

Zur Produktivität von Bergmischwäldern aus *Picea abies*, *Abies alba* und *Fagus sylvatica* in Europa

Torben Hilmers¹⁾, Admir Avgadić, Kamil Bielak, Franz Binder, Andrej Bončina, Michal Bosela, David Forrester, Martina Hobi, Matija Klopčič, Reinhard Mosandl, Tom Nagel, Maciej Pach, Zuzana Sitková, Branko Stajić, Enno Uhl, Tzvetan Zlatanov, Miren del Rio, Roberto Tognetti und Hans Pretzsch¹⁾

¹⁾Lehrstuhl f. Waldwachstumskunde, TU München

Zusammenfassung

Bergmischwälder aus Fichte (*Picea abies* (L.) Karst), Weißtanne (*Abies alba* Mill.) und Europäischer Rotbuche (*Fagus sylvatica*) bedecken in Europa eine Gesamtfläche von mehreren Millionen Hektar. Sie verbinden die Buchenwaldgesellschaften im Tiefland mit den fichtendominierten, alpinen Waldtypen. Aufgrund ihrer Höhenzonierung sind diese Wälder besonders von den Auswirkungen des Klimawandels betroffen. Darüber hinaus ermöglichen neue Erschließungstechniken innovative Möglichkeiten einer intensivierten Bergwaldbewirtschaftung. Da jedoch wenig über die langfristige Entwicklung der Produktivität dieser Waldsysteme in Europa bekannt ist, sind belastbare Informationen über Produktivität und Anpassungsmöglichkeiten erforderlich, um nachhaltige Bewirtschaftungspläne zu entwickeln. Vor diesem Hintergrund wurden in der vorliegenden Arbeit 59 langfristige Bergmischwald-Versuchsflächen entlang eines Höhengradienten in Europa untersucht. Der periodische jährliche Volumenzuwachs (iV) auf Bestandsebene, sowie die artspezifische Produktivitätsentwicklung in den letzten 30 Jahren bildeten den Schwerpunkt der Untersuchung. So konnte im Rahmen der Studie erstmals eine durchschnittliche Produktivität der gemäßigten Bergmischwälder Europas ermittelt werden (9,3 m³ha⁻¹a⁻¹ über alle Bereiche hinweg). Die Entwicklung zeigt, dass die Produktivität auf Bestandsniveau in den letzten Jahrzehnten insgesamt konstant geblieben ist. Die artenspezifische Produktivitätsanalyse zeigt, dass der iV der Fichte zu Beginn der Studie (1980) noch etwa 14 m³ha⁻¹a⁻¹ betrug und heute knapp 11 m³ha⁻¹a⁻¹ beträgt. Mit knapp 7 m³ha⁻¹a⁻¹ ist der iV der Tanne der niedrigste der drei Baumarten zu Beginn der Untersuchungsperiode. Das Wachstum der Tanne steigt jedoch signifikant auf über 11 m³ha⁻¹a⁻¹ und ist damit heute die produktivste Baumart in den Berg-Mischwäldern Europas. Die Buche wächst über den gesamten Untersuchungszeitraum mit einer Wachstumsrate von ca. 8,2 m³ha⁻¹a⁻¹. Der Rückgang der Produktivität der Fichte in den letzten 30 Jahren konnte somit durch eine Steigerung der Produktivität der Tanne weitgehend kompensiert werden und erklärt den konstanten iV auf Bestandsebene. Folglich konstatieren wir stabile Volumenzuwächse in Bezug auf den Klimawandel. Damit scheint eine kontinuierliche Versorgung mit Ökosystemgütern aus Berg-Mischwäldern gewährleistet zu sein.

Summary

Mixed mountain forests of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst), silver fir (*Abies alba* Mill.) and European beech (*Fagus sylvatica*) cover a total area of several million hectares in Europe. They connect the beech forest communities in the lowlands with the spruce-dominated alpine forest types. Due to their height zoning, these forests are particularly affected by climate change. In addition, new development techniques enable innovative possibilities for intensified mountain forest management. However, as little is known about the long-term development of the productivity of these forest systems in Europe, reliable information on productivity and adaptation options is required in order to develop sustainable management plans. Against this background, 59 long-term mixed mountain forest experimental plots along a height gradient in Europe were investigated in this study. The periodic annual volume increment (iV) at stand level as well as the species-specific productivity development over the last 30 years formed the focus of the study. For the first time, an average productivity of Europe's temperate mixed mountain forests (9.3 m³ha⁻¹a⁻¹ across all areas) could be determined within the framework of the study. This development shows that overall productivity at stand level has remained constant over the past decades. The species-specific productivity analysis showed that the iV of spruce at the beginning of

the study (1980) was still about $14 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ and today is just under $11 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$. With just under $7 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$, the iv of fir is the lowest of the three tree species at the beginning of the study period. However, the growth of fir rises significantly to over $11 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ and is therefore today the most productive tree species in the mixed mountain forests of Europe. Beech grows at a growth rate of approx. $8.2 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ over the entire period under study. The decline in spruce productivity over the last 30 years has thus been largely compensated by an increase in fir productivity and explains the constant iv at stand level. Consequently, we observe stable volume increases in relation to climate change. This seems to guarantee a continuous supply of ecosystem goods from mixed mountain forests.

1 Einleitung

Bergmischwälder aus Rotbuche (*Fagus sylvatica*, im folgenden Buche), Fichte (*Picea abies* (L.) Karst) und Weißtanne (*Abies alba* Mill., im folgenden Tanne) in Höhenlagen zwischen $\sim 600 - 1.400 \text{ m}$ über dem Meeresspiegel bedecken allein in Europa eine Fläche von mehr als 10 Millionen Hektar (BRUS et al. 2012; EUFORGEN 2017). Mehr als die Hälfte der Fläche Mitteleuropas besteht aus Berggebieten und die meisten der bestehenden Wälder sind dort konzentriert (CIPRA 2007). Bergmischwälder haben in Mittel- und Osteuropa eine hohe ökologische und (sozio-)ökonomische Bedeutung (ELLENBERG 1988). Nicht zuletzt deshalb, weil die Fichten-Tannen-Buchen-Mischung die Laubwälder im Flachland mit den Nadelbaumgesellschaften in den Hochlagen verbindet und damit eine obligate Quelle für Ökosystemgüter und -dienstleistungen in montanen und submontanen Regionen darstellt (PRETZSCH et al. 2015). Aufgrund ihrer Höhenzonierung gelten Bergwälder jedoch als besonders anfällig gegenüber den Auswirkungen des Klimawandels (BENISTON 2003; PEARSON & DAWSON 2003; THEURILLAT & GUISAN 2001). Die art-spezifischen Optimalhabitate sind in ihrer geographischen Ausbreitung in Berggebieten relativ stark eingeschränkt. Besonders von Änderungen betroffen sind all jene Bergwälder, die in ihren artspezifisch suboptimalen Vitalitätsbereichen vorkommen. Hier können sich die Standortbedingungen durch den Klimawandel zugunsten oder zuwider einer Baumart verschieben (GRACE et al. 2014; HARVEY et al. 2014; McEVOY et al. 2013). Vor dem Hintergrund der starken Reaktivität dieser Ökosysteme heißt es in der Agenda 2010 für nachhaltige Entwicklung ausdrücklich, dass die Umsetzung konkreter Maßnahmen, nachhaltiger Prozesse und Strategien zur Stärkung der Widerstandsfähigkeit von Berggebieten unterstützt wird (MOUNTAIN PARTNERSHIP 2017). Aufgrund der beengten klimatischen Verhältnisse sind Bergwälder ideal geeignet, den Einfluss des Klimawandels über einen relativ kurzen Zeitraum zu analysieren (CUDLÍN et al. 2017).

Bisherige Untersuchungen in Bergmischwäldern konzentrierten sich vor allem auf die Mischungseffekte der drei Hauptbaumarten Buche, Fichte und Tanne. Die Ergebnisse aus diesen Untersuchungen sind recht heterogen, wobei die komplementären Effekte stark von Klima, Bestand und Standortbedingungen abhängen (GROSSIORD et al. 2014; MINA et al. 2018). Frühere Studien, die vor allem an Mischungen zweier dieser Arten durchgeführt wurden, zeigten, dass die Buche im Allgemeinen höhere Wachstumsraten erreicht, wenn sie in Mischungen mit Nadelbäumen angebaut wird, da die intra-spezifische Konkurrenz reduziert wird (BOSELA et al. 2015; PRETZSCH et al. 2010). Unter bestimmten Bedingungen profitieren Fichte und Tanne auch vom Anbau in Zwei-Arten-Mischungen (FORRESTER et al. 2013).

Die Mischung von Fichte, Tanne und Buche ist insofern interessant, als beispielsweise PRETZSCH et al. (2015) bereits einen Mehrertrag dieser Baumartenmischung von etwa 20 % gegenüber benachbarten Reinbeständen nachweisen konnten. Darüber hinaus existiert diese Baumartenzusammensetzung in dieser Zusammensetzung seit mehreren Jahrhunderten und bietet damit zahlreichen Tieren und Pflanzen einen Lebensraum (HILMERS et al. 2018).

