



Flaumeiche im QUERCO-Experiment – Schädigung durch Trockenheit

Die Eiche im Klimawandel, Teil 2: Trockenheit und Anpassung

Die Eiche reagiert plastisch

Die Eidg. Forschungsanstalt WSL hat von 2006 bis 2012 in ihrem QUERCO-Experiment das Verhalten von jungen Eichen unter veränderten Umweltbedingungen erforscht. Ziel dieses breit angelegten Experimentes war es, die Auswirkungen von Trockenheit und erhöhter Lufttemperatur auf Mikroklima, Boden und Bäume zu untersuchen. Rund 770 Jungeichen wurden in Modellökosystemen während dreier Jahre beobachtet und vermessen. Die Resultate dieses Forschungsvorhabens werden nun der Forstpraxis in einer dreiteiligen Artikelfolge vorgestellt. Dieser zweite Artikel ist speziell der Trockenheit und den Anpassungsprozessen bei den Jungeichen gewidmet. Die Forschungsergebnisse werden im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Forstpraxis diskutiert und kommentiert.

Von Patrick Bonfils, Thomas Kuster, Patrick Fonti, Matthias Arend, Pierre Vollenweider, Pascal Junod, Madeleine S. Günthardt-Goerg.

Zweijährige Jungeichen von je vier einheimischen Provenienzen der Stiel-, Trauben- und Flaumeiche (eine Herkunft aus Italien) wurden von 2006 bis 2009 in der Modellökosystemanlage der Eidg. Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf (ZH) vier verschiedenen Klimabehandlungen ausgesetzt: *Lufterwärmung*, *Trockenheit*, eine *Kombination* aus diesen beiden Behandlungen und eine *Kontrolle* ohne Klimamodifikation. In der ersten Folge dieser Artikelserie wurden die Auswirkungen der Klimabehandlungen auf das Wachstum der Jungeichen dargestellt. Dabei

zeigte sich, dass weniger die erhöhte Temperatur als vielmehr die Trockenheit ein Problem für die Pflanzen darstellte. In diesem zweiten Artikel werden deshalb die Auswirkungen der Trockenheit näher betrachtet. Neben dem Boden als Wuchsubstrat und Wasserspeicher werden Resultate von Untersuchungen über Biomasseleistung, Wasserleitfunktion des Holzes, Blattmorphologie und Blattschäden vorgestellt.

Bodenwassergehalt ist entscheidend

Die pflanzenverfügbaren Wasserreserven im Boden bestimmen das Verhalten der Bäume während einer Trockenperiode.

Die Modellökosystemanlage der WSL in Birmensdorf ist dafür eingerichtet, diese Problematik zu untersuchen. Neben dem 3 m hohen, offenen «Glashaus» besteht das Fundament einer sechseckigen Kammer nämlich aus einem 1,5 m tiefen Betonkompartiment, das in zwei unten verschlossene Halbschalen unterteilt ist (s. Abb. 1 rechts). Mithilfe verschiedener Messapparaturen wird in diesen sogenannten *Lysimetern* der Bodenwasserhaushalt ermittelt. Bevor die Jungeichen gepflanzt werden konnten, wurden im Jahre 2005 zwei Originalböden aus schweizerischen Eichenmischbeständen in jede Kammer der Modellökosystemanlage eingebracht: ein kalkreicher Boden

