Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft

Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung BAFU

Projekt Nr. 2016.6

Ausbreitungspotenzial der Douglasie in Schweizer Wäldern

Ursprünglicher Projekttitel:

Verbreitungspotenzial der Douglasie in Schweizer Wäldern und in Offenland (DOCH-WO)

Schlussbericht



19. Januar 2021

Thomas Wohlgemuth, Esther Frei, Barbara Moser

Projektleitung

Thomas Wohlgemuth
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Forschungseinheit Walddynamik
Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf
thomas.wohlgemuth@wsl.ch

Impressum

Projektleitung
Thomas Wohlgemuth, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Forschungseinheit Walddynamik
Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, thomas.wohlgemuth@wsl.ch, Tel. 044 739 3227

Projektmitarbeit
Feldstudie: Thomas Wohlgemuth (Leitung), Esther Frei (Auswertung, Bericht), Fabio Fässler, Anna Glanzmann, Julian Hafner, Barbara Moser, Edvinas Rommel

Gartenexperiment: Barbara Moser (Leitung, Auswertung, Bericht), Lukas Bächli, Christoph Bachofen, Frederik Baumgarten, Simon Buschor, Marie Dobbertin, Fabio Fässler, Anna Glanzmann, Julian Hafner, Esther Frei, Alessandro Gregori, Julian Hafner, Elena Haeler, Flurin Leugger, Serena Ott, Anouchka Perret-Gentil, Gilbert Projer, Edvinas Rommel, Adrian Rutzer, Luc Schnell, Ulrich Wasem, Robin Winiger, Yann Vitasse, Thomas Wohlgemuth, Yanli Zhang

Review: Thomas Wohlgemuth (Leitung, Auswertung, Bericht), Martin M. Gossner, Barbara Moser, Elisabeth Pötzelsberger, Andreas Rigling

Synthese: Thomas Wohlgemuth, Martin M. Gossner, Andreas Rigling

Projektbegleitung

BAFU-Wald	Christoph Dürr & Christian Küchli
BAFU-AÖL	Claudio De Sassi
Kt. Aargau	Fabian Dietiker & Alex Arnet
Kt. Bern	Mike Rehnus & Roger Schmidt
Kt. Solothurn	Rolf Manser & Jürg Froelicher
Kt. Waadt	Thomas Zumbrunnen
Kt. Zürich	Konrad Noetzli
Kanton Luzern	Bruno Röösli
Kanton Basel	Holger Stockhaus
Bildungszentrum Wald Lyss	Peter Ammann
Wald Schweiz	Jacqueline Bütikofer & Urban Brütsch
WWF Schweiz	Thomas Wirth
ProNatura	Josephine Cueni
BirdLife Schweiz	Christa Glauser
WSL	Andreas Rigling
	Rolf Holderegger

Projektfinanzierung
Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung (WHFF)
Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf

Autoren des Schlussberichts
Thomas Wohlgemuth, Esther Frei, Barbara Moser

VORWORT **5**
SYNTHESE: CHANCEN UND RISIKEN DER FORSTLICHEN NUTZUNG VON DOUGLASIE **7**
ABSTRACT 7
OPPORTUNITIES AND RISKS OF THE SILVICULTURAL USE OF DOUGLAS FIR 10
CHANCES ET RISQUES LIÉS À L'EXPLOITATION FORESTIÈRE DU DOUGLAS 10
M1 AUSBREITUNGSTENDENZEN UND KONKURRENZKRAFT DER DOUGLASIE IN DER SCHWEIZ **11**
ZUSAMMENFASSUNG 11
EINLEITUNG 11
MATERIAL UND METHODEN 12
Auswahl und Charakterisierung der Bestände *12*
Erhebungen in den Probekreisen *13*
Datenauswertung *14*
RESULTATE 15
Verjüngung der Douglasie im Vergleich zu einheimischen Baumarten *15*
Zusammenhänge der Verjüngung mit Umweltvariablen *18*
DISKUSSION 21
Treiber der Verjüngung *21*
Verjüngung auf verschiedenen Waldstandorten *22*
Folgerungen für die Praxis *23*
TENDANCES À L' EXPANSION ET FORCE CONCURRENTIELLE DU DOUGLAS EN SUISSE 24
SPREADING TENDENCIES AND COMPETITIVE ABILITY OF DOUGLAS FIR IN SWITZERLAND 24
M2 DOUGLASIEN-SÄMLINGE IM WETTSTREIT MIT MITTELEUROPÄISCHEN BAUMARTEN **25**
ZUSAMMENFASSUNG 25
EINLEITUNG 25
MATERIAL UND METHODEN 26
Experimenteller Aufbau *26*
Datenanalyse *30*
RESULTATE 31
Wachstum unter verschiedenen Standortsbedingungen *31*
Douglasie im Vergleich zu einheimischen Laubholz- und Nadelbaumarten *31*
Spätfrost 2017 ..... *33*
DISKUSSION 35
FOLGERUNGEN 37
COMPETITION BETWEEN CENTRAL EUROPEAN TREE SEEDLINGS AND DOUGLAS FIR 38
SEMIS DE DOUGLAS EN CONCURRENCE AVEC DES ESSENCES D'EUROPE CENTRALE 38
M3 ÜBER DIE INVASIVITÄT DER DOUGLASIE UND IHRE AUSWIRKUNGEN AUF BODEN UND BIODIVERSITÄT **39**
ZUSAMMENFASSUNG 39
GRUNDLAGEN UND METHODEN 40
Die Douglasie in Europa *40*
Definitionen von «invasiv» *40*
Invasivitätsstatus und Einfluss des Douglasienanbaus auf die Umwelt *41*
RESULTATE 41
Invasivität und Risikobewertung in Mitteleuropa *41*
Einwirkung auf Bodeneigenschaften *45*
Auswirkungen auf die Biodiversität *45*
DISKUSSION 46
FAZIT 47
ABOUT THE INVASIVENESS OF DOUGLAS-FIR IN SWITZERLAND 48
SUR LE CARACTÈRE ENVAHISSANT DU SAPIN DE DOUGLAS ET SON IMPACT SUR LES SOLS ET LA BIODIVERSITÉ 48
LITERATUR **49**

ANHANG 1: INHALT SCHWEIZERISCHE ZEITSCHRIFT FÜR FORSTWESEN 2/2021 57
ANHANG 2: ARBEITS- UND LOHNAUFWAND 2016-2019 59
ANHANG 3: BEREITS ERSCHIENENE PUBLIKATIONEN UND BERICHTE 65

Vorwort

Im vermehrten Anbau der ertragreichen und trockenresistenten Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*; [Mirb.] Franco sehen Naturschutzkreise ein Invasivitätsrisiko. Die vorliegende Studie hatte sich zum Ziel gesetzt, dieses Risiko genauer abzuklären. Insbesondere wurden folgende Fragen gestellt:

i) Auf welchen Waldstandorten und in welchen angrenzenden Offenlandökosystemen verjüngt sich die Douglasie am besten?
   - Wie verhält sich die Douglasie in Konkurrenz mit anderen, einheimischen Baumarten?
   - Welche weiteren förderlichen oder hinderlichen Faktoren können auftreten?
   - Ist an den geeigneten Standorten mit einer raschen Etablierung der Douglasie zu rechnen?

ii) Welche Dimensionen von Pufferzonen sind um Offenland wie Moore oder um Sonderwaldstandorte zu wählen, um den Sameneintrag von benachbarten Douglasien zu minimieren?

iii) Welche waldbaulichen Massnahmen bestehen, um die Douglasie bei unerwünschter Etablierung zu kontrollieren.

Dem Projekt gingen drei vom BAFU finanzierte Untersuchungen voraus, die ökologische Aspekte der Douglasie abklärten: eine Literaturstudie über die Auswirkungen der Douglasie auf die Biodiversität (Tschopp et al 2015), eine Pilotstudie zur Invasivität (Kramer und Brang 2014) und die Studie von Hafner und Wohlgemuth (2017) zur potenziellen Invasivität der Douglasie, in welcher die Douglasienetablierung auf Waldstandorten mit besonderer Eignung untersucht wurde. Aufbauend auf umfangreichen Vorarbeiten wurde das Projekt DOCH-WO im Herbst 2016 begonnen, wobei vorgesehen war, den grössten Teil davon als Doktorarbeit durchzuführen. Doktorand Julian Hafner brach diese Doktorarbeit aber im Frühling 2017 aus gesundheitlichen Gründen ab, nachdem er neun Monate in diese Arbeit investiert hatte. Nach Hafners Weggang wurden die bereits fortgeschrittenen Projektarbeiten mit Hilfe von Praktikanten, gruppeninterner Übernahme von Arbeiten und angepasster Module neu organisiert:

M1 Douglasienverjüngung unter Konkurrenz in Waldbeständen (Feldstudie wie geplant 2017 durchgeführt)

M2 Vergleichende Konkurrenzkraft von 1–3-jährigen Douglasien unter verschiedenen Umweltbedingungen (Experiment wie geplant 2016–2018 unter der Leitung von B. Moser durchgeführt)

M3neu Review über die Invasivität der Douglasie und ihre Einwirkung auf Boden und Biodiversität, basierend auf 32 publizierten Studien.

~~M3alt~~ Ausbreitungsdistanzen von Douglasien (Feldstudie; sistiert)

~~M4alt~~ Modellierung des Potenzials von nicht-einheimischen Baumarten in Europa (Modellierung; sistiert).

Der Projektabschluss verzögerte sich aus zwei Gründen um 12 Monate: 1) Die Sommertrockenheit 2018 und zwei damit verbundene neue Projekte führten zu einer verzögerten Analyse der Daten, und 2) infolge der Corona-Pandemie platzte die auf den 30. April 2020 anberaumte Abschlussveranstaltung, die eine Diskussion mit der Begleitgruppe über die Resultate und mögliche Folgerungen zum Ziel hatte. Die Veranstaltung fand schliesslich am 21. Oktober 2020 statt. Drei zu diesem Zeitpunkt bei der Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen eingereichte Manuskripte wurden bis Ende 2020 alle begutachtet (reviewte Artikel), revidiert und akzeptiert. Ein viertes Synthese-Manuskript wurde im Dezember 2020 geschrieben und fasst die Resultate aus den drei eigenen Studien sowie drei weiteren ausländischen Beiträgen aus Deutschland, Frankreich und Österreich für die SZF-Sondernummer «Chancen und Risiken der forstlichen Nutzung von Douglasie» (SZF 2021/2) zusammen. Der Hauptteil des Abschlussberichts setzt sich aus den vier akzeptierten Manuskripten zusammen. Anhänge betreffen das Inhaltsverzeichniss der SZF-Sondernummer, den Arbeits- und Lohnaufwand sowie die Liste der bereits publizierten Arbeiten, die im Rahmen des Projekts DOCH-WO und dem Vorprojekt DICE-Risk entstanden sind.

Synthese: Chancen und Risiken der forstlichen Nutzung von Douglasie

Thomas Wohlgemuth Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL
Martin M. Gossner Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL, und Institut für terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)
Andreas Rigling Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL, und Institut für terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)

Abstract

Die gebietsfremde Douglasie geniesst einen hervorragenden Ruf in der mitteleuropäischen Forstwirtschaft und wird deshalb in unseren Nachbarländern Deutschland und Frankreich forstlich stark genutzt. In der Schweiz gilt sie wegen ihrer Resistenz gegen Sommertrockenheit als Zukunftsbaum mit einem breiten Standortsspektrum unter heutigen klimatischen Verhältnissen. Das Wachstumsoptimum wird sich aber im Rahmen des Klimawandels in Höhenlagen oberhalb von 1000 m ü.M. verschieben. Den Chancen der forstlichen Nutzung stehen die Risiken gegenüber, bei hohen Anteilen der Douglasie insbesondere die Auswirkungen auf die Biodiversität. Die Effekte in Reinbeständen der Douglasie in Mitteleuropa zeigen in einer Literaturstudie mehrheitlich eine deutliche Reduktion der Artenvielfalt bei Pilzen, Arthropoden und Vögeln. Geringer sind die Effekte, wenn die Douglasie beigemischt ist. Es besteht beträchtlicher Forschungsbedarf, ab welchem Mischungsgrad der Douglasie negative Auswirkungen entstehen.

Keywords: biodiversity, conclusion, invasion, mix rate, *Pseudotsuga menziesii*, soil conditions

Bis zu welchem Masse sollen gebietsfremde Baumarten für den Erhalt von Ökosystemleistungen, insbesondere der Holzproduktion, unserer Wälder eingesetzt werden? Noch nie war diese Frage derart relevant wie seit der Sommerdürre 2018. Gleichzeitig absterbende Föhren-, Fichten- und Buchenbestände führten vor Augen, dass heiss-trockene Sommerwitterungen wohl zu den schwersten Folgen des Klimawandels zählen. Sommerdürren verursachten gebietsweise bereits eine hohe Baummortalität sowohl direkt durch Austrocknung als auch indirekt durch Schwächung und späteren Befall durch Käfer oder Pilze.

Wer hätte um 1900 gedacht, dass die wüchsigen Douglasien (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) aus dem nordwestlichen Amerika der Sommertrockenheit trotzen und den Winterstürmen ebenso gut oder noch besser standhalten als Fichten? In ihrer Heimat ist die grosswüchsige Baumart monatelanger Sommertrockenheit ausgesetzt und daran angepasst, weshalb ihr die neuartigen heisstrockenen Wochen von Juni bis September in Mitteleuropa verhältnismässig wenig anhaben können. Sowohl auf produktiven als auch auf mageren Standorten erzielt die Douglasie enorme Wachstumsraten, und ihre Holzeigenschaften sind hervorragend. Dies ist ein Grund dafür, dass in Frankreich auf die Douglasie gesetzt wird (Bastien et al. 2021, in diesem Heft). Dort werden im Rahmen eines umfangreichen Programms Douglasien verschiedene Provenienzen für ein wärmeres Klima fit gemacht. Auch in Deutschland wird auf die aktuell hohe Wertschöpfung durch den Anbau der Douglasie hingewiesen (Kohnle et al. 2021, in diesem Heft). Unter den heutigen klimatischen Bedingungen kann die Douglasie an sehr vielen Waldstandorten genutzt werden, doch wird sich deren klimatisch geeignete Anbaufläche in den tieferen Lagen Mitteleuropas bei einem weiteren Anstieg der Temperaturen reduzieren (Schüler & Chakraborty 2021, in diesem Heft) und sich das Wachstumsoptimum in Lagen oberhalb von 1000 m ü.M. verschieben. Generell wird die Küstendouglasie für die forstliche Nutzung vorgeschlagen, insbesondere mit Herkünften aus dem südlichen Oregon und Kalifornien. Auf die schütteanfällige Inlanddouglasie sollte grundsätzlich verzichtet werden.

Den aufgezeigten Chancen des Douglasienanbaus stehen die Risiken gegenüber, die das Einbringen dieser gebietsfremden Baumart mit sich bringen. Dabei stellt sich zunächst die Frage, ob die Douglasie sich aus eigener Kraft in mitteleuropäischen Waldgesellschaften ausbreiten kann und ob sie auf diese Weise naturschutzrelevante Pflanzenarten verdrängen könnte. Eine verneinende Antwort gibt

der Artikel von Frei et al. (2021, in diesem Heft) auf der Basis von Felderhebungen in alten Douglasienbeständen in der Schweiz. Unter welchen Umweltbedingungen sich Douglasienverjüngung gegen mitteleuropäische Baumarten durchsetzen können, wird im Artikel von Moser et al. (2021, in diesem Heft) aufgezeigt. Herrschen nährstoffarme und auch trockene Standortsbedingungen, kann die Douglasie mit den einheimischen Baumarten mitziehen oder sie sogar überwachsen. Die Befunde bestätigen die Feldbeobachtungen aus Deutschland (Knoerzer 1999) und Österreich (Essl 2005), die in diesen Ländern zur Vorsicht gegenüber der unbekümmerten Verwendung der Douglasie im Waldbau mahnten. In Deutschland trägt die Douglasie deshalb das Etikett «invasiv» und in Österreich jenes von «potenziell invasiv». Damit wird die Frage nach der Definition von «invasiv» aufgeworfen. Hier herrscht Interpretationsspielraum, der sich in unterschiedlichen Definitionen niederschlägt und in Wohlgemuth et al. (2021, in diesem Heft) diskutiert wird. In der Schweiz gilt eine Art als «gebietsfremd invasiv», falls bekannt ist oder angenommen werden muss (potenziell invasiv), dass sie durch ihre Ausbreitung die biologische Vielfalt, Ökosystemleistungen und deren nachhaltige Nutzung beeinträchtigen oder Mensch und Umwelt gefährden kann (Schweizerischer Bundesrat 2016). Die Eigenschaft der Ausbreitung ist also gekoppelt mit den Auswirkungen auf Biodiversität und Funktionen von Ökosystemen. Um diese Auswirkungen besser abschätzen zu können, wurden in Wohlgemuth et al. (2021, in diesem Heft) 32 publizierte Studien aus Mitteleuropa ausgewertet.

Während die Douglasie den Oberboden nicht substanziell zu verschlechtern scheint, dürfte sie auf mageren Böden zu einem zusätzlichen Nährstoffabbau führen. An produktiven Standorten, wo die Douglasie in der Schweiz vorwiegend angebaut wird, kann aber nicht von einer stark negativen Wirkung der Douglasie auf den Boden gesprochen werden.

Die Biodiversität wird im Gegensatz dazu durch den Anbau der Douglasie, insbesondere bei sehr hohen Anteilen oder in Reinbeständen, in den meisten der berücksichtigten Studien stark negativ beeinflusst. Dies zeigt sich in geringerer Anzahl Pilzen im Boden unter Douglasien (Buée et al. 2011, Schmid et al. 2014), weniger Arthropodenindividuen und -arten in Baumrinden (Sommer und Winter) und Kronen (nur Winter) der Douglasien, wodurch diese weniger Nahrung vor allem für überwinternde Waldvögel bietet (Gossner & Utschick 2004). Zudem zeigt die Douglasie eine geringere Diversität an am Totholzabbau beteiligter Organismen (Gossner et al. 2016, Ulyshen et al. 2018). Wenige Studien fanden aber auch erhöhte Artenzahlen für Arthropoden in Streu und Krone von Douglasien im Vergleich mit Fichten (z.B. Gossner & Ammer 2006).

In mehreren Studien wird darauf hingewiesen, dass in Mischbeständen die negativen Auswirkungen auf Diversität und Funktionen reduziert sind. Darüber hinaus dürften sich immer mehr potenzielle einheimische Schadorganismen an die Douglasie anpassen wie einheimische Borkenkäferarten (Bussler & Blaschke 2004) oder neu eingeschleppte Schadorganismen (Roques et al 2006, Roques et al 2016).

Aktuell ist die Situation in der Schweiz im Vergleich mit Deutschland und Frankreich, wo der landesweite Douglasienanteil in den Wäldern rund zehnmal grösser ist, weder dramatisch noch risikobefrachtet. Ihr Anteil wird sich in der Folge von Anpflanzungen im Mittelland in den kommenden Jahrzehnten in den Schweizer Wäldern jedoch erhöhen. Im Sinne einer Risikoverteilung ist bei der forstlichen Nutzung der Douglasie auf Mischbestände zu setzen. Die entscheidende Frage wird sein, ab welchem Mischungsgrad der Douglasie negative Auswirkungen auf die Biodiversität auftreten werden (Holderegger et al. 2017). Auf der Grundlage der Literaturrecherche in Wohlgemuth et al. (2021, in diesem Heft) kann diesbezüglich folgendes grobe Fazit gezogen werden (Abbildung 1).

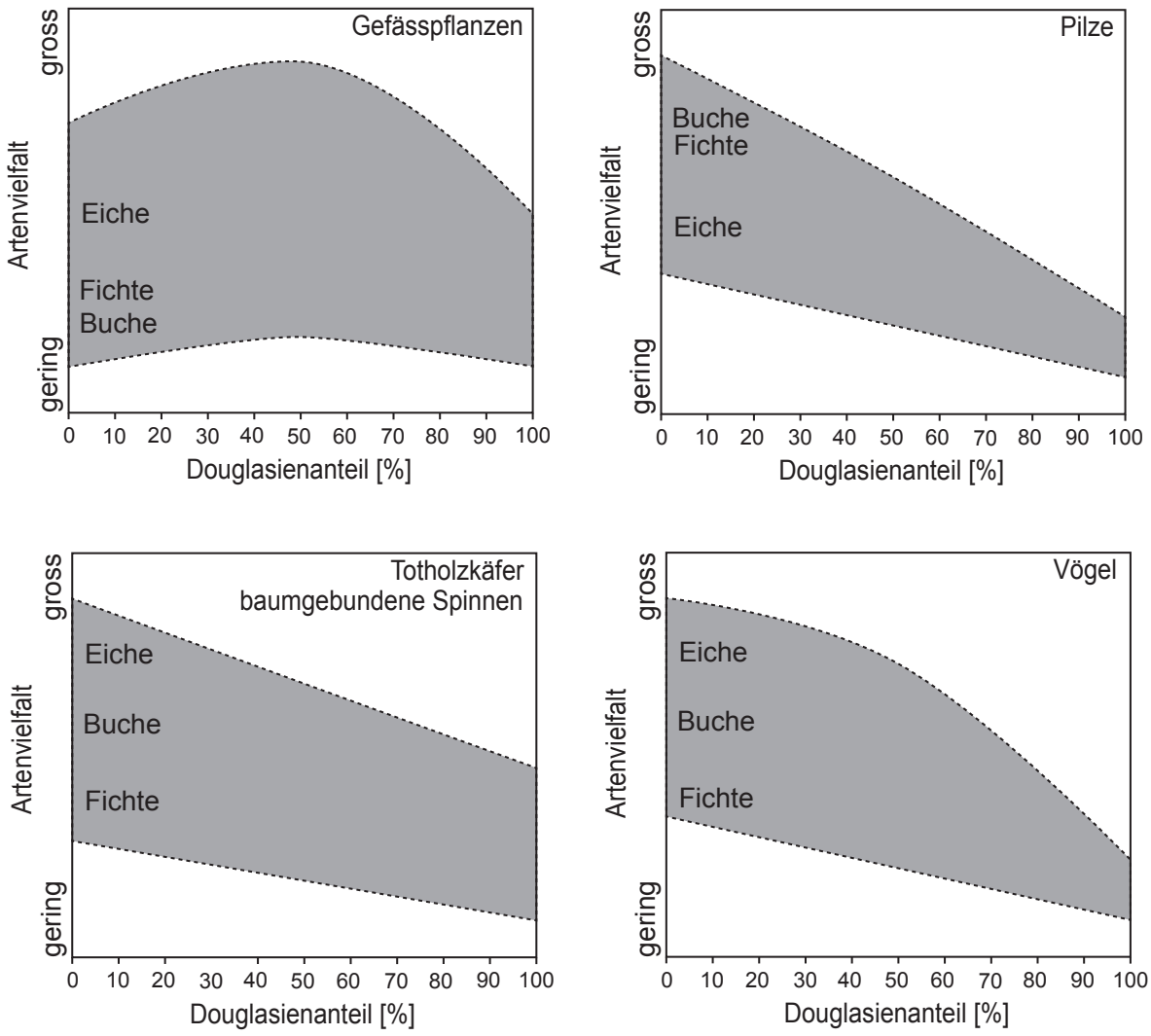


Abb 1. Einschätzung der Auswirkung der Douglasie in variabler Mischung mit Eiche (Quercus sp.), Buche und Fichte auf die Vielfalt verschiedener Artengruppen, basierend auf der Literaturstudie von Wohlgemuth et al. (2021, in diesem Heft). Die graue Fläche entspricht einem hypothetischen Variationsbereich. Die Position von «Eiche», «Buche» und «Fichte» gibt die vermutete mittlere Artenvielfalt in Reinbeständen dieser Arten an. Der grosse Variationsbereich für die Gefässpflanzen widerspiegelt unterschiedlichen Lichtdurchlass aufgrund von Durchforstungen.

Während die Extrempunkte in Abbildung 1 von Reinbeständen mit einheimischen Baumarten und solchen mit Douglasie auf die in Wohlgemuth et al. (2021, in diesem Heft) besprochenen Studien Bezug nehmen, entsprechen die Beurteilungen der Verläufe der Artenvielfalt dazwischen einer gutachtlichen Einschätzung. Diese zeigt, dass mit zunehmender Beimischung der Douglasie die negativen Auswirkungen auf die Biodiversität deutlich zunehmen. Die Wirkung auf die verschiedenen Artengruppen ist jedoch variabel und der genaue Verlauf dieser Abhängigkeiten ist noch zu wenig bekannt: Zur Frage des Mischungsgrades, die für die zukünftige Waldbewirtschaftung entscheidend ist, besteht Forschungsbedarf.

Opportunities and risks of the silvicultural use of Douglas fir

Non-native Douglas fir is highly accepted in forestry of Central Europe and thus heavily used in our neighboring countries Germany and France. In Switzerland, it is considered a tree of the future that resists summer drought on a wide array of sites and under current climatic conditions. However, the growth optimum will shift to elevations above 1000 m a.s.l. as a result of climate change. While the opportunities of using Douglas fir in current and future forestry are evident, also the risks need to be highlighted, in particular the effects of high portions of this species on biodiversity. In a literature review of effects of pure Douglas fir stands in Central Europe, a majority of studies found significant decreases in species richness of fungi, arthropods and birds. These impacts are smaller if Douglas fir is admixed in native stands. Considerable research is needed to determine, at what percentage these effects will turn negative.

Chances et risques liés à l'exploitation forestière du douglas

Le douglas, essence exogène, bénéficie d'une excellente réputation dans l'économie forestière d'Europe centrale et est ainsi fortement exploité en foresterie chez nos voisins allemands et français. En Suisse, du fait de sa résistance à la sécheresse estivale, il est considéré comme essence d'avenir capable de perdurer dans un large éventail de sites soumis aux conditions climatiques actuelles. Les conditions optimales pour sa croissance vont toutefois se déplacer au-delà de 1000 mètres d'altitude dans le contexte du changement climatique. Les chances offertes à l'exploitation forestière ne doivent pas néanmoins faire oublier les risques, notamment les répercussions sur la biodiversité lors de proportions élevées de douglas. Dans des peuplements purs de douglas en Europe centrale, une étude de littérature spécialisée montre comme impact majeur une nette réduction de la diversité des espèces chez les champignons, les arthropodes et les oiseaux. Les effets sont moindres lorsque le douglas est intégré à d'autres peuplements. De nombreuses recherches s'imposent dès lors pour déterminer le degré de mélange à partir duquel la présence du douglas s'accompagne de répercussions négatives.

M1 Ausbreitungstendenzen und Konkurrenzkraft der Douglasie in der Schweiz

Esther R. Frei Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Barbara Moser Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Julian Hafner Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Fabio Fässler Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Anna Glanzmann Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Thomas Wohlgemuth Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)

Zusammenfassung

Die Douglasie verjüngt sich in Europa seit Mitte des 20. Jahrhunderts auf natürliche Weise. Würde sie einheimische Arten verdrängen, müsste sie als invasiv bezeichnet und entsprechend behandelt werden. Da empirische Daten über das effektive Ausmass der natürlichen Verjüngung und Ausbreitung der Douglasie in der Schweiz noch weitgehend fehlen, wurde die Baumartenverjüngung in 39 Douglasien-Altbeständen untersucht. Aus den Daten geht hervor, dass der Anteil der Douglasie im Jungwuchs (Höhe < 130 cm) in der Mehrzahl der Bestände weniger als 5% ausmachte. In dieser Höhenklasse dominierte die Douglasie in 4 von 39 Beständen mit mehr als 40% Anteil. Der Douglasienjungwuchs korrelierte positiv mit der Nähe zu Samenbäumen und dem Lichtdurchlass aber negativ mit dem Deckungsgrad der Krautvegetation, der Mächtigkeit der Streuauflage und dem mittleren Temperatur-Zeigerwert der Krautvegetation. In der Dickung (Höhe ≥ 130 cm) wurden Douglasien mit Anteilen zwischen 10% und 23% in fünf Beständen (13%) festgestellt, insbesondere dort, wo ein hoher Anteil Douglasien-Altbäume vorhanden war. In fast der Hälfte aller untersuchten Bestände (19 von 39; 49%) dominierte die schattentolerante Buche die Dickung.

Die Douglasie wurde im Schweizer Mittelland vorwiegend auf produktiven Buchenwaldstandorten angepflanzt. Auf solchen Standorten ist die Nadelbaumart aufgrund ihrer geringen Konkurrenzkraft in der Jungwuchs- und Dickungsphase gegenüber Buchen und anderen Laubbäumen stark eingeschränkt und würde ohne Pflegemassnahmen verdrängt. Auf trockenen und mageren Standorten hingegen kann die Douglasie in Waldöffnungen anwachsen und sich stellenweise etablieren. Bei diesen Standorten empfiehlt sich, die Ausbreitung der Douglasie zu beobachten und gegebenenfalls zu kontrollieren.

Keywords: *Pseudotsuga menziesii*, spread, natural regeneration, competitive exclusion

Einleitung

Die Küstendouglasie (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco) wurde aufgrund ihrer Wuchsleistung und guten Holzeigenschaften seit Ende des 19. Jahrhunderts verschiedentlich in Wäldern der Schweiz angepflanzt, am häufigsten in Buchenwäldern der tieferen Lagen im Mittelland und Jura (Bürgi & Diez 1986; Bégin 1992). Heute liegt ihr Anteil landesweit bei 0.18% der Stämme. Die Douglasie ist damit hinter der Robinie die zweithäufigste gebietsfremde Baumart (Brändli et al 2020). Grösste Dichten bestehen im Mittelland, so im Kanton Aargau mit 0.9% (mündl. Information von P. Ammann) und im Kanton Zürich mit 0.4% der Stammzahl (Bader 2020). Sie ist meist beigemischt, steht gelegentlich aber auch in grösseren Gruppen oder bildet sogar Bestände. In Deutschland (Kohnle et al 2021, dieses Heft) und Frankreich (Bastien et al 2021, dieses Heft), wo die Douglasie auch in grösseren Reinbeständen anzutreffen ist, beträgt ihr durchschnittlicher Anteil das 10–15fache. Interessierte bisher vor allem die gute Produktivität und Holzqualität der mächtig wachsenden Baumart, gilt sie heute dank ihrer Anpassung an sommerliche Trockenheit zudem als potenziell zukunftsfähig (Lévesque et al 2014; Vitali et al 2017).

Die Douglasie verjüngt sich in Europa schon seit Mitte des 20. Jahrhunderts auf natürliche Weise (Knoerzer & Reif 1996; OECD 2008; Schmid et al 2014). Das bedeutet, dass sie ihr Areal potenziell

erweitern und ihre Dichte in Wäldern natürlicherweise erhöhen könnte. Während die Ausbreitung von einheimischen Baumarten als natürlicher Prozess gilt, wird derselbe Prozess bei einer eingeführten, nicht-einheimischen Art in Kombination mit negativer Wirkung auf die Biodiversität als Invasion bezeichnet (Nehring et al 2013; Schweizerischer Bundesrat 2016) und als eine wichtige Ursache für den globalen Biodiversitätsverlust angeführt (Rejmanek & Richardson 1996; Schmid et al 2014). Eingeführte Monterey-Kiefern (*Pinus radiata*) aus Nordamerika breiteten sich zum Beispiel in Südafrika entlang der Küsten unkontrolliert aus und reduzierten damit das Habitat der artenreichen Fynbos-Ökosysteme stark (Richardson et al 1989; Richardson et al 1994; Rejmanek & Richardson 1996; Schmid et al 2014). Gemäss mehreren Übersichtsarbeiten (Schmid et al 2014; Vor et al 2015; Brang et al 2016; Wohlgemuth et al 2021, dieses Heft) werden die ökologischen Auswirkungen der Douglasie in Europa hingegen generell weniger negativ beurteilt als die Auswirkungen anderer eingeführter Arten wie z.B. der Robinie (*Robinia pseudoacacia*).

Ob sich die nordamerikanische Küstendouglasie in den Wäldern Europas ausbreiten kann, wird in Naturschutz-, Forst- und Forschungskreisen schon seit längerem diskutiert (Richardson & Rejmanek 2004; Schmid et al 2014; Tschopp et al 2015; Ammer et al 2016), europaweit unter anderem in der 2014 lancierten COST-Action NNEXT ('Non-native Tree Species for European Forests', Konnert et al 2018). Feldaufnahmen im Schwarzwald zeigten, dass sich die Douglasie erfolgreich auf trockenen, sauren und nährstoffarmen Waldstandorten verjüngt und dort, wenn auch nur auf wenigen und selten vorkommenden Standorten zur vorherrschenden Baumart werden könnte (Knoerzer 1999). Ungeachtet der geringen Ausdehnung heizte dieser Befund die Naturschutzdebatten an, da die Douglasie auf den betroffenen, artenreichen Standorten das Potenzial hat, einheimische Pflanzen- und Tierarten zu verdrängen (Höltermann et al 2008). Die Douglasie wurde daher in Deutschland vom Bundesamt für Naturschutz als invasive Art eingestuft (Nehring et al 2013). Ein grundsätzliches Problem bei der Diskussion und den daraus folgenden Bewertungen der Invasivität ist, dass empirische Daten über das Ausmass der natürlichen Verjüngung und Ausbreitung der Douglasie weitgehend fehlen. Allerdings analysierten Bindewald & Michiels (2018) neulich die Naturverjüngung der Douglasie in Baden-Württemberg anhand von Inventurdaten und stellten dabei keine grossflächige Ausbreitung der Douglasie fest. So wurde auf 0.3% der Probeflächen der Bundeswaldinventur und auf 0.2% der Fläche der seltenen und geschützten Waldbiotope (166 von 81'795 ha) Douglasienverjüngung gefunden. Einzig auf Sonderstandorten, wo sich die Traubeneiche (*Quercus petraea*) infolge Verbiss nicht mehr natürlich verjüngen kann (Knoerzer 1999), etabliert sich die Douglasie und kann durch Ausschatten die heimische Biodiversität lokal gefährden (Knoerzer & Reif 1996).

In der Schweiz wurden in 58 Douglasienbeständen keine Anzeichen starker Douglasienausbreitung gefunden, wobei der Lichtdurchlass und die Anzahl Douglasien-Altbäume im Bestand wichtige, die Verjüngung begünstigende Faktoren waren (Hafner & Wohlgemuth 2017). Um der Frage nachzugehen, weshalb sich die Douglasie in Schweizer Wäldern kaum ausbreitet, wurden in 39 Douglasien-Altbeständen weiterführende standardisierte Verjüngungserhebungen durchgeführt. Die quantitativen Erhebungen sollten insbesondere Aufschluss darüber geben, ob und unter welchen Standortbedingungen sich Douglasien unter Konkurrenz von einheimischen Baumarten in der Schweiz etablieren und damit möglicherweise in benachbarte Waldbestände ausbreiten können.

Material und Methoden

Auswahl und Charakterisierung der Bestände

Als Grundlage der vorliegenden Studie diente das umfassende Inventar über Exotenanbauten in der Schweiz von Bürgi & Diez (1986), das auf einer Umfrage bei den Forstdiensten basierte und 1026 georeferenzierte Aufzeichnungen von Douglasienpflanzungen enthält. Aus diesem Inventar wurden alle Pflanzungen ausgewählt, in denen damals mindestens zehn Douglasien-Altbäume mit einem Mindestalter von 55 Jahren vorhanden waren. Diese 2015 über 80-jährigen Bäume garantierten einen jahrzehntelangen Sameneintrag und schufen damit das Potenzial, dass sich Douglasienverjüngung etabliert haben könnte. Um geographische Autokorrelation zu verhindern, wurde anschliessend ein Gitternetz mit einer Maschenweite von 10 km × 10 km über die Schweiz gelegt und pro Gitterzelle eine der

Douglasienpflanzungen zufällig ausgewählt (Abbildung 1). In sieben dieser Bestände wurden keine Douglasien-Altbäume mehr aufgefunden, womit 58 Bestände übrigblieben, die von Hafner und Wohlgemuth (2016) untersucht wurden. Für die hier präsentierte Studie wurden von diesen jene 39 ausgewählt, in welchen einerseits natürliche Douglasienverjüngung nachgewiesen werden konnte und andererseits mehr als zehn nahe beieinander stehende Altbäume (> 80-jährig) vorhanden waren (Abbildung 1). Die Douglasien-Altbestände wurden im Feld anhand der äussersten Douglasien-Altbäume von anderen Beständen abgegrenzt. Innerhalb jedes Bestands wurden die Netzpunkte eines auf dem LV95-Koordinatensystem basierenden 25 m × 25 m-Gitters durchnummeriert, um daraus zufällig sechs bis acht Punkte als Zentren von 50 m² grossen Probekreisen (Radius = 4 m) zu bestimmen (Abbildung 1).

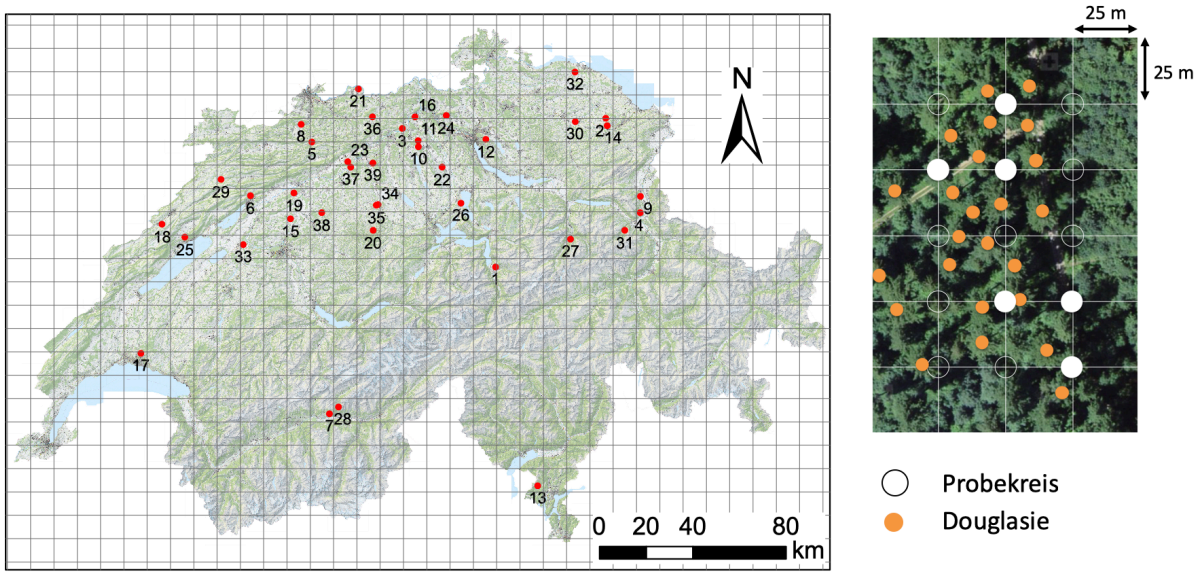


Abb 1 *Douglasien-Altbestände mit mindestens zehn Altbäumen (> 80-jährig), in denen die Verjüngung erhoben wurde (links), sowie Netzpunkte eines 25 m × 25 m-Gitters in einem Bestand (rechts; Ausschnitt aus dem Bestand Dintikon-Rieteberg, Kt. Aargau). Aus diesen wurden zufällig sechs bis acht Punkte als Zentren der 50 m² grossen Probekreise gewählt (weisse Probekreise).*

Legende: 1 Altdorf (UR, 570 m), 2 Andwil (SG, 780 m), 3 Auenstein (AG, 460 m), 4 Azmoos (SG, 660 m), 5 Beinwil (BL, 880 m), 6 Biel (BE, 660 m), 7 Bratsch (VS, 1350 m), 8 Brislach (BL, 430 m), 9 Buchs (SG, 610 m), 10 Dintikon-Rieteberg (AG, 660 m), 11 Dintikon-Herrliberg (AG, 450 m), 12 Dübendorf (ZH, 610 m), 13 Fescoggia (TI, 830 m), 14 Gossau (SG, 750 m), 15 Grafenried (BE, 590 m), 16 Habsburg (AG, 430 m), 17 Lausanne (VD, 760 m), 18 Le Locle (NE, 1030 m), 19 Lohn (SO, 560 m), 20 Menzberg (LU, 980 m), 21 Möhlin (AG, 340 m), 22 Muri (AG, 490 m), 23 Neuendorf (SO, 450 m), 24 Otelfingen (ZH, 514 m), 25 Peseux (NE, 700 m), 26 Risch (ZG, 490 m), 27 Schwanden (GL, 680 m), 28 Steg-Hohtenn (VS, 1160 m), 29 Tramelan (BE, 1000 m), 30 Uzwil (SG, 630 m), 31 Vilters-Wangs (SG, 910 m), 32 Wäldi-Tägerwilen (TG, 570 m), 33 Wileroltigen (BE, 490 m), 34 Willisau Ost (LU, 640 m), 35 Willisau West (LU, 670 m), 36 Wittnau (AG, 460 m), 37 Wolfwil (SO, 430 m), 38 Wynigen (BE, 630 m), 39 Zofingen (AG, 500 m)

Die 39 Bestände decken einen relativ breiten klimatischen Bereich ab. Die mittlere Jahrestemperatur liegt zwischen 5.3 °C und 10.2 °C und die Jahresniederschlagssumme zwischen knapp 1000 mm/Jahr und gut 2000 mm/Jahr (Quelle: MeteoSchweiz). Von den 39 untersuchten Beständen wurden 31 den submontanen und untermontanen Buchenwald-Standortstypen 1, 3 7, 8, 9 und 12 zugeordnet (Appendix 1; Frehner et al 2009). Bei weiteren fünf Beständen handelt es sich um die Standortstypen 18, 19 und 20 des obermontanen Tannen-Buchenwalds. Die drei übrigen Bestände sind ein Ulmen-Eschenwald im Übergang zu einem Heidelbeer-Tannen-Fichtenwald (Standortstyp 29/46S, Willisau-West LU), ein typischer Perlgras-Fichtenwald (Standortstyp 54, Steg-Hohtenn VS) und ein Hauhechel-Föhrenwald (Standortstyp 65, Bratsch VS).

Erhebungen in den Probekreisen

Im Sommer und Herbst 2017 wurden in den 39 Beständen standardisierte Verjüngungserhebungen durchgeführt. Für jeden Bestand wurde die Anzahl Douglasien mit Brusthöhendurchmesser BHD > 30 cm erfasst. In jedem der 6–8 Probekreise wurden die Anzahl und Höhe aller Individuen der verholzten

Arten in den Höhenklassen < 130 cm (Jungwuchs) und ≥ 130 cm (Dickung) erfasst. Weiter wurden Deckungsprozente für alle Gefässpflanzen in der Krautschicht sowie die Deckung der Krautschicht insgesamt geschätzt. Daraus wurden die durchschnittlichen ökologischen Zeigerwerte, nach Abundanzen gewichtet, berechnet (Landolt et al 2010). In jedem Probekreis wurden zudem der Anteil Douglasien an der gesamten Stammzahl mit BHD ≥ 12 cm im Umkreis von 9 m um das Probekreiszentrum (Mischungsanteil) sowie das Vorhandensein von forstlichen Pflegemassnahmen bestimmt. Für jeden Probekreis wurde die Distanz zum nächstgelegenen Douglasien-Samenbaum, d.h. Altbaum mit BHD > 30 cm, gemessen und der Blattflächenindex (LAI; leaf area index; Blattfläche pro Bodenoberfläche) mittels Hemisphärenfoto des Kronendachs bestimmt (Digital Plant Canopy Imager CI-110; CID Inc., Camas, Washington, USA; Bild aus 1.0 m Höhe, d.h. in der Regel oberhalb der Krautvegetation). Grosse Indexwerte entsprechen dunklen Verhältnissen, kleine Werte zeigen Lücken im Kronendach an. Die Mächtigkeit der Streuauflage wurde als Durchschnitt von drei Messungen (im Zentrum, auf halbem Radius und am Rand des Probekreises) bestimmt. In jedem zweiten Probekreis wurden Bodenproben von 0.5 dm^3 in 10 cm und 30 cm Tiefe entnommen. Die Proben wurden im Labor getrocknet und gemahlen. Anschliessend wurde der pH der in $CaCl_2$ aufgelösten Proben gemessen.

Datenauswertung

Die Daten wurden einerseits deskriptiv ausgewertet, andererseits wurde mittels multipler Regressionsanalysen der Einfluss von verschiedenen Faktoren auf die Verjüngung untersucht. Basierend auf den Daten für die einzelnen Probekreise wurden generalisierte lineare gemischte Modelle (engl. Generalized Linear Mixed Models GLMM) mit negativ binomialer Verteilung für die abhängigen Variablen Jungwuchs (Höhe < 130 cm) und Dickung (Höhe ≥ 130 cm) von Douglasie, Buche sowie den übrigen Baumarten betrachtet. Die Ausgangsmodelle enthielten die standardisierten, erklärenden Variablen mittlere Jahrestemperatur, Jahresniederschlagssumme, Hangneigung, Boden-pH in 10 cm Tiefe, Blattflächenindex (Leaf area index, LAI), Mächtigkeit der Streuauflage, Deckungsgrad der Krautvegetation, mittlere Temperatur-, Feuchte-, Nährstoff-, Humus- und Lichtindikatorwerte der Gefässpflanzen der Krautvegetation (Landolt et al 2010), Präsenz/Absenz von Pflegemassnahmen, Anzahl Douglasien-Altbäume im Bestand, Distanz zum nächsten Douglasiensamenbaum und Anteil Douglasien im Probekreis (Tabelle 1). Die paarweisen Korrelationskoeffizienten zwischen den Variablen waren alle ≤ 0.63. Um die Korrelation zwischen den Probekreisen desselben Standorts zu berücksichtigen wurde der Bestand als zufälliger Effekt ('random effect') in die Modelle integriert. Für jede abhängige Variable wurden mit der R-Funktion "dredge" (Bartoń 2019) die sparsamsten Modelle mit dem kleinsten Akaike-Informationskriterium (AIC) gesucht. Als Ergebnis wird ein gemitteltes Modell aus der Kombination aller Modelle angegeben, deren AIC sich um weniger als 2 vom besten Modell unterscheidet (Burnham & Anderson 2002). Alle Analysen wurden mit der Statistiksoftware R durchgeführt (R Development Core Team 2020).

Tab 1 *In den Regressionsmodellen verwendete abhängige und erklärende Variablen.*

Abk.	Beschreibung	Datenherkunft	Einheiten
Abhängige Variablen			
Douglasienverjüngung			
	Douglasienjungwuchs, 1–129 cm	Probekreis	Stammzahl
	Douglasiendickung, ≥130 cm	Probekreis	Stammzahl
Buchenverjüngung			
	Buchenjungwuchs, 1–129 cm	Probekreis	Stammzahl
	Buchendickung, ≥130 cm	Probekreis	Stammzahl
Verjüngung konkurrierende übrige Baumarten			
	Jungwuchs der übrigen Baumarten, 1–129 cm	Probekreis	Stammzahl
	Dickung der übrigen Baumarten, ≥130 cm	Probekreis	Stammzahl

Erklärende Variablen			
T_J	Temperatur, Jahresmittel[1)]	Probekreis	°C
N_J	Niederschlag, Jahressumme[1)]	Probekreis	mm
Neig	Hangneigung	Probekreis	%
pH	pH in 10 cm Bodentiefe[2)]	Bestand	-
Streu	Mächtigkeit der Streuauflage	Probekreis	cm
Veg	Deckungsgrad der Krautvegetation	Probekreis	%
LAI	Leaf Area Index (Blattflächenindex)	Probekreis	-
Z_T	mittlere Temperatur[3)]	Probekreis	-
Z_F	mittlere Bodenfeuchte[3)]	Probekreis	-
Z_N	mittlerer Nährstoffgehalt[3)]	Probekreis	-
Z_L	mittlere Lichtverhältnisse[3)]	Probekreis	-
Z_H	mittlerer Humusgehalt[3)]	Probekreis	-
Dist	Distanz zum nächsten Douglasien-Altbaum	Probekreis	m
N_{Dou}	Anzahl Douglasien-Altbäume mit BHD > 30 cm	Bestand	-
Misch	Douglasienanteil an der Stammzahl mit BHD ≥ 12 cm in einem Kreis mit 9 m Radius um das Probekreiszentrum	Probekreis	%
Pflege	Anzeichen von Pflegemassnahmen	Probekreis	ja/nein

[1)] Interpolierte Temperatur- und Niederschlagsdaten des Zeitraums 1981–2010 (Quelle: Meteo-Schweiz). [2)] Durchschnitt von zwei pH Messungen pro Bestand. [3)]Durchschnitt der ökologischen Zeigerwerte für Arten, nach Abundanzen gewichtet; Zeigerwerte der Arten umfassen den Wertebereich 1 bis 5 (Landolt et al 2010).

Resultate

Verjüngung der Douglasie im Vergleich zu einheimischen Baumarten

Die Douglasienverjüngung in den 39 untersuchten Beständen umfasste im Durchschnitt 1850 ± 797 Stämme/ha der Jungwuchsstufe (<130 cm) (Abbildung 2a). Ihr Anteil an der gesamten Naturverjüngung in dieser Stufe (18177 ± 3092 Stämme/ha) war 10%. Die Buche war mit einem Anteil von 29% (5204 ± 2221 Stämme/ha) die häufigste sich verjüngende Baumart. Weiter waren die Verjüngungsdichten von Esche (17%; 3158 ± 798 Stämme/ha), Tanne (17%; 3025 ± 663 Stämme/ha) und Bergahorn (15%; 2683 ± 639 Stämme/ha) grösser als diejenige der Douglasie. Die Fichte (6%; 1034 ± 274 Stämme/ha) und die 27 als «Übrige» zusammengefassten Arten (5%; 866 ± 190 Stämme/ha) wiesen je etwa halb so viel Naturverjüngung auf wie die Douglasie.

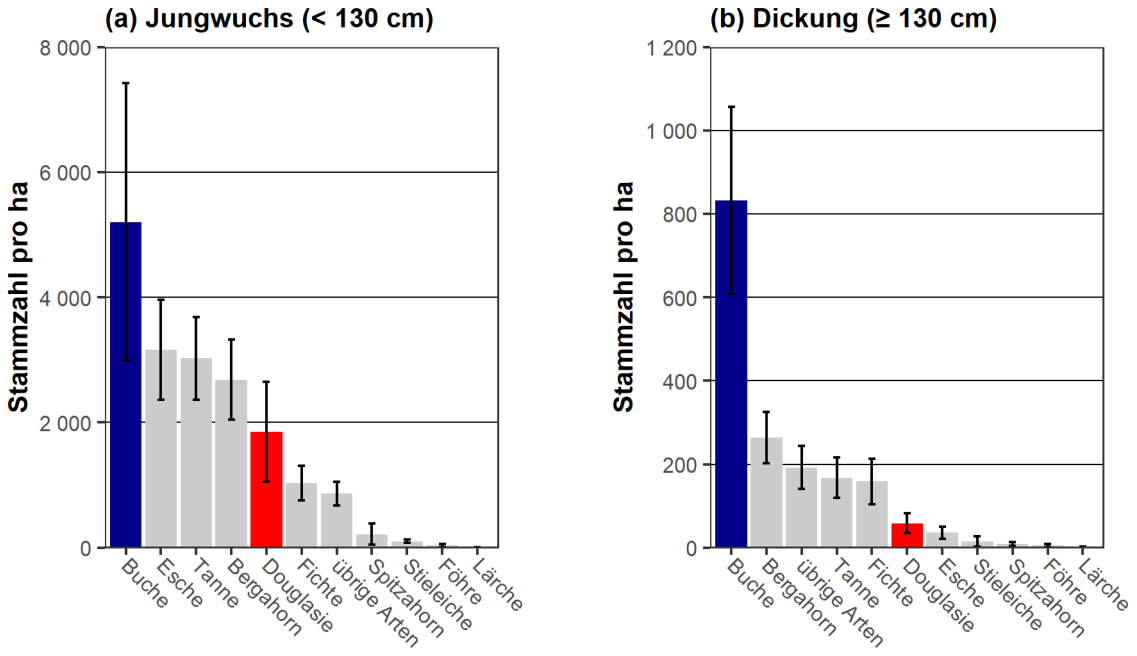


Abb 2 *Naturverjüngung der 39 Bestände, gegliedert nach Baumart, für die zwei Höhenklassen (a) Jungwuchs (Höhe < 130cm) und (b) Dickung (Höhe ≥ 130 cm). Die Balken zeigen die mittlere Stammzahl pro Hektare ± Standardfehler. Die Kategorie 'übrige Arten' fasst 27 Baumarten zusammen: Abies nordmanniana, Acer campestris, A. opalus, Alnus glutinosa, Betula pendula, Carpinus betulus, Castanea sativa, Ilex aquifolium, Juglans regia, Ostrya carpinifolia, Pinus strobus, Populus tremula, Prunus avium, Pyrus pyraster, Quercus petraea, Q. pubescens, Q. rubra, Robinia pseudoacacia, Salix caprea, Sorbus aria, S. aucuparia, Taxus baccata, Thuja spp., Tilia cordata, T. platyphyllos, Trachycarpus fortunei, Ulmus glabra.*

In der Dickungsstufe mit Höhen ≥ 130 cm betrug der Anteil der Douglasien an der Gesamtverjüngung 3% (59 ± 24 Stämme/ha; Abbildung 2b). Die häufigsten Baumarten waren Buche (48%; 832 ± 224 Stämme/ha), Bergahorn (15%; 264 ± 61 Stämme/ha), Tanne (10%; 167 ± 48 Stämme/ha) und Fichte (9%; 159 ± 54 Stämme/ha) sowie übrige Arten (11%; 193 ± 52 Stämme/ha).

Eine detaillierte Betrachtung der Douglasien in der Jungwuchsstufe zeigte 21 Bestände (54%) mit weniger als 5% Anteil an der Gesamtverjüngung und weitere 11 Bestände (36%) mit Anteilen zwischen 5% und 25% (Abbildung 3a). In vier Beständen (10%) dominierte die Douglasie mit Anteilen von 69% (Bratsch VS), 68% (Fescoggia TI), 67% (Steg-Hohtenn VS)und 41% (Willisau West LU)den Jungwuchs. In den drei Beständen Habsburg (AG), Wileroltigen (BE) und Wolfwil (SO) wurden gar kein Douglasienjungwuchs gefunden.

Die Buche dominierte den Jungwuchs in sieben Beständen (Anteile: 44–83%) und war in 13 Beständen mit Anteilen zwischen 5% und 33% stark vertreten (Abbildung 3a). In 28 Beständen dominierten entweder Tanne, Fichte, Esche oder Bergahorn (als «übrige Baumarten» zusammengefasst).

In 26 Beständen waren keine Douglasien der Dickungsstufe vorhanden (Abbildung 3b). In acht weiteren betrug der Anteil der Douglasien weniger als 10% in der Dickungsstufe. Die grössten Anteile Douglasien wiesen die Bestände Lohn (23%), Gossau (20%), Dintikon-Rieteberg (18%), Uzwil (12%) und Fescoggia (10%) auf. In keinem dieser Bestände dominierte die Douglasie. Am häufigsten herrschte die Buche vor (19 Bestände, Anteile: 29–100%), gefolgt von Tanne, Fichte, Esche, Bergahorn oder einer der übrigen Baumarten (19 Bestände). Im Bestand Möhlin war keine Dickung vorhanden.