Dennoch geraten diese Waldsysteme zunehmend unter Druck. Höhere Temperaturen und die Gefährdung durch Krankheitserreger als Folge des Klimawandels scheinen eine besondere Bedrohung für die-

ses Waldsystem zu sein, insbesondere in höheren Lagen. Obwohl diese Waldsysteme in der Kombination der o.g. Baumarten seit Jahrhunderten existieren (MAGIN & MAYER 1959; MOSANDL 1984), berichten Autoren, dass es in den letzten Jahrzehnten häufiger Probleme mit der natürlichen Verjüngung von Fichte und Tanne, Ozon Belastungen, Trockenheit und Pathogenen in Bergmischwäldern gegeben hat (z.B. AMMER 1996; ASHMORE et al. 1985; DELL'ERA et al. 1998; HARTL-MEIER et al. 2014a; MATYSSEK et al. 1997; PRETZSCH et al. 2015; RUEHR et al. 2010).

Darüber hinaus besteht derzeit ein großes Interesse daran das Holzvorkommen in Bergmischwaldgebieten zu mobilisieren und zu verarbeiten. Eine neue Pflegerichtlinie für die Bewirtschaftung von Bergmischwäldern der Bayerischen Staatsforsten AÖR und der Anspruch des Bundesamtes für Umwelt (BAFU), dass das größte ungenutzte Holzpotenzial in Seilkranlagen liegt, sind nur zwei Beispiele (BAFU 2015; BAYERISCHE STAATSFORSTEN AÖR 2018).

Grundlegende Studien über Bergmischwälder und ihrer Produktivität sind rar und regional begrenzt (BOSELA et al. 2018; BOSELA et al. 2015; PRETZSCH et al. 2015; PREUHLER 1981; PRIETZEL & CHRISTOPHEL 2014). Um differenzierte Entscheidungen über künftigen Waldbaukonzepte treffen zu können, benötigt man belastbare Informationen aus langjährigen Datenreihen aller europäischen Bergwaldregionen.

Mit dem Ziel, die Produktivitäts- und Wachstumstrends der europäischen Bergmischwälder aufzudecken, werden in diesem Beitrag die folgenden Fragen beantwortet:

(F1) Wie produktiv sind Bergmischwaldsysteme in Europa und wie hat sich ihre Produktivität in den letzten Jahrzehnten im Hinblick auf den Klimawandel und anthropogene Einflüsse verändert?

(F2) Hat sich die Produktivität der an diesem Waldsystem beteiligten Baumarten Buche, Fichte und Tanne in den letzten Jahrzehnten verändert?

(F3) Haben sich die Artanteile in den europäischen Bergmischwäldern in den letzten Jahrzehnten verschoben?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Unser Datensatz umfasste die meisten Teile der Bergregionen Europas (Abbildung 1) und bildet ein breites klimatisches und topographisches Gefälle für Bergmischwälder mit Höhen von 425 bis 1569 m, mittleren Jahrestemperaturen zwischen 2,3 bis 9,3 °C und mittleren Jahresniederschlägen von 680 bis 2632 mm (Abbildung 2) ab. Das bodenbeherrschende Ausgangsgestein variiert zwischen konsolidierten klastisch-sedimentären Gesteinen und nicht konsolidierten Gletscherablagerungen mit mittlerer bis sehr hoher verfügbarer Wasserspeicherkapazität und sehr niedrigen bis mittleren organischen Kohlenstoffgehalten.

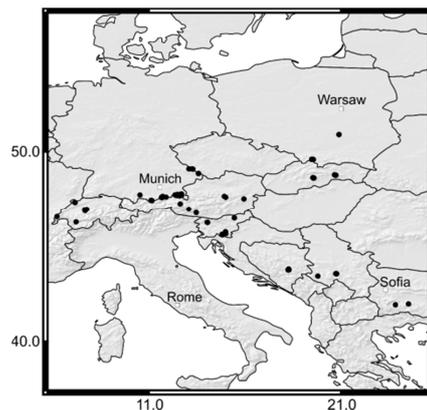


Abbildung 1: Eine Übersichtskarte der 59 langfristigen Versuchsflächen entlang des Höhengradienten. Einige Versuchsflächen sind aufgrund der Skalierung nicht sichtbar (überlagert).

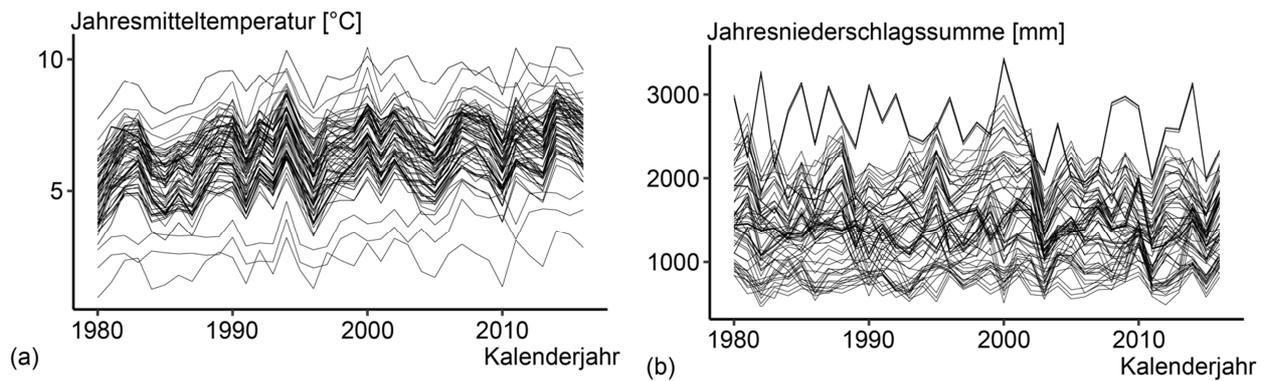


Abbildung 2: Jahresmitteltemperatur (a) und Jahresniederschlagssummen (b) aller 59 langfristigen Bergmischwald Versuchsflächen von 1980 bis 2017. Klimadaten stammen aus einer hochauflösenden Klimadatenbank (CRU-Datenbank; Harris et al., 2014).

Tabelle 1: Hauptmerkmale der 59 untersuchten langfristigen Bergmischwald Versuchsflächen. Standardabweichungen sind in Klammern angegeben.

Anzahl Versuchsflächen	Anzahl Aufnahmen	Höhe	Temperatur ^{*)}	Niederschlag ^{*)}	Volumen	Grundfläche	Artanteile			Aufnahmeintervall
							Tanne	Fichte	Buche	
N	N	m ü. NN.	°C	mm	m ³ ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹	%	%	%	Jahre
59	4.6 [±2,9]	973 [±222]	6.5 [±1,1]	1528 [±454]	554 [±213]	40.2 [±11,3]	35.6 [±24,2]	34.1 [±26,7]	28.4 [±26,4]	8.9 [±3,7]

^{*)} Jahresdurchschnittswerte

2.2 Daten

59 langfristige Versuchsflächen mit insgesamt 224 Beobachtungen zwischen 1980 und 2015, bestehend aus Buche, Fichte und Tanne, wurden entlang eines Höhengradienten untersucht (Abbildung 1; Tabelle 1). Mindestens zwei der drei Arten Buche, Fichte und Tanne mussten auf den Versuchsflächen vorhanden sein und es sollten keine neueren Durchforstungen auf den Versuchsflächen stattgefunden haben. Auf diese Weise haben wir vermieden, Wachstumstrends mit Durchforstungseffekten zu verwechseln. Für die Bewertung der Bestandscharakteristika haben wir die DESER-Norm 1993 von (JOHANN 1993) übernommen. Vor allem die älteren Parzellen, die seit mehr als hundert Jahren unter Beobachtung stehen, liefern einzigartige Informationen über das Bestandsvolumen. Wiederholte Erhebungen auf Bestandesebene wurden in mehrjährigen Abständen durchgeführt und ergaben periodische jährliche Zuwachsraten, d.h. die durchschnittlichen jährlichen Wachstumsraten über längere Zeiträume. Zwischen zwei Erhebungen zum Zeitpunkt t_1 und t_2 errechnet sich der Volumenzuwachs (iV) aus der Differenz der Holzvolumina des verbleibenden Bestandes zu beiden Zeitpunkten zuzüglich des Volumens der zwischen den Aufnahmen entnommenen oder abgestorbenen Bäume.

$$iV = (V_{2 \text{ verbleibend}} - V_{1 \text{ verbleibend}} + V_{\text{ausscheidend}}) / (t_2 - t_1).$$

2.3 Einflussfaktoren auf das Bestandswachstum

Das Volumen pro Hektar des verbleibenden Bestandes diente als Ausdruck für die Entwicklung des Bestandes und die Bestandsdichte wurde mit dem Bestandsdichteindex (SDI) quantifiziert, der aus dem Mitteldurchmesser, maximaler Bestandsdichte und einem allometrischen Koeffizienten nach (REINEKE 1933) errechnet wurde. Der SDI von Fichte und Tanne wurden nach dem Vorbild von (PRETZSCH & BIBER 2016) in eine vergleichbare SDI der Buche transformiert. Um den unterschiedlichen Platzbedarf der drei Arten zu berücksichtigen, haben wir den transformierten SDI für die Berechnung der Artenanteile verwendet. Wir haben auch die Länge des Zeitraums zwischen den jeweiligen Aufnahmen (PER) und das Kalenderjahren berücksichtigt. Da es bei einigen der untersuchten Versuchsflächen lange Zeiträume

zwischen den jeweiligen Aufnahmen gab, haben wir den Mittelwert der Bestandscharakteristika (V, SDI) zwischen zwei aufeinanderfolgenden Aufnahmen verwendet (ASSMANN 1961).

