

# Ein paläoökologischer Beitrag zum besseren Verständnis der natürlichen Vegetation der Schweiz

Erika Gobet · Elisa Vescovi · Willy Tinner

Received: 10 March 2010 / Accepted: 12 September 2010 / Published online: 14 October 2010  
© Springer Basel AG 2010

**Zusammenfassung** Wie natürlich oder naturnah ist eine Pflanzengemeinschaft oder eine Landschaft? Diese Frage ist von Interesse, wenn wir verstehen wollen, wie unsere heutigen Landschaften entstanden sind. Noch wichtiger ist sie aber, wenn abgeschätzt werden muss, welche Massnahmen zum Schutz und zur Bewahrung der Funktionen eines bestimmten Vegetations-, Umwelt- oder Landschaftstyps notwendig sind. Wir fassen hier die Erkenntnisse aus über 30 paläoökologischen Untersuchungen zur postglazialen Vegetationsgeschichte in der Schweiz zusammen. Die Kombination von Pollen- und Makrorestauswertungen sowie die Untersuchung von mikro- und makroskopischen Holzkohle-Partikeln und der Vergleich mit Klimaindikatoren ermöglicht es, die Vegetationsentwicklung mit hoher zeitlicher und räumlicher Auflösung zu rekonstruieren. Gemeinsame Trends bei der Vegetationsentwicklung gehen vorwiegend auf die Klimadynamik zurück, es gibt aber nennenswerte Unterschiede in Abhängigkeit vom Bodentyp, der menschlichen Aktivität (besonders unter Einsatz des Feuers) oder der Höhenlage. Verschiedene Waldtypen, die bis anhin unter den jeweiligen Klimabedingungen als natürlich betrachtet wurden, sind das Resultat menschlicher Landnutzung über die Jahrtausende, insbesondere ist die Dominanz einzelner

weniger Baumarten in den Wäldern der Schweiz anthropogen bedingt. Umgekehrt wurden lokale, isolierte Bestände nicht als Relikte natürlicher Wälder betrachtet. Die Vielfalt der Waldvegetation hat also stark abgenommen, während dem die gesamte Biodiversität stark zugenommen hat, vorwiegend als Folge der Ausbreitung von Offenlandarten durch landwirtschaftliche Tätigkeiten. Die Paläoökologie hat also dazu beigetragen, die Natürlichkeit von Pflanzengesellschaften neu einzuschätzen und die Reaktionsweisen auf Störungen besser zu verstehen. In diesem Sinne stellen wir neue Projekte vor, in denen die Paläoökologie eingesetzt wird, um Kenntnisse zu gewinnen, die für Naturschutz, Waldbau und die Planung von Nationalparks unentbehrlich sind.

**Schlüsselwörter** Vegetationsgeschichte · Feuergeschichte · Klimageschichte · Klimawandel · Umweltveränderungen · Waldbau · Naturschutz

## A paleoecological contribution to assess the natural vegetation of Switzerland

**Abstract** How natural is a plant community or landscape in a given region? This question is essential for understanding the origin of today's vegetation as well as for nature conservation and vegetation management. Here we summarize results of over 30 recent paleoecological studies about postglacial vegetation development in Switzerland. The combination of pollen and macrofossil analyses, charcoal analyses and climatic indicators allows the reconstruction of vegetation development with high spatial and temporal resolution. Natural changes, largely related to climatic fluctuations, could be distinguished from changes induced by human land use. Results show general trends across Switzerland as well as remarkable regional

Responsible editor: Sabine Güsewell.

E. Gobet (✉) · E. Vescovi · W. Tinner  
Oeschger Centre for Climate Change Research and Institute of Plant Sciences, University of Bern, Altenbergrain 21,  
3013 Bern, Switzerland  
e-mail: erika.gobet@ips.unibe.ch

E. Vescovi  
C.N.R., Institute for the Environmental Dynamics,  
via Pasubio 5, 24044 Dalmine, Italy

differences in vegetation development according to local climate, altitude, bedrock, fire regime and human activity. Several forest types, which used to be regarded as natural vegetation under the current climate, could only establish after extensive human disturbance, so that their dominance is partly anthropogenic. Conversely, local isolated stands were not recognized to be relicts of formerly widespread natural forest types. The diversity of the forests strongly decreased whereas total biodiversity increased, mainly as a consequence of the creation of open land for agricultural purposes. Thus, paleoecology has shed new light on the naturalness of plant communities and their vulnerability to disturbance. We conclude by giving examples of how paleoecological knowledge can be applied in nature conservation, forest management and projects for national parks.

**Keywords** Vegetation history · Fire history · Climate history · Climate change · Environmental change · Sylviculture · Nature protection

## Einleitung

Ökosysteme und ihre Vegetation verändern sich durch äussere und innere Faktoren wie z.B. Klimaschwankungen, Störungen und biotische Prozesse (z.B. Invasionen, Konkurrenz, Aussterben). Beobachtungen und Experimente reichen für die Vegetation im besten Fall einige Jahrzehnte zurück. Aufgrund dieser kurzen Zeitskalen ist es unmöglich, die volle natürliche Variabilität (z.B. Vegetationsreaktionen auf Klimaänderungen) abzuschätzen. Sedimente aus Seen, Mooren und Gletschereis sind hervorragende Archive zur Untersuchung von langzeitigen Umwelt- und Klimaveränderungen. Diese natürlichen Archive reichen in den Tieflagen der Schweiz manchmal fast 20'000 Jahre zurück, da viele Seen und Moore als Folge des raschen Gletscherrückzugs nach der letzten Eiszeit entstanden. Aber auch über 2300 m ü. M. existieren Archive, welche mehr als 11'500 Jahre beinhalten und somit das ganze Holozän abdecken.

In den letzten 10–15 Jahren sind aus intensiver Forschung in der Schweiz, mittels moderner zeitlich und taxonomisch hochaufgelöster paläoökologischer Untersuchungen, neue Zeitreihen zur Vegetations-, Klima- und Umweltdynamik entstanden. Sie spannen vom Tiefland bis zur Baumgrenze und stützen sich nicht nur auf die etablierte Pollenanalyse ab (Burga und Perret 1998), sondern beziehen auch andere, z.T. neue Ansätze, wie Makroreste, mikro- und makroskopische Holzkohle, Sauerstoffisotope, Muschelkrebse, Zuckmücken und Diatomeen ein. Solche Multiproxy-Studien werden immer wichtiger für die Erforschung der Landschaftsökologie und -geschichte (z.B. Graümlin et al. 2005).

Landschaften, in denen der Mensch ein besonders typisches Bild von Natur zu erkennen meint, sollen durch Naturschutzmassnahmen geschützt werden; die „Landschaft der Natur“ ist aber oft gleichzeitig eine „Landschaft der Kultur“ (Küster 2005). Der heutige Mensch hat zu diesen anthropogenen Landschaften eine Beziehung entwickelt, zum Beispiel zu Hecken, Hudewäldern, Alpweiden, Heideflächen, Kastanienselven, Lärchwiesen und Ackerbauterrassen. Vielen ist die Erhaltung naturnaher Landschaften oder die Biodiversität in einem Ökosystem wichtig, andere setzen sich für ihren Schutz aus ästhetischen Gründen ein. Dabei sind gute Kenntnisse der Landschaftsentwicklung wichtig; sonst können auf Grund fehlender Kenntnisse paradoxe Situationen entstehen, z.B. wenn als invasiv geltende Pflanzen durch Naturschützer bekämpft werden, während paläoökologische Ergebnisse zeigen, dass diese Art von Natur aus zum Ökosystem gehört (van Leeuwen et al. 2008).

Die Bedeutung der Paläoökologie für den Schutz der Artenvielfalt und die Frage, welche Artenzusammensetzung an einem Standort natürlich ist, wurde zwar oft betont, doch fehlte es bislang an praktisch umsetzbaren Empfehlungen (Willis und Birks 2006). Ein Grund hierfür war vermutlich die ungenügende zeitliche Auflösung von Studien, die allein auf Pollenuntersuchungen basierten, so dass natürliche und menschliche Einflüsse nicht immer klar zu trennen waren. Diese Phase ist aber seit mindestens 10 Jahren Vergangenheit (Willis und Birks 2006). Auch in der Schweiz wurden neue paläoökologische Methoden mit höherer Auflösung eingesetzt, um Kenntnisse zu gewinnen, die für Naturschutz, Waldbau und die Planung von National- und Regionalparks direkt bedeutsam sind (Stähli et al. 2006, Valsecchi et al. 2010). Paläoökologische Ergebnisse tragen ebenfalls entscheidend dazu bei, künftige Ökosystem-Reaktionen auf Klimaänderungen besser abschätzen zu können. Paläoumweltreihen sind nämlich die einzigen empirischen Daten, die wir zur Verfügung haben, um Umwelt- und Vegetationsveränderungen zu untersuchen, die die Zeitspanne menschlicher Aufzeichnungen übertreffen (Overpeck et al. 2003, Oldfield und Alverson 2003).