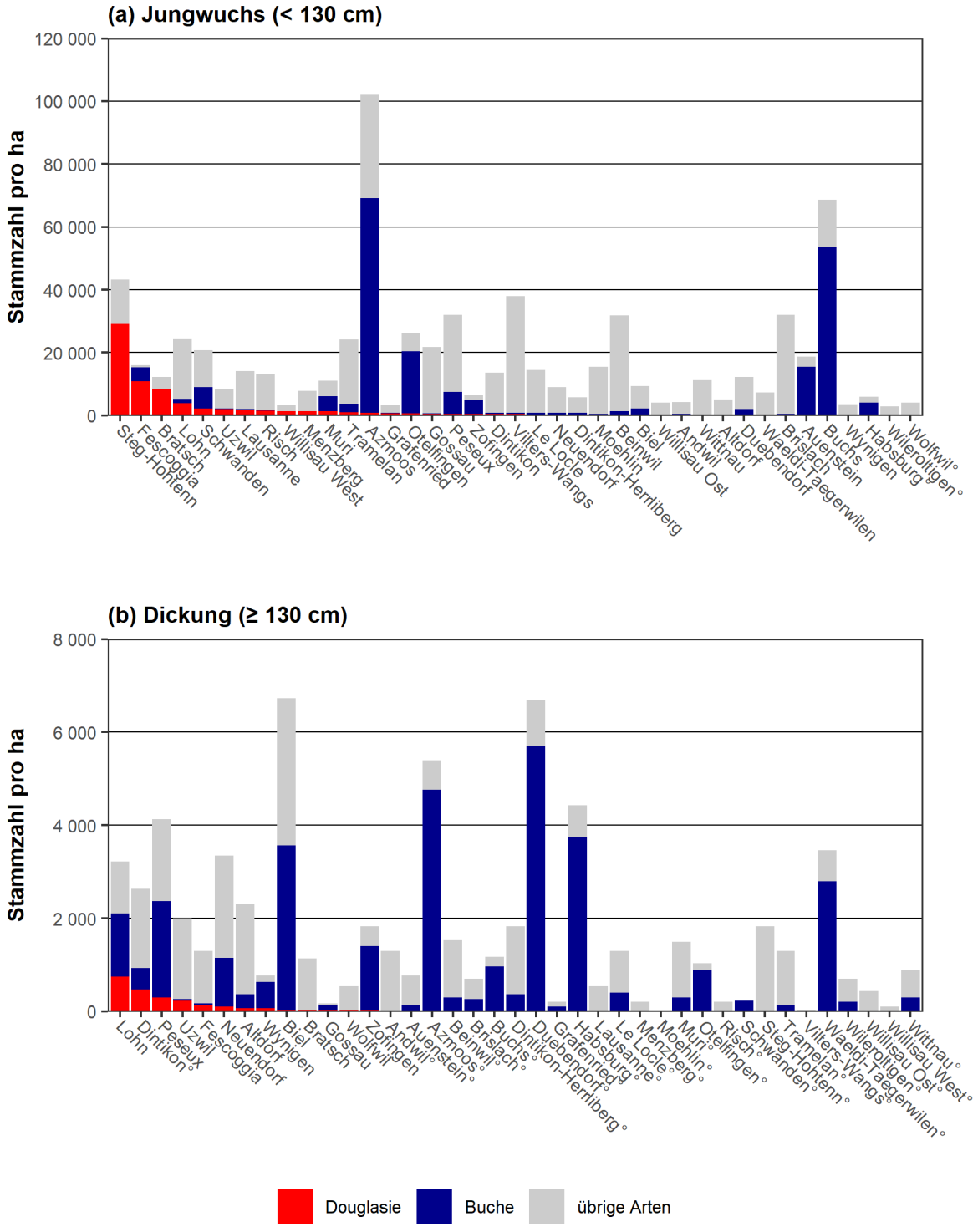


Abb 3 *Naturverjüngung von Douglasie, Buche und übrigen Arten in 39 Beständen in den zwei Höhenklassen (a) Jungwuchs (Höhe < 130 cm) und (b) Dickung (Höhe ≥ 130 cm) Die Bestände sind nach der Stammzahl der Douglasienverjüngung geordnet. Das Symbol '°' kennzeichnet Bestände, in denen keine Douglasienverjüngung gefunden wurde. Die Kategorie 'übrige Arten' fasst 35 Baumarten zusammen, nämlich die übrigen Arten gemäss Abbildung 2 und zusätzlich Abies alba, Acer pseudoplatanus, A. platanoides, Fraxinus excelsior, Larix decidua, Picea abies, Pinus sylvestris, Quercus robur.*

In den Buchen- und Tannen-Buchenwäldern (Standortstypen 1 bis 20) wurde im Allgemeinen nur wenig Douglasienjungwuchs gefunden. Die Anteile betrugen zwischen 1% (Standortstypen 9, 12 und

29) und 8% (Standortstyp 8; Abbildung 4a). Nur im Schneesimsen-Buchenwald (Standortstyp 3; Bestand Fescoggia) dominierte Douglasie den Jungwuchs mit 68%. In der Dickung hatte die Douglasie Anteile zwischen 0% (Standortstypen 1, 9, 18, 19 und 20) und 10% (Standortstypen 3 und 8; Abbildung 4b). Die Buchenanteile variierten auf diesen Standortstypen zwischen 1% und 66% beim Jungwuchs bzw. 0% und 71% in der Dickung. Im Heidelbeer-Tannen-Fichtenwald (Standortstyp 29/46S; Bestand Willisau West) machte die Douglasie 41% und im Perlgras-Fichtenwald (Standortstyp 54; Bestand Steg-Hohtenn) 67% des Jungwuchses aus. Douglasien der Dickungsstufe wurden in beiden Beständen nicht gefunden. Im Hauhechel-Föhrenwald (Standortstyp 65; Bestand Bratsch) machte die Douglasie 69% des Jungwuchses aus, aber nur 3% der Dickung aus. Buchenverjüngung fehlte in diesen drei Beständen vollständig.

Zusammenhänge der Verjüngung mit Umweltvariablen

Douglasienjungwuchs (< 130 cm) war zahlreicher bei grösserem Lichtdurchlass (höhere mittlere Licht-Zeigerwerte der Krautvegetation), bei kühlerem Mikroklima (niedrigere mittlere Temperatur-Zeigerwerte der Krautvegetation), bei geringerem Deckungsgrad der Krautvegetation und bei kleinerer Streuauflage sowie in der Nähe von Samenbäumen (Tabelle 2). Diese Faktoren waren in allen besten Modellen enthalten. Einige Modelle zeigten auch einen positiven Zusammenhang mit der jährlichen Niederschlagssumme und der Anzahl Douglasien-Altbäume, während sich hohe Nährstoff-Zeigerwerte der Krautvegetation und eine hohe mittlere Jahrestemperatur negativ auf den Douglasienjungwuchs auswirkten. Die Stammzahlen des Buchenjungwuchses waren umso grösser, je höher die mittlere Jahrestemperatur und die jährliche Niederschlagssumme an einem Ort waren. Wie bei der Douglasie sanken die Stammzahlen bei viel Krautbedeckung (Tabelle 2). Der Buchenjungwuchs korrelierte zudem negativ mit der Lichtverfügbarkeit und der Humusauflage (mittlere Licht- und Humus-Zeigerwerte). Der Jungwuchs der übrigen Arten korrelierte wie derjenige der Douglasie negativ mit der Krautbedeckung und der Streuauflage, während die Stammzahl bei geringem Lichtdurchlass ähnlich wie bei der Buche grösser war (Tabelle 2). Ausserdem hatte der Jungwuchs der übrigen Arten einen schwach negativen Zusammenhang mit der bodennahen Temperatur.

Douglasien der Dickungsstufe waren umso zahlreicher, je höher der Anteil der Douglasien-Altbäume im Bestand war (Tabelle 2). Wie beim Jungwuchs war auch eine hohe Lichtverfügbarkeit (mittlere Licht-Zeigerwerte) in einigen Modellen förderlich, während in stark geneigten Beständen tendenziell weniger Douglasien der Dickungsstufe anzutreffen waren. Buchen der Dickungsstufe waren zahlreicher in Beständen wärmerer Lagen, bei geringerer Krautbedeckung sowie auf basenreicheren und feuchteren Böden (Tabelle 2). Ähnlich wie beim Jungwuchs, zeigten einige Modellen einen negativen Zusammenhang mit der Lichtverfügbarkeit (mittlere Licht-Zeigerwerte). Bei der Dickung der übrigen Arten gab es keine Faktoren, die in allen 16 besten Modellen enthalten waren (Tabelle 2). Am häufigsten enthalten waren pH, mittlerer Humus-Zeigerwert sowie Deckungsgrad der Krautvegetation, wobei die Verjüngung bei hohem pH zahlreicher war, während Humusauflage und Krautvegetation einen negativen Einfluss hatten.

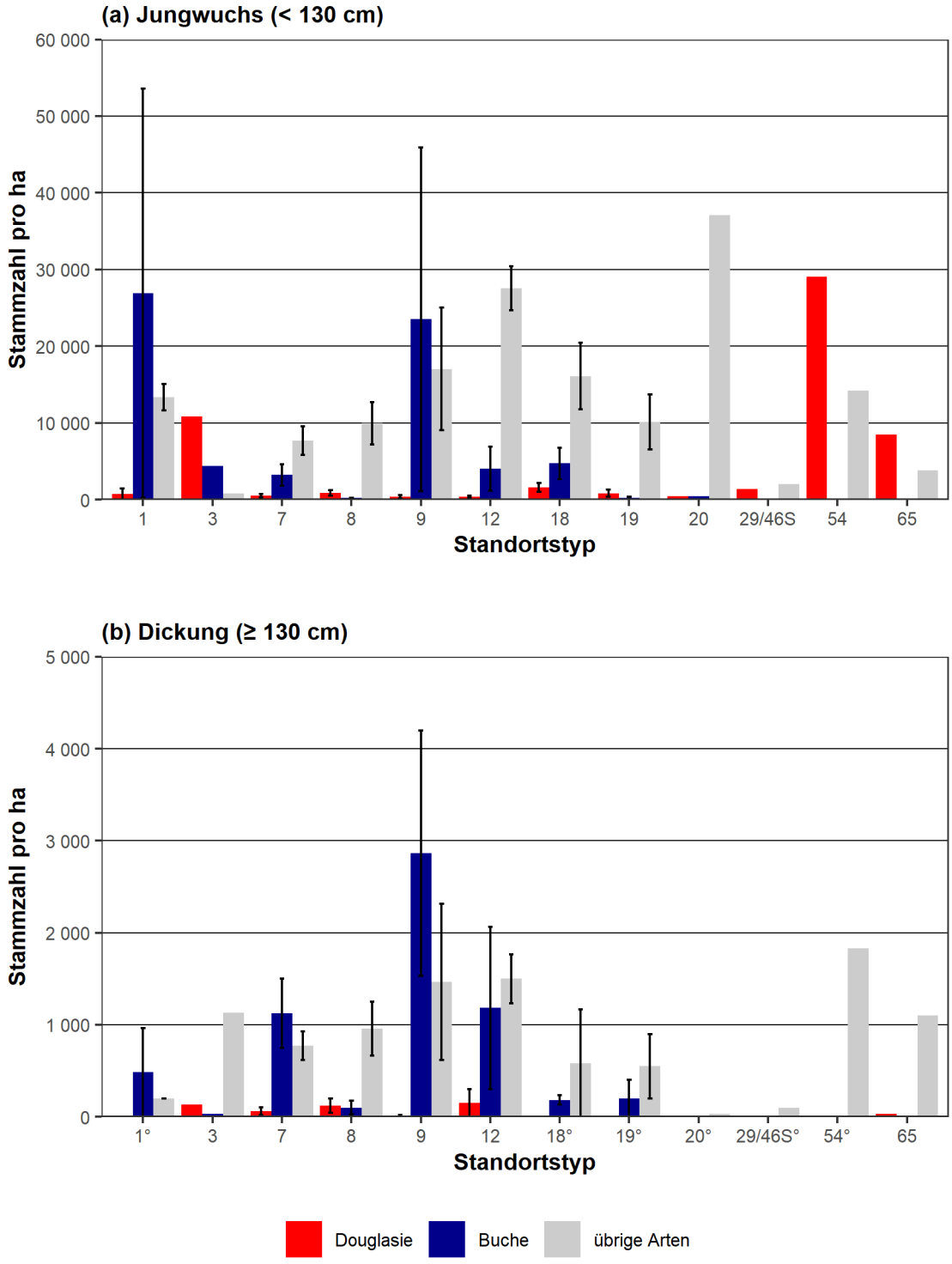


Abb 4 *Naturverjüngung von Douglasie, Buche und übrigen Arten gegliedert nach NaiS-Standortstypen (Frehner et al 2009) in den zwei Höhenklassen (a) Jungwuchs (Höhe < 130 cm) und (b) Dickung (Höhe ≥ 130 cm). Die Kategorie 'übrige Arten' fasst 35 Baumarten zusammen (siehe Abbildung 3). Das Symbol '°' kennzeichnet Standortstypen, in denen keine Douglasienverjüngung gefunden wurde. Fehlerbalken zeigen die Standardfehler über die Bestände pro Standortstyp. Standortstypen: 1 = Hainsimsen-Buchenwald (N = 2 Bestände), 3 = Schneesimsen-Buchenwald (N = 1), 7 = Waldmeister-Buchenwald (N = 17), 8 = Waldhirsen-Buchenwald (N = 6), 9 = Lungenkraut-Platterbsen-Buchenwald (N = 3), 12 = Bingelkraut-Zahnwurz-Buchenwald (N = 2), 18 = Waldschwingel-Tannen-Buchenwald (N = 2), 19 = Ahorn-Eschen- und Tannen-Buchenwald (N = 2), 20 = Hochstauden-Tannen-Buchenwald (N = 1),*

29/46S = Übergang Ulmen-Eschenwald zu Heidelbeer-Tannen-Fichtenwald (N = 1), 54 = Typischer Perlgras-Fichtenwald (N = 1), 65 = Hauhechel-Föhrenwald (N = 1).

Tab 2 *Resultate der multiplen Regressionsanalyse für die abhängigen Variablen (A) Jungwuchs (Höhe < 130 cm) und (B) Dickung (Höhe ≥ 130 cm) von Douglasie, Buche und übrigen Baumarten (N = 238 Probekreise). Es wird der Durchschnitt der besten Modelle mit ΔAICc < 2 angegeben: für Douglasie 26 (< 130 cm) bzw. 16 (≥ 130 cm) beste Modelle, für Buche 7 (< 130 cm) bzw. 12 (≥ 130 cm) beste Modelle und für die konkurrierenden übrigen Baumarten 12 (< 130 cm) bzw. 25 (≥ 130 cm) beste Modelle. Die signifikanten Variablen (**fett**) waren in allen besten Modellen enthalten, die übrigen nur in einzelnen (Abkürzungen siehe Tabelle 1)*

(A) Jungwuchs (Höhe < 130 cm)

	Douglasie			*Buche*			*übrige Baumarten*		
Erklärende Variable	**Schätzwert**	**SE**	***P***	**Schätzwert**	**SE**	***P***	**Schätzwert**	**SE**	***P***
Z_L	0.95	0.19	**<0.0001**	-0.46	0.21	**0.0292**	-0.40	0.14	**0.0037**
Veg	-0.72	0.17	**<0.0001**	-0.59	0.17	**0.0004**	-0.48	0.11	**<0.0001**
Z_T	-0.48	0.18	**0.0098**	-0.31	0.25	0.2189	-0.21	0.12	0.0770
Dist	-0.46	0.17	**0.0070**	-	-	-	-	-	-
Streu	-0.43	0.15	**0.0031**	-	-	-	-0.31	0.09	**0.0006**
N_J	0.17	0.19	0.3586	0.71	0.31	**0.0223**	-0.01	0.04	0.8984
Z_N	-0.11	0.18	0.5392	1.37	0.36	**0.0001**	0.11	0.16	0.4955
Pflege	0.09	0.23	0.7015	-	-	-	-	-	-
N_{Dou}	0.05	0.13	0.6690	-	-	-	-	-	-
Z_F	-0.05	0.14	0.7148	-0.02	0.10	0.8385	-0.14	0.17	0.4031
pH	0.01	0.06	0.8792	0.09	0.25	0.7099	0.01	0.04	0.8942
T_J	-0.01	0.06	0.8956	1.51	0.37	**0.0001**	-	-	-
LAI	0.00	0.04	0.9096	-	-	-	-	-	-
Z_H	0.00	0.03	0.9337	-0.53	0.25	**0.0312**	-0.17	0.14	0.2197
Neig	-	-	-	0.02	0.09	0.8592	0.03	0.07	0.7183

(B) Dickung (Höhe ≥ 130 cm)

	Douglasie			*Buche*			*übrige Baumarten*		
Erklärende Variable	**Schätzwert**	**SE**	***P***	**Schätzwert**	**SE**	***P***	**Schätzwert**	**SE**	***P***
Misch	1.10	0.41	**0.0077**	-	-	-	-	-	-
Neig	-0.54	0.71	0.4471	-0.15	0.21	0.4517	-0.05	0.11	0.6670
Z_L	0.14	0.32	0.6494	-0.24	0.19	0.2122	0.00	0.03	0.9129
pH	0.08	0.33	0.8087	1.10	0.33	**0.0011**	0.38	0.22	0.0779
Veg	-0.07	0.26	0.7926	-0.62	0.14	**<0.0001**	-0.12	0.14	0.4026
Dist	-0.04	0.23	0.8485	-	-	-	-	-	-
T_J	-0.03	0.21	0.8819	0.85	0.32	**0.0081**	0.00	0.03	0.9559
LAI	-0.02	0.13	0.8568	-0.01	0.06	0.8794	-	-	-
Z_F	0.01	0.12	0.9127	0.59	0.21	**0.0053**	0.01	0.06	0.8278
Streu	-	-	-	-0.02	0.08	0.7798	-	-	-
Z_H	-	-	-	-0.02	0.09	0.8143	-0.18	0.19	0.3389
Z_N	-	-	-	0.02	0.09	0.8530	0.07	0.14	0.6044
Z_T	-	-	-	-	-	-	0.06	0.12	0.6069

Diskussion

Bei den systematischen Verjüngungsaufnahmen vom Sommer 2017 wurden in nahezu allen Beständen Douglasien-Sämlinge oder -Recklinge gefunden. Allerdings wurde der Jungwuchs in 90% der Bestände von anderen Baumarten, insbesondere der Buche, dominiert. In lediglich vier Beständen machte die Douglasie den grössten Anteil im Jungwuchs aus (Bratsch VS, Steg-Hohtenn VS, Fescoggia TI und Willisau-West LU). Im Gegensatz dazu wurde in keinem der Bestände eine Dominanz der Douglasie in der Dickung (≥ 130 cm) gefunden. Douglasien der Dickungsstufe waren nur in einem Drittel der Bestände vorhanden und machten weniger als einen Viertel der Verjüngung dieser Stufe aus (23% in Lohn SO, 20% in Gossau SG, 18% in Dintikon-Rieteberg AG und weniger in den übrigen Beständen). In der Hälfte der Bestände herrschte die Buche vor und in den übrigen Beständen eine andere einheimische Baumart. Zusammenfassend wurde in den Douglasien-Altbeständen zwar Douglasienverjüngung gefunden, doch dominierten in keinem der Bestände Douglasien in der Dickung.

Treiber der Verjüngung

Die statistische Analyse zeigte, dass Jungwuchs bei allen Baumarten bzw. Artengruppen nur bei geringer Krautbedeckung zahlreich vorkam (Tabelle 2). Es ist bekannt, dass sich eine dichte Krautvegetation, die sich in Tieflagen auf produktiven Böden unmittelbar nach der Öffnung von Beständen einstellt, negativ auf die Etablierung von Baumkeimlingen auswirkt. Dies kann einerseits auf die Konkurrenz um die Ressourcen Licht, Wasser und Nährstoffe zurückgeführt werden, andererseits aber auch mit einer höheren Präsenz von Prädatoren wie zum Beispiel Mäusen unter der Krautvegetation zusammenhängen (z.B., Vandenberghe et al 2006; Royo & Carson 2008). Welcher dieser Faktoren wichtiger ist, hängt stark von der jeweiligen Baumart ab. Studien aus Südwestdeutschland bestätigen, dass eine dichte Krautschicht das Aufkommen von Douglasien-Keimlingen reduzierte (Guntermann 1989; Knoerzer et al 1995). Deren weitere Entwicklung war durch die Krautvegetation jedoch nicht beeinträchtigt (Knoerzer et al 1995).

In unserer Analyse war der Douglasienjungwuchs weniger zahlreich in Beständen mit Krautvegetation, die eine hohe mittlere Temperatur anzeigt. Dieser mikroklimatische Effekt (Z_T) war deutlich stärker als derjenige des Makroklimas (T_J), der mit dem Douglasienjungwuchs nicht korrespondierte. Zellweger et al (2020) haben ebenfalls auf die Bedeutung des Mikroklimas für den Unterwuchs - und damit auch für die Verjüngung - hingewiesen, insbesondere hinsichtlich des Klimawandels. Der spärliche Douglasienjungwuchs bei warmem Mikroklima ist jedoch keine direkte Folge höherer Temperaturen, sondern hängt wohl mit der Produktivität ($-Z_N$) der Standortstypen zusammen: Auf tiefgründigen genügend mit Wasser versorgten Böden, die in den Tieflagen verbreitet sind, wachsen sowohl Krautvegetation als auch Laubbäume ($+Z_N$ für Buche) rasch zu einer dichten Decke, durch welche junge Douglasien kaum hindurchwachsen können.

Die Douglasie benötigt sowohl für den Anwuchs als auch für die Etablierung 20–40% der Lichtintensität unter freiem Himmel (Mailly & Kimmins 1997; Drever & Lertzman 2003; Harrington 2006), während Buche und andere Laubbaumarten im Vergleich zur Douglasie schattentoleranter sind (Niinemets & Valladares 2006). Unsere Erhebung bestätigt, dass die Douglasie im Vergleich zur Buche für eine erfolgreiche Verjüngung auf mehr Licht angewiesen ist. Lichtreichere Verhältnisse können als Folge von unterschiedlichen Störungen wie z.B. Windwurf und/oder forstliche Eingriffe entstehen (Bindewald & Michiels 2018). Die Schattenbaumart Buche hingegen wächst in schattigen Verhältnissen rascher, wodurch sie gegenüber der Douglasie im Vorteil ist (Knoerzer & Reif 1996; Spellmann et al 2015; Moser et al 2021, dieses Heft).

Eine mächtige Streuauflage führte zu kleineren Stammzahlen bei der Douglasie und der Gruppe der übrigen Arten, was wohl auf die ungünstigen Keimungsbedingungen zurückzuführen ist, die es den Keimlingen erschwert, ausreichend Wasser zu erreichen (Tschopp et al 2014). Knoerzer (1999) bestätigte dies für die Keimung von Douglasien insbesondere auf Standorten mit mächtiger Nadelstreuauflage.

In der vorliegenden Analyse zeigte sich, dass mehr Douglasienjungwuchs nahe bei Samenbäumen zu finden war, was durch die limitierte Samenausbreitung durch Wind erklärt werden kann: Douglasiensamen sind rund fünf Mal leichter als Tannensamen, aber etwa doppelt so schwer wie Fichten-,

Lärchen- und Waldföhrensamen (Burkart 2018). Sie werden auch in Hauptrichtung vom Wind selten weiter als 100 m verfrachtet (Roy 1960).

Die Dickung der Buche und tendenziell auch der übrigen Baumarten der Dickungsstufe waren sowohl in Beständen mit wenig Krautvegetation als auch an Standorten mit höherem pH zahlreicher als bei dichter Krautvegetation und tiefem pH. Hingegen korrespondierte die Anzahl Douglasien der Dickungsstufe stark mit der Dichte an Douglasien-Altbäumen. Einige Modelle zeigten auch einen negativen Zusammenhang zwischen der Anzahl Douglasien in der Dickungsstufe und der Hangneigung sowie einen positiven Zusammenhang mit der Lichtverfügbarkeit auf. Dass der Anteil der Douglasie an der Mischung derart stark mit der erfolgreichen Etablierung der Art zusammenhängt, kann mehrere Gründe haben. Auf der einen Seite bedeutet ein hoher Douglasienanteil im Altbestand einen steten Samendruck (engl. «propagule pressure»), womit die Chance steigt, dass sich ab und zu ein Individuum etablieren kann. Auf der anderen Seite kann ein hoher Mischungsanteil davon zeugen, dass die Douglasie in einem Bestand gezielt gefördert worden ist. Mehr als 200 Douglasienstämme ≥ 130 cm pro Hektare wurden in vier Beständen auf der Alpennordseite gefunden. In keinem dieser Bestände dominierte die Douglasie annähernd die Dickung. In drei der vier Bestände wurden deutliche Anzeichen von kürzlich erfolgten Pflegemassnahmen zur Förderung der Douglasie festgestellt.

Verjüngung auf verschiedenen Waldstandorten

Mehr als 90% der in dieser Studie berücksichtigten Douglasien-Altbestände wuchsen auf Buchenwald- und Tannen-Buchenwaldstandorten (Standortstypen 1-20; Frehner et al 2009). In diesen Beständen vermag sich die Douglasie ohne Pflegemassnahmen gegenüber den Laubbaumarten, insbesondere der Buche, nicht durchzusetzen. Aufgrund ihrer geringen Konkurrenzkraft ist heute auf solchen Standorten kaum damit zu rechnen, dass sich die Douglasie stark ausbreiten wird. Auf schwach sauren Standorten kann die Konkurrenz durch Buchen und andere Laubbaumarten sogar derart stark sein, dass eine erfolgreiche Pflege zugunsten der Douglasie kaum möglich oder nicht wirtschaftlich ist (Ammann 2020). Auf kalkreicheren Standorten leidet die Douglasie, sofern freier Kalk im Oberboden vorhanden ist, an Chlorose und fällt oft aus (Perakis et al 2006; Mainwaring et al 2014).

Eine Ausnahme in der betrachteten Stichprobe war der halboffene Tessiner Bestand Fescoggia (Standortstyp 3), in welchem die Douglasie mit 68% den grössten Anteil im Jungwuchs hatte. In der Dickungsstufe wurden in diesem Bestand ebenfalls Douglasien gefunden, jedoch nur in geringer Zahl. Es bleibt zu beobachten, ob sich die Douglasie in diesem Bestand in den nächsten Jahren vermehrt etablieren wird.

Die beiden Walliser Bestände Bratsch (Hauhechel-Föhrenwald, Standortstyp 65) und Steg-Hohtenn (Perlgras-Fichtenwald, Standortstyp 54), in denen die Douglasien der Jungwuchsstufe neben Fescoggia die höchsten Stammzahlen der ganzen Stichprobe erreichten, zeichnen sich durch wenig Bewuchs mit Kräutern auf flachgründigen, mageren Böden (ca. pH 7) und eine halboffene Bestandesstruktur aus. Weil die betreffenden Waldstandorte in der untersuchten Stichprobe deutlich untervertreten waren, liessen sich allerdings keine statistisch gesicherten Aussagen ableiten. Der hier beobachtete Verjüngungserfolg muss dennoch eingeordnet werden: Die Douglasie kommt im stark austrocknenden Südhang von Bratsch mit den wiederholten Trockenheitsphasen sowohl als ausgewachsener Baum als auch als Sämling und Reckling sehr gut zurecht (Abbildung 5), dies im Unterschied zur Waldföhre, die selbst auf einer Höhe von 1350 m ü. M. erhöhte Mortalität erfährt. Dass Douglasien-Sämlinge unter trockenen und nährstoffarmen Bedingungen im Vergleich zu Eiche, Tanne, Fichte und Waldföhre besser gedeihen, wird auch von einer experimentellen Studie an der WSL bestätigt (Moser et al 2021, dieses Heft) und kann u.a. mit der fein verzweigten, im Keimlingsalter eher oberflächlichen Wurzelstruktur der Douglasie erklärt werden (Moser et al 2016). Diese Wurzelstruktur ermöglicht den Douglasien-Keimlingen eine effiziente Nährstoffaufnahme aus dem Oberboden, was insbesondere auf kargen, austrocknenden Böden vorteilhaft zu sein scheint. Ähnliche Beobachtungen wie in der vorliegenden Studie wurden in Waldbeständen des Schwarzwalds und Österreichs gemacht (Knoerzer & Reif 1996; Essl 2005), wo die Douglasie auf ähnlich trockenen und/oder nährstoffarmen Standorten angebaut wurde und sich teilweise so zahlreich verjüngte, dass sie als invasiv bezeichnet wurde (Nehring et al 2013). Die starke Naturverjüngung der Douglasie in den zwei Walliser Beständen beschränkte sich in den Probekreisen allerdings auf den Jungwuchs. Douglasien der Dickungsstufe waren dort nur vereinzelt vorhanden, im

Gegensatz zu Fichte, Tanne und verschiedenen Laubbaumarten. Allerdings wurde die Anzahl der anwachsenden Douglasien durch kürzlich durchgeführte forstliche Eingriffe lokal reduziert.

Das Wild beeinflusst die Douglasie insbesondere durch Schlagen und Schälen (Forster & Odermatt 2017). Für vergleichende Quantifizierungen sind hierzu weiterführende Untersuchungen nötig.

Die vier Bestände mit einem beträchtlichen Anteil Douglasien der Dickungsstufe stockten auf Waldmeister- und Waldhirsen-Buchenwald-Standorten (Standortstypen 7 und 8). Ohne Pflegemassnahmen würden die Douglasien hier von Buchen überwachsen (Ammann 2020). Da Pflegemassnahmen auch in mehreren anderen Beständen beobachtet wurden, liess sich die Wirkung der Jungwaldpflege allerdings statistisch nicht belegen.



***Abbildung 5**. Zum Teil üppiger Jungwuchs in einem alten Douglasienbestand oberhalb von Bratsch, Kt. Wallis, auf 1350 m ü. M. (Bild: T. Wohlgemuth).*

Folgerungen für die Praxis

Da die Douglasie als Baumart gilt, die mit zukünftigen Klimabedingungen besser zurechtkommt als manche einheimische Baumart, ist davon auszugehen, dass sie in Zukunft auch in der Schweiz vermehrt gepflanzt wird. Im Schweizer Mittelland wurden Douglasien vor 80 bis 130 Jahren besonders auf produktiven Standorten angepflanzt. Wie unsere Untersuchungen bestätigen, kann sich Douglasienverjüngung auf solchen Standorten heute aufgrund der Konkurrenz durch einheimische Baumarten, insbesondere der Buche, natürlicherweise nicht durchsetzen. Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass Douglasien, an produktiven Standorten gezielte Fördermassnahmen benötigen, wobei im Einzelfall unter Berücksichtigung der Standortverhältnisse zwischen Aufwand und Ertrag abgewogen werden muss.

Die Resultate weisen aber auch darauf hin, dass auf trockenen und wenig produktiven Standorten, auf denen raschwüchsige Laubbäume nährstofflimitiert sind und ihre Konkurrenzkraft gegenüber der Douglasie verlieren, eine zahlreiche Verjüngung der Douglasie möglich ist. Auf solchen zur Austrocknung neigenden Standorten, die in Zukunft häufiger werden könnten, ist eine Beobachtung der

Verjüngungsdynamik dringend zu empfehlen, um eine unkontrollierte Ausbreitung der Douglasie nötigenfalls zu verhindern.

Dank

Wir danken Ueli Wasem für die Mithilfe bei den Feldaufnahmen, sowie Roger Köchli und Marco Walser für die Unterstützung bei der Aufbereitung und Analysen der Bodenproben, Daniel Scherrer für die Bereitstellung der Raum- und Klimadaten und Martin Heggli für Unterstützung bei der Erstellung der Abbildungen und Kommentare zum Manuskript. Die Studie wurde durch den Wald- und Holzforschungsfonds WHFF unterstützt.

Tendances à l'expansion et force concurrentielle du douglas en Suisse

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco) se rajeunit naturellement en Europe depuis le milieu du XXe siècle. S'il s'avérait qu'il évince les essences indigènes, il devrait être considéré et traité comme essence envahissante. Étant donné que les données empiriques sur l'étendue effective de la régénération naturelle et de l'expansion du douglas en Suisse font encore largement défaut, la régénération a été étudiée dans 39 peuplements de douglas. Les données montrent que la part du douglas dans le recrû (hauteur < 130 cm) était inférieure à 5 % dans la plupart des peuplements. Le douglas dominait dans cette classe de hauteur avec > 40 % dans 4 des 39 peuplements (10 %). Le nombre de tiges dans le recrû était corrélée positivement avec la proximité des arbres semenciers et à la transmission de la lumière, mais négativement avec le couvert de la végétation herbacée, l'épaisseur de la litière et la valeur écologique de température moyen de la végétation herbacée. Un fourré de douglas (hauteur ≥ 130 cm) était présent dans cinq peuplements (13 %) dans des proportions comprises entre 10 % et 23 %, en particulier dans les peuplements comportant une grande proportion de vieux douglas. Dans presque la moitié des peuplements (19 sur 39, 49 %), le hêtre, plus tolérant à l'ombre, dominait le fourré.

Sur le Plateau suisse, le douglas a principalement été planté sur des stations productives de hêtres. Il est fortement limité sur ces stations en raison de sa faible compétitivité dans les phases du recrû et du fourré par rapport au hêtre et à d'autres feuillus et serait évincé en l'absence de soins. En revanche, sur des stations sèches et maigres, ce résineux peut pousser et s'établir dans les trouées. Sur ces stations, il est conseillé de surveiller son expansion et de la contrôler si nécessaire.

Spreading tendencies and competitive ability of Douglas fir in Switzerland

Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco) has regenerated naturally in Europe since the middle of the 20th century. If it were to displace native tree species, it would have to be considered as an invasive species. Since empirical data on the effective extent of the natural regeneration and spread of Douglas fir in Switzerland are still largely lacking, regeneration was investigated in 39 Douglas fir stands. The data showed that the proportion of Douglas fir in the young growth (height < 130 cm) was less than 5% in the majority of stands. Douglas fir dominated the young growth with > 40% in 4 of 39 stands (10%). The proportion of Douglas fir young growth correlated positively with the proximity to seed trees and light transmission of the canopy, but negatively with ground vegetation cover, litter abundance and the mean temperature indicator value of the ground vegetation. In the thicket (height ≥ 130 cm) Douglas fir occurred in five stands (13%) with proportions between 10% and 23%, in particular in stands with a high proportion of old Douglas fir trees. In almost half of the stands (19 of 39; 49%) the more shade tolerant beech dominated the thicket.

On the Swiss plateau, Douglas fir was mainly planted on productive beech forest sites. This conifer species is strongly limited on such sites due to its low competitive ability compared to beech and other deciduous trees in the young growth and thicket phases. It would therefore be displaced on such sites without care measures. On dry and poor sites, however, Douglas fir can grow and establish successfully. On these sites, it is recommended to closely monitor its spread and to implement control measures if necessary.

M2 Douglasien-Sämlinge im Wettstreit mit mitteleuropäischen Baumarten

Barbara Moser Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Esther R. Frei Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Christoph Bachofen Ecole Polytech Fed Lausanne EPFL (CH)
Ulrich Wasem Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Thomas Wohlgemuth Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)

Zusammenfassung

In der Vergangenheit wurde die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) in der Schweiz vorzugsweise auf mässig feuchten, produktiven Waldstandorten angebaut. Im Hinblick auf den Klimawandel dürfte sie als Zukunftsbaumart jedoch vermehrt auch auf trockeneren Standorten gepflanzt werden. Um abschätzen zu können, unter welchen Bedingungen die gebietsfremde Baumart in der Verjüngungsphase gegenüber einheimischen Baumarten konkurrenzfähig ist, wurden acht Baumarten (Douglasie, Bergahorn, Buche, Fichte, Tanne, Stiel- und Traubeneiche, Waldföhre) während drei Jahren im Versuchsgarten gezogen und deren Wachstum unter verschiedenen Umweltbedingungen (viel/wenig Licht, viel/wenig Wasser, viel/wenig Nährstoffe) gemessen und verglichen. Bei ausreichender Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit wuchs die Douglasie zwar höher als die Tanne und ebenso hoch wie die Fichte, aber deutlich weniger hoch als die Waldföhre und die vier Laubbaumarten. Unter wasser- und/oder nährstofflimitierten Bedingungen hingegen überwuchs sie nicht nur die anderen Nadelbäume, sondern auch die Traubeneiche. Bei gleichzeitig eingeschränktem Lichtdurchlass übertraf ihr relativer Höhenzuwachs alle Baumarten ausser dem Bergahorn. -Diese Resultate stützen Erfahrungen aus der Praxis und zeigen, dass sich die Douglasie auf mässig trockenen Eichen-Standorten natürlich etablieren und dort die einheimischen Baumarten möglicherweise konkurrenzieren kann. Auf tiefgründingen Buchen-, Fichten- und Tannenstandorten hingegen, wird sie als mässig schattentolerante Art auch in Zukunft ohne Pflegemassnahmen nicht aufkommen.

Keywords: invasiveness, drought, light, nutrients, tree seedlings, *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*

Einleitung

In der Vergangenheit wurde die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in Mitteleuropa bevorzugt auf Standorten gepflanzt, wo auch die Fichte gut gedeiht (Kohnle et al 2021, in diesem Heft), d.h. auf mässig feuchten, eher nährstoffreichen und somit produktiven Standorten. Entsprechend stehen grosse, oft über 100-jährige Douglasien (Bürgi & Diez 1986) heute vor allem auf Waldmeister- und Waldhirsen-Buchenwald-Standorten (Waldstandorte 7 und 8 nach Ellenberg & Klötzli 1972; Frei et al 2021, in diesem Heft). In den letzten Jahren wurde die Douglasie immer mehr als Ersatzbaumart für die im Mittelland standortsfremde und durch zunehmende Trockenheit und Borkenkäferbefall gefährdete Fichte gehandelt (Brang et al 2016, Spiecker et al 2019). Die Douglasie ist etwas trockentoleranter als die Fichte (Niinemets & Valladares 2006) und bis jetzt weniger anfällig auf Insektenbefall. Allerdings leiden insbesondere junge Bäume häufig unter Pilzkrankheiten wie z.B. der Douglasienschütte, wobei die Gebirgs-Douglasie deutlich anfälliger ist als die Küsten-Douglasie (Dubach & Queloz 2017, s. auch Diskussion in Kohnle et al 2021, in diesem Heft). Demgegenüber stehen ein rasches Wachstum und ähnlich der Lärche ein grosser Holzwert (Brang et al 2016). Ausserdem gilt die Douglasie aufgrund ihrer Verjüngungsökologie und ihres geringen Ausbreitungspotenzials in Forstkreisen als Art mit einer geringen Fähigkeit zur Verdrängung anderer Arten (Vor et al 2015). Letzteres wurde in Umweltschutzkreisen verschiedentlich in Frage gestellt, hat man doch in Douglasien-Beständen insbesondere bei Pilzen, Arthropoden und Vögeln geringere Artenzahlen und Veränderungen der Artenzusammen-setzung im Vergleich mit Fichten-, Buchen- und Eichenbeständen festgestellt (Tschopp et al 2015; Wohlgemuth et al 2021, in diesem Heft).

In vielen nationalen Gesetzgebungen werden gebietsfremde Arten als invasiv bezeichnet, wenn von ihnen ein erhöhtes Gefährdungspotenzial für natürliche Ökosysteme, Biotope oder Arten ausgeht (Vor et al 2016, Pötzelsberger et al 2020). Belege für zahlreiche Verjüngung der Douglasie auf trockenen, nährstoffarmen Standorten in Deutschland und Österreich (Knoerzer & Reif 1996, Essl 2005) werfen die Frage auf, unter welchen Standortsbedingungen eine Verdrängung einheimischer Baumarten durch die Douglasie möglich ist (Tschopp et al 2015). In Experimenten wurde gezeigt, dass die Konkurrenzstärke von Douglasien-Sämlingen gegenüber schnellwachsenden Laubbäumen unter trockenen und schattigen Bedingungen erhöht ist: So produzierten trockengestresste Douglasien bei 12% Lichtdurchlass immer noch 50% der Biomasse, die sie bei voller Sonneneinstrahlung produzierten, während die Roterle (*Alnus rubra* Bong.) nur noch knapp 20% Biomasse aufbauen konnte (Chan et al 2003). Dies könnte auf eine vergleichsweise hohe Konzentration von Feinwurzeln in den oberen Bodenschichten zurückzuführen sein (Lozanova et al 2019), die jedoch bei grosser Trockenheit im Vergleich zu Baumarten mit ausgeprägt tiefgründigem Wurzelwerk zu erhöhter Mortalität führen kann (Moser et al 2016). Da die Douglasie bis jetzt nur selten auf trockenen und nährstoffarmen Standorten angebaut wurde, sind Beobachtungen von natürlicher Verjüngung nur bedingt aussagekräftig (Bindewald & Michiels 2018; Frei et al 2021, in diesem Heft). Um abzuklären, unter welchen Standortsbedingungen natürliche Douglasienverjüngung einheimische Baumarten verdrängen könnte, haben wir in einem Gartenexperiment die Wuchskraft von sieben einheimischen Baumarten und der gebietsfremden Douglasie unter verschiedenen, künstlich erzeugten Umweltbedingungen verglichen, die unterschiedliche Waldlücken mit mittlerer bzw. hoher Lichtverfügbarkeit, hoher bzw. geringer Nährstoffverfügbarkeit und viel bzw. wenig Niederschlag simulieren. Hierzu wurden Samen der acht Baumarten im Versuchsgarten in kleinen, vereinfachten Ökosystemen, sogenannten Mesokosmen, ausgesät und das Wachstum der unter gegenseitiger Konkurrenz wachsenden Sämlinge während drei Jahren verfolgt. Nach einem zufälligen Spätfrostereignis im zweiten Versuchsjahr haben wir ausserdem untersucht, ob die Frostanfälligkeit der verschiedenen Baumarten von den Standortsbedingungen abhängt. Mit diesem Experiment konnten wir nur die früheste Verjüngungssphase bzw. den Verjüngungsansatz der Douglasie untersuchen. Ein schnelles Wachstum in den ersten Jahren ist jedoch oftmals entscheidend, wenn es darum geht, ob sich ein Individuum später durchsetzen kann (Coomes & Allen 2007, Moser et al 2015b).

Material und Methoden

Experimenteller Aufbau

Das Experiment fand im Versuchsgarten der Eidg. Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf statt (Abbildung 1). In Mesokosmen (kleine, vereinfachte Ökosysteme) wurden im April 2016 Samen der vier Nadelbaumarten (Douglasie, Fichte, Tanne, Waldföhre) und vier Laubbaumarten (Bergahorn, Buche, Stiel- und Traubeneiche) ausgesät (Abbildung 2; Samenherkunft s. Tabelle 1) und die daraus gekeimten Sämlinge während drei Jahren unter verschiedenen Umweltbedingungen aufgezogen. Der experimentelle Aufbau ist in Zhang et al (2020) detailliert beschrieben. Die einzelnen Mesokosmen (1 m x 1 m Oberfläche x 0.5 m Tiefe) wurden mit einem nährstoffarmen Substrat aus Quarzsand (40%), Weisstorf (20%), Bläschiefer (20%), Bims (16%) und Substratton (4%) gefüllt, um danach mit Zugabe von Dünger unterschiedliche Nährstoffverfügbarkeit zu simulieren (Substrat pH 7.3, Mai 2018). Die Mesokosmen waren in Dreiergruppen angeordnet, in denen jeweils die gleichen Niederschlags- und Lichtbedingungen herrschten (Abbildung 3). Die insgesamt 18 Dreiergruppen waren in drei Blöcken angeordnet, so dass jede Standortskombination dreimal repliziert war (Abbildung 1). Innerhalb eines Mesokosmos war jede Art mehrmals vorhanden (Details s. Abbildung 2). Der natürliche Niederschlag wurde von Mai bis Oktober mit Hilfe von Plexiglasrinnen mit V-Profil variiert, die über jeder Dreiergruppe installiert waren. Bei der Hälfte der Dreiergruppen wurden die Rinnen mit der Öffnung nach unten montiert, damit der gesamte Niederschlag die Mesokosmen erreichte (R_{100}; Abbildung 3a,b), bei den übrigen waren die Rinnen so montiert, dass 50% des Niederschlags abgeführt wurde (R_{50}; Abbildung 3c,d). Da in Monaten mit wenig oder gar keinem Niederschlag alle Behandlungsvarianten gleich wenig Wasser erhalten und die Pflanzen der Kontrollgruppe ebenfalls unter Trockenstress leiden, wurden die Mesokosmen in Monaten mit wenig Niederschlag zusätzlich von Hand bewässert. Dabei wurde darauf geachtet, dass die

monatliche Niederschlagssumme (natürlicher Niederschlag plus Bewässerung) höchstens das langjährige monatliche Mittel der Region (Messstation Zürich-Fluntern, MeteoSchweiz; R_{100}) bzw. die Hälfte davon (R_{50}) erreichte (s. Zhang et al 2020). So wurde ausserdem sichergestellt, dass während extremen Trockenperioden, wie z.B. im Sommer 2018, nicht alle Sämlinge abstarben. Die Plexiglasrinnen wurden gleichzeitig zur Manipulation der Sonneneinstrahlung verwendet, in dem sie entweder transparent belassen oder mit schwarzer Folie abgedeckt wurden. In Kombination mit unterschiedlich abdunkelndem Schattiergewebe, das jeweils im Osten, Süden und Westen einer Dreiergruppe befestigt war, erhielten die Pflanzen entweder 58.0 ± 0.022 % (L_{60}; Abbildung 3a,c) oder 38.8 ± 0.021 % (L_{40}; Abbildung 3b,d) der photosynthetisch aktiven Strahlung (engl.: photosynthetically active radiation, abgekürzt PAR). Dies entspricht dem Mittelwert ± Standardfehler von drei Messungen an drei verschiedenen Tagen im August und September 2018. Gemessen wurde $PAR_{Mesokosmos}/PAR_{Umgebung}*100$ (Details s. Zhang et al 2020). In einem typischen Buchenwald gelangen zwischen 2 % und 24 % der PAR bis zum Waldboden bzw. den dort wachsenden Baumsämlingen (Damm et al 2020; Wohlgemuth et al, unveröffentlichte Daten). Die simulierten Lichtverhältnisse von 40% und 60% PAR entsprechen somit den Verhältnissen in mittleren bzw. grossen Waldöffnungen (Gálhidy et al 2006). Um verschiedene Nährstoffverfügbarkeiten zu simulieren, wurde in jedem Mesokosmos innerhalb einer Dreiergruppe unterschiedlich viel NPK-Dünger appliziert: Im ersten Jahr waren es 4.1/1.3/3.7 g N/P/K m^{-2} (N_{wenig}) bzw. 17.3/5.7/17.1 g N/P/K m^{-2} (N_{viel}), im zweiten und dritten Jahr 6.0/1.5/2.4 g N/P/K m^{-2} (N_{wenig}) bzw. 24.0/6.0/9.6 g N/P/K m^{-2} (N_{viel}). Die Düngermengen wurden aufgrund von Literaturangaben so gewählt, dass den Pflanzen bei N_{viel} potenziell mehr Stickstoff zur Verfügung stand als sie für den Aufbau ihrer Biomasse benötigen, während die Stickstoffverfügbarkeit bei N_{wenig} potenziell limitierend war. Um dem exponentiellen Wachstum der Sämlinge Rechnung zu tragen, wurden die Düngermengen nach einem Jahr erhöht. Das Experiment enthielt noch weitere Varianten von Niederschlag (150% des natürlichen Niederschlags) und Nährstoffverfügbarkeit (mittlere Menge NPK-Dünger). Da in diesen Varianten aus Zeitgründen nicht alle Parameter erhoben wurden, erfolgt die Auswertung dieser Daten zu einem späteren Zeitpunkt.



Abb 1 *Versuchsanlage im Garten der Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, mit Mesokosmen, in Dreiergruppen mit gleichem Niederschlag und Lichtverfügbarkeit angeordnet, diese wiederum in drei Blöcken gruppiert. Foto: Beate Kittl, WSL*

Tabelle 1 *Baumarten, Herkunft des Saatguts, Anzahl ausgesäte Samen (April 2016) sowie standardisierte Anzahl Individuen pro 10 cm x 10 cm Quadrat im Juni und Oktober 2017.*

Baumart			Samenherkunft	m ü. M.	Anz.	Anz.	Anz.
Nadelbäume							
Dou	Douglasie	*Pseudotsuga menziesii*	Washington, USA	435	10	3	1
Fi	Fichte	*Picea abies*	Bremgarten, AG	425	10	3	1
WFö	Waldföhre	*Pinus sylvestris*	Leuk, VS	630	10	3	1
Ta	Weisstanne	*Abies alba*	Leuk, VS	1250	10	3	1
Laubbäume							
BAh	Bergahorn	*Acer pseudoplatanus*	Arni, AG	575	5	2	1
Bu	Buche	*Fagus sylvatica*	Hausen, ZH	705	5	2	1
StE	Stieleiche	*Quercus robur*	Aristau, AG	453	3	2	1
TrE	Traubeneiche	*Quercus petraea*	Erlach, BE	380	3	2	1

Die Sämlinge wurden jeweils im Herbst gezählt und vermessen. Wenn in einem Quadrat (s. Abbildung 2) genügend Individuen vorhanden waren, wurde eine Zufallsstichprobe davon geerntet und bei diesen Individuen die Höhe (Stammfuss bis Ansatz Endknospe; 2016–2018), der Stammdurchmesser (am Stammfuss; 2018) sowie die Blatt- und Stammbiomasse gemessen (2016–2018). Bei den Buchen mussten im Herbst 2016 Keimlinge nachgepflanzt werden, da in vielen Quadraten die Bucheckern entweder gar nicht gekeimt oder alle Individuen eingegangen waren. Für die Nachpflanzung wurden 6 Monate alte Pflanzen verwendet, die in einer Forstbaumschule aus dem gleichen Saatgut gezogen worden waren. Um die gegenseitige Konkurrenz innerhalb eines Quadrates zu regulieren, wurde die maximale Anzahl Individuen pro Quadrat nach dem vollständigen Blattaustrieb im Frühsommer 2017 sowie im Herbst 2017 standardisiert (Tabelle 1). Im Herbst 2018 wurden alle Pflanzen geerntet und deren Höhe und Stammdurchmesser gemessen. Bei 10 zufällig ausgewählten Individuen pro Art und Standortskombination wurden zudem die ober- und unterirdische Biomasse bestimmt. Dazu wurden die Wurzeln der Pflanzen sorgfältig ausgegraben und entwirrt (Abbildung 4).

Im Frühjahr 2017 wurde in einem Block der Zeitpunkt des Blattaustriebs erhoben. Dazu wurde wöchentlich festgehalten, bei welchen Individuen die Blattknospe geöffnet und das erste Blatt sichtbar war. Nach den Spätfrostnächten vom 19.–21.04.2017 stellten wir grössere Frostschäden fest. Am 4./5.05.2017 wurde deshalb die Anzahl Sämlinge mit Frostschäden gezählt.

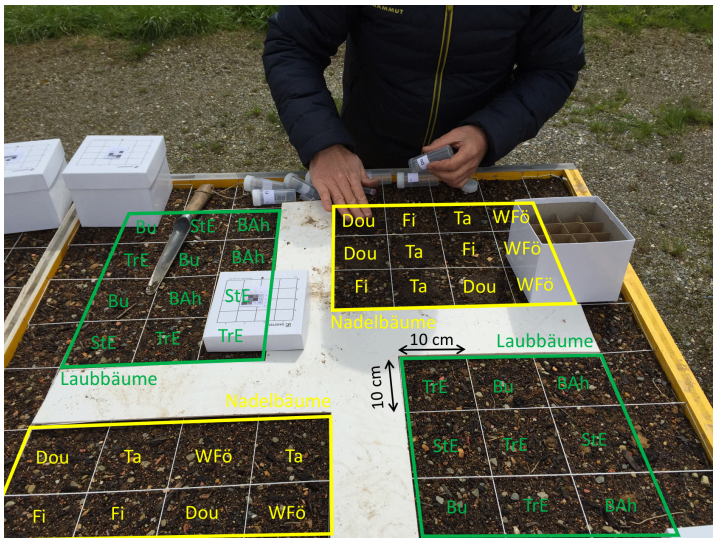


Abb 2 *Samen von acht Baumarten wurden im April 2016 in Mesokosmen (1 m x 1 m x 0.5 m tief) ausgesät. Dabei waren die Nadel- und Laubbäume in je zwei getrennten Quadranten angeordnet, um in den ersten zwei Jahren die Ausschattung der Nadelbäume durch die schneller wachsenden Laubbäume zu minimieren. Jeder Quadrant enthielt 12 Quadrate von 10 cm x 10 cm, wobei in jedem Quadrat mehrere Samen der gleichen Art ausgesät wurden (Anzahl Samen pro Quadrat und Art s. Tabelle 1). Jede Art wurde in insgesamt sechs Quadraten pro Mesokosmos aufgezogen. BAh Bergahorn, Bu Buche, Fi Fichte, StE Stieleiche, Ta Weisstanne, TrE Traubeneiche, WFö Waldföhre.*

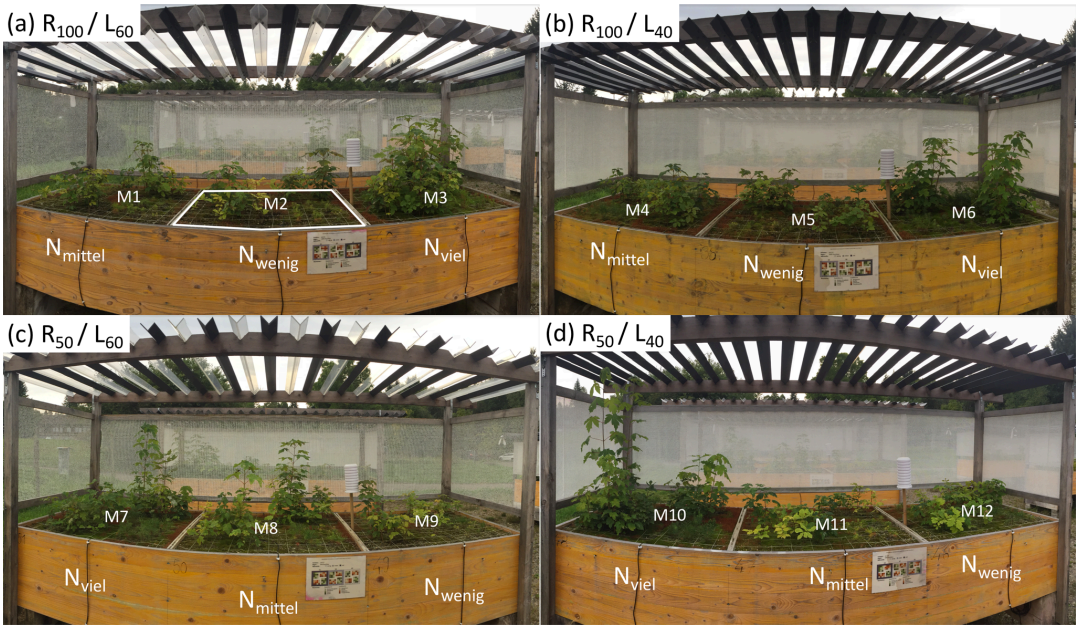


Abb 3 *Simulation verschiedener Standortsbedingungen mit Hilfe von Plexiglasrinnen, Schattiergewebe und Nährstoffzugabe. Niederschlag und Lichtverhältnisse wurden jeweils gemeinsam für einer Dreiergruppe von Mesokosmen (Plot) manipuliert. Innerhalb einer Dreiergruppe wurde jeder Mesokosmos (M1–M12; Split-Plot) mit einer unterschiedlichen Menge NPK-Dünger versorgt (Nviel, Nmittel, Nwenig). Der natürliche Niederschlag wurde mit unterschiedlich gerichteten Plexiglasrinnen mit V-Profil verändert: (a, b) Nach unten gerichtete Rinnen sorgten für 100% Niederschlagsdurchlass (R100), während (c, d) bei nach oben gerichteten Rinnen 50% des Niederschlags abgeführt wurde (R50). Die Plexiglasrinnen dienten gleichzeitig der Lichtmanipulation: (a, c) abwechselnd transparente und schwarze Rinnen sorgten in Kombination mit locker gewobenen Schattiergewebe für 60% Lichtdurchlass (L60), während (b, d) ausschliesslich schwarze Rinnen mit dichtem Schattiergewebe 40% der photosynthetisch aktiven Strahlung durchliessen (L40).*

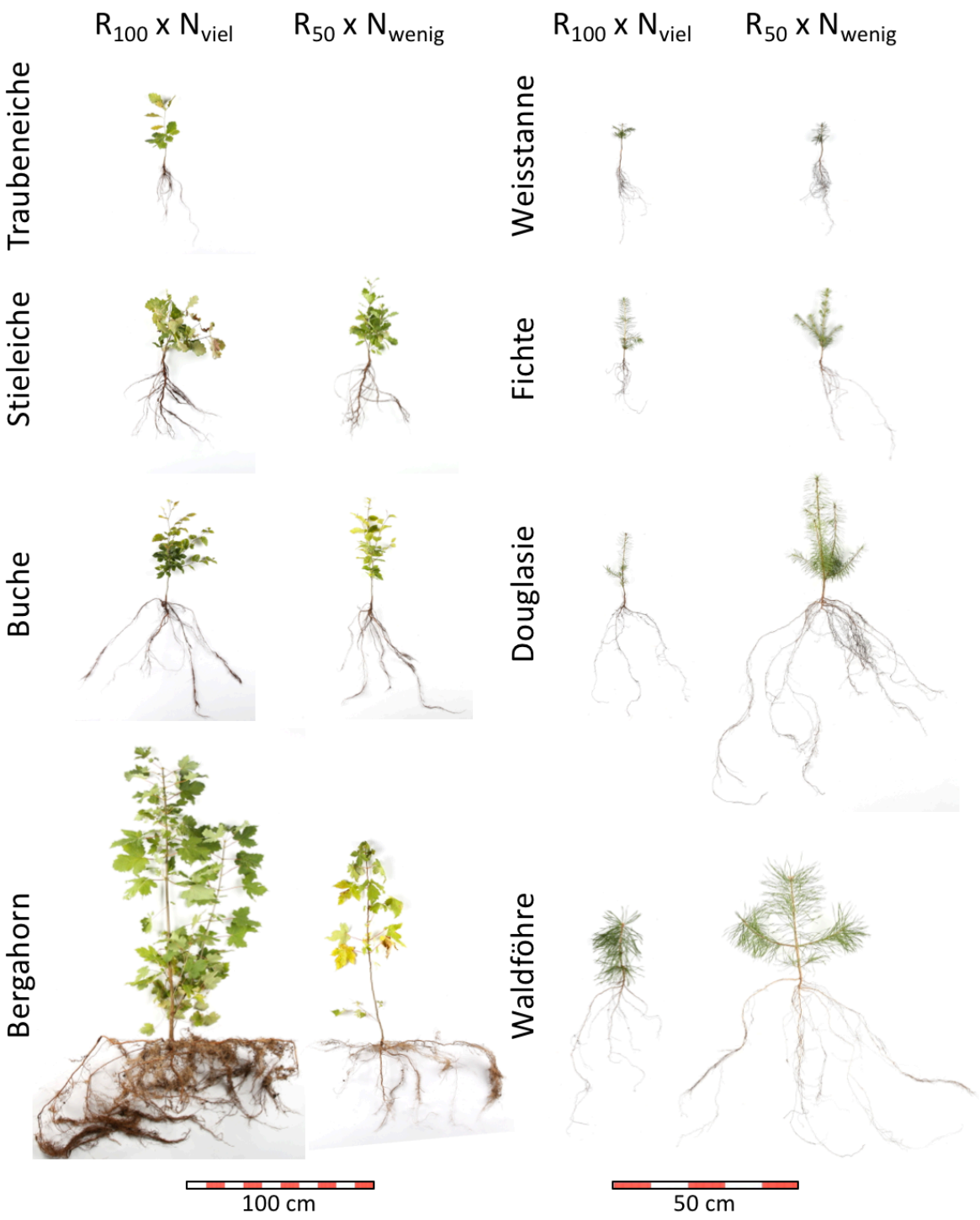


Abb 4 *Spross und Wurzeln von dreijährigen Individuen, die in Konkurrenz miteinander unter verschiedenen Umweltbedingungen gewachsen waren. R_{100}, R_{50}: 100% bzw. 50% des natürlichen Niederschlags; N_{viel},N_{wenig}: viel bzw. wenig Nährstoffe. Alle abgebildeten Pflanzen wuchsen bei 60% Lichtverfügbarkeit (L_{60}). Man beachte die unterschiedliche Vergrösserung bei Laub- (links) und Nadelbäumen (rechts). Die Fotos stammen von einem zufällig ausgewählten Individuum aus Block 2. Für die Traubeneiche ist bei R_{50} x N_{wenig} kein Bild vorhanden. Fotos: Gilbert Projer, WSL*

Datenanalyse

Mithilfe von gemischten linearen Modellen (engl. Linear Mixed Effect Models) wurden die Effekte von Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit sowie deren Interaktionen auf Spross-Biomasse und

Spross-Höhe der einzelnen Arten geprüft (R-Statistik-Paket lmerTest). Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit wurden wie bei einer Varianzanalyse (ANOVA) als Faktoren mit je zwei Niveaus betrachtet. Sie flossen als feste Effekte, die drei Blöcke als zufälliger Effekt in das Modell ein. Biomasse und Höhe wurden bei Bedarf ln-transformiert, um die Voraussetzungen von homogener Varianz und Normalverteilung der Residuen zu erfüllen. Um das Wachstum der Douglasie im Vergleich zu den einheimischen Arten zu quantifizieren, wurde innerhalb eines Mesokosmos für alle möglichen Kombinationen von Paaren der Douglasie mit einer bestimmten Vergleichsart der logarithmierte Quotient ln(Höhe Douglasie/Höhe Vergleichsart) bzw. ln(Biomasse Douglasie/Biomasse Vergleichsart) berechnet, was im Englischen als «log response ratio» (ln RR) bezeichnet wird. Anschliessend wurde mit einem Einstichproben-t-Tests für jede Art und Standortskombination die Abweichung des mittleren ln RR vom Erwartungswert Null (kein Unterschied zwischen den zwei Arten) geprüft. Bei signifikantem Testergebnis und positivem Quotient ist die Douglasie grösser/höher (bei negativem Quotient kleiner) als die Vergleichsart.