Variablen, die die Geländetopographie darstellen, wurden aus digitalen Höhenmodellen abgeleitet und bestanden aus Hangneigung (in Grad), Nord Index (berechnet aus der Hangausrichtung mit $\cos(2\pi \times \text{Hangausrichtung}/360)$, wobei 1 eine nordexponierte Versuchsfläche, -1 eine südexponierte Versuchsfläche anzeigt) und Ost Index $\sin(2\pi \times \text{Hangausrichtung}/360)$, wobei 1 eine ostexponierte und -1 ein westexponierte Hangausrichtung anzeigt). Als Maß für die Bodenproduktivität haben wir das dominante Ausgangsgestein und die verfügbare Wasserspeicherkapazität bis zu einer Tiefe von 1 m (AWC) aus der European Soil Database v2.0 (PANAGOS et al. 2012) verwendet.

Die Klimadaten für jede der 59 Versuchsflächen stammen aus einer hochauflösenden Klimadatenbank (CRU-Datenbank; HARRIS et al. 2014). Klimadaten aus dieser Datenbank liegen in monatlicher Auflösung vor. Temperatur und Niederschlag wurden zu Jahresmittelwerten (mittlere Jahrestemperatur und jährliche Niederschlagssummen) aggregiert und dann ein weiterer Mittelwert für die jeweiligen Aufnahmeintervalle gebildet.

2.4 Statistische Analysen

Alle Analysen wurden in R 3.4.0 (R CORE TEAM 2018) durchgeführt. Wir haben die Bestandscharakteristika der langfristigen Versuchsflächen mit den oben beschriebenen Klima- und Standortvariablen sowie dem Kalenderjahr ergänzt. Um den Einfluss der Variablen auf die Produktivität von Bergmischwäldern zu testen haben wir ein gemischtes lineares Modell mit einer Gaußschen Verteilung mit dem Paket lme4 (BATES et al. 2015) verwendet. Das Modell beinhaltete den periodischen jährlichen Volumenzuwachs der Bergmischwaldversuchsflächen als abhängige Variable und einen Zufallsfaktor (Versuchsfläche) als Gruppierungsfaktor.

Um zu untersuchen, ob sich die Produktivität der einzelnen Arten (Buche, Fichte, Tanne) in den letzten Jahrzehnten verändert hat, haben wir die artenspezifischen Bestandswerte auf einen Hektar hochgerechnet. Als Skalierungsfaktor haben wir die Artenanteile verwendet, die wir aus den transformierten SDI-Werten berechnet haben. Auch hier wurde ein gemischtes lineares Modell mit dem skalierten periodischen jährlichen Volumenzuwachs als abhängige Variable verwendet und ein Zufallsfaktor (Versuchsfläche) als Gruppierungsfaktor einbezogen.

Die Modellauswahl aus den umfangreichen Modellen erfolgte mit einer Hauptkomponentenanalyse und zusätzlicher Hilfe der automatisierten Modellauswahl (dregde) aus dem R-Paket MuMIn (BARTON 2018). Erklärende Variablen, welche als Faktoren in das Modell eingeflossen sind wurden mit Hilfe des R-Paket multcomp (HOTHORN et al. 2016) auf Signifikanz getestet.

3 Ergebnisse

3.1 Langfristiger Trend der Produktivität von Bergmischwäldern

Die Produktivität der untersuchten Bestände hat sich in den letzten 30 Jahren nicht signifikant verändert (Abbildung 3, Tabelle 2). Der durchschnittliche jährliche Zuwachs von Bergmischwäldern in Europa beträgt $9,3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Die wichtigsten Einflussfaktoren auf die Produktivität der Versuchsflächen sind die Interaktion von Breiten- und Längengrad, das dominante Ausgangsgestein, das Volumen des verbleibenden Bestandes, die Periodenlänge sowie der Tannenanteil im Bestand. Das Kalenderjahr hat keinen signifikanten Einfluss auf den periodischen Volumenzuwachs (Tabelle 2).

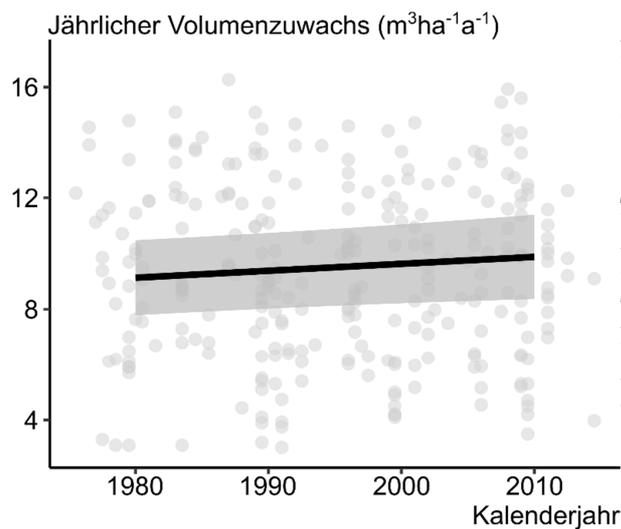


Abbildung 3: Periodischer jährlicher Volumenzuwachs der untersuchten langfristigen Versuchsflächen aus Fichte, Tanne und Buche über dem Kalenderjahr. Der jährliche Volumenzuwachs wurde mit einem gemischten linearen Modell mit einer Gaußschen-Verteilung und einem Zufallsfaktor als Gruppierungsvariable geschätzt. Prognosevariablen waren das Volumen des verbleibenden Bestands, die Interaktion zwischen Breiten- und Längengrad, das dominante Ausgangsgestein, die Periodenlänge sowie die Artanteile der drei beteiligten Baumarten Fichte, Tanne und Buche. Für die Vorhersagen wurden die Prognosevariablen konstant auf dem Mittelwert gehalten. Der graue Bereich zeigt den Standardfehler an.

Tabelle 2: Geschätzte Koeffizienten mit Standardabweichung und p-Werten für die vier Endmodelle für Fichte, Tanne, Buche und Fichte-Tanne-Buche in Mischung. Leere Zellen bezeichnen Variablen, die nicht in den Modellen enthalten sind, da sie bei der Modellauswahl ausgeschlossen wurden.

Variable	Fichte		Tanne		Buche		Fichte-Tanne-Buche	
	Koeffizient	p	Koeffizient	p	Koeffizient	p	Koeffizient	p
Längengrad x Breitengrad	0,017 ± 0,004	< 0,001	0,013 ± 0,005	0,022			0,018 ± 0,004	< 0,001
Höhe x Temperatur	0,002 ± 0,001	0,004			-0,001 ± 0,000	0,002		
Niederschlag								
Hangneigung								
Nordexposition	-2,882 ± 0,807	< 0,001						
Ostexposition	-1,457 ± 0,740	0,056	0,918 ± 0,522	0,085	0,607 ± 0,378	0,111		
Ausgangsgestein		< 0,001		< 0,001		< 0,001		< 0,001
Wasserspeicherkapazität					2,095 ± 1,317	0,114		
Volumen	0,010 ± 0,001	< 0,001	0,005 ± 0,001	< 0,001	0,007 ± 0,001	< 0,001	0,006 ± 0,001	< 0,001
Periodenlänge	-0,259 ± 0,087	0,003	-0,144 ± 0,067	0,034			-0,141 ± 0,046	0,003
Kalenderjahr	-0,194 ± 0,032	< 0,001	0,154 ± 0,025	< 0,001				
Anteil Fichte							0,123 ± 0,450	0,785
Anteil Tanne							-1,025 ± 0,490	0,041
Anteil Buche							-0,547 ± 0,416	0,194
R ²	0,58		0,47		0,46		0,54	

3.2 Langfristiger Trend der artspezifischen Produktivität

Die wichtigsten Einflussfaktoren für die Volumenzuwächse der Buche in Berg-Mischwäldern sind die Wechselwirkung zwischen Höhe und Temperatur, die Exposition Richtung Osten, das Ausgangsgestein, die verfügbare Wasserspeicherkapazität und das Volumen des verbleibenden Bestandes. Bei der Buche zeigt das Modell für die letzten 30 Jahre keinen signifikanten Einfluss des Kalenderjahres auf die Produktivität (Abbildung 4; Tabelle 2).

