

Verjüngungspotenzial verschiedener Waldföhren- und Fichtenherkünfte bei variabler Trockenheit

Barbara Moser

Marek Metslaid

Lorenz Walthert

Ulrich Wasem

Thomas Wohlgemuth

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH) und Institute of Forestry and Rural Engineering, Estonian University of Life Sciences (EE)

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Verjüngungspotenzial verschiedener Waldföhren- und Fichtenherkünfte bei variabler Trockenheit

Steigende Temperaturen werden zu mehr Sommertrockenheit führen, womit sich die Frage stellt, ob die für Schutzwälder in alpinen Trockentälern wichtigen Baumarten Waldföhre und Fichte mit einer abnehmenden Wasserverfügbarkeit zurechtkommen werden. Es wurde untersucht, welche Faktoren die natürliche Verjüngung der beiden Arten im Churer Rheintal limitieren und wie weit Samenherkünfte aus europäischen Gebieten mit bereits heute trockenem Klima (Wallis, kontinentale Gebiete Osteuropas, Mittelmeergebiet) besser an ein zukünftiges Klima angepasst sind. An drei südexponierten Standorten im Churer Rheintal wurden in Bestandeslücken wiederholt Waldföhren- und Fichtensamen verschiedener Herkunft ausgesät. Die Bodenfeuchtigkeit wurde mittels Regenreduktionsdächern in geringem Masse manipuliert. Die Witterung im Frühjahr des Keimungsjahres hat den Verjüngungserfolg mehr beeinflusst als alle anderen Faktoren: Sämlinge beider Arten, die im feuchten Frühjahr 2013 keimten, überlebten nicht nur häufiger, sie hatten nach zwei Jahren auch bis zu fünfmal mehr Biomasse als gleichaltrige Sämlinge aus dem trockenen Frühjahr 2011. Die Waldföhre konnte sich in Jahren mit mittlerer bis guter klimatischer Wasserbilanz an allen Standorten etablieren, während von der Fichte nur am feuchtesten Standort mehr als 10% der Saat aufkamen. Bei positiver klimatischer Wasserbilanz im Frühjahr schnitten die meisten mediterranen und osteuropäischen Herkünfte schlechter ab als diejenigen aus dem Rhein- und dem Rhonetal, während im niederschlagsarmen Frühjahr 2011 keine Unterschiede festzustellen waren. Wir betrachten es als wahrscheinlich, dass sich die Waldföhre im Churer Rheintal auch in Zukunft regelmässig verjüngen wird, während das Aufkommen der Fichte in Bestandeslücken an trockenen Standorten auch in Zukunft eine Ausnahme bleiben dürfte.

Keywords: drought resistance, tree seedlings, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*
doi: 10.3188/szf.2015.0399

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail barbara.moser@wsl.ch

Die grossräumige Verbreitung bestandesbildender Baumarten ist in erster Linie klimatisch bedingt (Holdridge 1947), kleinräumig spielen aber auch edaphische Verhältnisse, Störungsfrequenz, interspezifische Konkurrenz sowie die historische Waldbewirtschaftung eine wichtige Rolle (Bürgi & Schuler 2003). Sogenannte Klimahüllenmodelle zeigen auf, dass sich die potenziellen Wuchsgebiete von Waldarten durch die Klimaerwärmung verschieben könnten, sowohl in der Schweiz (Zimmermann et al 2006) als auch europaweit (Thuiller et al 2006, Hanewinkel et al 2013). Im Gegensatz zu verschiedenen Tiergruppen (Hickling et al 2006) und Gebirgspflanzen (z.B. Walther et al 2005) ist es jedoch schwierig, solche Verände-

rungen bei Bäumen bereits heute nachzuweisen (Küchler et al 2015), auch wenn Keimlinge und Jungbäume zahlreicher Baumarten heute in höheren Lagen vorkommen als ihre adulten Artgenossen (Lenoir et al 2009, Vitasse et al 2012). Einerseits sind Baumindividuen sehr langlebig und können sich selbst nach mehreren klimatischen Extremereignissen wieder erholen (Rennenberg et al 2006), andererseits ist es oft schwierig, zwischen den Folgen eines sich ändernden Klimas und den Folgen von Bewirtschaftungsmassnahmen zu unterscheiden (Gimmi et al 2010, Rigling et al 2013). Es wird auch argumentiert, dass der laufend zunehmende CO₂-Gehalt in der Atmosphäre die physiologischen Folgen häufiger auftretender Wasserknappheit weit-

gehend ausgleichen könnte und sich die Baumartenareale folglich nicht in dem Masse verschieben werden, wie es die Klimahüllenmodelle voraussagen (Leuzinger et al 2011).

Ein Temperaturanstieg von 2.7 bis 4.1 °C, wie er für die Schweiz bis Ende des Jahrhunderts erwartet wird (A1B-Szenario; C2SM 2011), wird zu stärkerer Verdunstung führen, was selbst bei gleichbleibenden Niederschlägen vermehrte Trockenheit zur Folge haben wird. Aufgrund der aktuellen Zukunftsszenarien stellt sich in den Trockentälern der Alpen die Frage, ob die heutigen Wälder häufigere Trockenheit ertragen und wie insbesondere die für Schutzwälder in tieferen Lagen wichtigen Baumarten Waldföhre (*Pinus sylvestris*) und Fichte (*Picea abies*) mit längeren und intensiveren Trockenperioden zurechtkommen werden. Vegetationsmodelle deuten darauf hin, dass bei einem Temperaturanstieg von 4 beziehungsweise 6 °C (IPCC-Szenarien B2 und A1) an den trockensten Orten in der Schweiz keine Wälder mit einheimischen Baumarten mehr wachsen (Zimmermann et al 2006) oder dass Wälder an solchen Orten künftig weniger Biomasse aufweisen und damit allenfalls ihre Schutzwirkung nicht mehr erfüllen können (Rigling et al 2012).

Während Trockenheit bei adulten Bäumen primär die Wuchsleistung beeinträchtigt (Rennenberg et al 2006) und nur in Extremfällen zu Mortalität führt (Bigler et al 2006), kann vorübergehender Trockenstress bei der Keimung und Etablierung von Sämlingen entscheidend sein, da ihr Wurzelsystem nur ein beschränktes Bodenvolumen erschliessen kann. In mediterranen oder semiariden Regionen in Spanien und Südfrankreich könnten deshalb bereits

geringe klimatische Veränderungen häufiger zu grossen Ausfällen bei der Verjüngung führen (Peñuelas et al 2007). In der Schweiz erachten wir die Verjüngung bei zunehmender Sommertrockenheit besonders an flachgründigen, sonnenexponierten Orten sowie in grossen Waldblössen, die zur vorübergehenden Austrocknung neigen können, als Herausforderung für die zukünftige Forstwirtschaft.

Für die Anpassung unserer Wälder an ein wärmeres Klima sind verschiedene Strategien denkbar: passive Anpassung durch das Überleben resistenter Individuen, aktive Anpassung durch das Fördern geeigneterer einheimischer Baumarten oder durch das Einbringen resistenter Herkünfte einheimischer oder nicht einheimischer Arten (Bussotti et al 2015). Im vorliegenden Projekt wurde im Churer Rheintal mittels In-situ-Experimenten untersucht, welche Faktoren die Ansamung und die Etablierung von Waldföhren und Fichten in tiefen Lagen limitieren. Der Verjüngungserfolg der autochthonen Herkunft wurde mit demjenigen von Herkünften aus bereits heute trockeneren Gebieten (Wallis, Osteuropa, Mittelmeerraum) verglichen.