Resultate

Wachstum unter verschiedenen Standortsbedingungen

Der Bergahorn (BAh) dominierte in allen Mesokosmen, unabhängig von den simulierten Standortsbedingungen. Bei hoher Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit (L_{60} x R_{100} x N_{viel}) hatten die Bergahorn-Sämlinge am Ende der 3. Vegetationsperiode 350-mal mehr Spross-Biomasse produziert als die Weisstanne, die am langsamsten wachsende Art im Experiment. Im Vergleich zur Douglasie (Dou) hatte der Bergahorn 160-mal mehr Spross-Biomasse, während es bei der Buche 24-mal und bei der Stieleiche (StE) 16-mal mehr waren. Entsprechend war der Bergahorn auch die grösste Art und erreichte bei viel Wasser, Licht und Nährstoff eine durchschnittliche Höhe von 153.8 cm (± 8.6 cm Standardfehler). Unter den gleichen Bedingungen wurde die Stieleiche 38.8 cm (± 3.6 cm) hoch, die Buche (Bu) 35.8 cm (± 4.1 cm), die Douglasie und die Waldföhre (WFö) je 17.0 cm (± 1.1 cm), die Traubeneiche (TrE) 16.9 cm (± 3.2 cm), die Fichte (Fi) 12.6 cm (± 1.0 cm) und die Weisstanne (Ta) 7.5 cm (± 0.6 cm). Die Grösse des Bergahorns hing in erster Linie von der Nährstoffverfügbarkeit und in zweiter Linie von der Wasserverfügbarkeit ab (gemischtes lineares Modell: Nährstoffe P<0.001, Niederschlag P=0.002). Waren beide Ressourcen eingeschränkt (N_{wenig} x R_{50}), erreichte der Bergahorn noch zwei Drittel seiner maximalen Spross-Höhe und produzierte nur noch einen Drittel seiner maximalen Spross-Biomasse (N_{viel} x R_{100}). Die Reaktionen der übrigen Baumarten waren geprägt von der Wuchskraft des dominanten Bergahorns: war dessen Wachstum limitiert, erhöhte sich die Konkurrenzkraft der anderen Baumarten. Während der Bergahorn bei 50% Niederschlag z.B. kürzere Triebe bildete als bei 100% Niederschlag, war dies bei der Traubeneiche, der Waldföhre und der Douglasie gerade umgekehrt. Ähnliche Reaktionen waren bei der Spross-Biomasse festzustellen. Während hohe Nährstoffverfügbarkeit bei den meisten Arten erwartungsgemäss zu grösseren Individuen führte (gemischtes lineares Modell: BAh: Nährstoffe P<0.001; StE: Nährstoffe x Niederschlag x Licht P=0.031; TrE: Nährstoffe x Niederschlag P<0.001, WFö und Ta: Nährstoffe P<0.001; angegeben ist die jeweils höchste signifikante Interaktion), war die Spross-Höhe von Buche, Douglasie und Fichte indifferent gegenüber Nährstoffzugabe (Nährstoffe und deren Interaktionen P>0.05). Im Vergleich zu Wasser und Nährstoffen hatte die Verfügbarkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) nur bei wenigen Arten einen Einfluss auf Spross-Höhe oder Spross-Biomasse. Während die Buche bei 60% PAR gleich hohe Sprosse (P>0.05) aber mehr Spross-Biomasse (P=0.028) produzierte als bei 40% PAR, bildeten Fichte und Douglasie bei 60% PAR kürzere Sprosse (Fi: P=0.046; Dou: P=0.003) bei gleichbleibender Spross-Biomasse (Fi und Dou: P>0.05). Auch der Bergahorn reagierte auf die Lichtverfügbarkeit, doch war seine Reaktion abhängig vom Niederschlag und der Nährstoffverfügbarkeit (Spross-Biomasse: Licht x Nährstoffe x Niederschlag P=0.040).

Douglasie im Vergleich zu einheimischen Laubholz- und Nadelbaumarten

Im Vergleich zu den einheimischen Laubbaumarten und der Waldföhre produzierte die Douglasie in den ersten drei Jahren weniger Spross-Biomasse (Abbildung 5). Mit dieser Biomasse bildete sie jedoch höhere oder gleich hohe Sprosse wie Tanne, Fichte, Waldföhre und Traubeneiche (Abbildung 6). Bei wenig Licht, wenig Niederschlag und geringer Nährstoffverfügbarkeit (L_{40} x R_{50} x N_{wenig}), erreichte sie

sogar die gleiche Höhe wie die Stieleiche. Nur die Buche und der Bergahorn waren unter diesen Bedingungen noch grösser. Der relative Höhenzuwachs der Douglasie von der zweiten zur dritten Vegetationsperiode (Höhe 2018/Höhe 2017) war beträchtlich (Abbildung 7). Insbesondere unter nährstoffarmen und schattigen Verhältnissen (L_{40} x R_{100} x N_{wenig} bzw. L_{40} x R_{50} x N_{wenig}) war der relative Zuwachs der Douglasie deutlich grösser als bei den einheimischen Baumarten (ausgenommen Bergahorn).

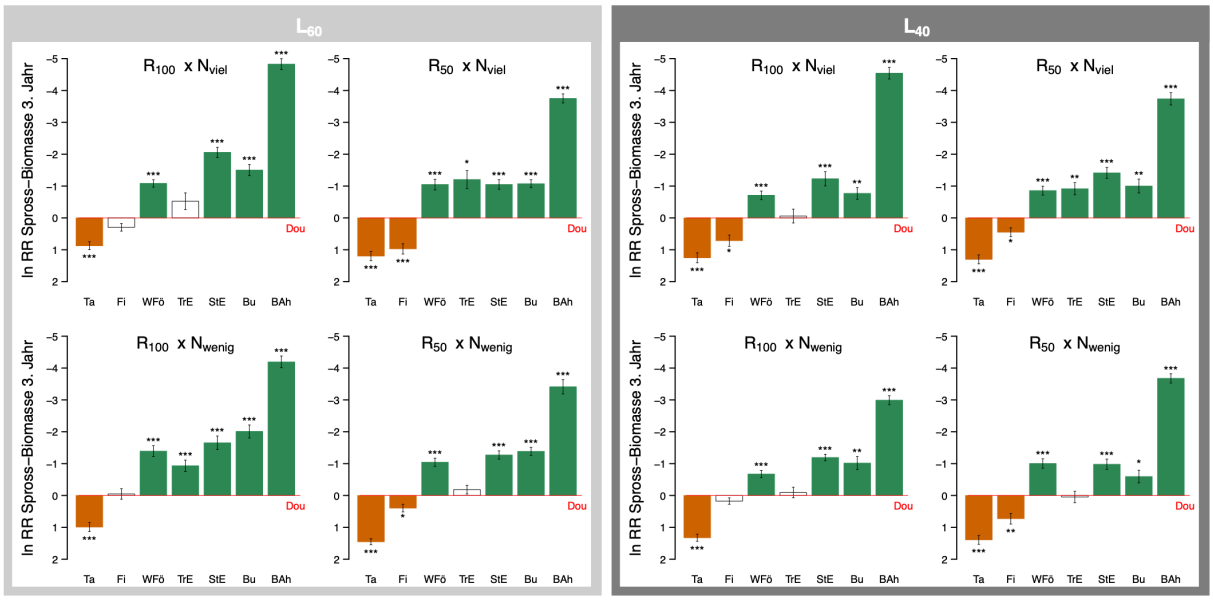


Abb 5 *Vergleich der* ***Spross-Biomasse*** *der Douglasie mit sieben mitteleuropäischen Baumarten am Ende der dritten Vegetationsperiode anhand des logarithmierten Verhältnisses der beiden Arten (ln RR): ln(Spross-Biomasse Douglasie/Spross-Biomasse Vergleichsart). ■ Orange Balken bedeuten, dass die Vergleichsart im 3. Jahr weniger Biomasse hatte als die Douglasie (Dou, rote Linie); □ weisse Balken bezeichnen Arten, die ähnlich viel Biomasse produzierten wie die Douglasie; ■ grüne Balken haben Arten, die mehr Biomasse als die Douglasie produzierten. Angegeben sind jeweils Mittelwert ± Standardfehler; *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05 (Einstichproben-t-Tests, P-Werte korrigiert für multiple Vergleiche nach Benjamini & Hochberg 1995). Ta Weisstanne, Fi Fichte, WFö Waldföhre, TrE Traubeneiche, StE Stieleiche, Bu Buche, BAh Bergahorn.*

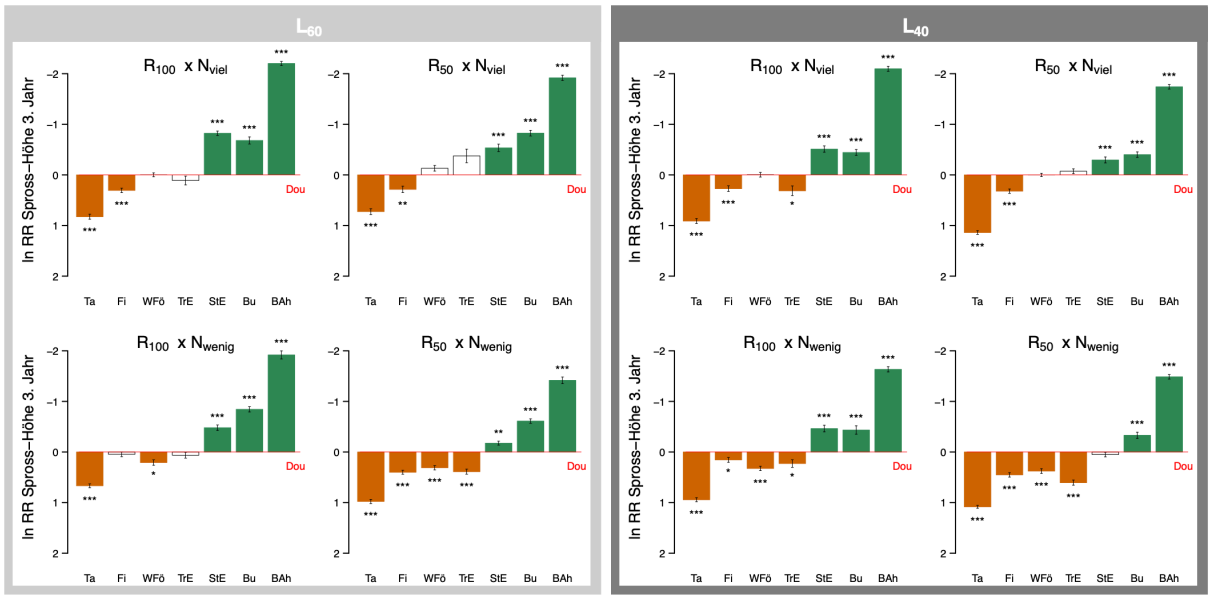


Abb 6 *Vergleich der* ***Spross-Höhe*** *der Douglasie mit sieben mitteleuropäischen Baumarten am Ende der dritten Vegetationsperiode anhand des logarithmierten Verhältnisses der beiden Arten (ln RR): ln(Spross-Höhe Douglasie/ Spross-Höhe Vergleichsart). Details siehe Abbildung 5.*

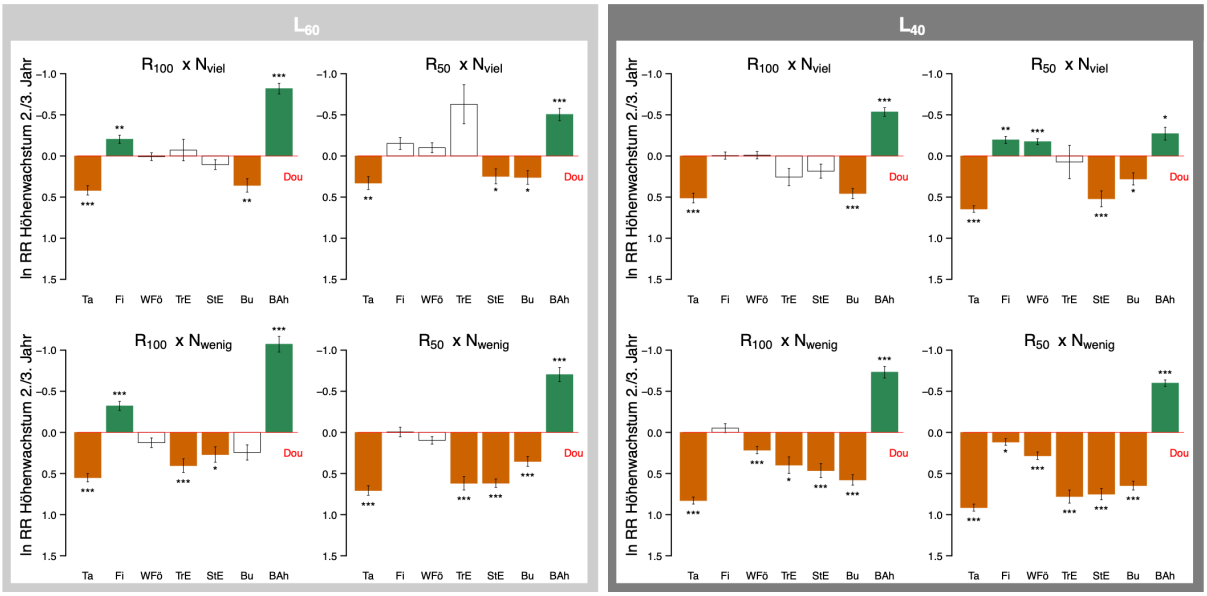


Abb 7 *Vergleich des relativen* ***Höhenwachstums*** *der Douglasie (Höhe 2018/Höhe 2017) mit sieben mitteleuropäischen Baumarten anhand des logarithmierten Verhältnisses der beiden Arten (ln RR): ln(rel. Höhenwachstum Douglasie/ rel. Höhenwachstum Vergleichsart). Details siehe Abbildung 5.*

Spätfrost 2017

Zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode 2017 folgten auf überdurchschnittlich milde Frühlingstemperaturen scharfe Frostnächte (MeteoSchweiz, Klimabulletin Frühling 2017), die im Versuchsgarten der WSL vom 19.–21. April Nachttemperaturen von -2.9 °C und -3.1 °C brachten. Bei den Nadelbäumen erlitten die bereits vollständig ausgetriebenen Waldföhren keine und die unter nährstoffarmen Bedingungen erst spärlich ausgetriebenen Weisstannen nur wenig Frostschäden (Abbildung 8 und 9). Bei der Fichte zeigten 41% (N_{viel}) bzw. 33% (N_{wenig}) der Individuen Frostschäden, während bei der Douglasie 49% (N_{viel}) bzw. 47% (N_{wenig}) betroffen waren (Abbildung 8). Im Gegensatz zu den Nadelbäumen führte früher Blattaustrieb bei den Laubbäumen zu grösseren Frostschäden. So wiesen beim Bergahorn (N_{viel} und N_{wenig}), der am frühesten austreibenden Art, sowie bei Stiel- und Traubeneiche unter nährstoffreichen Bedingungen mehr als 50% der Pflanzen Frostschäden auf. Dagegen waren bei der spät austreibenden Buche nur 11% (N_{viel}) bzw. 13% (N_{wenig}) der Pflanzen von Frost betroffen. Im Gegensatz zur Nährstoffverfügbarkeit hatten unterschiedliche Lichtverhältnisse und Niederschlagsmengen im Vorjahr (Regendächer und Beschattung wurden erst Ende Mai, also nach dem Frost, installiert) bei keiner Baumart einen Einfluss auf das Ausmass der Frostschäden (gemischte lineare Modelle: P>0.05 bei allen Baumarten).



Abb 8 *Frostschäden bei der Douglasie infolge der Frostnächte vom 19.–21. April 2017. Foto: U. Wasem, WSL*

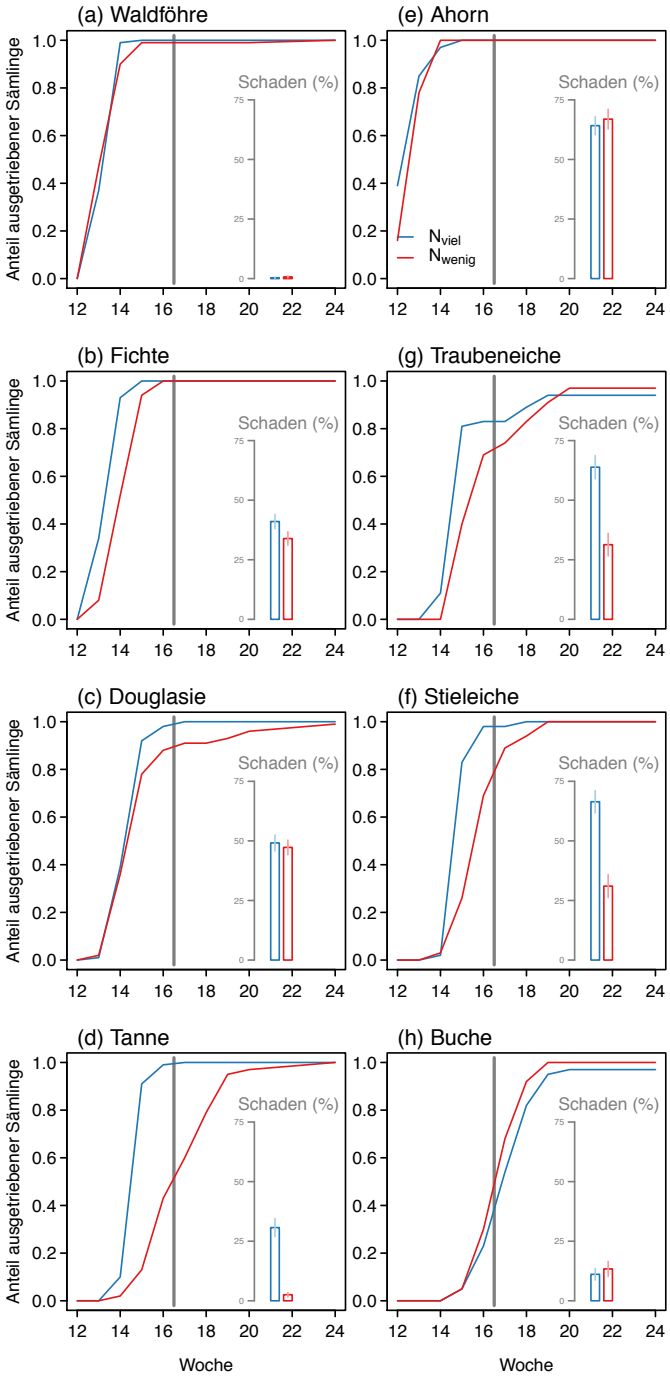


Abb 9 *Blattaustrieb 2017 und Spätfrostschäden bei den untersuchten Baumarten: kumulierter Anteil der Sämlinge mit ausgetriebenen Knospen in Abhängigkeit von der Nährstoffverfügbarkeit (N_{viel} vs. N_{wenig}), erhoben zwischen dem 23.03.2017 (Woche 12) und dem 12.06.2017 (Woche 24) in Block 2. Die blaue Linie entspricht dem Austrieb unter N_{viel}, die rote unter N_{wenig}, der graue Balken zeigt die Spätfrostnächte vom 19.-21.04.2017. Kleine Graphik: Anteil Sämlinge mit Frostschaden, erhoben am 04./05.05.2017 in allen Mesokosmen (Mittelwert ± Standardfehler aller Quadrate). Blaue Balken: N_{viel}; rote Balken: N_{wenig}.*

Diskussion

Die Douglasie ist in einzelnen Forstbetrieben, speziell jenen in tiefen Lagen, längst Teil der Strategie zur Anpassung des Waldes an ein wärmeres Klima, auch wenn sie in den offiziellen Baumartenempfehlungen der Kantone zum Teil nicht deutlich hervorgehoben wird oder gar fehlt (z.B. Flückiger

2016). Aufgrund verschiedener Berichte über ihre Trockenresistenz (z.B. im Wallis; Eilmann & Rigling 2012, Lévesque et al 2015) wird die Douglasie nicht mehr nur auf mässig feuchten, nährstoffreichen Standorten (Bégin 1992) sondern auf einem breiten Spektrum von Standortstypen eingesetzt (z.B. Flückiger 2016). Da in der Schweiz langjährige Erfahrungen mit der Douglasie auf solchen Standorten fehlen, drängt sich die Frage auf, wie gut sie sich dort im Vergleich zu einheimischen Baumarten verjüngen und allenfalls sogar von dort ausbreiten kann. Um dies zu testen, haben wir unser Experiment so aufgebaut, dass die Mesokosmen Waldlücken simulieren, auf denen unterschiedliche Kombinationen von Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit herrschen. Ähnlich wie bei einem Gap-Modell (Bugmann & Huber 2020) können die Mesokosmen von verschiedenen Baumarten besiedelt werden, und je nach den herrschenden Bedingungen werden sich die einen oder anderen durchsetzen. Dass sich der Bergahorn bei allen Standortsbedingungen als konkurrenzstärkste Art erwies (Abbildung 4), war etwas überraschend, da die Art in ungestörten Wäldern selten so dominant auftritt. Dies deutet einerseits darauf hin, dass die Baumart bei ausreichenden Ressourcen, insbesondere Licht und Nährstoffe, der Buche und den Eichen davonwächst (Hein et al 2009, Petriţan et al 2009). Auch in Windwurffolgeflächen entwickelte sich der Bergahorn in Konkurrenz mit anderen Baumarten im frühen und fortgeschrittenen Verjüngungsstadium am besten (Schönenberger 2002, Brang et al 2015). Anderseits wird der Bergahorn im Bestand oft und stark verbissen (Diaci 2002, Kupferschmid & Brang 2010). Ausserdem haben junge, rasch aufgeschossene Pflanzen wegen des starken Höhenwachstums schwache Stämme, die das Eigengewicht oft nicht tragen können und in der Folge umfallen (Hein et al 2009). Die Dominanz des Bergahorns in unserem Experiment zeigt auf, dass sich die Douglasie in Beständen mit hoher Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit nicht durchsetzen kann, also dort wo die standortsgerechten Baumarten Bergahorn, Buche und Stieleiche gut wachsen. Dass die Douglasie in der Sämlings- und Jugendphase unter der Konkurrenz durch eine ausgedehnte Kraut- und Strauchschicht leidet, ist sowohl aus ihrem Ursprungsgebiet in Nordamerika (Cole et al 2018) wie auch aus Europa (Petriţan et al 2012) bekannt. Deshalb wird ihr Wuchs in kommerziellen Beständen in Nordamerika mit grossflächigem Einsatz von Herbiziden gefördert. Das experimentelle Entfernen der konkurrenzierenden Kraut- und Strauchvegetation führte bei 4–9 Jahre alten, gepflanzten Douglasien zu einem steigenden Durchmesserzuwachs jedoch nicht zu grösseren Pflanzen (Wagner & Radosevich 1991, Petriţan et al 2012). Bei unseren 3-jährigen Pflanzen war es gerade umgekehrt: unter nährstoffarmen und/oder wasserlimitierten Bedingungen war der Bergahorn deutlich weniger produktiv und die Konkurrenz für die übrigen Arten entsprechend kleiner. Dies führte dazu, dass die Douglasie mit unveränderter Biomasse höher wuchs. Generell war die Douglasie bei limitierten Ressourcen den übrigen Arten vor allem bezüglich Höhenwachstum und weniger bezüglich Biomassenproduktion überlegen (Abbildungen 5–7). Dieses Verhalten in der frühen Etablierungsphase verschafft der mässig schattentoleranten Douglasie einen Konkurrenzvorteil. Dass die Douglasie den einheimischen Baumarten auf nährstoffarmen, eher trockenen Standorten überlegen ist, könnte mit der Dichte ihres Wurzelwerks in den obersten Bodenschichten zusammenhängen. Im Gegensatz zu Waldföhre oder Buche konzentriert die Douglasie ihre Feinwurzeln in den nährstoffreichen obersten 0–15 cm des Waldbodens (Moser et al 2016, Lozanova et al 2019), was ihr offensichtlich selbst unter eher trockenen Bedingungen eine effiziente Nährstoffaufnahme erlaubt. Allerdings besteht durch diese Wurzelarchitektur auf sehr trockenen Standorten wie z.B. an südexponierten Hängen in den Tieflagen des Rhone- und Rheintals in einem zukünftigen Klima auch Austrocknungsgefahr. Demgegenüber ist die Waldföhre besser an solche Bedingungen angepasst, weil sie bereits im Keimlingsstadium darauf ausgelegt ist, mit ihren Wurzeln rasch in tiefe, bei Trockenheit weniger schnell austrocknende Bodenschichten zu gelangen (Richter et al 2012, Moser et al 2015a). Diese Einschätzung deckt sich mit derjenigen von Niinemets & Valladares (2006), die die Douglasie ähnlich den einheimischen Stiel- und Traubeneichen als mittelmässig trockentolerant einstufen (Abbildung 10). Generell passen unsere Resultate gut mit der Einreihung der untersuchten Baumarten in ein Schatten- und Trockentoleranz-Spektrum überein: so kann man sagen, dass sich die Douglasie in der Anwuchsphase auf nährstoffreichen, nicht wasserlimitierten Standorten wegen ihrer mässigen Schattentoleranz nicht gegen die einheimischen Buchen, Fichten und Tannen durchsetzen wird (Abbildung 10, x-Achse). Im Gegensatz dazu wird sie auf eher trockenen und/oder nährstoffarmen Standorten ähnlich konkurrenzstark wie Stiel- und Traubeneichen sein (Abbildung 10, y-Achse). Dabei könnte ihr die eher geringe Beliebtheit beim Wild (Kupferschmid & Brang 2010) auf solchen Standorten einen Vorteil gegenüber

den Eichen verschaffen. Allerdings werden grössere Individuen gerne gefegt, weshalb ein natürliches Aufkommen der Douglasie in Gebieten mit viel Schalenwild selten ist. Im Vergleich zu den anderen Koniferen erlitt die Douglasie nach dem Spätfrost im April 2017 die grössten Frostschäden (Abbildungen 8 und 9). Die Frostempfindlichkeit limitiert die Verbreitung vieler Baumarten (Sakai & Larcher 1987) und regelmässige Spätfröste werden auch in Zukunft in weiten Teilen Mitteleuropas erwartet (Kodra et al 2011, Ma et al 2019). Milde Temperaturen gefolgt von Nächten <0 °C sind für die Douglasie nicht nur im Frühjahr sondern auch im Herbst ein Problem (Chakraborty et al 2019). Das Wachstum der Douglasie könnte deshalb in Zukunft wiederholt durch Spätfröste gebremst werden. Nur im Vergleich zum früh austreibenden Bergahorn, und unter nährstofflimitierten Bedingungen auch im Vergleich zu Trauben- und Stieleiche, hat die Douglasie eine stärkere Resistenz gegenüber Spätfrosten.

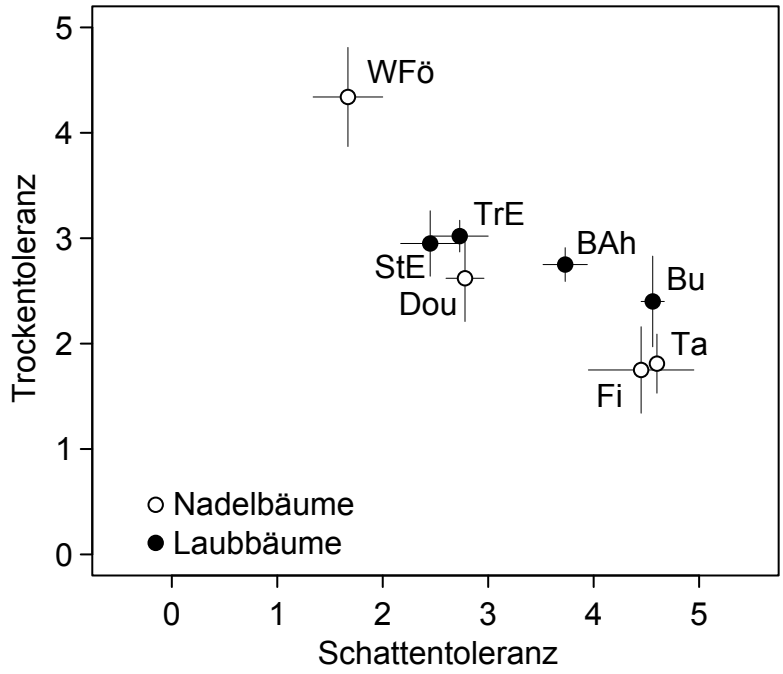


Abb 10 *Schatten- und Trockentoleranz der Douglasie im Vergleich zu den wichtigsten Hauptbaumarten des Schweizer Mittellands mit Daten aus Niinemets und Valladares (2006). Die Skala reicht von 0 (keine Toleranz) bis 5 (maximale Toleranz). Die Punkte zeigen die mittlere Schattentoleranz (x-Achse) bzw. Trockentoleranz (y-Achse) verschiedener Studien, die horizontalen und vertikalen Linien entsprechen dem Standardfehler. BAh Bergahorn, Bu Buche, Fi Fichte, Ta Weisstanne, TrE Traubeneiche, StE Stieleiche, WFö Waldföhre.*

Folgerungen

Auf nährstoffreichen und nicht wasserlimitierten Standorten, wo die einheimische Buche gut gedeiht, wird sich die mässig schattentolerante Douglasie ohne Pflegemassnahmen kaum durchsetzen können. Dasselbe gilt für trockene Föhrenstandorte, wo sie der Waldföhre in der frühen Etablierungsphase wegen ihres wenig tiefgründigen Wurzelwerks unterlegen ist (Moser et al 2016). Auf eher trockenen, nährstofflimitierten Standorten, die in den Tieflagen Zentraleuropas von Eichen dominiert sind, ist ihr Ausbreitungspotenzial hingegen beträchtlich. Dort vermag sie die Traubeneiche bereits in den ersten drei Jahren höhenmässig zu überwachsen (Abbildung 6). Die enormen Wachstumsraten (Abbildung 7) deuten darauf hin, dass sie in späteren Jahren auch die Stieleiche und die Buche einholen könnte. Dies deckt sich mit Erfahrungsberichten aus Deutschland und Österreich, wo sich die Douglasie auf bodensauren Eichenstandorten besonders reichlich vermehrt (Essl 2005).

Dank

Wir danken J. Hafner, U. Wasem, A. Perret-Gentil, A. Glanzmann, F. Fässler, R. Winiger, E. Rommel, L. Bächli, F. Baumgarten, M. Dobbertin, Y. Zhang, S. Ott, A. Ennen, L. Schnell, A. Gregori, A. Rutzer und S. Strebel für ihre Mitarbeit bei Aufbau und Unterhalt des Experiments sowie bei der Ernte und Verarbeitung des Pflanzenmaterials. Die Fotos der ausgegrabenen Individuen wurden in Zusammenarbeit mit Gilbert Projer, WSL, gemacht. Die Studie wurde durch den Wald- und Holzforschungsfonds WHFF unterstützt.

Competition between Central European tree seedlings and Douglas fir

In Switzerland, Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) has been cultivated primarily on mesic, productive forest sites. In view of changing climatic conditions, however, the species might gain importance on drier sites. To evaluate under which conditions this exotic tree species might outcompete natives during the recruitment stage, seedlings of eight species (Douglas fir, sycamore, beech, spruce, silver fir, pedunculate oak, sessile oak, Scots pine) were grown in a common garden for three years and their growth was measured under varying environmental conditions (high/low light availability, high/low water availability, high/low nutrients). In mesocosms with high water and nutrient availability, Douglas fir grew taller than silver fir and spruce but shorter than Scots pine and the four broadleaved species. Under conditions of low water and/or low nutrient availability, on the other hand, Douglas fir height exceeded not only that of conifers but also that of broadleaved sessile oak. If, in addition, light availability was reduced, Douglas fir reached the highest relative growth rates of all species but sycamore. These results corroborate experience from forest management that Douglas fir naturally regenerates on dry and nutrient poor sites dominated by oaks. While this moderately shade-tolerant species might outperform natives on these sites, it requires tending to establish on deep soils naturally colonised by beech, spruce and silver fir communities.

Semis de douglas en concurrence avec des essences d'Europe centrale

En Suisse, le douglas (Pseudotsuga menziesii) était planté dans le passé de préférence sur des stations productives et modérément humides. Cependant, compte tenu du changement climatique, cette essence d'avenir est susceptible d'être plantée de plus en plus sur des stations plus sèches. Afin de pouvoir estimer les conditions dans lesquelles des essences exotiques peuvent concurrencer les essences indigènes pendant la phase de régénération, huit essences (douglas, érable sycomore, hêtre, épicéa, sapin, chêne pédonculé, chêne sessile, pin sylvestre) ont été semées dans une pépinière expérimentale pendant trois ans, et leur croissance a été mesurée et comparée dans différentes conditions environnementales (beaucoup/peu de lumière beaucoup/peu d'eau, beaucoup/peu de nutriments). Avec suffisamment d'eau et de nutriments, le douglas a davantage poussé en hauteur que le sapin et autant que l'épicéa, mais nettement moins que le pin sylvestre et les quatre essences feuillues. Cependant, dans des conditions limitées en eau et/ou en nutriments, il a dépassé non seulement les autres conifères, mais aussi le chêne sessile. Lorsqu'en outre la luminosité était réduite, sa croissance en hauteur relative a été supérieure à celle de toutes les essences à l'exception de l'érable sycomore. Ces résultats étayent l'expérience de la pratique et montrent que le douglas peut naturellement s'établir sur des stations de chêne moyennement sèches et y concurrencer éventuellement les essences indigènes. En revanche, sur les stations à sol profond de hêtre, d'épicéa et de sapin, cette essence moyennement tolérante à l'ombre ne poussera pas sans soins.

M3 Über die Invasivität der Douglasie und ihre Auswirkungen auf Boden und Biodiversität

Thomas Wohlgemuth	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Barbara Moser	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)
Elisabeth Pötzelsberger	European Forest Institute, EFI Bonn (DE)
Andreas Rigling	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL, und Institut für terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)
Martin M. Gossner	Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL , und Institut für terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich (CH)

Zusammenfassung

In der Diskussion um die Aufrechterhaltung der Ökosystemleistungen von Wäldern im Klimawandel stehen dem Nutzen von gebietsfremden Baumarten ernsthafte Bedenken des Naturschutzes gegenüber. Die Frage, ob eine Baumart invasiv ist oder nicht, bringt die beiden Positionen auf den Punkt. Der vorliegende Artikel überprüft den Invasivitätsstatus für die Gewöhnliche Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), die als Zukunftsbaumart gilt. Es wird dabei von der in der Schweiz gültigen Definition ausgegangen, wonach sich ausbreitende gebietsfremde Arten invasiv sind, wenn sie die Biodiversität und Ökosystemleistungen beeinträchtigen oder Mensch und Umwelt gefährden. Angesichts fehlender Hinweise auf eine selbstständige Ausbreitung der Baumart kann die Douglasie in der Schweiz nicht als invasiv bezeichnet werden. Vergleichsstudien in Mitteleuropa belegen, dass der Anbau der Douglasie nicht nachteilig auf die Bodeneigenschaften wirkt. Im Vergleich zu Rein- und Mischbeständen aus Eiche, Buche und Fichte bieten jedoch Douglasienreinbestände ungünstigere Lebensräume für Tier- und Pilzarten, was sich in geringeren Artenzahlen ausdrückt. Für Gefässpflanzen und Moose sind die Unterschiede stark von der Bestandesstruktur abhängig und daher steuerbar. Wir folgern daher, dass die Douglasie in naturnah bestockten Wäldern beigemischt werden kann, wobei mögliche Auswirkungen auf die Biodiversität kontinuierlich beobachtet werden müssen.

Keywords: biodiversity, comparison of stands, invasion, *Pseudotsuga menziesii*, soil properties, species groups

Als gebietsfremd werden Arten bezeichnet, die ausserhalb ihres ursprünglichen Verbreitungsgebiets wachsen (Schweizerischer Bundesrat 2016). Um den Anbau von gebietsfremden Baumarten im Schweizer Wald hat sich eine lebhafte Diskussion entwickelt. Vertreter des Naturschutzes sehen darin eine Gefahr für die Biodiversität, Vertreter der Forstwirtschaft ziehen hingegen für die Aufrechterhaltung bestimmter Waldleistungen geeignete gebietsfremde Baumarten in Betracht (z.B. Brang et al 2016, Rigling et al 2016). Im Schweizer Wald wurden schon öfters, jedoch meist in geringer Anzahl, gebietsfremde Baumarten angepflanzt, viele davon bereits vor mehr als 100 Jahren (Bürgi & Diez 1986). Waren es bis vor Kurzem noch Überlegungen zur Produktionsoptimierung und zur Diversifizierung des Sortiments, steht heute als Motivation die Sorge um die Erhaltung der Waldfunktionen und damit der vielfältigen Ökosystemleistungen in einem sich ändernden Klima im Vordergrund. Welche Arten sollen die Fichte (*Picea abies* [L.] H. Karst.) und die Buche (*Fagus sylvatica* L.), die als Folge von neuartiger Sommerhitze und häufigerer Trockenheit immer grössere Ausfälle verzeichnen (Schuldt et al 2020, Wohlgemuth et al 2020), auf problematischen Standorten ersetzen oder ergänzen? Eine oft genannte Zukunftsbaumart ist die Gewöhnliche Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), heute mit 0.2% Stammzahlanteil nach der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) die zweithäufigste gebietsfremde Baumart im Schweizer Wald (Brändli et al 2020). Mit dem Aufzeigen ihres grossen Potenzials bei Trockenheit (Eilmann & Rigling 2012, Lévesque et al 2015) und dem Ruf nach einem breiteren Einsatz dieser Art in der Schweiz (z.B. Schütz 2020) nimmt aber auch die Ungewissheit zu, in welcher Weise ihr vermehrter Anbau negative Folgen für die Biodiversität von Wäldern oder Offenland-Ökosystemen haben könnte (Holderegger et al 2017). Tatsächlich wird in Deutschland eine Ausweitung des Anbaus der Douglasie von aktuell 2% auf bis 10% der Waldfläche für möglich gehalten (Beinhofer & Knoke 2010, Reif et al

2010). In der Schweiz ist eine Beimischung von Douglasie in weit verbreiteten Waldgesellschaften der Tieflagen toleriert (Schmider et al 1994), im Kanton Luzern wird gar ein maximaler Anteil von zu 20% angegeben (von Wyl et al 2014). Skepsis ist daher verständlich und nötig (Tschopp et al 2015, Holderegger et al 2017). Eine zentrale Frage ist in diesem Zusammenhang, ob die Douglasie als invasiv zu bezeichnen ist.

Mit dieser Studie klären wir den Invasivitätsstatus der Douglasie für die Schweiz ab und vergleichen diesen mit dem Status in anderen Ländern. Insbesondere prüfen wir mit uns verfügbaren Informationen der letzten 20 Jahre die Auswirkungen von Douglasienpflanzungen auf Bodeneigenschaften und Biodiversität im Vergleich mit Beständen einheimischer Baumarten. Aus den Resultaten ziehen wir unsere Schlüsse für die zukünftige Verwendung der Douglasie im Schweizer Wald.

Grundlagen und Methoden

Die Douglasie in Europa

Die Gattung *Pseudotsuga* ist in Nordamerika entstanden (*Pseudotsuga menziesii* und *P. macrocarpa*) und hat sich im frühen Oligozän vor rund 30 Millionen Jahren über die Beringstrasse nach Asien (*P. japonica*, *P. sinensis*) ausgebreitet (Wei et al 2011). Zapfenfunde in Deutschland belegen die Anwesenheit einer längst ausgestorbenen Art (*P. jechorekiae* sp. nova) für das späte Frühmiozän und mittlere Miozän, also vor 15–11 Millionen Jahren (Czaja 2000, Kunzmann 2014). Neuere Belege gibt es nicht. Die Gewöhnliche Douglasie wurde im Jahr 1827 aus Nordamerika in Europa eingeführt und in verschiedenen Ländern bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts in vielen Wäldern angepflanzt (Spellmann et al 2015, Kohnle et al 2021). Insbesondere durch den Anbau der Inlanddouglasie (*P. menziesii* var. *glauca*) ergaben sich Rückschläge infolge des Befalls durch die Rostige Douglasienschütte (*Rhabdocline pseudotsugae* Syd. [1922]). Mit der Beschränkung auf die Küstenform (*P. menziesii* var. *menziesii*) für Aufforstungen, insbesondere nach den Weltkriegen, setzte sich die Baumart verbreitet durch (Bastien et al 2021, Kohnle et al 2021).

Definitionen von «invasiv»

Gebietsfremde Arten werden invasiv genannt, wenn sie selbsterhaltende Populationen bilden, sich vom Einführungsort ausbreiten und ihre Umwelt negativ verändern (Davis & Thompson 2000). In der Diskussion um gebietsfremde Arten hat sich die «biologische Invasion» zum zentralen Begriff entwickelt (Kowarik 2003). Obwohl die oben angeführte Definition von «invasiv» breite Zustimmung findet, sind für Entscheidungsprozesse Präzisierungen nötig (Abbildung 1). Während Kowarik (2003) jene Arten als invasiv bezeichnet, die nach der Einbringung an einem neuen Standort überleben und sich somit in einem Invasionsprozess befinden, erfüllen für Richardson et al (2000) nur solche Arten diesen Status, die sich innert 50 Jahren in mehr als 100 Meter Entfernung von der Ausgangspflanze etablieren. In der Schweiz gilt eine Art als «gebietsfremd invasiv», falls bekannt ist oder angenommen werden muss (potenziell invasiv), dass sie durch ihre Ausbreitung die biologische Vielfalt, Ökosystemleistungen und deren nachhaltige Nutzung beeinträchtigen oder Mensch und Umwelt gefährden kann (Schweizerischer Bundesrat 2016). In Deutschland ist eine Art invasiv, wenn sie eine erhebliche Gefährdung für die biologischen Vielfalt darstellt (Nehring et al 2013). Sobald eine Art als invasiv klassifiziert wird, kann dies politische Entscheidungen beeinflussen und bei Baumarten zu Anbaueinschränkungen führen (Ammer et al 2016). Dabei besteht Spielraum für Diskussionen, einerseits was die Einschätzung betrifft, ob sich eine Art erfolgreich ausbreitet, andererseits bezüglich der Frage, ob diese Ausbreitung schädlich für die Ökosysteme samt deren Leistungen, die Umwelt und die Menschen sein kann.

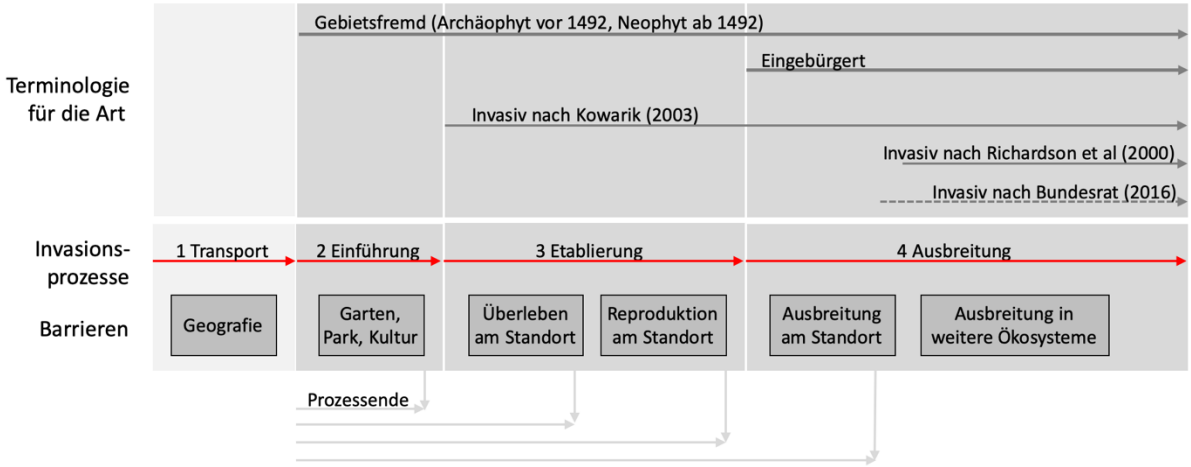


Abb 1 Prozesse der biologischen Invasion und damit verbundene Begriffe, verändert nach Blackburn et al (2011) und mit Angaben von Kowarik (2003) und Schweizerischer Bundesrat (2016).

Invasivitätsstatus und Einfluss des Douglasienanbaus auf die Umwelt

Der Invasivitätsstatus der Douglasie wurde mittels Literaturrecherche international und für die Schweiz abgeklärt. Hierzu wurden sowohl die Ausbreitungstendenzen als auch die Einwirkung auf die Umwelt berücksichtigt. Seit der Jahrtausendwende wurden im Rahmen des Millenium Ecosystem Assesments (Hassan et al 2005) viele vergleichende Studien über den Einfluss des Menschen auf Ökosysteme begonnen. Ein Schwerpunkt stellt die Wirkung gebietsfremder Arten dar. Uns sind 34 publizierte mitteleuropäische Studien seit 2000 bekannt, die Bodeneigenschaften und/oder die Biodiversität von Organismengruppen in reinen Douglasienbeständen mit solchen in reinen oder gemischten Beständen aus einheimischer Eiche (*Quercus robur* L. oder *Q. petraea* Liebl.), Buche oder Fichte verglichen haben. In einigen dieser Studien wurden statt Bestände mehrere Baumindividuen der entsprechenden Arten verglichen. In sieben umfangreichen Studien wurden pro Vergleich mehrere Bestandspaare berücksichtigt, was diese Studien besonders aussagekräftig bzw. ihre Resultate belastbar macht.

Resultate

In einer weltweiten Rangierung von gebietsfremden invasiven Nadelholzarten wird der Douglasie aufgrund des geringen Samengewichts (10.7 mg), des Zeitpunkts der ersten Samenproduktion (Minimum: 10 Jahre) und des mittleren Intervalls zwischen zwei Mastjahren (3–7 Jahre) eine hohe potenzielle Invasivität zugeordnet (Richardson & Rejmánek 2004). Ein spontanes Auftreten in grösserer Entfernung als 100 m ausserhalb von Douglasien-Anpflanzungen (Richardson et al 2000) wurde in Patagonien (Artentinien und Chile; Peña & Pauchard 2001, Simberloff et al 2002) und Neuseeland (Webb et al 1988) sowie in Europa in Bulgarien (Popov 1991), Deutschland (Knoerzer 1999a), Grossbritannien (Clement & Foster 1994) und Österreich (Essl & Rabitsch 2002) festgestellt. Aufschlussreich für die Vergleiche zur Schweiz sind die Nachbarländer Deutschland, Frankreich und Österreich.

Invasivität und Risikobewertung in Mitteleuropa

In Deutschland belegte (Knoerzer 1999b, Knoerzer 1999a) im Westschwarzwald sowohl für flachgründige, nährstoffarme Felsrücken als auch für Blockmeere eine Ausbreitung von in der Nähe gepflanzten Douglasien auf Kosten der ursprünglichen Traubeneichen, deren Verjüngung infolge von hohem Wilddruck nicht mehr gelingt (Kowarik 2003). Solche Habitate sind kleinflächig, haben für den Naturschutz aber einen hohen Wert, weshalb von dieser Situation ein Invasionsstatus abgeleitet wurde. Das Bundesamt für Naturschutz (BfN) folgte in seinem Einschätzungsentscheid dem deutschen Bundesnaturschutzgesetz, das für die Bewertung weder Ausnahmen des Vorkommens auf Sonderstandorten noch Erfolgsaussichten bei Massnahmen gegen die Ausbreitung berücksichtigt (Höltermann et al 2016). Dies entspricht den internationalen Standards von Risikoanalysen, wonach die Möglichkeit der

Kontrolle/Schadensbegrenzung nicht Bestandteil der Invasivitäts- bzw. Risikobewertung, sondern Teil des Risikomanagements ist. Dass die Douglasie auf dieser Liste figuriert, zusammen mit der Kanadischen Pappel (*Populus* × *canadensis* Moench), dem Götterbaum (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle), der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* Ehrh.), der Pennsylvanischen Esche (*Fraxinus pennsylvanica* Marshall), der Robinie, der Roteiche (*Quercus rubra* L.) und der Strobe (*Pinus strobus* L.)[1], löste unter den Forstvertretern samt Waldforschenden einen Sturm der Entrüstung aus, dem verschiedene vergleichende Studien über gebietsfremde Baumarten mit messbaren Kriterien folgten (z.B. Vor et al 2015). Als Folge davon publizierten Vertreter der Forstwissenschaft und des Naturschutzes in einem gemeinsam aufgesetzten Empfehlungsschreiben für den Anbau eingeführter Waldbaumarten (Ammer et al 2016). Das Schreiben rät vom Douglasienanbau auf bestimmten Sonderstandorten ab, erachtet aber den Anbau der Douglasie in Mischung mit anderen Baumarten, insbesondere mit der Buche, als unbedenklich für die Biodiversität.

In Frankreich, wo die Douglasie einen Flächenanteil von 2.6% hat (Bastien et al 2021), wurde die Frage der Invasivität wohl weniger kontrovers diskutiert als in Deutschland, denn die Baumart wird, wie andere gebietsfremde Nutzbäume auch, als eingebürgert («acclimatized») betrachtet (Hasenauer et al 2016). Restriktionen sind uns nicht bekannt, ausser in Regionen, die unter die Alpenkonvention fallen (Pötzelsberger et al 2020). Der Anbau der Douglasie wird mittels eines Netzes von Samenplantagen und Testpflanzungen laufend optimiert (Bastien et al 2021). Arbeiten über den Einfluss des Douglasienanbaus auf die Bodeneigenschaften und die einheimische Biodiversität erreichten zwischen 2000 und 2010 einen Höhepunkt, mit zwei umfassenden Reviewarbeiten (Augusto et al 2002, Augusto et al 2003) und weiteren über die Bodenchemie (Zeller et al 2007, Mareschal et al 2010, Mareschal et al 2013), sowie mehreren Studien über Insekten (Roques et al 2006, Bertheau et al 2009) und Pilze (Kubartová et al 2009, Buée et al 2011).

In Österreich, wo die Douglasie mit einem Volumenanteil von landesweit 0.06% einen geringen Anteil hat, berichtete Essl (2005) über Einbürgerungen auf bodensauren Eichenwaldstandorten. In der Neobiota von Österreich (Essl & Rabitsch 2002) wurde die Douglasie als potenziell invasiv vermerkt. Ihr Status ist bis heute unverändert.

In der Schweiz fehlt die Douglasie auf der Schwarzen Liste der invasiven gebietsfremden Pflanzenarten von (Info Flora 2014). Dagegen sind dort Götterbaum, Spätblühende Traubenkirsche, Robinie und Chinesische Hanfpalme (*Trachycarpus fortunei* [Hook.] H. Wendl.) aufgeführt. Hafner & Wohlgemuth (2017) und Frei et al (2021) haben in landesweiten Stichproben von Douglasien-dominierten Beständen unterschiedlich zahlreiche Verjüngung festgestellt, die sich mit wenigen Ausnahmen auf Pflanzen im Jungwuchs (<130 cm) beschränkten. Unter den Beständen mit zahlreicher Douglasiendickung fallen solche im Wallis und im Tessin auf, wo die Bedingungen für die Keimung und den Aufwuchs durch klimatisch oder edaphisch bedingte Vegetationsarmut (ungeschlossene Vegetationsbedeckung) und genügend Lichtdurchlass das Aufkommen der beschränkt schattentoleranten Baumart zulassen. Wo die Douglasie im Mittelland und in den Voralpen auf produktiven Waldstandorten angepflanzt wurde, kann sie sich gegen raschwüchsige Laubbaumarten und dichte Krautvegetation kaum durchsetzen (Frei et al 2021). Zwar waren in 90% der Douglasienaltbestände Sämlinge vorhanden, doch in nur einem Drittel der Bestände erreichten die jungen Douglasien Höhen von 130 cm und mehr. Gegenüber anderen Baumarten waren die etablierten Douglasien immer in der Minderheit (Frei et al 2021). Im experimentellen Vergleich von Douglasiensämlingen mit Sämlingen verschiedener Schweizer Hauptbaumarten wurde ebenfalls bestätigt, dass Douglasien in den ersten zwei Lebensjahren zwar rascher wachsen als Fichte und Tanne, aber ihr Höhenwachstum nur bei Wasser- und Nährstoffmangel ähnlich gross oder sogar grösser ist als jenes von Waldföhre (*Pinus sylvestris* L.) und Eiche (*Quercus* sp.; (Moser et al 2021). Ist die Wasser- und Nährstoffversorgung dagegen besser, wie für die Schweizer Verhältnisse charakteristisch, werden Douglasien von Laubbäumen innerhalb von zwei Jahren vollständig überwachsen. Dies dürfte auch der Grund sein, weshalb in douglasienreichen Beständen keine Anzeichen einer starken Ausbreitung gefunden wurden (Hafner & Wohlgemuth 2017), obgleich Douglasienverjüngung unter oder in nächster Nähe zu Douglasienaltbäumen vorkommen kann. Der durchschnittliche Anteil verbissener Individuen betrug dabei im Übrigen 32%. Bezüglich des Anbaus der Douglasie in der Schweiz bestehen

[1] https://neobiota.bfn.de/invasivitaetsbewertung/gefaesspflanzen.html (23.11.2020)

wenige Einschränkungen. Die verwendeten Douglasienpflanzen müssen gemäss der Verordnung über den Schutz von Pflanzen vor besonders gefährlichen Schadorganismen vom 31. Oktober 2018 (Pflanzengesundheitsverordnung, PGesV; SR 916.20) aus zertifizierten Pflanzschulen von Ländern der Europäischen Union stammen. Samenimporte aus Übersee unterliegen einer Nematodenkontrolle (*Bursaphelencus xylophilus* [Steiner & Buhrer] Nickle) durch den Bund.

Zwei Übersichtsarbeiten, die die Eigenschaften mehrerer gebietsfremder Baumarten für Deutschland und die Schweiz verglichen (Vor et al 2015, Brang et al 2016), kommen zum Schluss, dass die Douglasie bezüglich verschiedener Invasivitätskriterien unproblematisch (Vor et al 2015) bzw. anbauwürdig ist (Brang et al 2016). Im Unterschied dazu werden Robinie, Götterbaum, Spätblühende Traubenkirsche

als invasiv oder bedingt invasiv angesehen, insbesondere wegen Eigenschaften wie Stockausschlag und Samenausbreitung über weite Distanzen, die der Douglasie fehlen.

Tab 1 Vergleichsstudien über Bodeneigenschaften und Biodiversität (Anzahl Arten), in denen Douglasienreinbestände mit reinen oder gemischten Beständen mit Eiche (E), Buche (B) und Fichte (F) verglichen wurden. Für Biodiversitätsvergleiche dienten oft auch Stichproben von Einzelbäumen. Effekte: negativ (–), positiv (+), kein Effekt (•). Ländercodes: BE: Belgien, CZ: Tschechien, DE: Deutschland, FR: Frankreich, SK: Slowakei. Die Symbole widerspiegeln in ihrer Zahl und Abfolge die in der jeweiligen Studie untersuchten Baumarten.