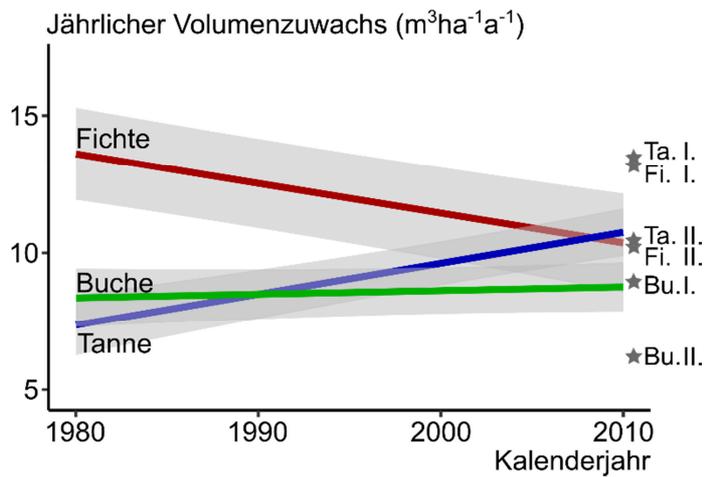


Abbildung 4: Periodischer jährlicher Volumenzuwachs der an den untersuchten langfristigen Versuchsflächen beteiligten Baumarten Fichte (rot), Tanne (blau) und Buche (grün) über dem Kalenderjahr. Der periodische jährliche Volumenzuwachs der drei Baumarten wurde anhand der SDI Artanteile skaliert und wurde mit einem gemischten linearen Modell mit einer Gausschen Verteilung und einem Zufallsfaktor als Gruppierungsvariable geschätzt. Als Prognosevariablen wurden diejenigen Variablen gewählt, welche baumartenabhängig signifikant waren (vgl. Tabelle 2). Für die Vorhersagen wurden die Prognosevariablen konstant auf dem Mittelwert gehalten. Der graue Bereich zeigt den Standardfehler an. Sterne zeigen den durchschnittlichen Gesamtwuchs der ersten (I.) und zweiten (II.) Ertragsklasse der drei Baumarten Fichte (Fi.), Tanne (Ta.) und Buche (Bu.) im Alter 100 nach den Ertragstafeln von von Gutenberg (1915), Hauser (1956) und Wiedemann (1949).

Für die Tanne fanden wir die Wechselwirkung zwischen Längen- und Breitengrad, die Ostexposition, das Ausgangsgestein, das Volumen des verbleibenden Bestands und die Periodenlänge als Determinanten. Das Kalenderjahr hat einen signifikanten positiven Einfluss auf die Produktivität der Bestände (Abbildung 4, Tabelle 2).

Bei Fichte sind die Wechselwirkung zwischen Längen- und Breitengrad, das Zusammenspiel von Höhe und Temperatur, die Nord- und Ostexposition, das dominante Ausgangsgestein, das Volumen des verbleibenden Bestands und die Periodenlänge die wichtigsten Einflussfaktoren auf die Produktivität der Bestände. Die Produktivität der Fichte ist im Laufe der letzten Jahrzehnte signifikant rückläufig (Abbildung 4, Tabelle 2). So lag die Produktivität der Fichte am Anfang der Untersuchungsperiode noch bei ca. $14 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ und liegt heute bei etwas unter $11 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$. Der mittlere periodische Volumenzuwachs der Fichte über den gesamten Untersuchungszeitraum in den Bergmischwäldern beträgt $11 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$. Mit knapp $7 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ ist der periodische Volumenzuwachs der Tanne der niedrigste unter den untersuchten Baumarten zu Beginn des Untersuchungszeitraums 1980. Das Wachstum der Tanne steigt jedoch signifikant auf über $11 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$ und ist damit heute die produktivste Baumart in den Bergmischwäldern Europas. Im Mittel über den gesamten Untersuchungszeitraum liegt der Volumenzuwachs der Tanne bei $9.7 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$. Die Buche wächst über den gesamten Untersuchungszeitraum mit ca. $8.2 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{a}^{-1}$.

3.4 Veränderungen der Artenanteile

Der Anteil der Buche am Gesamtbestand hat in den letzten Jahrzehnten stetig zugenommen (Abbildung 5). Angefangen bei rund 30 Prozent hat sich der Anteil der Buche in den letzten dreißig Jahren auf rund 40 Prozent des Gesamtbestandes erhöht. Der Fichtenanteil liegt bis zur Jahrtausendwende stabil bei rund 40 Prozent. In den folgenden Jahren reduziert sich der Anteil jedoch auf rund 35 Prozent. Die Tanne zeigt bis zur Jahrtausendwende sinkende Anteile von rund 35 Prozent auf 30 Prozent. Seither bleibt der Anteil der Tanne jedoch stabil bei rund 30 Prozent.

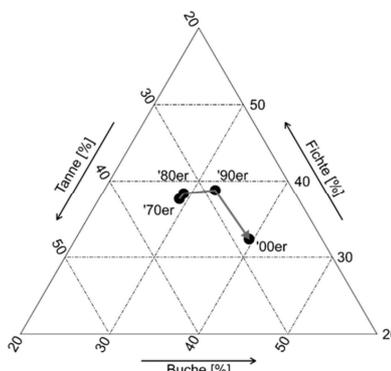


Abbildung 5: Mittlere Anteile der drei Baumarten Fichte, Tanne und Buche an den untersuchten langfristigen Bergmischwald Versuchsflächen in den 70er, 80er, 90er und 00er Jahren. Die jeweiligen Baumartenanteile wurden anhand der transformierten SDI Werte nach (PRETZSCH und BIBER 2016) berechnet.

4 Diskussion

Erstmals konnte im Rahmen einer Studie die Produktivität von europäischen Bergmischwäldern belastbar quantifiziert werden. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen ein konstantes Volumenwachstum in den letzten Jahrzehnten (F1). Auf der Ebene der artspezifischen Produktivitätsanalyse sehen die Ergebnisse anders aus. Der Rückgang des Volumenwachstums der Fichte wird durch steigende Volumenzuwächse der Tanne weitestgehend kompensiert (F2). Der Anteil der am Waldsystem beteiligten Baumarten hat sich in den letzten Jahrzehnten zugunsten der Buche verschoben. Nach Rückgängen in den 1980er und 1990er Jahren haben sich die Anteile der Tanne seit den 2000er Jahren (F3) wieder stabilisiert.

4.1 Buche

Entgegen den eingangs konstatierten Erwartungen hat sich die Produktivität der Buche in den letzten Jahrzehnten nach unseren Ergebnissen nicht signifikant verändert. Auf Grund der im letzten Jahrhundert beobachteten sommerlichen Erwärmung (BÜNTGEN et al. 2011; LUTERBACHER et al. 2004) und der vorhergesagten Erwärmung in ganz Europa (IPCC), aber gleichzeitig hohen Niederschlagsmengen in höheren Lagen (vgl. Abbildung 2), hatten wir eine Produktivitätszunahme der Buche erwartet (vgl. AERTSEN et al. 2014; TEGEL et al. 2014).

Unsere Studie bestätigt, dass die Produktivität der Buche in Bergmischwäldern im Zeitraum von 1980 bis 2010 in ganz Europa stabil geblieben ist oder eine leichte, wenn auch nicht signifikante, Zunahme hat. Das steht im Einklang mit veröffentlichten Messungen (BOSELA et al. 2016b; HLÁSNY et al. 2011; PRETZSCH et al. 2014) und Modellsimulationen (HLÁSNY et al. 2011). Unsere Ergebnisse stehen jedoch im Widerspruch zu den Ergebnissen von DITTMAR et al. (2003), die in einer europaweiten Studie einen Rückgang im radialen Zuwachs der Buche in den Höhenlagen Mitteleuropas dokumentierten und BOSELA et al. (2018) welche entsprechend einem signifikanten Erwärmungstrend von 1990-2010 einen durchschnittlichen Rückgang des Buchenwachstums in Kontinentaleuropa in den letzten drei Jahrzehnten festgestellt haben. Wir vermuten, dass mögliche Wachstumsrückgänge auf Einzelbaumebene durch höhere Buchenanteile auf Bestandesebene zum Teil kompensiert werden (vgl. Abbildung 5).

Nichts desto trotz steht die Buche vor herausfordernden Umweltveränderungen, insbesondere in Berglagen. Neue Umweltveränderungen in den Alpenregionen sind vor allem durch Säure- und Stickstoffablagerungen, Bleiakkumulation sowie O₃-Belastung gekennzeichnet (BRANG 1998; FLÜCKIGER & BRAUN 1999; SMIDT & HERMAN 2004). MUZIKA et al. (2004) fanden signifikante Zusammenhänge zwischen Luftschadstoffen und dem Wachstum der Buchen. Hinzu kommen naturnahe Einflüsse durch den Klimawandel wie Spätfrostereignisse und Trockenstress (BONTEMPS et al. 2009; DITTMAR et al. 2003; HLÁSNY et al. 2011; JUMP et al. 2006) sowie biotische Krankheiten, z.B. durch Pilzbefall (CHERUBINI et al. 2002). DITTMAR & ELLING (2007) haben anhand von langfristigen Kronenzustandserhebungen von Buchen in Bergmischwäldern der bayerischen Alpen eine steigende Kronentransparenz und reduzierte Vitalität in den letzten Jahren festgestellt.