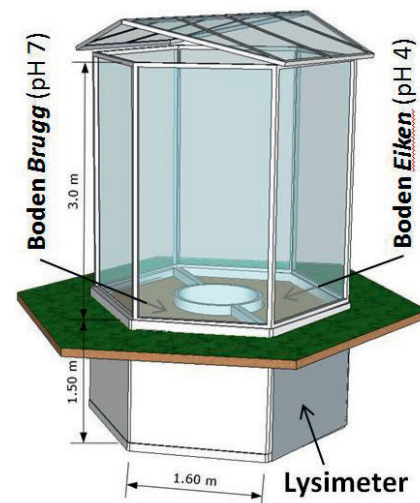
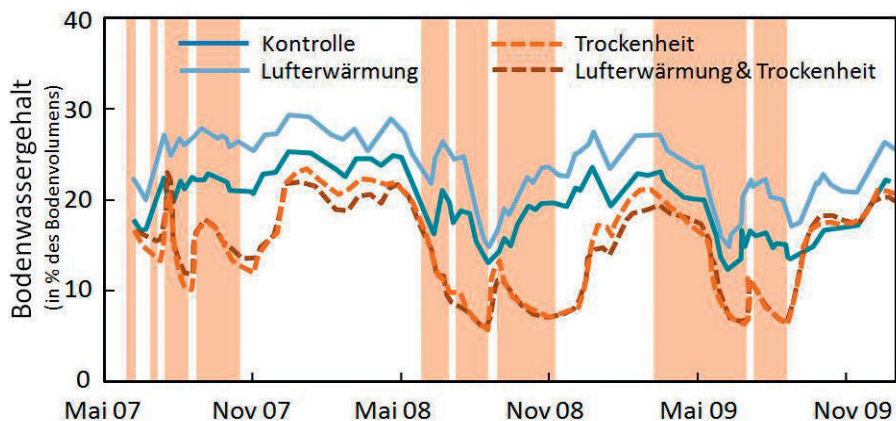


Abb. 1: Bodenwassergehalt im sauren Boden (pH 7) aus Eiken (AG) in 62 cm Tiefe. Rötlich hinterlegt die simulierten Trockenperioden (Grafik aus AREND et al. [1]). In Funktion von Niederschlagsmenge, Verdunstung und Pflanzenwachstum schwankt der Bodenwasserhaushalt. Rechts: Modell einer Kammer (Glaswände offen für Kontrolle und Trockenheit oder teilweise geschlossen für Lufterwärmung) mit unterirdischem Lysimeter.

aus Brugg (pH 7) und ein saurer Boden aus Eiken (pH 4).

Sehr starke Trockenheit

Während den Vegetationsperioden 2007 bis 2009 wurden die Pflanzen aus Sprinkleranlagen bewässert. Bei natürlichem Regenfall wurden die Glasdächer über den Kammern automatisch geschlossen, sodass die Niederschlagsmenge für alle Behandlungen genau kontrolliert werden konnte. In den Behandlungen *Kontrolle* und *Lufterwärmung* entsprach die künstliche Beregnung dem langjährigen Mittel der Niederschlagsmenge am Standort Birmensdorf (728 mm von April bis Oktober). Bei den Trockenbehandlungen wurde die Niederschlagsmenge im Jahre 2007 um 60% verringert. In den Jahren 2008 und 2009 betrug das Niederschlagsdefizit 43%. Um die Fähigkeit der Pflanzen zur Regeneration zu testen, wurden aufeinanderfolgende Trockenperioden unterschiedlicher Länge (Intensität) simuliert. Dauer und Zeitpunkt der Trockenperioden wurden von Jahr zu Jahr modifiziert (s. dazu auch Abb. 1). Im Gegensatz zu dem eher moderaten Anstieg der Lufttemperatur (tagsüber während der Vegetationszeit 1 bis 2 °C.) erwiesen sich die künstlich herbeigeführten Trockenperioden als sehr stark. Sie liegen im oberen Bereich der Klimaszenarien, welche für 2085 einen Rückgang der Niederschlagsmenge um 21–28% vorhersagen [2]. Ein deutlicher Rückgang der Biomassebildung bei Trieben, Blattmasse und Wurzeln, wie er im ersten Beitrag dieser Artikelserie beschrieben wurde, erstaunt daher nicht.

Schnell erholt nach Trockenheit

Das Querco-Experiment zeigt aber auch, dass sich die Eichen nach den Trockenperioden relativ schnell erholen. Als Messgröße diente die Evapotranspiration, das heisst die Wassermenge, welche über den Boden, aber vor allem über die Vegetation verdunstet. Im Juli und August 2008 wurde die Beregnung in den Trockenbehandlungen für mehrere Wochen eingestellt, was dazu führte, dass die Evapotranspiration auf nahezu null zurückging. Nach dem Abschluss der Trockenperiode stieg diese innerhalb von elf Tagen wieder auf das Niveau der normal bewässerten Pflanzen (Abb. 2). Eine identische Entwicklung konnte im Sommer 2009 beobachtet werden. Auch die Tatsache, dass während des drei Jahre dauernden Experimentes keine einzige Pflanze eingegangen ist, kann als Indiz für die ausgeprägte Trockentoleranz der Eichen gelten.