Studien			Boden										Biodiversität: Anzahl Arten																
Referenz	Land	Vergleichsarten	OC – Auflage	OC – Oberboden	N – Auflage	N – Oberboden	C:N – Auflage	C:N – Oberboden	pH – Oberboden	Ca – gesamt	Mg – gesamt	P – gesamt	Pflanzenarten	Moosarten	Pilzarten	Vögel	Blattlaus-Antagonisten	Gliederfüssler (Stamm)	Gliederfüssler (Krone)	Insekten (Krone)	Käfer (Krone)	Spinnen (Streu)	Ameisen (Streu)	Asseln (Streu)	Weberknechte (Streu)	Rüsselkäfer (Streu)	Doppelfüsser (Streu)	Spinnen (Krone)	Totholzkäfer	Borkenkäfer
Mehrere Vergleichspaare																													
Augusto et al (2002)	FR	EF							××																				
Augusto et al (2003)	FR	BEF				×++		+××	×++	×–×	×+×		×××	××+																
Bertheau et al (2009)	FR	F																												×
Budde (2006)	DE	BF				××	×		×+	+	×		×+	×																
Gossner et al (2016)	DE	BEF																											– – –	
Gossner et al (2005)	DE	B															+													
Prietzel & Bachmann (2012)	DE	BF	– –	×–	– –	+×	++	++	×																					
Einzelne Vergleichspaare																														
Blick & Gossner (2006)	DE	F																										×		
Buée et al (2011)	FR	BEF													– – –															
Burmeister et al (2007)	DE	F																		×										
Cremer & Prietzel (2017)-1	DE	BF							×–	××	××																			
Cremer & Prietzel (2017)-2	DE	BF							×–	××	××																			
Cremer et al (2016)-1	DE	BF	–×	××	××	××	××	×–																						
Cremer et al (2016)-2	DE	BF	××	××	××	××	++	×–																						
Cremer et al (2016)-3	DE	BF	×+	××	××	××	++	××																						
Engel (2001)	DE	BF																						– +			– +			
Finch & Szumelda (2007)	DE	E							–													–	–	+	×	+	+			
Gossner & Ammer (2006)	DE	F																–	×											
Gossner & Simon (2002)	DE	F																			×									
Gossner & Utschick (2004)	DE	F														–			–											
Knoerzer & Reif (1996)	DE	F											–																	
Kostić et al (2016)	RS	B	×	–	–	–	–	–	×			–	–																	
Leitl (2001)	DE	BEF											×+																	
Malchair & Carnol (2009)-1	BE	BEF	+××		×××		×+×			×××	–+–																			
Malchair & Carnol (2009)-2	BE	BEF	+×–		×××		×–×			×××	××–																			
Mareschal et al (2010)-1	FR	BEF		×××	×××		+++		×××																					
Mareschal et al (2010)-2	FR	EF				×+																								
Martiník et al (2014)	CZ	F				–				×	×	+																		
Menšík et al (2009)-1	CZ	B			–		×	×	×																					
Menšík et al (2009)-2	CZ	B			–		+	+	+																					
Müller et al (2008)	DE	BEF																											– – –	
Podrázský et al (2009)	CZ	B			×	×	×		×																					
Podrázský et al (2011)	CZ	BF											++																	
Podrázský et al (2014)	CZ	F											+																	
Ulyshen et al (2018)	CZ	EF																											– –	
Utschick (2001)	DE	F													–															
Utschick (2006)	DE	BEF														– – –														
Vološčuk (2012)	SK	BF					+×		+–																					
Zeller et al (2007)	FR	BEF	×××	×+×	+++	×+×	+++	×+–	×××																					
Ziesche & Roth (2008)	DE	BEF																				– – –								

Einwirkung auf Bodeneigenschaften

Gemäss mehreren Studien (Tabelle 1) wird in Douglasienbeständen sowohl in der organischen Auflage als auch im darunter liegenden Oberboden (in den meisten Fällen im Ah-Horizont zwischen 1 und 10 cm gemessen) weniger Kohlenstoff (C) als in Buchen- und Fichtenbeständen gespeichert (Tabelle 1). Im Vergleich zu Eichenbeständen zeigt sich kein deutlicher Trend. Mehrere Studien belegen unter Douglasien auch weniger Stickstoff (N) in der organischen Auflage. Im Oberboden kann der N-Gehalt dagegen ähnlich oder höher als unter Buchen und Fichten sein. Für das C:N-Verhältnis wurden unter Douglasie oft günstigere (kleinere) Verhältnisse als unter Buche und Fichte gefunden. Dies wird auf die gut abbaubare Nadelstreu der Douglasie zurückgeführt (Cremer et al 2016). Insbesondere hat die Streu von Douglasien einen geringeren Ligningehalt als diejenige von Fichte und Buche (Kubartová et al 2009). Die Beimischung der Douglasie in Fichtenwäldern führt zum besseren Abbau der Nadelstreu und einer stärkeren Nitrifikation (Podrázský et al 2020). Der pH-Wert im Oberboden von Douglasienbeständen war ähnlich hoch oder höher als derjenige unter Fichten. Zudem war er meist vergleichbar mit den pH-Werten unter Buchen oder Eichen. In Bezug auf das Nährelement Calcium (Ca) zeigen die Studien unter Douglasie einen ähnlich hohen oder höheren Gehalt im Oberboden als unter Buchen, dagegen einen geringeren als unter Eichen. Bei Magnesium (Mg) ist der Gehalt im Oberboden von Douglasienbeständen gleich oder kleiner als unter Fichten und Buchen. Dagegen zeigen zwei Studien unter Douglasien einen geringeren Gehalt von Phosphor (P) als unter Fichten sowie einen höheren Gehalt als unter Buchen.

Untersuchungen an gefällten Bäumen auf 138 Probeflächen in Bayern und Rheinland-Pfalz haben gezeigt, dass Fichte und Douglasie dem Boden deutlich mehr Nährstoffe entnehmen als Buche, Eiche und Waldföhre (Pretzsch et al 2014). Durch Beimischung der Douglasie in Buchenbeständen wird insbesondere auf mageren Böden eine höhere Zuwachsleistung erreicht als in reinen Buchenbeständen (engl. *overyielding*; Lu et al 2018).

Auswirkungen auf die Biodiversität

Über die Wirkung der Douglasie auf die einheimische Biodiversität liegen weniger Studien vor als für die Bodenparameter (Abbildung 2, Tabelle 1). Die Anzahl Gefässpflanzen in der Krautschicht war in der Mehrzahl der Studien unter Douglasien gleich gross oder grösser als unter Eichen, Buchen und Fichten. Untersuchungen von Knoerzer (Knoerzer & Reif 1996) im Schwarzwald und Kostić et al (2016) in Serbien fanden allerdings unter Douglasien eine artenärmere Krautvegetation als unter Buchen. Moosarten waren unter Fichten zahlreicher, nicht aber unter Eichen und Buchen (Augusto et al 2003). Für das Vorkommen von Gefässpflanzen wie auch von Moosen spielt Licht eine wesentliche Rolle. So beeinflusst nebst dem Standort die Struktur von Douglasienbeständen den Bewuchs mit Moosen und Pflanzen massgeblich (siehe auch Vor & Schmidt 2006, Spellmann et al 2015).

Bei der Anzahl Pilzarten wirkt sich die Douglasie im Vergleich mit allen drei einheimischen Baumarten negativ aus (insb. Buée et al 2011), ein Resultat, das auch Schmid et al (2014) in ihrem Review über die ökologischen Konsequenzen der Douglasien hervorhoben. Ein Experiment in Spanien zeigte allerdings, dass Douglasien einen beträchtlichen Teil der natürlich vorkommenden Mykorrhizapilze nutzen können (Parladé et al 1996). Auf Douglasien wurden sowohl ganzjährig als auch nur im Winter deutlich weniger Vogelbesuche gezählt (Utschick 2006). Nur Kleiber, Waldbaumläufer und Buchfink wurden beobachtet, während Meisenarten, die auf Fichten zahlreich sind, praktisch fehlten. Für überwinternde Vögel bietet die Douglasie fast keine Insekten und Spinnentiere als Nahrung an (Gossner & Utschick 2004). Mit Ausnahme von wenigen Artengruppen beherbergen Douglasien oder Douglasienbestände weniger Arthropodenarten als Bestände von Eiche, Buche und Fichte. Eine Ausnahme sind Insekten, die sich von der aus Nordamerika stammenden Douglasienwolllaus (*Adelges cooleyi*) ernähren (Gossner et al 2005), sowie grosse Streuabbauer wie Asseln und Doppelfüsser, die häufiger unter Douglasien als unter Fichten zu finden sind (Engel 2001, Finch & Szumelda 2007). In der Douglasienstreu halten sich weniger Spinnen auf als in der Streu der drei Vergleichsarten, und mehrere Studien belegen, dass Douglasientotholz von weniger Totholzkäfern genutzt wird als das Totholz der anderen Baumarten (z.B. Gossner et al 2016, Ulyshen et al 2018). Schliesslich wurde in einer Untersuchung in Frankreich die

Douglasie von gleich vielen Borkenkäferarten befallen wie die Fichte, doch war die Befallsdichte bei der Douglasie deutlich geringer (Bertheau et al 2009).

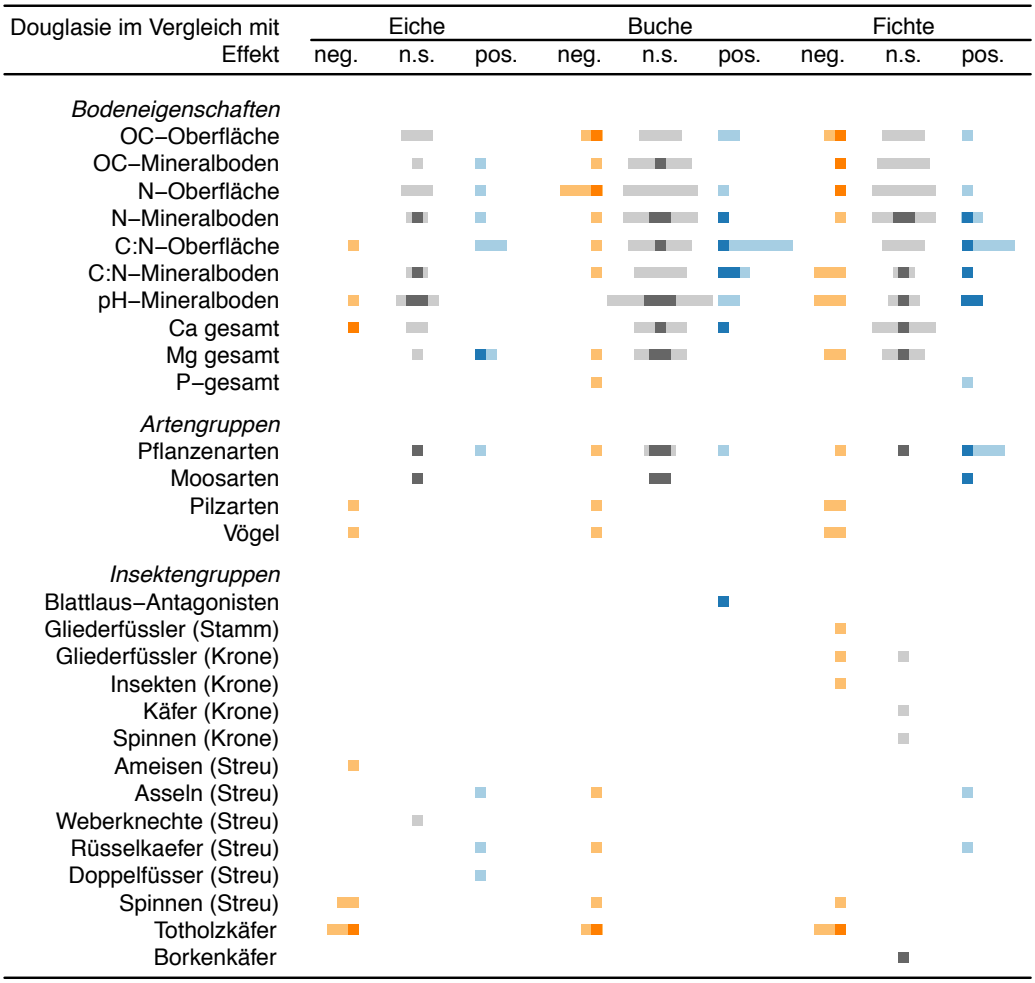


Abb 2 Effekte (negativ, nicht signifikant, positiv) auf Boden und Biodiversität in Vergleichsstudien von Douglasienreinbeständen mit reinen oder gemischten Beständen aus Eiche, Buche und Fichte in Mitteleuropa (Referenzen in Tabelle 1). Dunkle Farbtöne beziehen sich auf belastbare Studien mit mehreren Vergleichspaaren, helle auf Fallbeispiele, in denen nur Pflanzungen an einem Standort miteinander verglichen wurden. Ein Quadrat stellt eine Studie dar; bei nicht signifikanten Eigenschaften kann eine Studie aus Symmetriegründen als zwei Halbquadrate links und rechts des Balkens zu liegen kommen.

Diskussion

Wo die Douglasie schon seit Jahrzehnten in Beständen oder Gruppen steht, ist Jungwuchs vorhanden doch in der Regel keine Ausbreitung festzustellen. Auffällige Dickungen sind auf trockenem Untergrund im Wallis und im Tessin beobachtet worden (Frei et al 2021). Im Gegensatz zu Süddeutschland, wo die Douglasie auf wenigen trocken-sauren Standorten die lokale Pflanzenartenvielfalt kleinflächig beeinträchtigen kann (Knoerzer 1999a), sind uns vergleichbare Verhältnisse in der Schweiz nicht bekannt. Dies deckt sich auch mit Erfahrungen aus der Praxis (Ammann 2020).

Die umfangreichen Übersichtsarbeiten (Augusto et al 2002, Augusto et al 2003, Budde 2006, Prietzel & Bachmann 2012, Pretzsch et al 2014, Schmid et al 2014, Tschopp et al 2015) sowie zahlreiche detaillierte Studien zu einzelnen Aspekten belegen insgesamt günstigere Bodenverhältnisse unter Douglasien als unter Fichten, die an den meisten untersuchten Orten von Natur aus nicht wachsen würde, sowie tendenziell ungünstigere Verhältnisse gegenüber den natürlicherweise vorkommenden

Arten Eiche und Buche. Auf produktiven Standorten ist der Nährstoffaustrag durch Douglasien vergleichbar mit jenem durch Fichten, jedoch höher als durch Buchen (Pretzsch et al 2014).

Bezüglich der Artenvielfalt wurde deutlich, dass für Gefässpflanzen vor allem die Bestandesstruktur und der Kronenschluss bzw. das Ausmass des Lichtdurchlasses ausschlaggebend für die Artenzahl und der Zusammensetzung verantwortlich sind (Augusto et al 2003, Budde 2006). Mit waldbaulichen Eingriffen lässt sich der Lichtdurchlass und damit die Pflanzenartenvielfalt steuern. Während bei Moosen nur wenige Daten vorliegen, zeigten die Vergleichsstudien zur Artenzahl von Pilzen, Vögeln und Arthropoden, dass Douglasienreinbestände deutlich artenärmer sind bzw. für weniger Arten einen Lebensraum darstellen als Bestände aus Eichen, Buchen und auch Fichten. Nur wenige Tierartengruppen sind in Douglasienbeständen artenreicher als in Fichtenbeständen. Es sind dies insbesondere die Grobzersetzer von Nadelstreu (Asseln, Doppelfüsser) und Insekten, die sich von der Douglasienwolllaus ernähren. Mehrere Studien fanden bezüglich Boden- und Biodiversitätsparametern kleinere Unterschiede zu reinen Eichen-, Buchen- und Fichtenbeständen, wenn die Douglasie lediglich in Mischbeständen wuchs (z.B. Augusto et al 2002, Gossner & Ammer 2006, Prietzel & Bachmann 2012, Cremer et al 2016), weshalb die Douglasie in Beimischung als weniger problematisch bezeichnet werden kann, als wenn sie in Reinbeständen angebaut wird.

Unabhängig von der Frage der Habitatsgüte der Douglasie heben (Roques et al 2006) hervor, dass neu eingeführte gebietsfremde Herbivoren oder einheimische Insekten mittels Wirtewechsel eine Nische ausnützen könnten, wodurch längerfristig Probleme mit der Douglasie entstehen könnten (Schmid et al 2014).

Fazit

In Anbetracht der Feldergebnisse für die Schweiz, wonach kein spontanes Aufkommen der Douglasie deutlich entfernt von Mutterbäumen vorgefunden wurde, halten wir die Douglasie nicht für invasiv. Die vergleichenden Studien über die Auswirkungen auf die Bodeneigenschaften zeigten keine auffällig negativen Veränderungen. Dagegen erwies sich die Douglasie für die Mehrheit der untersuchten Artengruppen als ein ungünstiger Lebensraum, der im Vergleich mit einheimischen Baumarten mit wenigen Ausnahmen zu einer geringeren Artenvielfalt führt. In Analogie zu Ammer et al (2016) empfehlen wir den Anbau von Douglasie in Mischung mit anderen Baumarten, da die Douglasie die Kriterien für die Invasivität nicht erfüllt. Mögliche Auswirkungen auf die Biodiversität sollten aber kontinuierlich beobachtet werden wie auch Anpassungen einheimischer und neu eingeführter gebietsfremder Schadorganismen.

About the invasiveness of Douglas-fir in Switzerland

In the discussion on the maintenance of forest ecosystem services during climate change, the use of non-native tree species has been advocated by forestry, but there are major concerns regarding nature conservation. In brief, the crucial question to be answered by both parties is whether a trees species is invasive or not. This article reviews the invasiveness status of the Common Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) that is considered a future tree species. Thereby we use the Swiss definition of an invasive species – i.e. spreading alien species that threatens ecosystems, biodiversity, humans or the environment. Given the lack of evidence for self-sustaining spread, Douglas-fir cannot be considered invasive. Based on comparative studies in Central Europe, the cultivation of Douglas-fir does not negatively affect soil conditions. However, in comparison to pure and mixed stands of oak, beech and Norway spruce, pure stands of Douglas-fir offer less favorable habitats for animal and fungi species, which is reflected in lower species numbers. For vascular plants and mosses, the differences are strongly dependent on the stand structure and can therefore be controlled by management. We conclude that Douglas-fir can be admixed to forests comprised of native tree species, whereby possible effects on biodiversity must be continuously monitored.

Sur le caractère envahissant du sapin de Douglas et son impact sur les sols et la biodiversité

Dans la discussion sur le maintien des services écosystémiques des forêts sur fond de changement climatique, l'avantage offert par les essences exotiques est battu en brèche par les sérieuses réticences des représentants de la nature. Une essence est-elle envahissante ou pas? Cette question à elle seule met en lumière les divergences d'opinions. Le présent article vérifie le bien-fondé du caractère invasif du douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), considéré comme essence d'avenir. Il s'appuie sur la définition valable en Suisse, selon laquelle des espèces exotiques en expansion sont envahissantes si elles portent atteinte à la biodiversité et aux services écosystémiques, ou si elles représentent une menace pour l'être humain et l'environnement. Étant donné l'absence d'indices soulignant une propagation indépendante de l'essence, le douglas ne peut pas être qualifié d'espèce envahissante en Suisse. Des études comparatives en Europe centrale démontrent en outre que la culture du douglas n'a pas d'impacts négatifs sur les propriétés du sol. Par rapport aux peuplements purs et aux peuplements mélangés de chênes, de hêtres et d'épicéas, les peuplements purs de douglas proposent toutefois des habitats moins favorables aux espèces d'animaux et de champignons, ce qui se traduit par des espèces en nombre inférieur. Pour les plantes vasculaires et les mousses, les différences dépendent fortement de la structure du peuplement et sont de ce fait contrôlables. Nous en concluons dès lors qu'il est possible d'ajouter le douglas dans des forêts dont le boisement est proche de l'état naturel. Les répercussions potenzielles sur la biodiversité devront néanmoins faire l'objet d'observations en continu.

Literatur

AMMANN P (2020) Waldbau mit Douglasie. Zür Wald 4/2020: 4–8.

AMMER C, BOLTE A, HERBERG A, HÖLTERMANN A, KRÜSS A et al (2016) Vertreterinnen und Vertreter von Forstwissenschaft und Naturschutz legen gemeinsame Empfehlungen für den Anbau eingeführter Waldbaumarten vor. Gemeinsames Papier des DVFFA und des BfN. Naturschutz Landschaftspl 48: 170–172.

AUGUSTO L, DUPOUEY JL, RANGER J (2003) Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. Ann For Sci 60: 823–831.

AUGUSTO L, RANGER J, BINKLEY D, ROTHE A (2002) Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Ann For Sci 59: 233–253.

BADER A (2020) Waldbau mit Douglasie. Wald Holz 101: 19.

BARTOŃ K (2019) MuMIn: Multi-Model Inference: R package version 1.43.15.

BASTIEN J-C, PHILIPPE G, ROUSSELLE Y, SANCHESZ L, CHAUMET M et al (2021) Les variétés améliorées de Douglas en France – Evaluation et évolution dans un contexte climatique incertain. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

BÉGIN J (1992) Productivité du douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii* Franco) en relation avec des caractéristiques stationelles. Mitt Eidg Forsch.anst Wald, Schnee Landsch 67: 173–313.

BEINHOFER B, KNOKE T (2010) Finanziell vorteilhafte Douglasienanteile im Baumartenportfolio. Forstarchiv 81: 255–265.

BENJAMINI Y, HOCHBERG Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. J Roy Stat Soc B Met 57: 289–300.

BERTHEAU C, SALLE A, ROSSI J-P, BANKHEAD-DRONNET S, PINEAU X et al (2009) Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (*Coleoptera*: *Scolytinae*) in France. Forest Ecol Manag 258: 1619–1628.

BINDEWALD A, MICHIELS H-G (2018) Invasivität der Douglasie in Südwestdeutschland: Waldinventurdaten erlauben eine Einschätzung. Schweiz Z Forstwes 169: 86–92. doi: 10.3188/szf.2018.0086

BLACKBURN TM, PYŠEK P, BACHER S, CARLTON JT, DUNCAN RP et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. Trends Ecol Evo. 26: 333–339.

BRÄNDLI U-B, ABEGG M, ALLGAIER LEUCH B (2020) Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der vierten Erhebung 2009–2017. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Bundesamt für Umwelt BAFU, Birmensdorf, Bern. 341 S.

BRANG P, HILFIKER S., ROTH B, WASEM U, WOHLGEMUTH T (2015) Langzeitforschung auf Sturmflächen zeigt Potenzial und Grenzen der Naturverjüngung. Schweiz Z Forstwes 166: 147–158.

BRANG P, PLUESS AR, BÜRGI A, BORN J (2016) Potenzial von Gastbaumarten bei der Anpassung an den Klimawandel. In: Pluess AR, Augustin S, Brang P (Hrsg.) Wald und Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Haupt, Bern. pp. 385–405.

BUDDE S (2006) Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Bodenvegetation im nordwestdeuschen Tiefland. Cuvillier Verlag, Göttingen. 111 S.

BUÉE M, MAURICE JP, ZELLER B, ANDRIANARISOA S, RANGER J et al (2011) Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. Fungal Ecol 4: 22–31.

BUGMANN H, HUBER N (2020) Entwicklung von Mischbeständen mit komplexer Struktur im Klimawandel. Schweiz Z Forstwes 171: 133–141. doi: 10.3188/szf.2020.0133

BÜRGI A, DIEZ C (1986) Übersicht über den Exotenanbau in der Schweiz aufgrund einer Umfrage vom Herbst/Winter 1984/85. Schweiz Z Forstwes 137: 833–851. doi: 10.5169/seals-765188

BURKART A (2018) Kulturanleitungen für Waldbäume und Wildsträucher. Anleitungen zur Samenernte, Klengung, Samenlagerung und Samenausbeute sowie zur Anzucht von Baum- und Straucharten. In WSL-Berichte: Vol. 63. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanst Wald Schnee Landsch WSL, pp. 1–104.

BURNHAM KP, ANDERSON DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. New York: Springer. 488 p.

BUSSLER H, BLASCHKE M (2004) Der vielgepriesene Allzweckbaum ist nicht unverwundbar. Die Douglasie – (k)ein Baum für alle Fälle. LWF-aktuell 46: 14–15.

CHAKRABORTY D, MATULLA C, ANDRE K, WEISSENBACHER L, SCHUELER S. (2019) Survival of Douglas-fir provenances in Austria: site-specific late and early frost events are more important than provenance origin. Ann For Sci 76: 100.

CHAN SS, RADOSEVICH SR, GROTTA AT (2003) Effects of contrasting light and soil moisture availability on the growth and biomass allocation of Douglas-fir and red alder. Can J Forest Res 33: 106–117.

CLEMENT EJ, FOSTER MC (1994) Alien plants of the British Isles. Botanical Society of the British Isles, London. 590 p.

COLE E, LINDSAY A, NEWTON M, BAILEY JD (2018) Eight-year performance of bareroot Douglas-fir and bareroot and plug western larch Seedlings following herbicide applications, northeast Oregon, USA. New Forests 49: 791–814.

COOMES DA, ALLEN RB (2007) Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. J Ecol 95: 27–40.

CREMER M, KERN NV, PRIETZEL J (2016) Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. Forest Ecol Manag 367: 30–40.

CZAJA A (2000) Pseudotsuga jechorekiae sp. nova, der erste fossile Nachweis der Gattung *Pseudotsuga* CARRIÈRE nach Zapfen aus dem Miozän der Oberlausitz, Deutschland. Feddes Repert 111: 129–134.

DAMM A, PAUL-LIMOGES, KÜKENBRINK D, BACHOFEN C, MORSDORF F (2020) Remote sensing of forest gas exchange: Considerations derived from a tomographic perspective. Glob Change Biol 26: 2717–2727.

DAVIS MA, THOMPSON K (2000) Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: A proposed nomenclature scheme for invasion ecology. Bull Ecol Soc Am 81: 226–230.

DIACI J (2002) Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. Forest Ecol Manage 161: 27–38.

DREVER CR, LERTZMAN KP (2003) Effects of a wide gradient of retained tree structure on understory light in coastal Douglas-fir forests. Can J Forest Res 33: 137–146.

DUBACH V, QUELOZ V (2017) Douglasie: weniger robust als erhofft. Wald Holz 98: 28–30.

EILMANN B, RIGLING A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. Tree Physiol 32: 178–187.

ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt Schweiz Anst forstl Versuchswes 48: 587–930.

ENGEL K (2001) Zersetzer und ihre Leistung: Buche-Fichte-Douglasie. LWF-Bericht 33: 18–21.

ESSL F (2005) Verbreitung, Status und Habitatbindung der subspontanen Bestände der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) in Österreich. Phyton 45: 117–144.

ESSL F, RABITSCH W (2002) Neobiota in Österreich. Umweltbundesamt, Wien. 432 S.

FINCH O-D, SZUMELDA A (2007) Introduction of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) into Western Europe: Epigaeic arthropods in intermediate-aged pure stands in northwestern Germany. Forest Ecol Manag 242: 260–272.

FLÜCKIGER S (2016) Waldbewirtschaftung im Klimawandel: Strategien des Forstbetriebs der Burgergemeinde Bern. Schweiz Z Forstwes 167: 49–51.

FORSTER B, ODERMATT O (2017) Insekten und Wildschäden an Douglasien in der Schweiz. Wald Holz 98: 48–50.

FREHNER M, BURNAND J, CARRARO G, FREY H-U, LÜSCHER P (2009) Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion Anhang 2A: Bestimmen des Standortstyps. Bern: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft. 180 S.

FREI ER, MOSER B, HAFNER J, FÄSSLER F, GLANZMANN A et al (2021) Ausbreitungstendenzen und Konkurrenzkraft der Douglasie in Schweizer Waldbeständen. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

GÁLHIDY L, MIHÓK B, HAGYÓ A, RAJKAI K, STANDOVÁR T (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. Plant Ecol 183: 133–145.

GOSSNER M, AMMER U (2006) The effects of Douglas-fir on tree-specific arthropod communities in mixed species stands with European beech and Norway spruce. Eur J Forest Res 125: 221–235.

GOSSNER M, UTSCHICK H (2004) Douglas fir stands deprive wintering bird species of food resource. Neobiota 3: 105–122.

GOSSNER MM, GRUPPE A, SIMON U (2005) Aphidophagous insect communities in tree crowns of the neophyte Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] and Norway spruce (*Picea abies* L.). J Appl Entomol 129: 81–88.

GOSSNER MM, WENDE B, LEVICK S, SCHALL P, FLOREN A et al (2016) Deadwood enrichment in European forests–Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? Biol Conserv 201: 92–102.

GUNTERMANN T (1989) Untersuchungen zur natürlichen Verjüngung der Douglasie im Stadtwald Sulzburg. Diplomarbeit. Freiburg: Albert-Ludwigs-Universität. 111 S.

HAFNER J, WOHLGEMUTH T (2017) Potentielle Invasivität der Douglasie in der Schweiz: Eine standortsbezogene Evaluation. Eidg. Forschunganst Wald Schnee Landsch WSL, Birmensdorf. 33 S.

HARRINGTON TB (2006) Five-year growth responses of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar seedlings to manipulated levels of overstory and understory competition. Can J Forest Res 36: 2439–2453.

HASENAUER H, GAZDA A, KONNERT M, LAPIN M, MOHREN GMJ et al (2016) Non-native tree species for European forests: Experiences, risks and opportunities. COST Action FP1403 NNEXT Country Reports, Joint Volume. 2nd ed. University of natural Resources and Life Sciences Vienna, Vienna. 420 p.

HASSAN R, SCHOLES R, ASH N (2005) Millenium Ecosystem Assessment, Vol. 1: Ecosystems and human well-being: current state and trends. Island Press, Washington. 917 p.

HEIN S, COLLET C, AMMER C, LE GOFF N, SKOVSGAARD JP ET AL (2009) A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. Forestry 82: 361–385.

HOLDEREGGER R, BOLLMANN K, BRANG P, WOHLGEMUTH T (2017) Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Biodiversität: wichtige Forschungsfragen (Essay). Schweiz Z Forstwes 168: 21–25.

HÖLTERMANN A, KLINGENSTEIN F, SSYMANK A (2008) Naturschutzfachliche Bewertung der Douglasie aus Sicht des Bundesamtes für Naturschutz (BfN). LWF Wissen 59: 74–81.

HÖLTERMANN A, NEHRING S, HERBERG A, KRUG A (2016) Die Douglasie aus Sicht des Bundesamtes für Naturschutz. AFZ-DerWald 12/2016: 34–37.

INFO FLORA (2014) Schwarze Liste – August 2014. 2 S. www.infoflora.ch/de/neophyten/listen-und-info-blätter.html (23.11.2020)

KNOERZER D (1999a) Zur Einbürgerungstendenz der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) im Schwarzwald. Z. Ökologie Natursch 8: 31–39.

KNOERZER D (1999b) Zur Naturverjüngung der Douglasie im Schwarzwald. Inventur und Analyse von Umwelt- und Konkurrenzfaktoren sowie eine naturschutzfachliche Bewertung. Diss Bot 306: 1–283.

KNOERZER D, KÜHNEL U, THEODOROPOULOS K, REIF A (1995) Zur Aus- und Verbreitung neophytischer Gehölze in Südwestdeutschland mit besonderer Berücksichtigung der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). In: Böcker R, Gebhardt, Konold W, Schmidt-Fischer S. (Hrsg) Gebietsfremde Pflanzenarten, Landsberg: Ecomed, pp. 67–81.

KNOERZER D, REIF A (1996) Die Naturverjüngung der Douglasie im Bereich des Stadtwaldes von Freiburg. AFZ-DerWald 20/1996: 1117–1121.

KODRA E, STEINHAEUSER K, GANGULY AR (2011) Persisting cold extremes under 21st-century warming scenarios. Geophys Res Lett 38: L08705

KOHNLE U, KLÄDTKE J, CHOPARD B (2021) Waldbau mit Douglasie in Deutschland und Frankreich. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

KONNERT M, ALIZOTI P, BASTIEN J-C, CHAKRABORTY D, CVJETKOVIC B ET AL (2018) European provenance recommendations for selected non-native tree species – WG2 Report. Vienna: University of Natural Resources and Life Sciences. 53 p.

KOSTIĆ O, JARIĆ S, GAJIĆ G, PAVLOVIĆ D, MARKOVIĆ M et al (2016) The effects of douglas fir monoculture on stand characteristics in a zone of montane beech forest. Arch Biol Sci 68: 753–766.

KOWARIK I (2003) Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Eugen Ulmer, Stuttgart. 380 S.

KRAMER K, BRANG P (2014) Invasivität gebietsfremder Baumarten in Schweizer Wäldern am Beispiel der Douglasie. Schlussbericht einer Pilotstudie im Rahmen des Forschungsprogramms Wald und Klimawandel. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 33 S.

KUBARTOVÁ A, RANGER J, BERTHELIN J, BEGUIRISTAIN T (2009) Diversity and decomposing ability of saprophytic fungi from temperate forest litter. Microb Ecol 58: 98–107.

KUNZMANN L (2014) On the fossil history of *Pseudotsuga* Carr. (Pinaceae) in Europe. Palaeobio. Palaeoenv 94: 393–409.

KUPFERSCHMID AD, BRANG P (2010) Praxisrelevante Grundlagen: Zusammenspiel zwischen Wild und Wald. In: BAFU (Hrsg.) Wald und Wild - Grundlagen für die Praxis Wissenschaftliche und methodische Grundlagen zum integralen Management von Reh, Gämse, Rothirsch und ihrem Lebensraum doi. Bern: Bundesamt für Umwelt. pp 9–39.

LANDOLT E, BÄUMLER B, ERHARDT A, HEGG O, KLÖTZLI F ET AL (2010) Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt. 376 S.

LÉVESQUE M, RIGLING A, BRANG P (2015) Réponse à la sécheresse de conifères indigènes et exotiques: une étude dendroécologique. Schweiz Z Forstwes 166: 372–379.

LÉVESQUE M, RIGLING A, BUGMANN H, WEBER P, BRANG P (2014) Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. Agr For Meteorol 197: 1–12.

LOZANOVA L, ZHIYANSKI M, VANGUELOVA E, DONCHEVA S, MARINOV MP ET AL (2019) Dynamics and vertical distribution of roots in European beech forests and Douglas fir plantations in Bulgaria. Forests 10: 1123.

LU HC, CONDES S, DEL RIO M, GOUDIABY V, DEN OUDEN J et al (2018) Species and soil effects on overyielding of tree species mixtures in the Netherlands. Forest Ecol Manag 409: 105–118.

MA QQ, HUANG JG, HANNINEN H, BERNINGER F (2019) Divergent trends in the risk of spring frost damage to trees in Europe with recent warming. Glob Change Biol 25: 351–360.

MAILLY D, KIMMINS JP (1997) Growth of Pseudotsuga menziesii and Tsuga heterophylla seedlings along a light gradient: resource allocation and morphological acclimation. Can J Bot 75: 1424–1435.

MAINWARING DB, MAGUIRE DA, PERAKIS SS (2014) Three-year growth response of young Douglas-fir to nitrogen, calcium, phosphorus, and blended fertilizers in Oregon and Washington. Forest Ecol Manag 327: 178–188.

MARESCHAL L, BONNAUD P, TURPAULT MP, RANGER J (2010) Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: An unusual pattern. Eur. J. Soil Sci. 61: 14–23.

MARESCHAL L, TURPAULT MP, BONNAUD P, RANGER J (2013) Relationship between the weathering of clay minerals and the nitrification rate: a rapid tree species effect. Biogeochemistry 112: 293–309.

MOSER B, BACHOFEN C, MULLER JD, METSLAID M, WOHLGEMUTH T (2016) Root architecture might account for contrasting establishment success of Pseudotsuga menziesii var. menziesii and Pinus sylvestris in Central Europe under dry conditions. Ann. For. Sci. 73: 959–970.

MOSER B, BACHOFEN C, MÜLLER JD, METSLAID M, WOHLGEMUTH T (2016) Root architecture might account for contrasting establishment success of *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* and *Pinus sylvestris* in Central Europe under dry conditions. Ann For Sci 73: 959–970.

MOSER B, FREI A, BACHOFEN C, WASEM U, WOHLGEMUTH T (2021) Welche Sämlinge wachsen am schnellsten? Die Douglasie im Wettstreit mit mitteleuropäischen Baumarten. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

MOSER B, KIPFER T, RICHTER S, EGLI S, WOHLGEMUTH T (2015a) Drought resistance of *Pinus sylvestris* seedlings conferred by plastic root architecture rather than ectomycorrhizal colonisation. Ann For Sci 72: 303–309.

MOSER B, METSLAID M, WALTHERT L, WASEM U, WOHLGEMUTH T (2015b) Verjüngungspotenzial verschiedener Waldföhren- und Fichtenherkünfte bei variabler Trockenheit. Schweiz Z Forstwes 166: 399–407. doi: 10.3188/szf.2015.0399

NEHRING S, KOWARIK I, RABITSCH W, ESSL F (2013) Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. BfN-Skripten 352: 1-202.

NIINEMETS U, VALLADARES F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecological Monographs 76: 521-547.

NIINEMETS U, VALLADARES F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecol Monogr 76: 521–547.

OECD (2008) Consensus Document on the Biology of Douglas-Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco). OECD: Environment, Health and Safety Publications. 52 p.

PARLADÉ J, ALVAREZ I, PERA J (1996) Ability of native ectomycorrhizal fungi from northern Spain to colonize Douglas-fir and other introduced conifers. Mycorrhiza 6: 51–55.

PEÑA E, PAUCHARD A (2001) Coníferas introducidas en áreas protegidas: un riesgo para la biodiversidad. Bosque Nativo 30: 3–7.

PERAKIS S, MAGUIRE D, BULLEN T, CROMACK K, WARING R ET AL (2006) Coupled nitrogen and calcium cycles in forests of the Oregon Coast Range. Ecosystems 9: 63–74.

PETRIȚAN AM, VON LÜPKE B, PETRIȚAN IC (2009) Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. Eur J Forest Res 128: 61–74.

PETRIȚAN IC, VON LÜPKE B, PETRIȚAN AM (2012) Response of planted beech (*Fagus sylvatica* L.) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) saplings to herbaceous and small shrubs control on clearcuts. J For Res 17: 164–174

PODRÁZSKÝ V, KUPKA I, PRKNOVÁ H (2020) Substitution of Norway spruce for Douglas-fir: changes of soil microbial activities as climate change induced shift in species composition–a case study. Cent Eur For J 66: 71–77.

POPOV E (1991) Study on the results from the introduction of the Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco) in Bulgaria. Dissertation, Bulgarian Academy of Sciences, Forest Research Institute, Sofia. 162 p.

PÖTZELSBERGER E, LAPIN K, BRUNDU P, ADRIAENS T, ANDONOVSKI V et al (2020) Mapping the patchy legislative landscape of non-native tree species in Europe. Forestry 93: 567–586.

PRETZSCH H, BLOCK J, DIELER J, GAUER J, GÖTTLEIN A et al (2014) Nährstoffentzüge durch die Holz- und Biomassenutzung in Wäldern. Teil 1: Schätzfunktionen für Biomasse und Nährelemente und ihre Anwendung in Szenariorechnungen. Allg Forst-Jagdztg 185: 261–285.

PRIETZEL J, BACHMANN S (2012) Changes in soil organic C and N stocks after forest transformation from Norway spruce and Scots pine into Douglas fir, Douglas fir/spruce, or European beech stands at different sites in Southern Germany. Forest Ecol Manag 269: 134–148.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2020) R: A language and environment for statistical computing, ed. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

REIF A, BRUCKER U, KRATZER R, SCHMIEDINGER A, BAUHUS J (2010) Waldbau und Baumartenwahl in Zeiten des Klimawandels aus Sicht des Naturschutzes. Abschlussbericht eines F+EVorhabens im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz. BfN-Skripten 272: 1–125.

REJMANEK M, RICHARDSON DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? Ecology 77: 1655–1661.

RICHARDSON DM, MACDONALD IAW, FORSYTH GG (1989) Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome. South Afr For J 149: 1-8.

RICHARDSON DM, PYSEK P, REJMANEK M, BARBOUR MG, PANETTA FD et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. Divers Distrib 6: 93–107.

RICHARDSON DM, REJMANEK M (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. Divers Distrib 10: 321–331.

RICHARDSON DM, WILLIAMS PA, HOBBS RJ (1994) Pine invasions in the southern-hemisphere - determinants of spread and invadability. J Biogeogr 21: 511–527.

RICHTER S, KIPFER T, WOHLGEMUTH T, GUERRERO C, GHAZOUL J ET AL (2012) Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. Oecologia 169: 269–279.

RIGLING A, GESSLER A, FEICHTINGER L, QUELOZ V, WOHLGEMUTH T (2016) Introduced or native tree species to maintain forest ecosystem services in a hotter an drier future? In: Krumm F, Vítková L (eds) Introduced tree species in European forests: Opportunities and challenges. pp. 236–246.

ROQUES A, AUGER-ROZENBERG M-A, BLACKBURN TM, GARNAS J, PYSEK P et al (2016) Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. Biol. Invasions 18: 907–920.

ROQUES A, AUGER-ROZENBERG M-A, BOIVIN S (2006) A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. Can J Forest Res 36: 299–313.

ROY DF (1960) Douglas-fir seed production and dispersal in northwestern California. Tech Rep No 49: 22p.

ROYO AA, CARSON WP (2008) Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: habitat-mediated predation versus competition. Can J Forest Res 38: 1634–1645.

SAKAI A, LARCHER W (1987) Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. Berlin: Springer-Verlag

SCHMID M, PAUTASSO M, HOLDENRIEDER O (2014) Ecological consequences of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) cultivation in Europe. Eur J Forest Res 133: 13–29.

SCHMIDER P, KÜPER M, TSCHANDER B, KÄSER B (1994) Waldstandorte im Kanton Zürich: Waldgesellschaften, Waldbau, Naturkunde. 2., durchgesehene Aufl. Verlag der Fachvereine an den schweizerischen Hochschulen und Techniken AG, Zürich.

SCHÖNENBERGER W (2002) Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the firest ten years after the 1990 storm Vivian. For Snow Landsc Res 77: 61–80.

SCHULDT B, BURAS A, AREND M, VITASSE Y, BEIERKUHNLEIN C et al (2020) A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. Basic Appl Ecol 45: 1–18.

SCHÜLER S, CHAKRABORTY D (2021) Limitierende Faktoren für den Douglasienanbau in Mitteleuropa unter sich ändernden Klimabedingungen. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

SCHÜTZ J-P (2020) Editorial zu Schwerpunkt: Die Douglasie. Zür. Wald 4/2020: 3.

SCHWEIZERISCHER BUNDESRAT (2016) Strategie der Schweiz zu invasiven gebietsfremden Arten. Beilage zum Bericht des Bundesrates in Erfüllung des Postulates 13.3636 «Stopp der Ausbreitung von invasiven gebietsfremden Arten» von Nationalra Karl Vogler vom 21.06.2013. Bern: Bundesamt Umwelt. 79 p.

SIMBERLOFF D, RELVA MA, NUÑEZ M (2002) Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native Nothofagus/Austrocedrus forest. Biol Invasions 4: 35–53.

SPELLMANN H, WELLER A, BRANG P, MICHIELS HG, BOLTE A (2015) Douglasie (*Psuedotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). In: Vor T, Spellmann H, Bolte A, Ammer C (eds) Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen. pp. 188–217.

SPIECKER H, LINDNER M, SCHULER J (eds) (2019) Douglas fir - an option for Europe. European Forest Institute.

TSCHOPP T, HOLDEREGGER R, BOLLMANN K (2014) Auswirkungen der Douglasie auf die Waldbiodiversität: Eine Literaturübersicht. In WSL-Berichte: Vol. 20. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanst Wald Schnee und Landsch WSL. 52 S.

TSCHOPP T, HOLDEREGGER R, BOLLMANN K (2015) Auswirkungen der Douglasie auf die Waldbiodiversität. Schweiz Z Forstwes 166: 9–15. doi: 10.3188/szf.2015.0009

ULYSHEN MD, PAWSON SM, BRANCO M, HORN S, HOEBEKE ER et al (2018) Utilization of non-native wood by saproxylic insects. In: Ulyshen MD (ed) Saproxylic insects: Diversity, ecology and conservation. Springer, Cham, pp. 797–834.

UTSCHICK H (2006) Baum- und Stratenpräferenzen nahrungssuchender Waldvogelarten in Waldbeständen unterschiedlicher Baumartenzusammensetzung. Ornithol Anz 45: 1–20.

VANDENBERGHE C, FRELECHOUX F, GADALLAH F, BUTTLER A (2006) Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? J Veg Sci 17: 481–488.

VITALI V, BUNTGEN U, BAUHUS J (2017) Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. Glob Biol Change 23: 5108–5119.

VON WYL B, HÄFLIGER P, BAGGENSTOS M (2014) Pflanzensoziologische Kartierung der Luzerner Wälder. Kommentar Waldbau. Arbeitsbuch für die waldbauliche Praxis. 2. Aufl. Kantonsforstamt, Luzern. 214 S.

VOR T, NEHRING S, BOLTE A, HÖLTERMANN A (2016) Assessment of invasive tree species in nature conservation and forestry - contradictions and coherence. In: Krumm F, Vítková (eds) Introduced

tree species in European forests: opportunities and challenges doi. Freiburg: European Forest Institute

VOR T, SCHMIDT W (2006) Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Vegetation der Naturwaldreservate „Eselskopf“ (Nordwesteifel) und „Grünberg“ (Pfälzer Wald). Forstarchiv 77: 169–178.

VOR T, SPELLMANN H, BOLTE A, AMMER C (2015) Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportaits mit naturschutzfachlicher Bewertung. Gött Forstwiss 7: 1–296.

WAGNER RG, RADOSEVICH SR (1991) Neighborhood predictors of interspecific competition in young douglas-fir plantations. Cn J Forest Res 21: 821–828.

WEBB CJ, SYKES WR, GARNOCK-JONES PJ (1988) Flora of New Zealand, Vol. 4: Naturalized Pteridophytes, gymnosperms, dicotyledons. Botany Division, DSIR, Christchurch, New Zealand. 1365 p.

WEI XX, BEAULIEU J, KHASA DP, VARGAS-HERNÁNDEZ J, LÓPEZ-UPTON J et al (2011) Range-wide chloroplast and mitochondrial DNA imprints reveal multiple lineages and complex biogeographic history for Douglas-fir. Tree Genetics & Genomes 7: 1025–1040.

WOHLGEMUTH T, KISTLER M, AYMON C, HAGEDORN F, GESSLER A et al (2020) Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? Schweiz. Z. Forstwes. 171: 257–269.

WOHLGEMUTH T, MOSER B, PÖTZELSBERGER E, RIGLING A, GOSSNER MM (2021) Über die Invasivität der Douglasie und ihre Auswirkungen auf Boden und Biodiversität. Schweiz Z Forstwes 172: xxx–xxx. doi: 10.3188/szf.2021.0xxx

ZELLER B, RECOUS S, KUNZE M, MOUKOUMI J, COLIN-BELGRAND M et al (2007) Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. Ann For Sci 64: 151–158.

ZELLWEGER F, DE FRENNE P, LENOIR J, VANGANSBEKE P, VERHEYEN K ET AL (2020) Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. Science 368: 772–775.

ZHANG Y-L, MOSER B, LI MH, WOHLGEMUTH T, LEI J-P ET AL (2020) Contrasting leaf trait responses of conifer and broadleaved seedlings to altered resource availability are linked to resource strategies. Plants 9: 621.

Anhang 1: Inhalt Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 2/2021

Wohlgemuth T., Gossner, M.M., Rigling A.
Chancen und Risiken mit dem Douglasienanbau

Bastien J.-C., Phillippe G., Rousselle Y., Sanchez L., Chaumet M., Girard S.
Les variétés améliorées de Douglas en France

Kohnle U., Klädtke J., Chopard B.
Waldbau mit Douglasie in Deutschland und Österreich

Schüler, S. Chakraborty D.
Limitierende Faktoren für den Douglasienanbau in Mitteleuropa unter sich ändernden Klimabedingungen

Frei E.R., Moser B., Hafner, J., Fässler F., Glanzmann A., Wohlgemuth T.
Ausbreitungstendenzen und Konkurrenzkraft der Douglasie in der Schweiz

Moser B., Frei E.R., Bachofen C., Wohlgemuth T.
Douglasien-Sämlinge im Wettstreit mit mitteleuropäischen Baumarten

Wohlgemuth T., Moser, B., Pötzelsberger E., Rigling A., Gossner M.M.
Über die Invasivität der Douglasie und ihrer Auswirkungen auf Boden und Biodiversität

Anhang 2: Arbeits- und Lohnaufwand 2016–2019

Übersicht der Arbeitspensen 2016–2019	**in Monaten**
Zulasten WSL	**24**
Dr. Thomas Wohlgemuth, Projektleitung & Projektarbeiten	3
Dr. Barbara Moser, Projektbetreuung Experiment; 12 Monate	12
Ulrich Wasem, Technische Betreuung Experiment; 3 Monate	3
Hilfskräfte/Zivildienstleistende, Laboranalysen, Wägen; 6 Monate	6
Arbeit Zulasten WHFF	**37**
Julian Hafner, Doktorand 1.10.2016–31.7.2017	7
Anna Glanzmann, Praktikantin 1.7.2017–31.12.2017	6
Fabio Fässler, Praktikant 1.7.2017–31.12.2017	6
Edvinas Rommel, Praktikant 1.5.2018–30.11.2018	6
Robin Winiger, Hilfskraft, 2017	1
Lukas Bächli, Hifslkraft, 2018	2
Esther Frei, Wiss. Mitarbeiterin 1.5.2019–31.12.2019	8
Serena Ott, 2019	1

Kosten Zulasten WHFF			**In CHF**
Julian Hafner	Doktorand	10 Monate (2016–17)	42'333.50
Anna Glanzmann	Praktikantin	6 Monate (2017)	15'150.00
Fabio Fässler	Praktikant	6 Monate (2017)	15.150.00
Robin Winiger	Hilfskraft	2 Monate (2017, Stundenlohn)	3'455.0.5
Lukas Bächli	Hilfskraft	2 Monate (2018, Stundenlohn)	7'875.00
Edvinas Rommel	Praktikant	6 Monate (2018)	15'150.00
Esther Frei	Wiss. Mitarbeiterin	8 Monate (2019)	23'268.78
Serena Ott	Hilfskraft	1 Woche (2019, Stundenlohn)	518.00
Total			122’890.33
Sozialabgaben			14’482.34
Overhead 16% von 162’500 an WSL-Direktion			26’000.00
Total			163'372.67
Beitrag WHFF			-162'500.00
Differenz			872.67

Financial report

☐ Interim report

☒ Final report

For the period **01.10.2019** to **31.12.2019** Credit no. **Gesuch Nr. 2016.06**

Surname / first name of grantees **Wohlgemuth Thomas**

Grant administration office and/or person responsible for accounting Moor Esther

Telephone 044 7392 201

E-Mail esther.moor@wsl.ch

Comments on the financial report

Salaries

(gross salary)

Receipt no.	Surname and first name of employee	Employment from / to	Salary bracket	Gross salary CHF
	Hafner Julian	01.11.16-31.07.17		42'333.50
	Fässler Fabio	01.07.17-31.12.17		15'150.00
	Glanzmann Anna	01.07.17-31.12.17		15'150.00
	Winiger Robin	01.09.17-31.12.17		3'445.05
	Bächli Lukas	01.09.18-30.11.19		7'875.00
	Ott Serena	01.10.18-31.10.18		518.00
	Rommel Edvinas	01.06.18-30.11.18		15'150.00
	Frei Esther (inkl. Soz. Arbeitgeber)	01.04.19-31.12.19		23'268.78
A) Total gross salaries ..... CHF				122'890.33
Allowances not subject to AHV (old age and survivors insurance)				
- Family allowance..... CHF				
- Child allowance..... CHF				
- other allowances..... CHF				
B) Total allowances →				
Total Gross salaries A + B (to be entered on the last page of the report)..... CHF				**122'890.33**

Social security contributions

(employer's social security)

Employers contribution						
- AHV/IV/EO/ALV	100.00	% of		CHF		
- Administration costs	100.00	% of		CHF		
- FAK	100.00	% of		CHF		
- Accident insur. (UVG)	100.00	% of		CHF		
- Pension fund (BVG)	100.00	% of		CHF		
-		% of		CHF		
-		% of		CHF		
-		% of		CHF		
Total	100.00	% of	14'482.34	CHF	14'482.34	
Total employer's contribution for accounting period (to be entered on the last page of the report)					**CHF**	**14'482.34**

WSL Overhead

(Here you can enter one of the approved items from the decision letter)

	Date	Name of recipient of funds and booking text	Foreign currency	Amount
				CHF
	01.10.16-31.12.19	WSL Overhead Abzug		26'000.00
Total (to be entered on the last page of the report).....			CHF	26'000.00

Statement and summary of the report period

1. Balance brought forward from the previous report period			CHF	
2. Total amount transferred by the Federal Office of Environment FOEN			CHF	112'500.00
3. Other income (interest, refunds, withholding tax (VST), compensation for loss of salary, etc.). **Please enclose the receipts**				
Receipt no. + description: _____	CHF	_____		
_____	CHF	_____		
_____	CHF	_____	CHF	
4. Total income (positions 1 + 2 + 3)			CHF	112'500.00
5. Summary of expenses				
Equipment	CHF			
Research funds	CHF			
Salaries (gross salaries)	CHF	122'890.33		
Social security contributions (employer's contribution)	CHF	14'482.34		
WSL Overhead	CHF	26'000.00		
Item2	CHF			
Total expenses			CHF	163'372.67
6. **Balance**			CHF	**-50'872.67**
Cash holdings	CHF			
Grantee's balance according to the attached confirmation (bank/postal account statements etc.)	CHF	-50'872.67		
7. a) Total grant awarded CHF	CHF	162'500.00		
b) Transferred by the FOEN until now	CHF	112'500.00		
c) Remaining untransferred amount (a minus b)			CHF	50'000.00
8. Total amount still available for this application (positions 6 + 7)			CHF	-872.67

Place and date

Birmensdorf, 17.12.2020, em

Signature of the responsible grantees

Anhang 3: Bereits erschienene Publikationen und Berichte

RIGLING A, GESSLER A, FEICHTINGER L, QUELOZ V, WOHLGEMUTH T (2016) INTRODUCED OR NATIVE TREE SPECIES TO MAINTAIN FOREST ECOSYSTEM SERVICES IN A HOTTER AN DRIER FUTURE? IN: KRUMM, F., VÍTKOVÁ, L. (EDS.), INTRODUCED TREE SPECIES IN EUROPEAN FORESTS: OPPORTUNITIES AND CHALLENGES, PP. 236–246.

HAFNER J, WOHLGEMUTH T (2017) POTENTIELLE INVASIVITÄT DER DOUGLASIE IN DER SCHWEIZ: EINE STANDORTSBEZOGENE EVALUATION. EIDG. FORSCHUNGANSTALT FÜR WALD, SCHNEE UND LANDSCHAFT, BIRMENSDORF. 33 S.

WOHLGEMUTH T, HAFNER J, HÖLTERMANN A, MOSER B, NEHRING S, RIGLING, A (2019) IMPACTS OF DOUGLAS-FIR ON FORESTS AND OPENLAND HABITATS. IN: SPIECKER, H., LINDNER, M., SCHULER, J. (EDS.), WHAT SCIENCE CAN TELL US 9: DOUGLAS FIR - AN OPTION FOR EUROPE. EUROPEAN FOREST INSTITUTE, PP. 57–62.

ZHANG YL, MOSER B, LI MH, WOHLGEMUTH T. LEI JP BACHOFEN C (2020) CONTRASTING LEAF TRAIT RESPONSES OF CONIFER AND BROADLEAVED SEEDLINGS TO ALTERED RESOURCE AVAILABILITY ARE LINKED TO RESOURCE STRATEGIES. PLANTS 9, 621.

4.3 Introduced or native tree species to maintain forest ecosystem services in a hotter and drier future?

Andreas Rigling, Arthur Gessler, Linda Feichtinger, Valentin Queloz and Thomas Wohlgemuth

Climate change might profoundly alter patterns and processes in forest ecosystems that have consequences on the biogeochemical cycling, biodiversity and productivity (e.g. Lindner et al. 2014). Temperature- and drought-related changes have been identified as important triggers of forest decline and vegetation shifts worldwide (Allen et al. 2010). In Europe, several native tree species such as Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) are showing increased sensitivities to recent increases in temperature and extreme droughts resulting in growth reduction or increased mortality rates (Temperli et al. 2012, Rigling et al. 2013, Lebourgeois et al. 2010). It is predicted that there will be increases in the frequency and intensity of extreme precipitation events as well as in the occurrence of drought periods in the upcoming decades (IPCC 2014). In combination with increasing temperatures, so-called 'hotter droughts' are to be expected (Allen et al. 2015), which might play a key role in driving future forest dynamics by directly increasing drought-induced mortality or indirectly by reducing tree growth and vigour, impairing seedling establishment and increasing the susceptibility of trees to pests and diseases (Anderegg et al. 2015).

Such changes will challenge sustainable forest management practices that aim to provide the variety of ecosystem services in the future. An essential element of forest management is the selection of suitable tree species mixtures. On one hand, biodiversity (i.e. selection and complementarity effects, Loreau and Hector 2001) might improve the drought resistance of trees in more diverse forests (e.g. Van der Plas et al. 2016). On the other hand, future forest management and an adapted tree species portfolio should consider the future climatic conditions. As native tree species might suffer from a hotter and drier future climate in certain regions, the native species composition might be complemented by drought tolerant tree species of non-native origin (Lindner et al. 2014).