4.2 Tanne

Die Tanne erlebte in den Jahren 1970-1990 in Europa einen starken Wachstumsschwund, der durch Schwefeldioxidemissionen (BÜNTGEN et al. 2014; DIACI et al. 2011; UHL et al. 2013) oder niedrige Sommertemperaturen in den 60er und 70er Jahren (BOSELA et al. 2018; BOSELA et al. 2016a) verursacht wurde. Unsere Studie liefert Belege für dieses Ereignis. So ist die Tanne bezüglich der Produktivität zu Beginn des Untersuchungszeitraums (Abbildung 4) die schwächste Baumart. Der Immissionsschutz seit den 1980er Jahren hat zusammen mit einem wärmeren, aber nicht trockeneren Klima (vgl. Abbildung 2) in den vorliegenden Ergebnissen eine signifikante Produktivitätszunahme der Tanne ermöglicht (Abbildung 4). Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Untersuchungen von BOSELA et al. (2018) und BÜNTGEN

et al. (2014) welche ebenfalls einen beispiellosen Produktivitätsschub auf mitteleuropäische Tannenbestände nachweisen konnten. Jedoch konnten BÜNTGEN et al. (2014) in einer kürzlich durchgeführten europaweiten Studie über das Wachstum der Tanne im gesamten Holozän zeigen, dass die Tanne bis zur Jahrtausendwende zunehmende radiale Zuwächse in den italienischen Alpen und im Apennin aufweist, aber nach diesem Jahr keine Wachstumstendenzen mehr festgestellt werden konnten. BOSELA et al. (2018) zeigten, dass die Tannenpopulationen in den südlichen Teilen der Alpen in jüngster Zeit möglicherweise einen durch Dürrestress bedingten Wachstumsrückgang erfahren haben. Die Vermutung liegt also nahe, dass südliche Lebensräume in der Nähe der mediterranen Verbreitungsgrenze der Tanne bereits eine durch Dürre bedingte Wachstumsdepression aufweisen, die in einer trockeneren Zukunft noch kritischer werden wird. Es gibt aber Hinweise darauf, dass die Wachstumsempfindlichkeit der Tanne gegenüber Trockenstress durch Mischung mit der Buche (LEBOURGEOIS et al. 2013; METZ et al. 2016; VITALI et al. 2017) oder durch eine erhöhte genetische Diversität (GAZOL und CAMARERO 2016) abnimmt.

Auch wenn sich die Tanne von den Immissionen erholt hat und von den wärmeren Temperaturen durch den Klimawandel scheinbar profitiert, gibt es doch beträchtliche Probleme bezüglich ihrer Verjüngungssituation (AMMER 1996; DIDION et al. 2011; HEUZE et al. 2005; KUPFERSCHMID & BUGMANN 2005; MOTTA 1996; RAMIREZ et al. 2018). Obwohl die Tanne aufgrund ihrer hohen Schattentoleranz unter dem Schirm eines Altbestandes gegenüber anderen Baumarten überlegen wäre, kommt es durch den selektiven Verbiss des (Reh-)wildes häufig zu einer direkten Schädigung der von den Tieren bevorzugten Baumart Tanne (AMMER 1996; HEUZE et al. 2005; PELLERIN et al. 2010). Auch die Zunahme von Störungen (BEBI et al. 2017; ČADA et al. 2016; JANDA et al. 2017; SEIDL et al. 2014) haben Auswirkungen auf die Verjüngung der Tanne in Bergmischwaldlagen. So zeigt sich die Tanne nach großflächigen Störungen gegenüber der Fichte regelmäßig als unterlegen. Dennoch bleibt die Tanne unter den prognostizierten Klimaänderungen auf vielen Standorten eine interessante und ökologisch vorteilhafte Baumart in Bergmischwäldern. Dies gilt insbesondere für submontane bis montane Regionen mit ausreichendem Niederschlag während der Vegetationszeit.

4.3 Fichte

Wie die Untersuchungen der vorliegenden Studie und vorangegangene Arbeiten (SCHÖPFER et al. 1997; UHL et al. 2013) gezeigt haben, hat sich die Wuchsrelation von Fichte und Tanne in Bergmischwäldern in den vergangenen Jahrzehnten deutlich verändert (Abbildung 4). Während die Tanne vor allem in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts unter massiven Zuwachseinbußen zu leiden hatte, scheint sie derzeit der Fichte hinsichtlich des Zuwachses ebenbürtig oder sogar überlegen zu sein (Abbildung 4). Diese Ergebnisse verdeutlichen die Bedeutung externer Faktoren auf die Konkurrenzbeziehungen zwischen Arten und damit einher auf deren Dynamik. In Bezug auf die Resistenz gegenüber Immissionen wird die Fichte zumeist als besonders resistent, die Buche als weniger resistent und die Tanne als besonders empfindlich eingestuft (ROHMEDER & VON SCHÖNBORN 1965). Das erklärt die überlegende Produktivität der Fichte im Vergleich zur Tanne in den 80er Jahren. Inzwischen haben allerdings die Reduktion der Emissionsbelastung und die Erholung der Tanne eine direkte Förderung der Fitness der Tanne und damit auch eine indirekte Förderung in der Konkurrenzbeziehung zu Fichte und Buche bewirkt (BOSELA et al. 2018; BÜNTGEN et al. 2014; ELLING et al. 2009; UHL et al. 2013). Während der hohe Volumenzuwachs der Fichte (Abbildung 4) in den 80er Jahren vermutlich von der Zuwachsdepression der Tanne begünstigt wurde (indem in gemischten Beständen mehr Ressourcen der Fichte zuflossen, die zuvor der Tanne zur Verfügung standen), wirkt die Erholung der Tanne mit hoher Wahrscheinlichkeit auf das Wuchsverhalten der Fichte zurück. Die Fichte wird – ohne Zutun des Menschen – durch das Wiedererstarken der Tanne zurück in ihre Realnische gedrängt, die sie vor Beginn der Emissionsbelastung und Schwächung

der Tanne innehatte (UHL et al. 2013). Weitere Erklärungen für die signifikante Abnahme der Produktivität der Fichten auf Bestandsebene (Abbildung 4, Tabelle 2) ist die Anfälligkeit der Fichte gegenüber den zunehmenden Sommerdürreperioden (LÉVESQUE et al. 2013; ZANG et al. 2014) sowie die verheerenden Auswirkungen von schweren Stürmen und nachfolgenden Borkenkäferkalamitäten (HLÁSNY & TURČÁNI 2013; JÖNSSON et al. 2009).

4.4 Produktivität von Bergmischwäldern/Mischung

Eine Reihe von neueren Studien zeigt, dass sich die Artenvielfalt positiv auf den Volumenzuwachs auswirkt (TOÏGO et al. 2015; ZHANG et al. 2012). Eine höhere Artenvielfalt soll auch die negativen Auswirkungen extremer Klimaereignisse durch eine höhere Wachstumsresistenz und Resilienz mildern (GAZOL & CAMARERO 2016; JUCKER et al. 2014; METZ et al. 2016). Obwohl unsere Studie den Nutzen des Anbaus von Mischbeständen aus Fichte, Tanne und Buche in montanen Stufen nicht direkt abschätzen kann, gibt es dennoch Anzeichen dafür, dass die drei Baumarten in Mischung keine geringeren Zuwächse aufweisen als monospezifische Reinbestände. So zeigen Vergleiche der Werte aus unserer Studie mit den durchschnittlichen Gesamtzuwächsen der drei Baumarten im Alter 100 aus den Ertragstafeln für Reinbestände von von GUTTENBERG (1915), HAUSSER (1956) und WIEDEMANN. (1949), dass sich alle drei Baumarten mit Ausnahme der Tanne aufgrund ihrer Wachstumsdepressionen am Ende des 20ten Jahrhunderts im Mittel zwischen der ersten und zweiten Ertragsklasse befinden. Andere Autoren zeigen deutliche Mehrzuwächse dieser Mischung im Vergleich zu Monokulturen. PRETZSCH & FORRESTER (2017) zeigen zum Beispiel eine um durchschnittlich 20% gesteigerte Produktivität von Bergmischwäldern gegenüber benachbarten Reinbeständen. MINA et al. (2018) stellten fest, dass die Buche in temperierten europäischen Bergmischwäldern im Allgemeinen von der Beimischung von Fichte und Tanne profitiert. Weitere Untersuchungen zur Mischung von mindestens zwei der drei Arten zeigen abhängig von der Standortgüte deutliche Mehrzuwächse von Mischbeständen aus Fichte und Tanne (FORRESTER et al. 2013; FORRESTER & ALBRECHT 2014) bzw. Buche und Fichte (PRETZSCH et al. 2010) gegenüber monospezifischen Reinbeständen.