Blätter bleiben funktionsfähig

Das gute «Funktionieren» der Blätter ist für zahlreiche biologische Prozesse in der Pflanze unerlässlich: Photosynthese, Kohlenstofffixierung, Nährstoff- und Wasser-

transport sind einige Beispiele dafür. Das Aufrechterhalten dieser Vitalfunktionen ist gerade bei Klima- und Umweltänderungen wesentlich für das Überleben des Baumes. Zur Beurteilung der Blattentwicklung wurden während dreier Jahre zahlreiche morphologische Merkmale erhoben [5]: Blattlänge, Blattbreite, Blattstiellänge, Blattmasse, Buchtennerven und Blattlappen sowie die Behaarung auf der Blattunterseite. Bei allen Arten konnte bei *erhöhter Temperatur* zumindest als Trend eine Zunahme der Blattlänge, des Verhältnisses von Länge zu Breite, der Stiellänge, aber auch der Anzahl Lappen und Buchtennerven festgestellt werden. Die Trockenbehandlung führte hingegen zu einer Abnahme der genannten Merkmale. Bei der kombinierten Behandlung (erhöhte Temperatur und Trockenheit) kompensierten sich die beobachteten Veränderungen. Die Variabilität in der Ausprägung von Merkmalen wird mit dem Begriff der *Plastizität* umschrieben (s. Kasten). Die Resultate der Blattuntersuchungen zeigen, dass diese bei der Eiche besonders gross ist; ein weiterer Hinweis auf ein gutes Anpassungspoten-

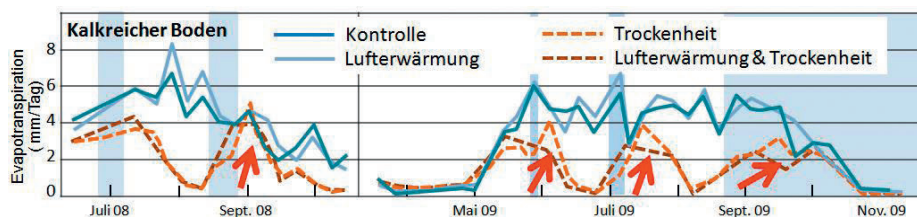


Abb. 2: Evapotranspiration 2008 und 2009 (für alle Eichen). Die Blauen Sektoren bezeichnen die Zeiten, in denen alle Kammern (auch diejenigen mit simulierter Trockenheit) bewässert wurden (Grafik aus KUSTER et al. [4]). Die Eichen in den Trockenbehandlungen (braun) erholen sich bei wieder einsetzender Wasserversorgung relativ schnell und erreichen in kurzer Zeit das Niveau der normal bewässerten Pflanzen (rote Pfeile).



Fotos: M. Günthardt-Goerg, WSL

Abb. 3: Beispiele von Blattschäden aus dem Jahre 2009, welche auf grosse Trockenheit zurückzuführen sind. Am stärksten betroffen war die Stieleiche (oben links), gefolgt von der Flaumeiche (Titelbild) und der Traubeneiche (rechts, mit Blattrandnekrosen).

zial an Trockenheit. Dies gilt ganz besonders wegen der hohen Plastizität bei physiologisch wichtigen Merkmalen wie z.B. der Anzahl Buchtenerven (Wasserversorgung des Blattes) oder auch der Blattgrösse. Die gemessene Plastizität war bei den verschiedenen Klimabehandlungen immer grösser als bei der Kontrolle. Dieser Unterschied war bei allen Individuen, Provenienzen, Arten und auch auf Gattungsebene feststellbar.

Trockenschäden an Blättern (Verfärbungen und Nekrosen) wurden erstmals Ende August 2008 an 14 Jungbäumen der Stiel- und Traubeneiche entdeckt. Im 2009 entwickelten sich die Blattschäden dann schon Ende Juni, fortschreitend bis Anfang Juli, selbst nach dem Wiedereinschalten der Bewässerung. Die Schäden bestanden zu dieser Zeit bei 2% der trockengestressten Bäume aus Chlorosen (gelbliche Blattverfärbung als Zeichen einer verfrühten Blattalterung) und bei 12% aus Blattrandnekrosen (abgestorbene Blattbereiche). Die Blattnerven waren nicht betroffen. Die Konzentration der Schäden auf den Blattrand zeigt eine schlechte Wasserversorgung im marginalen Bereich des Blattes an und ist ein klarer Hinweis auf die allgemeine Wasserknappheit. Während der zweiten Trockenperiode im August (Abb. 2) schnellte der Anteil der Bäume mit Blattschäden dann schlagartig in die Höhe (57% der trockengestressten Bäume). Gewisse Triebe verdorrt jetzt als Ganzes.