Introduced tree species have been planted and promoted in Europe since the late 19th century. They were originally selected and planted in the introduced range on the basis of their timber quality and productivity. In the future, however, introduced tree species with a potentially higher drought tolerance might become more relevant in terms of their ability to cope with the future climate change (Lindner et al. 2014).

An overview on the potential and limitations of 15 introduced tree species relevant for central Europe was recently published by Vor et al. (2015). In this chapter we focus on two of the introduced tree species mentioned in this publication, i.e. Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and black pine (*Pinus nigra* Arnold), which is non-native in most areas in western Europe (San-Miguel-Ayanz et al. 2016). Although climate change predictions for future performance of Douglas fir in western North America suggest significant drought-induced range shifts until 2090 (Weiskittel et al. 2012), Douglas fir and black pine

are often discussed as potential non-native alternatives to the native, and economically and ecologically important, Norway spruce and Scots pine (Spellmann 2011, Kownatzki et al. 2011, Jansen et al. 2013, Lévesque et al. 2013; Moser et al. 2016). In addition, and not further included in this chapter, the following drought-tolerant species may be of considerable interest; e.g.:

- Eucalypts (*Eucalyptus* spp.) that are mainly planted in Spain and Portugal (Chapter 5.5);
- Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.), which is planted as a pioneer species to improve soil fertility (Chapter 5.1);
- Tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) that starts invading some European forests originating from gardens and public green areas (Chapter 5.7);
- Other pines (*Pinus* spp.) (Chapter 5.8) and cypresses (*Cupressus* spp.).

The vulnerability of trees to drought varies amongst species due to intrinsic traits and shifts between life stages, in particular between the establishment and the old growth phase.

Sensitivity against biotic and abiotic stress can considerably vary during a tree's life (e.g. Oliver and Larson 1996). Hence, when discussing the impacts of drought on forest ecosystems and defining species that can potentially substitute native species in our forests in future, it is crucial to distinguish amongst different age phases. However, how can we quantify the drought tolerance of tree species?

Many studies focus on the key processes such as mortality, growth limitations and regeneration success along time, tree age and various environmental gradients (e.g. Lévesque et al. 2014a). In particular, comparative measurements on drought tolerance in provenance trials (e.g. Eilmann et al. 2013) or multiple tree species experiments stands (e.g. Eilmann and Rigling 2012) are best suited to interpret the relative drought tolerance of species or provenances. Analyses should ideally combine different time windows such as decadal trend analysis with single and extreme year reactions (e.g. Lévesque et al. 2014a) and intra-annual responses (e.g. Lewis et al. 2001). In order to gain further understanding of the mechanisms behind observed growth reactions, a combined analysis of growth and physiological measurements, e.g. stable isotope analysis, water-use efficiency or cavitation are particularly valuable (e.g. Lévesque et al. 2014b). It is also important to try extrapolating the results from tree to stand and landscape scales and to cross-validate the experimental findings; in such cases, process-based modelling approaches are useful (e.g. Temperli et al. 2012).

Douglas fir seedlings can be vulnerable to dry conditions (Hermann and Lavender 2004), which may include factors such as frost droughts during winter (Anekonda et al. 2002, Kownatzki et al. 2011). In a pot experiment, the native Scots pine was found to be more drought-tolerant in its initial seedling growth phase than Douglas fir whose seedlings have slower root growth into deeper soil layers (Moser et al. 2016). Due to this slow lateral root growth, Douglas fir seedlings are delayed in reaching deeper water resources that do not tend to get depleted during droughts. Similar results were obtained in an experiment where

saplings of eight different tree species were planted at three xeric sites in the Swiss Rhone Valley (Rigling et al. unpublished). The mortality highly varied among the different tree species, with Douglas fir showing the highest mortality rates from all tree species considered (Figure 57). In another experiment, introduced black pine seedlings from a Mediterranean seed source were found to be more drought tolerant in comparison to the native Scots pine seedlings from the central Alps; the black pine seedlings had a higher root-to-shoot ratio allowing a better exploitation of soil water resources (Richter et al. 2012).

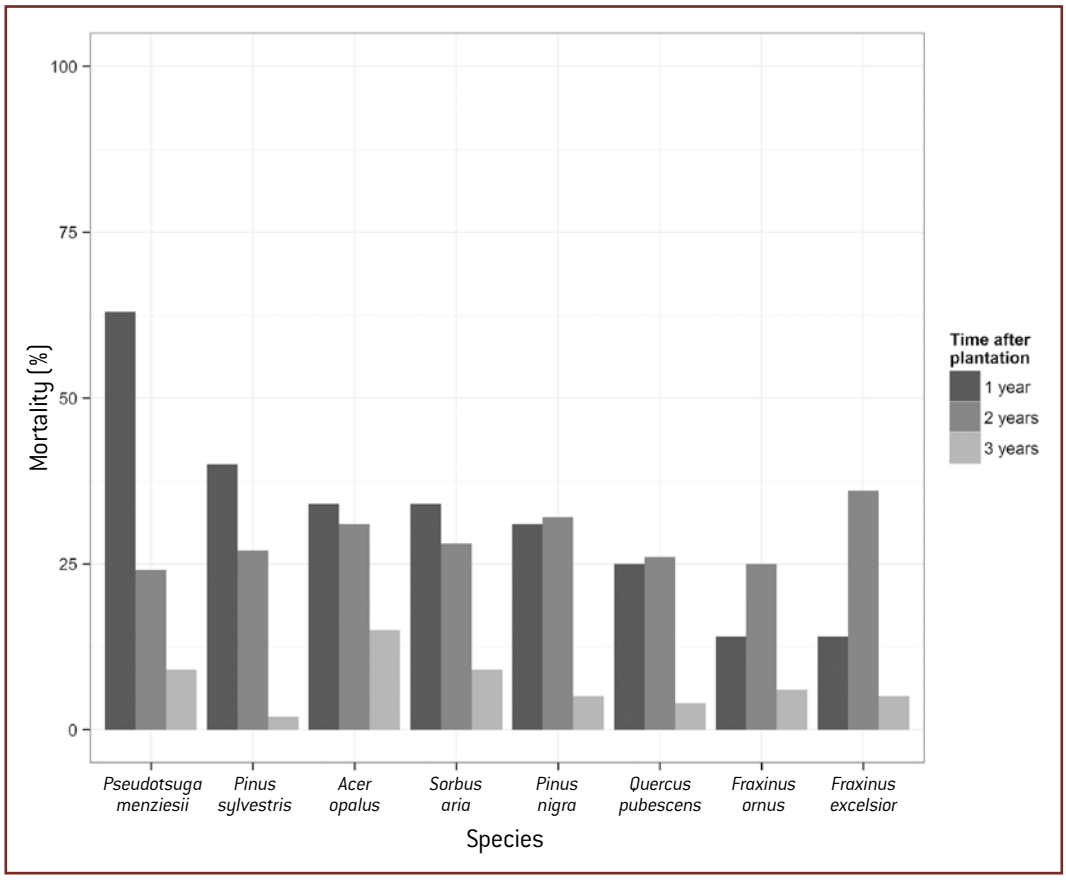


Figure 57. Tree species-specific survival and mortality considered at different temporal scales; i.e. one, two and three years after planting). Mortality rates are mean percentages of the species planted at three different sites in the dry inner-Alpine Swiss Rhone valley.

Management aiming at increasing drought resistance of future forests needs to carefully consider tree species identity but also provenances.

There is also considerable variation between provenances within a species with regard to their drought tolerance. Introduced provenances originating from areas with dry summers and cool winters tend to be best adapted to warm and dry conditions in Europe, which was demonstrated, for instance, in a climate chamber experiment where Douglas fir seedlings from interior regions have been found to be best adapted to extended heat

and drought periods (Jansen et al. 2014). Therefore, such provenances might be suitable for forestry in central Europe bearing in mind predicted warmer and drier conditions for the region. However, it should be kept in mind that Douglas fir interior provenances are more susceptible to certain fungal diseases (e.g. Rhabdocline needlecast – *Rhabdocline pseudotsugae* Syd. and Swiss needlecast – *Phaeocryptopus gaeumannii* (T. Rohde) Petr.) as opposed to coastal provenances from wetter regions (Hartmann et al. 2007). This trade-off illustrates the importance of provenance selection combined with careful site assessments.

High tree mortality rates were reported for many tree species and regions throughout Europe in the years that followed the extremely hot and dry year of 2003 (Carnicer et al. 2011), which, in the case of Douglas fir, resulted in a range of responses. In several regions in France, including the highly productive Bourgogne and Midi-Pyrénées, the growth of Douglas fir declined and greater tree mortality was observed; this was attributed to an extreme soil water deficit. The recovery after recurrent drought episodes was aggravated by soil nutrient deficiency (Sergent et al. 2014).

In addition, partial or complete needle necrosis during and after the heat wave in 2003 were observed in the area around the Massif Central in France (Martinez-Meier et al. 2008). Although surviving Douglas fir had significantly higher wood density in their stems and branches indicating a lower risk for cavitation than the dying trees, a high variability in wood properties and subsequent increased occurrence of cavitation amongst the different provenances and site conditions were observed. Hence, Dalla-Salda et al. (2009) concluded that Douglas fir seemed to be able to adjust to the extreme droughts and to recover during the following year, indicating a high adaptive potential of Douglas fir.

Douglas fir is highly sensitive to drought in the germination and the establishment phase but once installed this species is able to adjust to extreme drought events.

This is consistent with a study from a xeric environment on a steep south-facing slope with shallow soils in the inner-Alpine Swiss Rhone valley (Eilmann and Rigling 2012; Figure 58) where four different coniferous species – Scots pine, European larch (*Larix decidua* Mill.), black pine and Douglas fir – were planted in 1970. In order to enable seedling establishment in this very dry environment, the trees were irrigated during the first years after periods without rainfall. The analysis focused on the growth response during the four extremely dry years (including that of 2003) as well as during the recovery period that followed. Douglas fir and black pine showed no mortality, high growth rates and a plastic response to the extremely dry years. On the other hand, lower growth rates, a slow recovery after drought was observed for Scots pine and European larch. Mortality increased in Scots pine, and European larch experienced crown dieback. Such findings were confirmed by Lévesque et al. (2014a) who studied the tree growth responses of five conifer species in relation to past climatic variations and severe droughts across several climatic gradients of four biogeographic regions in central Europe, i.e. the northern Swiss Alps, the Swiss Plateau (Figure 59), the foothills of the Jura Mountains, and the dry central Alps (Figure 60). The radial growth of black pine and Douglas fir was less affected by climatic variability and drought than that of native Norway spruce, European larch and Scots pine. black pine and Douglas fir were able to maintain high radial increments and only few tree ring chronologies responded significantly to temperature, precipitation and

soil moisture along the gradient. Black pine and Douglas fir follow a drought avoidance strategy and maintain effective stomatal control to reduce transpirational water loss during drought, which helps them maximise their carbon uptake when soil moisture conditions are favourable (Lassoie and Salo 1981, Lebourgeois et al. 1998). Hence, mature black pine and Douglas fir are able to maintain a positive carbon balance under dry conditions making them less sensitive to drought. Growth reductions in black pine and Douglas fir during extremely dry years were rare and occurred only at the driest sites located in the valleys in the central Alps (Figure 60). However, both species were able to recover to or even exceed their pre-drought growth levels in the year following the events, indicating their high ability to offset drought-induced growth declines (Lévesque et al. 2013).



Figure 58. Afforestation experiment summarised by Eilmann and Rigling (2012) where Scots pine, European larch, black pine and Douglas fir were planted in a dry environment near Gampel in the dry inner-Alpine Swiss Rhone valley (photo: A. Rigling).

These results agree with those of a modelling study from the Black Forest in Germany where a process-based model (LandClim) was applied to simulate forest dynamics and the provision of ecosystem services under a range of climate change and management scenarios (Temperli et al. 2012). Among them, the introduction of Douglas fir was tested as an applied management scenarios. Results indicated a high future risk of drought-induced dieback in Norway spruce forests, which is why large-scale conversions to more drought-adapted forest types, where Douglas fir is admixed, were recommended.

There are, however, differences between Douglas fir provenances with regard to sensitivity to extreme droughts and a trade-off between long-term growth performance under

'average' conditions and the response of a given provenance to extreme events (Jansen et al. 2013). Nonetheless, the promotion of Douglas fir has been discussed as an option for achieving high timber yields under hotter and drier climate conditions.



Figure 59. High productive mixed stand with Douglas fir and European beech in the Swiss lowlands near Stein am Rhein where the average height of Douglas fir is 40 m (photo: A. Rigling).

When substituting native with introduced tree species, large-scale monocultures should be avoided and mixed as well as uneven-aged stands that are less sensitive to pests and diseases should be promoted.

Introduced tree species can certainly be considered as interesting alternatives when native tree species show high vulnerability to drought. However, due to the persisting uncertainties with regards to the effects that introduced tree species may have in new environments and ecosystems, the first choice should always be to use native tree species. On the other hand, recent experience with introduced diseases and pests such as the ash die-back (caused by *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya) or the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) demonstrate that native, well adapted tree species, may face sudden existential problems (Orlova-Bienkowskajy 2014, Gross et al. 2014; see Text Box 20 on ash dieback). When we conclude substituting native tree species, large-scale monocultures should be avoided and mixed and uneven-aged stands that are less sensitive to pests and diseases should be promoted.

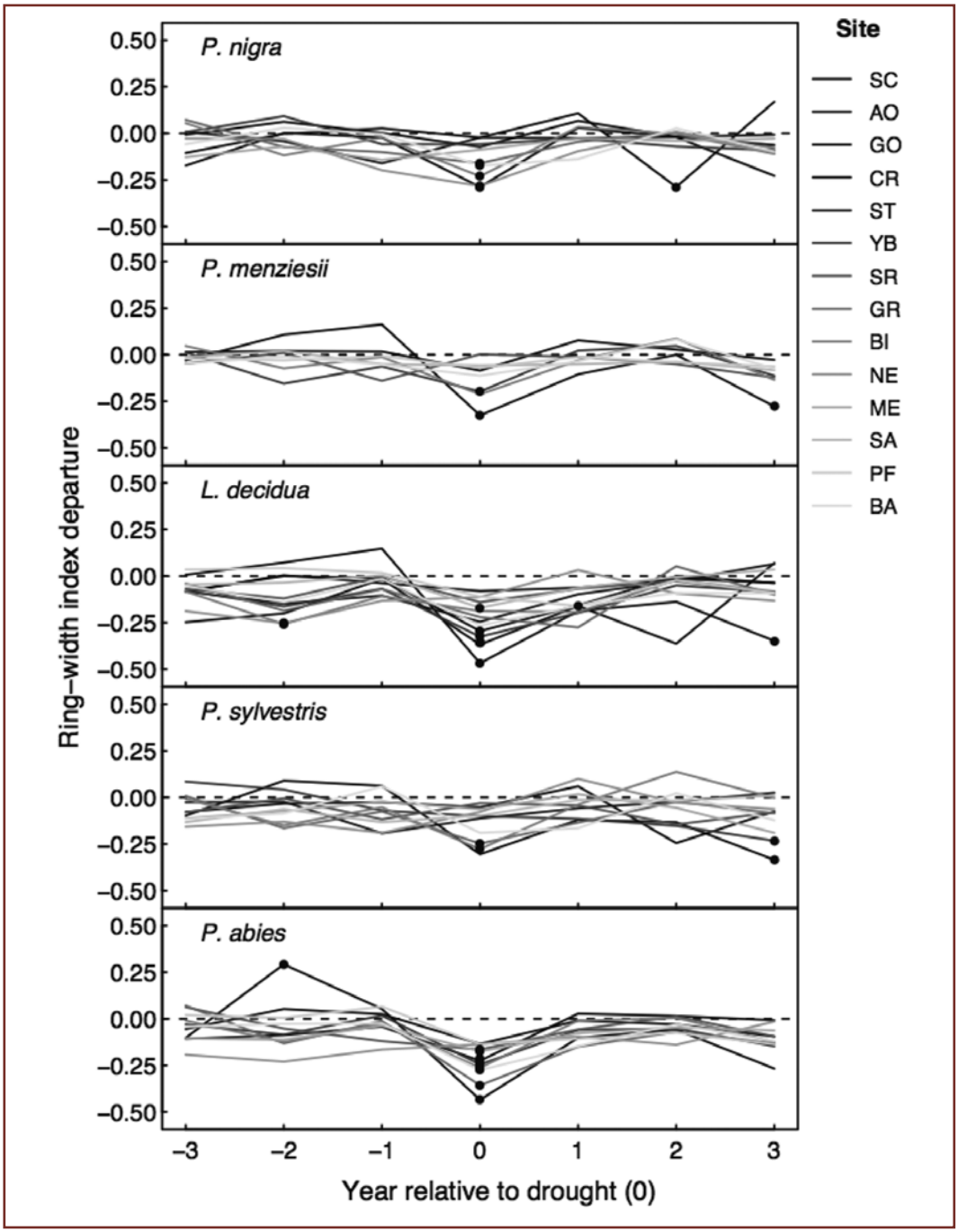


Figure 60. Superposed Epoch Analysis showing negative and positive tree growth departures (standard chronologies with autocorrelation retained) for the drought year (0) and 3 years before and after the drought year. Black dots indicate significant ($P \leq 0.05$) growth departures from 1000 random simulations. Extreme dry years correspond to the three driest years with the lowest soil moisture and the extreme drought year 2003 (Lévesque et al. 2014a, adapted).

In order to prepare current forests to future hotter and drier conditions, trade-offs between lowered productivity but increased drought resistance need to be considered.

Another important aspect to be considered are the trade-offs between productivity and drought resistance; Montwé et al. (2015) for instance concluded that selecting drought-resilient provenances as an adaptation strategy for climate change could compromise timber productivity. This philosophy has already been practiced in some protection forests where the forest stands are managed to retain or enhance their stability with productivity being a secondary aim. Nevertheless, if such ideas are to be applied to forests where timber production is the primary management aim, optimising forest management towards improved drought resistance (and less so for timber production) would therefore be a complete change of priorities.

It is important to focus on alternative species that are drought-resistant in order to facilitate the adaptation of our forests to predicted future climatic changes. However, it is crucial to note that both direct as well as indirect effects of heat and drought stress on tree performance are to be considered; biotic stresses and their interactions with abiotic constraints as well as the overall sensitivity of tree species to pests and diseases also need to be born in mind (San-Miguel-Ayanz et al. 2016). The aim in such cases should thus be to minimise ecosystem vulnerability and to optimise the provision of all ecosystem services (Lindner et al. 2014).

New pests or diseases have the potential to rapidly and fundamentally alter the performance of any tree species, be the tree species native or introduced.

Box 20. Ash dieback – an example of a new fast spreading pathogen putting a native tree species at risk.

Ash (*Fraxinus* spp.) trees in Europe are threatened by a new fungal disease. This phenomenon is called 'ash die-back' and caused by the pathogen *Hymenoscyphus fraxineus*. The first declining ash trees were reported in north-east Poland in 1992. After that the disease spread rapidly through airborne spores; by 2016, after only two decades, the pathogen had been recorded in much of the range of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) – this demonstrates the susceptibility of tree species to new pests or diseases, be the tree species native or introduced. However, the pathogen threatens not only common ash but also other European ash species (e.g. narrow-leaved ash – *F. angustifolia* Vahl; manna ash – *F. ornus* L.) and North American ash species (e.g. green ash – *F. pennsylvanica* Marshall; black ash – *F. nigra* Marshall). In contrast, Asian ash species like Manchurian ash (*F. mandshurica* Rupr.) and Chinese ash (*F. chinensis* Roxb.) are resistant to the disease confirming the origin of the pathogen in east Asia. More than 90 % of common ash trees in Europe suffer from ash dieback while 10 % of the trees seem to be tolerant or resistant. However, the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) has been spreading around Moscow recently and also threatens common ash (Orlova-Bienkovskaja 2014). Asian ash species seem to be quite tolerant to this pest and could be a potential replacement species for common ash in Europe.



Figure 61. Map representing the natural range of common ash (blue) and the first record of ash dieback in the different European countries. Modified from EUFORGEN (2009) and Gross et al. (2014).

References

Allen, C.D., Macalady, A., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Gonzales, P., Hogg, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Fensham, R., Zhang, Z., Kitzberger, T., Lim, J.-H., Castro, J., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. and Cobb, N. 2010. *A global overview of drought and heat-induced mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management. 259: 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001*

Allen, C.D., Breshears, D.D. and McDowell, N.G. 2015. *On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. Ecosphere. 6: 1–55. doi:10.1890/ES15-00203.1*

Anderegg, W.R.L., Hicke, J.A., Fisher, R.A., Allen, C.D. and Aukema, J., Bentz, B., Hood, S., Lichtstein, J.W., Macalady, A.K., McDowell, N., Pan, Y., Raffa, K., Sala, A., Shaw, J.D., Stephenson, N.L., Tague, C. and Zeppel, M. 2015. *Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. New Phytologist. 208: 674–683. doi:10.1111/nph.13477*

Anekonda, T.S., Lomas, M.C., Adams, W.T., Kavanagh, K.L. and Aitken, S.N. 2002. *Genetic variation in drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia. Canadian Journal of Forest Research. 32: 1701–1716. doi:10.1139/x02-091*

Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G. and Penuelas, J. 2011. *Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 108: 1474–1478. doi:10.1073/pnas.1010070108*

Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H. and Rozenberg, P. 2009. *Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco) clones related to heat and drought wave in France. Forest Ecology and Management. 257: 182–189. doi:10.1016/j.foreco.2008.08.019*

Eilmann, B. and Rigling, A. 2012. *Tree-growth analysis to estimate drought tolerance of different tree species. Tree Physiology. 32: 178–187. doi:10.1093/treephys/tps004*

Eilmann, B., de Fries, S.M.G., den Ouden, J., Mohren, G.M.J., Sauren, P. and Sass-Klaassen, U. 2013. *Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.)) provenances. Forest Ecology and Management. 302: 133–143. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.031*

EUFORGEN. 2009. *Distribution map of Common ash (Fraxinus excelsior). Available from www.euforgen.org, first published online in 2003, updated on 30 July 2008. European Forest Genetic Resources Programme.*

Gross, A., Hosoya, T. and Queloz, V. 2014. *Population structure of the invasive forest pathogen Hymenoscyphus pseudoalbidus. Molecular Ecology. 23: 2943–2960. doi:10.1111/mec.12792*

Hartmann, G., Nienhaus, F. and Butin. H. 2007. *Farbatlas Waldschäden. Diagnose von Baumkrankheiten. 3. neu bearbeitete und erweiterte Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. 269 p.*

Hermann, R.K. and Lavender, D.P. 2004. *Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. In: Burns, R.M. and Honkala, B. (eds.). Silvics of North America. US Dep. Agriculture Handbooks 654, Washington D.C. pp. 1080–1108.*

IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland.*

Jansen, K., Sohrt, J., Kohnle, U., Ensminger, I. and Gessler, A. 2013. *Tree ring isotopic composition, radial increment and height growth reveal provenance-specific reactions of Douglas-fir towards environmental parameters. Trees – Structure and Function. 27: 37–52. doi:10.1007/s00468-012-0765-9*

Jansen, K., Du B., Kayler, Z., Siegwolf, R., Ensminger, I., Rennenberg, H., Kammerer, B., Jaeger, K., Schaub, M., Kreuzwieser, J. and Gessler, A. 2014. *Douglas-fir seedlings exhibit metabolic responses to increased temperature and atmospheric drought. PloS ONE. 9(12): e114165. doi:10.1371/journal.pone.0114165*

Kownatzki, D., Kriebitzsch, W.-U., Bolte, A., Liesebach, H., Schmitt, U. and Elsasser, P. 2011. *Zum Douglasienanbau in Deutschland Ökologische, waldbauliche, genetische und holzbiologische Gesichtspunkte des Douglasienanbaus in Deutschland und den angrenzenden Staaten aus naturwissenschaftlicher und gesellschaftspolitischer Sicht. Johann Heinrich von Thünen-Institut. Landbauforschung, Sonderheft 344. 67 p.*

Lassoie, J.P. and Salo, D.J. 1981. *Physiological-response of large Douglas-fir to natural and induced soil-water deficits. Canadian Journal of Forest Research. 11: 139–144. doi:10.1139/x81-019*

Lebourgeois, F., Levy, G., Aussenac, G., Clerc, B. and Willm, F. 1998. *Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. Annals of Forest Science. 55: 287–299. doi:10.1051/forest:19980302*

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K. and Ulrich, E. 2010. *Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). Journal of Vegetation Science. 21: 364–376. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x*

Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Brang, P., Eilmann, B., Bugmann, H. and Rigling, A. 2013. *Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. Global Change Biology. 19: 3184–3199. doi:10.1111/gcb.12268*

Lévesque, M., Rigling, A., Bugmann, H., Weber, P. and Brang, P. 2014a. *Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. Agriculture and Forest Meteorology. 197: 1–12. doi:10.1016/j.agrformet.2014.06.001*

Lévesque, M., Saurer, M., Siegwolf, R., Eilmann, B. and Rigling, A. 2014b. *Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. New Phytologist. 203: 94–109. doi:10.1111/nph.12772*

Lewis, J.D., Lucash, M., Olszyk, D. and Tingey, D.T. 2001. *Seasonal patterns of photosynthesis in Douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO2 and temperature. Plant, Cell and Environment. 24: 539–548. doi:10.1046/j.1365-3040.2001.00700.x*

Lindner, M., Fitzgerald, J.B., Zimmermann, N.E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., Schelhaas, M.-J., Lasch, P., Eggers, J. and van der Maaten-Theunissen, M. 2014. *Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? Journal of Environmental Management. 146: 69–83. doi:10.1016/j.jenvman.2014.07.030*

Loreau, M. and Hector, A. 2001. *Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature. 412: 72–76. doi:10.1038/35083573*

Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L. and Rozenberg, P. 2008. *What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. Forest Ecology and Management. 256: 837–843. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.041*

Montwé, D., Spiecker, H. and Hamann, A. 2015. *Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. Tree Genetics and Genomes. 11: 1–11. doi:10.1007/s11295-015-0854-1*

Moser, B., Bachofen, C., Müller, J., Metslaid, M. and Wohlgemuth, T. 2016 *Root architecture might account for contrasting establishment success of Pseudotsuga menziesii var. menziesii and Pinus sylvestris in Central Europe under dry conditions. Annals of Forest Science. doi:10.1007/s13595-016-0574-1*

Oliver, C.D. and Larson, B.C. 1996. *Forest Stand Dynamics. John Wiley & Sons. 509 p.*

Orlova-Bienkowskajy, M.J. 2014. Ashes in Europe are in danger: the invasive range of Agrilus planipennis in European Russia is expanding. Biological Invasions. 16: 1345–1349. doi:10.1007/s10530-013-0579-8

Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T., Calderón Guerrero, C., Ghazoul, J. and Moser, B. 2012. *Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. Oecologia. 169: 269–279. doi:10.1007/s00442-011-2191-x*

Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Mayer, P., Ginzler, C., Vacchiano, G., Weber, P., Wohlgemuth, T., Zweifel, R. and Dobbertin, M. 2013. *Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. Global Change Biology. 19: 229–240. doi:10.1111/gcb.12038*

San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T. and Mauri, A. 2016. *European atlas of forest tree species. European Commission.*

Sergent, A.-S., Rozenberg, P. and Bréda, N. 2014. *Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. Annals of Forest Science. 71: 697–708. doi:10.1007/s13595-012-0220-5*

Spellmann, H., Albert, M., Schmidt, M., Sutmöller, J. and Overbeck, M. 2011. *Waldbauliche Anpassungsstrategien für veränderte Klimaverhältnisse. AFZ-DerWald. 66: 19–23.*

Temperli, C., Bugmann, H. and Elkin, C. 2012. *Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. Ecological Applications. 22: 2065–2077. doi:10.1890/12-0210.1*

Van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S. et al. 2016. *Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS). 113: 3557–3562. doi:10.1073/pnas.1517903113*

Vor, T., Spellmann, H., Bolte, A. and Ammer, C. 2015. *Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung. Göttingen: Universitätsverlag, 296 p.*

Weiskittel, A.R., Crookston, N.L. and Rehfeldt, G.E. 2012. *Projected future suitable habitat and productivity of Douglas-fir in western North America. Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen. 163: 70–78. doi:10.3188/szf.2012.0070*

ETH zürich Research Collection



Report

DICE-risk: Potenzielle Invasivität der Douglasie in der Schweiz: Eine standortsbezogene Evaluation. Schlussbericht im Forschungsprogramm "Wald und Klimawandel" des Bundesamtes für Umwelt und der Eidg. Forschungsanstalt WSL

Author(s):
Hafner, Julian; Wohlgemuth, Thomas

Publication Date:
2017-02

Permanent Link:

https://doi.org/10.3929/ethz-b-000232952 →

Rights / License:

In Copyright - Non-Commercial Use Permitted →

This page was generated automatically upon download from the ETH Zurich Research Collection. For more information please consult the Terms of use.

ETH Library

Schlussbericht des Projekts

DICE-risk:
Potenzielle Invasivität der Douglasie in der Schweiz:
Eine standortsbezogene Evaluation

Vertragstitel: Potentielle Invasivität der Douglasie in Wäldern Zentraleuropas und insbesondere in der Schweiz: Bezeichnung von Waldstandorten mit möglichem besonderen Risiko

im Forschungsprogramm

Wald und Klimawandel

Julian Hafner und Thomas Wohlgemuth

Februar 2017

Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf

Autoren
Julian Hafner, Thomas Wohlgemuth
Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf

Ein Projekt-Schlussbericht aus dem Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel» von BAFU und WSL
(www.wsl.ch/wald_klima)

Projektlaufzeit: Mai 2015-März 2016.

Zitierung

Hafner J., Wohlgemuth T. (2016) Potenzielle Invasivität der Douglasie in der Schweiz: Eine standortsbezogene Evaluation. Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 35 S.

Im pdf-Format zu beziehen über www.wsl.ch/wald_klima

Dank

Wir möchten uns bei Achilleas Psomas und Barbara Moser für fachliche Beratung sowie bei Peter Brang und Christian Küchli für ihre konstruktiven Kommentare zum Text bedanken.

© Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf, 2016

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung 4

Summary 5

1 Einleitung 6

2 Methoden 9

2.1 Datengrundlage, Stichprobe, Stichprobenflächen 9

2.2 Verjüngungserhebungen in Stichprobenflächen 9

2.3 Gemessene Standortfaktoren 10

Licht 10

2.4 Zugeordnete Standortfaktoren (Geodaten) 11

Klima 11

Waldstandorte 11

2.5 Modelle 13

Verjüngungsmodelle 13

Modellierung der Douglasieneignung aufgrund der Anbauten in der Schweiz 13

Modellierung der Douglasieneignung mit Verbreitungsangaben aus Nordamerika 14

2.6 Nähe von Naturschutzobjekten 15

3 Resultate 16

3.1 Vorkommen von Douglasienverjüngung 16

3.2 Einfluss von Pflegemassnahmen 19

3.3 Einfluss von Umweltfaktoren 20

3.4 Regressionsmodelle und Projektionen 22

Regressionsmodelle zur Verjüngung 22

Modellierung der für Douglasien geeigneten Standorte 23

3.5 Distanzanalyse 25

4 Diskussion 26

4.1 Waldstandorte mit beträchtlicher Verjüngung der Douglasie 26

4.2 Faktoren, welche die natürliche Douglasienverjüngung fördern 26

4.3 Verdrängung von Waldarten durch die Ausbreitung der Douglasie 27

4.4 Die Rolle des Alters von Douglasien für die natürliche Verjüngung 28

4.5 Douglasien-Eignungskarten mit Hilfe von Verbreitungsmodellen 28

5 Fazit 29

Literatur 31

Anhang 35

Zusammenfassung

Seit ihrer Einführung aus Nordamerika nach Europa Mitte des 19. Jahrhunderts hat sich die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dank ihrer Wuchsleistung und guten Holzeigenschaften rasant zur klar bedeutendsten nicht heimischen Baumart im Waldbau Mitteleuropas entwickelt. Wenn auch nicht im selben Ausmass wie in Deutschland oder Frankreich, so ist die Douglasie doch auch in der Schweiz jene Exotenbaumart, die am häufigsten angepflanzt wird. Schon vor 30 Jahren wurden über 1000 Bestände mit Pflanzungen von Douglasien dokumentiert (Bürgi und Diez 1986). Von Naturschutzseite wurde in den letzten Jahren die Frage aufgeworfen, ob die Douglasie als Folge des vermehrten Anbaus im Rahmen des Klimawandels in der Schweiz invasiv werden könnte. Im Auftrag des BAFU wurde deshalb anhand der vorliegenden Studie abgeklärt, auf welchen Waldstandorten in der Schweiz sich Douglasien erfolgreich etablieren können. Insbesondere war abzuklären, wo mit einer raschen Ausbreitung der Douglasie zu rechnen ist, wo eine Douglasienausbreitung zu dauerhaften negativen Beeinträchtigungen führen könnte, und welche Rolle das Alter von Douglasienbeständen für die Etablierung von jungen Douglasien in Nachbarbeständen (langjähriger Sameneintrag) spielt.

Basierend auf dem Inventar von Bürgi und Diez (1986) wurden aufgrund einer systematisch-stratifizierten Stichprobe landesweit 58 Bestände aufgesucht, wo mindestens drei Douglasien im Alter von mindestens 55 Jahren stehen. In diesen Beständen wurden im Umkreis von 100 m um die Douglasien die Position und die Baumhöhe von jungen Douglasien bestimmt. Gleichfalls wurden der pH des Oberbodens mit einem *Hellige PEHAMETER* auf halbe pH-Einheiten genau bestimmt sowie die Lichtverhältnisse mit einem LAI-Messgerät (leaf area index; ein Mass der Blattüberdeckung) festgestellt. Das Douglasienanbaupotenzial wurde anhand von Modellen berechnet, die mit Klimaparametern an den Anbauorten in der Schweiz und mit solchen vom Ursprungsort der Douglasie (Küstengebiet NW-USA und -Kanada) kalibriert wurden.

Die Resultate der Untersuchung zeigen, dass Douglasien am häufigsten in Buchenwäldern der tieferen Lagen angepflanzt worden sind, insbesondere in Waldmeister-Buchenwäldern. Kleine Verjüngung (< 130 cm) wurde bis in Lagen von 1300 m ü.M. gefunden, ohne deutlichen Trend der Häufigkeit. Etablierte Verjüngung (>130 cm) nimmt jedoch mit zunehmender Höhe ü.M. ab. Massgeblich für das Vorhandensein von kleiner und etablierter Douglasienverjüngung sind die Lichtverfügbarkeit und die Anzahl älterer Douglasien, die im Bestand stehen. Bessere Lichtverhältnisse wurden in Beständen mit Eingriffen, an Wegrändern oder auf gestörten Flächen (z.B. Windwurf) gefunden. Häufig wurde festgestellt, dass die aufkommenden Douglasien in den Beständen durch Pflegemassnahmen gefördert wurden. Es wurden keine Zusammenhänge mit dem Klima und dem pH des Bodens gefunden. Diese Befunde erklären wir damit, dass die Douglasien an Orten mit geeignetem Klima und mehrheitlich auf Standorten mit leicht saurem Oberboden angepflanzt wurden.

Die Verbreitungsmodelle der Douglasie für die Schweiz zeigen aufgrund der Klimaverhältnisse weitere Orte an, wo die Douglasie in Tieflagen angepflanzt werden kann. Ein Modell mit jährlichen Klimadaten aus dem ursprünglichen Verbreitungsgebiet der Küstendouglasie in Nordamerika ergibt ein wesentlich grösseres Klimaspektrum, und weist bei Ausserachtlassung der Saisonalität des Klimas auf eine wesentlich grössere Nische für die Baumart in der Schweiz hin.

Im Rahmen der durchgeführten Feldarbeiten wurden keine Bestände mit Anzeichen einer starken Douglasienausbreitung gefunden. Entsprechend konnten auch keine dauerhaft negativen Beeinträchtigungen festgestellt werden. Eine Nachbarschaftsanalyse zeigte, dass sich nur wenige Douglasienbestände in der Nähe von Naturschutzobjekten von nationaler Bedeutung befinden. Unter der Annahme, dass eine Pufferzone von 100 m um Douglasienbestände ausreichend vor einer natürlichen Verbreitung der Douglasie Schutz bietet, betrifft dies 0.1 bis 1% der in Bürgi und Diez (1986) dokumentierten Pflanzorte.

Summary

Since its introduction from North America to Europe in the middle of the19th century, Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) has become the most important non-native tree species planted in Central European forests for its fast growth and good wood quality. Also in Switzerland, Douglas-fir is the number one non-native tree species, even though its abundance is much lower than in Germany or France. Thirty years ago, more than 1000 stands with plantations of Douglas fir were documented nationwide (Bürgi and Diez 1986). Meanwhile, the nature conservancy has raised the question of its invasion potential under climate change. With this study financed by the FOEN, we document where Douglas fir can establish in Switzerland. In particular, we tried to answer which forest sites are suitable for Douglas fir, whether established populations can negatively affect forest ecosystems, and to which degree the age of Douglas fir stands affects the spread into neighbouring stands via recurrent seed dispersal.

The inventory of non-native tree species in Swiss forests (Bürgi and Diez 1986) served as a nationwide stratified systematic sample consisting of 58 forest stands with three or more Douglas firs individuals aged 55 years or more. In those stands, young Douglas fir individuals were located and measured within a circle with a radius of 100 m around the mature Douglas fir trees. Also, the following parameters were assessed: pH of the topsoil measured by *Hellige PEHAMETER* with an accuracy of 0.5 pH units, and understory light conditions using a LAI gear (leaf area index). The potential production area of Douglas fir in Switzerland was calculated by calibrating models with climate variables of Douglas fir presence in Switzerland and at the origin of Douglas fir in the coastal zone of NW USA and Canada.

Referring to our sample, Douglas fir has been most frequently planted in beech forests at low elevations, and in particular in woodruff-beech communities (Galio odorati-Fagetum). We found small regeneration (< 130 cm) at elevations up to 1300 m asl, with no clear trend of abundance. Established regeneration (> 130 cm) decreases towards higher elevations. The presence of both small and established Douglas fir regeneration depends on understory light conditions and the number of mature Douglas fir trees. Improved light conditions corresponded to stands with recent fellings, along forest roads and in disturbed areas (e.g. windthrow). Established Douglas fir often showed signs of tending measures. The number of established Douglas fir was neither correlated with climatic variables nor with the pH of the topsoil. These results can be explained by the fact that Douglas fir has usually been planted at sites with suitable climate and acidic soils.

Distribution models of Douglas fir in Switzerland indicate additional suitable sites at low elevations where the tree species may be planted. A model using annual climate data from the origin of the coastal Douglas fir in North America resulted in a markedly larger range of suitable growing conditions. This indicates a considerably larger niche for this tree species in Switzerland under the condition that climate seasonality is neglected.

In the frame of this field study, we found no stands with strong Douglas fir spread. Accordingly, no real or potential negative influences could be detected. A neighbourhood analysis showed only few Douglas fir stands in close proximity to nature reserves of national importance. Considering a buffer of 100 m around Douglas fir stands as sufficient, this applies to 0.1 to 1% of the sites listed in the inventory of Bürgi and Diez (1986).

1 Einleitung

Seit ihrer Einführung aus Nordamerika nach Europa zu Beginn des 19. Jahrhunderts hat sich die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dank ihrer Wuchsleistung und guten Holzeigenschaften zur bedeutendsten nichteinheimischen Baumart im Waldbau Mitteleuropas entwickelt (Knoerzer 1999). Auch in der Schweiz war sie schon vor 30 Jahren mit einem Anteil von ca. 43% aller Exotenanbauten die wichtigste fremdländische Baumart (Bürgi und Diez 1986). In europäischen Wäldern wird heute nur die Küstendouglasie (ssp. *menziesii*) angebaut, da die Inlanddouglasie (spp. *glauca*) wenig resistent gegen die rostige Douglasienschütte (*Rhabdocline pseudotsugae* Syd.) ist und deshalb nur noch in Parks als Zierbaum steht oder angepflanzt wird (Stimm und Dong 2001).

Neuere Arbeiten über die Trockenresistenz der Douglasie (Eilmann und Rigling 2012, Lévesque et al. 2014) legen nahe, dass erwachsene Douglasien längere Trockenperioden besser überstehen als die pionierartige Waldföhre (*Pinus sylvestris* L.), die besonders in den inneralpinen Trockentälern in Tieflagen vorherrscht. Diese erstaunliche Resistenz gegen Trockenheit, der bislang weitgehend fehlende Befall durch Schädlinge sowie die Rentabilität dieser Baumart zählen heute zu den Hauptgründen dafür, dass die Waldwirtschaft, speziell vor dem Hintergrund des Klimawandels, ein wachsendes Interesse an dieser Baumart zeigt. Zudem wird von der Douglasie im Vergleich mit einheimischen Fichten und Tannen in einer wärmeren Zukunft eine noch grössere Wuchsleistung erwartet (Temperli et al. 2012).

Im Zusammenhang mit dem Klimawandel wird allerdings auch auf Risiken für den Douglasienanbau hingewiesen. So sind zum Beispiel warme Wuchsgebiete wie die Fränkische Platte in Bayern schon unter gegenwärtigen Bedingungen zu trocken für die Douglasie (Foerst 1981, Kölling 2008). Warm-trockene Standortsverhältnisse werden mit dem Klimawandel zunehmen, womit auch die Wuchsleistung an solchen Standorten hinter den Erwartungen zurückbleiben könnte (Kölling 2008). Von einer Einbusse der Wuchsleistung dürften aber auch andere Baumarten betroffen sein. Gewarnt wird zudem vom unvorhersehbaren Befall durch Pathogene oder durch Schadinsekten, die von anderen Wirtsbäumen auf die Douglasie überspringen könnten (Schmid et al. 2014).

Die Frage, ob sich nichteinheimische Baumarten und insbesondere die nordamerikanische Küstendouglasie in der Nachbarschaft von gepflanzten Beständen in den Wäldern Europas invasiv ausbreiten könnten, wird bereits seit längerer Zeit diskutiert (Richardson und Rejmánek 2004, Kramer und Brang 2014, Schmid et al. 2014, Tschopp et al. 2015). Antworten dazu werden aktuell im europäischen Kontext gesucht, so auch im Rahmen der 2014 lancierten COST-Action NNEXT ('Non-native Tree Species for European Forests').

Für eine Beurteilung des Invasivitätsrisikos einer gebietsfremden Baumart müssen die Begriffe „invasiv“ und "Risiko" definiert werden. Zum Begriff "invasiv" wurden im Rahmen einer Pilotstudie (Kramer und Brang 2014) drei Aspekte hervorgehoben: die Ausbreitungsgeschwindigkeit einer Art, deren Verdrängungseffekt und die Frage des Verlassens der Latenzphase. Somit wird eine Art dann als invasiv bezeichnet, wenn sie sich zugleich rasch ausbreitet (Ausbreitungskriterien gemäss Richardson et al. 2000) und für einen Lebensraum charakteristische Arten verdrängt und somit gefährdet. Daneben sind noch weitere Invasivitätsaspekte zu nennen wie z.B. Träger von Pathogenen, Beeinträchtigung von Ökosystemleistungen und Kontrollierbarkeit der Art. Die letztgenannten Themen können jedoch im Rahmen dieser Studie nicht abgedeckt werden (siehe Blackburn et al. 2011; Abb. 1).

Ein "Risiko" kann als Produkt aus der Eintrittswahrscheinlichkeit eines unerwünschten Ereignisses und dem Schadensausmass bei einem etwaigen Eintritt des Ereignisses angesehen werden (Nowitzki 1993). Eine Risikoanalyse soll zukünftige Ereignisse erkennbar, kalkulierbar und kontrollierbar machen (Zwick und Renn 2008). Übertragen auf die Douglasie wäre das Invasivitätsrisi-

ko, also die Verdrängung von einheimischen Baumarten durch die Douglasie, gekoppelt mit einem lokalen Wegfall (lokal: Verlust/Aussterben) von Pflanzen- oder Tierarten.

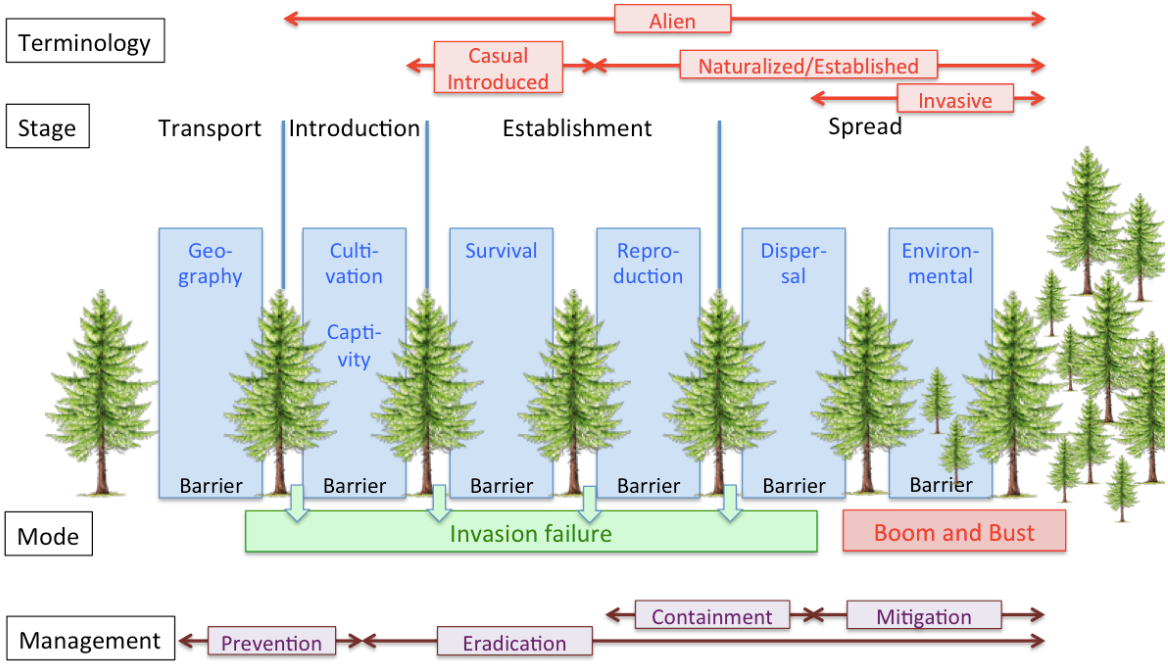


Abbildung 1. Stadien der Ausbreitung von gebietsfremden Pflanzenarten sowie Handlungsoptionen, nach Blackburn et al. (2011).

Zur Lokalisierung von Exotenpflanzen in der Schweiz ist das Inventar von Bürgi und Diez (1986), das auf einer Umfrage bei den Forstdiensten basiert, noch heute die wichtigste Referenz. Es enthält 1026 georeferenzierte Aufzeichnungen von Douglasienpflanzungen in der Schweiz, wobei der Verbreitungsschwerpunkt des Douglasienanbaus im Mittelland und Jura liegt (Abb. 2). Diesen Schwerpunkt bestätigen auch die Daten des Schweizerischen Landesforstinventars (LFI) und des Daten- und Informationszentrums der Schweizer Flora (Info Flora). Die Douglasie ist in der Schweiz mit einem Anteil von nur 0.3% an der Waldfläche meist einzeln beigemischt und ist nur selten in grösseren Gruppen oder gar Beständen anzutreffen (Kramer und Brang 2014). Im Vergleich dazu sind in Deutschland 2% und in Frankreich 3% der Waldfläche mit Douglasien bestockt (Schmid et al. 2014). In Teilen des Schwarzwaldes, so zum Beispiel im 3000 ha grossen Stadtwald von Freiburg i.Br., beträgt der Douglasienanteil zwischen 10 und 22% (Knoerzer 1999). Wie die Pilotstudie von Kramer & Brang (2014) aufgezeigt hat, ist über das Ausbreitungspotenzial der Douglasie in verschiedenen Waldstandorten in der Schweiz, und damit über das standortspezifische Potenzial der Invasivität erst wenig bekannt.

Die Literaturrecherche in der Pilotstudie (Kramer und Brang 2014) hat gezeigt, dass in Mitteleuropa vor allem die Ausbreitung der Douglasie auf Sonderstandorten als kritisch angesehen wird. Auf trockenen, sauren, basenarmen und meist hellen Standorten können thermo- und heliophile Arten durch eine starke Ausbreitung der Douglasie verdrängt werden (Knoerzer 1999). In Deutschland ist die Douglasie insbesondere in Traubeneichenwäldern (Quercion pubescenti-petraeae) allen anderen Baumarten an Wachstumsgeschwindigkeit und Wuchshöhe überlegen (Knoerzer 1999). In Österreich wurde die Douglasienverjüngung auf ähnlichen Standorten, z.B. in sauren Eichenwäldern (Sorbo torminalis-Quercetum) oder in sauren Buchenwäldern (Luzulo-Fagetum), und in Waldöffnungen oder Waldstrassenböschungen als überlegen gegenüber anderer Bodenvegetation beschrieben (Essl 2005), wobei Aussagen über die weitere Entwicklung dieser Verjüngungen hin zu Douglasienbeständen fehlen.

Douglasien benötigen mindestens 20–40% Lichtdurchlass im Bestand, um überleben und wachsen zu können (Mailly und Kimmins 1997, Drever und Lertzman 2003, Harrington 2006), wobei unter natürlichen Bedingungen auch die Konkurrenz der Begleitvegetation limitierend wirkt. Untersuchungen rund um vier Douglasienbestände in Kalifornien zeigten, dass in Entfernung von 100 bis 120 m zu ihnen nur noch 10% aller Douglasiensamen niedergingen (Roy 1960). Erhebungen in Deutschland (Forstamt Manderscheid, Eifel) bestätigten diese Flugweiten (Annen 1998). Hier wurde die natürliche Verjüngung in Abhängigkeit von der Entfernung zu den potenziellen Samenbäumen erhoben. Dabei fand sich nur ein geringer Prozentsatz der Verjüngung in einer Entfernung von mehr als einer Baumlänge zum Altbestand. Die grösste ermittelte Distanz zwischen einem Douglasienbestand und Naturverjüngung betrug bei dieser Erhebung 160 m. Verschiedene Autoren wiesen jedoch darauf hin, dass Douglasiensamen bei Sturmverhältnissen über weite Strecken, d.h. 300 m (Knoerzer 1999), 800 m (Fowells 1965) oder 1–2 km (Dick 1955) weit verfrachtet werden können.

Um Aussagen über die standortspezifische Verjüngung oder das Risiko der Invasivität in den Wäldern der Schweiz zu machen, haben wir Verjüngungserhebungen an verschiedenen Standorten in der ganzen Schweiz sowie Klimahüllenmodellierungen anhand des Vorkommens von Douglasien als Jungwuchs und als Stangen-/Baumholz durchgeführt. Die Studie soll Informationen liefern, welche eine standortsbezogene Risikoanalyse zu einer allfälligen Invasivität ermöglicht. Im Rahmen der Verjüngungserhebungen wurden mit dem Wissen aus den bereits beschriebenen Untersuchungen in Deutschland und Österreich folgende erklärende Faktoren ins Auge gefasst: Boden-pH, Lichtdurchlass, Distanz zum Douglasienbestand, Bestandesalter, Waldstandortstyp und Klima (Temperatur und Niederschlag). Als Arbeitshypothese gingen wir davon aus, dass sich die Douglasie auf trockenen Standorten mit Kalk im Oberboden schlechter verjüngt oder ausbreitet als auf mittleren oder trockenen, basenarmen Standorten mit tiefem Boden-pH (Knoerzer und Reif 1996, Knoerzer 1999, Essl 2005). An Standorten mit starker Überschirmung bzw. wenig Lichtdurchlass erwarteten wir wenig oder keine Verjüngung. Gemäss Annen (1998) ist erst ab einer Mindestbestandesgrösse von ca. 0.7 ha und ab einem Mindestalter des Bestandes von 55 Jahren (Douglasien bilden ihre erste Zapfen im Bestand erst mit 50 Jahren; Rohmeder 1972) mit einer nennenswerten Samenproduktion der Douglasie zu rechnen. Die grösste Samenproduktion tritt bei Bäumen im Alter zwischen 100 und 200 Jahren auf (Young und Young 1992). Da die ältesten Douglasienbestände in der Schweiz ca. 150 Jahre alt sind, erwarteten wir bei den untersuchten Beständen mit zunehmendem Alter eine grössere Samenproduktion und wiederholte Samenmast im Bestand und daraus resultierend eine grössere Verjüngungsdichte.

Basierend auf den Koordinaten von Douglasienvorkommen können Klimaparameter berechnet werden, die eine Klimahülle mit geeignetem Klima für die Baumart definieren. Für die Klimahülle wird eine topographische Entsprechung im Gebiet der Schweiz unter dem heute herrschenden und unter einem veränderten Klima gesucht. Auf diese Weise können Gebiete ermittelt werden, die sich heute oder in Zukunft für den Douglasienanbau eignen oder in welchen sich die Douglasie gut ausbreiten könnte. Verbreitungsmodelle wurden schon mehrfach als nützliche Instrumente beschrieben, um eine potenzielle Ausbreitung invasiver Arten abzuschätzen (Peterson 2003, Václavík und Meentemeyer 2009, Jiménez-Valverde et al. 2011). Auf der Grundlage von Verjüngungsdaten ermöglicht ein Verjüngungsmodell Aussagen zum Potenzial der natürlichen Verjüngung und davon abgeleitet zum Risiko, welches von einer möglichen Ausbreitung der Douglasie in Zukunft ausgehen könnte.

Die Resultate der Studie sollen zeigen, auf welchen Waldstandorten in der Schweiz sich Douglasien erfolgreich etablieren können. Hierzu stellen wir folgende Fragen:

- Auf welchen Waldstandorten ist mit einer raschen Ausbreitung der Douglasie zu rechnen?
- Auf welchen Waldstandorten kann dies zu dauerhaften negativen Beeinträchtigungen führen?

- Welche Rolle spielt das Alter von Douglasienbeständen für die Etablierung von jungen Douglasien in Nachbarbeständen (langjähriger Samendruck)?

2 Methoden

2.1 Datengrundlage, Stichprobe, Stichprobenflächen

Basierend auf den Daten der Umfrage von Bürgi und Diez (1986) wurde eine Stichprobe von Douglasienflächen gezogen, wo gemäss den verfügbaren Informationen zehn angepflanzte Douglasien mit einem Mindestalter von 55 Jahren stehen, da erst ab diesem Alter eine nennenswerte Samenproduktion im Bestand beginnt (Annen 1998). Zur Verminderung von geographischer Autokorrelation wurde ein Gitternetz mit einer Maschenweite von 10 km x 10 km über die Schweiz gelegt und eine Stichprobenfläche pro Zelle ausgewählt. Verjüngungserhebungen wurden in jenen Stichprobenflächen durchgeführt, in welchen mindestens zwei alte Douglasien gefunden wurden. Von den 65 besuchten Standorten eigneten sich 58 für Erhebungen. In sieben Stichprobenflächen waren keine Douglasien mehr vorhanden.

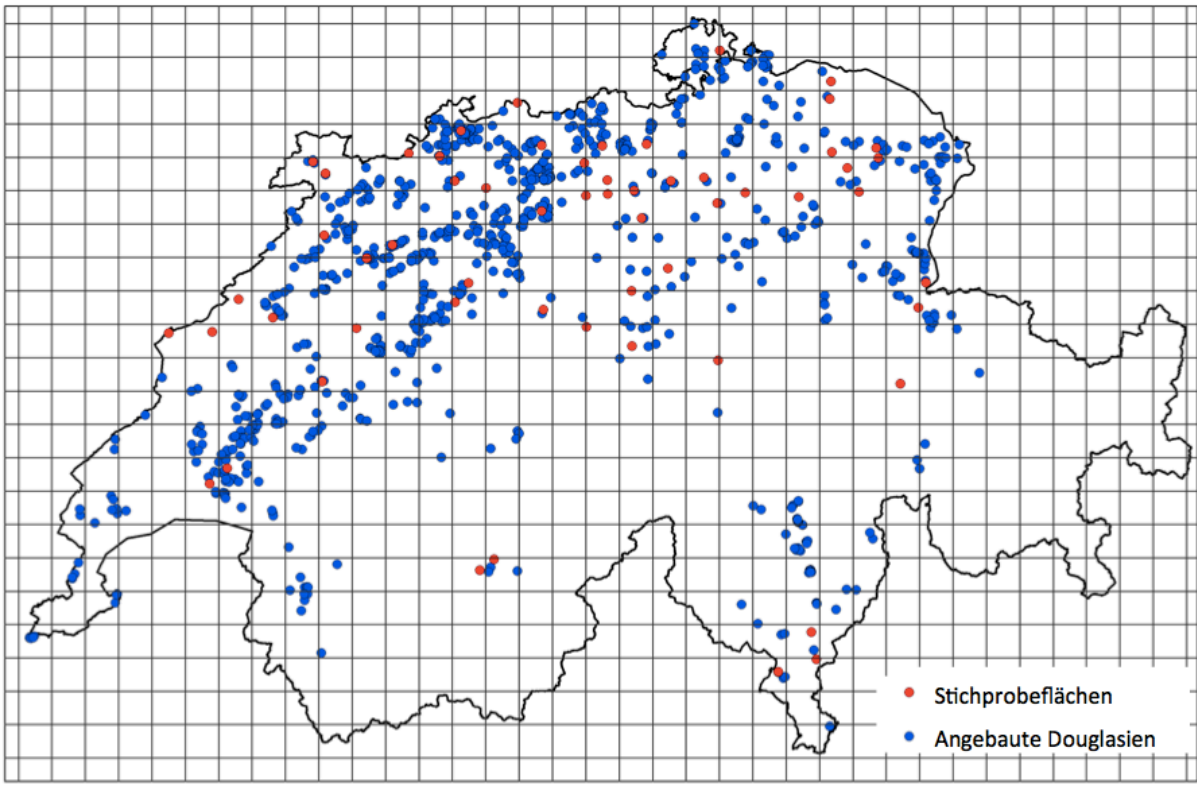


Abbildung 2: Stichprobenflächen mit angebauten Douglasien in der Schweiz (Stand 1984), nach Bürgi und Diez (1986). Die Karte ist mit einem 10 km x 10 km-Gitternetz überlagert, das zur Auswahl der Stichprobenflächen diente.