Material und Methoden

Versuchsstandorte

Die Trockenresistenz von halb- bis zweijährigen Waldföhren und Fichten wurde an drei bereits heute trockenen Standorten im Churer Rheintal getestet. Die Standorte liegen im Raum Bonaduz–Tamins unterhalb von 1000 m ü. M. auf kalkhaltigem Gestein und sind alle südexponiert. Die Bodeneigenschaften an den drei Versuchsstandorten wurden anhand von Bodenprofilen erfasst. Die Feldmethoden und die Laboranalysen richteten sich nach Walthert et al (2004) und umfassten eine Schätzung des Skelettgehalts sowie Messungen von Textur (Sedimentationsmethode), Dichte (1-l-Volumenproben) und pH (CaCl₂). Bei den Böden handelt es sich um genetisch junge Böden (Rendzina, Braunerde). Alle drei Bodenprofile haben lockere Oberböden (0.65–1.25 g/cm³) mit einer feinkörnigen Textur (19–33% Sand, 48–57% Schluff, 17–25% Ton; Tabelle 1). Die Versuchsfläche Bonaduz liegt auf kompaktem Bergsturzmaterial, welches nur eine oberflächliche Durchwurzelung zulässt. Sondierungen an 40 Punkten ergaben eine mittlere Bodentiefe von 39 cm (±15 cm Standardfehler). Damit ist der Boden der Versuchsfläche Bonaduz deutlich flachgründiger als derjenige in Tamins 1. Auch der Boden in Tamins 2 hat eine geringe Wasserspeicherkapazität, hier bedingt durch den hohen Skelettgehalt (Tabelle 1). Mit Bezug auf einen Meter Bodentiefe wird die Wasserspeicherkapazität in Tamins 1 als mittel, in Bonaduz als gering und in Tamins 2 als sehr gering eingestuft.

Standort	Horizont	Tiefe (cm)	pH	Textur (%)			Skelettgehalt (%)	Feinerdichte (g/cm ³)
				Sand	Schluff	Ton		
Tamins 1	Ahh ¹⁾	0–2	4.9 ²⁾	30	48	22	1	–
	A ¹⁾	2–15	4.8 ²⁾	23	57	20	5	0.95
	(A)B	15–30	4.5 ²⁾	26	54	20	10	1.26
	B	30–55	6.3 ²⁾	44	39	17	30	1.05
	C	>55	7.7	62	32	6	50	1.25
Bonaduz	Ah ¹⁾	0–10	7.2	25	50	25	5	0.65
	AC	10–25	7.6	33	50	17	5	0.91
	(A)C	25–40	7.7	39	51	10	5	–
	II C1	40–60	7.8	43	51	6	5	0.91
	C2	>60	7.8	39	56	5	95	–
Tamins 2	Ah ¹⁾	0–20	7.6	19	57	24	30	0.79
	AC	20–35	7.8	28	54	18	50	1.19
	(A)C	35–50	7.8	47	41	12	70	0.77
	C	>50	7.8	40	50	10	95	–

Tab 1 Bodeneigenschaften an den drei Versuchsstandorten. Reihenfolge der drei Standorte nach abnehmender Wasserspeicherkapazität. 1) In den Saatflächen wurden die obersten 10 cm des Bodens durch Sieben homogenisiert. In Bonaduz betrug die Dichte des gesiebten Substrats am Ende der ersten Vegetationsperiode 0.8 g/cm³ (± 0.1 g/cm³ Standardfehler). 2) Kein Karbonat vorhanden.

Herkunft		Höhe	T _{Jan}	T _{Jul}	N	WB _F	WB _S	Keimprozent		
		(m ü. M.)	(° C)	(mm)	(mm)	2010	2011	2013		
Waldföhre										
A	Tirol, AT	710	-1.7	17.2	917	41	20	95	92	86
F	Rheintal, CH ¹⁾	570	0.0	17.9	810	-24	-8	97	96	94
B	Rhodopen, BG	1400	-3.8	15.1	664	25	-131	-	-	93
E	Penyagolosa, ES	1200	1.2	17.8	687	30	-147	-	-	100
L	Rhonetal, CH ²⁾	560	-0.7	19.2	603	-116	-148	96	98	97
R	Transsilvanien, RO	120	-2.0	20.7	609	-59	-167	-	31	42
G	Chalkidiki, GR	1360	-1.8	17.4	613	-27	-183	-	-	86
Fichte										
B	Rheintal, CH ³⁾	670	0.0	17.9	810	-24	-8	49	53	79
A	Wiener Becken, AT	800	-3.7	16.3	835	35	-8	61	62	63
R	Transsilvanien, RO	600	-4.0	18.5	669	0	-91	-	64	75
L	Rhonetal, CH ⁴⁾	620	-0.7	19.2	603	-116	-148	78	53	45

Tab 2 Herkunft und Qualität des verwendeten Saatguts. T_{Jan}, T_{Jul}: mittlere Januar- bzw. Juli-temperatur; N: mittlere jährliche Niederschlagssumme; WB_F, WB_S: mittlere klimatische Wasserbilanz April–Juni bzw. Juli–September (berechnet nach Thornthwaite 1948). Das Keimprozent wurde anhand von 200 Samen bestimmt, die während 21 Tagen bei 25 °C/13 °C (Tag/Nacht) auf feuchtem Filterpapier inkubiert worden waren. 1) Felsberg (GR), 2) Leuk (VS), 3) Bonaduz (GR), 4) Leuk (VS). Alle Temperatur- und Niederschlagsangaben gemittelt über den Zeitraum 1950–2000, für Schweizer Herkunft Daten von MeteoSchweiz (Stationen Chur bzw. Sion), für ausländische Herkunft Daten aus www.worldclim.org.

Herkünfte und Saatgut

Trockenresistenz und Anpassungsfähigkeit von autochthonen Waldföhren und Fichten aus den alpinen Trockentälern von Rhone und Rhein wurden mit Herkunft aus kontinentalen Gebieten in Österreich und Rumänien sowie verschiedenen trockenen Gebieten im Mittelmeerraum verglichen (Tabelle 2). Die Herkunft stammten nicht von anerkannten Samenerntebeständen, sondern von autochthonen Beständen an möglichst trockenen und tief gelegenen Standorten. Pro Herkunft wurden Samen von jeweils fünf Bäumen geerntet und diese vor der Aussaat zu gleichen Teilen gemischt. Die Fichtensamen aus Transsilvanien (Rumänien) wurden beim lokalen Forstdienst erworben und stammen nicht von Einzelbaumernten.

Experimenteller Aufbau

Im Winter 2009/2010 wurde an jedem Versuchsstandort eine Kahlfläche von etwa 0.1 ha geschlagen, um für alle Versuchspflanzen gleiche Strahlungsverhältnisse zu garantieren. Nach dem

Abtrieb wurden pro Standort zehn Saatflächen von 0.5 m × 0.5 m ausgeschieden, auf denen die Grasnarbe entfernt und die obersten 10 cm des Bodens durch Sieben homogenisiert wurden. Jede Saatfläche wurde mit einem Regendach von 1.5 m × 1.5 m abgedeckt (Abbildung 1a), wobei jedes Dach aus 16 Plexiglasrinnen mit V-Profil bestand. Die V-Profile waren so ausgerichtet, dass entweder 100% oder 33% des Niederschlags durchgelassen werden sollten (Abbildungen 1b und 1c). Messungen des Regendurchlasses von Juli bis Oktober 2013 zeigten, dass die effektive Niederschlagsmenge unter den 100%-Dächern 40% (± 18% Standardfehler) und unter den 33%-Dächern 26% (± 12%) des natürlichen Niederschlags betrug. Die Regendächer wurden jeweils von November bis März entfernt.