In diesem Aufsatz werden Multiproxy-Studien der letzten 20 Jahre zusammengefasst, welche neue Aspekte der Landschaftsentwicklung in der Schweiz vom Tiefland bis zur Baumgrenze aufgezeigt haben. Neben allgemeinen Trends, denen meist klimatische Änderungen zugrunde liegen, sind auch regionale und lokale Unterschiede bemerkenswert. Sie zeigen, wie unterschiedlich die Reaktion verschiedener Landschaftstypen und Standorte auf Umweltveränderungen sein kann. Die nachfolgenden Abschnitte beschreiben und erklären die Vegetationsentwicklung in vormenschlicher Zeit sowie Einflüsse der beginnenden menschlichen Landnutzung. Im abschliessenden Teil diskutieren wir die praktische Bedeutung der neuen Erkenntnisse.

## Methodische Aspekte

Dieser Aufsatz beruht hauptsächlich auf Resultaten von Pollen-, Makrorest- und Holzkohleanalysen. Informationen aus Feuchtablagerungen (z.B. Mooren und Seen) werden gewonnen, indem die dort enthaltenen Mikro- und Makrofossilien (z.B. Pollen, Holzkohle, Früchte, Nadeln, Blätter) tiefenabhängig bestimmt und quantifiziert werden. Die Ablagerungen werden zudem mit physikalischen Methoden (z.B. Radiokarbondatierungen) einem bestimmten Alter zugeordnet. Aus den Tiefenreihen entstehen dann Zeitreihen, indem zwischen den Datierungen interpoliert wird. Für weitere methodische Angaben verweisen wir auf Lehrbücher (z.B. Moore et al. 1991) und die im Folgenden genannten Fachbeiträge.

## Langzeit-Vegetationsentwicklung in den kollinen und montanen Tieflagen der Schweiz (Mittelland, Nordalpen, Wallis und Südalpen)

10'000 Jahre Gleichgewicht der Vegetation mit dem Klima

Das Letzte Glazialmaximum (LGM), das heisst der Maximalstand der Vergletscherung während der letzten Eiszeit, fand zwischen 21'000 und 17'000 v. Chr. statt (Mix et al. 2001, Kaltenrieder et al. 2009), wobei lokale Schätzungen wesentlich davon abweichen können (Keller und Krayss 2005). Das anschliessende Zurückschmelzen fällt in den Zeitraum von 17'000 bis spätestens 14'500 v. Chr. Diese Abschmelzphase war bis 16'000 v. Chr. kalt, trocken und waldfrei. Um 15'500 v. Chr. kamen in den Tieflagen südlich der Alpen vermehrt Baumbestände auf, wobei viele Baumarten auch waldbildend das Eiszeitmaximum in Norditalien überlebten (Kaltenrieder et al. 2009).

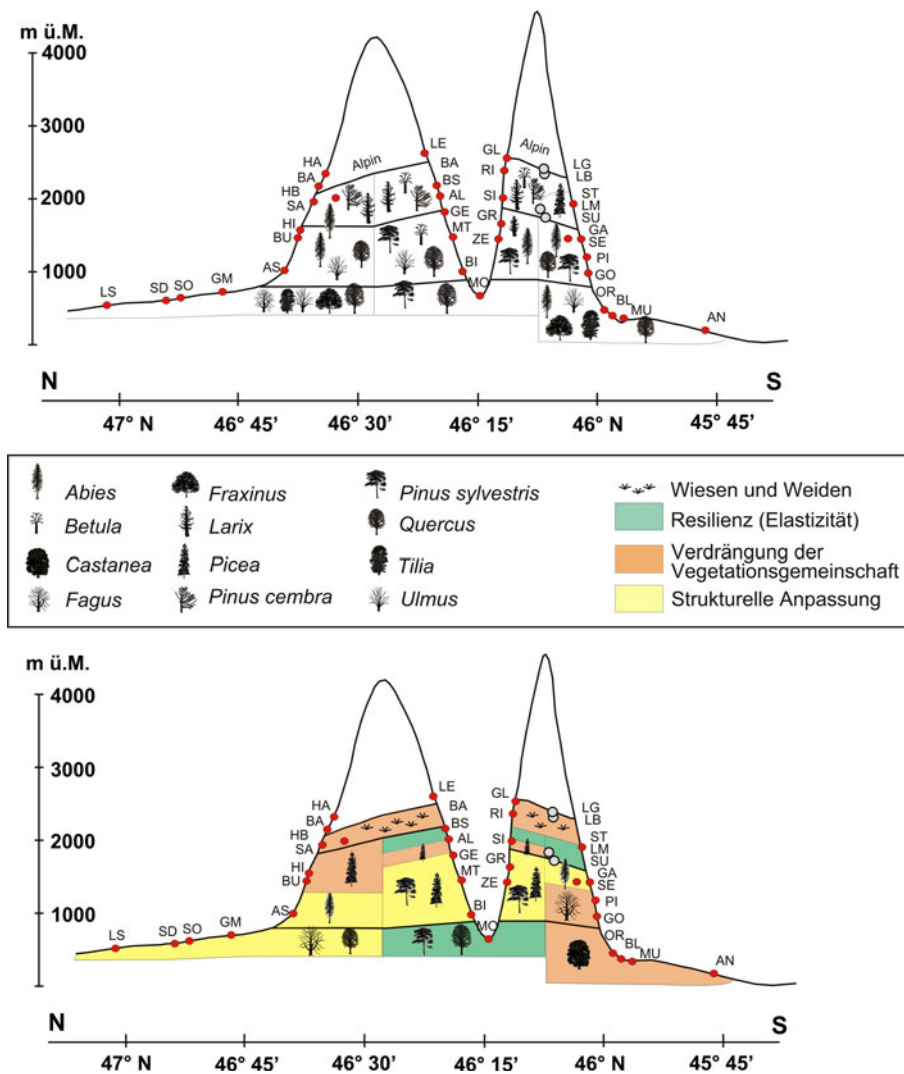
Im Tessin sind die ersten Wälder um ca. 14'000 v. Chr. mit *Pinus cembra* (Arve), *P. sylvestris* (Föhre) und *Betula* (Birke) nachgewiesen (z.B., am Lago di Origgio, in Balladrum; Tinner et al. 1999, Hofstetter et al. 2006, Vescovi et al. 2007). Die Waldgrenze in der Schweiz südlich der Alpen lag zu dieser Zeit auf ca. 900 m ü. M. (Tinner und Vescovi 2007). Nördlich der Alpen prägten immer noch offene Steppen die Landschaft bei kaltem und trockenem Klima. Um 12'700 v. Chr. kam es zu einem raschen Temperaturanstieg, es breiteten sich boreale Wälder in den tieferen Lagen auch nördlich der Alpen sowie in den höheren Lagen der Südalpen aus (Vescovi et al. 2007). Um 11'000 v. Chr., also noch in der Späteiszeit, konnten sich auch wärmeliebende Arten wie z.B. *Quercus* (Eiche) und *Tilia* (Linde) südlich der Alpen ausbreiten (z.B. am Lago di Muzzano). Der markante Temperatureinbruch der „Jüngeren Dryas“ (ca. 10'500–9600 v. Chr.) drängte diese

aber wieder zurück und führte zu einer vorübergehenden Öffnung der Wälder in den Tieflagen nördlich und südlich der Alpen. Um 9600 v. Chr. lag die Waldgrenze in den Zentralalpen auf ca. 1500 m ü. M., 200 Jahre später lag sie bereits auf 2350 m ü. M. (Tinner und Kaltenrieder 2005). Dies zeigt, dass die Waldgrenze innerhalb von 200 Jahren auf einen Temperaturanstieg von ca. 4°C (der innerhalb von 50 Jahren stattfand) reagieren konnte (vergl. Gouillé Rion und Gouillé Loéré; Tinner und Kaltenrieder 2005).