2.2 Verjüngungserhebungen in Stichprobenflächen

In jeder Stichprobenfläche wurde ein Mittelpunkt innerhalb des Douglasienbestandes gewählt. Ausgehend von diesem Mittelpunkt wurde eine Kreisfläche mit 100 m Radius abgesucht. Ältere angepflanzte Douglasien (BHD ≥ 30 cm) wurden als potenzielle Samenbäume gezählt und vermessen (BHD, Höhe). Aus den Variablen BHD und Höhe sowie aus den Angaben in Bürgi und Diez (1986) wurde das Maximalalter des Bestandes geschätzt. Pro Standort wurde die Douglasienver-

jüngung in vier Probekreisen (100 m^2, r=5.64 m) gezählt und gemessen (Abb. 3). Die Douglasienverjüngung war in der Regel nur spärlich und geklumpt verteilt, weshalb die Kreise bewusst um oder in die vorhandene Verjüngung gelegt wurden. War keine Douglasienverjüngung vorhanden, wurden für die Erhebung der Umweltparameter die Probekreise grob in den vier Himmelsrichtungen um die alten Douglasien angelegt. In den Kreisen wurde die Anzahl der *kleinen* (< 130 cm) und grossen, in der Folge als *etabliert* bezeichneten Jungpflanzen (≥ 130 cm und BHD < 12 cm) gezählt und auf Hektarwerte umgerechnet (Stämme pro ha). Die Unterteilung in kleine und etablierte Verjüngung wurde analog zur Pilotstudie (Kramer und Brang 2014) vorgenommen. Wir wenden hier somit eine strengere Definition für etablierte Verjüngung an als Frehner et al. (2005), die Jungpflanzen > 40 cm als etabliert bezeichnen. Zusätzlich wurde vom Rand der Probekreise jeweils der Abstand zur nächsten grossen Douglasie gemessen.

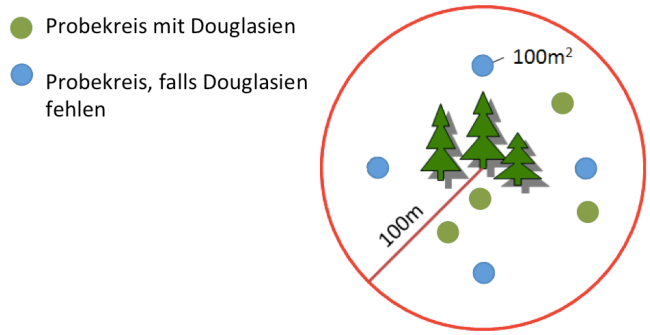


Abbildung 3: Lage der Probekreise in einer Stichprobenfläche um Douglasien. Der rote Kreis zeigt das abgesuchte Gebiet an.

An den kleinen Douglasien wurde der Verbiss erhoben und mit der Endtriebverbiss-Intensität nach der Methode von Rüegg (1999) quantifiziert. Bei den Aufnahmen wurden sichtbare Pflegemassnahmen innerhalb der Stichprobenfläche notiert. Diese umfassen das Freiräumen der Fläche, z.B. das Beseitigen einer dichten Brombeerschicht, das Mähen der Krautschicht, oder das Vorhandensein von Verbiss-Schutz für Douglasien auf oder in unmittelbarer Nähe der Aufnahmefläche.

2.3 Gemessene Standortfaktoren

Boden-pH

In den Probekreisen wurden Kalkgehalt und pH-Wert des Oberbodens gemessen. Hierzu wurde mit einem Erdbohrstock Erde bis in eine Tiefe von 20 cm entnommen. Im Bohrkern wurde in 5 cm, 10 cm und 20 cm Tiefe der pH-Wert mit einem *Hellige PEHAMETER* auf halbe pH-Einheiten genau bestimmt. Mit verdünnter Salzsäure (10%) wurde der Kalkgehalt des Bodens geprüft, wobei die drei Kategorien "kein Schäumen“, „schwaches Schäumen“ und „starkes Schäumen“ unterschieden wurden.

Licht

Die Lichtverfügbarkeit am Waldboden ist abhängig von der Blattüberdeckung, der Exposition und der potenziellen Sonnenscheindauer. Exposition und Sonnenscheindauer sind direkt aus den Geodaten (Höhen- bzw. Klimamodell) ablesbar, und die Blattüberdeckung lässt sich aus hemisphärischen Bildern im Bestand berechnen. In den Probekreisen wurden solche Bilder mit dem 'Plant Canopy Imager' CI-110 der CID Bio-Science Inc. gemacht. Das Messgerät berechnet aus den Bildern den Blattflächenindex ('Leaf Area Index', LAI) als Mass für die Blattüberdeckung. Der LAI

widerspiegelt nicht die tatsächliche Lichtverfügbarkeit, sondern ist ein Mass der Überdeckung, definiert als Blattfläche pro Bodenoberfläche.

2.4 Zugeordnete Standortfaktoren (Geodaten)

Klima

Für Aussagen über den Zusammenhang zwischen dem Klima und dem Verjüngungspotenzial von Douglasien wurden den einzelnen Stichprobenflächen Daten aus Klimarasterkarten zugeordnet. Als Grundlage wurden dafür "MeteoSwiss"-Stationsdaten aus dem Zeitraum von 1930–2006 verwendet. Diese wurden durch Dirk Schmatz (Forschungseinheit Landschaftsdynamik, WSL Birmensdorf) mit der 'anomaly method' (Mitchell und Jones 2005) und der 'Daymet Software' (Thornton et al. 1997) auf ein 100 m x 100 m-Gitter interpoliert. Mit dieser Datengrundlage wurden Klimakarten sowohl für die mittlere Jahrestemperatur als auch für die jährlichen Niederschlagssummen erstellt. Mit diesen Klimakarten wurden die Werte für jede Stichprobenfläche mittels ArcGis (ver. 10.0, ESRI, CA, USA) eruiert.

Waldstandorte

Für Angaben zu den Waldstandorten bzw. den Waldgesellschaften (Ellenberg und Klötzli 1972) wurden schweizweit kantonale Waldstandortskarten zusammengetragen (Tab. 1). Diese wurden über die jeweiligen kantonalen Geo-Portale bezogen. Die Verjüngungserhebungen erstrecken sich über 19 Kantone, wovon zwölf über digitale Karten der Waldstandorte verfügen. Anhand der GIS-Informationen wurde den betreffenden Probekreisen eine Waldstandortseinheit zugeordnet. Da die kantonalen Waldstandort-Gliederungen zum Teil leicht voneinander abweichen, wurde mit Hilfe der Vergleichstabelle von Frehner et al. (2009) eine Angleichung an die NaiS-Gliederung vorgenommen. In den sieben anderen Kantonen erfolgte die Zuteilung durch Försterbefragung oder durch eigene Einschätzung nach den Kriterien von Frehner et al. (2009).

Tabelle 1: Überblick über die Herkunft der Waldstandortsinformationen in den einzelnen Kantonen.

Kanton	Quelle
Kantone mit digital verfügbaren Kartenwerken	
AG	Daten des Kantons Aargau, Abteilung Wald Verfügbar über Aargauisches Geographisches Informationssystem (AGIS), www.geoportal.ag.ch
BL	Daten des Kantons Basel-Landschaft, Amt für Wald beider Basel, „Standortskarte Wald“ Verfügbar über GIS-Fachstelle BL, http://www.agi.bl.ch
FR	Daten des Kantons Freiburg, Amt für Wald, Wild und Fischerei (WALDA) Verfügbar über Geoportal des Kantons Freiburg, http://map.geo.fr.ch
JU	Daten des Kantons Jura, Stations Forestières (Associations végétales) und Stations Forestières (Inventaire cantonal) Verfügbar über GéoPortail du Canton du Jura, http://geo.jura.ch
LU	Daten des Kantons Luzern, Dienststelle Landwirtschaft und Wald, Datenstand 01.01.2002 Verfügbar über Geoportal Kanton Luzern, www.geo.lu.ch/map/waldobjekte/
NE	Daten des Kantons Neuenburg, Carte phytosociologique Verfügbar über Geoportail du Système d’Information du Territoire Neuchâtelois, http://sitn.ne.ch
OW	GIS Daten AG Sarnen, „Waldstandorte“ Verfügbar über GIS-Online, http://map.gis-daten.ch/ow_wald
SG	Daten des Kantonsforstamts St. Gallen, „Wald Standortskarte“, Erhebungsperiode 2001 Verfügbar über das Amt für Raumentwicklung und Geoinformation St. Gallen (AREG), http://www.geoportal.ch
SH	Daten des Kantons Schaffhausen, „Waldstandortskarte“ Verfügbar über GIS Schaffhausen, http://gis.sh.ch
SO	Daten des Amt für Wald, Jagd und Fischerei, Abteilung Wald, „Natürliche Waldstandorte“, Felderhebungen aus den Jahren 1977-1990 Verfügbar über das Geoportal des Kantons Solothurn, www.sogis1.so.ch/map/wald
TG	Daten des kantonalen ThurGIS-Zentrum, „Waldstandortkarte“ Verfügbar über die ThurGIS Website, http://geo.tg.ch/
ZH	Daten des Amts für Landschaft und Natur, Abteilung Wald „Vegetationskundliche Kartierung der Wälder im Kanton Zürich“, Stand 1997 Verfügbar über den GIS-Browser, http://maps.zh.ch
Kantone mit Grundlagen, aber ohne Karten	
BE	Rücksprache mit dem zuständigen Revierförster
GR	Rücksprache mit dem zuständigen Revierförster
TI	Bestimmt nach den Kriterien von Frehner et al. (2005)
UR	Rücksprache mit dem zuständigen Revierförster
VD	Rücksprache mit dem zuständigen Revierförster
VS	Bestimmt nach den Kriterien von Frehner et al. (2005)
ZG	Rücksprache mit dem zuständigen Revierförster

2.5 Modelle

Verjüngungsmodelle

Der Einfluss von Umweltparametern (erklärende Grössen) auf die Verjüngung in den zwei Grössenklassen "klein" und "etabliert" (Zielgrössen) wurde mit Regressionsmodellen (Generalisierte Lineare Modelle, GLM) geprüft, wobei binäre Modelle (Verjüngung ja/nein) und Abundanzmodelle (Verjüngungsdichte) verwendet wurden. Dabei wurde mit der Funktion "step" in R (R Development Core Team 2015) für jedes der vier Modelle die Variablenkombination mit dem tiefsten AIC-Wert (Akaike 1974) ausgewählt (Tab. 2).

Tabelle 2: Verwendete Variablen für die Verjüngungsmodelle.

Var	Variable	Beschreibung
H_{SB}	Höhe der Samenbäume	Maximalwert [m]
BHD	BHD der Samenbäume	Maximalwert [cm]
N_{SB}	Anzahl Samenbäume	4 Klassen: 1–5, 6–10,10–20 oder >20 Samenbäume
LAI	Lichtverfügbarkeit	LAI mit Hemisphärenfoto berechnet
pH	Boden pH	Durchschnittswerte in 5, 10 und 20 cm Bodentiefe
P_J	Jahresniederschlag	cm pro Jahr
T_J	Mittlere Jahrestemperatur	°C
Exp	Exposition	0 (Nordhang) und 1 (Südhang)

Ein Shapiro-Wilk-Test (Shapiro und Wilk 1965) der Verjüngungsdichte bestätigte, dass die Daten nicht normalverteilt sind. Aus diesem Grund wurden in den Modellen log-transformierte Werte der Verjüngung verwendet, um die Annahme einer Normalverteilung in den linearen Modellen besser zu erfüllen. Eine Logarithmierung ist bei Zähldaten üblich.

Modellierung der Douglasieneignung aufgrund der Anbauten in der Schweiz

In einem ersten Schritt wurden die Douglasien-Anbaugebiete der Schweiz mithilfe von Variablen des Klimas, das an den Orten der 1026 Bestände mit Douglasien von Bürgi und Diez (1986) (in n=987 Rasterzellen) in der Schweiz herrscht, modelliert (Modell CH). Die Modellierung ergibt eine Klimahülle für den Douglasienanbau, welche für die räumliche Extrapolation verwendet wurde. Die Klimahülle wurde mit der mittleren Niederschlagssumme (PJ) und der mittlere Jahrestemperatur (TY) definiert und auf der Basis von 100 m x 100 m Rasterdaten berechnet. Mit der Software MaxEnt (Phillips et al. 2004, Phillips et al. 2005) wurde eine Karte mit dem potenziellen Eignungsgebiet der Douglasie in der Schweiz erstellt. MaxEnt modelliert die Verbreitung von Arten mit Präsenzdaten (presence-only). Der Name MaxEnt steht für 'maximum entropy', was bedeutet, dass die Modelle auf der Grundlage der Maximum-Entropie-Methode (Jaynes 1957), welche aus der statistischen Physik stammt, berechnet werden. Dabei werden aus den Daten die zwingenden Zusammenhänge eines Systems ermittelt. Alle unklaren Zusammenhänge werden jedoch offen gelassen und damit die Ungeordnetheit des Systems maximal gehalten. Im Vergleich zu andern Methoden bietet MaxEnt einen sehr effektiven Algorithmus zur Verbreitungsmodellierung mit 'presence-only'-Daten (Elith und Leathwick 2009). Die Software ist seit 2004 verfügbar und wurde vielfach für die Verbreitungsmodellierung verwendet, so für Fragestellungen der Ökologie, der Evolutionsbiologie und des Naturschutzes (Elith et al. 2011). Gemäss Guisan et al. (2007) ist MaxEnt, zusammen mit 'boosted regression trees' (BRT), die beste Methode, um die Verbreitung von Baumarten zu modellieren.

Um die Qualität des Modells zu überprüfen, wurden 10 Replikate des Modells erstellt. Dabei wurden mit dem Kreuzvalidierungsverfahren jeweils 10% der Daten für die Evaluierung und die restlichen 90% zum Erstellen des Modells verwendet. Zur Evaluation wurde der AUC-Wert ('Area Under the Curve') der ROC-Kurve ('Receiver Operating Characteristic') berechnet. Diese Methode

wurde von Fielding und Bell (1997) vorgeschlagen und gilt heute als geeignete Methode für die Bewertung von Verbreitungsmodellen. Zur Beurteilung der Modellgüte wurde der Durchschnitt der zehn Replikate verwendet.

Dieses Modell kann auch auf ein mögliches zukünftiges Klima der Schweiz projiziert werden. Als Grundlage dazu dienten die Klimaszenarien, welche im Forschungsprogramm "Wald und Klimawandel" verwendet werden (Remund und Augustin 2015). Die Daten dazu wurden durch Jan Remund (Meteotest, Bern) bereitgestellt. Bei dem verwendeten Klimamodell handelt es sich um das eher trockene CLM-Modell (Lautenschlager et al. 2009), welches auf dem globalem ECHAM5 Modell (Roeckner et al. 2003) und dem Emissionsszenario A1B des Weltklimarates (Cubasch et al. 2001) basiert. Das Modell wurde mit der 'change factor'-Methode (Tabor und Williams 2010) auf eine Auflösung von 200 m x 200 m für die Schweiz hochgerechnet. Für die Projizierung des Modells auf das Klimaszenario wurde die MaxEnt-Funktion "Projection" verwendet.

Modellierung der Douglasieneignung mit Verbreitungsangaben aus Nordamerika

Das oben erwähnte Modell enthält nur Daten aus der Schweiz und deckt somit nur einen Bruchteil des Verbreitungsgebietes und der für die Douglasie geeigneten Klimabedingungen ab. Die Klimawandelszenarien sagen Klimabedingungen für die Schweiz voraus, die heute in der Schweiz noch nicht vorkommen und deshalb auch nicht im Modell berücksichtigt sind. Somit ist es nur bedingt auf die Zukunft übertragbar. Für eine bessere Modellierung der geeigneten Gebiete in der Schweiz im Klimawandel wurden deshalb in einem zweiten Schritt die Klimabedingungen des natürlichen Verbreitungsgebiets der Douglasie in Nordamerika modelliert (Modell NA). Dazu wurden Verbreitungsdaten von GBIF (GBIF.org, 13. Jan. 2016, Download: http://doi.org/10.15468/dl.x7wksc) verwendet und in ArcGis visualisiert. Bei diesen Daten handelt es sich um Douglasien-Referenzen aus der ganzen Welt, ohne Berücksichtigung ob angepflanzt oder im natürlichen Verbreitungsgebiet. Ausserdem gibt es für die meisten Punkte keine Angaben zur Unterart (ssp. *menziesii* oder spp. *glauca*). Mit der 'clip' Funktion in ArcGis© wurden deshalb die Punkte ausgewählt, welche sich gemäss van Loo et al. (2015) im natürlichen Verbreitungsgebiet der Küstendouglasie (ssp. *menziesii*) befinden (1001 Referenzen). Bei diesen Punkten kann man davon ausgehen, dass es sich um Küstendouglasien in ihrem natürlichen Habitat handelt. Zur Modellierung wurden Klimarasterdaten verwendet, die aus Klimawerten in der Normperiode 1961–1990 auf eine Auflösung von 30 Bogensekunden interpoliert wurden (Daten von D. Schmatz). Es wurde nur eine Douglasien-Referenz pro Rasterzelle verwendet, um eine zu starke räumliche Autokorrelation zu verhindern. Dies resultierte in 679 Douglasienkoordinaten in Nordamerika mit zugewiesenen Klimadaten (siehe Abb. 4). Da der Jahresgang des Klimas im Verbreitungsgebiet in Nordamerika von jenem in Europa stark abweicht, wurden keine saisonalen Daten (z.B. Sommerniederschlag) benützt, weil in Artverbreitungsmodellen, wegen der mangelnden Übereinstimmung dieser Parameter mit dem mitteleuropäischen Klima, eine schlechte Eignung resultiert (siehe Modell NA-saisonal im Anhang). Stattdessen wurden für die Modelle die Jahresmittelwerte für Temperatur und Niederschlag benutzt. Bei dieser Wahl wird der saisonale Klimacharakter bewusst unterschlagen, weshalb die resultierenden Verbreitungen auch vorsichtig zu interpretieren sind. Das Modell NA wurde in MaxEnt mit den gleichen Einstellungen wie das erste Modell erstellt. Es repräsentiert das Klima im gesamten Verbreitungsgebiet der Küstendouglasie und kann wie das erste Modell auf die Schweiz sowohl bei heutigem Klima als auch anhand eines Zukunftsklimas projiziert werden. Für die Projektion im Gebiet der Schweiz wurden dieselben Rasterdaten wie im Modell CH verwendet.

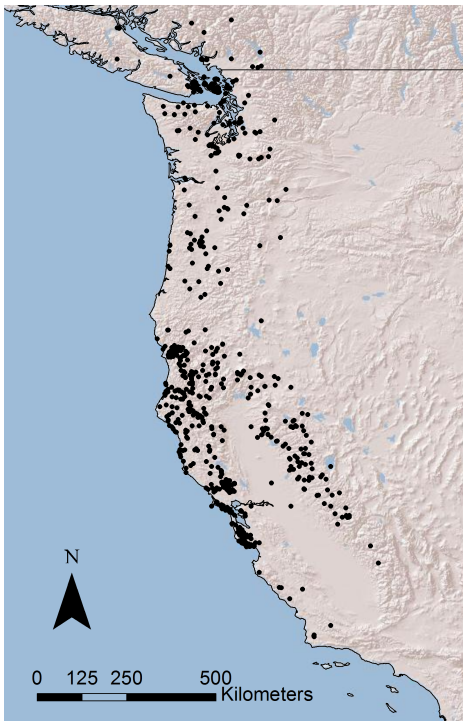


Abbildung 4: Lokalitäten von Beständen der Küstendouglasie in Nordamerika (schwarze Punkte; Quelle: GBIF.org, 13. Jan. 2016, http://doi.org/10.15468/dl.x7wksc), die im Modell NA berücksichtigt wurden Hintergrund: '*World Shaded Relief*'; ArcGIS© 2009, Esri.

2.6 Nähe von Naturschutzobjekten

Für eine Distanzanalyse der Nähe von Douglasienpflanzungen zu Naturschutzobjekten wurden die Daten aus dem „Bundesinventar der Auengebiete von nationaler Bedeutung“, dem „Bundesinventar der Hoch- und Übergangsmoore von nationaler Bedeutung“ und dem „Bundesinventar der Trockenwiesen und -weiden von nationaler Bedeutung“ (alle BAFU, Bern, Datenstand 2008; http://www.bafu.admin.ch/biodiversitaet/) zusammengetragen. In ArcGis© wurde für jeden der 1026 Douglasienbestände aus dem Inventar von Bürgi und Diez (1986) die minimale Distanz zum nächsten Naturschutzobjekt von nationaler Bedeutung berechnet. Mit den Distanzdaten wurden kumulative Histogramme für die Nähe zu Naturschutzobjekten aus den drei Bundesinventaren erstellt.

3 Resultate

3.1 Vorkommen von Douglasienverjüngung

In 40 von 58 Stichprobenflächen wurde mindestens eine Douglasienjungpflanze (oder -population) gefunden und in 24 von diesen 40 Stichprobenflächen war die Verjüngung bereits etabliert (Höhe > 130 cm). Insgesamt wurden 123 Probekreise mit Verjüngung festgelegt, gegenüber 109 Probekreisen, welche das Fehlen von Douglasienverjüngung repräsentieren. Douglasienverjüngung wurde zur Hauptsache in Probeflächen des Mittellands und des Juras gefunden (Abb. 5).

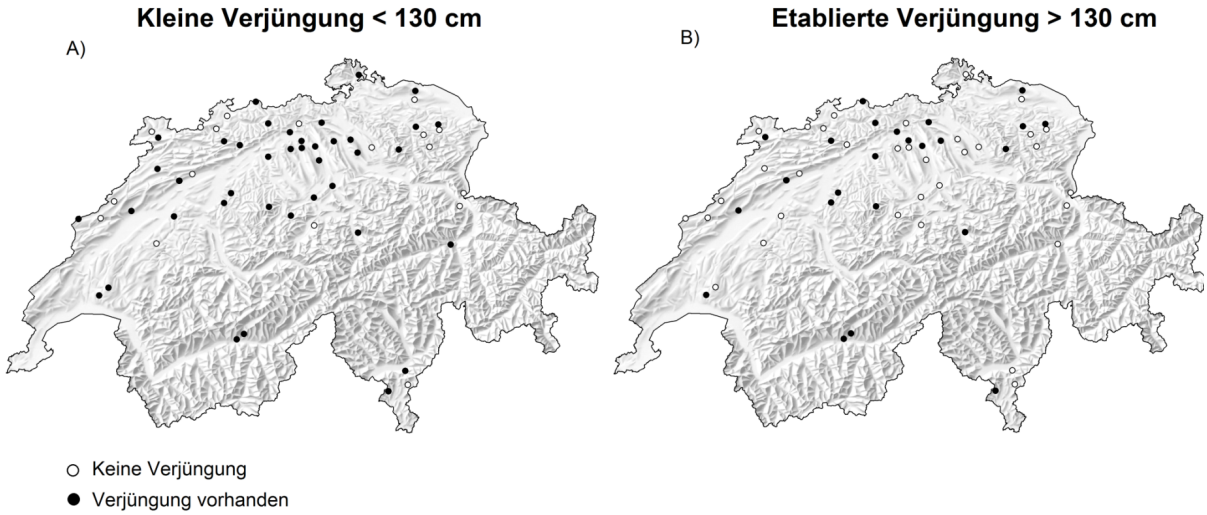


Abbildung 5: Verteilung der Douglasienverjüngung: A) Kleine Verjüngung mit Individuen < 130 cm, B) etablierte Verjüngung mit Individuen ≥ 130 cm. Ausgefüllte Kreise: Präsenz von Verjüngung; Ringe: Absenz von Verjüngung.

Die grösste Verjüngungsdichte mit 9'375 kleinen Douglasien pro Hektare wurde in Bratsch (VS) festgestellt, und am meisten etablierte Verjüngung wurde in Dintikon (AG) mit 1'100 Douglasien pro Hektare gefunden. Im Mittel wurden dort, wo Douglasienverjüngung vorhanden war, aus den Probekreisen rund 1000 kleine Douglasien pro Hektare und 350 etablierte Douglasien pro Hektare berechnet (Abb. 6). Es sei daran erinnert, dass dies aufgrund der Wahl der Stichprobenflächen nicht repräsentative Dichtewerte pro Standort sind, sondern Dichtewerte von Probeflächen mit Douglasienpräsenz. In allen Probeflächen mit mindestens drei kleinen Douglasien wurden Endtriebverletzungen an der Douglasienverjüngung gefunden. Ein beachtlicher Teil der erfassten Verjüngung war verbissen, wobei die durchschnittliche Verbissintensität pro Standort 32% betrug. Nur zwei von 232 Probekreisen befanden sich weiter als 20 m entfernt (Maximum: 40 m) von der nächsten alten Douglasie, die als potenzieller Samenbaum in Frage kam. Bei 127 (55%) der Probekreise befand sich eine alte Douglasie entweder innerhalb des Probekreises oder weniger als 1 m von dessen Rand entfernt.

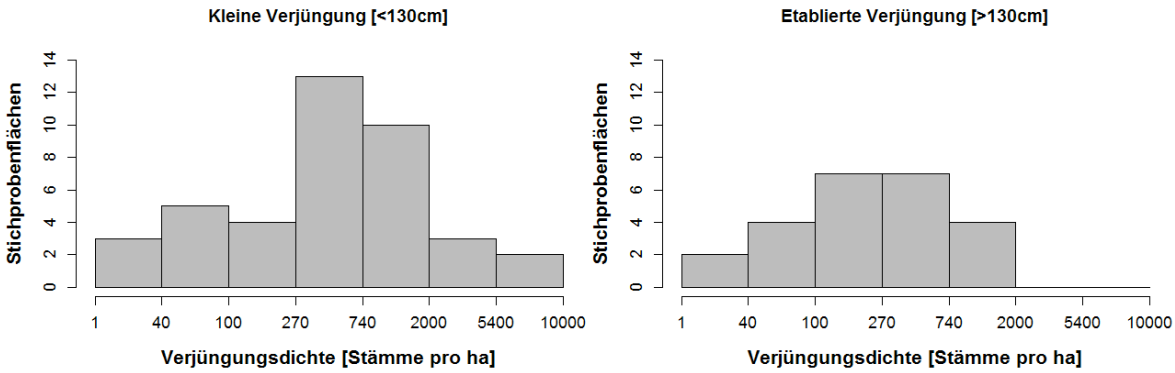


Abbildung 6: Histogramme der Verjüngungsdichte der Stichprobenflächen für kleine Verjüngung (n=40) und etablierte Verjüngung (n=24). Die Verjüngungsdichte auf der x-Achse ist logarithmisch dargestellt.

Die effektive Bestandesgrösse war oft kleiner als die Angaben aus der Umfrage bei den Kreisforstämtern und Technischen Forstverwaltungen von Bürgi und Diez (1986). So wurden an sieben der besuchten Standorte keine Douglasien mehr gefunden; diese Standorte wurde von der Studie ausgeschlossen. Zudem standen an sechs Standorten nur noch zwei bis fünf Douglasien: diese Standorte sind in der Studie berücksichtigt. An 41 der 58 Standorte umfasste der Douglasienbestand mehr als zehn Bäume. In individuenreichen Douglasienbeständen wurde häufiger etablierte Verjüngung gefunden als in Beständen mit wenigen Douglasien (Pearson's Chi-squared Test; p= 0.014). Auf die Präsenz von kleiner Verjüngung hatte die Bestandesgrösse einen signifikanten Einfluss: Ein Welch-t-Test zeigt, dass in Douglasienbeständen mit weniger als 10 Samenbäumen die Dichte der kleinen Verjüngung klar kleiner ist als in den übrigen Beständen (Welch Two Sample t-test; p=0.001; Abb. 7).

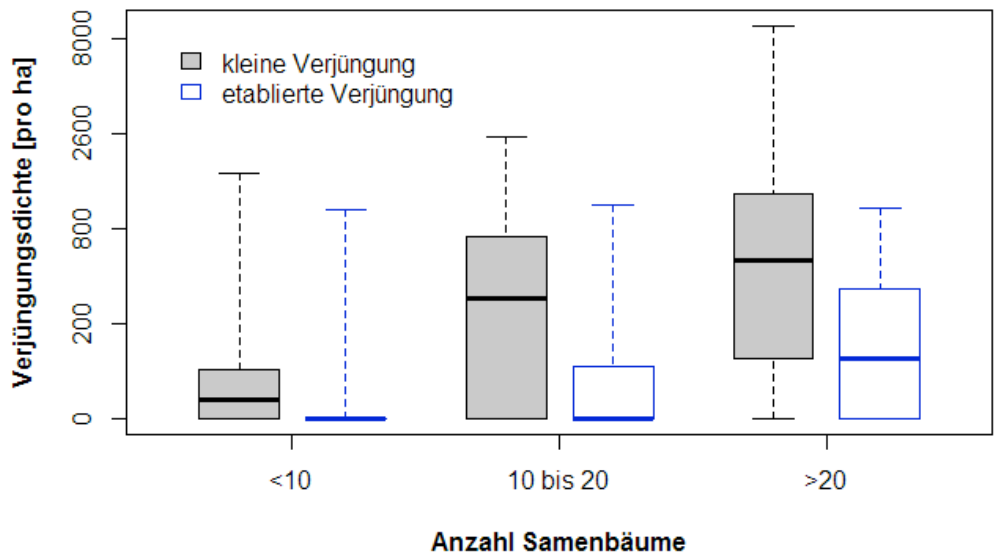


Abbildung 7: Verjüngungsdichte (logarithmisch) in Abhängigkeit von der Anzahl Samenbäume im Douglasienbestand. Zusammengefasst in die drei Klassen *weniger als 10* (n=17), *10 bis 20* (n=19) und *mehr als 20* (n=22) potentielle Samenbäume. Grau die kleine Verjüngung (<130 cm) und blau die etablierte Verjüngung (>130). Der Median der Verjüngungsdichte pro Kategorie ist als dicke Linien dargestellt. Die Whisker zeigen das Minimum bzw. Maximum an.

Douglasienverjüngung wurde von 290 bis 1340 m ü.M. gefunden (Abb. 8), wobei kein linearer Zusammenhang der Dichte mit der Höhenlage vorliegt (Abb. 9). Dagegen nahm die Dichte der etablierten Verjüngung mit der Höhenlage ab. Ebenfalls spielte die Exposition in den untersuchten Beständen keine Rolle für die Präsenz oder die Dichte der Douglasienverjüngung (Abb. 8b).

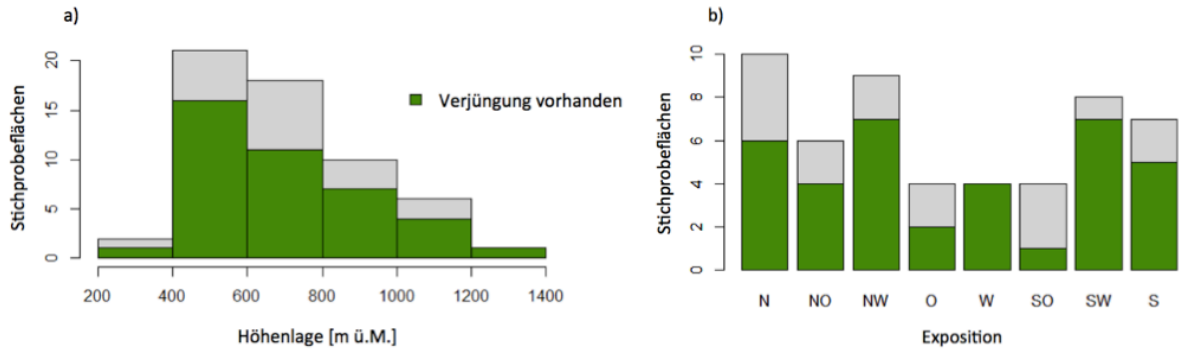


Abbildung 8a–b: a) Höhenverteilung der n=58 Stichprobenflächen und b) Exposition der n=50 geneigten Stichprobenflächen. Flächen mit präsenter Verjüngung sind in Grün hervorgehoben.

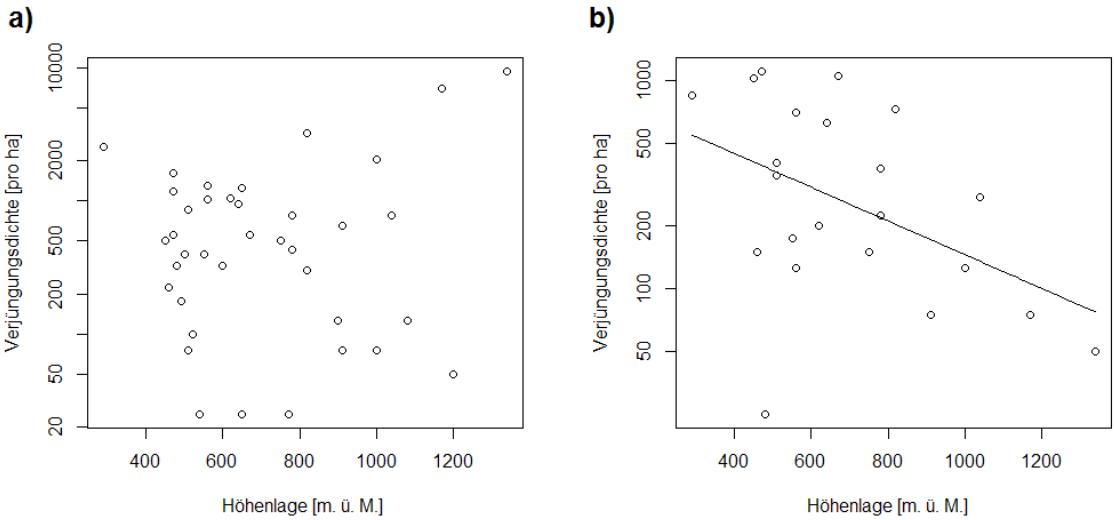


Abbildung 9: Verjüngungsdichte (logarithmisch) in Abhängigkeit von der Höhenlage der Stichprobenflächen; a) kleine Verjüngung ohne signifikanten Zusammenhang zwischen Dichte und Höhenlage; b) etablierte Verjüngung mit signifikant negativem Zusammenhang mit der Höhenlage (R^2=0.21, p=0.031).

Die Probekreise der Aufnahmen wurden 25 verschiedenen Waldstandortstypen der NaiS Klassifikation zugeordnet (Frehner et al. 2009). Ein beachtlicher Teil (41%) der Probekreise gehören dem Waldmeister-Buchenwald an (Gesellschaften 7a und 7S; Abb. 10).

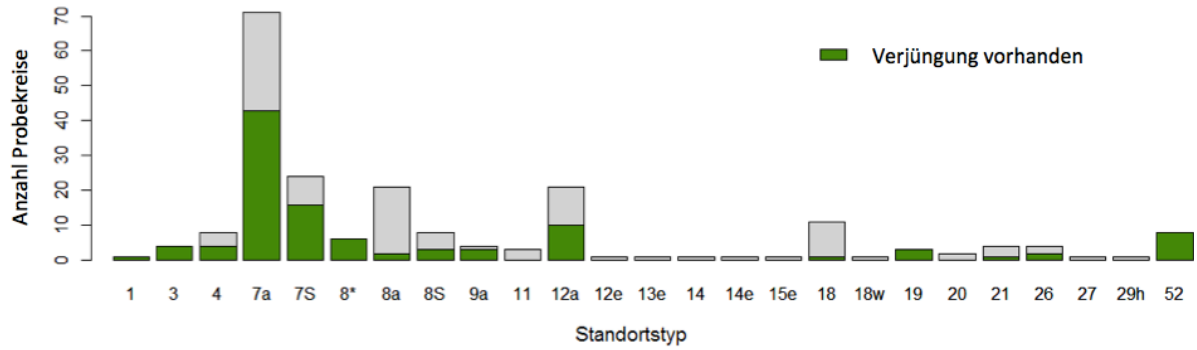


Abbildung 10: Anzahl Probekreise und Verjüngungspräsenz in NaiS-Waldstandortstypen (Frehner et al. 2009).

3.2 Einfluss von Pflegemassnahmen

Auf 38 der 224 Probekreise wurden Pflegemassnahmen festgestellt, wobei das Freischneiden der Verjüngung am häufigsten angetroffen wurde. In den meisten Fällen handelt es sich um das Beseitigen von Brombeeren. Auf 34 (28%) von 123 Probekreisen mit Douglasienverjüngung wurden Spuren von rezenten Pflegemassnahmen gefunden. Die Dichte von kleiner sowie etablierter Verjüngung war auf Flächen mit Pflegemassnahmen signifikant grösser (doppelter t-Test, p-Wert <0.05, berücksichtigt sind nur Probekreise mit Verjüngung; Abb. 11). Probekreise mit Pflegemassnahmen hatten einen niedrigeren LAI, als solche ohne Pflegemassnahmen (Welch t-test; $p<0.001$).

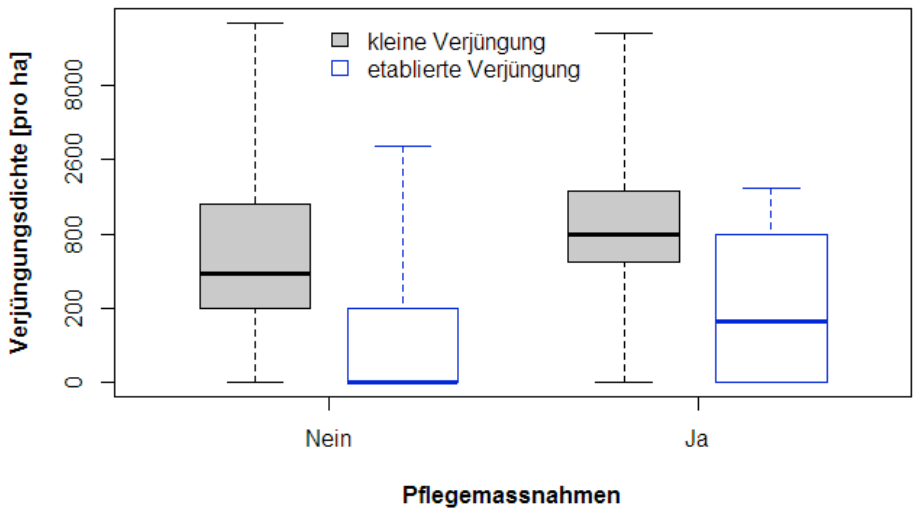


Abbildung 11: Verjüngungsdichte (logarithmisch) mit (n=34) und ohne (n=89) rezente Pflegemassnahmen im Douglasienbestand. Grau die kleine Verjüngung (<130 cm) und blau die etablierte Verjüngung (>130 cm). Der Median der Verjüngungsdichte pro Kategorie ist als dicke Linien dargestellt. Die Whisker zeigen das Minimum bzw. Maximum an.

3.3 Einfluss von Umweltfaktoren

Als sehr wichtiger Umweltfaktor für die Fähigkeit der Douglasie zur natürlichen Verjüngung hat sich die Lichtverfügbarkeit – als LAI gemessen – erwiesen. Ein Welch t-test ergab einen signifikanten Unterschied ($p<0.001$) zwischen den beiden Mittelwerten "mit Verjüngung" (1.72) und "ohne Verjüngung" (2.16; Abb. 12).

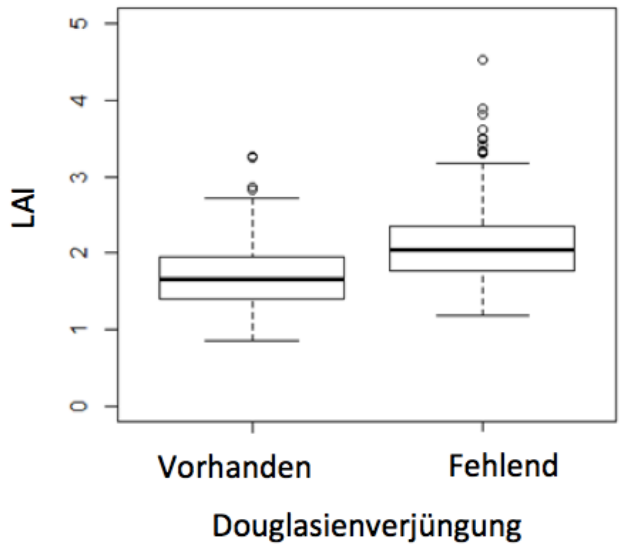


Abbildung 12: Vergleich der LAI-Werte ('Leaf Area Index') der Probekreise mit und ohne Verjüngung. Die Whisker zeigen den Interquartilsabstand der Daten an.

Die pH-Messungen im Oberboden ergaben, dass sich die Stichprobenflächen überwiegend auf sauren oder leicht sauren Standorten befanden (Abb. 13). Nur in elf Stichprobenflächen wurde Kalk im Oberboden gefunden.

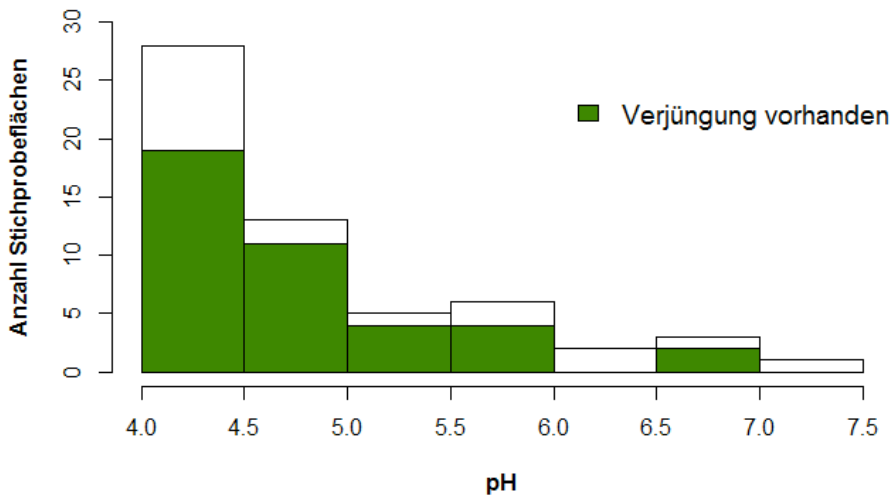


Abbildung 13: Histogramm der pH-Werte im Oberboden auf den Stichprobenflächen. Stichprobenflächen mit vorhandener Verjüngung sind in grün dargestellt.

Es wurden keine signifikanten Zusammenhänge gefunden zwischen dem Vorhandensein von Douglasienverjüngung und dem pH-Wert im Oberboden einerseits und dem Kalkgehalt anderer-

seits. Auf Böden mit höherem pH fehlt die Verjüngung tendenziell häufiger (t-test; p=0.08; Abb. 14).

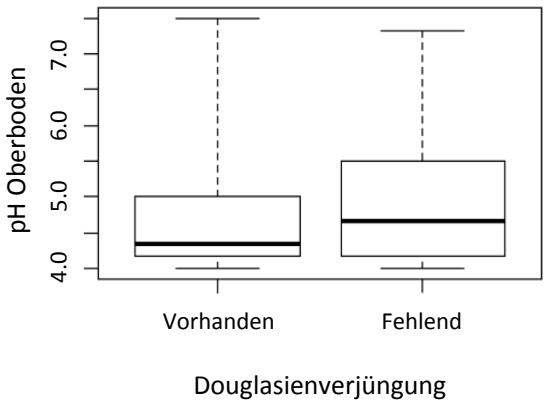


Abbildung 14: Vergleich der pH-Werte des Oberbodens in den Stichprobenflächen mit und ohne Verjüngung. Für den pH wurde jeweils der Durchschnitt der Werte in 5 cm, 10 cm, und 20 cm Tiefe genommen. Die Whisker zeigen das Minimum bzw. Maximum der Daten an.

Die mittlere Jahrestemperatur an den Aufnahmestandorten liegt zwischen 5.4 °C und 9.9 °C, der Durchschnitt liegt bei 8° C (Abb. 15a). Der Jahresniederschlag liegt zwischen 891 mm und 1966 mm, der Durchschnitt bei 1269 mm (Abb.15b). Beide Klimavariablen zeigen keinen Zusammenhang mit dem Aufkommen von Douglasienverjüngung.

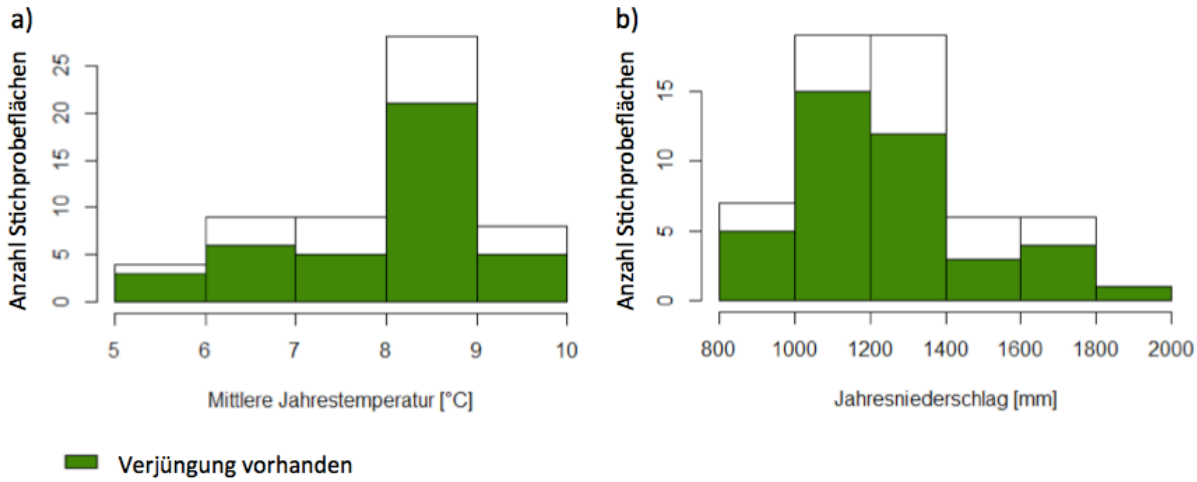


Abbildung 15: Histogramme für die Verteilung der Stichprobenflächen entlang von a) Temperatur- und b) Niederschlagsgradienten. In Grün sind die Stichprobenflächen mit Douglasienverjüngung dargestellt.

Die Vergleich der Klimahülle der Aufnahmestandorte mit der Klimahülle der Douglasienbestände der Schweiz aus Bürgi und Diez (1986) zeigt, dass die Aufnahmestandorte gleichmässig über das Klimaspektrum der Douglasie in der Schweiz verteilt sind (Abb. 16).

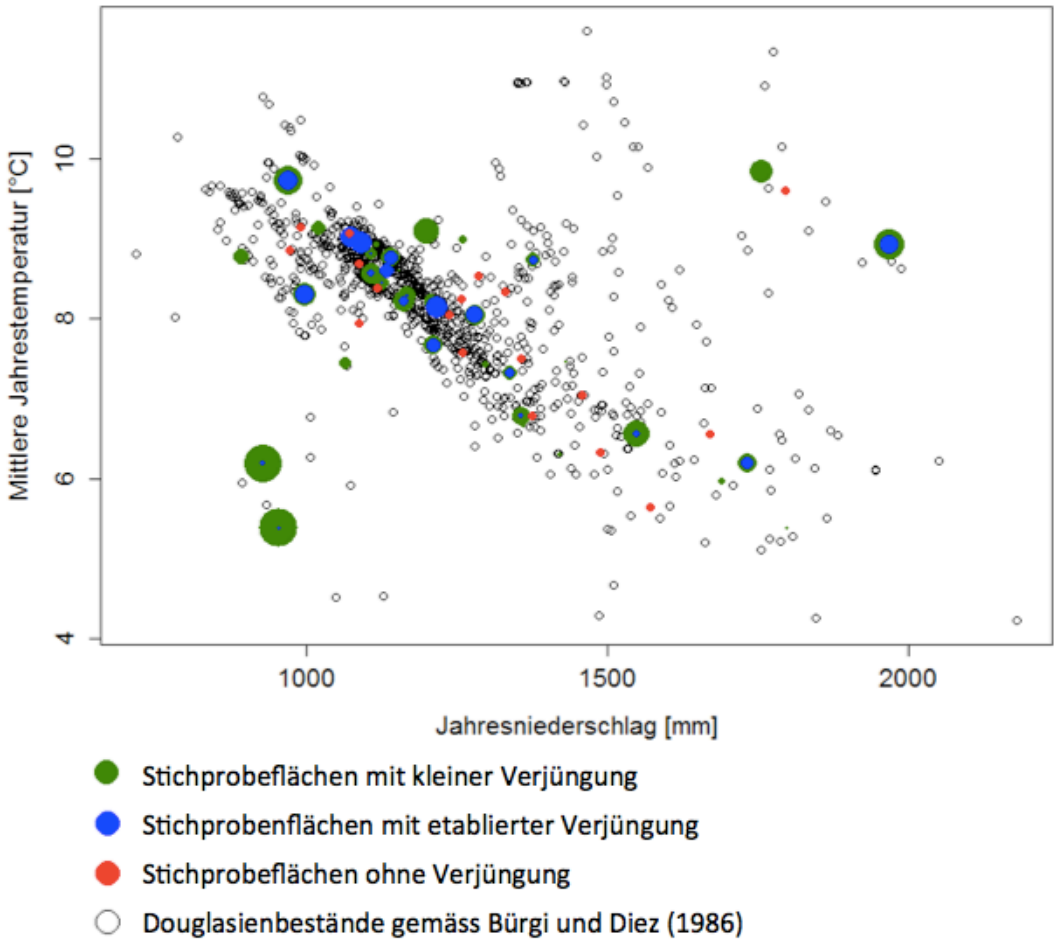


Abbildung 16: Klimahülle der Stichprobenflächen (farbig) und der Douglasienbestände der Schweiz aus Bürgi und Diez (1986). Die Grösse der Punkte für kleine und etablierte Verjüngung repräsentiert die Verjüngungsdichte.

3.4 Regressionsmodelle und Projektionen

Regressionsmodelle zur Verjüngung

Nur das Modell für die Dichte von kleiner Douglasienverjüngung hat ein mässiges Bestimmheitsmass (McFadden's Pseudo R^2 = 0.38; Tab. 3). Im Gegensatz dazu wurden in den anderen Modellen zwar signifikante Zusammenhänge zwischen den erklärenden Variablen und den Zielgrössen gefunden, doch ist der Grad der Erklärung mit diesen Variablen gering.
Die besten Modelle aufgrund des AIC (Akaike 1974) enthalten alle die Lichtverfügbarkeit als wichtigen Parameter sowohl für das Auftreten (Präsenz/Absenz) von kleiner und etablierter Verjüngung als auch für deren Dichte (Tab. 3).

Eine höhere Anzahl an Samenbäumen wirkt sich positiv auf die Dichte von kleiner Verjüngung aus und begünstigt das Auftreten von etablierter Verjüngung. Für die Präsenz von kleiner Verjüngung und für die Dichte von etablierter Verjüngung ist die Anzahl Samenbäume jedoch nicht bestimmend.

Auch klimatische Faktoren spielen eine Rolle für die Verjüngungsdichte. Die Dichte der kleinen Verjüngung wird signifikant durch den Jahresniederschlag beeinflusst. Höchste Dichten wurden an trockenen und an den feuchtesten Standorten beobachtet, wobei kleinste Dichten bei 1429 mm Jahresniederschlag lagen. Ein ähnlicher, jedoch statistisch nicht signifikanter Zusammenhang wurde für die Dichte der etablierten Verjüngung gefunden. Zudem waren tendenziell (aber nicht signifikant) mehr Jungpflanzen in Beständen tieferer Lagen (wärmere Temperaturen) vorhanden als in Beständen höherer Lagen (kühlere Temperaturen). Die übrigen Faktoren (HSB, BHD, pH, Exp) spielen in den Modellen keine oder nur eine untergeordnete Rolle.

Tabelle 3: Übersicht über die verwendeten Umweltparameter, die Bestimmtheit (korrigiertes R^2,*'McFadden's Pseudo' R^2) und die Signifikanz der vier Verjüngungsmodelle. Fett hervorgehobene Umweltparameter (Abkürzungen in Tabelle 2) sind signifikant.

	Verjüngungsdichte	**Verjüngung Ja/Nein (binär)**
Kleine Verjüngung	**LAI**, p<0.05 **P_J**, p<0.05 N_{SB} , p=0.06	**LAI**, p<0.05
	R^2=0.38, p<0.05	*R^2=0.14, p<0.05
Etablierte Verjüngung	**LAI**, p<0.05 P_J, p=0.09 T_J, p=0.14	**LAI**, p<0.05 **N_{SB}**, p<0.05
	R^2=0.12, p<0.05	*R^2=0.21, p<0.05

Modellierung der für Douglasien geeigneten Standorte

Die Modellierung des Douglasienanbaus anhand von Schweizer Daten (Modell CH; Abb. 17a) zeigt vor allem das Mittelland als geeignete Region an. Auch im Jura und in grösseren Alpentälern finden sich geeignete Anbaugebiete, doch sind Gebiete in höheren Lagen über ca. 1000 m ü.M. ungeeignet. Die Qualität des berechneten Modells wurde anhand der Vorhersagekraft aufgrund des berechneten AUC-Werts gemessen. Der AUC-Wert definiert die Fehlerrate des Algorithmus und variiert zwischen 0,5 (zufällige Vorhersage) und 1 (sehr gute Vorhersagekraft). Modelle mit einem AUC > 0,7 gelten als annehmbar, exzellente Modelle erreichen Werte > 0.9 (Peterson et al. 2011). Der AUC-Wert für die Test-Daten des ersten Modells beträgt 0.78, was bedeutet, dass die Douglasieneignung in einer Rasterzelle mit tatsächlichem Vorkommen der Douglasie (wahre Präsenz; entspricht einem Datenpunkt aus den 10% Testdaten) zu 78% Wahrscheinlichkeit grösser ist als die Douglasieneignung in einer zufälligen Zelle mit fehlender Douglasienaufzeichnung bzw. Pseudoabsenz (Elith et al. 2006). Das zweite Modell (Modell NA; Abb. 17b) mit den Referenzkoordinaten aus Nordamerika erreicht einen AUC-Wert von 0.94. Somit kann man davon ausgehen, dass die Klimabedingungen im natürlichen Verbreitungsgebiet sehr gut durch das Modell erfasst werden, wobei diese Aussage nur auf die mittleren Jahreswerte der Klimavariablen zutrifft (Abb. 18). Das Modell enthält Daten aus dem gesamten natürlichen Verbreitungsgebiet der Küstendouglasie und zeigt eine breitere und insbesondere wärmere Nische für die Douglasie an, als das Modell CH mit ausschliesslich Daten aus der Schweiz vorweist. Ein Modell mit saisonalen Daten sagt die Verbreitung in Nordamerika sehr gut vorher (AUC-Wert von 0.96), seine Übertragung auf die Klimaverhältnisse in der Schweiz führt aber zu einer sehr schlechten Übereinstimmung. So zeigt dieses Modell in der ganzen Schweiz ein ungeeignetes Klima für die Douglasie an, insbesondere weil die

Niederschlagsmengen im Winter in der Schweiz zu klein und im Sommer zu gross sind, also entgegengesetzt zum saisonalen Klima in Nordamerika. MaxEnt zeigt an, dass in diesem Modell die Menge des Winterniederschlages die wichtigste Vorhersagevariable (*contribution* 64.8%; *permutation importance* 75.2 %) für die Verbreitung der Douglasie in Nordamerika ist.