Anpassungsfähige Wasserleitung

Das Holz hat neben der Statik des Baumes auch den Nährstoff- und Wassertransport sicherzustellen. 2009 wurden deshalb bei drei willkürlich ausgewählten

Herkünften der Stiel-, Trauben- und Flaumeiche von 36 Bäumen Holzproben entnommen und mikroskopisch analysiert [3]. Wie in Abb. 4 dargestellt, vermindert Trockenheit die Holzproduktion stark. Dies zeigte sich bei der Jahringbreite, welche sowohl bei Trockenheit als auch bei der Kombination aus Trockenheit und erhöhter Lufttemperatur deutlich reduziert war. Dabei fiel die Reduktion bei der Stieleiche (66%) etwas stärker aus als bei Trauben- und Flaumeiche (61% resp. 60%). Auch die alleinige Lufterwärmung führte zu einem leicht veränderten Wuchsverhalten. Während die Stiel- und Traubeneiche ein Plus von 19% bzw. 1% aufwiesen, ging das Dickenwachstum der Flaumeiche um 10% zurück. Richtig spannend

erwies sich aber die Auswirkung der Trockenheit auf die Bildung der verschiedenen Zelltypen. Grösse und Anzahl der wasserleitenden Gefässzellen war im Vergleich zur Kontrollbehandlung nämlich deutlich reduziert. Weiter wurden kleinere Faserzellen gebildet und die Anzahl stärkehaltiger Holzzellen (Parenchymgewebe) erhöht. Diese Veränderungen entsprechen sehr genau den Erwartungen der Pflanzenphysiologen in Bezug auf das Verhalten bei Trockenheit. Trockenresistente Pflanzen und insbesondere Bäume verfügen nämlich über ein widerstandsfähiges Wasserleitgewebe, das auch bei grossem Saugdruck – wie er bei Trockenheit entsteht – nicht kollabiert und damit ein Abreissen der Wassersäule im Baum

Was ist Plastizität?

Das Überleben von standortsgebundenen, langlebigen Organismen wie Bäumen hängt weitgehend davon ab, ob es diesen gelingt, sich an die ständigen Umweltveränderungen anzupassen. Dabei gibt es grundsätzlich zwei mögliche Strategien: die Anpassung genetischer Strukturen von einer Baumgeneration zur andern; in diesem Fall spricht man von *Evolution*. Oder die direkte Anpassung von physiologischen Reaktionen und/oder des Erscheinungsbildes; hier spricht man dann von *phänotypischer Plastizität*. Verfügt

eine Pflanze, eine Provenienz oder eine Art über eine hohe Plastizität, bedeutet dies, dass viele verschiedene Reaktionen möglich sind und damit ein grosses Anpassungspotenzial vorhanden ist. Dieses Potenzial kann relativ schnell ausgenutzt werden.



Abb. 4: Jahringbildung. Die untersuchten Stammquerschnitte bei Stieleiche zeigen, dass die unterschiedlichen Behandlungen zu einer Anpassung der verschiedenen Zelltypen in Bezug auf Grösse und Vorkommen führen. Damit stellt die Eiche auch bei Trockenheit das Funktionieren des Wasserleitsystems sicher [3].

1 = Kontrolle; 2 = Lufterwärmung, 3 = Trockenheit, 4 = Lufterwärmung und Trockenheit