In den tieferen Lagen des Mittellands und der Nordalpen (z.B. Soppensee und Lobsigensee, Ammann et al. 1985, Lotter 1999) kam es als Folge des raschen Temperaturanstieges zur Ausbreitung laubwerfender Wälder, wie dies mehr als 1000 Jahre vorher südlich der Alpen der Fall war. Das Klima war warm und trocken mit höheren Sommer- und niedrigeren Wintertemperaturen als heute, also kontinental. Um 7200 v. Chr. breitete sich in den südlichen Tieflandlagen vermutlich als Reaktion auf ozeanischeres (d.h. feuchteres und weniger saisonales) Klima *Abies alba* (Weisstanne) stark aus und bildete mit *Tilia* (Linde), *Ulmus* (Ulme), *Quercus* (Eiche), *Fraxinus* (Esche), *Acer* (Ahorn) und immergrünen Bäumen sowie Sträucher (z.B. *Ilex* (Stechpalme), *Hedera helix* (Efeu)) sehr artenreiche Wälder, die heute ausgestorben sind (Tinner et al. 1999). Um etwa 6200 v. Chr. wurde das Klima auch nördlich der Alpen markant feuchter und kühler, *Fagus sylvatica* (Buche) und *Abies alba* (Weisstanne), die noch heute die Wälder bestimmen, breiteten sich in den Tieflagen der Alpen und im Mittelland stark aus (Tinner und Lotter 2001, 2006). Auf Grund der Erkenntnisse aus fast 100 Jahren vegetationsgeschichtlicher Forschung gibt es keine Zweifel daran, dass die Vegetation der tiefen Lagen der Schweiz von Natur aus durch Wald geprägt war (Zoller und Haas 1995). Es bestanden nur wenige offene natürliche Flächen, z.B. in Auen, Moorlandschaften sowie zeitlich begrenzt nach Bränden, Windwurf, Hangrutschungen, Bergstürzen und anderen auch biotischen Störungen.

7000 Jahre anthropogene Umprägung der Tieflandwälder

Seit ca. 5500 v. Chr. prägte der menschliche Einfluss die Landschaft immer stärker. Es kam zu einer Öffnung der Wälder durch Rodung (z.B. Feuer) und zu einer Ausbreitung der Wiesen und Weiden. In extremen Fällen führten insbesondere Feuerrodungen zum (anthropogenen) Aussterben ganzer Waldgemeinschaften, die vermutlich von Natur aus noch heute vorherrschend wären. Besonders ausgeprägt war dies in den Südalpen (Abb. 1) wo Mischtannenwälder in der kollinen Stufe durch Eichenwälder und später Kastanienwälder (Silikat) bzw. Mannaeschen-Hopfenbuchenwälder (Karbonat) ersetzt wurden (Tinner et al. 1999, Gobet et al. 2000), während sie sich in der montanen Stufe zu reinen



**Abb. 1** Nordsüd-Transect durch die Westalpen, verändert nach Tinner and Ammann (2005). Einbezogene Lokalitäten wurden mit Punkten dargestellt (Abkürzungen siehe unten), offene Kreise zeigen Lokalitäten in den Schweizer Alpen, welche ausserhalb des Transektes liegen. Die Höhenangabe ist nur angenähert. Oben: Wichtige Waldbäume um 4500 v. Chr., ohne starken menschlichen Einfluss, als die Sommertemperaturen 1.5°C wärmer waren als heute. Unten: Situation heute unter Berücksichtigung der Vegetationsveränderungen seit 4500 v. Chr. Die Auswirkung der menschlichen Eingriffe wurde in drei Klassen eingeteilt: Resilienz (elastisches Verhalten, d.h. Rückkehr der Vegetation zu ihrem ursprünglichen Zustand nach Störungen); Verdrängung (inelastisches Verhalten, d.h. Ersatz eines Vegetationstyps durch einen anderen aufgrund irreversibler Veränderungen wie das lokale Aussterben dominanter Arten) und Anpassung (Erhaltung des Hauptcharakters der Vegetation trotz einigen Veränderungen der Artenzusammensetzung, d.h. dass die dominante (oder kodominante) Baumart dieselbe bleibt). Dies ist eine vereinfachende Definition, für eine ausführliche s. Tinner and Ammann (2005). Menschliche Einflüsse (Rodungen, Feuer, Waldbau, Waldweide, Jagd) führten zu einer starken Verarmung der Wälder im Laufe der Jahrtausende. Abkürzungen der Lokalitäten: AL = Aletschwald (Welten 1982), AN = Annone (Wick Olatunbosi

1996), AS = Aegelsee (Wegmüller und Lotter 1990), BA = Bachalpsee (Lotter et al. 2006), BI = Bitsch (Welten 1982), BL = Balladrum (Hofstetter et al. 2006), BS = Böhnigsee (Markgraf 1969, BU = Untere Bunschleralp (Welten 1982), GA = Gondo-Alpjen (Welten 1982), GE = Greicheralp (Welten 1982), GL = Gouillé Loéré (Tinner und Theurillat 2003), GM = Gänsemoos (Welten 1982), GO = Gola di Lago (Zoller und Kleiber 1971), GR = Grächensee (Welten 1982), MT = Montana (Welten 1982), HA = Hagelseewli (Lotter et al. 2000), HB = Höhenbiel (Küttel 1990), HI = Hinterburgsee (Heiri et al. 2003a, b), LB = Lago Basso (Wick 1994b), LE = Lengi Egga (Tinner und Theurillat 2003), LG = Lago Grande (Wick 1994a), LM = Lej da San Murezzan (Gobet et al. 2005), LS = Lobsigensee (Ammann et al. 1985), MO = Mont d'Orge (Welten 1982), MU = Muzzano (Gobet et al. 2000), OR = Origgio (Tinner et al. 1999), PI = Piano (Valsecchi et al. 2010), RI = Gouillé Rion (Tinner et al. 1996), SA = Sägistalsee (Wick et al. 2003), SE = Segna (Valsecchi et al. 2010), SO = Soppensee (Lotter 1999), SD = Lac de Seedorf (Richoz 1998), SI = Simplon (Lang and Tobolski 1985), ST = Lago Starlarrescio (Vescovi et al. in prep), SU = Suossa (Zoller and Kleiber 1971), ZE = Zeneggen (Welten 1982)



Buchenwäldern entwickelten (Valsecchi et al. 2010). Die Wälder der kollinen Tieflagen der Südalpen wiesen vor den starken menschlichen Eingriffen, bei einem mit heute vergleichbarem oder leicht wärmeren Klima (ca. +1–2°C), eine deutlich andere Zusammensetzung auf, mit verschiedenen immergrünen (z.B. *Abies alba* (Weisstanne), *Taxus baccata* (Eibe), *Ilex aquifolium* (Stechpalme), *Hedera helix* (Efeu)) sowie laubwerfenden Gehölzen (z.B. *Tilia* (Linde), *Fraxinus* (Esche), *Acer* (Ahorn), *Ulmus* (Ulme), *Quercus* (Eiche)). Diese natürlichen Wälder der kollinen Stufe der Südalpen waren extrem vielfältig und einzigartig für Europa (Tinner und Ammann 2005). Bevor sie durch Landnutzung (und insbesondere Brandrodungen) ausgelöscht wurden, erstreckten sich die südlichen *Abies alba*-dominierten oder ko-dominierten Wälder nach neusten Erkenntnissen über den Apennin (Vescovi et al. 2010a, 2010b) bis ans Mittelmeer, wo sie mit immergrünen Eichen (*Quercus ilex* (Steineiche)) Mischbestände bildeten (Colombaroli et al. 2007, Bellini et al. 2009). Das Verschwinden der Mischtannenwälder in der kollinen Stufe der Südalpen führte zwar zu einer Verarmung der Wälder (Abb. 1), aber zu einer Zunahme der allgemeinen Biodiversität, in dem neue, offene Habitate für die Landwirtschaft geschaffen wurden, in denen sich insbesondere Krautarten ausbreiten konnten (Abb. 3).