An jedem Versuchsstandort wurden stündlich auf 2 m über Boden Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit (EL-USB-2+-Sensoren, Lascar Electronics, Salisbury, UK) und Niederschlag gemessen (ARG100 Tipping Bucket Raingauge, Campbell Scientific, Loughborough, UK). Diese Daten sind allerdings sehr lückenhaft, da mehrere Sensoren zeitweise ausgefallen sind. Die lokal gemessenen Temperaturen und Niederschläge unterscheiden sich statistisch nicht von den Werten der Messstation Chur von MeteoSchweiz (Varianzanalyse: Temperatur P = 0.865, Niederschlag P = 0.292). Deshalb wurden für die Auswertungen die Daten der Messstation Chur verwendet (Quelle: MeteoSchweiz).

Die Wasserverfügbarkeit im Boden wurde an den drei Standorten und unter den verschiedenen Regendachtypen mithilfe von Matrixpotenzialsensoren überwacht, die in 15 cm Tiefe angebracht wurden (MPS-1-Sensoren, Decagon, Pullman, USA). Messungen in vier Saatflächen pro Standort im Sommer 2010 zeigten, dass das Matrixpotenzial (negative Saugspannung) kleinstandörtlich stärker variierte als zwischen den Regendachtypen und den Versuchsstandorten. Deshalb wurde das Messnetz kontinuierlich ausgebaut und umfasste im Sommer 2014 30 Matrixpotenzialsensoren in 15 cm Tiefe und 12 in 5 cm Tiefe.

Die Saatflächen wurden in 25 Quadrate von je 10 cm × 10 cm Fläche unterteilt (Abbildung 1d). Anfang April 2010, 2011 und 2013 wurden pro Quadrat jeweils 15 bis 30 Samen einer zufällig ausgewählten Kombination von Baumart (Waldföhre, Fichte)

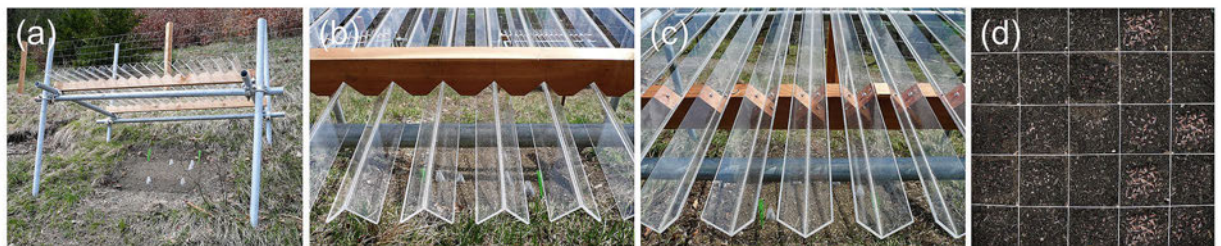


Abb 1 Versuchsaufbau: (a) Regendach (1.5 m × 1.5 m) mit darunter liegender Saatfläche (0.5 m × 0.5 m), (b) Regendach mit 100% Regendurchlass (V-Profile nach unten; effektiver Regendurchlass: 40%), (c) Regendachtyp mit 33% Regendurchlass (V-Profile nach oben; effektiver Regendurchlass: 26%), (d) Saatfläche mit 25 Saatquadraten (10 cm × 10 cm).

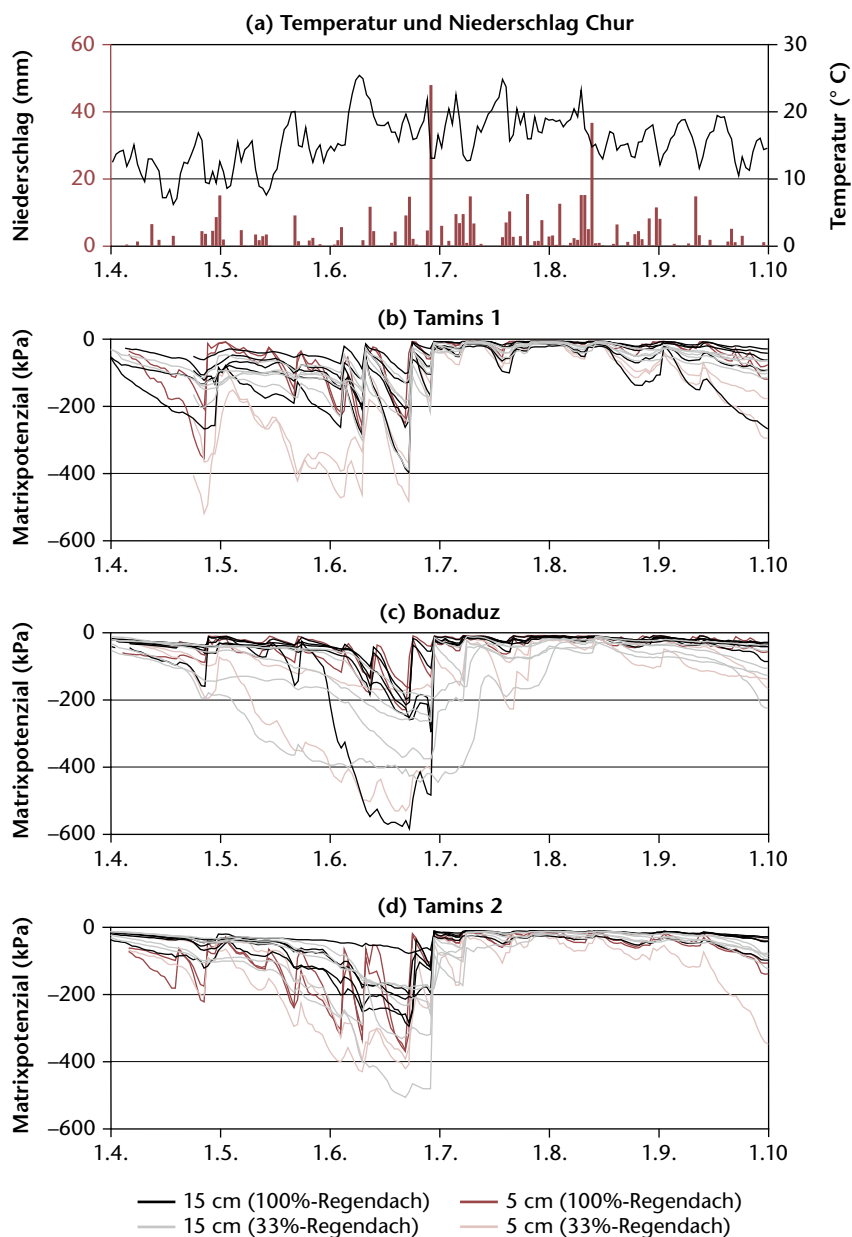


Abb 2 Temperatur und Niederschlag während der Vegetationszeit 2014 in Chur (Daten MeteoSchweiz; a) sowie Matrixpotenzial, gemessen an den drei Versuchsstandorten in 5 und 15 cm Bodentiefe (b–d).

und Samenherkunft (Tabelle 2) ausgesät. Während der ersten fünf Monate wurden die Saatflächen mit einem Drahtkorb (60 cm × 60 cm × 20 cm) abgedeckt, um Samen- und Keimlingsfrass durch Vögel und Mäuse zu reduzieren. In den ersten vier Monaten nach der Aussaat wurden Keimung und Mortalität jeweils zweiwöchentlich, später monatlich erfasst. Am Ende der zweiten Vegetationsperiode (Ende Oktober/Anfang November) wurden die Sämlinge geerntet und das Trockengewicht der oberirdischen Pflanzenteile (Biomasse) gemessen.

