchen, ob sich die Regressionskoeffizienten entlang des Gradienten systematisch verändern. Ausschlaggebend für diese Einordnung waren a) die Wasserspeicherkapazität gemäss Bodeneignungskarte (Eidgenössisches Justiz- und Polizeidepartement 1980), b) die mittlere Hangneigung und c) ein Sommertrockenheitsindex (Niederschlag minus potenzielle Evapotranspiration von Mai bis Juli, Mittelwert der Jahre 1960–2006). Für alle drei Kriterien wurden die Reservate separat geordnet, und der mittlere Rang wurde zur Einordnung entlang des Bodenfeuchtegradienten verwendet. Für weiterführende Informationen wird auf Rohrer (2012) verwiesen.

### Mortalitätsanalyse

Das Reservat Pfywald wurde von der Mortalitätsanalyse ausgeschlossen, da ein Waldbrand im Jahr 1964 zum grossflächigen Absterben zahlreicher Bäume geführt hatte, der Fokus der Studie aber nicht auf störungsbedingter Mortalität lag. Ausserdem wurde das Reservat Vorm Stein in drei Standorte mit jeweils einheitlicher Waldgesellschaft aufgeteilt (Tabelle 1).

Die Grundlage für die Mortalitätsanalyse auf Populationsebene bildeten die Inventurdaten aus den Kernflächen der Reservate. Dazu wurden pro Untersuchungsgebiet basierend auf den jeweiligen BHD-Verteilungen die drei Populationen «kleine», «mittelgrosse» und «grosse» Eichen gebildet. Dieses Vorgehen berücksichtigt, dass eine Eiche mit einem bestimmten BHD an einem wüchsigen Standort unterdrückt, an einem unproduktiven Standort aber herrschend sein kann.

Für jede Population und jedes Inventurintervall wurde die jährliche Mortalitätsrate  $m$  berechnet:

$$m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t} \quad (1)$$

wobei  $N_0$  die Anzahl lebender Eichen zu Beginn,  $N_t$  die Anzahl lebender Eichen am Ende und  $t$  die Anzahl Jahre des Inventurintervalls sind. Die Mortalitätsraten wurden nur für jene Fälle berechnet, bei denen  $N_0 \geq 10$  war.

Die Einflüsse von Standort-, Bestandes- und Klimavariablen auf die Mortalitätsraten wurden mit-

tels generalisierter linearer gemischter Modelle untersucht («generalized linear mixed-effects model», GLMM; Zuur et al 2009), wobei für die Mortalitätsraten eine Binomialverteilung angenommen wurde. Als potenzielle erklärende Variablen fungierten a) der BHD als Faktor mit den drei Stufen «klein», «mittelgross» und «gross», b) die mittlere Hangneigung des Untersuchungsgebietes in Grad, c) die Grundfläche des Bestandes zu Beginn des Inventurintervalls in  $m^2/ha$  und d) die mittlere Niederschlagssumme von April bis September innerhalb des Inventurintervalls. Die mittleren Niederschlagssummen wurden für jedes Untersuchungsgebiet separat standardisiert, sodass die Niederschlagsvariabilität innerhalb der Gebiete abgebildet wurde, was Vergleiche zwischen Gebieten mit unterschiedlichen Niederschlagsniveaus möglich machte. Die Effekte von klimatischen Extremjahren konnten nicht untersucht werden, da Informationen zur Mortalität in den Inventuren nur in etwa zehnjährlicher Auflösung vorlagen. Alle erklärenden Variablen wurden als feste Effekte modelliert; pro Untersuchungsgebiet wurde für den Achsenabschnitt ein zufälliger Effekt geschätzt.

Für alle Kombinationen der vier erklärenden Variablen wurde ein GLMM angepasst. Das Modell mit dem tiefsten Akaike-Informationskriterium (AIC; Akaike 1973) wurde als bestes Modell ausgewählt. Detailliertere Beschreibungen zur Mortalitätsanalyse sind in Rohner et al (2012) zu finden.

## Resultate

### Entwicklung der Eichenanteile und der Grundflächen der Bestände

In elf der zwölf Untersuchungsgebiete nahm der Eichenanteil im betrachteten Zeitraum ab (Abbildung 2). Die Abnahme lag dabei zwischen 3% im Josenwald und 54% in Bois de Chênes und betrug im Mittel 19% relativ zum Eichenanteil der Erstinventur. Einzig in Adenberg stieg der Eichenanteil von 20.2% auf 21.8%.

Die Grundflächen der Bestände nahmen in zehn der zwölf Untersuchungsgebiete monoton zu (Abbildung 3). Die mittlere jährliche Zunahme reichte dabei von 0.2% im Weidwald bis 2.4% in Vorm Stein 1 und lag im Mittel bei knapp über 1%. Dies entspricht einer mittleren jährlichen Grundflächenzunahme von  $0.35 m^2/ha$ . In Krummenlinden und Bannhalde nahm die Grundfläche zwischenzeitlich ab, wobei es sich in Krummenlinden nur um eine sehr geringe Abnahme im letzten Inventurintervall handelte.