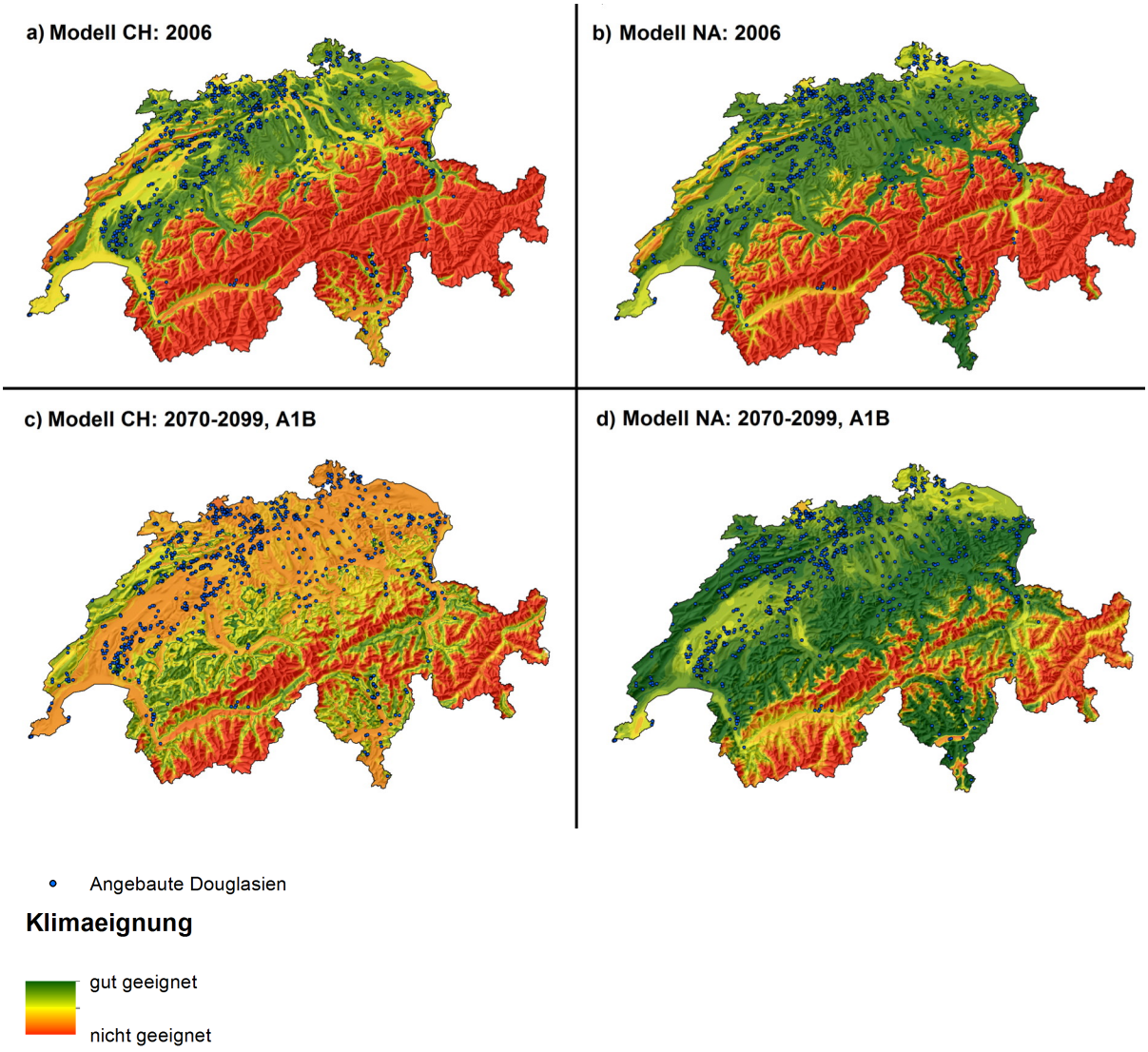


Abbildung 17: Modelle für die Klimaeignung für die Douglasie in der Schweiz. Rot bedeutet geringe, Grün starke Eignung. Das Modell *CH* basiert auf den Klimadaten der Douglasienbestände in der Schweiz, das Modell *NA* auf jährlichen Klimadaten für Douglasienbestände in Nordamerika. a–b: Douglasieneignung bei heutigem Klima (Normperiode 1930-2006); c–d: Douglasieneignung im Klimawandel (Emissionsszenario A1B, Modellierung CLM, ECHAM5 für die Normperiode 2070-2099). Blaue Punkte zeigen die Lokalitäten der Douglasienpflanzungen in der Schweiz gemäss Bürgi und Diez (1986).

Die Projektion des Modells CH mit Klimavariablen für das zukünftige Klima in der Schweiz zeigt das gesamte Mittelland als ungünstiges Anbaugebiet an (Abb. 17c). Bessere Bedingungen herrschen in höheren Lagen des Juras, der Voralpen und der inneralpinen Täler. Die analoge Simulation mit dem Modell NA gibt dagegen auch bei wesentlich wärmeren Temperaturen und häufiger auftretender Trockenheit sehr gute klimatische Bedingungen für den Douglasienanbau in der Schweiz an, und zwar von den Tieflagen bis in Höhen der heutigen Waldgrenze (Abb. 17d). Die

Darstellung suggeriert also eine beste Eignung der Douglasie unter zukünftigen Klimabedingungen, doch die Prädiktoren (mittlere Jahreswerte) der Darstellung unterschlagen saisonale Schwankungen. Werden saisonale Niederschlagswerte, die im nordamerikanischen Ursprungsgebiet herrschen, auf die Schweiz übertragen, resultieren praktisch nur ungeeignete Gebiete für den Douglasienanbau (Anhang, Abbildungen A1, A2).

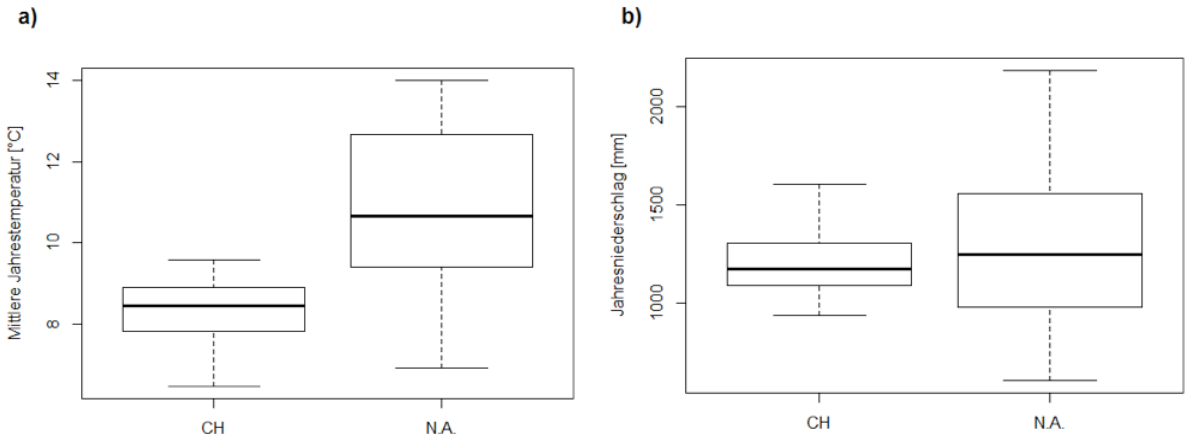


Abbildung 18: Vergleich a) der mittleren Jahrestemperatur und b) des Jahresniederschlages in Douglasienbeständen in der Schweiz (CH) und in Nordamerika (N.A.). Die Box zeigt 50% der Daten, die Whiskers 90%.

3.5 Distanzanalyse

Die Distanzanalyse mit Koordinaten der Douglasienvorkommen aus dem Inventar von Bürgi und Diez (1986) zeigt, dass es durchaus Douglasien in der Nähe von Sonderstandorten gibt, hier also Objekten der Bundesinventare der Auengebiete, der Hoch- und Übergangsmoore und der Trockenwiesen und -weiden von nationaler Bedeutung. Zehn Douglasienvorkommen liegen näher als 100 m entfernt von Trockenwiesen- und weiden (=1% aller Objekte des Douglasieninventars; Abb. 19). Bei den Auengebieten sind es fünf Vorkommen (=0.5%) und bei den Hoch- und Übergangsmooren ein Vorkommen (=0.1%) in nächster Nähe. Wird der Abstand auf 500 m erhöht, dann befinden sich 9.4% der Douglasienvorkommen in der Nähe von solchen Inventarobjekten: 6.1% in der Nähe von Trockenwiesen und -weiden, 2.2% in der Nähe von Auen und 1.1% in der Nähe von Hoch- und Übergangsmooren.

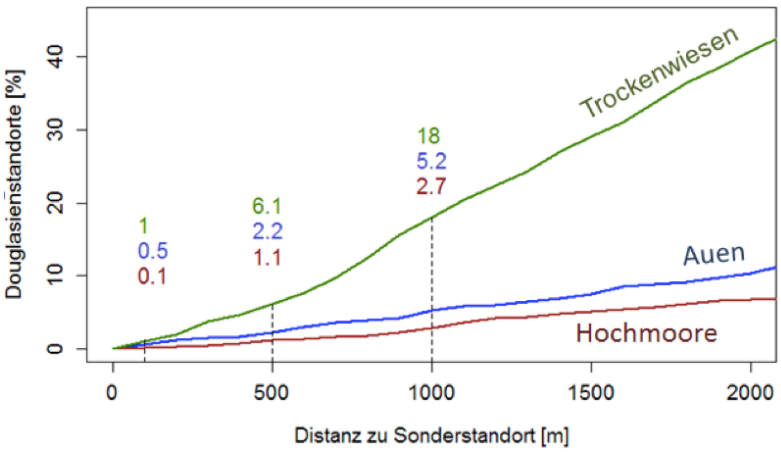


Abbildung 19: Kumulatives Histogramm der minimalen Distanzen der Douglasienvorkommen zu Objekten der Bundesinventare für Trockenwiesen- und -weiden, Auengebiete und Hoch- und Übergangsmoore. Die Y-Achse markiert den Anteil an Douglasienvorkommen aus dem Inventar von Bürgi und Diez (1986), die sich näher als eine bestimmte Distanz von einem Inventarobjekt befinden. Gestrichelte Linien heben die Distanzen von 100 m, 500 m und 1000 m hervor.

4 Diskussion

4.1 Waldstandorte mit beträchtlicher Verjüngung der Douglasie

Die Abschätzung des Potenzials der Douglasienverjüngung in Bezug auf bestimmte Waldstandortstypen erwies sich als relativ schwierig, da Verjüngungsaufnahmen nur dort möglich sind, wo auch Douglasien angepflanzt wurden. Die entsprechenden Bestände stehen oft auf produktivsten Buchen-Waldstandorten. So fanden wir 41% der Douglasienbestände im Waldmeister-Buchenwald (7a und 7S). Aufgrund der ungleichmässigen Verteilung der Probekreise, aber auch aufgrund der vorliegenden Daten zur Präsenz von Verjüngung an fast allen untersuchten Waldstandorten können wir kein erhöhtes Verjüngungspotenzial für einen bestimmten Standortstyp oder für bestimmte Verbände oder Ordnungen ableiten. Damit kann weder ein standortsspezifisches noch ein erhöhtes Invasivitätsrisiko generell bezeichnet werden. Ausserdem fanden wir kaum gepflanzte Douglasien in unmittelbarer Nähe zu trockenen bodensauren Standorten, also zu solchen Standorten, die in Deutschland oder Österreich als besonders besiedlungsfähig für die Douglasien erachtet werden. Die Seltenheit solcher Waldstandorte und von deren Waldgesellschaften in der Schweiz ist auch durch eine repräsentative Vegetationserhebung belegt (Wohlgemuth et al. 2008), die für den Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fategum; Gesellschaft 1 gemäss Ellenberg & Klötzli 1972) einen Flächenanteil von nur 0.3% errechnete, dies gegenüber 8% Flächenanteil für den Typischen Waldmeister-Buchenwald (Galio-odorati Fagetum; Gesellschaft 7).

4.2 Faktoren, welche die natürliche Douglasienverjüngung fördern

Anhand der Resultate aus den Verjüngungsmodellen lassen sich mehrere Fragen beantworten. So kann mit den binären Modellen statistisch gezeigt werden, wo kleine oder etablierte Verjüngung vorkommt und wo nicht. Die linearen Modelle geben Auskunft darüber, an welchen Standorten mit grösserer oder kleinerer Verjüngungsdichte zu rechnen ist.

Alle vier Modelle weisen die Lichtverfügbarkeit als wichtigen Faktor aus. Dies bestätigt frühere Untersuchungen, wonach während der Jugendphase eine gute Lichtverfügbarkeit sehr wichtig für die Douglasie ist (Mailly und Kimmins 1997, Hermann und Lavender 2004, Spellmann et al. 2015). Die Anzahl von Douglasien-Samenbäumen wirkte sich erwartungsgemäss positiv auf die Dichte der kleinen Douglasienjungpflanzen aus und signifikant auf die Präsenz von etablierten Jungpflanzen. Es ist also eine Frage der Zeit und des Samendrucks, bis einzelne Douglasien an Orten mit vielen Douglasien aufkommen.

Die Interpretation der Klimavariablen gestaltet sich schwierig, da an allen untersuchten Standorten ein geeignetes Klima für die Douglasie herrscht. Mit der vorliegenden Stichprobe lassen sich keine Aussagen über die Bedeutung der Bodenfeuchtigkeit machen. Ein Zusammenhang der Verjüngung mit dem pH des Oberbodens konnte in der Stichprobe ebenfalls nicht gefunden werden. Es ist jedoch auffällig, dass fast alle Stichprobenflächen mit saurem bis schwach saurem oder neutralem/schwach basischem Oberboden Verjüngungspräsenz zeigten. Wir gehen davon aus, dass die Douglasie vorwiegend auf solchen Standorten angebaut worden ist oder überlebt hat und dort auch gut wächst.

Douglasienverjüngung wurde oft in Beständen gefunden, in welchen sich eine Störung ereignete oder ein Eingriff durchgeführt wurde, was in beiden Fällen mehr Licht in den Bestand brachte (z.B. Wegrand, Holzeinschlag). Die Notwendigkeit einer guten Lichtverfügbarkeit für die jungen Douglasien lässt sich in den erhobenen Daten klar feststellen. Pflegemassnahmen für die Douglasienverjüngung betreffen häufig die Optimierung der Lichtverfügbarkeit. Pflegemassnahmen wurden oft in Beständen mit guten Lichtverhältnissen gefunden, z.B. in Holzschlägen oder auf Sturmflächen, wo die Brombeeren zur Verjüngungsförderung weggeschnitten wurden.

4.3 Verdrängung von Waldarten durch die Ausbreitung der Douglasie

Für Untersuchungen zur Verdrängung von Arten oder zur Veränderung ganzer Ökosysteme wären Standorte mit dichter Douglasienverjüngung nötig. In der Schweiz wurden im Rahmen dieser Arbeit keine solchen Bestände gefunden. Entsprechend können auch keine dauerhaft negative Beeinträchtigungen festgestellt werden. Mit weiteren Untersuchungen in der Schweiz über ein allfälliges invasives Verhalten der Douglasie auf bisher nicht untersuchten Waldstandorten und allenfalls auch auf naturschützerisch wertvollen Standorten ausserhalb des Waldes liesse sich die in Deutschland und Österreich postulierte Invasivität der Douglasie für die Schweiz umfassend beurteilen. Weitere wichtige Fragestellungen betreffen die Konkurrenzkraft gegenüber einheimischen Baumarten, Auswirkungen auf die Biodiversität in Abhängigkeit vom Mischungsgrad mit anderen Baumarten (Holderegger et al. 2017), sowie mögliche waldbauliche Massnahmen zur Kontrolle der Douglasie bei unerwünschten Entwicklungen.

Untersuchungen über Douglasienbestände in Deutschland bezeichnen die Ausbreitung auf Sonderstandorten als kritisch (Knoerzer und Reif 1996, Walentowski 2008). Im Schwarzwald kann die Douglasie heliophile Arten der Krautschicht auf trockenen, sauren, basenarmen und meist hellen Standorten verdrängen (Knoerzer 1999). In Österreich kann sich die Douglasie in bodensauren Eichenwäldern wie auch Birken-Eichen- und Traubeneichenwäldern auf trocken-sauren Silikatstandorten stark ausbreiten (Essl 2005). Vergleichbare Standorte sind in der Schweiz nicht nur selten (Wohlgemuth et al. 2008), an solchen Standorten sind gemäss unseren Waldbegehungen und Erhebungen bisher nur in wenigen Fällen Douglasien angepflanzt worden.

Mit dem Inventar von Bürgi und Diez (1986) wurde auch der Abstand von angebauten Douglasien zu Sonderstandorten, hier Naturschutzobjekten von nationaler Bedeutung, geprüft. Die Analyse wurde mit den Objekten der Bundesinventare der Auengebiete, der Hoch- und Übergangsmoore und der Trockenwiesen und -weiden von nationaler Bedeutung (BAFU 2002; Daten-

stand 2008; http://www.bafu.admin.ch/biodiversitaet/) durchgeführt. Eine Distanzanalyse zeigt, dass die Douglasienbestände unterschiedlich nahe bei verschiedenen Naturschutzobjekten von nationaler Bedeutung stehen. Insbesondere sind die Hochmoore des Bundesinventars mit Ausnahme eines Bestandes zu weit weg von Douglasien. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass weitere, im Inventar von 1986 noch nicht erfasste Douglasienvorkommen nahe an Naturschutzobjekten liegen. Um das Potenzial einer allfälligen dauerhaften Beeinträchtigung abschätzen zu können, sind weitere Abklärungen nötig.

4.4 Die Rolle des Alters von Douglasien für die natürliche Verjüngung

Gemäss Annen (1998) ist erst ab einem Mindestalter des Bestandes von 55 Jahren mit einer nennenswerten Samenproduktion der Douglasie zu rechnen. Quellen aus Nordamerika nennen 20 bis 25 Jahre, wobei insbesondere der Grad der Freistellung einzelner Bäume die Bildung erster Zapfen nochmals verfrüht (Lavender und Hermann 2014). Grösste Samenproduktionen treten dagegen erst bei Bäumen im Alter zwischen 100 und 200 Jahren auf (Young und Young 1992).

Die von uns untersuchten Bestände sind zwischen 55 und 150 Jahre alt, weshalb wir annahmen, dass die Einzelbäume bereits ein- oder mehrmals grössere Samenmengen produziert hatten, und dass deshalb Naturverjüngung zu erwarten war. Die drei Variablen Baumalter, Brusthöhendurchmesser und Baumhöhe hatten in unserer Untersuchung keinen signifikanten Einfluss auf die Präsenz von natürlicher Verjüngung oder auf die Verjüngungsdichte. Dies ist sicher auch dadurch bedingt, dass die untersuchten Douglasienbestände ähnlich alt sind: 46 der 58 Bestände sind zwischen 100 und 130 Jahre alt, und nur drei Bestände sind jünger 80 Jahre. Um den Einfluss des Alters auf das Verjüngungspotenzial robuster einschätzen zu können, müsste die Stichprobe vergrössert und das Altersspektrum der Bestände stärker berücksichtigt werden.

4.5 Douglasien-Eignungskarten mit Hilfe von Verbreitungsmodellen

Die Modellierung des geeigneten Anbaugebietes könnte darauf hinweisen, dass die Douglasie heute da steht, wo das Klima auch geeignet ist. Dies belegt auch die gute Einschätzung geeigneter Standorte durch die Forstleute. Der Vergleich der beiden Modelle CH und NA könnte in Übereinstimmung mit der breiteren Klimahülle für die Douglasienbestände in Nordamerika (vgl. Abb. 18) auch auf eine breitere Anbaueignung in der Schweiz hinweisen. Durch Verwendung von Jahreswerten für das Klima kann die Klimainkompatibilität bei der Modellierung umgangen werden. Die Resultate könnten ein Hinweis sein, dass die potenzielle klimatische Nische der Douglasie möglicherweise unterschätzt wird.

Interpretationen von Verbreitungsmodellierungen mit angebauten, nicht-einheimischen Arten sind allerdings problematisch. Werden Umweltdaten aus den Anbaugebieten angewendet, wird nicht das komplette Spektrum des Vorkommens abgebildet. Ausserdem ist es üblich, dass Douglasien gepflanzt und in der Jugendphase gepflegt werden. Die Douglasie ist aber gerade in den ersten Lebensjahren besonders empfindlich auf Trockenheit (Isaac 1943, Moser et al. 2016) und wird wegen ihres langsamen Jugendwachstums in der Regel von Kräutern oder Jungbäumen anderer Baumarten überwachsen. Dies ist in einem Modell mit Daten von angebauten Douglasien ungenügend berücksichtigt. Die schwache Konkurrenzkraft in der Jugendphase kommt bei Douglasien-Eignungskarten jedoch kaum zum Tragen, weil davon auszugehen ist, dass Douglasien gezielt gepflanzt und gefördert werden. Das Übertragen eines Modells mit Daten aus dem Ursprungsgebiet auf ein potenzielles Anbaugebiet bringt zudem grosse Probleme, wenn sich der Klimacharakter des Ursprungsgebiets und des Anbaugebietes stark unterscheiden und ein eventueller 'niche-shift' unberücksichtigt bleibt. Ein 'niche-shift' bezeichnet eine Veränderung der ökologischen Nische (Hutchinson 1959) einer Art (Guisan et al. 2014). Die Modellierung der potenziellen Verbreitung

einer nicht-einheimischen Art mit Daten aus dem Ursprungsgebiet geht davon aus, dass diese Art im neuen Lebensraum Gebiete mit den gleichen Klimabedingungen besiedelt ('niche-conservatism'; Guisan et al. 2014). Neuere Studien haben jedoch aufgezeigt, dass dies nicht der Fall sein muss (Broennimann et al. 2007, Fitzpatrick et al. 2007, Rödder und Lötters 2009, Medley 2010, Lauzeral et al. 2011). So kann es sein, dass die Modelle mit den Daten aus Nordamerika entweder eine zu grosse Klimatoleranz für die Douglasie in der Schweiz voraussagen (unter Verwendung von jährlichen Klimavariablen) oder eine zu kleine Klimatoleranz (bei Verwendung saisonaler Klimavariablen).

Mit Blick auf den Klimawandel zeichnen die beiden Modelle zwei unterschiedliche Szenarien. Das Modell CH zeigt für fast das ganze Mittelland und die grösseren Alpentäler ungeeignete Klimabedingungen für den Douglasienanbau an. Dieses Resultat ist jedoch mit Vorsicht zu interpretieren, da in diesen Teilen der Schweiz Jahrestemperaturen herrschen werden, die heute im modellierten Gebiet noch nicht oder nur selten zu finden sind und deshalb im Modell nicht genügend berücksichtigt sind. In Nordamerika sind solche Klimabedingungen vorhanden und somit auch im Modell NA berücksichtigt. Dieses Modell zeigt eine breitere Eignung für den Douglasienanbau in der Schweiz an, da genügend Jahresniederschlag vorhanden ist. Die Wichtigkeit des Winterniederschlags als Vorhersagevariable im Modell NA-saisonal könnte ein Hinweis dafür sein, dass wenig Niederschlag im Winter das Verbreitungsgebiet in Nordamerika begrenzen könnte - ein Hinweis auf den grundsätzlichen Unterschied der Douglasienmodelle in Nordamerika und jene in Europa. In Nordamerika enthalten die Verbreitungsmodelle die Verjüngungsphase mit viel Bedarf an Winterniederschlag. Im Gegensatz dazu bildet die Verjüngungsphase bei Douglasien in der Schweiz oder generell in Mitteleuropa bisher keinen limitierenden Faktor, weil Douglasien in der Regel gepflanzt und gepflegt werden. Isaac (1943) zeigt, dass in Douglasienbeständen im Süden des Staates Washington die Bodenfeuchtigkeit während den Sommermonaten hauptsächlich aus gespeicherten Bodenwasserreserven und nicht von Niederschlägen stammt, und er gibt an, dass junge Douglasien stark auf solche Wasserreserven angewiesen sind. Es scheint möglich, dass die Böden in Douglasienbeständen in Nordamerika im Sommer nicht so trocken sind, wie es die Sommerniederschlagswerte vermuten lassen. Die Resultate der Douglasien-Eignungsmodelle mit jährlichen Klimavariablen wecken zwar Erwartungen, sind aber nur schwer interpretierbar, da zusätzlich wichtige Faktoren wie z.B. Wasserbilanz, Evapotranspiration oder interspezifische Konkurrenz noch unberücksichtigt sind. Durch Einbezug solcher Variablen können Douglasien-Verbreitungsmodelle verbessert werden.

5 Fazit

Die vorliegende Studie gibt einen ersten Überblick über die Häufigkeit von natürlicher Douglasienverjüngung in Waldbeständen, wo Douglasien vor längerer Zeit angepflanzt worden sind. Da sich die Beimischung dieser Baumart in Schweizer Wäldern in der Regel nur in einem kleinen Prozentsatz bewegt, lassen sich die im Wald angetroffenen Verjüngungsdichten nicht mit solchen im Schwarzwald vergleichen, wo Douglasien oft in reinen Beständen stehen und in grösseren Waldgebieten Douglasienanteile von bis zu 20% erreicht werden (Knoerzer 1999, Schmalfuss und Vítková 2016). Die Bestandesgrösse im Zusammenspiel mit Bestandesöffnungen (Wohlgemuth et al. 2016) hat einen direkten Einfluss auf die Verjüngungsdichte. Mangels grosser Douglasienbestände in unserer Stichprobe haben wir nur vereinzelt und geklumpt Verjüngung vorgefunden, nicht aber Dichten, die zur Beunruhigung Anlass gäben. Die Tatsache, dass in 40 von 58 Stichprobenflächen Verjüngung präsent war und in 24 davon auch etablierte Verjüngung (>130 cm) vorkommt, deutet aber das Potenzial zur Etablierung an. Die Verjüngungsdichte war nie derart gross, dass von einer Dominanz oder von rascher Ausbreitung oder gar von Invasivität im Sinne der Verdrängung ande-

rer Arten die Rede sein könnte. Für einen besseren Einblick in die Verjüngungsdynamik müssten vollständige Verjüngungsaufnahmen unter Berücksichtigung aller Baumarten und der Begleitvegetation durchgeführt werden.

Als wichtige Faktoren für das Auftreten von Verjüngung in Douglasienbeständen wurden Lichtverfügbarkeit und die Grösse der Douglasiengruppen gefunden. Diese Faktoren sind stark durch das Waldmanagement geprägt. Wo Douglasienverjüngung gefunden wurde, wurden häufig auch Pflegemassnahmen notiert. Das Baumalter kann ebenfalls als Kontrollfaktor betrachtet werden, da Bäume je nach Lichtverfügbarkeit im Alter zwischen 20 und 50 Jahren (Rohmeder 1972, Lavender und Hermann 2014) beginnen, Zapfen zu bilden und die volle Samenproduktion erst Jahrzehnte später eintritt.

Da kein starker Zusammenhang zwischen der Verjüngung, den Klimabedingungen und dem pH des Oberbodens gefunden wurde, nehmen wir an, dass sich die Douglasie überall dort, wo sie als adulter Baum steht, auch verjüngen kann. Von den Resultaten unserer Stichprobe leiten wir folgende Bedingungen für eine erfolgreiche Etablierung ab: der Douglasienbestand muss alt genug (>50 Jahre) und genügend gross sein (mehrere Samenbäume), und in unmittelbarer Nähe zu den Samenbäumen (<100 m) sollen sich Waldöffnungen befinden.

Die Verbreitungsmodelle der Douglasie für die Schweiz zeigen aufgrund der Klimaverhältnisse an den Orten, wo die Douglasie in Tieflagen angepflanzt worden ist, ein Potenzial für weitere Pflanzungen an. Modelle, in welchen grobe Klimadaten (nur Jahreswerte für Niederschlag und Temperatur) aus dem ursprünglichen Verbreitungsgebiet der Küstendouglasie in Nordamerika verwendet wurden, resultierten in einer wesentlich grösseren Nische für die Baumart in der Schweiz. Eine ökologische Interpretation dieser Resultate ist schwierig, da uns Erfahrungswerte in Europa, wo die Art erst seit rund 100 Jahren stärker angebaut wird, fehlen. Anderseits geben die Resultate Anlass dazu, mit weiteren Untersuchungen zu prüfen, ob in weiten Teilen der Schweiz, von den Tieflagen bis an die heutige Waldgrenze, die klimatischen Bedingungen für den Douglasienanbau günstiger werden könnten. Die Tatsache, dass Adultbäume gegenüber längerer Trockenperioden relativ resistent zu sein scheinen (Eilmann und Rigling 2012, Lévesque et al. 2014), unterstützt die Modellresultate. Für eine bessere Übertragbarkeit der Wachstumseignung müssen weiterentwickelte Modelle das Wasserspeichervermögen der Böden besser berücksichtigen, was beispielweise mit dem Einbezug von Standortsangaben aus Waldstandortskartierungen erreicht werden könnte.

Literatur

AKAIKE H (1974) A new look at the statistical model identification. IEE Trans. Autom. Contr. 19: 716–723.

ANNEN H (1998) Zum Einfluß von Oberbodenzustand und Standort auf Samenkeimung und Verjüngungsdichte der Douglasie in Südwestdeutschland. Inauguraldissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Forstwirtschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.

BAFU (2002) Handbuch Moorschutz in der Schweiz: Grundlagen (Band 1). Bundesamt für Umwelt BAFU.

BLACKBURN TM, PYŠEK P, BACHER S, CARLTON JT, DUNCAN RP, JAROŠÍK V, WILSON JRU, RICHARDSON DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. Trends Ecol. Evol. 26: 333-339.

BROENNIMANN O, TREIER UA, MULLER-SCHARER H, THUILLER W, PETERSON AT, GUISAN A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. Ecol. Lett. 10: 701-709.

BÜRGI A, DIEZ C (1986) Übersicht über den Exotenanbau in der Schweiz aufgrund einer Umfrage vom Herbst/Winter 1984/85. Schweiz. Z. Forstwes. 137: 833-851.

CUBASCH U, MEEHL GA, BOER GJ, STOUFFER GJ, DIX M, NODA A, SENIOR CA, RAPER S, YAP KS (2001) Projections of future climate change. Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel, pp.526–582.

DICK J (1955) Studies of Douglas fir seed flight in south western Washington. Tacoma: Weyerhaeuser Timber Company. 4 S.

DREVER CR, LERTZMAN KP (2003) Effects of a wide gradient of retained tree structure on understory light in coastal Douglas-fir forests. Can. J. For. Res. 33: 137-146.

EILMANN B, RIGLING A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. Tree Physiology 32: 178-187.

ELITH J, GRAHAM CH, ANDERSON RP, DUDIK M, FERRIER S, GUISAN A, HIJMANS RJ, HUETTMANN F, LEATHWICK JR, LEHMANN A, LI J, LOHMANN LG, LOISELLE BA, MANION G, MORITZ C, NAKAMURA M, NAKAZAWA Y, OVERTON JM, PETERSON AT, PHILLIPS SJ, RICHARDSON K, SCACHETTI-PEREIRA R, SCHAPIRE RE, SOBERON J, WILLIAMS S, WISZ MS, ZIMMERMANN NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29: 129-151.

ELITH J, LEATHWICK JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. In: Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., vol 40. Palo Alto: Annual Reviews. 677-697.

ELITH J, PHILLIPS SJ, HASTIE T, DUDÍK M, CHEE YE, YATES CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. Divers. Distrib. 17: 43-57.

ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anstalt forst. Versuchswes. 48: 587-930.

ESSL F (2005) Distribution, status and habitat preference of subspontaneous Douglas fir stands (*Pseudotsuga menziesii*) in Austria. Phyton 45: 117-143.

FIELDING AH, BELL JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environ. Conserv. 24: 38-49.

FITZPATRICK MC, WELTZIN JF, SANDERS NJ, DUNN RR (2007) The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? Glob. Ecol. Biogeogr. 16: 24-33.

FOERST K (1981) Empfehlungen zum Douglasienanbau in Bayern. Allg. Forstz. 36: 1071–1072.

FOWELLS HA (1965) Silvics of forest trees of the United States. Washington DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 762 S.

FREHNER M, BURNAND J, CARRARO G, FREY H-U, LÜSCHER P (2009) Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion Anhang 2A: Bestimmen des Standortstyps. Bern: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft.

FREHNER M, WASSER B, SCHWITTER R (2005) Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Bern. 564 p.

GUISAN A, PETITPIERRE B, BROENNIMANN O, DAEHLER C, KUEFFER C (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. Trends Ecol. Evol. 29: 260-269.

GUISAN A, ZIMMERMANN NE, ELITH J, GRAHAM CH, PHILLIPS S, PETERSON AT (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? Ecol. Monogr. 77: 615-630.

HARRINGTON TB (2006) Five-year growth responses of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar seedlings to manipulated levels of overstory and understory competition. Can. J. For. Res. 36: 2439-2453.

HERMANN RK, LAVENDER DP (2004) *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. U.S. Dep. Agriculture Handbooks 654: 1080-1108.

HOLDEREGGER R, BOLLMANN K, BRANG P, WOHLGEMUTH T (2017) Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Biodiversität: wichtige Forschungsfragen (Essay). Schweiz. Z. Forstwes. 168: 21-25

HUTCHINSON GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? Am. Nat. 93: 145-159.

ISAAC LA (1943) Reproductive habits of Douglas-fir. Washington, D. C.: U. S. Forest Service, Charles Lathrop Pack Forestry Foundation.

JAYNES ET (1957) Information theory and statistical mechanics. Phys. Rev. 106: 620–630.

JIMÉNEZ-VALVERDE A, PETERSON AT, SOBERÓN J, OVERTON JM, ARAGÓN P, LOBO JM (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. Biol. Invasions 13: 2785-2797.

KNOERZER D (1999) Zur Naturverjüngung der Douglasie im Schwarzwald. Inventur und Analyse von Umwelt- und Konkurrenzfaktoren sowie eine naturschutzfachliche Bewertung. Diss. Bot. 306: 1-283.

KNOERZER D, REIF A (1996) Die Naturverjüngung der Douglasie im Bereich des Stadtwaldes von Freiburg. AFZ-Der Wald 20/1996: 1117-1121.

KÖLLING C (2008) Die Douglasie im Klimawandel: Gegenwärtige und zukünftige Anbaubedingungen in Bayern. LWF Wissen 59: 12-21.

KRAMER K, BRANG P (2014) Invasivität gebietsfremder Baumarten in Schweizer Wäldern am Beispiel der Douglasie. Schlussbericht einer Pilotstudie im Rahmen des Forschungsprogramms Wald und Klimawandel. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. 33 p.

LAUTENSCHLAGER M, KEULER K, WUNRAM C, KEUP-THIEL E, SCHUBERT-FRISIUS M, WILL A, ROCKEL B, BOEHM U (2009) Climate simulation with CLM, scenario A1B run no. 1, data stream 3: European region MPI-M/MaD. World Data Center for climate. 10, p.1594.

LAUZERAL C, LEPRIEUR F, BEAUCHARD O, DURON Q, OBERDORFF T, BROSSE S (2011) Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. Glob. Ecol. Biogeogr. 20: 407-414.

LAVENDER, DP, HERMANN RK (2014) Douglas-fir: The Genus *Pseudotsuga*. Oregon Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis. 352 S. PDF: http://hdl.handle.net/1957/47168.

LÉVESQUE M, RIGLING A, BUGMANN H, WEBER P, BRANG P (2014) Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. Agric. For. Meteorol. 197: 1-12.

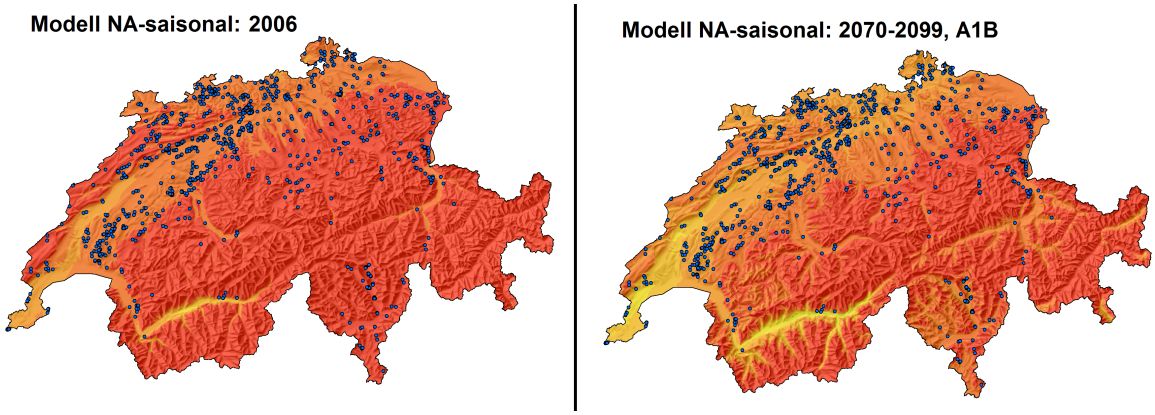
MAILLY D, KIMMINS JP (1997) Growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings along a light gradient: resource allocation and morphological acclimation. Can. J. Bot. 75: 1424-1435.

MEDLEY KA (2010) Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. Glob. Ecol. Biogeogr. 19: 122-133.

MITCHELL TD, JONES PD (2005) An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. Int. J. Climatol. 25: 693–712.
MOSER B, BACHOFEN C, MÜLLER J, METSLAID M., WOHLGEMUTH T (2016) Root architecture might account for contrasting establishment success of Pseudotsuga menziesii var. menziesii and Pinus sylvestris in Central Europe under dry conditions. Ann. For. Sci. DOI 10.1007/s13595-016-0574-1
NOWITZKI K-D (1993) Konzepte zur Risiko-Abschätzung und -Bewertung. In: Risiko und Gesellschaft: Springer. 125-144.
PETERSON AT (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. Q. Rev. Biol. 78: 419-433.
PETERSON ATP, SOBERÓN J, PEARSON RG, ANDERSON RP, MARTINÉZ-MEYER E, NAKAMURA M, ARAÚJO MB (2011) Ecological niches and geographic distributions. Princeton, NJ: Princeton University Press.
PHILLIPS SJ, DUDÍK M, SCHAPIRE RE (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: Proceedings of the twenty-first international conference on machine learning. 655–662.
PHILLIPS SJ, DUDÍK M, SCHAPIRE RE (2005) Maxent software for species distribution modeling. http://www.cs.princeton. edu/schapire/maxent.
R DEVELOPMENT CORE TEAM (2015) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
REMUND J, AUGUSTIN S (2015) Zustand und Entwicklung der Trockenheit in Schweizer Wäldern. Schweiz. Z. Forstwes. 166: 352-360.
RICHARDSON DM, PYŠEK P, REJMÁNEK M, BARBOUR MG, PANETTA FD, WEST CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. Divers. Distrib. 6: 93-107.
RICHARDSON DM, REJMÁNEK M (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. Divers. Distrib. 10: 321-331.
RÖDDER D, LÖTTERS S (2009) Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). Glob. Ecol. Biogeogr. 18: 674-687.
ROECKNER E, BÄUML G, BONAVENTURA L, BROKOPF R, ESCH M, GIORGETTA M, HAGEMANN S, KIRCHNER I, KORNBLUEH L, MANZINI R, RHODIN A, SCHIESE U, SHULZWEIDA U, TOMPINS A (2003) The atmospheric general circulation model ECHAM 5. PART I: Model description. Hamburg.
ROHMEDER E (1972) Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
ROY DF (1960) Douglas-fir seed dispersal in northwestern California US Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station.
RÜEGG D (1999) Erhebungen über die Verjüngung in Gebirgswäldern und den Einfluss von freilebenden Paarhufern als Grundlage für die forstliche und jagdliche Planung. Diss. Techn. Wiss. ETH Zürich, NR. 13097.
SCHMALFUSS N, VÍTKOVÁ L (2016) Douglas fir in Freiburg City Forest: an introduced tree species in the light of multifunctional management objectives. In: Vítková, L. and Krumm, F. (eds.). Introduced tree species to European Forests: challenges and opportunities. European Forest Institute, 320–329.
SCHMID M, PAUTASSO M, HOLDENRIEDER O (2014) Ecological consequences of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) cultivation in Europe. Eur. J. For. Res. 133: 13-29.
SHAPIRO SS, WILK MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). Biometrika 52: 591–611.
SPELLMANN H, WELLER A, BRANG P, MICHIELS HG, BOLTE A (2015) Douglasie (Psuedotsuga menziesii (Mirb.) Franco). In: VOR T, SPELLMANN H, BOLTE A, AMMER C (editors) Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. 188-217.
STIMM B, DONG PH (2001) The Kaiserslautern Douglas fir provenance trial after nine decades of observation. Forstwiss. Cent.bl. 120: 173-186.
TABOR K, WILLIAMS JW (2010) Globally downscaled climate projections for assessing the conservation impacts of climate change. Ecol. Appl. 20: 554-565.

TEMPERLI C, BUGMANN H, ELKIN C (2012) Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. Ecol. Appl. 22: 2065-2077.
THORNTON PE, RUNNING SW, WHITE MA (1997) Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. J. Hydrol. 1990: 214–251.
TSCHOPP T, HOLDEREGGER R, BOLLMANN K (2015) Auswirkungen der Douglasie auf die Waldbiodiversität. Schweiz. Z. Forstwes. 166: 9-15.
VÁCLAVÍK T, MEENTEMEYER RK (2009) Invasive species distribution modeling (iSDM): Are absence data and dispersal constraints needed to predict actual distributions? Ecol. Model. 220: 3248–3258.
VAN LOO M, HINTSTEINER W, PÖTZELSBERGER E, SCHÜLER S, HASENAUER H (2015) Intervarietal and intravarietal genetic structure in Douglas fir: nuclear SSRs bring novel insights into past population demographic processes, phylogeography, and intervarietal hybridization. Ecol. Evol. 5: 1802-1817.
WALENTOWSKI H (2008) Die Douglasie aus naturschutzfachlicher Sicht. LWF Wissen 59: 67–69.
WOHLGEMUTH T, GALLIEN L, ZIMMERMANN NE (2016) Verjüngung von Buche und Fichte im Klimawandel. Wald und Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien (ed. by A.R. Pluess, S. Augustin and P. Brang), Wald und Klimawandel: Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt, 115-135
WOHLGEMUTH T, MOSER B, BRÄNDLI U-B, KULL P & SCHÜTZ M (2008) Diversity of forest plant species at the community and landscape scales in Switzerland. Plant Biosystems 142: 604-613
YOUNG JA, YOUNG C (1992) Seeds of woody plants in North America. Portland: Dioscorides Press.
ZWICK MM, RENN O (2008) Risikokonzepte jenseits von Eintrittswahrscheinlichkeit und Schadenserwartung. In: Naturrisiken und Sozialkatastrophen. Berlin/Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag/Springer. 77-97.

Anhang



Anhang-Abbildung A1: Resultate des Modells *NA-saisonal* für die Klimaeignung für die Douglasie in der Schweiz. Rot bedeutet geringe, Grün starke Eignung. Das Modell basiert auf saisonalen Klimadaten aus Douglasienvorkommen in Nordamerika. Links für das heutige Klima (Normperiode 1930–2006), rechts für die Schweiz im Klimawandel (Emissionsszenario A1B, Modellierung CLM, ECHAM5 für die Normperiode 2070–2099). Blaue Punkte zeigen Douglasienpflanzungen in der Schweiz an (Bürgi und Diez 1986).

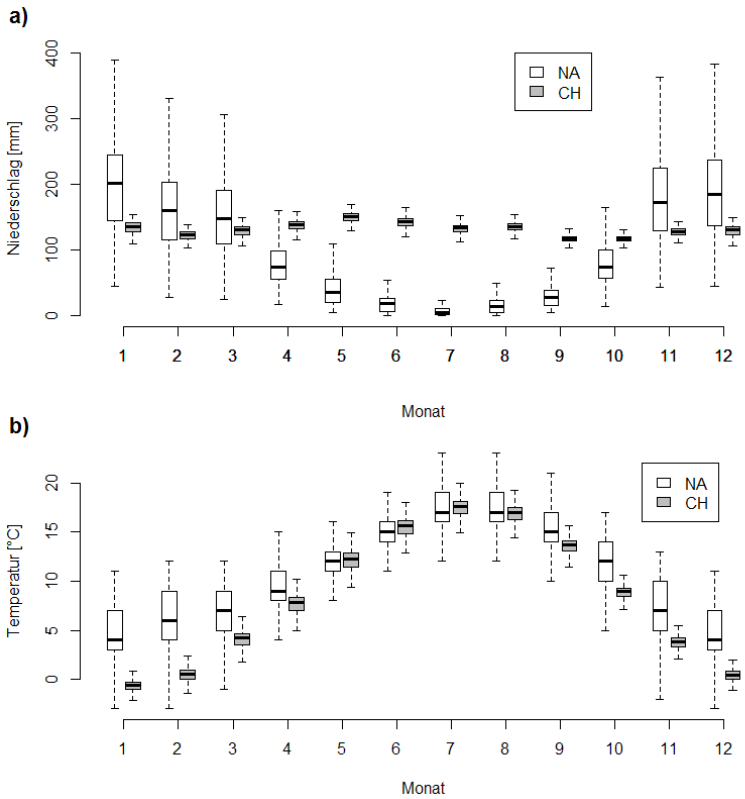


Abbildung A2: Vergleich a) des monatlichen Niederschlag und b) der monatlichen Durchschnittstemperatur in den Douglasienbeständen in Nordamerika (weiss; NA) und in der Schweiz (grau; CH) von Januar bis Dezember. Die Box zeigt 50% der Daten, die Whiskers den 1.5 fachen Interquartilsabstand.

3.4

Impact of Douglas-fir on forests and open land habitats

Thomas Wohlgemuth, Julian Hafner, Anke Höltermann, Barbara Moser, Stefan Nehring and Andreas Rigling

3.4.1 Introduction

If Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) were a species like *Ginkgo biloba* L., used only in gardens and did not spread, there would be no need for this chapter. But Douglas-fir, which has been planted for a long time in forests on different continents, is now ranked number seven worldwide among invasive conifers outside the *Pinus* genus. In central Europe it is regarded as a valuable, drought resistant alternative to Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.). The productivity of the latter species in lowland forests is presumed to be threatened by rising temperatures and decreasing precipitation. Due to the rapid growth and high wood quality of Douglas-fir, European foresters have promoted this species for many decades. As a result, 5% of the Belgian, 3% of the French and 2% of the German forest area is stocked with Douglas-fir. In some regions, Douglas-fir covers up to 20% of the forested area, such as in the city forests of Freiburg im Breisgau. Once established, Douglas-fir is considered more resistant to episodic drought than Norway spruce and has a lower potential of being attacked by insects. However, given the ongoing expansion of its cultivation in commercial forests, the impact of Douglas-fir on forest ecosystem functioning, biodiversity and ecosystem services must be addressed. Such an evaluation is particularly important for reaching agreements about general regulations for the management of non-native tree species now and in the future. This chapter provides information about Douglas-fir-related risks when planted in either vast numbers or in small quantities. In particular, short summaries are presented on the impact of Douglas-fir on soil conditions and biodiversity, and on life history traits of this species. A discussion among stakeholders in Germany is highlighted as an example of the use of an integrative process to evaluate the invasive status of a non-native tree species.

3.4.2 Impact on soil water and soil chemistry/nutrients

Douglas-fir needles decompose similarly or more rapidly than needles of Norway spruce, silver fir (*Abies alba* Mill.) and European larch (*Larix decidua* Mill.). However, in contrast to Norway spruce, Douglas-fir litter does not result in soil acidification. A study in Germany showed surprisingly low nutrient removal from the soil despite a large wood harvest. In particular, export of calcium, magnesium and potassium in Douglas-fir stands

remained comparatively low in comparison to mixed forest stands of beech/Scots pine [*Fagus sylvatica* L./*Pinus sylvestris* L.], beech/sessile oak [*Quercus petraea* Liebl.] and beech monocultures, while export of phosphorus was greatest. Another study comparing beech, oak, Norway spruce and Douglas-fir stands on acidic soils in France reported a general enrichment of the rhizosphere with carbon, nitrogen, calcium, magnesium and potassium in stands with each species. A German study supports this, stating that forest floor stocks of organic carbon were always highest under Norway spruce and Douglas-fir and smallest under beech. In slight contrast, the transformation of 18 pure Norway spruce stands in southern Germany to pure Douglas-fir stands resulted in a loss of organic carbon from both topsoil and mineral soil layers and a reduced nitrogen stock on the forest floor layer yet a slight increase in the total soil nitrogen. Among the principal tree species of central Europe, the greatest biomass and nutrient exports were reported for Norway spruce and Douglas-fir. In summary, Douglas-fir cultivation results in rapid needle decomposition, which has positive effects on soil pH compared to stands of Norway spruce but tends to deplete carbon and nutrient pools in the topsoil (an effect that also holds for beech).

3.4.3 Impact on biodiversity

A (non-native) species that proliferates in a new habitat increasingly modifies its environment, with largely unpredictable consequences for the forest ecosystem, including species composition, richness and abundance. In agreement with the species-area relationship, which specifies an increase in species number with growing habitat area and, inversely, a decrease when area shrinks, changes in habitat sizes, such as more Douglas-fir area and less beech area, always influences species abundance. Relevant questions are which species or species groups benefit and which ones decrease in stands of Douglas-fir, and whether mixtures of Douglas-fir with other tree species could reduce negative effects of pure Douglas-fir stands on several species groups. Parts of these questions have been investigated by research, yet there is an urgent need for more exploration.

a) Soil organisms

A review of the ecological consequences of Douglas-fir cultivation leads to the conclusion that the indirect effects of Douglas-fir on soil chemistry seem to be similar to those of Norway spruce and Scots pine, which in turn allows the coexistence of these tree species with organisms living on and in the soil. This suggests that Douglas-fir influences the soil conditions of formerly broad-leaved forests in a similar way as other conifer species. If Norway spruce and Scots pine stands are replaced by Douglas-fir, this even improves e.g., the humus form. Whether Douglas-fir has allelopathic effects on soil organisms is unclear.

b) Fungi

Earlier studies assumed that non-native species have similar associated fungal species as native species, due to good dispersal abilities of the fungi. However, a recent study compared the fungal species richness associated with different non-native tree species with the area covered by these tree species and found a rather low fungal species number for Douglas-fir in comparison with, for example, black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) and *Eucalyptus* spp. The authors of this study suggested that native fungi might

be incompatible with Douglas-fir to a greater extent than with other species, which may lead to negative impacts on fungal diversity, especially in pure stands. This interpretation is in line with case studies in Germany and in France, where richness of fungal species in pure Douglas-fir stands was lower in comparison to fungal richness in stands of native tree species.

c) Understory vegetation

Based on several comparative studies in Germany and France on the understory vegetation in pure Douglas-fir stands, mixed Douglas-fir, and Norway spruce or European beech stands, a negative impact of Douglas-fir on vascular plant species diversity could not be found. However, in an extensive field survey in the Black Forest ranging from 300 to 900m above sea level on sites suitable for European beech (*Fagus sylvatica* L.), a higher vegetation cover (around 30%) in Douglas-fir stands resulted from higher light transmission (30%) compared with in beech stands (10%). In particular, grasses such as *Festuca altissima* All. and *Melica uniflora* Retz., ferns such as *Athyrium filix-femina* (L.) Roth and *Dryopteris* spp., and European blackberry (*Rubus fruticosus* aggr.) increased their cover. As a consequence of competitive exclusion by these rapidly expanding species, average species richness in Douglas-fir stands (52 vascular plant species) was lower than in beech stands (62 species). A recent study from the Czech Republic found a higher proportion of nitrophilous plant species in the understory vegetation of Douglas-fir stands in comparison to species assemblies under Norway spruce or European beech. However, other studies highlighted that the degree of light transmission and its influence on ground vegetation are mainly triggered by forest management. In a study comparing plant species richness in different forest stands in Lower Saxony, significantly higher numbers of vascular plant species in pure and mixed Douglas-fir stands were found in comparison to pure or mixed European beech stands. And a study in France concluded that the geographic and geological characteristics of sites influence the vegetation and the soil chemistry more than do the six tree species that were compared (Douglas-fir, oak, beech, Scots pine, silver fir and Norway spruce).

d) Interactions with arthropods

In Europe, only 87 arthropod species feed on introduced Douglas-fir, which is one-third of the species found on this tree in its native range (257). Most of these species are polyphagous. The low number of arthropod species on Douglas-fir in Europe is explained by the fact that Douglas-fir has no congeners there, i.e., no species of the same genus. In contrast, introduced pine species host most of the arthropods found on native congeners such as Scots pine. It is assumed that introduced insects that feed on Douglas-fir cause greater damage than that caused by native insects, due to a lack of natural enemies and indigenous competitors. Even though Douglas-fir tissues seem chemically comparable with Norway spruce tissues, bark beetles attacked Norway spruce 10 times more than they attacked Douglas-fir one and two years after the winter storm 'Lothar' (1999) in France. The consequences of accidentally introduced non-native herbivores or native insect species that may jump from one host to Douglas-fir and therefore exploit vacant niches, is even less certain. Such host jumps, together with fungal pathogens, are considered critical but have unknown ecological and economic consequences (see Chapter 3.5).

In summary, the cultivation of Douglas-fir influences the diversity, composition and abundance of species at different sites, and potential changes must be seen in the context

of the area covered by Douglas-fir. While the richness of fungal species in Douglas-fir stands is generally reduced, the composition and richness of plant species in the ground vegetation changes as a result of the altered light transmission under Douglas-fir. Since such changes may also result from management, cautious interpretation is needed. Regarding soil organisms and arthropod species, Douglas-fir cultivation hardly seems to affect species richness/abundance of soil organisms, but it results in fewer arthropod species using Douglas-fir as a host.

3.4.4 Shade tolerance, competition with native species and site preferences

Seeds from Douglas-fir germinate under moist conditions, which are most likely to occur on mineral soils free of vegetation. Further, Douglas-fir is more susceptible to drought than species such as Scots pine during the first years after germination. Young seedlings need a minimum of 20% light transmission and 40% or more light is necessary for the establishment of saplings. In a German study, Douglas-fir seedling abundance was highest in stands with 30–50% light transmission, and sapling (>1.3 m tall) densities were highest in stands with more bright or sufficient lateral light (see Chapter 3.1). Douglas-fir grows slowly in the early stage and typically does not exceed a height of 1.5m after nine years. On nutrient rich and mesic sites, Douglas-fir may therefore often be competitively excluded by other tree species during its early life stage. To favour Douglas-fir, forest managers repeatedly cut dominant vegetation around Douglas-fir saplings. In contrast, on drier and acidic soils, such as in oak communities (e.g., *Sorbo torminalis-Quercetum*) or on nutrient-poor substrate indicated by the presence of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Vaccinium myrtillus* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull, Douglas-fir can escape the ground vegetation or even outcompete it. Hence, despite the broad spectrum of environmental conditions where Douglas-fir can potentially establish if light conditions are sufficient, this non-native species only actually becomes established in a few forest community types, mostly where ground vegetation is less competitive due to nutrient limitations.

3.4.5 Invasion potential

Species are invasive to differing degrees and this is assessed on a range of criteria that covers biodiversity risks, survival and reproduction in the wild and dispersal and establishment at different sites.

For non-native tree species planted in or escaped to German forests, the German Federal Agency for Nature Conservation assessed the invasiveness of 13 tree species using an internationally developed tool for assessing the biodiversity risks of alien species. Nine tree species were found to be invasive in Germany according to the German Federal Nature Conservation Act, and Douglas-fir was one of them. In contrast, a study by representatives of leading forest research institutes in Germany proposed five criteria to evaluate a tree's status of invasiveness: a negative effect on site conditions, a high reproduction potential, a high dispersal potential, a tendency to outcompete other plant species on a site (excluding rare sites, e.g., boulder fields), and limited availability of measures to eradicate individuals on site. Douglas-fir did not meet any of the above criteria and

was found to pose the lowest risk of invasiveness compared with 14 other non-native tree species on the list. This forestry-focused evaluation has been challenged by conservationists who consider the possibility of eradication a consequence of a species' invasiveness rather than a criterion of non-invasiveness.

In a worldwide review of all conifers outside the genus *Pinus*, Douglas-fir was ranked among the 10 most invasive species based on the three criteria of seed weight, mean period between large seed crops (intervals between mast years), and mean juvenile period (time from germination to first fructification). A closer look in Europe reveals a spread of Douglas-fir into particular communities. In lowland regions of Burgenland in Austria, Douglas-fir regenerates in acidophilous forest communities (*Sorbo torminalis-Quercetum*, partly also *Luzulo nemorosae-Fagetum silvatici*) as well as in forest clearings and along embankments of forest roads. In the Black Forest (southwest Germany) with locally high Douglas-fir proportions, 60–90% of the randomly selected sample plots in *Quercus petraea* forests, rock outcrops and forested boulder fields have been colonised by Douglas-fir. In Switzerland, Douglas-fir has been planted primarily in productive beech forest communities. A field assessment of regeneration in forests with Douglas-fir individuals older than 60 years revealed the presence of Douglas-fir seedlings in 80% of these forests, though no signs of excessive spread outside the plantations could be found. In comparison to Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), germination and early growth of Douglas-fir is slow and thus the species' competitive ability is low during early establishment. Moreover, the shallow root system of Douglas-fir seedlings makes them prone to desiccation during drought spells, which suggests that the species' potential to disperse and compete with native vegetation will not amplify with the changes in temperature and precipitation projected for the coming century. Similarly, a model study for Germany and Austria led to the conclusion that suitable habitats of Douglas-fir may not increase under climate change. In contrast to eg invasive black locust, an unwanted spread of Douglas-fir can be easily controlled by management because Douglas-fir does not reproduce vegetatively.

3.4.6 An integrative process to evaluate the invasive status

In a recent paper, scientists from the Federal Agency for Nature Conservation (BfN) and the Union of German Forest Research organisations (DVFFA) jointly state that, from a national perspective and according to the current state of scientific knowledge, the cultivation of Douglas-fir does not pose a significant threat to biodiversity and ecosystem services at the vast majority of forest sites in Germany. To protect rare and specialised endemic species, the authors recommend that Douglas-fir generally not be cultivated at specific sites, such as open rocky patches or block-falls, shallow and nutrient-poor ridges, xeric grasslands and thermophilic forest communities (i.e., oak forest). Such sites, which are often protected by law and do not represent large areas, should be kept free of Douglas-fir in the long run by removing natural Douglas-fir regeneration, converting neighbouring Douglas-fir stands into mixed stands of other species and avoiding the establishment of new Douglas-fir stands in the neighbourhood. Existing legal regulations for protected areas with respect to alien tree species should remain untouched. If Douglas-fir is planted, it should be mixed with other tree species, ie European beech.