Datenauswertung

Die Keimungsrate und die Anzahl Keimlinge am Ende der ersten Vegetationsperiode wurden aufgrund der Anzahl ausgesäter Samen und des Keimungserfolgs unter Laborbedingungen standardisiert, sodass sich die Resultate jeweils auf 100 keim-

fähige Samen beziehen. Dies war nötig, weil die Keimungsraten unter Laborbedingungen zwischen den Arten und Herkünften stark variierten (Tabelle 2). Mithilfe von gemischten linearen Modellen wurden die Effekte von Standort, Regendachtyp, Herkunft und Witterung auf Keimungsrate, Anzahl Keimlinge am Ende der ersten Vegetationsperiode sowie oberirdische Biomasse am Ende der zweiten Vegetationsperiode auf Signifikanz geprüft (R-Statistik-Paket lmerTest). Die Witterung wurde in Form der quartalsweisen klimatischen Wasserbilanz charakterisiert, die als Differenz zwischen Niederschlag und potenzieller Verdunstung definiert ist (Thorntwaite 1948). Für die Berechnung des Witterungseinflusses auf Etablierungserfolg und Wuchsleistung der Sämlinge wurden nur Herkünfte berücksichtigt, die in allen drei Jahren ausgesät worden waren. Dagegen beschränken sich Herkunftsvergleiche auf die Jahre mit mehr als drei gleichaltrigen Herkünften (2011 und 2013; Tabelle 2). Die Wirkung der Regendächer auf das Matrixpotenzial wurde mittels Varianzanalyse getestet.

Resultate

Wasserverfügbarkeit

Nach insgesamt fünf Vegetationsperioden zeigte sich, dass die Regendächer bei grossen Niederschlagsmengen zu kleinflächig waren, um die Bodenfeuchtigkeit in hohem Masse zu beeinflussen. Das Matrixpotenzial variierte innerhalb der Standorte stärker als zwischen den Standorten (Abbildung 2), was auf grosse kleinstandörtliche Unterschiede in der Wasserverfügbarkeit hinweist. Das Matrixpotenzial wird oft als Mass für das pflanzenverfügbare Wasser benutzt. Es hängt vor allem vom Wassergehalt und vom Porenraum des Bodens ab (Feddes et al 2001). Der homogenisierte Oberboden ist an allen Versuchsstandorten ähnlich, was teilweise zu erklären vermag, weshalb während der Vegetationszeit (April–September) sowohl das mittlere Matrixpotenzial als auch die Anzahl trockener Tage (Matrixpotenzial < -100 kPa) an allen Standorten ähnlich waren (Varianzanalyse 2010–2014 jeweils April–September, 15 cm Tiefe: Mittel $P = 0.314$, Anzahl trockene Tage $P = 0.269$). Die Böden trockneten in 5 cm Tiefe schneller aus als in 15 cm Tiefe (Abbildung 2). Weil dort auch die Wiederbefeuchtung rascher erfolgte, waren die Unterschiede zwischen den Bodentiefen klein (-99 ± 14 kPa in 5 cm Tiefe und -69 ± 14 kPa in 15 cm Tiefe, $P = 0.032$; 54 ± 8 trockene Tage in 5 cm Tiefe und 36 ± 9 Tage in 15 cm Tiefe, $P = 0.086$). In Tamins 1, dem Standort mit der höchsten Wasserspeicherkapazität, hatten die Regendächer weder einen Einfluss auf das Matrixpotenzial noch auf die Anzahl trockene Tage (Tukey HSD 2010–2014 jeweils April–September, 15 cm Tiefe: $P = 0.999$ bzw. $P = 0.990$). In Bonaduz und Tamins 2 hingegen war das Matrixpotenzial

unter den 33%-Dächern im Mittel rund doppelt so tief wie unter den 100%-Dächern (-92 ± 8 kPa bzw. -45 ± 4 kPa; Tukey HSD $P < 0.001$). Bei der Anzahl trockener Tage waren die Unterschiede ähnlich gross (54 ± 5 unter den 33%-Dächern bzw. 16 ± 3 unter den 100%-Dächern; Tukey HSD $P < 0.01$).

Im Frühjahr war die Luftfeuchtigkeit tagsüber an allen Standorten gleich hoch und betrug im Mittel 69.5% ($\pm 0.2\%$ Standardfehler; Varianzanalyse 2010–2014 jeweils April–Juni: $P = 0.139$). In den Sommermonaten lag die Luftfeuchtigkeit in Bonaduz ($69.7 \pm 0.6\%$) leicht tiefer als in Tamins 1 ($71.7 \pm 0.6\%$;

Varianzanalyse 2010–2014 jeweils Juli–September: $P = 0.025$). Dieser Unterschied liegt jedoch im Bereich der Messgenauigkeit der Sensoren ($\pm 2\%$).

Einfluss der Witterung

Die klimatische Wasserbilanz (Tabelle 3) im Frühjahr der Keimung hat den Verjüngungserfolg und das Wachstum während der ersten zwei Jahre nach der Keimung mehr beeinflusst als alle anderen Faktoren. Der Einfluss der Witterung war aber nicht an allen Standorten gleich gross. So keimten im feuchten Frühjahr 2013 in Tamins 1, dem Standort mit der grössten Wasserspeicherkapazität, rund dreimal mehr Waldföhrensamens (85%) und 1.5-mal mehr Fichtensamens (83%) als im trockenen Frühjahr 2011 (gemischtes Modell: beide Arten $P < 0.001$). In Tamins 2, dem Standort mit der geringsten Wasserspeicherkapazität, lag die Keimungsrate 2013 beider Arten über 50%, erreichte 2011 aber maximal 5%.

Der Verjüngungserfolg setzt sich in der ersten Vegetationsperiode aus Keimungsrate und Mortalität zusammen, was je nach Witterungsbedingungen, Baumart und Versuchsstandort zu unterschiedlichen Keimlingszahlen führte (Abbildungen 3a und 3b). Während sich im feuchten Frühjahr 2013 in Tamins 1 von jeweils 100 keimfähigen Samen 78 Waldföhren beziehungsweise 70 Fichten etablierten, waren es im trockenen Frühjahr 2011 bei beiden Arten nur etwa 30. An den Standorten Bonaduz und Tamins 2 war der Verjüngungserfolg der Fichte in allen Jahren klein, wobei nie mehr als 15 Keimlinge überlebten. 2010 und 2013, Jahre mit mittlerer bis guter Wasserbilanz, erreichten an diesen Standorten hingegen mehr als 30 Waldföhren das Ende des ersten Jahres, was im Vergleich zur Fichte auf eine geringere Mortalität zurückzuführen ist (bei ähnlicher Keimungsrate). Die Regendächer spielten bei der Waldföhre für die Etablierung während der ersten Vegetationsperiode keine Rolle (gemischtes Modell: $P = 0.502$). Bei der Fichte war die Anzahl Keimlinge unter den 33%-Dächern etwas geringer als unter den 100%-Dächern ($P = 0.008$), im Vergleich zur Wasserbilanz im Frühjahr und den Standortunterschieden (beide $P < 0.001$) war der Regendacheffekt jedoch klein.