Dennoch zeigen unsere Ergebnisse deutlich, dass das Wachstum in einer Mischung die drei Arten nicht vor den Auswirkungen langfristiger Veränderungen der Umweltbedingungen abschirmt. Beispielsweise zeigen wir, dass der Volumenzuwachs der Fichte in den letzten drei Jahrzehnten unter einer Reihe von Bedingungen in Europa zurückgegangen ist, unabhängig von der Artenzusammensetzung und der Waldstruktur (Abbildung 4). Das Gleiche gilt für die ungewöhnlichen Wachstumsmuster der Tanne, bei denen langfristige Veränderungen der Umweltbedingungen Vorrang vor der lokalen Ökologie zu haben scheinen (BOSELA et al. 2018). Auf Bestandsebene scheinen die Bergmischwälder Europas jedoch stabil zu sein (Abbildung 3; Tabelle 2) und es ist möglich eine Risikostreuung durch Mischung der drei Baumarten zu erreichen. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den Ergebnissen von HARTL-MEIER et al. (2014) und HARTL-MEIER et al. (2014b), welche in Ihrer Untersuchung zu Bergmischwäldern in den nördlichen Kalkalpen und den Berchtesgadener Alpen zu dem Fazit kommen, dass sich Bergmischwälder gut an durch den Klimawandel hervorgerufene Temperaturerhöhungen anpassen können und es möglicherweise zu keiner Veränderung der Baumarten-zusammensetzung kommt.

4.5 Beitrag der Bergmischwälder zu Ökosystemdienstleistungen

Zum ersten Mal zeigen wir mit unserem Beitrag, wie produktiv Bergmischwälder in Europa sind und dass sie unter den Bedingungen des Klimawandels nicht an Produktivität verlieren. Vor diesem Hintergrund scheinen die europäischen Bergmischwälder bisher stabil zu sein. Unter Bezugnahme auf die sechs übergeordneten Kriterien für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung von FOREST EUROPE können wir feststellen, dass Bergmischwälder in Europa einen wesentlichen Beitrag zur Erhaltung der Waldres-

sourcen und zur Sicherung ihres Beitrags zum globalen Kohlenstoffkreislauf (C-Sequestrierung) leisten. Zumal große Teile der Europäischen Wälder in Berggebieten liegen (CIPRA 2007). Über diese Tatsache hinaus können Bergmischwälder auch einen wesentlichen Beitrag zur Aufrechterhaltung der Produktionsfunktion der europäischen Wälder leisten. In der Vergangenheit wurden Teile unserer untersuchten Bestände, wenn auch nur geringfügig, durchforstet und konnten trotz Management ihre Produktivität halten (Produktionsfunktion). Neue, innovative Managementkonzepte wie zum Beispiel die neue Pfliegerichtlinie zur Bewirtschaftung von Bergwäldern der Bayerischen Staatsforsten AÖR (BAYERISCHE STAATSFORSTEN AÖR 2018) sind zeitgemäße Beispiele für eine nachhaltige Bewirtschaftung der europäischen Bergwälder. Die von FOREST EUROPE entwickelten Kriterien für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung beinhalten aber auch noch weitere wichtige Kriterien. Aber auch diese können weitgehend von den Bergmischwäldern Europas abgedeckt werden. Zahlreiche Autoren haben bereits gezeigt, dass Bergmischwälder zahlreiche seltene Arten beherbergen (Biodiversität; HILMERS et al. 2018; MONING & MÜLLER 2008). Darüber hinaus leisten Berg-Mischwälder einen überdurchschnittlichen Beitrag zum Schutz vor Steinschlag, Erdbeben und Lawinen (Schutzfunktion; BEBI et al. 2009; DORREN und SCHWARZ 2016; MAO et al. 2012; MOOS et al. 2017; STOFFEL et al. 2006). Auch aus sozioökonomischer Sicht kommt den Berglandschaften eine große Bedeutung zu (BENISTON 2003). Die Umweltbelastungen durch zunehmenden Tourismus beanspruchen die Ressourcen in den Bergen jedoch immer stärker (GODDE 2000).

5 Schlussfolgerung

Nach unseren Ergebnissen sind die Bergmischwaldsysteme in Europa in Bezug auf den Klimawandel im Volumenzuwachs bisher stabil. Die Reduktion von Volumenzuwächsen einer Art werden von Mehrzuwächsen einer anderen Art kompensiert. Obwohl sie unter den gleichen Bedingungen wachsen, zeigten die Fichte und die Tanne in den letzten dreißig Jahren ein bemerkenswert unterschiedliches Wachstumsmuster. Während die Tanne positiv auf die jüngste Erwärmung reagierte, ist das Wachstum der Fichte signifikant zurückgegangen, was darauf hindeutet, dass die Tanne weniger anfällig für wärmere Bedingungen bei gleichbleibenden Niederschlägen ist als die Fichte. Die Nutzung von Mischwäldern als Anpassungsstrategie an den Klimawandel wird in gewissem Maße befürwortet. Wir zeigen, dass eine höhere Artenvielfalt dazu beitragen kann, die Auswirkungen klimatischer und anthropogener Veränderungen bis zu einem gewissen Grad zu kompensieren. Die Produktivität der an diesem Waldsystem beteiligten Baumarten unterliegt ständigen Schwankungen. Um ein stabiles System zu erhalten, welches auf zukünftige Veränderungen, sei es durch den Klimawandel oder durch anthropogene Einflüsse, vorbereitet ist, ist eine ausgewogene Mischung der drei Baumarten empfehlenswert. Die Produktivität der Bergmischwälder Europas ist potenziell hoch, dennoch gefährden u.a. die Faktoren Klimawandel, Wildverbiss, Ozonbelastung und Pathogene die zukünftige Entwicklung und damit die Stabilität dieser Bestände. Mit Hilfe der vorliegenden Ergebnisse ist es möglich ein nachhaltiges und flexibles Waldbewirtschaftungssystem zum Schutz und zur Verbesserung des Potenzials der Wälder zu entwickeln und damit die kontinuierliche Bereitstellung von Ökosystemgütern aus Bergmischwäldern sicherzustellen und gleichzeitig die Auswirkungen klimabedingter Veränderungen auf die Bergmischwälder und das wirtschaftliche Wohlergehen der Menschen zu minimieren.

6 Danksagung

Die Autoren danken der Europäischen Union für die Förderung der Projekte "Climate-smart forestry in mountain regions. CLIMO" COST CA 15226 und "Mixed species forest management. Lowering risk, increasing resilience (REFORM)" (# 2816ERA02S). Den Bayerischen Staatsforsten (BaySF) für die Bereitstellung der Versuchsflächen und dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die dauerhafte Unterstützung des Projekts W07 "Langzeitversuchsflächen für Waldwachstum und Ertragsforschung" (#7831-26625-2017).

7 Literatur:

- AERTSEN, W., E. JANSSEN, V. KINT, J.-D. BONTEMPS, J. VAN ORSHOVEN & B. MUYS (2014): Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management* 312: 252–259.
- AMMER, C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 88 (1): 43–53.
- ASHMORE, M., N. BELL & J. RUTTER (1985): The role of ozone in forest damage in West Germany. *Ambio* 14 (2): 81–87.
- ASSMANN, E. (1961): *Waldertragskunde*. BLV Verlag Ges., München.
- BAFU (2015): *Wald und Holz – das Wichtigste in Kürze - 3. Waldflächenzunahme, Waldgesundheit, Vorratsentwicklung, Holznutzungspotenzial (Zustand)*.
<https://www.bafu.admin.ch/bafu/de/home/themen/wald/inkuerze.html#1047144245>.
- BARTON, K. (2018): *MuMIn: Multi-Model Inference*
- BATES, D., M. MÄCHLER, B. BOLKER & S. WALKER (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1): 1–48.
- BAYERISCHE STAATSFORSTEN AÖR (2018): *Waldbauhandbuch Bayerische Staatsforsten. Richtlinie für die Waldbewirtschaftung im Hochgebirge*. Regensburg, 141 S.
- BEBI, P., D. KULAKOWSKI & C. RIXEN (2009): Snow avalanche disturbances in forest ecosystems—State of research and implications for management. *Forest Ecology and Management* 257 (9): 1883–1892.
- BEBI, P., R. SEIDL, R. MOTTA, M. FUHR, D. FIRM, F. KRUMM, M. CONEDERA, C. GINZLER, T. WOHLGEMUTH & D. KULAKOWSKI (2017): Changes of forest cover and disturbance regimes in the mountain forests of the Alps. *Forest Ecology and Management* 388: 43–56.
- BENISTON, M. (2003): Climatic Change in Mountain Regions: A Review of Possible Impacts. In: DIAZ, H. F. (eds.) *Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present & Future*, *Advances in Global Change Research*. Dordrecht: 5–31
- BONTEMPS, J.-D., J.-C. HERVÉ & J.-F. DHÔTE (2009): Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. *Forest Science* 55 (6): 549–564.
- BOSELA, M., M. LUKAC, D. CASTAGNERI, R. SEDMÁK, P. BIBER, M. CARRER, B. KONÖPKA, P. NOLA, T. A. NAGEL, I. POPA, C. C. ROIBU, M. SVOBODA, V. TROTSIUK & U. BÜNTGEN (2018): Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of The Total Environment* 615: 1460–1469.
- BOSELA, M., I. POPA, D. GÖMÖRY, R. LONGAUER, B. TOBIN, J. KYNCL, T. KYNCL, C. NECHITA, R. PETRÁŠ, C. G. SIDOR, V. ŠEBEŇ & U. BÜNTGEN (2016a): Effects of post-glacial phylogeny and genetic diversity on the growth variability and climate sensitivity of European silver fir. *Journal of Ecology* 104 (3): 716–724.
- BOSELA, M., I. ŠTEFANČÍK, R. PETRÁŠ & S. VACEK (2016b): The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology* 222: 21–31.
- BOSELA, M., B. TOBIN, V. ŠEBEŇ, R. PETRÁŠ & G. R. LAROCQUE (2015): Different mixtures of Norway spruce, silver fir, and European beech modify competitive interactions in central European mature mixed forests. *Canadian Journal of Forest Research* 45 (11): 1577–1586.
- BRANG, P. (1998): *Sanasilva-Bericht 1997: Zustand und Gefährdung des Schweizer Waldes-eine Zwischenbilanz nach 15 Jahren Waldschadenforschung*. *Berichte der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*.
- BRUS, D. J., G. M. HENGEVELD, D. J. J. WALVOORT, P. W. GOEDHART, A. H. HEIDEMA, G. J. NABUURS & K. GUNIA (2012): Statistical mapping of tree species over Europe. *European Journal of Forest Research* 131 (1): 145–157.
- BÜNTGEN, U., W. TEGEL, J. O. KAPLAN, M. SCHAUB, F. HAGEDORN, M. BÜRGI, R. BRÁZDIL, G. HELLE, M. CARRER, K.-U. HEUSSNER, J. HOFMANN, R. KONTIC, T. KYNCL, J. KYNCL, J. J. CAMARERO, W. TINNER, J. ESPER & A. LIEB-