### Durchmesserzuwachs

Eine Übersicht über die monatlichen Witterungseinflüsse auf den jährlichen Zuwachs für alle

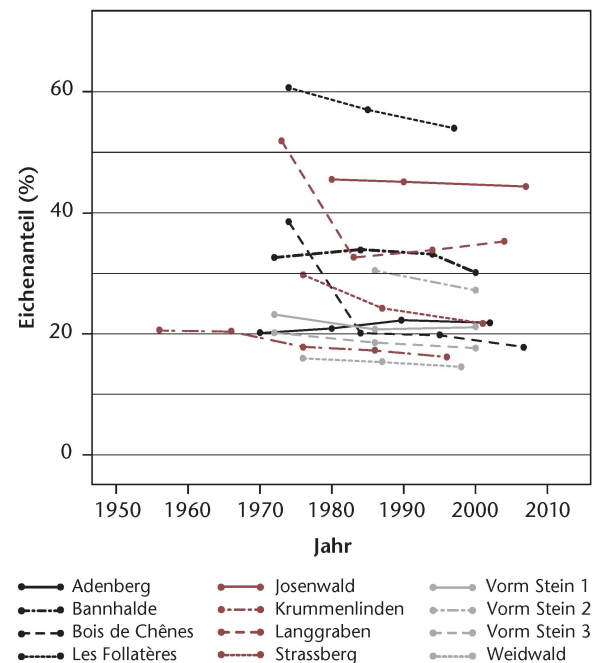


Abb 2 Entwicklung der Eichenanteile seit Ausscheidung der Reservate (respektive bei Vorm Stein 2 seit der zweiten Inventur). Verändert nach Rohner et al (2012).

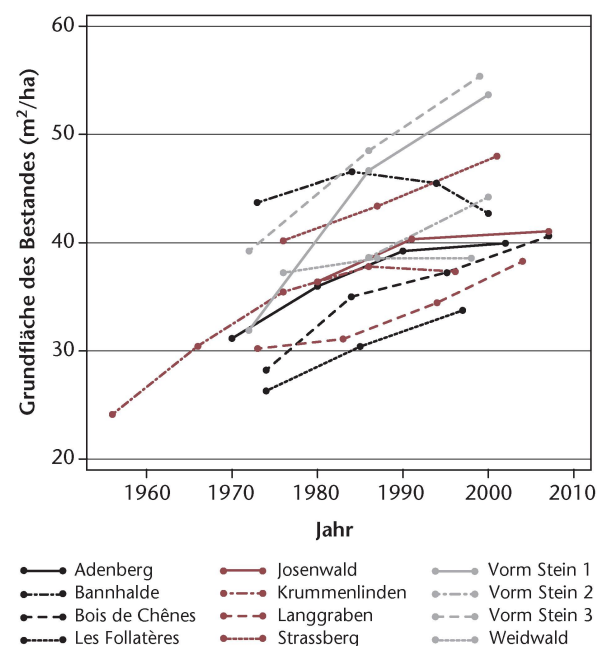
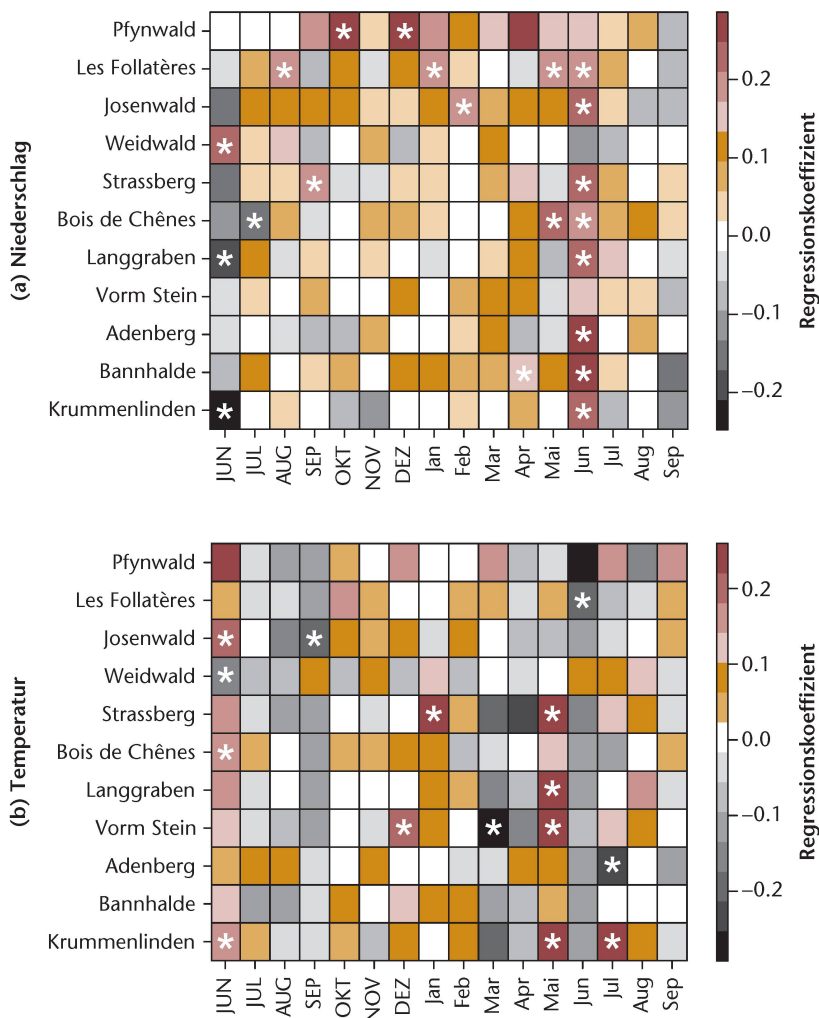