Im schweizerischen Mittelland und in den Nordalpen waren die anthropogenen Veränderungen der Waldvegetation weniger ausgeprägt, vielleicht auch weil Störungen durch Feuer deutlich weniger markant waren (Tinner et al. 2005). Doch auch hier kam es zu strukturellen Anpassungen der Vegetation und einem starken Rückgang der feuersensitiven Arten (z.B. Ulmen, Linden, Eschen, Ahorn), so dass bereits in der Bronzezeit (2200–850 v. Chr.), spätestens in der Eisenzeit (850–15 v. Chr.), die weniger störungsanfälligen Eichen (*Quercus*, kolline Stufe) und Buchen (*Fagus*, montane Stufe) klar dominierten (Abb. 1, Tinner und Ammann 2005). In dieser Zeit entstanden die offenen, unbewaldeten Flächen die noch heute die Kulturlandschaft prägen. Die Ackerfrüchte (z.B. Getreide) und deren Begleitflora nahmen in dieser Zeit stark zu, während gleichzeitig die Wälder zurückgedrängt wurden. Die Zeit ab dem Übergang Neolithikum/Bronzezeit (2300 v. Chr.) bis heute war immer wieder geprägt von Phasen verstärkter Rodungstätigkeit (z.B. durch Brandrodung) und Wiederbewaldungstendenzen, welche vermutlich mit klimatisch warmen, respektive kühleren Perioden, übereinstimmten (Tinner et al. 2003). Obwohl die Temperaturen in diesen letzten 11'500 Jahren im Mittel nur um  $\pm 1^\circ\text{C}$  schwankten (Heiri et al. 2004), scheinen die klimatischen Auswirkungen auf die Landschaft, die Vegetation, die Feuer und den Ackerbau beträchtlich. Dies kann dadurch erklärt werden, dass die relativ geringen Temperaturschwankungen mit starken bis sehr starken Schwankungen beim Niederschlag

einhergingen (Tinner et al. 1999, 2003, Tinner und Ammann 2005, Tinner und Lotter 2006).

Die Tieflagen des Rhonetals, die während des Holozäns im Gegensatz zum Rest der Schweiz nie einer bedeutenden Zunahme der Niederschläge ausgesetzt waren, weisen immer noch Vegetationsverhältnisse auf, die sonst andersorts nach dem Frühholozän (ca. 9500–7000 v. Chr.) verschwanden (z.B. Dominanz von *Pinus sylvestris* und *Quercus pubescens*) als sich mesophile Wälder mit *Fagus sylvatica* (Buche) und *Abies alba* (Weisstanne) ausbreiteten (Abb. 1). Neben der geringeren Veränderung der Niederschläge hängt die Resilienz (Elastizität) der Vegetation in der kollinen und montanen Stufe vermutlich auch damit zusammen, dass die kontinentalen Tieflandwälder des Wallis von Natur aus häufiger Bränden ausgesetzt sind, da Feuer unter kontinentalen Klimabedingungen wahrscheinlicher sind. Somit stellten die anthropogenen Brände eine geringere Veränderung gegenüber dem natürlichen Feuerregime dar als in anderen Regionen der Schweiz.

### Subalpine bis alpine Hochlagen der Nordalpen

Zwischen dem Brienersee und Grindelwald im Berner Oberland liegen auf einem Höhen transekt eine Reihe gut untersuchter Seen, welche die Vegetationsentwicklung in der subalpinen Stufe in den Nordalpen auf kalkhaltigem Gebiet gut repräsentieren: Hinterburgsee (1515 m ü. M., Heiri et al. 2003a, b), Sägistalsee (1935 m, Wick et al. 2003, Lotter und Birks 2003a, b), Bachalpsee (2265 m, Lotter et al. 2006) und Hagelseewli (2339 m, Lotter et al. 2000, Abb. 1). Die heutige Waldgrenze liegt durch den menschlichen Einfluss bedingt, unterhalb des Sägistalsees auf ca. 1800 m ü. M. Einzelne Fichten (*Picea abies*) und vereinzelt reliktsche Arven (*Pinus cembra*), kommen aber bis auf ca. 2200 m ü. M. vor.

Makrorestuntersuchungen zeigen, dass der Wald mit *Betula* (Birke), *Pinus cembra* (Arve) und *Pinus* (Föhre) den Hinterburgsee auf 1515 m ü. M. um 9000 v. Chr. erreichte. Dieser Waldtyp dominierte die subalpine Stufe bis um ca. 6200 v. Chr., dann mischte sich als Folge des Klimawandels (kühleres und feuchteres Klima; siehe Langzeit-Vegetationsentwicklung in den Tieflagen der Schweiz) *Abies alba* (Weisstanne) in die bestehenden Wälder. Erst ab ca. 4000 v. Chr. bis heute dominierte dann *Picea abies* (Fichte), während alle anderen Baumarten zurückgedrängt wurden (Heiri et al. 2003b). Leider fehlt am höhergelegenen Sägistalsee (1935 m ü. M.) der Nachweis, wann welche Bäume diese Höhenlage erreichten, da die Ablagerungen des Sägistalsees nur bis 7000 v. Chr. zurückreichen (Wick et al. 2003). In dieser Höhe herrschten nach 7000 v. Chr. *Pinus cembra* (Arve)–Wälder vor, in denen *Larix decidua* (Lärche)

vereinzelt vorkam (alle durch Makroreste nachgewiesen). Nach 6200 v. Chr. bildeten sich nahe der Waldgrenze Arven-Weisstannenmischwälder mit wenig Lärche. *Picea abies* (Fichte) gesellte sich um 4000 v. Chr. dazu. Weisstanne und Arve starben um 2000 v. Chr. als Folge von Bränden und Rodungsmassnahmen aus und wurden durch reine Fichtenwälder ersetzt, die noch heute die Landschaft dominieren (Abb. 1, Wick et al. 2003). Die ausgestorbenen Arven-Weisstannen-Fichtenmischwälder erreichten bei Grindelwald die Höhe von mindestens 2130 m ü. M. (Makroreste beim Moor Feld, Lotter et al. 2006). Sogar am Bachalpsee (2265 m ü. M.) sind vereinzelte Vorkommen von *Larix decidua* (Lärche), *Picea abies* (Fichte) und *Abies alba* (Weisstanne) nachgewiesen (Makroreste), diese Lokalität lag vermutlich an der Baumgrenze, wie kombinierte Pollen und Makrorestanalysen belegen (Lotter et al. 2006). Die für die natürliche Waldvegetation verheerenden Alprodnungen mittels Feuer, die die Verdrängung der natürlichen Vegetationsgemeinschaft zur Folge hatte, können somit bei Grindelwald ziemlich genau am Übergang Spätneolithikum/Frühbronzezeit datiert werden (2300–1700 v. Chr., Wick et al. 2003).

### Subalpine bis alpine Hochlagen der Zentralalpen

An einem Höhen transekt vom Simplon (2017 m ü. M.), dem Gouillé Rion (2303 m ü. M.), dem Gouillé Loéré (2503 m ü. M.) bis zur Lengi Egga (2557 m ü. M.), lässt sich anhand von Makroresten die Waldgrendynamik im Wallis über die letzten 11'500 Jahre gut zeigen (siehe Tinner und Theurillat 2003). Nach dem raschen Temperaturanstieg zu Beginn des Holozäns lag die Waldgrenze um 9300 v. Chr. bereits auf 2350 m ü. M., danach stieg sie in den nächsten Jahrhunderten um ca. 100 m höher an. Dieser offene Wald bestand vorwiegend aus *Larix decidua* (Lärche) und Sträuchern (z.B. *Juniperus nana* (*J. communis* ssp. *alpina*, Zwerg-Wacholder), *Dryas octopetala* (Silberwurz)). Ab ca. 7600 v. Chr. bildeten sich relativ geschlossene Arven-Lärchenwälder (mit Baumbirken, Kaltenrieder et al. 2005), die bis ca. 3000 v. Chr. weiterbestanden. Nach 3000 v. Chr. sank die Waldgrenze um 300 m, die Baumgrenze nur um ca. 100 m. Dies führte zu einer Ausdehnung des Gürtels mit einzelnen Bäumen auf ca. 300 m. Diese Ausdehnung des Waldgrenz-Ökotonns um 2500 v. Chr. wurde vorwiegend durch menschliche Massnahmen (Alpweiden) ausgelöst, die Absenkung der Baumgrenze um ca. 150 m nach 3000 v. Chr. war hingegen klimatisch bedingt (s. Abb. 1, Tinner und Theurillat 2003). Die heutige Waldgrenze im überwiegend silikatischen Untersuchungsgebiet liegt auf ca. 1900–2100 m ü. M. Die potentielle Waldgrenze dürfte mindestens noch 300–400 m höher liegen, je nach Gegend auf 2300–2400 m ü. M., abgesehen von speziellen Lagen, die

bezüglich Klima und Ökologie abweichen. Dies belegen einzelne freistehende oder in Gruppen wachsende Baumindividuen (Kaltenrieder et al. 2005). Der Hauptgrund für die höhere Lage der Waldgrenze in den Zentralalpen (Wallis, Engadin) im Vergleich zu den Randalpen (Nordalpen, Südalpen) oder einzelnen Bergen liegt im Massenerhebungseffekt und der hygrischen Kontinentalität (Landolt 1992, Tinner und Theurillat 2003).