Am Standort mit der höchsten Wasserspeicherkapazität, Tamins 1, waren nicht nur Keimung und Mortalität von der Wasserbilanz im Frühjahr der Keimung abhängig, sondern auch das Wachstum (Abbildungen 3c und 3d; gemischtes Modell: Waldföhre $P < 0.001$, Fichte $P = 0.001$). Nach zwei Vegetationsperioden hatten dort diejenigen Waldföhrensämlinge, die im feuchten Jahr 2013 gekeimt waren, fünfmal so viel oberirdische Biomasse produziert wie diejenigen aus dem trockenen Jahr 2011. Bei der Fichte betrug der Unterschied das 2.5-Fache. An den Standorten Bonaduz und Tamins 2 waren die Sämlinge generell kleiner als in Tamins 1 und

Klimatische Wasserbilanz (mm)	Frühjahr (April–Juni)	Sommer (Juli–September)
Langjähriges Mittel 1888–2014	-39.3 ± 61.1	-5.9 ± 87.0
Minimum seit 1888	-196.9	-164.2
Maximum seit 1888	142.3	304.1
2010	-39.1	107.9
2011	-101.9	-14.2
2012	-20.6	21.0
2013	11.7	-75.6
2014	-79.7	-16.7

Tab 3 Klimatische Wasserbilanz (Differenz zwischen Niederschlag und potenzieller Verdunstung) in den Versuchsjahren im Vergleich zum langjährigen Mittel in Chur (1888–2014; Daten MeteoSchweiz): □ Wert im Bereich des Mittels (\pm Standardabweichung); □ Wert unter den trockensten 17%; □ Wert im trockensten Prozent; □ Wert unter den feuchtesten 17%; □ Wert im feuchtesten Prozent.

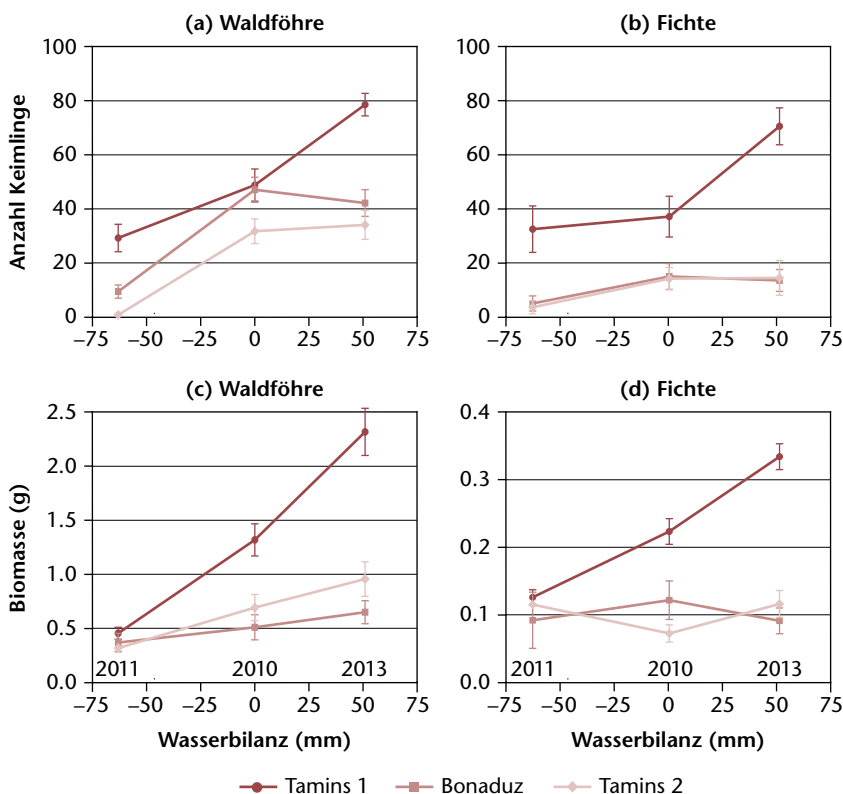


Abb 3 Anzahl Keimlinge nach der ersten Vegetationsperiode (a, b) und oberirdische Biomasse nach zwei Vegetationsperioden (c, d) in Abhängigkeit von der klimatischen Wasserbilanz im Frühjahr (April bis Juni) des Keimungsjahres (Abweichung vom langjährigen Mittel; vgl. Tabelle 3). Die Anzahl etablierter Keimlinge bezieht sich auf 100 keimfähige Samen. Es wurden nur diejenigen Herkünfte benutzt, die in allen Jahren ausgesät wurden (Waldföhre: A, F, L; Fichte: A, B, L; s. Tabelle 2).

hatten in allen Jahren ähnlich wenig Biomasse (Abbildungen 3c und 3d).

Samenherkünfte

Im Vergleich zu Witterung und Standort hatte die Samenherkunft in den ersten zwei Jahren nach der Keimung nur einen geringen Einfluss auf den Etablierungs- und den Wachstums- und die Anzahl der Waldföhren- und Fichtensämlinge (Abbildung 4). Am grössten waren die Unterschiede im Jahr 2013, dem einzigen Jahr mit positiver Wasserbilanz im Frühjahr. Bei der Fichte schnitten die nicht heimischen Herkünfte aus dem Wiener Becken (AT) und aus Transsilvanien (RO) in Bezug auf Keimung und Anzahl Keimlinge am Ende der ersten Vegetationsperiode schlechter ab als die Herkünfte aus Rhein- und Rhonetal (gemischtes Modell; AT: $P = 0.013$ bzw. $P = 0.005$; RO: $P = 0.007$ bzw. $P = 0.021$). Bei der Waldföhre keimte nur die transsilvanische Herkunft schlechter ($P = 0.001$) und war in geringerer Zahl anzutreffen ($P = 0.003$) als die heimischen Herkünfte, während im Vergleich mit den mediterranen Herkünften keine Unterschiede feststellbar waren.

Nach zwei Vegetationsperioden war der Einfluss der Samenherkunft nur noch an den Standor-

ten mit geringer Wasserspeicherkapazität messbar. So hatten die 2013 ausgesäten osteuropäischen Fichten in Bonaduz (AT: $P = 0.005$) und Tamins 2 (AT: $P = 0.042$; RO: $P = 0.028$) weniger Biomasse als die autochthonen, während die mediterranen Waldföhren in Tamins 2 die kleinsten waren (BG: $P = 0.019$; ES: $P = 0.041$; RO: $P = 0.005$). Im Jahr 2011 waren Keimung und Wachstum durch die trockene Frühlingssitterung so stark limitiert, dass bei der Fichte die Stichprobenzahlen in Bonaduz und Tamins 2 zu klein waren, um statistisch gesicherte Aussagen über Herkunftseffekte machen zu können (Abbildung 4b). Bei der Waldföhre beschränkte sich der Einfluss auf die Standorte Bonaduz und Tamins 2, wo die transsilvanischen Waldföhrenkeimlinge noch spärlicher vorhanden waren als die übrigen Herkünfte (gemischtes Modell: $P < 0.001$ bzw. $P = 0.001$).