Abb 3 Entwicklung der Bestandesgrundfläche seit der Ausscheidung der Reservate (respektive bei Vorm Stein 2 seit der zweiten Inventur). Verändert nach Rohner et al (2012).

Reservate gibt Abbildung 4. Je stärker die Regressionskoeffizienten von null abweichen, desto stärker korrelieren die Jahrringbreiten mit den jeweiligen Witterungswerten. Positive Koeffizienten bedeuten dabei, dass in Jahren mit hohen Niederschlägen respektive Temperaturen vergleichsweise breite Jahrringe gebildet wurden, negative Koeffizienten bedeuten das Gegenteil.

Das Jahrringwachstum reagierte häufiger signifikant auf Niederschläge und Temperaturen des



**Abb 4** Regressionskoeffizienten für monatliche Niederschlagssummen (a) und monatliche Temperaturmittel (b). Monate des Vorjahres sind in Grossbuchstaben, Monate des aktuellen Jahres in Gross- und Kleinbuchstaben angegeben. Signifikante Koeffizienten ( $P < 0.05$ ) sind durch Sternsymbole gekennzeichnet. Die Koeffizienten quantifizieren, wie stark die monatliche Witterung mit den Jahrringbreiten korreliert. Die Untersuchungsgebiete sind entlang eines Bodenfeuchtegradienten geordnet (trockene Bedingungen oben).

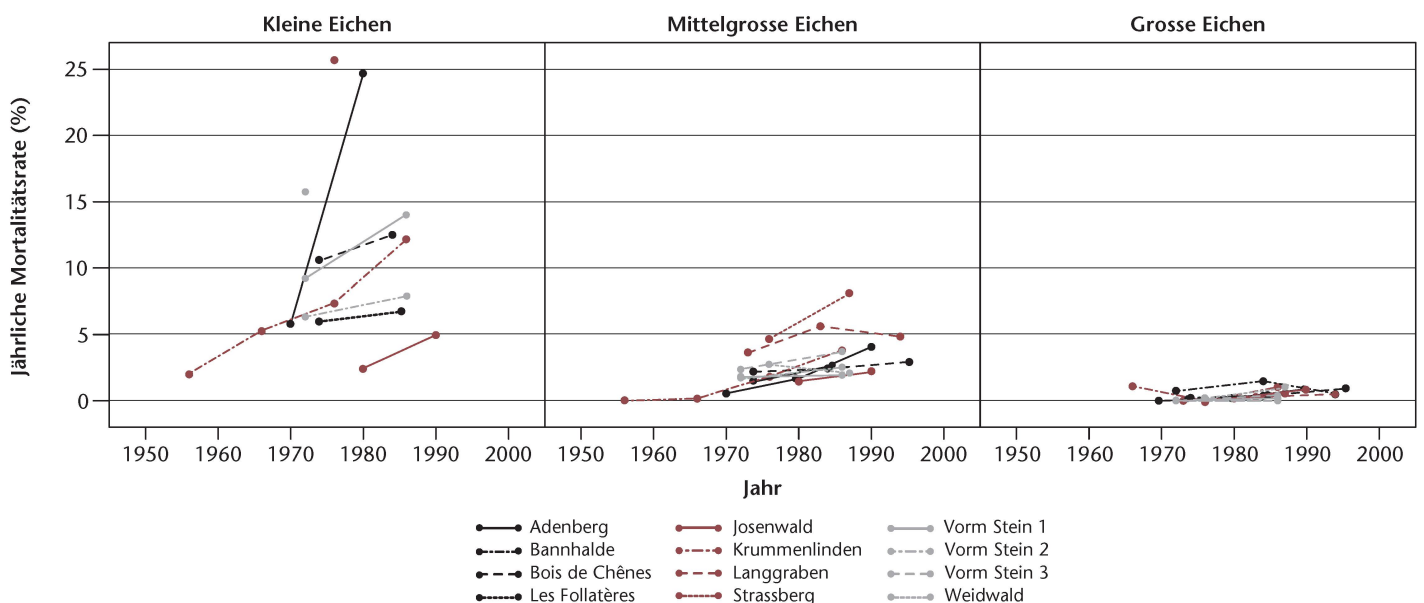
aktuellen Jahres als auf jene des Vorjahres. Insbesondere die Sommermonate des aktuellen Jahres wiesen gehäuft signifikante Koeffizienten auf. Wenig überraschend reagierte das Jahrringwachstum selten signifikant auf die Witterungsverhältnisse im Winter. Im Allgemeinen reagierte das Jahrringwachstum stärker auf den Niederschlag als auf die Temperatur.