Nicht nur der Waldgrenzbereich wurde durch den Menschen stark verändert, sondern auch Regionen der Zentralalpen die in tieferen Lagen der subalpinen Stufe liegen, wie z.B. im Engadin auf 1800 m ü. M. Die Daten aus dem Lej da San Murezzan (St. Moritzersee) zeigen für die Zeit bis ca. 3500 v. Chr. eine natürliche Waldvegetation bestehend aus *Picea abies* (Fichte), *Pinus sylvestris*/*P. mugo* (Wald-/Bergföhre), *Pinus cembra* (Arve) und *Larix decidua* (Lärche). Palynologische Kulturzeiger weisen auf erste Spuren neolithischer Veränderungen in der Vegetation hin. Eine tiefgreifende Vegetationsveränderung ist für die frühe Bronzezeit belegt. Hier führte die Besiedlung des Oberengadins um 2000 v. Chr. zu einer ausgeprägten Auflockerung des Waldes mit einer massiven Zunahme der Weide- und Kulturzeiger aber auch der Holzkohlepartikel, gleichzeitig hat sich auch hier wie im Wallis *Alnus viridis* (Grünerle) stark ausgebreitet (Gobet et al. 2004). Nach starken Waldbränden, die die Grünerlen markant begünstigten, breitete sich um 1700 v. Chr. der anthropogen bedingte Vegetationstyp der Lärchwiesen aus (Zoller und Brombacher 1984). Der starke menschliche Einfluss in dieser Höhenstufe auf die Landschaft blieb ab der Bronzezeit bis heute bestehen, wobei Phasen mit stärkerem menschlichen Einfluss gut mit klimatisch günstigeren Phasen übereinstimmen (Gobet et al. 2003), ähnlich wie in den Tieflagen des Mittellandes und der Südalpen (Tinner et al. 2003). Der stärkste Rückgang des Waldes fällt ins Mittelalter um 800 n. Chr. In den letzten 200 Jahren nimmt die Waldvegetation vermutlich als Folge des Nutzungsrückganges wieder zu.

Im Gegensatz zur allgemeinen Entwicklung wurden sehr abgelegene Gebiete wie der heutige Schweizer Nationalpark kaum anthropogen umgeprägt. In solchen Gebieten kam es zu keiner grossen Öffnung der Wälder, denn die Feuerregimes blieben bis in die Gegenwart weitgehend natürlich und waren für die Erhaltung der Artenvielfalt entscheidend. Paläoökologische Hinweise zeigen, dass natürliche Feuerstörungen durch das Holozän hindurch die Sukzessionsentwicklung zu Arvenwäldern immer wieder unterbrochen haben und damit zum Erhalt der Bergföhrenwälder bei Il Fuorn (Ofenpass) beigetragen haben (Stähli et al. 2006). Diese Bergföhrenwälder wurden vor der Studie von Stähli et al. (2006) mehrheitlich als Frühsukzessionsstadien als Folge von Rodungen im späten 19. Jahrhundert betrachtet (Parolini 1995, Zoller, 1995, Risch et al. 2004). Daher wurde angenommen, dass sie natürlicherweise bald

durch Arven-Lärchengemeinschaften ersetzt würden. Dies widerspricht aber nicht nur den paläoökologischen Erkenntnissen sondern auch der Einschätzung von Ellenberg (1996), der davon ausging, dass diese Bestände durchaus natürlich sind und vor den Eingriffen der Menschen existierten.

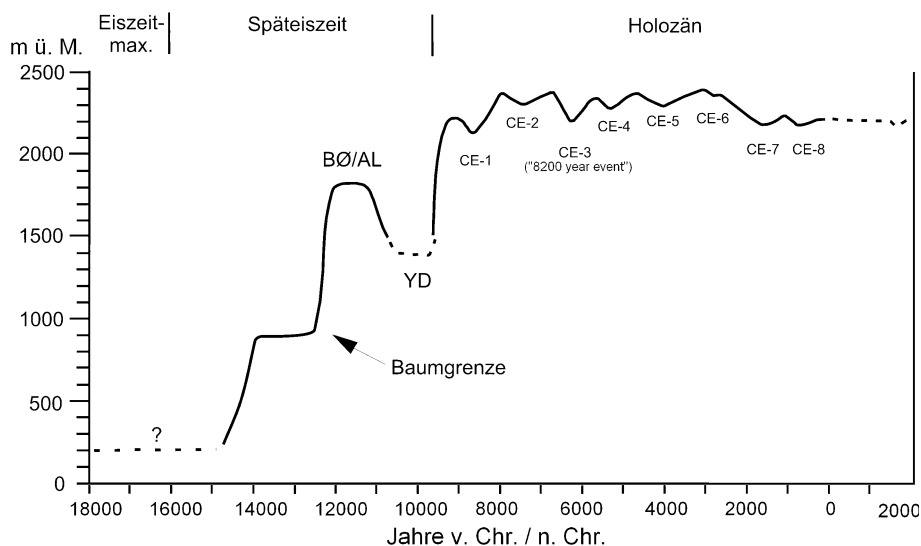
### Subalpine bis alpine Hochlagen der Südalpen

In der subalpinen Stufe konnte sich der Wald (z.B. Palughetto, Pian di Gembro), höchstwahrscheinlich als Folge eines starken Temperaturanstieges um ca. 12'500 v. Chr. zu Beginn des Böllings rasch bis auf 1800–1900 m ü. M. ausbreiten (Tinner und Vescovi 2007, siehe Abb. 2). Mit dem Klimarückschlag der Jüngeren Dryas um 10'500 v. Chr. kam es zu einer erneuten Öffnung der Wälder. Während der holozänen Klimaerwärmung um 9600 v. Chr. breiteten sich die wärmeliebenden Laubmischwälder (mit z.B. *Quercus* (Eichen), *Tilia* (Linden), *Ulmus* (Ulmen)) bis auf 1500 m ü. M. aus (Vescovi et al. 2007). Gleichzeitig stieg der Wald bis auf eine Höhe von 2100 m ü. M. an, ca. 1000 Jahre später war die höchste Ausdehnung des Waldes mit 2300 m ü. M. bereits erreicht (Wick und Tinner 1997, Tinner und Vescovi 2007). Nach kleineren klimatisch bedingten Schwankungen der Waldgrenze sank ab ca. 3000 v. Chr. die Waldgrenze infolge Weidenutzung ab (Abb. 1, Wick und Tinner 1997, Tinner und Vescovi 2007), vergleichbar mit der Situation in den Zentralalpen. Um 1200 v. Chr. waren Lagen auf 2100 m

schon weitgehend waldfrei. In der subalpinen Stufe auf 1800 m ü. M. begann der menschliche Einfluss nur unbedeutend früher. Eine Öffnung der Landschaft mit einer starken Ausbreitung von *Alnus viridis* (Grünerle) fand ebenfalls im Neolithikum um ca. 3500 v. Chr. statt (Della Casa 2000, Valsecchi et al. 2010). Die Ausbreitung der störungs- und kälteangepassten Grünerle ist in den Nord- und Zentralalpen auf ca. 4000 v. Chr. datiert (Tinner und Theurillat 2003, Wick et al. 2003) und als frühe Reaktion des Ökosystems auf neolithische Kulturmassnahmen (z.B. erste Brandrodungen, Überweidung) in den Alpen zu verstehen (Welten 1982). Eine klimatische Komponente (Abkühlung, Zunahme der Ozeanität, Zunahme der Niederschläge auch in Form von Schnee und dadurch mehr Lawinen) kann nicht ausgeschlossen werden, scheint aber nicht allein bestimmend (siehe auch Della Casa 2000).