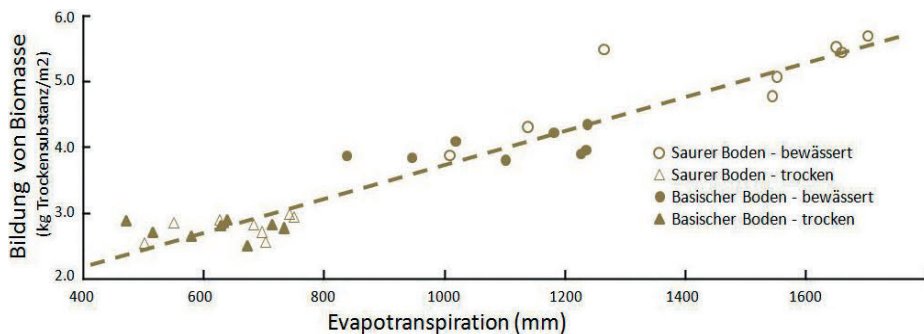


Abb. 5: Evapotranspiration und Trockengewicht der gebildeten Biomasse (ober- und unterirdisch!) in den Jahren 2008 und 2009. Bei normaler Bewässerung produzieren die Eichen (alle Arten) auf dem sauren Boden deutlich mehr Biomasse. Bei Trockenheit konnte kein Unterschied mehr festgestellt werden (Abb. abgeändert aus [4]).

verhindert (Kavitation). Unter anderem spielt dabei die Grösse der Gefässe eine Rolle: je kleiner, desto besser. Sollte die Wassersäule trotzdem einmal reissen, wird dank den Stärkeeinlagerungen im Parenchymgewebe die nötige Energie zu deren Wiederherstellung freigesetzt. Interessanterweise wurden die grossen Wasserleitgefässe im Frühjahr (Frühholz) angelegt, also noch bevor sich die Trockenheit 2009 bemerkbar machen konnte. Die Anpassung ihrer Grösse ist vermutlich auf eine reduzierte Verfügbarkeit von Assimilaten nach den Trockenperioden im Vorjahr und einer veränderten Ausschüttung von Wuchshormonen durch die Knospen zurückzuführen.

Die Stieleiche wies im Querco-Experiment bei normaler Wasserversorgung breitere und zahlreichere Leitgefässe auf als die beiden anderen Eichenarten. Dieses leistungsfähige Wasserleitsystem erlaubte bei guter Wasserversorgung ein vergleichsweise stärkeres Wachstum (siehe auch Artikel 1, Tab. 2. Laub- und Holzmassenbildung, in WALD und HOLZ 2/2013). Bei Trockenheit vermochte die Stieleiche die Dimension ihrer Gefässe auf das Niveau von Trauben- und Flaumeiche zu reduzieren. Diese hohe Plastizität mag das Vorkommen der Stieleiche an verschiedenartigen Standorten erklären. Auf trockenen Standorten bzw. bei grosser Trockenheit verfügt die Stieleiche aber über eine geringere Photosyntheseleistung (Näheres im dritten Artikel der Serie), sodass sie früher als Trauben- und Flaumeiche an ihre physiologische Grenze kommt [3]. Diese Resultate und Interpretationen bestätigen praktische Erfahrungen über die ökologischen Eigenschaften der drei Eichenarten im Erwachsenenalter.

Bodentyp prägt Wachstum

Pflanzen brauchen für die Photosynthese und die Biomassebildung Wasser. Bei normaler Bewässerung konnte im Querco-Experiment auf dem sauren Boden aus Eiken (AG) aufgrund besserer Nährstoffversorgung ein ungleich grösseres Wachstum beobachtet werden als auf dem kalkreichen Boden (Abb. 5). Bei Trockenheit näherten sich die Werte an. Letzteres ist allerdings mit der extremen Trockenbehandlung zu erklären, bei der die biologische Aktivität der Eichen – unabhängig vom jeweiligen Bodentyp – fast vollständig zum Erliegen kam (s. Abb. 2).

Während also der Bodentyp bei normaler Bewässerung die Wuchsreaktion der Jungeichen mitbestimmt, scheinen Temperatur und Trockenheit die bodenspezifische Reaktion nur wenig zu modi-

fizieren. In der Tab. 1 sind die wichtigsten Feststellungen in Bezug auf Boden und Wachstum zusammengefasst.

Folgerungen

Alle untersuchten Eichenarten und Herkünfte haben die starken Trockenperioden relativ gut überstanden (keine Ausfälle) und zeigten eine erstaunliche Regenerationsfähigkeit. Die grosse Plastizität erlaubte eine schnelle Anpassung an die veränderten Umweltbedingungen, was sich etwa in der Ausprägung der blattmorphologischen Merkmale oder des Wasserleitgewebes des Holzes zeigte. Die Resultate des Querco-Experiments bestätigen einige der bekannten ökologischen Eigenschaften der drei untersuchten Eichenarten. Die Stieleiche scheint dabei generell weniger trocken tolerant zu sein als Trauben- und Flaumeiche. Als wuchskräftige Eiche reagiert sie aber sehr flexibel auf Umweltänderungen und ist daher in der Lage, verschiedenste Standorte zu besiedeln.