- HOLD (2014): Placing unprecedented recent fir growth in a European-wide and Holocene-long context. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (2): 100–106.
- BÜNTGEN, U., W. TEGEL, K. NICOLUSSI, M. MCCORMICK, D. FRANK, V. TROUET, J. O. KAPLAN, F. HERZIG, K.-U. HEUSSNER, H. WANNER, J. LUTERBACHER & J. ESPER (2011): 2500 Years of European Climate Variability and Human Susceptibility. *Science* 331 (6017): 578–582.
- ČADA, V., R. C. MORRISSEY, Z. MICHALOVÁ, R. BAČE, P. JANDA & M. SVOBODA (2016): Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management* 363: 169–178.
- CHERUBINI, P., G. FONTANA, D. RIGLING, M. DOBBERTIN, P. BRANG & J. L. INNES (2002): Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology* 90 (5): 839–850.
- CIPRA (2007): Appell für eine zukunftsfähige Entwicklung der Bergwälder. Commission Internationale pour la Protection des Alpes, <http://www.cipra.org>.
- CUDLIN, P., M. KLOPCIC, R. TOGNETTI, F. MALI, C. L. ALADOS, P. BEBI, K. GRUNEWALD, M. ZHIYANSKI, V. ANDONOWSKI, N. L. PORTA, S. BRATANOVA-DONCHEVA, E. KACHAUNOVA, M. EDWARDS-JONASOVA, J. M. NINOT, A. RIGLING, A. HOFGAARD, T. HLASNY, P. SKALAK & F. E. WIELGOLASKI (2017): Drivers of treeline shift in different European mountains. *Climate Research* 73 (1–2): 135–150.
- DELL'ERA, R., E. BRAMBILLA & A. BALLARIN-DENTI (1998): Ozone and air particulate measurements in mountain forest sites. *Chemosphere* 36 (4): 1083–1088.
- DIACI, J., D. ROZENBERGAR, I. ANIC, S. MIKAC, M. SANIGA, S. KUCBEL, C. VISNJIC & D. BALLIAN (2011): Structural dynamics and synchronous silver fir decline in mixed old-growth mountain forests in Eastern and Southeastern Europe. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 84 (5): 479–491.
- DIDION, M., A. D. KUPFERSCHMID, A. WOLF & H. BUGMANN (2011): Ungulate herbivory modifies the effects of climate change on mountain forests. *Climatic Change* 109 (3): 647–669.
- DITTMAR, C. & W. ELLING (2007): Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria). *Dendrochronologia* 25 (1): 37–56.
- DITTMAR, C., W. ZECH & W. ELLING (2003): Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management* 173 (1): 63–78.
- DORREN, L. & M. SCHWARZ (2016): Quantifying the Stabilizing Effect of Forests on Shallow Landslide-Prone Slopes. In: RENAUD, F. G., K. SUDMEIER-RIEUX, M. ESTRELLA und U. NEHREN (eds.): *Ecosystem-Based Disaster Risk Reduction and Adaptation in Practice, Advances in Natural and Technological Hazards Research*. Cham: 255–270.
- ELLENBERG, H. (1988): *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge, UK.
- ELLING, W., C. DITTMAR, K. PFAFFELMOSER & T. RÖTZER (2009): Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management* 257 (4): 1175–1187.
- EUFORGEN (2017): Species - EUFORGEN European forest genetic resources programme. Internet: <http://www.euforgen.org/species/> (28.09.2017).
- FLÜCKIGER, W. und S. BRAUN (1999): *Wie geht es unserem Wald? Untersuchungen in Walddauerbeobachtungsflächen von 1984 bis 1998*. IAP Schönenbuch, 46 pp.
- FORRESTER, D. I. & A. T. ALBRECHT (2014): Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management* 328: 94–102.
- FORRESTER, D. I., U. KOHNLE, A. T. ALBRECHT & J. BAUHUS (2013): Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management* 304: 233–242.
- GAZOL, A. & J. J. CAMARERO (2016): Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *Journal of Ecology* 104 (4): 1063–1075.

- GODDE, P. M., M. F. PRICE und F. M. ZIMMERMANN (2000): Tourism and Development in Mountain Regions: Moving Forward into the New Millennium. In: GODDE, P. M., M. F. PRICE und F. M. ZIMMERMANN (eds.) Tourism and development in mountain regions. CABI Publishing, Wallingford.
- GRACE, J., J. I. L. MORISON & M. P. PERKS (2014): Forests, Forestry and Climate Change. In: Fenning T.M. (eds) Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st Century, Springer, Dordrecht.
- GROSSIORD, C., A. GRANIER, S. RATCLIFFE, O. BOURIAUD, H. BRUELHEIDE, E. CHEČKO, D. I. FORRESTER, S. M. DAWUD, L. FINÉR, M. POLLASTRINI, M. SCHERER-LORENZEN, F. VALLADARES, D. BONAL & A. GESSLER (2014): Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. Proceedings of the National Academy of Sciences 111 (41): 14812–14815.
- VON GUTTENBERG, A. (1915): Wachstum und Ertrag der Fichte im Hochgebirge. Wien. Leipzig: Verlag Franz Deuticke
- HARRIS, I., P. D. JONES, T. J. OSBORN & D. H. LISTER (2014): Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. International Journal of Climatology 34 (3): 623–642.
- HARTL-MEIER, C., C. DITTMAR, C. ZANG & A. ROTHE (2014a): Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. Trees 28 (3): 819–829.
- HARTL-MEIER, C., C. ZANG, C. DITTMAR, J. ESPER, A. GÖTTLEIN & A. ROTHE (2014b): Vulnerability of Norway spruce to climate change in mountain forests of the European Alps. Climate Research 60 (2): 119–132.
- HARVEY, C. A., M. CHACÓN, C. I. DONATTI, E. GAREN, L. HANNAH, A. ANDRADE, L. BEDE, D. BROWN, A. CALLE, J. CHARÁ, C. CLEMENT, E. GRAY, M. H. HOANG, P. MINANG, A. M. RODRÍGUEZ, C. SEEBERG-ELVERFELDT, B. SEMROC, S. SHAMES, S. SMUKLER, E. SOMARRIBA, E. TORQUEBIAU, J. van ETTEN & E. WOLLENBERG (2014): Climate-Smart Landscapes: Opportunities and Challenges for Integrating Adaptation and Mitigation in Tropical Agriculture. Conservation Letters 7 (2): 77–90.
- HAUSSER, K. (1956): Tannen-Ertragstafel. In: Schober R (eds.) Ertragstafeln wichtiger Baumarten. Frankfurt/Main.
- HEUZE, P., A. SCHNITZLER & F. KLEIN (2005): Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. Annals of Forest Science 62 (2): 175–181.
- HILMERS, T., N. FRIESS, C. BÄSSLER, M. HEURICH, R. BRANDL, H. PRETZSCH, R. SEIDL & J. MÜLLER (2018): Biodiversity along temperate forest succession. Journal of Applied Ecology 55 (6): 2756–2766.
- HLÁSNY, T., Z. BARCZA, M. FABRIKA, B. BALÁZS, G. CHURKINA, J. PAJTÍK, R. SEDMÁK & M. TURČÁNI (2011): Climate change impacts on growth and carbon -balance of forests in Central Europe. Climate Research 47 (3): 219–236.
- HLÁSNY, T. & M. TURČÁNI (2013): Persisting bark beetle outbreak indicates the unsustainability of secondary Norway spruce forests: case study from Central Europe. Annals of Forest Science 70 (5): 481–491.
- HOTHORN, T., F. BRETZ, P. WESTFALL, R. M. HEIBERGER, A. SCHUETZENMEISTER & S. SCHEIBE (2016): multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models.
- JANDA, P., V. TROTSIUK, M. MIKOLÁŠ, R. BAČE, T. A. NAGEL, R. SEIDL, M. SEEDRE, R. C. MORRISSEY, S. KUCBEL, P. JALOVIAK, M. JASÍK, J. VYSOKÝ, P. ŠAMONIL, V. ČADA, H. MRHALOVÁ, J. LÁBUSOVÁ, M. H. NOVÁKOVÁ, M. RYDVAL, L. MATĚJŮ & M. SVOBODA (2017): The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. Forest Ecology and Management 388: 67–78.
- JOHANN, K. (1993): DESER-Norm 1993. Normen der Sektion Ertragskunde im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten zur Aufbereitung von waldwachstumskundlichen Dauerversuchen. Proc Dt Verb Forstl Forschungsanst, Sek Ertragskd, in Unterreichenbach-Kapfenhardt: 96–104.
- JÖNSSON, A. M., G. APPELBERG, S. HARDING & L. BÄRRING (2009): Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. Global Change Biology 15 (2): 486–499.