In acht Reservaten bildeten die Eichen signifikant breitere Jahrringe, je mehr Niederschlag im Juni des aktuellen Jahres fiel, in einem weiteren Reservat (Vorm Stein) war der Effekt nur knapp nicht signifikant. Die Korrelation mit dem Juni-Niederschlag trat entlang des gesamten Bodenfeuchtegradienten auf. Auf trockenen Standorten wiesen die Eichen aber häufiger signifikant breitere Jahrringe auf, wenn der Spätsommer und Herbst des Vorjahres sowie der Winter niederschlagsreich waren. Im Pfywald – dem trockensten aller Standorte – war das Jahrringwachstum tendenziell umso grösser, je mehr Niederschlag während des gesamten aktuellen Jahres ausser im September fiel.

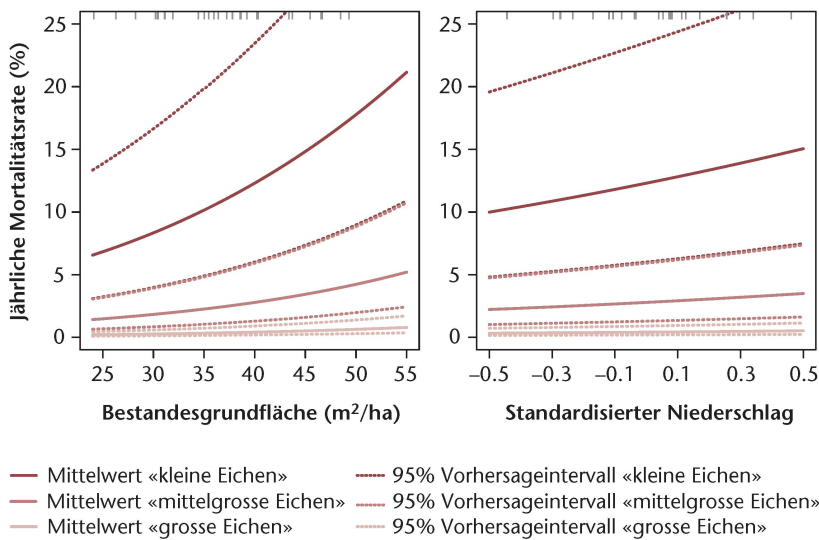
In allen Reservaten ausser im Weidwald bildeten die Eichen in Jahren mit hohen Juni-Temperaturen tendenziell schmalere Jahrringe, allerdings war der Effekt nur in Les Follatères signifikant. Dieser Zusammenhang fiel am trockenen Ende des Bodenfeuchtegradienten am stärksten aus. In vier Reservaten war das Jahrringwachstum in Jahren mit hohen Mai-Temperaturen signifikant grösser, wobei sich diese Reservate im mittleren und feuchten Bereich des Bodenfeuchtegradienten befinden.

### Mortalität

Die jährliche Eichenmortalität lag in den einzelnen Inventurperioden zwischen 0% und 25%, wobei die kleinen Eichen im Allgemeinen die gröss-



**Abb 5** Veränderung der jährlichen Mortalitätsraten nach Grössenklasse. Die Raten sind gegen die Anfangsjahre der entsprechenden Inventurintervalle aufgetragen. Keine Mortalitätsrate wurde berechnet, wenn die Population zu Beginn des Inventurintervalls weniger als zehn Eichen umfasste, weshalb für einige Populationen nur ein Datenpunkt vorliegt. Verändert nach Rohner et al (2012).



**Abb 6** Visualisierung des selektierten Mortalitätsmodells. Die Bestandesgrundfläche und der standardisierte Niederschlag wurden in der Visualisierung der jeweiligen anderen Variable konstant gehalten (Grundfläche = 40 m<sup>2</sup>/ha, standardisierter Niederschlag = 0). Die beobachteten Werte der erklärenden Variablen sind am oberen Rand der Abbildungen dargestellt. Verändert nach Rohner et al (2012).

ten Mortalitätsraten aufwiesen (Abbildung 5). Bei den kleinen und mittelgrossen Eichen nahmen die Mortalitätsraten im Laufe der Zeit tendenziell zu.

Am besten schnitt jenes Modell ab, das als erklärende Variablen die Bestandesgrundfläche (P=0.03), den standardisierten Niederschlag (P=0.09) und die BHD-Klasse (P<0.001), nicht aber die Hangneigung enthielt. Die entsprechende Modellgleichung der festen Effekte lautet:

$$\log[m/(1-m)] = -3.69 + 0.04 \times \text{Grundfläche} + 0.47 \times \text{Niederschlag} - 1.59 \times I(\text{«mittelgrosse Eiche»}) - 3.52 \times I(\text{«grosse Eiche»}) \quad (2)$$

wobei  $\log[m/(1-m)]$  das log-transformierte Verhältnis zwischen der Mortalitätsrate (m) und der Überlebensrate (1 - m) ausdrückt und I(A) eine Indikatorfunktion ist (1 falls A wahr, sonst 0). Die Vorzeichen der geschätzten Koeffizienten zeigen, dass die Mortalitätsraten umso grösser sind, je grösser die Grundfläche des Bestandes, je höher der Niederschlag während der Inventurperiode und je kleiner der BHD ist. Der Effekt des Niederschlags ist vergleichsweise gering (Abbildung 6). Ausserdem zeigt Abbildung 6, dass insbesondere bei den kleinen Eichen die Mortalitätsrate stark mit der Grundfläche des Bestandes zunimmt.