3.4.7 Questions awaiting answers

In order to provide evidence-based recommendations for the cultivation and limitation of Douglas-fir, the following pressing questions must be answered: (1) What is the site-specific invasion potential of Douglas-fir throughout Central Europe, i.e., which sites are most susceptible, and does abundant Douglas-fir outcompete other species? Answers to this question are lacking for several regions. (2) How far are Douglas-fir seeds dispersed? Although single seeds may be spread by wind over distances of 1–2 km, most seeds are distributed 100–150 m from a seed tree. Such numbers are reported from studies in North America and are not yet available for Central Europe. (3) To what degree can Douglas-fir be added to stands of other species, for example beech, without negatively affecting the various species groups?

Recommended reading

Ammer, C., Bolte, A., Herberg, A., Höltermann, A., Krüss, A., Krug, A., Nehring, S., Schmidt, O., Spellmann, H. and Vor, T. 2016. Vertreterinnen und Vertreter von Forstwissenschaft und Naturschutz legen gemeinsame Empfehlungen für den Anbau eingeführter Waldbaumarten vor. Gemeinsames Papier des DVFFA und des BfN. Natur und Landschaft 91: 141.

Budde, S. 2006. Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Bodenvegetation im nordwestdeuschen Tiefland. Cuvillier Verlag, Göttingen. 146 p.

Cremer, M., Kern, N.V. and Prietzel, J. 2016. Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. Forest Ecology and Management 367: 30–40.

Eilmann, B. and Rigling, A. 2012. Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. Tree Physiology 32: 178–187.

Hermann, R.K. and Lavender, D.P. 2004. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. U.S. Dep. Agriculture Handbooks 654: 1080–1108.

Knoerzer, D. and Reif, A. 1996. Die Naturverjüngung der Douglasie im Bereich des Stadtwaldes von Freiburg. Allgemeine Forstzeitung/Der Wald 20: 1117–1121.

Moser, B., Bachofen, C., Müller, J., Metslaid, M. and Wohlgemuth, T. 2016. Root architecture might account for contrasting establishment success of *Pseudotsuga menziesii* var. menziesii and *Pinus sylvestris* in Central Europe under dry conditions. Annals of Forest Science 73:959–970.

Nehring, S., Kowarik, I., Rabitsch, W. and Essl, F. 2013. Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. BfN-Skripten 352: 1–202.

Prietzel, J. and Bachmann, S. 2012. Changes in soil organic C and N stocks after forest transformation from Norway spruce and Scots pine into Douglas fir, Douglas fir/spruce, or European beech stands at different sites in Southern Germany. Forest Ecology and Management 269: 134–148.

Richardson, D.M. and Rejmánek, M. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. Diversity and Distribution 10: 321–331.

Roques, A., Auger-Rozenberg, M.A and Boivin, S. 2006. A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. Canadian Journal of Forest Research 36: 299–313.

Schmid, M., Pautasso, M. and Holdenrieder, O. 2014. Ecological consequences of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) cultivation in Europe. European Journal of Forest Research 133: 13–29.

Spellmann, H., Weller, A., Brang, P., Michiels, H.G. and Bolte, A. 2015. Douglasie (*Psuedotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung (ed. by T. Vor, H. Spellmann, A. Bolte and C. Ammer). Universitätsverlag Göttingen, Göttingen. Pp. 188–217.

Tschopp, T., Holderegger, R. and Bollmann, K. 2015. Auswirkungen der Douglasie auf die Waldbiodiversität. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 166: 9–15.

plants

MDPI

Article

Contrasting Leaf Trait Responses of Conifer and Broadleaved Seedlings to Altered Resource Availability Are Linked to Resource Strategies

Yan-Li Zhang [1,2], Barbara Moser [2,*], Mai-He Li [2,3], Thomas Wohlgemuth [2], Jing-Pin Lei [1] and Christoph Bachofen [4]

1 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; zhangylde@126.com (Y.-L.Z.); leijp@caf.ac.cn (J.-P.L.)
2 Forest Dynamics, Swiss Federal Research Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, CH-8903 Birmensdorf, Switzerland; maihe.li@wsl.ch (M.-H.L.); thomas.wohlgemuth@wsl.ch (T.W.)
3 Key Laboratory of Geographical Processes and Ecological Security in Changbai Mountains, Ministry of Education, School of Geographical Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China
4 Environmental Sciences and Engineering, École polytechnique fédérale de Lausanne EPFL, CH-1015 Lausanne, Switzerland; christoph.bachofen@epfl.ch
* Correspondence: barbara.moser@wsl.ch

Received: 3 April 2020; Accepted: 11 May 2020; Published: 13 May 2020



Abstract: (1) Understanding tree seedling responses to water, nutrient, and light availability is crucial to precisely predict potential shifts in composition and structure of forest communities under future climatic conditions. (2) We exposed seedlings of widespread Central European tree species with contrasting leaf habit, deciduous broadleaves (DB) and evergreen conifers (EC), to factorial combinations of manipulated precipitation (100% and 50% of ambient), shade (40% and 60% of full sunlight), and nutrient availability (low and high NPK), and measured specific leaf area, C/N ratio, soluble sugars, starch and non-structural carbohydrate concentration, and $\delta^{13}C$ of the leaves. (3) We found contrasting effects of water and nutrient availability on foliar traits of the two species groups: EC exhibited higher tolerance to low resource availability but also less plasticity in foliar traits, which is congruent with a "slow" resource strategy. In contrast, foliage of DB reacted particularly to altered nutrient availability, corresponding to a "fast" resource strategy with high foliar plasticity and rapid adjustments to resource fluctuations, commonly adopted by species with high growth rates. (4) We conclude that DB will respond to environmental change with foliar acclimation, while EC will either tolerate, to some extent, or shift their distribution range in response to environmental change.

Keywords: foliar functional traits; light; nutrients; drought; environmental change; evergreen conifers; deciduous broadleaves

1. Introduction

Changes in water availability are expected to shape the future distribution of tree species in Europe [1–3]. Foliar physiological and morphological responses to drought have thus been studied extensively [4–6]. Similarly, soil nutrients can influence tree carbon uptake [7,8], limit forest productivity [9], and consequently affect species composition, production, and services of forest ecosystems [10]. Since soil nutrient availability affects plant growth and biomass allocation, it is likely to influence plant performance under drought [11]. Vice-versa, water availability alters soil nutrient status by changing ion mobility and microbial activity [12]. It is, however, still unclear whether high levels of soil nutrients aggravate or mitigate drought stress for trees [11,13]. As both water and nutrient

availability affect foliar photosynthetic performance, their effect on trees will be modified by light intensity. For instance, in tree canopies, where water and light availability show large vertical gradients (e.g., [14]), the distribution of nitrogen to different compartments of the photosynthetic machinery is affected by both water and light availability [15–18]. Moreover, increased light availability may mitigate drought stress of light-demanding tree species by alleviating carbon investment trade-offs between water and light capturing plant parts [19]. Experiments testing the limiting effects of water and nutrient availability are scarce (but see: [13]), and co-limitations of more than two resources are rarely studied (but see: [20,21]). Since foliar resource strategies of trees are linked to resource availability, threefold interacting effects of water, nutrient and light availability on growth performance might differ between species with contrasting leaf traits.

The performance of a tree species under different environmental conditions is determined by its functional traits [22–25]. At the foliar level, plants modify their morphological, biochemical, and physiological traits in order to optimize resource use for photosynthesis at a given resource availability [26,27]. Together, the functional traits make up a species' resource strategy [28]. Biophysical constraints among traits result in trade-offs, so that single traits are not independent from each other, but are correlated in what has been described as a trait continuum [22,29]. This suggests that multiple traits are adaptive in association, i.e., environmental conditions do not select for single traits but a "set of traits" [30] or "syndrome" [31]. A combined set of trait values can be advantageous in a particular environment and thus result in a successful ecological strategy [31]. Hence, in addition to biophysical constraints, plants underlie trade-offs in different aspects of their life-history strategies [32]. Similar to trait continua, life-history strategies can be characterized along life-history spectra, such as the recently proposed fast–slow life-history spectrum, which applies to traits of the entire plant (foliage, stem, roots; [22]). Accordingly, a fundamental trade-off between competitive resource acquisition ("fast" life-history strategy, i.e., quick growth and high competitive strength), and resource conservation ("slow" strategy, i.e., low mortality under low resource availability) determines how a plant performs under a given set of environmental conditions [22,33,34]. For instance, plant species with high foliar nitrogen (N) content, high specific leaf area (SLA), and high photosynthetic capacity (Amax), e.g., deciduous broadleaves, have shorter foliar life span than plants with low foliar N, low SLA and low Amax, e.g., evergreen conifers [35,36]. While the advantages of a "fast" strategy are to make efficient use of high resource availability and thus outcompete "slow" plants, the advantage of the "slow" strategy is to survive conditions of low resource supply with low growth capacity [22,30,34,37]. Functional traits are therefore not independent but determine as an ensemble how a species performs under a given set of environmental conditions [22] or how it reacts to altered resource availability [26,31,38]. For instance, plants using the "slow" strategy may generally be more drought tolerant [22], more shade tolerant due to lower respiration rates under low light availability, and more tolerant to low nutrient availability [34]. Conversely, plants applying a "fast" strategy will suffer in any kind of resource poor environment, because their high investments in an efficient resource acquisition system will not pay off [22].

Trait responses to changes in resource availability have been studied across many tree species and biomes [39–43]. However, experiments that compare leaf trait responses of species with contrasting life-history strategies to simultaneous changes in water, nutrient, and light availability are lacking [30]. Evergreen conifers and deciduous broadleaves evolved in different evolutionary times. Accordingly, they developed characteristics from opposite sides of the life-history spectrum [22,29,44] and are thus expected to differ in their response to changes in environmental conditions [45,46]. While evergreen conifers (EC) have long-lived foliage associated with low potential growth rate but sustained growth under conditions of low resource availability, the leaves of deciduous broadleaves (DB) are short-lived, which is congruent with a 'fast' life-history strategy including competitive resource acquisition and fast growth rates [47]. Here, we aim at understanding how changing the availability of three major resources for plants—water, light, and nutrients—affects the foliar traits of seedlings of tree species with contrasting resource strategy use: "slow" evergreen conifers (EC) and "fast" deciduous broadleaves (DB). We conducted an experiment with seedlings of tree species widely occurring in Central European

forests (four EC and four DB). The seedlings were grown for three years in mesocosms subjected to factorial combinations of manipulated precipitation (100% and 50% of ambient), shade (40% and 60% of full sunlight), and nutrients (low and high nutrient availability). We measured various foliar morphological and biochemical traits to better understand responses of trees to environmental changes. We hypothesize that plants with a "fast" resource strategy (DB) will show stronger responses to changes in resource availability (water, nutrients, light) than plants with a "slow" resource strategy (EC) while the latter will have an overall higher tolerance to low resource availability.

2. Results

2.1. Evergreen Conifers

The specific leaf area (SLA) of evergreen conifers (EC) was affected by both precipitation and nutrients, but the seedlings responses depended on light availability (Table 1). Under high photosynthetically active radiation (PAR), seedlings grown at reduced precipitation ($L_{60} \times P_{50}$) showed higher SLA compared to seedlings grown at ambient precipitation ($L_{60} \times P_{100}$), while seedlings in mesocosms with reduced nutrient availability ($L_{60} \times N$) formed needles with lower SLA than those in high nutrient ones ($L_{60} \times N_{hi}$, Figure 1). In contrast, under low PAR (L_{40}), SLA was intermediate and the needles showed no responses to either precipitation or nutrient availability. The foliar C/N ratio of EC seedlings was lower under the combination of reduced precipitation and high nutrient availability ($P_{50} \times N_{hi}$) compared to reduced precipitation and low nutrients ($P_{50} \times N_{lo}$,) in both shading treatments.

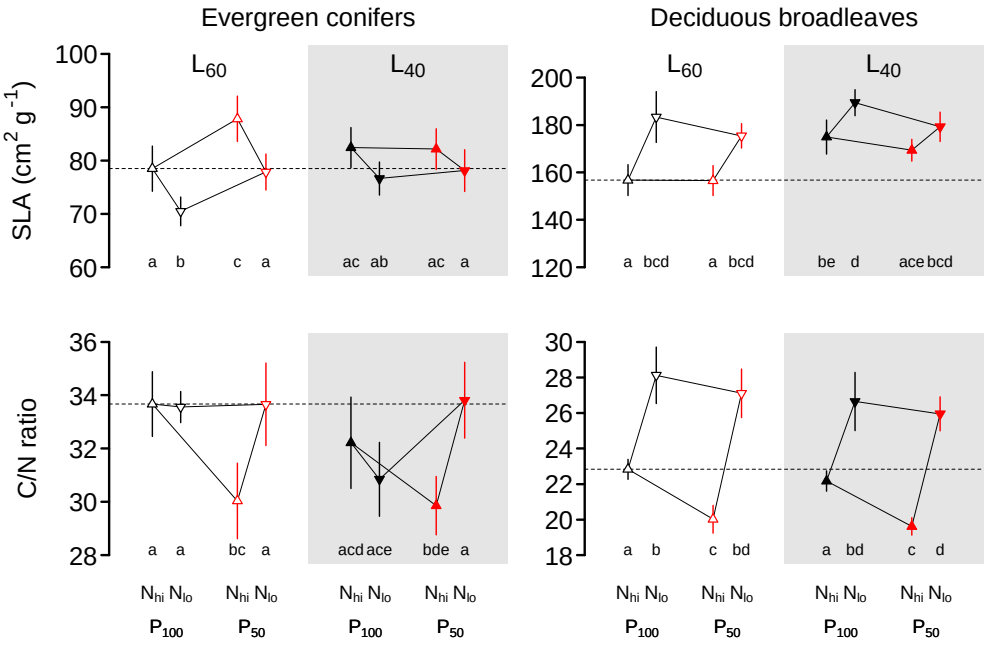


Figure 1. Specific leaf area (SLA) and the C/N ratio (means ± SE) of the foliage of evergreen conifer and deciduous broadleaved seedlings grown for three years under fully crossed combinations of ambient (P_{100}, black symbols) or reduced precipitation (P_{50}, red symbols), high (L_{60}, open symbols) or low PAR (L_{40}, filled symbols), and high (N_{hi}, upwards triangle) or low (N_{lo}, downwards triangle) soil nutrient availability. The dashed line indicates foliar traits under optimal resource availability, i.e., $L_{60} \times P_{100} \times N_{hi}$. Different letters below the means indicate significant differences between treatment combinations within species group (Tukey adjusted least square means).

Table 1. Linear mixed model results of the effects of species (S), precipitation (P), shading (L), and nutrients (N) on the specific leaf area (SLA), foliar C/N ratio, foliar soluble sugars concentration, foliar starch concentration, foliar total non-structural carbohydrate concentration (NSC), and foliar carbon isotope fractionation (δ13C) of evergreen conifers.

Conifers	SLA		C/N		Sugars		Starch		NSC		δ13C	
	F	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***
Species (S)	54.20	<0.001	14.59	<0.001	5.57	0.0018	23.98	0.0010	10.59	<0.001	13.86	0.0041
Nutrients (N)	7.85	0.0057	3.80	0.0559	4.57	0.0363	13.70	<0.001	16.29	<0.001	2.29	0.1362
Precipitation (P)	6.74	0.0103	0.88	0.3525	2.87	0.0952	2.95	0.0917	1.58	0.2130	40.32	<0.001
Light (L)	0.72	0.3972	1.79	0.1861	0.43	0.5147	0.43	0.5143	0.20	0.6538	12.80	<0.001
S × N	0.13	0.9391	0.27	0.8475	0.39	0.7635	3.31	0.0266	1.06	0.3735	2.24	0.0932
S × P	0.24	0.8689	0.98	0.4096	1.35	0.2658	1.26	0.2960	0.97	0.4132	1.31	0.2808
N × P	0.45	0.5044	8.39	0.0052	3.62	0.0615	0.69	0.4090	6.50	0.0132	2.33	0.1329
S × L	0.46	0.7110	0.75	0.5287	1.85	0.1467	0.81	0.4923	0.66	0.5798	1.27	0.2942
N × L	2.51	0.1149	0.09	0.7666	4.63	0.0353	8.97	0.0041	5.38	0.0237	0.19	0.6606
P × L	4.45	0.0366	1.76	0.1901	22.53	<0.001	2.25	0.1392	1.22	0.2743	0.62	0.4362
S × N × P	1.70	0.1700	0.86	0.4650	0.87	0.4610	0.55	0.6502	1.60	0.1979	0.29	0.8347
S × N × L	2.10	0.1025	1.25	0.3001	0.96	0.4173	0.59	0.6247	0.82	0.4874	0.34	0.7994
S × P × L	0.04	0.9898	0.13	0.9414	0.51	0.6769	0.29	0.8292	0.95	0.4241	1.44	0.2407
N × P × L	0.34	0.5627	0.26	0.6113	1.16	0.2862	1.03	0.3147	3.34	0.0723	0.86	0.3581
S × N × P × L	1.42	0.2401	2.65	0.0568	0.33	0.8057	0.02	0.9948	0.33	0.8054	0.60	0.6173

Foliar soluble sugars (SS), starch (St), and non-structural carbohydrate concentrations (NSC) of EC showed complex responses to the interactive effects of precipitation, shading, and nutrients (Table 1, Figure 2). Under high PAR (L_{60}), the amount of precipitation and nutrients did not affect SS, but low PAR (L_{40}) combined with low precipitation (P_{50}) and low nutrients (N_{lo}) led to lower concentrations of SS. Similarly, under high PAR (L_{60}), nutrients had no effect on St, but under low PAR, low nutrients ($L_{40} \times N_{lo}$) reduced St. Interestingly, under high PAR and high nutrient availability, low precipitation significantly decreased St ($L_{60} \times P_{50} \times N_{hi}$) compared to ambient precipitation ($L_{60} \times P_{100} \times N_{hi}$), but no such effect was observed for seedlings grown under low PAR or low nutrient availability. As St was much more abundant than SS, the NSC responses to precipitation, shading, and nutrients were similar to those of St.

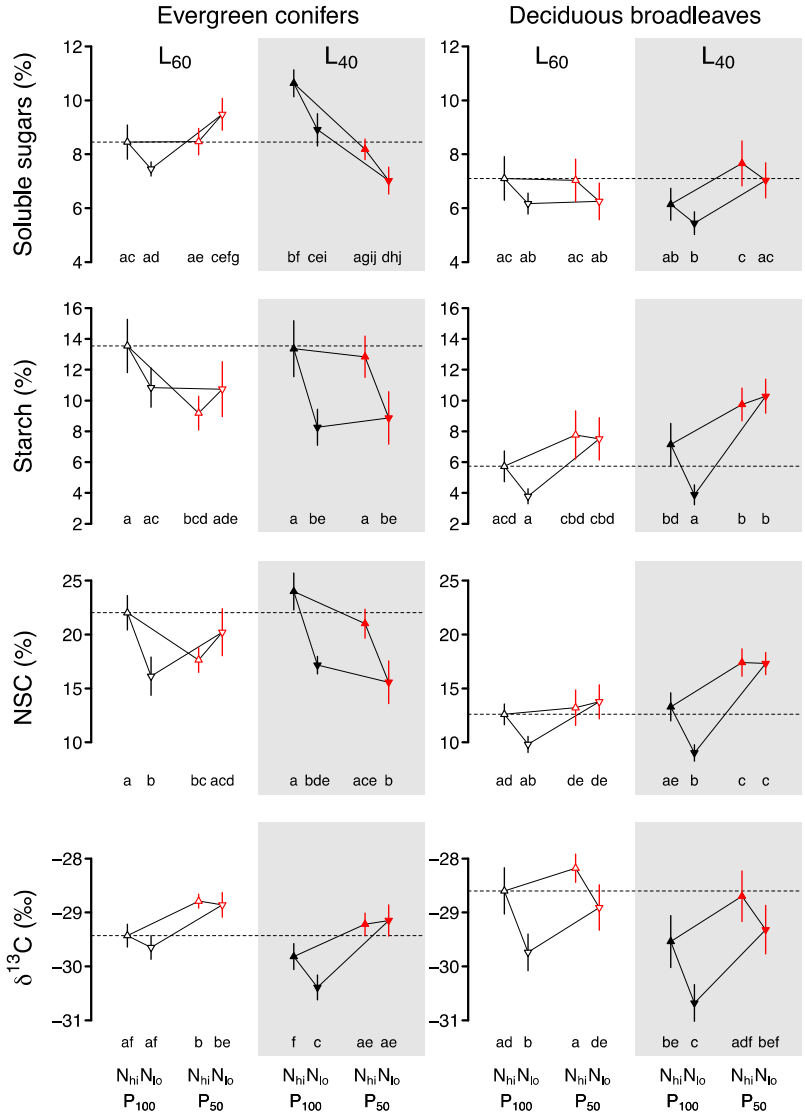


Figure 2. Foliar soluble sugar, starch, total non-structural carbon (NSC) concentration, and carbon isotope fractionation ($\delta^{13}C$; means ± SE) of evergreen conifer and deciduous broadleaved seedlings grown for three years under fully crossed combinations of ambient (P_{100}, black symbols) or reduced precipitation (P_{50}, red symbols), high (L_{60}, open symbols) or low PAR (L_{40}, filled symbols), and high (N_{hi}, upwards triangle) or low (N_{lo}, downwards triangle) soil nutrient availability. The dashed line indicates foliar traits under optimal resource availability, i.e., $L_{60} \times P_{100} \times N_{hi}$. Different letters below the means indicate significant differences between treatment combinations within species group (Tukey adjusted least square means).

Foliar carbon fractionation ($\delta^{13}C$) of EC responded very strongly to precipitation, and to a lesser degree to shading (Table 1). $\delta^{13}C$ was higher in needles grown under low precipitation (P_{50}) compared to ambient precipitation (P_{100}) in all shading and nutrient treatments, and foliar $\delta^{13}C$ was generally smaller in low light (L_{40}) than high light (L_{60}) environments (Figure 2).

2.2. Deciduous Broadleaves

SLA of deciduous broadleaf (DB) seedlings was affected by shading and nutrients, but not by precipitation (Table 2). Foliage grown under either low nutrient (N_{lo}) or low PAR (L_{40}) had both higher SLA compared to high nutrient (N_{hi}) or high PAR (L_{60}), respectively (Figure 1). But, the cumulative effect of low nutrient and low PAR was weak so that foliage grown under low PAR and low nutrient ($L_{40} \times N_{lo}$) was only slightly higher than foliage grown under low light and high nutrient ($L_{40} \times N_{hi}$) and not different from foliage grown under high PAR and low nutrient ($L_{60} \times N_{lo}$). The C/N ratio of DB was affected by both precipitation and nutrients (Table 2). It was higher in foliage from low nutrients (N_{lo}) in all shading and precipitation treatments (Figure 1). Low precipitation, however, reduced the C/N ratio, but only in foliage grown under high nutrients (P_{50} x N_{hi}).

SS, St, and NSC of DB responded to all three treatments (Table 2). Overall, SS was lower in foliage grown under low nutrients (N_{lo}), compared to high nutrients (N_{hi}), but post-hoc tests showed no significant differences between groups (Figure 2). In seedlings grown under low PAR, the low precipitation ($L_{40} \times P_{50}$) led to higher SS compared to low PAR and high precipitation ($L_{40} \times P_{100}$). Foliar St showed a strong response to precipitation, and was significantly higher in foliage under combined low precipitation and low nutrients ($P_{50} \times N_{lo}$) than high precipitation and low nutrients ($P_{100} \times N_{lo}$) in both shading treatments. A similar tendency seems to exist in seedlings grown under high nutrient availability, but group comparisons were not significant. NSC responded to the treatments similarly as St, except that in foliage from low precipitation, the low PAR increased NSC ($P_{50} \times L_{40}$) compared to foliage from high PAR ($P_{50} \times L_{60}$).

$\delta^{13}C$ was severely affected by all three treatments (Table 2). Low precipitation generally led to higher $\delta^{13}C$, whereas low PAR decreased it, but differences were strongest in seedlings from low nutrient treatments. Foliage grown at low nutrient concentration had a consistently lower $\delta^{13}C$ compared to high nutrients, except in seedlings grown at low PAR and low precipitation ($L_{40} \times P_{50}$). Overall, foliage from low PAR, low nutrient, and high precipitation had the lowest $\delta^{13}C$, whereas foliage from high PAR, high nutrient, and low precipitation had the highest $\delta^{13}C$ (Figure 2).

Table 2. Linear mixed model results of the effects of species (S), precipitation (P), shading (L), and nutrients (N) on the specific leaf area (SLA), foliar C/N ratio, foliar soluble sugars concentration foliar starch concentration, foliar total non-structural carbohydrate concentration (NSC) and foliar carbon isotope fractionation (δ13C) of deciduous broadleaves.

Broadleaves	SLA		C/N		Sugars		Starch		NSC		$\delta^{13}C$	
	F	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***	***F***	***P***
Species (S)	7.81	0.0167	19.47	0.0018	15.74	0.0011	2.20	0.1927	0.70	0.5573	59.43	<0.001
Nutrients (N)	20.50	<0.001	140.01	<0.001	5.41	0.0236	2.83	0.0979	3.65	0.0608	30.49	<0.001
Precipitation (P)	1.81	0.1805	13.23	<0.001	6.30	0.0150	27.53	<0.001	27.90	<0.001	27.73	<0.001
Light (L)	8.41	0.0043	3.44	0.0689	0.06	0.8130	4.74	0.0337	5.42	0.0232	18.33	<0.001
S × N	2.56	0.0569	14.64	<0.001	5.33	0.0026	0.71	0.5472	0.40	0.7565	1.29	0.2872
S × P	0.02	0.9968	5.63	0.0019	5.06	0.0036	5.05	0.0036	3.45	0.0219	1.70	0.1755
N × P	0.43	0.5122	3.59	0.0632	0.03	0.8727	3.66	0.0610	5.23	0.0256	1.95	0.1680
S × L	1.25	0.2952	1.63	0.1926	0.64	0.5947	0.93	0.4317	0.58	0.6313	1.39	0.2548
N × L	1.96	0.1636	0.69	0.4107	0.11	0.7421	0.02	0.8763	0.39	0.5367	0.03	0.8674
P × L	0.33	0.5674	0.09	0.7592	6.55	0.0132	1.46	0.2323	6.54	0.0130	2.07	0.1552
S × N × P	0.61	0.6107	2.19	0.0989	1.37	0.2617	1.60	0.2006	0.13	0.9450	1.59	0.2015
S × N × L	1.67	0.1765	1.24	0.3029	1.94	0.1331	0.71	0.5496	0.66	0.5791	1.21	0.3148
S × P × L	1.03	0.3825	0.41	0.7436	0.19	0.9055	0.49	0.6905	0.50	0.6808	1.19	0.3215
N × P × L	0.03	0.8570	0.00	0.9889	0.02	0.8761	0.47	0.4978	0.02	0.8992	0.02	0.8763
S × N × P × L	3.00	0.0327	1.21	0.3150	1.89	0.1416	1.46	0.2342	0.06	0.9794	0.12	0.9502

3. Discussion

3.1. Foliar Responses of Evergreen Conifers and Deciduous Broadleaves

In both species groups, the foliar traits SLA and C/N ratio reacted primarily to altered nutrient availability and precipitation, and less to light conditions. According to their contrasting life-history strategy, the two species groups showed opposite reactions of SLA to nutrient deficiency: low N/P/K limited the foliar growth of DB both in terms of leaf mass and leaf area, i.e., the seedlings produced smaller and thinner leaves (Figure S1). This means that the whole plant has to maintain a smaller canopy in the advent of drought and may thus better resist drought [11]. In contrast, under nutrient shortage, EC slightly increased the foliar area while needle dry weight remained constant (Figure S1), which is in accordance with the higher tolerance to low resource availability of a "slow" life-history strategy [34]. Another marked difference between the two species group is that SLA of EC was independent of light availability, whereas SLA of DB increased under low PAR combined with high nutrient and water availability. As long as neither nutrients nor water were limiting ($P_{100} \times N_{hi}$), DB thus responded to low PAR according to "optimal partitioning", i.e., with higher investments in the organs capturing the most limiting resource, light [18,19,48]. Interestingly, while plants exposed to water stress have been shown to reduce SLA [45], the precipitation treatment did not affect DB but increased SLA of EC under high light availability due to a reduction in foliar dry weight (Figure S1). Responses of foliar C/N ratio also differed between the two species groups (Figure 1, Table 1; Table 2). In particular, DB showed a very strong response of C/N to nutrient availability (Figure 1) with a much lower C/N under high nutrients compared to low nutrients. The foliar N content is related to photosynthetic efficiency [15,49]. Thus, a low C/N ratio indicates a higher investment in proteins of the photosynthetic machinery. The strong response of DB thus shows a high potential of this species group to efficiently use available soil nutrients to increase foliar N, potentially enhancing photosynthetic efficiency. In contrast, EC retains a relatively constant but high C/N ratio, which suggests large carbon investments in cell walls, cuticula, and other structures related to the mitigation of evaporation, protection against herbivory [50,51], and long leaf life span [29]. Such characteristics enable trees to grow opportunistically as suggested by a "slow" life-history strategy, but limit their potential to enhance photosynthetic efficiency under high nutrient conditions.

The foliar carbon isotope fractionation ($\delta^{13}C$) responded strongly to precipitation, shading, and nutrients in both species groups (Tables 1 and 2). Most notably, $\delta^{13}C$ was higher in seedlings exposed to low precipitation and was lower in seedlings from mesocosms with both low PAR or low nutrient availability (Figure 1). The effects differ in strength between the two species groups, but they show the same general trend. The $\delta^{13}C$ of the seedlings can be used as an integrative measurement of long-term foliar CO_2 exchange and indicate stomatal limitation of photosynthesis [52]. A higher, i.e., less negative, $\delta^{13}C$ translates to a higher assimilation rate in relation to leaf conductance (A/g_S) and to a higher water-use efficiency (WUE; [53]). Foliar $\delta^{13}C$ is driven by the draw-down of intercellular CO_2 (c_i) via assimilation and the supply of atmospheric CO_2 (c_a) through the stomata. Thus, a high $\delta^{13}C$ in seedlings grown under dry conditions shows that water stress induced low g_S, restricting assimilation of seedlings in both species groups (Figure 2). Conversely, the small $\delta^{13}C$ of seedlings grown under low irradiance indicates a smaller draw-down of c_i as assimilation was limited under shady conditions. Similarly, the low $\delta^{13}C$ of seedlings grown under nutrient shortage indicates that low soil nutrient availability reduced assimilation. The photosynthesis machinery consists of proteins that are nitrogen-consuming [54,55]. Consequently, nutrient shortage might result in a deficiency of these proteins and therefore constrict photosynthesis. Interestingly, nutrient availability had only minor effects on $\delta^{13}C$ in evergreen conifers, except under conditions of high precipitation and low PAR, when low nutrients reduced $\delta^{13}C$ (Figure 2). This indicates that photosynthesis of EC responded less to changes in soil nutrient availability, again concurring with a "slow" resource strategy.

The stomatal and biochemical limitation of photosynthesis affected soluble sugars (SS), starch (St), and total non-structural carbohydrate (NSC) concentrations in the foliage of both EC and DB.

We observed slightly reduced SS in the foliage of DB seedlings grown in low nutrient soils, while low nutrients only affected SS of EC needles in combination with low light conditions. This is in accordance with Schönbeck et al. [13] who found no reaction of nutrient availability on foliar gas exchange and NSC concentrations of *P. sylvestris* in a high light environment. As foliar $\delta^{13}C$ indicated a limited photosynthetic capacity of seedlings grown under low nutrient availability, it is possible that low SS resulted from carbon source limitation. On the other hand, SS are preferentially allocated to roots in drought stressed seedlings in order to maintain water transport [56,57]. Similarly, SS may have been preferentially allocated to roots in order to capture the limiting soil nutrients. Low light availability further reduced foliar $\delta^{13}C$ in both species groups, indicating that low light availability restricted the draw-down of c_i, thereby limiting carbon uptake [58]. But in contrast to seedlings from low nutrient treatments, low light availability did not reduce SS, St, or NSC concentrations (Figure 2). A high $\delta^{13}C$ can therefore not be directly translated to reduced carbon pools in the foliage of tree seedlings. Precipitation had contrasting effects on foliar SS, St, and NSC, depending on the species group: while water stress resulted in high SS, St, and NSC in DB, the response of EC depended on light conditions (Figure 1). In order to draw conclusions regarding implications of water stress for the plant carbon status of the two species groups, additional information on NSC in other plant compartments such as stems and root wood is needed. The similar $\delta^{13}C$ and contrasting NSC responses of BD and EC to precipitation strongly indicate that the two species groups differ in the way they process and allocate carbon under drought. While low foliar NSC of EC under drought might indicate carbon source limitation [59], high foliar NSC of DB might result from hampered transport to sink organs [56,60–63].

3.2. Life-History Strategies as the Key to Foliar Responses to Environmental Changes

We found that EC and DB respond differently to precipitation, nutrients, and light availability in several foliar traits, which can be explained by contrasting life-history strategies of the two species groups. DB species showed "fast" foliar traits with a relatively high SLA and low C/N ratio, whereas EC species' traits followed a typical "slow" functionality with a low SLA and high C/N ratio [22,29,44]. In general, DB leaf traits allow seedlings to achieve higher relative growth rates than EC species [63,64]. As hypothesised, DB responded stronger to altered environmental conditions, particularly to excess nutrient supply (Figure 1). High investments of DB in foliar N (low C/N ratio) and leaf area under high soil nutrient and light availability account for high gas exchange rates (less negative $\delta^{13}C$), resulting in higher growth rates. On the other hand, low nutrient and light availability led to a higher foliar C/N ratio and lower SLA, which ultimately reduces productivity.

"Slow" EC are less plastic in their foliar traits, in particular with respect to soil nutrient availability (Figures 1 and 2). Only the combination of low light and low nutrient availability resulted in the lower $\delta^{13}C$ that indicates limited assimilation. This shows that EC have a wide stress tolerance to low light and low nutrient status, as hypothesized. Evergreen species sustain their leaves across the winter or dry season, which necessitates a lower activity in the cold or dry period to resist and tolerate low temperature or drought [65]. Therefore, they need to be able to assimilate at low water availability by, e.g., small leaves, low SLA [66–68]. Foliar habit is therefore an adaptive strategy of plants to tolerate, resist, and survive under harsh environmental conditions [46,69,70]. While the "slow" strategy enhances survival under low resource availability, the low growth rates associated with this strategy compromise a species' competitive ability in high resource environments [22]. We are aware that competition might have interacted with effects of water, light, and nutrient availability in our experiment, especially in EC and under high resource conditions. However, except in commercial plantations, seedling establishment in Central European lowland forests occurs in the presence of other species. Consequently, our experimental set-up mirrors natural conditions more closely than pot experiments, for instance. Experiments under near natural conditions are important for predictions of potential shifts in composition and structure of forest communities under future climatic conditions.

4. Materials and Methods

4.1. Plant Material and Experimental Design

We measured foliar traits on 3-year-old plants of broadleaved *Acer pseudoplatanus* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl., and coniferous *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pinus sylvestris* L. and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. These species are currently the main constituents of temperate Central European lowland forests. While *P. menziesii* was introduced from western North America to Europe in the 19th century and is now extensively planted across Central and Western Europe, all other species are natives. The eight species were grown from seeds (Table S1) in mesocosms located in a common garden at WSL, Switzerland (47°21′38.3″ N, 8°27′16.6″ E; 550 m a.s.l.; mean annual temperature 9.3 °C, mean annual precipitation 1134 mm, MeteoSwiss station Fluntern, 1981–2010). The mesocosms (1 m × 1 m surface, 0.5 m deep) were filled with a mixture of quartz sand, fibric peat, expanded schist, and pumice. They were arranged in a split-split-plot design with *precipitation* x *light* as whole-plot factors, *nutrients* as the split-plot factor, and *species* as the split-split-plot factor. Precipitation was manipulated from May–October with throughfall reduction shelters that allowed for 100% or 50% of ambient rainfall (P_{100}, P_{50}; Figure S2). To ensure constant germination and seedling establishment across treatments, all mesocosms were regularly irrigated from April (seed sowing) to mid-July 2016. The total precipitation sums from May–October amounted to 729 mm (P_{100}) and 607 mm (P_{50}) in 2016, 619 mm and 294 mm in 2017, and 672 mm and 340 mm in 2018, respectively. During periods of extreme drought, mesocosms were watered manually so that the plants received the long-term average precipitation of the region in the P_{100} treatment (50% in the P_{50} treatment). All mesocosms were shaded from May–October and received either 38.8 ± 0.021% (mean ± SE; L_{40}; Figure S2a,b) or 58.0 ± 0.022% (L_{60}; Figure S2c,d) of the photosynthetically active radiation ($PAR_{mesocosm}/PAR_{ambient}$*100; measured on three days in August and September 2018). The soil substrate was designed to contain a low amount of *nutrients* (0.0014/<0.001/0.018 g N/P/K m^{-2}) so that we were able to manipulate soil nutrients by adding Gesal Floranid slow release lawn fertilizer twice a year in April and August. Total nutrient additions amounted to 4.1/1.3/3.7 and 17.3/5.7/17.1 g N/P/K m^{-2} in the low (N_{lo}) and high (N_{hi}) nutrient treatment in 2016, and 6/1.5/2.4 and 24.0/6.0/9.6 g N/P/K m^{-2} in 2017 and 2018. We increased nutrient additions in the second and third growing season to account for higher plant biomass.

Each mesocosm was divided into 48 sowing quadrats of 10 cm × 10 cm in which 3–10 seeds were sown in April 2016 (six sowing quadrats per species; seed origin s. supplementary Table S1). In October 2016, 1–2 seedlings per sowing quadrat were harvested, and the number of seedlings was reduced to equal numbers (3 for EC, 2 for DB) after leaf out in spring 2017. After the second harvest in October 2017, one seedling per sowing quadrat remained for the third growing season in 2018. Seedling emergence was extremely low in *F. sylvatica* so that in September 2016, seedlings from the same seed lot grown as a back-up in the nursery were planted in the empty quadrats.

4.2. Foliar Traits

We measured foliar traits on a random subset of two individuals per species and mesocosm, i.e., a total of six individuals per treatment combination (6 individuals × 8 species × 2 levels of precipitation × 2 levels of light × 2 levels of soil nutrients = 384 individual seedlings). Ten healthy, fully expanded fresh leaves per individual were collected at random, immediately stored in paper bags in a cool box, and kept in the fridge at −20 °C until analysis. All leaf traits were measured following standardized protocols [71]. To calculate foliar area (cm^2), a random subset of (i) 3–4 leaves per DB individual and (ii) 8 needles per EC individual was scanned at 600 dpi using the SliverFast 8 software. The image processing software Pixstat v.1.2.0.0 was then used to calculate foliar area of DB, while needle width and needle length were calculated for EC. Foliar area of EC was calculated as needle width × needle length [72]. Specific leaf area (SLA, cm^2 g^{-1}) was calculated as the leaf area per unit dry weight. After scanning, all leaves of the same species within a mesocosm were pooled, oven-dried (65 °C

or 72 h) and ground with a Retsch MM400 ball mill using steel containers. We then measured leaf non-structural carbohydrates (NSC), i.e., soluble sugars (SS) and starch (St), of the pooled sample following the protocol described in Schönbeck et al. [13]. Total leaf C and N content and $\delta^{13}C$ were also analyzed according to Schönbeck et al. [13]. The isotopic ratios in all samples were expressed in δ notation (‰) relative to the international standard Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB). C and N contents were assessed as a percentage of dry weight.

4.3. Data Analyses

Effects of species, along with water, light, and nutrient availability, on foliar morphological (SLA, C/N ratio, foliar area and weight) and foliar biochemical traits (soluble sugars, starch, non-structural carbohydrates, $\delta^{13}C$) were analyzed separately for EC and DB. Linear mixed effects models were fitted using R 3.4.0 and the lmer function of the lme4 package with blocks as random effect, and precipitation, light, nutrients, and species, respectively, as fixed effects. Species were considered as nested within blocks. As the lmer function does not provide *P* values for the fixed effects, *P* values were calculated using the lmerTest package.

Data available from the Dryad Digital Repository https://doi.org/10.5061/dryad.zkh189376.

5. Conclusions

Seedlings of DB and EC showed contrasting responses of their foliar traits to resource availability, indicating fundamental differences in the way the two species groups regulate their uptake, metabolism, and allocation of the available water, soil nutrients, and carbon. Our results support the notion that species with "fast" functional traits, such as DB, show higher trait plasticity than "slow" species [73]. High trait plasticity may confer tolerance to resource fluctuation by enhancing resource-capture efficiency [74]. Although at short timescales, EC are able to adjust their foliar physiology to drought [59], a slow response to long-term changes in resource availability makes evergreen species vulnerable to environmental change [75]. To cope with environmental change, EC species might therefore migrate rather than acclimate in a changing world [76].

Supplementary Materials: The following are available online at http://www.mdpi.com/2223-7747/9/5/621/s1, Figure S1: Leaf area and dry weight, foliar C and N content, Figure S2: The experimental set-up, Table S1: Seed material used in the common garden experiment.

Author Contributions: Conceptualization, M.-H.L., B.M., T.W., and C.B.; methodology, M.-H.L., B.M., T.W., and C.B.; formal analysis, Y.-L.Z. and B.M.; investigation, Y.-L.Z. and B.M.; writing—original draft preparation, Y.-L.Z., M.-H.L., and C.B.; writing—review and editing, B.M. and T.W.; visualization, B.M.; project administration, B.M.; funding acquisition, T.W. and J.-P.L. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by WALD- UND HOLZFORSCHUNGSFONDS of the Swiss Federal Office of the Environment and CSC SCHOLARSHIP under China Scholarship Council (CSC201803270019).

Acknowledgments: We thank J. Hafner, U. Wasem, A. Perret-Gentil, A. Glanzmann, F. Fässler for setting up and running the experiment; L. Bächli and E. Rommel for their help in collecting leaves; S. Ouyang for assisting in NSC analysis; D. Gao, X. Ge, and A. Wang for analyzing data.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflicts of interest.

References

1. Hanewinkel, M.; Cullmann, D.A.; Schelhaas, M.-J.; Nabuurs, G.-J.; Zimmermann, N.E. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat. Clim. Chang.* **2013**, *3*, 203–207. [CrossRef]
2. Lindner, M.; Fitzgerald, J.B.; Zimmermann, N.E.; Reyer, C.; Delzon, S.; van der Maaten, E.; Schelhaas, M.-J.; Lasch, P.; Eggers, J.; van der Maaten-Theunissen, M.; et al. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *J. Environ. Manag.* **2014**, *146*, 69–83. [CrossRef]

3. Buras, A.; Menzel, A. Projecting tree species composition changes of european forests for 2061–2090 under RCP 4.5 and RCP 8.5 scenarios. *Front. Plant Sci.* **2019**, *9*, 1–13. [CrossRef]
4. Adams, H.D.; Zeppel, M.J.B.; Anderegg, W.R.L.; Hartmann, H.; Landhäusser, S.M.; Tissue, D.T.; Huxman, T.E.; Hudson, P.J.; Franz, T.E.; Allen, C.D.; et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat. Ecol. Evol.* **2017**, *1*, 1285–1291. [CrossRef]
5. Anderegg, W.R.L.; Klein, T.; Bartlett, M.; Sack, L.; Pellegrini, A.F.A.; Choat, B. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2016**, *113*, 5024–5029. [CrossRef] [PubMed]
6. Rosas, T.; Mencuccini, M.; Barba, J.; Cochard, H.; Saura-Mas, S.; Martínez-Vilalta, J. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytol.* **2019**, *223*, 632–646. [CrossRef] [PubMed]
7. Gessler, A.; Keitel, C.; Nahm, M.; Rennenberg, H. Water shortage affects the water and nitrogen balance in Central European beech forests. *Plant Biol.* **2004**, *6*, 289–298. [PubMed]
8. Oren, R.; Ellsworth, D.S.; Johnsen, K.H.; Phillips, N.; Ewers, B.E.; Maier, C.; Schäfer, K.V.R.; McCarthy, H.; Hendrey, G.; McNulty, S.G.; et al. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO_2-enriched atmosphere. *Nature* **2001**, *411*, 469–472. [CrossRef]
9. Fisher, J.B.; Badgley, G.; Blyth, E. Global nutrient limitation in terrestrial vegetation. *Glob. Biogeochem. Cycles* **2012**, *26*, 1–9. [CrossRef]
10. Van Houtven, G.; Phelan, J.; Clark, C.; Sabo, R.D.; Buckley, J.; Thomas, R.Q.; Horn, K.; LeDuc, S.D. Nitrogen deposition and climate change effects on tree species composition and ecosystem services for a forest cohort. *Ecol. Monogr.* **2019**, *89*, e01345. [CrossRef]
11. Gessler, A.; Schaub, M.; Mcdowell, N.G. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytol.* **2017**, *214*, 513–520. [CrossRef] [PubMed]
12. Kreuzwieser, J.; Gessler, A. Global climate change and tree nutrition: Influence of water availability. *Tree Physiol.* **2010**, *30*, 1221–1234. [CrossRef] [PubMed]
13. Schönbeck, L.; Gessler, A.; Schaub, M.; Rigling, A.; Hoch, G.; Kahmen, A.; Li, M. Soil nutrients and lowered source: Sink ratio mitigate effects of mild but not of extreme drought in trees. *Environ. Exp. Bot.* **2020**, *169*, 103905. [CrossRef]
14. Niinemets, Ü.; Keenan, T.F.; Hallik, L. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. *New Phytol.* **2015**, *205*, 973–993. [CrossRef] [PubMed]
15. Maire, V.; Martre, P.; Kattge, J.; Gastal, F.; Esser, G.; Fontaine, S.; Soussana, J.F. The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C3 plant species. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e38345. [CrossRef]
16. Buckley, T.N.; Cescatti, A.; Farquhar, G.D. What does optimization theory actually predict about crown profiles of photosynthetic capacity when models incorporate greater realism? *Plant Cell Environ.* **2013**, *36*, 1547–1563. [CrossRef]
17. Oldham, A.R.; Sillett, S.C.; Tomescu, A.M.F.; Koch, G.W. The hydrostatic gradient, not light availability, drives height-related variation in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) leaf anatomy. *Am. J. Bot.* **2010**, *97*, 1087–1097. [CrossRef]
18. Bachofen, C.; D'Odorico, P.; Buchmann, N. Light and VPD gradients drive foliar nitrogen partitioning and photosynthesis in the canopy of European beech and silver fir. *Oecologia* **2020**. [CrossRef]
19. Bachofen, C.; Wohlgemuth, T.; Moser, B. Biomass partitioning in a future dry and CO_2 enriched climate: Shading aggravates drought effects in Scots pine but not European black pine seedlings. *J. Appl. Ecol.* **2019**, *56*, 1–14. [CrossRef]
20. Danyagri, G.; Dang, Q.L. Effects of Elevated [CO_2] and Low Soil Moisture on the Physiological Responses of Mountain Maple (*Acer spicatum* L.) Seedlings to Light. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e76586. [CrossRef]
21. Pardos, M.; Puértolas, J.; Aranda, I.; Pardos, J.A. Can CO_2 enrichment modify the effect of water and high light stress on biomass allocation and relative growth rate of cork oak seedlings? *Trees Struct. Funct.* **2006**, *20*, 713–724. [CrossRef]
22. Reich, P.B. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: A traits manifesto. *J. Ecol.* **2014**, *102*, 275–301. [CrossRef]
23. Chapin, E.S. The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **1980**, *11*, 233–260. [CrossRef]

24. Westoby, M.; Wright, I.J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.* **2006**, *21*, 261–268. [CrossRef] [PubMed]
25. Luo, Y.; Hu, H.; Zhao, M.; Li, H.; Liu, S.; Fang, J. Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across eastern China. *J. Plant Ecol.* **2017**, *12*, 67–77. [CrossRef]
26. Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **2004**, *428*, 821–827. [CrossRef]
27. Osnas, J.L.D.; Lichstein, J.W.; Reich, P.B.; Pacala, S.W. Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. *Science* **2014**, *340*, 741–745. [CrossRef]
28. Reich, A.P.B.; Wright, I.J.; Bares, J.C.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, M.; Walters, M.B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *Int. J. Plant Sci.* **2003**, *164*, 143–164. [CrossRef]
29. Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C.; Bowman, W.D. Generality of Leaf Trait Relationships: A Test Across Six Biomes. *Ecology* **1999**, *80*, 1955–1969. [CrossRef]
30. Damián, X.; Ochoa-López, S.; Gaxiola, A.; Fornoni, J.; Domínguez, C.A.; Boege, K. Natural selection acting on integrated phenotypes: Covariance among functional leaf traits increases plant fitness. *New Phytol.* **2020**, *225*, 546–557. [CrossRef]
31. Bontemps, A.; Davi, H.; Lefèvre, F.; Rozenberg, P.; Oddou-muratorio, S. How do functional traits syndromes covary with growth and reproductive performance in a water-stressed population of Fagus sylvatica? *Oikos* **2017**, *126*, 1472–1483. [CrossRef]
32. Salguero-Gómez, R.; Jones, O.R.; Jongejans, E.; Blomberg, S.P.; Hodgson, D.J.; Mbeau-Ache, C.; Zuidema, P.A.; De Kroon, H.; Buckley, Y.M. Fast-slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2016**, *113*, 230–235. [CrossRef] [PubMed]
33. Walters, M.B.; Reich, P.B. Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? *Ecology* **1996**, *77*, 841–853. [CrossRef]
34. Craine, J.M. *Resource Strategies of Wild Plants*; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA, 2009; ISBN 9780691139128.
35. Walters, M.; Reich, P. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol.* **1999**, *143*, 143–154. [CrossRef]
36. Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J.H.C.; Wright, I.J.; Lavorel, S.; Dray, S.; Reu, B.; Kleyer, M.; Wirth, C.; Prentice, I.C.; et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **2016**, *529*, 1–17. [CrossRef]
37. Grime, J.P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*; John Wiley and Sons: New York, NY, USA, 1979.
38. Alberto, F.J.; Aitken, S.N.; Alía, R.; González-Martínez, S.C.; Hänninen, H.; Kremer, A.; Lefèvre, F.; Lenormand, T.; Yeaman, S.; Whetten, R.; et al. Potential for evolutionary responses to climate change—Evidence from tree populations. *Glob. Chang. Biol.* **2013**, *19*, 1645–1661. [CrossRef]
39. Choat, B.; Jansen, S.; Brodribb, T.J.; Cochard, H.; Delzon, S.; Bhaskar, R.; Bucci, S.J.; Feild, T.S.; Gleason, S.M.; Hacke, U.G.; et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **2012**, *491*, 4–8. [CrossRef]
40. Klein, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct. Ecol.* **2014**, *28*, 1313–1320. [CrossRef]
41. Martínez-Vilalta, J.; Cochard, H.; Mencuccini, M.; Sterck, F.; Herrero, A.; Korhonen, J.F.J.; Llorens, P.; Nikinmaa, E.; Nolè, A.; Poyatos, R.; et al. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytol.* **2009**, *184*, 353–364. [CrossRef]
42. Walters, M.B.; Gerlach, J.P. Intraspecific growth and functional leaf trait responses to natural soil resource gradients for conifer species with contrasting leaf habit. *Tree Physiol.* **2013**, *33*, 297–310. [CrossRef]
43. Lilles, E.B.; Astrup, R.; Lefranc¸ois, M.L.; Coates, K.D. Sapling leaf trait responses to light, tree height and soil nutrients for three conifer species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiol.* **2014**, *34*, 1334–1347. [CrossRef] [PubMed]
44. Salguero-Gómez, R. Applications of the fast–slow continuum and reproductive strategy framework of plant life histories. *New Phytol.* **2017**, *213*, 1618–1624. [CrossRef] [PubMed]
45. Lusk, C.H.; Reich, P.B.; Montgomery, R.A.; Ackerly, D.D.; Cavender-Bares, J. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecol. Evol.* **2008**, *23*, 299–303. [CrossRef] [PubMed]

46. Hallik, L.; Niinemets, Ü.; Wright, I.J. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytol.* **2009**, *184*, 257–274. [CrossRef]
47. Withington, J.; Reich, P.B.; Oleksyn, J.; Eissenstat, D. Comparisons of structure and life span in roots and leaves. *Ecol. Monogr.* **2006**, *76*, 381–397. [CrossRef]
48. Bloom, A.J.; Chapin, F.S.; Mooney, H.A. Plants—An Economic Analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **1985**, *16*, 363–392. [CrossRef]
49. Ellsworth, D.S.; Reich, P.B. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Funct. Ecol.* **1992**, *6*, 423–435. [CrossRef]
50. Coley, P.D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* **1988**, *74*, 531–536. [CrossRef]
51. Khan, A. Leaf Anatomy. In *Plant Anatomy and Physiology*; Kalpaz Publications: New Delhi, India, 2002; pp. 165–188.
52. Pflug, E.E.; Buchmann, N.; Siegwolf, R.T.W.; Schaub, M.; Rigling, A.; Arend, M. Resilient Leaf Physiological Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) to Summer Drought and Drought Release. *Front. Plant Sci.* **2018**, *9*, 1–11. [CrossRef]
53. Farquhar, G.D.; Ehleringer, J.R.; Hubick, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* **1989**, *40*, 503–537. [CrossRef]
54. Niinemets, U.; Kull, O.; Tenhunen, J.D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiol.* **1998**, *18*, 681–696. [CrossRef] [PubMed]
55. Walker, A.P.; Beckerman, A.P.; Gu, L.; Kattge, J.; Cernusak, L.A.; Domingues, T.F.; Scales, J.C.; Wohlfahrt, G.; Wullschleger, S.D.; Woodward, F.I. The relationship of leaf photosynthetic traits—Vcmax and Jmax—To leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: A meta-analysis and modeling study. *Ecol. Evol.* **2014**, *4*, 3218–3235. [CrossRef] [PubMed]
56. Bachofen, C.; Wohlgemuth, T.; Moser, B.; Hoch, G.; Ghazoul, J. No carbon "bet hedging" in pine seedlings under prolonged summer drought and elevated CO_2. *J. Ecol.* **2018**, *106*, 31–46. [CrossRef]
57. Brunner, I.; Herzog, C.; Dawes, M.; Arend, M.; Sperisen, C. How tree roots respond to drought. *Front. Plant Sci.* **2015**, *6*, 1–16. [CrossRef] [PubMed]
58. Aranda, I.; Pardos, M.; Puértolas, J.; Jiménez, M.D.; Pardos, J.A. Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiol.* **2007**, *27*, 671–677. [CrossRef] [PubMed]
59. McDowell, N.; Sevanto, S. The mechanisms of carbon starvation: How, when, or does it even occur at all? *New Phytol.* **2010**, *186*, 263–264. [CrossRef]
60. Körner, C. Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* **2003**, *91*, 4–17. [CrossRef]
61. Sala, A.; Piper, F.; Hoch, G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* **2010**, *186*, 274. [CrossRef]
62. Muller, B.; Pantin, F.; Génard, M.; Turc, O.; Freixes, S.; Piques, M.; Gibon, Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* **2011**, *62*, 1715–1729. [CrossRef]
63. Antúnez, I.; Retamosa, E.C.; Villar, R. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* **2001**, *128*, 172–180. [CrossRef]
64. Ruiz-Robleto, J.; Villar, R. Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts (PICs). *Plant Biol.* **2005**, *7*, 484–494. [CrossRef]
65. Tomlinson, K.W.; Poorter, L.; Sterck, F.J.; Borghetti, F.; Ward, D.; de Bie, S.; van Langevelde, F. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *J. Ecol.* **2013**, *101*, 430–440. [CrossRef]
66. Ackerly, D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecol. Monogr.* **2004**, *74*, 25–44. [CrossRef]
67. Kursar, T.A.; Engelbrecht, B.M.J.; Burke, A.; Tyree, M.T.; El Omari, B.; Giraldo, J.P. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct. Ecol.* **2009**, *23*, 93–102. [CrossRef]

68. Markesteijn, L.; Poorter, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J. Ecol.* **2009**, *97*, 311–325. [CrossRef]
69. Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Walters, M.B.; Vanderklein, D.W.; Buschena, C. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* **1998**, *12*, 327–338. [CrossRef]
70. Niinemets, U. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: Ontogenetic changes revisited. *J. Ecol.* **2006**, *94*, 464–470. [CrossRef]
71. Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.K.; Craine, J.M.; Gurvich, D.E.; et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **2013**, *61*, 167–234. [CrossRef]
72. Goude, M.; Nilsson, U.; Holmström, E. Comparing direct and indirect leaf area measurements for Scots pine and Norway spruce plantations in Sweden. *Eur. J. For. Res.* **2019**, *138*, 1033–1047. [CrossRef]
73. Adler, P.B.; Salguero-Gómez, R.; Compagnoni, A.; Hsu, J.S.; Ray-Mukherjee, J.; Mbeau-Ache, C.; Franco, M. Functional traits explain variation in plant lifehistory strategies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, *111*, 740–745. [CrossRef]
74. Valladares, F.; Pearcy, R.W. Drought can be more critical in the shade than in the sun: A field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year. *Plant Cell Environ.* **2002**, *25*, 749–759. [CrossRef]
75. Reyer, C.P.O.; Leuzinger, S.; Rammig, A.; Wolf, A.; Bartholomeus, R.P.; Bonfante, A.; de Lorenzi, F.; Dury, M.; Gloning, P.; Abou Jaoudé, R.; et al. A plant's perspective of extremes: Terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Glob. Chang. Biol.* **2013**, *19*, 75–89. [CrossRef] [PubMed]
76. Bussotti, F.; Ferrini, F.; Pollastrini, M.; Fini, A. The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environ. Exp. Bot.* **2014**, *103*, 80–98. [CrossRef]



© 2020 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).