- JUCKER, T., O. BOURIAUD, D. AVACARITEI & D. A. COOMES (2014): Stabilizing effects of diversity on above-ground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters* 17 (12): 1560–1569.
- JUMP, A. S., J. M. HUNT & J. PEÑUELAS (2006): Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12 (11): 2163–2174.
- KUPFERSCHMID, A. D. & H. BUGMANN (2005): Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* 205 (1): 251–265.
- LEBOURGEOIS, F., N. GOMEZ, P. PINTO & P. MÉRIAN (2013): Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* 303: 61–71.
- LÉVESQUE, M., M. SAURER, R. SIEGWOLF, B. EILMANN, P. BRANG, H. BUGMANN & A. RIGLING (2013): Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology* 19 (10): 3184–3199.
- LUTERBACHER, J., D. DIETRICH, E. XOPLAKI, M. GROSJEAN & H. WANNER (2004): European Seasonal and Annual Temperature Variability, Trends, and Extremes Since 1500. *Science* 303 (5663): 1499–1503.
- MAGIN, R. & H. MAYER (1959): Struktur und Leistung mehrschichtiger Mischwälder in den bayerischen Alpen. *Mitteilungen a.d. Staatsforstverwaltung Bayerns*, 30.
- MAO, Z., L. SAINT-ANDRÉ, M. GENET, F.-X. MINE, C. JOURDAN, H. REY, B. COURBAUD & A. STOKES (2012): Engineering ecological protection against landslides in diverse mountain forests: Choosing cohesion models. *Ecological Engineering* 45: 55–69.
- MATYSSEK, R., W. M. HAVRANEK, G. WIESER und J. L. INNES (1997): Ozone and the Forests in Austria and Switzerland. In: SANDERMANN, H., A. R. WELLBURN & R. L. HEATH (eds.) *Forest Decline and Ozone: A Comparison of Controlled Chamber and Field Experiments*, Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: 95–134.
- McEVOY, D., H. FÜNFELD & K. BOSOMWORTH (2013): Resilience and Climate Change Adaptation: The Importance of Framing. *Planning Practice & Research* 28 (3): 280–293.
- METZ, J., P. ANNIGHÖFER, P. SCHALL, J. ZIMMERMANN, T. KAHL, E.-D. SCHULZE & C. AMMER (2016): Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology* 22 (2): 903–920.
- MINA, M., M. del RÍO, M. O. HUBER, E. THÜRIG & B. ROHNER (2018): The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *Journal of Vegetation Science* 29 (4): 775–787.
- MONING, C. & J. MÜLLER (2008): Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management* 256 (5): 1198–1208.
- MOOS, C., L. DORREN & M. STOFFEL (2017): Quantifying the effect of forests on frequency and intensity of rockfalls. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 17 (2): 291–304.
- MOSANDL, R. (1984): Löcherhiebe im Bergmischwald. Band Forstliche Forschungsberichte München; Nr. 61.
- MOTTA, R. (1996): Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 88 (1): 93–98.
- MOUNTAIN PARTNERSHIP (2017): Agenda 20130 - Framework for Actions. Rome. Available from: http://www.fao.org/fileadmin/templates/mountain_partnership/doc/MP_Global_Meeting_2017/2030_Agenda_on_mountains_-_Framework_for_Action__29_Nov.pdf.
- MUZIKA, R. M., R. P. GUYETTE, T. ZIELONKA & A. M. LIEBHOLD (2004): The influence of O₃, NO₂ and SO₂ on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. *Environmental Pollution* 130 (1): 65–71.
- PANAGOS, P., M. VAN LIEDEKERKE, A. JONES & L. MONTANARELLA (2012): European Soil Data Centre: Response to European policy support and public data requirements. *Land Use Policy* 29 (2): 329–338.
- PEARSON, R. G. & T. P. DAWSON (2003): Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12 (5): 361–371.

- PELLERIN, M., S. SAÏD, E. RICHARD, J.-L. HAMANN, C. DUBOIS-COLI & P. HUM (2010): Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *Forest Ecology and Management* 260 (4): 429–437.
- PRETZSCH, H. & P. BIBER (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research* 46 (10): 1179–1193.
- PRETZSCH, H., P. BIBER, G. SCHÜTZE, E. UHL & T. RÖTZER (2014): Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications* 5: 4967.
- PRETZSCH, H., P. BIBER, E. UHL & E. DAUBER (2015): Long-term stand dynamics of managed spruce–fir–beech mountain forests in Central Europe: structure, productivity and regeneration success. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 88 (4): 407–428.
- PRETZSCH, H., J. BLOCK, J. DIELER, P. H. DONG, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN & A. ZINGG (2010): Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* 67 (7): 712–712.
- PRETZSCH, H. & D. I. FORRESTER (2017): Stand Dynamics of Mixed-Species Stands Compared with Monocultures. In: Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J (eds) *Mixed-species forests*. Springer, Berlin
- PREUHSLER, T. (1981): Ertragskundliche Merkmale oberbayerischer Bergmischwald-Verjüngungsbestände auf kalkalpinen Standorten im Forstamt Kreuth. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 100 (1): 313–345.
- PRIETZEL, J. & D. CHRISTOPHEL (2014): Organic carbon stocks in forest soils of the German Alps. *Geoderma* 221–222: 28–39.
- R CORE TEAM (2018): R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- RAMIREZ, J. I., P. A. JANSEN & L. POORTER (2018): Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management* 424: 406–419.
- REINEKE, L. H. (1933): Perfecting a stand-density index for evenaged forests. *Journal of Agricultural Research* 46: 0627–0638.
- ROHMEDER, E. & A. VON SCHÖNBORN (1965): Der Einfluß von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigung durch Industrieabgase. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 84 (1–2): 1–13.
- RUEHR, N. K., A. KNOHL & N. BUCHMANN (2010): Environmental variables controlling soil respiration on diurnal, seasonal and annual time-scales in a mixed mountain forest in Switzerland. *Biogeochemistry* 98 (1): 153–170.
- SCHÖPFER, W., J. HRADECKÝ & E. KUBLIN (1997): Wachstumsvergleiche von Fichte und Tanne in Baden-Württemberg. *Forst und Holz* 52 (16): 443–448.
- SEIDL, R., M.-J. SCHELHAAS, W. RAMMER & P. J. VERKERK (2014): Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4 (9): 806–810.
- SMIDT, S. & F. HERMAN (2004): Evaluation of air pollution-related risks for Austrian mountain forests. *Environmental Pollution* 130 (1): 99–112.
- STOFFEL, M., A. WEHRLI, R. KÜHNE, L. K. A. DORREN, S. PERRET & H. KIENHOLZ (2006): Assessing the protective effect of mountain forests against rockfall using a 3D simulation model. *Forest Ecology and Management* 225 (1): 113–122.
- TEGEL, W., A. SEIM, D. HAKELBERG, S. HOFFMANN, M. PANEV, T. WESTPHAL & U. BÜNTGEN (2014): A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. *European Journal of Forest Research* 133 (1): 61–71.
- THEURILLAT, J.-P. & A. GUISAN (2001): Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Climatic Change* 50 (1): 77–109.
- TOÏGO, M., P. VALLET, T. PEROT, J.-D. BONTEMPS, C. PIEDALLU & B. COURBAUD (2015): Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103 (2): 502–512.

- UHL, E., C. AMMER, H. SPELLMANN, M. SCHÖLCH & H. PRETZSCH (2013): Zuwachstrend und Stressresilienz von Tanne und Fichte im Vergleich. *Allg. Forst und Jagdzeitung* 11–12 (184): 278–292.
- VITALI, V., U. BÜNTGEN & J. BAUHUS (2017): Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology* 23 (12): 5108–5119.
- WIEDEMANN, E. (1949): Ertragstabeln der wichtigen Holzarten. M.&H. Schaper, Hannover
- ZANG, C., C. HARTL-MEIER, C. DITTMAR, A. ROTHE & A. MENZEL (2014): Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology* 20 (12): 3767–3779.
- ZHANG, Y., H. Y. H. CHEN & P. B. REICH (2012): Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100 (3): 742–749.