## Diskussion

### Entwicklung der Eichenanteile und der Grundflächen der Bestände

Der Eichenanteil nahm an den meisten Standorten leicht ab, angesichts der teils hohen Mortalitätsraten hätten aber auch stärkere Abnahmen nicht

erstaunt. Die eher moderaten Abnahmen lassen sich neben Veränderungen bei anderen Baumarten auch darauf zurückführen, dass bei der hier verwendeten Definition des Eichenanteils neben der Stammzahl auch die Grundfläche berücksichtigt wird. Die hohe Mortalität der kleinen Eichen reduzierte zwar die Stammzahl, was aber teilweise durch den Grundflächenzuwachs kompensiert wurde (Rohner et al 2012).

Seit der Erstinventur hat die Bestandesgrundfläche in den meisten Beständen deutlich zugenommen, sodass bei der letzten Inventur Werte erreicht wurden, die ähnlich oder gar höher sind als in Eichen-Buchen-Reservaten der Westkarpaten (Korpel' 1995). Diese stetige Zunahme der Bestandesgrundflächen kann als Indiz dafür angesehen werden, dass sich die Naturwaldreservate zu natürlichen Bestandesstrukturen entwickeln (Heiri et al 2009).

### Einflüsse auf den Zuwachs

In Jahren mit hohem Sommerniederschlag wurde ein deutlich erhöhtes Jahrringwachstum festgestellt, was Resultate für die Traubeneiche in Frankreich und die Stieleiche in Deutschland bestätigt (Zang et al 2011, Michelot et al 2012). Auch Eichen in Schweizer Ertragskundeflächen wiesen bei geringen Niederschlägen während der Vegetationsperiode reduzierte Zuwächse auf, wenn auch dieser Effekt nur schwach und nicht direkt vergleichbar mit unseren Resultaten ist, da er auf den Grundflächenzuwachsen mehrerer Jahre beruht (Zingg & Bürgi 2008). Dass der Zuwachs stärker auf den Niederschlag als auf die Temperatur reagiert, ist für das europäische Flachland bekannt (Ellenberg & Leuschner 2010). Die negativen Wachstumsreaktionen auf hohe Juni-Temperaturen können dabei als die Sommertrockenheit verstärkende Effekte interpretiert werden.

Der Eichenzuwachs reagierte entlang des gesamten Bodenfeuchtegradienten sensitiv auf trockene Sommer. Allerdings war der Zuwachs an trockenen Standorten noch geringer, wenn der Spätsommer und der Herbst des Vorjahres niederschlagsarm ausfielen. Dies dürfte eine Folge der reduzierten Einlagerung von Speicherstoffen am Ende der Vegetationsperiode sein und entspricht den Resultaten von Zweifel et al (2006), wonach bei der Flaumeiche das Wachstum im Frühjahr vollständig vom gespeicherten Kohlenstoff abhängt. Unsere Resultate deuten darauf hin, dass dieser Effekt unter trockenen Bodenbedingungen verstärkt auftritt. Dass an trockenen Standorten auch der Winterniederschlag den Zuwachs positiv beeinflusst, lässt sich durch die Sättigung des Bodens mit Wasser erklären, wodurch das Wasser im Frühjahr länger verfügbar bleibt.

Wird es im Zuge des Klimawandels in der Schweiz trockener, ist somit auch bei der Eiche mit Wachstumseinbussen zu rechnen, die in Prognosen des zukünftigen Holzertrags einfließen sollten. Bevor allerdings Strategien zur Anpassung an den Kli-

mawandel abschliessend beurteilt werden können, sollten die Wachstumseinbussen der Eiche in Relation zu jenen konkurrierender Baumarten gesetzt werden. In bisherigen Vergleichen von Wachstumsreaktionen wurde ein relativer Vorteil der Eiche gegenüber der Waldföhre im Wallis und der Buche in Deutschland festgestellt (Weber et al 2007, Scharnweber et al 2011). Allerdings dürfte die Plastizität der Buche vom Standort abhängig und in ihrem Optimum relativ gross sein, sodass eine starke Klimaveränderung notwendig wäre, um die Konkurrenzverhältnisse auf solchen Standorten zugunsten der Eiche zu verschieben (Felbermeier 1993). Je nach Szenario sind jedoch bis 2100 auch Temperaturerhöhungen von fast 5 °C und Reduktionen der Sommerniederschläge nicht auszuschliessen (Stocker et al 2013).