Patrick Bonfils

Bonfils-Naturavali. www.naturavali.com

Dr. Thomas Kuster, Dr. Patrick Fonti, Dr. Matthias Arend und Dr. Pierre Vollenweider

Eidg. Forschungsanstalt WSL. www.wsl.ch

Pascal Junod

Leiter Forstkreis Boudry/NE und Fachstelle Waldbau am BZW Lyss. www.bzwlyss.ch

Dr. Madeleine S. Günthardt-Goerg

Eidg. Forschungsanstalt WSL. www.wsl.ch

	Kalkreicher Boden aus Brugg, AG (pH 7)	versus	Saurer Boden aus Eiken, AG (pH 4)
Bodenerwärmung	Die Erhöhung der Lufttemperatur liess sich in beiden Böden nachweisen, wobei diese in kalkreichen Boden ganz leicht höher ausfiel als im sauren Boden. Dieser Effekt nahm mit zunehmender Tiefe ab.		
Bodenwassergehalt	Die Niederschläge (Bewässerung) und das Baumwachstum (Verbrauch) bestimmen den Bodenwassergehalt. Letzteres wird vom Bodentyp stark beeinflusst (s. unten). Die unterschiedlichen pH-Werte haben aber keinen direkten Einfluss auf das verfügbare Bodenwasser.		
Wachstum Holz- und Blattmasse			
Normale Bewässerung	Die Holz- und Blattmasse auf dem sauren Boden waren deutlich grösser als auf dem kalkreichen Boden. Dieser Unterschied war bei der Lufterwärmung besonders gross.		
Bei Trockenheit	Nur geringe Unterschiede bei Trockenheit und der Kombination aus Lufterwärmung und Trockenheit.		
Wachstum Wurzel			
Normale Bewässerung	Das Wurzelwachstum war auf dem sauren Boden grösser, wobei der Unterschied zwischen den beiden Böden geringer ausfiel, als bei der oberirdischen Biomasse (s. oben).		
Bei Trockenheit	Bei Trockenheit wurde auf beiden Böden ein vermindertes, aber identisches Wachstum festgestellt.		

Tab. 1: Einfluss des Bodens auf das Wachstum der Jungeichen (aus KUSTER et al. [4]).

Im Gespräch mit der Praxis

Pascal Junod (PJ) ist Leiter der Fachstelle Waldbau am Bildungszentrum Lyss und bewirtschaftet als Kreisförster im Kanton Neuenburg zahlreiche Eichenwälder. Über das Querco-Experiment hat Patrick Bonfils (PB) mit ihm diskutiert (Fortsetzung des Gesprächs aus dem ersten Artikel der Serie).

PB: Viele der Resultate aus dem Querco-Experiment zeichnen für die Eiche das Bild einer sehr plastischen Baumart. Kannst du diesen Befund aus Deiner Erfahrung heraus bestätigen? Hast du Beispiele dafür?

PJ: Das Querco-Experiment gestattet «geheime» Einblicke in das Funktionieren der jungen Eichen. Diese Informationen erlauben dem Praktiker tatsächlich ein besseres Verständnis seiner tagtäglichen Beobachtungen im Wald. Die Eichen, und dabei spreche ich von allen in der Schweiz heimischen Eichenarten, zeichnen sich im weitesten Sinne durch eine erstaunliche Flexibilität aus. So habe ich gesehen, wie 2 m hohe Eichendickungen, welche vom Nassschnee vollständig umgedrückt worden waren, sich wieder erholt haben. Obwohl die Bäume mehrere Tage flach auf dem Boden lagen, haben sie sich wieder aufgerichtet und schliesslich zu einem normalen vertikalen Wachstum zurückgefunden. Im Frühling kann ein anderes Beispiel recht häufig beobachtet werden: Jungeichen, welche von Raupen beinahe kahlgefressen wurden, erholen sich und sind in der Lage innerhalb weniger Wochen neues Laub zu bilden.