### Was ist natürlich?

Die Landschaften der Schweiz haben sich nach dem Rückzug der Gletscher bis zum Beginn des Neolithikums vor ca. 7500 Jahren überwiegend in Abhängigkeit des Klimas entwickelt. Dabei spielte auch die Nähe zu möglichen eiszeitlichen Refugien eine Rolle (Kaltenrieder et al. 2009). Vom Tiefland bis zur Waldgrenze war die Vegetation in der Schweiz mehrheitlich durch dichten Wald geprägt (Zoller und Haas 1995). Ab 5500 v. Chr. wurden diese dichten Wälder durch anthropogene Brände geöffnet und geprägt.



**Abb. 2** Baumgrenzschwankungen der Südalpen als Beispiel für die Veränderungen der Alpen als ganze Region während der letzten 20'000 Jahre (nach Tinner und Vescovi 2007, verändert). BØ/AL: Bølling/Allerød (Warmphase) YD: Jüngere Dryas (Kaltphase im Spätglazial), CE – 1 bis CE – 8: Holozäne zentraleuropäische paläoklimatische Kaltphasen (nach Haas et al. 1998). CE – 3 entspricht dem „8200 year event“, welcher als stärkste

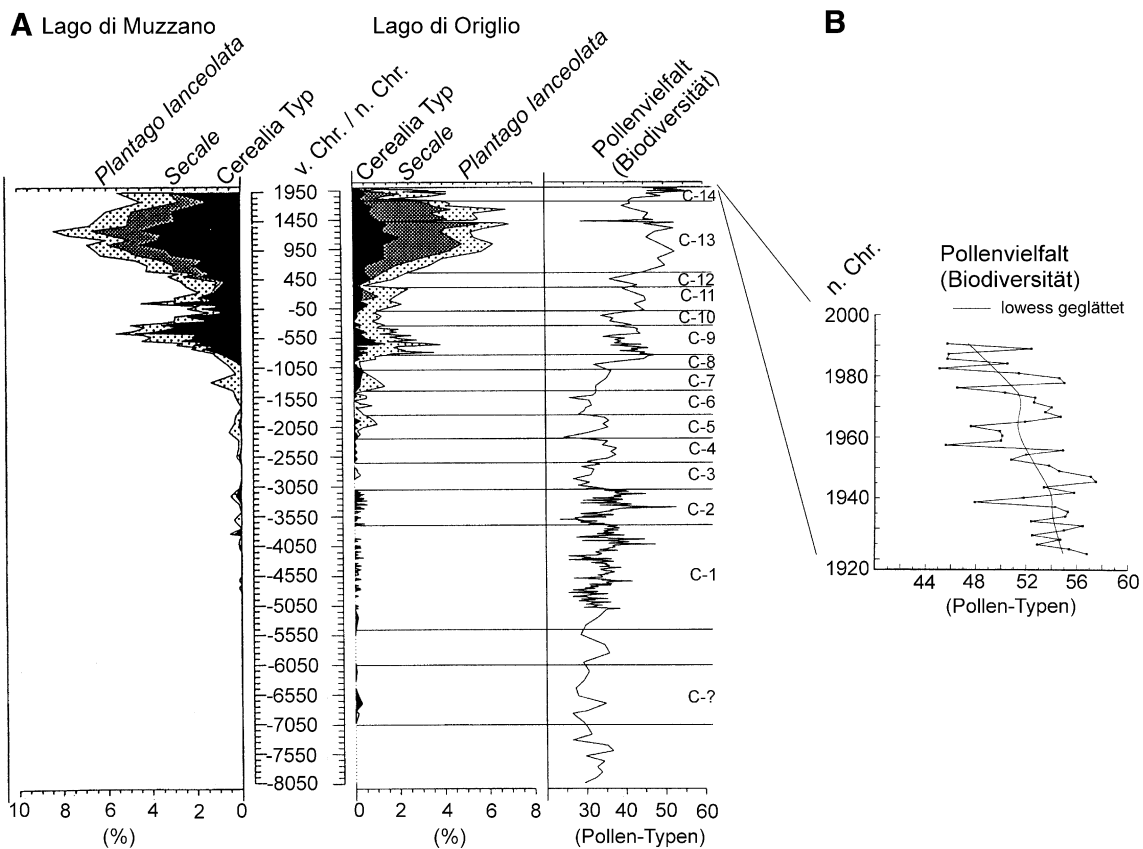
nordhemisphärische Holozäne Abkühlungsphase betrachtet wird und sich in Grönland, dem Nordatlantik, in Europa, in Nordamerika, etc. klar abzeichnet (s. z.B. Tinner und Lotter 2001, 2006). Während die Waldgrenze (oberste Vorkommen geschlossener Wälder) stark anthropogen gesenkt wurde blieb die Baumgrenze (oberste Vorkommen von Einzelbäumen oder kleinen Baumbeständen) im Gleichgewicht mit dem Klima (s. Tinner und Theurillat 2003)

Während Waldbrände im Neolithikum v.a. eine starke Verbuschung (z.B. *Corylus avellana* (Haselstrauch), *Betula* (Birken), *Salix* (Weiden), *Alnus* (Erlen)) auslösten, wurde das Feuer in der Bronze- und Eisenzeit auch zur Feldbewirtschaftung eingesetzt (Tinner et al. 2005). Von der Waldgrenze bis zum Tiefland entstanden durch das Feuer und die Nutzung neue Vegetationstypen, die das heutige Landschaftsbild prägen (siehe Abb. 1). Somit sind die meisten heute noch verbliebenen Wälder stark anthropogen überprägt und demnach ein Kulturerbe. Ihre Zusammensetzung widerspiegelt jahrtausend alte Wirtschaftsmassnahmen. Sie sind also weit entfernt von einem natürlichen oder quasi-natürlichen Zustand.

Vereinzelt existieren Relikte der ursprünglichen natürlichen Vegetation der Schweiz. Diese wurden in vegetationsökologischen Untersuchungen oft nicht als solche erkannt. Hierzu gehören reliktsche Weisstannenbestände in der kollinen Stufe der Südalpen, reliktsche Arven- und

Weisstannenbestände in der subalpinen Stufe der Nordalpen oder die Wälder der Aufrechten Bergföhre (*Pinus mugo ssp. uncinata* (oder *montana* oder *ssp. arborea*) im Fuortal (Ofenpass, Schweizerischer Nationalpark). Diese Beispiele zeigen, dass viele Baumarten ein Potenzial haben, natürliche Waldgesellschaften in bestimmten Teilen der Schweiz zu (ko-)dominieren, obwohl dies aus klassischer pflanzen- und vegetationsökologischer Sicht nicht abzuleiten ist.

Im Laufe der Jahrtausende hat die Vielfalt der Wälder stark abgenommen (Abb. 1), obwohl als Folge des menschlichen Einflusses die allgemeine Biodiversität zunahm (Abb. 3). Die mehr oder weniger stark ausgeprägte Dominanz einzelner Baumarten (z.B. *Castanea sativa* (Edelkastanie) auf Silikat und Mannaesche (*Fraxinus ornus*) und Hopfenbuche (*Ostrya carpinifolia*) auf Karbonat in der kollinen Stufe des Tessin, *Quercus* (Eichen) in der kollinen Stufe des Mittellandes, *Fagus sylvatica* (Rotbuche) in der montanen Stufe, *Picea abies* (Fichte) in der subalpinen



**Abb. 3** Biodiversitätsveränderungen als Folge des menschlichen Einflusses an einem Beispiel im Tessin (Tinner et al. 1998, 1999). Die Pollenvielfalt (pollen richness bestimmt durch rarefaction analysis) ist ein Proxy für die Biodiversität (Oldfield und Dearing 2003). C-1 bis C-14: Kulturphasen am Lago di Origlio. **a** Im Allgemeinen ist die Pflanzenvielfalt positiv mit der Landnutzung verbunden. Als Proxy für die Landnutzung wurden die drei repräsentativen Taxa *Plantago lanceolata* (Spitzwegerich), *Cerealia* (Getreide) und *Secale* (Roggen) ausgewählt. Beispielsweise nahm in der Eisenzeit (800–15 v. Chr)

und in der Römerzeit (ca. 15 v. Chr.–350 n. Chr.) die Biodiversität als Folge der intensiveren Landnutzung zu (C-9, C-11), während die Völkerwanderung (ca. 350–600 n. Chr.) zu einem Rückgang der Landnutzung führte (C-12), die mit einer Abnahme der Biodiversität verbunden war. **b** Im 20. Jahrhundert nahm die Biodiversität als Folge von Nutzungsrückgängen ab. Bedeutend war die fast vollständige Aufgabe der lokalen Produktion von Nutzpflanzen (z.B. Getreide, Reben) und die starke Verkleinerung der Viehbestände (Aufgabe von Mähwiesen und Weiden, Conedera et al. 1996, Tinner et al. 1998)