### **Einflüsse auf die Mortalität**

Die Mortalität der kleinen und mittelgrossen Eichen in den schweizerischen Naturwaldreservaten war höher als in Studien aus Österreich (Monserud & Sterba 1999) und Grossbritannien (Mountford et al 1999) ausgewiesen, jene der grossen Eichen bewegte sich in einem ähnlichen Rahmen. So lagen die Mortalitätsraten in Österreich unter 2% und in Grossbritannien unter 4.5% pro Jahr, wogegen in unserer Studie insbesondere die kleinen Eichen oft Mortalitätsraten über 5% aufwiesen. Diese hohen Mortalitätsraten sind wohl auf die fehlende Bewirtschaftung und die daraus resultierende grössere Grundfläche in den Naturwaldreservaten zurückzuführen, zumindest im Vergleich zu den Studien aus Österreich.

Der Trend zu abnehmender Mortalität mit zunehmendem BHD wurde bereits für zahlreiche bewirtschaftete (z.B. Monserud & Sterba 1999) und unbewirtschaftete Wälder (z.B. Coomes & Allen 2007) beschrieben und wird im Allgemeinen als Folge der Selbstdifferenzierung unter dicht stehenden, kleinen Bäumen mit hohem Konkurrenzdruck interpretiert. Dass eine erhöhte Mortalität bei sehr grossen Stammdurchmessern (Monserud & Sterba 1999) in der vorliegenden Untersuchung nicht nachgewiesen werden konnte, liegt vermutlich daran, dass in den Reservaten erst wenige Bäume ein Alter erreicht haben, in welchem mit seneszenzbedingter Mortalität zu rechnen ist. In diesem Zusammenhang ist zu beachten, dass nur wenige der für die Wachstumsstudie beprobten Eichen älter waren als 150 Jahre, was auf den starken Bewirtschaftungseinfluss vor der Untersuchungstellung hinweist.

Niederschlagsarme Inventurintervalle zeigten eine leicht geringere Eichenmortalität, was bereits von Lines et al (2010) für einige Baumarten in den USA beschrieben wurde. Weil ein vergleichbarer Zusammenhang in den Naturwaldreservaten auch für die Buche nachgewiesen wurde (Rohner et al 2012), kann er nicht der Trockenheitstoleranz der Eiche zugeschrieben werden. Allerdings könnte ein indirek-

ter Konkurrenzeffekt vorliegen, da während feuchter Perioden üblicherweise eine grössere Blattfläche ausgebildet wird (Jose & Gillespie 1997). Unter den dichteren Kronen leiden insbesondere kleine und geschwächte Bäume, die das Kronendach nicht erreichen oder keine volle Krone ausbilden können. Für diese Erklärung spricht, dass die Mortalität kleiner Eichen am sensibelsten auf feuchtere Inventurintervalle reagierte.

Je grösser die Grundfläche des Bestandes war, desto höher war die Eichenmortalität. Mit zunehmender Grundfläche verschärft sich die Lichtkonkurrenz, wodurch eine erhöhte Mortalität der lichtbedürftigen Eiche plausibel erscheint. Dass die Grundfläche über die Lichtverfügbarkeit auf die Mortalität wirkt, spiegelt sich auch darin wider, dass insbesondere kleine Eichen bei grossen Grundflächen eine hohe Mortalität aufwiesen.

Für Buchen wurden in den Naturwaldreservaten geringere Mortalitätsraten dokumentiert, wobei die Unterschiede bei den kleinsten Durchmessern am stärksten sind (Rohner et al 2012). Die Buchenmortalität weist ähnliche Korrelationen mit dem BHD und dem Niederschlag auf, sie wird aber im Gegensatz zur Mortalität der Eiche nicht von der Grundfläche des Bestandes beeinflusst (Rohner et al 2012). Dieser Unterschied lässt vermuten, dass der Eichenanteil im Zuge zunehmender Grundflächen zugunsten schattentoleranterer Arten wie der Buche abgenommen hat. Jedenfalls ist in den untersuchten Zeiträumen kein Rückgang der Buche zu beobachten. Da viele Untersuchungsflächen keineswegs auf marginalen Buchenstandorten liegen, ist dies wenig erstaunlich. Unsere Ergebnisse geben keinen Anlass zur Annahme, dass die Eiche der Buche im Mittelland klimatisch bedingt bald den Rang streitig machen würde.

Bei der Interpretation der Ergebnisse bleibt zu beachten, dass die Untersuchungsgebiete sowohl in Eichenwaldgesellschaften (Abbildung 7) als auch im Optimalbereich der Buche liegen (Tabelle 1). In weiterführenden Untersuchungen könnte ermittelt werden, inwiefern sich die Einflüsse auf das Eichenwachstum und die Eichenmortalität zwischen den Waldgesellschaften unterscheiden. Insbesondere ist zu erwarten, dass die Eichenmortalität auf Buchenstandorten stärker von der Bestandesgrundfläche abhängt. Auch könnte eine Bestimmung der Eichenarten auf Reservatebene weitergehende Interpretationen zu allfälligen Artunterschieden ermöglichen.