Diskussion

Witterung und Wasserverfügbarkeit

Die Verjüngungsexperimente im Churer Rheintal waren geprägt von saisonalen Witterungsschwankungen. Eine positive klimatische Wasserbilanz im

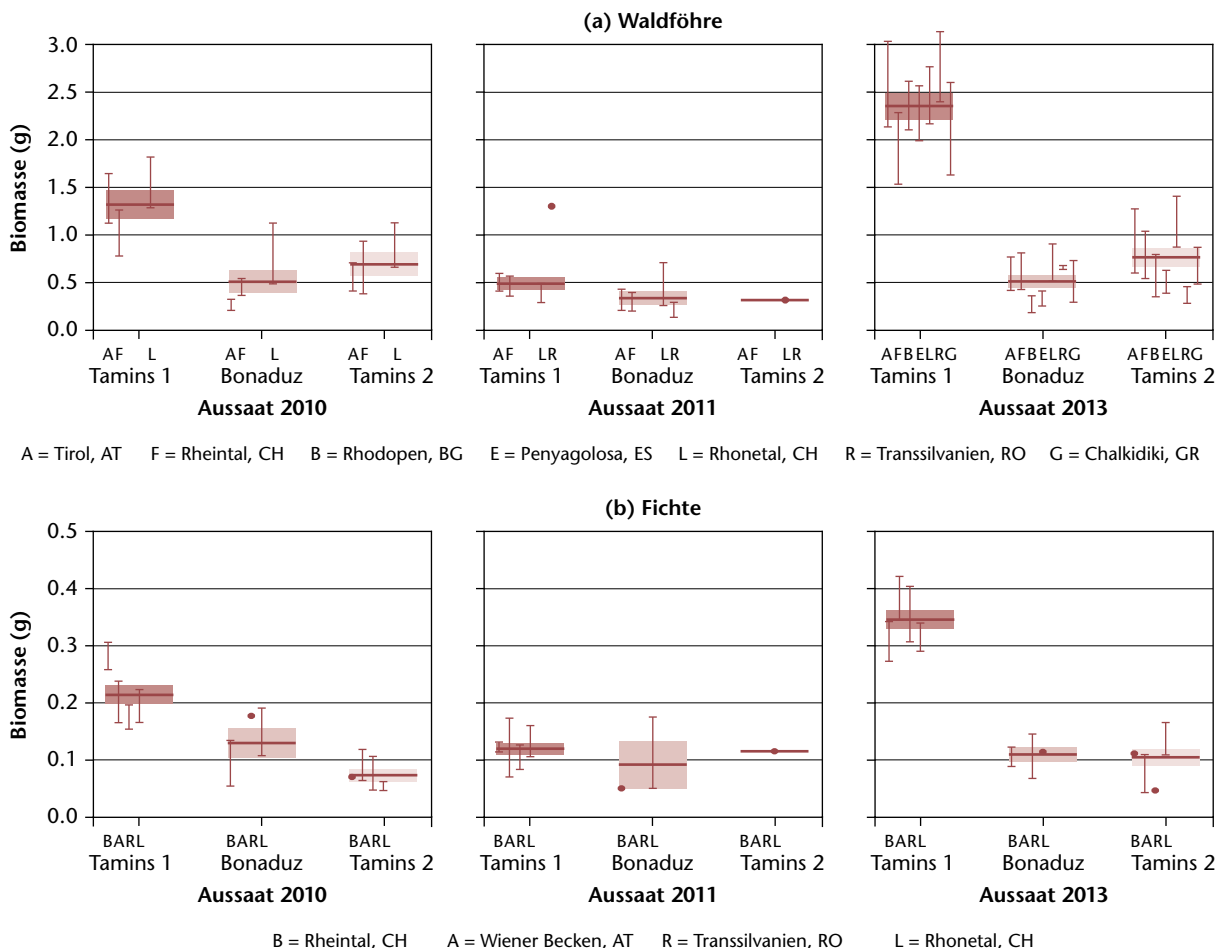


Abb 4 Oberirdische Biomasse von zweijährigen Waldföhren (a) und Fichten (b) in Abhängigkeit von Aussaatjahr, Standort und Samenherkunft: Mittelwert (horizontale Linie) \pm Standardfehler (helle Fläche). Die vertikalen Linien bezeichnen die einzelnen Herkünfte (Mittel \pm Standardfehler) und sind in der Reihenfolge zunehmender Sommertrockenheit am Herkunftsort angeordnet (WBs, s. Tabelle 2). Es wurden nur Herkünfte mit mindestens zwei Individuen dargestellt.

Frühjahr gefolgt von einem mässig trockenen Sommer zeigte im Jahr 2013, dass das Verjüngungspotenzial an den drei Versuchsstandorten sehr unterschiedlich ist, obwohl alle Standorte ähnliche Höhenlage und Exposition aufweisen und sich in der trockensten Gegend des Churer Rheintals befinden. Experimente mit Buchen haben gezeigt, dass das frühe Sämlingswachstum in hohem Masse von der Luftfeuchtigkeit abhängt (Lendzion & Leuschner 2008), welche räumlich stark variieren kann. Messungen vor Ort bestätigen jedoch, dass an allen Versuchsstandorten ein ähnliches Lokalklima herrschte. Aufgrund der Bodenprofile gehen wir davon aus, dass sich die Standorte primär durch ihre Wasserspeicherkapazität unterscheiden: In Bonaduz ist die Speicherleistung durch die Flachgründigkeit des Bodens reduziert, in Tamins 2 als Folge des hohen Skelettanteils. Die Untersuchungen zeigen, dass sich die Fichte in Bestandeslücken an südexponierten Hängen der Tieflagen nur an Standorten mit hoher Wasserspeicherkapazität verjüngen kann, wobei sie dort in Jahren mit positiver Frühjahrswasserbilanz eine ebenso hohe Etablierungsrate erreicht wie die Waldföhre. Unter klimatisch mittelmässigen bis trockenen Verhältnissen wachsen an solchen Standorten immerhin noch aus einem Drittel der keimfähigen Samen Fichtensämlinge heran (Abbildung 3b). Diese sind allerdings klein und in Bezug auf die Krautschicht wohl nur beschränkt konkurrenzfähig (Abbildung 3d). Auch die Waldföhre verjüngt sich zahlen- und grössenmässig am Standort mit der höchsten Wasserspeicherkapazität am besten. Ihre Etablierungsrate beträgt aber auch an den übrigen Standorten in Jahren mit mittlerer bis positiver Frühjahrswasserbilanz rund einen Drittel (Abbildung 3a). Dass die Waldföhre als Pionierart besser mit trockenen Bedingungen zurechtkommt und in den ersten Jahren schneller wächst als die Fichte, mag banal erscheinen, denn diese Resultate widerspiegeln das Fehlen der Fichte beziehungsweise das Vorkommen der Waldföhre in trockenen Gebieten oder an tief gelegenen, zur Austrocknung neigenden Südhängen, wie zum Beispiel im Wallis oder am Jurasüdfuss. Unsere Resultate zeigen jedoch, wie wichtig Wechselwirkungen zwischen Standort und Witterung sind, und sie quantifizieren deren Einfluss auf die Baumverjüngung. So verdeutlichen die Experimente, dass die Keimungs- und Wachstumsbedingungen im Churer Rheintal bereits unter den heute herrschenden Klimaverhältnissen sowohl räumlich als auch zeitlich sehr variabel sind.