Stufe) ist vermutlich das Ergebnis jahrtausendealter Wirtschaftsmassnahmen, die durch paläoökologische Untersuchungen nachgewiesen werden konnten (Tinner und Ammann 2005). In der Schweiz wurde dieser paläoökologische Ansatz zum ersten Mal durch Zoller (1960, 1967) angewandt. Seine Untersuchungen veränderten das damalige Verständnis der Vegetations- und Pflanzenökologen radikal (Zoller 1967). Die bis anhin als natürlich geltende Edelkastanien-Bestände (*Castanea sativa*) der kollinen Stufe der Südalpen wurden von Zoller (1960) auf Grund paläoökologischer Daten als anthropogen erkannt. In den 1960er Jahren wurde auch erstmals die Natürlichkeit der subalpinen Fichtenwälder hinterfragt (Markgraf 1969).

Die Kenntnis der vergangenen Vegetationsentwicklung ermöglicht es, künftige Naturschutz- und Waldbaumassnahmen besser zu planen, indem diese nach der jeweiligen potentiellen natürlichen Vegetation ausgerichtet werden können. In Kombination mit vegetationsökologischen Ansätzen können waldbauliche Empfehlungen erlassen werden, um die verschiedenen Waldtypen naturnah zu gestalten und dabei die Walddienstleistungen (Schutz vor Naturgefahren, Waldbiodiversität und Erholung) zu optimieren. Soll hingegen die Kulturlandschaft erhalten bleiben, muss zuerst erkannt werden, welche Komponenten anthropogenen Ursprungs sind. Lärchwiesen, Kastanienwälder und Mannaeschen-Hopfenbuchenwälder gehören eindeutig dazu. Ohne die Nutzung, die zu ihrer Entstehung geführt hat, werden sie in Zukunft durch andere Pflanzengemeinschaften ersetzt werden.

Die hier vorgestellten paläoökologischen Ergebnisse deuten darauf hin, dass auch die Fichten-, Buchen- und Eichendominanz in den Schweizer Wäldern zumindest teilweise anthropogen bedingt ist. Dadurch stellt sich die Frage, wie empfindlich diese Wälder auf den künftigen globalen Wandel reagieren werden. Eine Kombination von Nutzungsänderungen und Klimawandel könnte insbesondere für die mesophilen Buchen- und Fichtenwälder der Schweiz schwerwiegende Folgen haben. Im extremen Fall könnten sie komplett verschwinden, eine Situation, die derjenigen des warmen und trockenen Frühholozäns (also der Zeit vor 6200 v. Chr.) entsprechen würde (Tinner und Lotter 2001, 2006). Angesichts der Dringlichkeit und Bedeutung solcher Szenarien sollten in Zukunft vermehrt Anstrengungen unternommen werden, damit die Pflanzenökologie, Vegetationsökologie, Paläoökologie und Modellierung zusammenarbeiten, um der Frage nachzugehen welche natürlichen Potenziale Pflanzenarten und -gemeinschaften haben. Eine solche interdisziplinäre Forschung unter Einbezug der Paläoökologie ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine zeitgemässe Planung zur Milderung der dramatischen Vegetationsveränderungen, die im Rahmen des Globalen Wandels stattfinden werden.

## Verdankungen

Wir danken Britta Allgöwer, Brigitta Ammann, Gabriele Carraro, Marco Conedera, Philippe Curdy, Walter Finsinger, Sabine Güsewell, Petra Kaltenrieder, André F. Lotter, Giorgio Moretti, Ebbe H. Nielsen, Jean-Claude Praz, Cesare Ravazzi, Werner E. Stöckli, Jean Paul Theurillat, Verushka Valsecchi, den Kantonen Tessin und Wallis und dem Schweizerischen Nationalfonds (SNF) für ihre grosse und stetige Unterstützung unserer paläoökologischen Forschung.

## References

- Ammann B, André M, Chaix L, Eicher U, Elias SA, Hofmann W, Oeschger H, Siegenthaler U, Tobolski K, Wilkinson B, Züggli H (1985) An attempt at a palaeoecological synthesis. *Diss Bot* 87:165–170
- Bellini C, Mariotti-Lippi M, Montanari C (2009) The Holocene landscape history of the NW Italian coasts. *Holocene* 19(8):1161–1172
- Burga CA, Perret R (1998) Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter. Ott Verlag, Thun
- Colombaroli D, Marchetto A, Tinner W (2007) Long-term interactions between Mediterranean climate, vegetation and fire regime at Lago di Massaciucoli (Tuscany, Italy). *J Ecol* 95:755–770
- Conedera M, Marcozzi M, Jud B, Mandallaz D, Chatelain F, Frank C, Kienast F, Ambrosetti P, Corti G (1996) Inceni boschivi al Sud delle Alpi: passato, presente e possibili sviluppi futuri. vdf Hochschulverlag ETH Zürich
- Della Casa P (2000) Mesolcina praehistorica. Mensch und Naturraum in einem Bündner Südalpentale vom Mesolithikum bis in römische Zeit. Universitätsforschungen zur Prähistorischen Archäologie 67. Bonn, Habelt
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- Gobet E, Tinner W, Hubschmid P, Jansen I, Wehrli M, Ammann B, Wick L (2000) Influence of human impact and bedrock differences on the vegetational history of the Insubrian Southern Alps. *Veget Hist Archaeobot* 9:175–187
- Gobet E, Tinner W, Hochuli PA, van Leeuwen JFN, Ammann B (2003) Middle to Late Holocene vegetation history of the Upper Engadine (Swiss Alps): the role of man and fire. *Veget Hist Archaeobot* 12(3):143–163
- Gobet E, Hochuli PA, Ammann B, Tinner W (2004) Vom Urwald zur Kulturlandschaft des Oberengadins—Vegetationsgeschichte der letzten 6200 Jahre. *Jahrb Schweiz Ges Ur- und Frühgeschichte* 87:255–270
- Gobet E, Tinner W, Bigler C, Hochuli PA, Ammann B (2005) Early-Holocene afforestation processes in the lower subalpine belt of the Central Swiss Alps as inferred from macrofossil and pollen records. *Holocene* 15(5):672–686
- Gräimlich LJ, Sugita S, Brubaker LB, Card VM (2005) Paleoperspectives in ecology. *Ecology* 86:1667–1668
- Haas JN, Richoz I, Tinner W, Wick L (1998) Synchronous holocene climatic oscillations recorded on the Swiss Plateau and at timberline in the Alps. *Holocene* 8:301–309
- Heiri C, Lotter AF, Hausmann S, Kienast F (2003a) A chironomid-based Holocene summer air temperature reconstruction from the Swiss Alps. *Holocene* 13(4):477–484