PB: Die Fähigkeit der Jungeichen zur Regeneration nach einer Trockenperiode hat die WSL-Forscher verblüfft. Kannst du dieses Resultat aus Deiner praktischen Erfahrung heraus nachvollziehen bzw. bestätigen?

PJ: Die Fähigkeit der jungen Eichen, Trockenperioden zu überstehen, ist beeindruckend und kann durch Beobachtungen in der Praxis nur bestätigt werden. Insbesondere während des Sommers 2003 konnte dies auf verschiedensten Standorten, und dabei selbst auf den trockensten, beobachtet werden.

PB: Der Sommer 2003 ist als Hitzesommer in die Geschichte eingegangen. Hast du eine Erinnerung an das Verhalten der Eichen in dieser Zeit und den darauf folgenden Jahren (Jungbestände bis Baumholz)?

PJ: Der Hitzesommer 2003 war tatsächlich aussergewöhnlich und hat sehr selektiv auf die forstliche Vegetation gewirkt. Verglichen mit anderen Baumarten haben sich die Eichen aber sehr gut gehalten. Auch wenn einige Individuen eingegangen sind, hat es in meinem Forstkreis keine grösseren sichtbaren Schäden gegeben. Die Selektion hat einzelne, auf der ganzen Fläche verteilte Individuen getroffen. Auch zeitlich gesehen hat sich das Absterben der schwächsten Bäume über mehrere Jahre hingezogen; auch noch 5–6 Jahre nach dem Sommer 2003. Bei den jungen Beständen (Verjüngung, Dichtung, Stangenholz) konnte ich keine Auswirkungen feststellen. Wie beim Querco-Projekt, wo während der dreijährigen Dauer des Experimentes kein einziges Individuum abgestorben ist, bestätigt sich damit die faszinierende Stressresistenz von Jungeichen gegenüber Trockenheit und Hitze.

PJ: Welchen Einfluss hatten die beiden Bodentypen im Querco-Experiment (sauer versus kalkreich)? Spielen sie bei der Trockenresistenz eine Rolle?

PB: Es gibt je nach Boden grosse Unterschiede im Wuchsverhalten. Dabei sind im Querco-Experiment alle Eichenarten auf dem sauren Boden wüchsiger als auf dem kalkreichen. Insbesondere die Stieleiche vermag hier bei guter Bewässerung ihr Wuchspotenzial auszunützen. Das grosse Wachstum (Evapotranspiration) sorgt dann allerdings bei Trockenheit (und erhöhten Temperaturen) recht schnell für Wassermangel, sodass die Wachstumseinbussen und der Trockenstress für die Eichen entsprechend hoch ausfallen. Die Frage der Wasserversorgung scheint aber generell wichtiger zu sein als die Frage des pH (Extremfälle ausgenommen!). Diesbezüglich spielen dann Bodeneigenschaften wie etwa die Tiefgründigkeit und der Untergrund (Wasserabfluss) schon eine Rolle.

[Die Fortsetzung dieses Gesprächs wird in einer der folgenden Nummern von W+H publiziert.]



Abb. 6: Die Eichen haben den Hitzesommer 2003 recht gut überstanden, im Gegensatz zu anderen Baumarten, welche starke Blattverluste zeigten.

Quellen

- ARENDE, M., KUSTER, T., GÜNTHARDT-GOERG, M.S., DOBBERTIN, M. (2011): Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*). *Tree Physiology* 31: 287–297
- CH2011 (2011): Swiss Climate Change Scenarios CH2011, published by C2SM, Meteo-Swiss, ETH, NCCR Climate, and OCC, Zürich, Switzerland: 88
- FONTI, P., HELLER, O., CHERUBINI, P., RIGLING, A., and AREND, M. (2012): Wood anatomical responses of oak saplings exposed to air warming and soil drought. *Plant Biology* 15: 210–219
- KUSTER, T.M., AREND, M., BLEULER, P., GÜNTHARDT-GOERG, M.S., and SCHULIN, R. (2013): Water regime and growth of young oak stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment. *Plant Biology* 15, suppl. 1: 138–147
- GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; KUSTER, T.M.; AREND, M.; VOLLENWEIDER, P., 2013: Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type. *Plant Biol.* 15, Suppl. 1: 185–197.