Samenherkunft

Seit Klimahüllenmodelle darauf hinweisen, dass sich die potenziellen Wuchsgebiete unserer Hauptbaumarten in Zukunft verschieben werden, wird erforscht, ob es Herkünfte beziehungsweise Ökotypen dieser Arten gibt, die besser an häufigere

und/oder intensivere Trockenperioden angepasst sind als die heute an Ort und Stelle wachsenden (Bussoiti et al 2015). Gewächshaus- und Gartenexperimente deuten darauf hin, dass beispielsweise spanische Waldföhren für die Initiierung der Keimung nur auf einen kurzen Feuchtigkeitspuls angewiesen sind (Castro et al 2004), im ersten Jahr Trockenheit deutlich besser ertragen als nördlichere Herkünfte (Matías & Jump 2014), gleichzeitig aber kaum die Wuchsleistung unserer heimischen Waldföhren erreichen (Richter et al 2012, Taeger et al 2013; Richter et al, unpublizierte Daten). Die vorliegenden Experimente zeigen eindrücklich, dass solche Resultate nur beschränkt auf natürliche Verhältnisse im Wald übertragen werden können, weil der Verjüngungserfolg in der Natur in erster Linie durch die Wechselwirkung von Standort und Witterung bestimmt wird. Überdies waren Herkunftunterschiede weder bei trockener Witterung noch an den Standorten mit geringer Wasserspeicherkapazität erkennbar, was uns angesichts der in die Herkünfte gesetzten Erwartungen erstaunt. Übereinstimmend mit Gartenexperimenten im Wallis stellten wir auch im Churer Rheintal fest, dass die mediterranen und transsilvanischen Waldföhren, ebenso wie die osteuropäischen Fichtenherkünfte, unter günstigen Witterungsbedingungen den heimischen Herkünften unterlegen sind. Das Ausbleiben von Herkunftseffekten beziehungsweise das gute Abschneiden der heimischen Waldföhren und Fichten mag auf den ersten Blick überraschen. Vergleicht man jedoch die Klimaverhältnisse an den Herkunftsorten, wird klar, dass im Wallis bereits heute ein Klima herrscht, wie es selbst in trockensten Gebieten des aktuellen Waldföhrenareals im Mittelmeerraum kaum erreicht wird (Tabelle 2). Weil die Waldföhre in diesen Gebieten in höheren Lagen (>1200 m ü. M.) wächst als bei uns, ist die temperaturbedingte Verdunstung kleiner, was trotz tieferen Sommerniederschlägen zu einer ähnlichen klimatischen Wasserbilanz führt. Zudem zeichnet sich das mediterrane Klima durch hohe Winterniederschläge aus, die bis in den Mai andauern können. So ist die Frühlingstrockenheit im langjährigen Mittel nirgends so ausgeprägt wie im Wallis.

Folgerungen

Wälder sind Ökosysteme, die von langlebigen Baumindividuen dominiert sind. Eine generative Walderneuerung über Samenkeimung muss nicht alljährlich stattfinden, sondern kann über mehrere Jahre oder Jahrzehnte bei bester Gelegenheit, beispielsweise nach Störungen mit einer starken Ressourcenfreisetzung (Licht, Wärme, Nährstoffe; Davis et al 2000), erfolgen. Bereits im aktuellen Klima findet Waldverjüngung vermutlich pulsartig statt, nämlich dann, wenn auf eine starke Samenproduk-

tion (Mast) günstige Witterungsverhältnisse folgen. Massenhafte Verfügbarkeit von Baumsamen in den ersten Jahren nach Auflichtungen, Holzschlägen oder ausgedehnten Störungen wie Windwurf oder Waldbrand vereinfachen eine Wiederbewaldung. Gegenspieler von Ansamung, An- und Aufwuchs sind eine sich rasch ausbreitende Krautschicht, Wildverbiss oder, wie im Zuge des laufenden Klimawandels befürchtet, ausgeprägte Trockenheit. Sollten in Zukunft die Sommertemperaturen und damit die Verdunstungsraten steigen, wird generell mit einer sich verschlechternden Wasserbilanz gerechnet (Lindner et al 2010). Unter diesen Bedingungen wird das Zusammentreffen von Samenmast und günstiger Witterung grundsätzlich seltener werden. Somit dürfte bei der Fichte eine erfolgreiche Verjüngung an bereits heute trockenen Standorten künftig nur noch selten stattfinden, während eine pulsartige Verjüngung an feuchteren Standorten weiterhin wahrscheinlich bleibt. Diesen Überlegungen folgend dürften im Churer Rheintal auch für die Waldföhre günstige Verjüngungsbedingungen seltener werden. Ein Blick ins Wallis legt jedoch nahe, dass die Waldföhren einem wesentlich trockeneren Klima trotzen können und ihr Aufkommen generell durch Störungen (Waldbrand, Beweidung, Holzschlag; Gimmi et al 2010) gefördert und durch Beschattung und gegenseitige Konkurrenz limitiert wird (Rigling et al 2012). So kann in den Tieflagen des Churer Rheintals, wo in den letzten 100 Jahren im Sommerhalbjahr durchschnittlich 200 mm Niederschlag mehr gefallen sind als im Wallis (Wohlgemuth & Wasem 2014), auch in den nächsten Jahrzehnten mit einer ausreichenden Waldföhrenverjüngung gerechnet werden, solange Samenbäume vorhanden sind. ■

Eingereicht: 5. Februar 2015, akzeptiert (mit Review): 8. Mai 2015

Dank

Ein grosser Dank geht an E. Schnider und A. Walter, die massgeblich am Aufbau des Experiments beteiligt waren. Für unermüdliches Arbeiten in Feld und Labor danken wir weiter C. Bachofen, H. Bachofen, C. Baumann, H. Ding, R. Köchli, K. Kramer, S. Kreuzer, Z. Michalova, J. Müller, T. Reich, S. Steinböck, D. Trummer und E. Wilson. Die Samenerte wurde ermöglicht durch S. Berdos, C. Calderón Guerrero, G. Golesch, B. Kinigadner, I. Latchev, A. Tashev und N. Tashev. Unser Dank geht auch an die Forstreviere Tamins und Bonaduz, die die Versuchsstandorte zur Verfügung stellten und die Holzschläge durchführten. Das Projekt wurde durch das BAFU/WSL-Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel», das Amt für Wald des Kantons Graubünden und das Ministerium für Bildung und Forschung der Republik Estland (Stipendium IUT21-4) mitfinanziert. Die Klimadaten wurden von Meteo-

Schweiz, dem Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie, zur Verfügung gestellt.