### **Schlussfolgerung**

Naturwaldreservate bieten reiches Material für die Untersuchung der Konkurrenz-, Zuwachs- und Mortalitätsprozesse der einheimischen Baumarten,



**Abb 7** Blick in eine Kernfläche des Naturwaldreservats Les Follatères (Wallis). Einige Eichenstämme sind mit blauen Bändern für die Datenerhebung markiert.

wie das Beispiel unserer Studie an Eichen zeigt. Für die untersuchten Standorte konnten keine Hinweise auf eine natürliche Begünstigung der Eiche im Zuge des noch relativ jungen anthropogenen Klimawandels gefunden werden. Der berücksichtigte Zeitraum ist dafür eventuell zu kurz und die Klimaveränderung noch nicht genügend ausgeprägt, als dass bereits ein Signal sichtbar wäre (vgl. Otto et al 2009).

Während die Zuwachsreduktionen in trockenen Sommern vor einer abschliessenden Beurteilung noch mit der Reaktion konkurrierender Arten verglichen werden sollten, zeigte sich bei der Mortalität ein stark negativer Einfluss der Konkurrenz insbesondere auf kleine und mittelgrosse Eichen.

Für die Förderung der Eiche scheint somit eine reine Unterschutzstellung, wie sie in Naturwaldreservaten geschieht, auf buchenfähigen Standorten zumindest derzeit kontraproduktiv zu sein. Solange sich die Konkurrenzverhältnisse nicht zugunsten der Eiche verschieben, bietet sich als Alternative die gezielte Förderung der Eiche in Wirtschaftswäldern oder Sonderwaldreservaten an. ■

Eingereicht: 16. August 2013, akzeptiert (mit Review): 4. Oktober 2013

## Dank

Wir bedanken uns bei Angelika Siegfried, Veronique Ringwald und Flavia Sollazzo für ihre Hilfe in Feld und Labor. Dem Bafu danken wir für die finanzielle Unterstützung der Reservatsforschung.

## Literatur

AAS G (1998) Morphologische und ökologische Variation mitteleuropäischer *Quercus*-Arten: ein Beitrag zum Verständnis der Biodiversität. Eching: IHW-Verlag. 221 p.

- AKAIKE H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood theory. In: Petrov BN, Csaki F, editors. Second International Symposium on Information Theory. Budapest: Akademiai Kiado. pp. 267–281.
- BIONDI F, WAIKUL K (2004) DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Comput Geosci* 30: 303–311.
- BONFILS P, HORISBERGER D, ULBER M (2005) Förderung der Eiche. Strategie zur Erhaltung eines Natur- und Kulturerbes der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft, Schriftenreihe Umwelt 383. 102 p.
- BRANG P, HEIRI C, BUGMANN H (2011) Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz. Bern: Haupt. 272 p.
- CIOLDI F ET AL (2010) Waldressourcen. In: Brändli UB, editor. Schweizerisches Landesforstinventar: Ergebnisse der dritten Erhebung 2004–2006. Birmensdorf: Eidgenöss. Forschungsanstalt Wald Schnee Landschaft. pp. 31–113.
- COOMES DA, ALLEN RB (2007) Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *J Ecol* 95: 27–40.
- EIDG JUSTIZ- POLIZEIDEPARTEMENT (1980) Bodeneignungskarte der Schweiz. Grundlagen für die Raumplanung. Bern: Eidgenöss. Drucksachen- Materialzentrale. 145 p.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt Schweiz Anst Forstl Versuchsw 48: 589–930.
- ELLENBERG H, LEUSCHNER C (2010) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart: Ulmer, 6 ed. 1334 p.
- FAO (1998) World reference base for soil resources. Rome: Food Agriculture Organization. 88 p.
- FELBERMEIER B (1993) Der Einfluss von Klimaänderungen auf die Areale von Baumarten. Freising: Ludwig-Maximilians-Universität München, Lehrstuhl Waldbau Forsteinrichtung. 214 p.
- FRITTS HC (1976) Tree rings and climate. London: Academic Press. 567 p.
- HANEWINKEL M, CULLMANN DA, SCHELHAAS MJ, NABUURS GJ, ZIMMERMANN NE (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat Clim Change* 3: 203–207.
- HEIRI C, WOLF A, ROHRER L, BUGMANN H (2009) Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecol Appl* 19: 1920–1934.
- JOSE S, GILLESPIE AR (1997) Leaf area-productivity relationships among mixed-species hardwood forest communities of the Central Hardwood Region. *For Sci* 43: 56–64.
- KORPEL' Š (1995) Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart: Gustav Fischer. 310 p.
- LINES ER, COOMES DA, PURVES DW (2010) Influences of forest structure, climate and species composition on tree mortality across the eastern US. *PLoS ONE* 5: e13212. 12 p. doi: 10.1371/journal.pone.0013212
- MICHELOT A, BRÉDA N, DAMESIN C, DUFRÈNE E (2012) Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *For Ecol Manage* 265: 161–171.
- MONSERUD RA, STERBA H (1999) Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *For Ecol Manage* 113: 109–123.
- MOUNTFORD EP, PETERKEN GF, EDWARDS PJ, MANNERS JG (1999) Long-term change in growth, mortality and regeneration of trees in Denny Wood, an old-growth wood-pasture in the New Forest (UK). *Perspect Plant Ecol Evol System* 2: 223–272.
- MÜHLETHALER U, REISNER Y, ROGIERS N (2007) Potenzielle Eichenwuchsgebiete und wertvolle Eichenwälder in der Schweiz. Zollikofen: Schweizerische Hochschule Landwirtschaft. 95 p.