Literatur

- BIGLER C, BRÄKER OU, BUGMANN H, DOBBERTIN M, RIGLING A (2006)** Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9: 330–343.
- BÜRGI M, SCHULER A (2003)** Driving forces of forest management – an analysis of regeneration practices in the forests of the Swiss Central Plateau during the 19th and 20th century. *For Ecol Manage* 176: 173–183.
- BUSSOTTI F, POLLASTRINI M, HOLLAND V, BRUGGEMANN W (2015)** Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environ Exp Bot* 111: 91–113.
- C2SM (2011)** Swiss climate change scenarios CH2011. Zurich: Eid Techn Hochschule, Center Climate Systems Modeling. 88 p.
- CASTRO J, ZAMORA R, HÓDAR JA, GÓMEZ JM (2004)** Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J Ecol* 92: 266–277.
- DAVIS MA, GRIME JP, THOMPSON K (2000)** Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J Ecol* 88: 528–534.
- FEDDES RA, HOFF H, BRUEN M, DAWSON T, DE ROSNAY P ET AL (2001)** Modeling root water uptake in hydrological and climate models. *Bull Am Meteorol Soc* 82: 2797–2809.
- GIMMI U, WOHLGEMUTH T, RIGLING A, HOFFMANN CW, BÜRGI M (2010)** Land-use and climate change effects in forest compositional trajectories in a dry Central-Alpine valley. *Ann For Sci* 67: 701.
- HANEWINKEL M, CULLMANN DA, SCHELHAAS M, NABUURS G, ZIMMERMANN NE (2013)** Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat Clim Chang* 3: 203–207.
- HICKLING R, ROY DB, HILL JK, FOX R, THOMAS CD (2006)** The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Glob Chang Biol* 12: 450–455.
- HOLDRIDGE LR (1947)** Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367–368.
- KÜCHLER M, KÜCHLER H, BEDOLLA A, WOHLGEMUTH T (2015)** Response of Swiss forests to management and climate change in the last 60 years. *Ann For Sci* 72: 311–320.
- LENDZION J, LEUSCHNER C (2008)** Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *For Ecol Manage* 256: 648–655.
- LENOIR J, GÉGOUT JC, PIERRAT JC, BONTEMPS JD, DHÔTE JF (2009)** Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). *Ecography* 32: 765–777.
- LEUZINGER S, LUO YQ, BEIER C, DIELEMAN W, VICCA S ET AL (2011)** Do global change experiments overestimate impacts on terrestrial ecosystems? *Trends Ecol Evol* 26: 236–241.
- LINDNER M, MAROSCHEK M, NETHERER S, KREMER A, BARBATI A ET AL (2010)** Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For Ecol Manage* 259: 698–709.
- MATÍAS L, JUMP AS (2014)** Impacts of predicted climate change on recruitment at the geographical limits of Scots pine. *J Exp Bot* 65: 299–310.
- PEÑUELAS J, OGAYA R, BOADA M, JUMP AS (2007)** Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30: 829–837.
- RENNENBERG H, LORETO F, POLLE A, BRILLI F, FARES S ET AL (2006)** Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biol* 8: 556–571.

- 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, ELKIN C, DOBBERTIN M, EILMANN B, GIUGGIOLA A ET AL (2012) Wald und Klimawandel in der inneralpinen Trockenregion Visp. *Schweiz Z Forstwes* 163: 481–492. doi: 10.3188/szf.2012.0481
- RIGLING A, BIGLER C, EILMANN B, FELDMEYER-CHRISTE E, GIMMI U ET AL (2013) Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Glob Chang Biol* 19: 229–240.
- TAEGER S, ZANG C, LIESEBACH M, SCHNECK V, MENZEL A (2013) Impact of climate and drought events on the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. *For Ecol Manage* 307: 30–42.
- THORNTHWAITE CW (1948) An approach toward a rational classification of climate. *Geogr Rev* 38: 55–94.
- THUILLER W, LAVOREL S, SYKES MT, ARAUJO MB (2006) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Divers Distrib* 12: 49–60.
- VITASSE Y, HOCH G, RANDIN CF, LENZ A, KOLLAS C ET AL (2012) Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. *J Biogeogr* 39: 1439–1449.
- WALTHER GR, BEISSNER S, BURGA CA (2005) Trends in the upward shift of alpine plants. *J Veg Sci* 16: 541–548.
- WALTHERT L, ZIMMERMANN S, BLASER P, LUSTER J, LÜSCHER P (2004) Waldböden der Schweiz. Band 1. Grundlagen und Region Jura. Bern: HEP. 768 p.
- WOHLGEMUTH T, WASEM U (2014) Klimaentwicklung im Churer Rheintal von 1888–2013. *Bündner Wald* 68 (6): 13–16.
- ZIMMERMANN NE, BOLLIGER J, GEHRIG-FASEL J, GUISAN A, KIENAST F ET AL (2006) Wo wachsen die Bäume in 100 Jahren? Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anstalt WSL, Forum Wissen. pp. 63–71.

Potentiel de reproduction de pins sylvestres et épicéas de différentes origines dans des conditions de sécheresse variables

Les températures croissantes vont conduire à des sécheresses estivales plus fréquentes, et la question se pose de savoir si les essences importantes pour les forêts protectrices des vallées alpines sèches, c'est-à-dire les pins sylvestres et les épicéas, vont pouvoir affronter cette moindre disponibilité en eau. Dans le cadre de ce projet, nous avons étudié les facteurs qui limitent la régénération naturelle des deux essences dans la vallée du Rhin à Coire, ainsi que l'adaptation éventuelle à un futur climat de semences en provenance de régions européennes présentant déjà aujourd'hui un climat sec (Valais, régions continentales d'Europe de l'Est ou zones méditerranéennes). Des semences de pins sylvestres et d'épicéas de différentes provenances ont été semées à plusieurs reprises dans des trouées sur trois sites exposés au sud de la vallée du Rhin à Coire. L'humidité du sol a été manipulée dans une faible mesure par l'intermédiaire de toitures interceptant les précipitations. Les conditions météorologiques du printemps de l'année de germination ont eu, plus que tout autre facteur, un impact important sur le succès de la régénération. Les pousses des deux espèces qui ont germé lors de l'année humide 2013 ont non seulement survécu plus souvent, mais elles présentaient après deux ans jusqu'à cinq fois plus de biomasse que les pousses du même âge ayant germé en 2011, année sèche. Le pin sylvestre a pu s'établir sur tous les sites lors des années présentant un bilan hydrique moyen à bon, tandis que pour l'épicéa, le seuil de 10% de germination des semences n'était dépassé que sur le site le plus humide. En cas de bilan hydrique positif au printemps, la plupart des semences originaires de Méditerranée et d'Europe de l'Est étaient moins performantes que celles de la vallée du Rhin ou du Rhône, tandis qu'en 2011, année faible en précipitations, nous n'avons pas constaté de différences. Nous considérons comme probable que le pin sylvestre continuera à se reproduire régulièrement dans la vallée du Rhin à Coire, tandis que la germination d'épicéas dans les lacunes des peuplements sur les sites secs devrait rester une exception.

Regeneration potential of different Scots pine and Norway spruce provenances under variable drought

Rising temperatures will lead to extended periods of summer drought, which may challenge the persistence of Scots pine and Norway spruce in dry alpine valleys where these species play an important role in the protection against natural hazards. We tested whether the natural regeneration of the two species in the Rhine valley near Chur, Switzerland, might be limited under future climatic conditions and we compared the performance of autochthonous provenances with that of seedlings originating from regions with already drier summer climate such as the Rhone valley, continental Eastern Europe or the Mediterranean basin. Seeds of Scots pine and Norway spruce were sown repeatedly in forest clearings at three south-exposed sites in the Rhine valley near Chur, Switzerland. Soil moisture was manipulated to a minor extent with throughfall reduction roofs. In both species, regeneration success was primarily driven by the weather conditions during the three months following seed sowing: the seedlings having emerged in the rainy spring of 2013 had a higher survival rate and accumulated up to five times more aboveground biomass than the seedlings emerging in the dry spring of 2011. In years with an average or even positive water balance, Scots pine seedlings were able to establish at all sites. In Norway spruce, by contrast, establishment rate exceeded 10% of viable seeds only at the site with the highest water retention capacity. In years with a positive water balance during spring, the seedlings from the Rhine and Rhone valleys outperformed those from most Mediterranean and Eastern European provenances, while no differences between provenances were found in the dry spring of 2011. We suggest that periodical regeneration of Scots pine will be likely in the Rhine valley even under future climatic conditions, whereas the establishment of Norway spruce may remain an exceptional event in dry, south-exposed clearings.