- OTTO D, WAGNER S, BRANG P (2009) Konkurrenz zwischen Stieleiche und Buche auf Lothar-Sturmflächen. *Schweiz Z Forstwes* 160: 114–123. doi: 10.3188/szf.2009.0114
- PARKER GR, LEOPOLD DJ (1983) Replacement of *Ulmus americana* L. in a mature east-central Indiana woods. *B Torrey Bot Club* 110: 482–488.
- ROHNER B (2012) Growth and mortality of oak (*Quercus* spp.): a combined analysis of monitoring and tree-ring data from Swiss forest reserves. Zürich: ETH Zürich, Dissertation 20595. 145 p.
- ROHNER B, BIGLER C, WUNDER J, BRANG P, BUGMANN H (2012) Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. *J Veg Sci* 23: 892–905.
- SCHARNWEBER T ET AL (2011) Drought matters – declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For Ecol Manage* 262: 947–961.
- STOCKER T, ALEXANDER L, ALLEN M, EDITORS (2013) Climate change 2013: The physical science basis. Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change. 2216 p.
- 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.
- ZANG C, ROTHE A, WEIS W, PRETZSCH H (2011) Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. *Allg Forst- Jagdztg* 182: 98–112.
- ZINGG A, BÜRGI A (2008) Trockenperioden seit 1900 und Waldwachstum: eine Analyse langfristiger Datenreihen. *Schweiz Z Forstwes* 159: 352–361. doi: 10.3188/szf.2008.0352
- ZUUR AF, IENO EN, WALKER NJ, SAVELIEV AA, SMITH GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer. 574 p.
- ZWEIFEL R, ZIMMERMANN L, ZEUGIN F, NEWBERY DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* 57: 1445–1459.

## Eichenrückgang in Schweizer Naturwaldreservaten

Kenntnisse in Bezug auf das natürliche Potenzial der Eiche (*Quercus* spp.) in der Schweiz sind sowohl für den Naturschutz als auch für die Anpassung an den Klimawandel relevant. Um dieses natürliche Potenzial abzuschätzen, wurden Jahrring- und Inventurdaten aus Schweizer Naturwaldreservaten analysiert. Mittels Hauptkomponentenregression wurden monatliche Witterungseinflüsse auf den Zuwachs und mittels generalisierter linearer gemischter Modelle Standort- und Klimaeinflüsse auf die Mortalität der Eichen ermittelt. Das Eichenwachstum wurde am stärksten durch den Sommer-niederschlag limitiert. Die Eichenmortalität lag in den einzelnen Inventurperioden zwischen 0% und 25% pro Jahr, wobei die Bäume umso eher abstarben, je geringer ihr Durchmesser, je grösser die Bestandesgrundfläche und je grösser der mittlere Niederschlag in der Inventurperiode waren. Da die Bestandesgrundfläche seit der ersten Inventur kontinuierlich zugenommen hatte, ging der Eichenanteil in den meisten Reservaten zurück. In den zunehmend dichteren Beständen wurde die Eiche von schattentoleranteren Arten wie der Buche verdrängt. Ein Gewinn an relativer Konkurrenzstärke der Eiche im Zuge des Klimawandels konnte für die untersuchten Standorte nicht nachgewiesen werden. Zum Erhalt des Eichenanteils sollten somit in bewirtschafteten Wäldern weiterhin Schutzmassnahmen mit Eingriffen zur Reduktion des Konkurrenzdruckes kombiniert werden.

## Régression du chêne dans les réserves forestières naturelles suisses

Les connaissances sur le potentiel naturel des chênes (*Quercus* spp.) en Suisse sont importantes aussi bien pour la protection de la nature que pour l'adaptation au changement climatique. Afin d'évaluer ce potentiel naturel, nous avons analysé des données de cernes annuelles et d'inventaires collectées dans des réserves forestières naturelles suisses. Les influences des variables climatiques mensuelles sur la croissance ont été déterminées par régression sur composantes principales, et l'influence du climat et de la station sur la mortalité des chênes a été identifiée à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes. La croissance des chênes a été le plus fortement limitée par les précipitations estivales. La mortalité des chênes par période d'inventaire se situait entre 0% et 25% par an; elle diminuait à la mesure de la réduction du diamètre et augmentait avec la surface terrière du peuplement et les précipitations moyennes durant la période d'inventaire. Etant donné que la surface terrière a continuellement augmenté depuis le premier inventaire, la proportion de chênes a diminué dans la plupart des réserves. Dans les peuplements de plus en plus denses, les chênes ont été évincés par des espèces plus tolérantes à l'ombre, comme les hêtres. Une amélioration de la compétitivité relative des chênes sous l'effet du changement climatique n'a pas pu être constatée dans les stations étudiées. Si l'on veut conserver la proportion de chênes, il faudrait donc poursuivre les mesures de protection dans les forêts exploitées en les combinant avec des interventions ciblées, afin de réduire la pression de la concurrence.