- Heiri O, Wick L, van Leeuwen JFN, van der Knaap WO, Lotter AF (2003b) Holocene tree immigration and chironomid fauna of a small Swiss subalpine lake (Hinterburgsee, 1515 m asl). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 189(1–2):35–53
- Heiri O, Tinner W, Lotter A (2004) Evidence for cooler European summers during periods of changing meltwater flux to the North Atlantic. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(43):15285–15288
- Hofstetter S, Tinner W, Valsecchi V, Carraro G, Conedera M (2006) Lateglacial and holocene vegetation history in the Insubrian Southern Alps—new indications from a small-scale site. *Veget Hist Archaeobot* 15(2):87–98
- Kaltenrieder P, Tinner W, Ammann B (2005) Long-term vegetation history at timberline in the Swiss Alps (Alpe d'Essertse, VS). *Bot Helvetica* 115(2):137–154
- Kaltenrieder P, Belis CA, Hofstetter S, Ammann B, Ragazzi C, Tinner W (2009) Environmental and climatic conditions at a potential Glacial refugial site of tree species near the Southern Alpine glaciers. New insights from Multiproxy sedimentary studies at Lago della Costa (Euganean Hills, Northeastern Italy). *Quat Sci Rev* 28:2647–2662
- Keller O, Krayss E (2005) Der Rhein-Linth-Gletscher im letzten Hochglazial. *Vierteljahrsschrift der Naturf Ges in Zürich* 150(3–4):69–85
- Küster H (2005) Das ist Ökologie. Die biologischen Grundlagen unserer Existenz, CH Beck, München
- Küttel M (1990) Der subalpine Schutzwald im Urserental: Ein inelastisches Ökosystem. *Bot Helv* 100:183–197
- Landolt E (1992) Unsere Alpenflora. Schweizer Alpenclub, Brugg
- Lang G, Tobolski K (1985) Hobschensee: Late-Glacial and Holocene environment of a lake near the timberline. *Diss Bot* 87:209–228
- Lotter AF (1999) Late-glacial and Holocene vegetation history and dynamics as shown by pollen and plant macrofossil analyses in annually laminated sediments from Soppensee, central Switzerland. *Veget Hist Archaeobot* 8:165–184
- Lotter AF, Birks HJB (2003a) Holocene sediments of Sägistalsee, a small lake at the present-day tree-line in the Swiss Alps. *J Paleolimnol* 30(3):253–260
- Lotter AF, Birks HJB (2003b) The Holocene palaeolimnology of Sägistalsee and its environmental history—a synthesis. *J Paleolimnol* 30(3):333–342
- Lotter AF, Hofmann W, Kamenik C, Lami A, Ohlendorf C, Sturm M, van der Knaap WO, van Leeuwen JFN (2000) Sedimentological and biostratigraphical analyses of short sediment cores from Hagelseewli (2339 m a.s.l.) in the Swiss Alps. *J Limnol* 59(1):53–64
- Lotter AF, Heiri O, Hofmann W, van der Knaap WO, van Leeuwen JFN, Walker IR, Wick L (2006) Holocene timber-line dynamics at Bachalpsee, a lake at 2265 m a.s.l. in the northern Swiss Alps. *Veget Hist Archaeobot* 15(4):295–307
- Markgraf V (1969) Moorkundliche und vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an einem Moorsee an der Waldgrenze im Wallis. *Bot Jahrb* 89:1–63
- Mix AC, Bard E, Schneider R (2001) Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Q Sci Rev* 20:627–657
- Moore PD, Webb JA, Collinson ME (1991) Pollen analysis, Oxford
- Oldfield F, Alverson KD (2003) The societal relevance of paleoenvironmental research. In: Alverson KD, Bradley RS, Pedersen TF (Hrsg.) *Paleoclimate, global change and the future*. Springer, Berlin S 1–11
- Oldfield F, Dearing JA (2003) The role of human activities in past environmental change. In: Alverson KD, Bradley RS, Pedersen TF (Hrsg.) *Paleoclimate, global change and the future*. Springer, Berlin S 143–162
- Overpeck J, Whitlock C, Huntley B (2003) Terrestrial biosphere dynamics in the climate system: past and future. In: Alverson KD, Bradley RS, Pedersen TF (Hrsg.) *Paleoclimate, global change and the future*. Springer, Berlin S 81–103
- Parolini JD (1995) Zur Geschichte der Waldnutzung im Gebiet des heutigen Schweizerischen Nationalparks. Doktorarbeit, ETH Zürich
- Richoz I (1998) Etude paléocéologique du lac de Seedorf (Fribourg, Suisse). Histoire de la végétation et du milieu durant l'Holocène: le rôle de l'homme et du climat. *Diss Bot* 293:1–177
- Risch AC, Schütz M, Krüsi M, Kienast F, Wildi O, Bugmann H (2004) Detecting successional changes in long-term empirical data from subalpine conifer forests. *Plant Ecol* 172:95–105
- Stähli M, Finsinger W, Tinner W, Allgöwer B (2006) Wildfire history and fire ecology of the Swiss National Park (Central Alps): new evidence from charcoal, pollen and plant macrofossils. *Holocene* 16(6):805–817
- Tinner W, Ammann B (2005) Long-term responses of mountain ecosystems to environmental changes: Resilience, adjustment, and vulnerability. In: Huber UM, Bugmann H, Reasoner M (Hrsg.) *Global change and mountain research—state of knowledge overview*. Springer, Dordrecht, S 133–144
- Tinner W, Kaltenrieder P (2005) Rapid responses of high-mountain vegetation to early Holocene environmental changes in the Swiss Alps. *J Ecol* 93(5):936–947
- Tinner W, Lotter AF (2001) Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29(6):551–554
- Tinner W, Lotter AF (2006) Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quat Sci Rev* 25(5–6):526–549
- Tinner W, Theurillat JP (2003) Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecocline in the Swiss Central Alps during the past 11, 500 years. *Arct Antarct Alp Res* 35(2):158–169
- Tinner W, Vescovi E (2007) Ecologia e oscillazione del limite degli alberi nelle Alpi dal Pleniglaciale al presente. *Studi Trent. Sci Nat Acta Geol* 82:7–15
- Tinner W, Ammann B, Germann P (1996) Treeline fluctuations recorded for 12'500 years by soil profiles, pollen, and plant macrofossils in the Central Swiss Alps. *Arct Alp Res* 28(2):131–147
- Tinner W, Conedera M, Ammann B, Gäggeler HW, Gedye S, Jones R, Sägesser B (1998) Pollen and charcoal in lake sediments compared with historically documented forest fires in southern Switzerland since AD 1920. *Holocene* 8:31–42
- Tinner W, Hubschmid P, Wehrli M, Ammann B, Conedera M (1999) Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *J Ecol* 87:273–289
- Tinner W, Lotter AF, Ammann B, Conedera M, Hubschmid A, van Leeuwen JFN, Wehrli M (2003) Climatic change and contemporaneous land-use phases north and south of the Alps 2300 BC to 800 AD. *Quat Sci Rev* 22:1447–1460
- Tinner W, Conedera M, Ammann B, Lotter AF (2005) Fire ecology north and south of the Alps since the last ice age. *Holocene* 15(8):1214–1226
- Valsecchi V, Carraro G, Conedera M, Tinner W (2010) Late Holocene vegetation and land-use dynamics in the Southern Alps (Switzerland) as a basis for nature protection and forest management. *Holocene* 20(4):483–495
- van Leeuwen JFN, Froyd CA, van der Knaap WO, Coffey EE, Tye A, Willis KJ (2008) Fossil pollen as a guide to conservation in the Galapagos. *Science* 322:1206–1206
- Vescovi E, Ravazzi C, Arpenti E, Finsinger W, Pini R, Valsecchi V, Wick L, Ammann B, Tinner W (2007) Interactions between climate and vegetation during the Lateglacial period as recorded by lake and mire sediment archives in Northern Italy and Southern Switzerland. *Quat Sci Rev* 26(11–12):1650–1669

- Vescovi E, Ammann B, Ravazzi C, Tinner W (2010a) A new Late-glacial and Holocene record of vegetation and fire history from del Greppo, northern Apennines, Italy. *Veget Hist Archaeobot* 19(3):219–233
- Vescovi E, Kaltenrieder P, Tinner W (2010b) Late-glacial and Holocene vegetation history of Pavullo nel Frignano (Northern Apennines, Italy). *Rev Palaeobot Palynol*
- Wegmüller S, Lotter AF (1990) Palynostratigraphische Untersuchungen zur spät – und postglazialen Vegetationsgeschichte der nordwestlichen Kalkvoralpen. *Bot Helv* 100:37–73
- Welten M (1982) Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern-Wallis. *Denkschr Schweiz Naturf Ges* 95:1–104
- Wick L (1994a) Vegetation development and human impact at the forest limit: palaeoecological studies in the Splügen pass area (Northern Italy). In: Biagi P, Nandris J (Hrsg.): highland zone exploitation in Southern Europe. Monografie die “Natura Bresciana” 20:123–132
- Wick L (1994b) Early – Holocene Reforestation and vegetation change at a lake near the Alpine forest limit: Lago Basso (2250 m asl), Northern Italy in Lotter AF, Ammann B (Hrsg): Festschrift Gerhard Lang. *Diss Bot* 234:555–563
- Wick Olatunbosi L (1996) Spät – und Postglaziale Vegetationsgeschichte in den Südalpen zwischen Comersee und Splügenpass (Norditalien), Doktorarbeit, Universität Bern
- Wick L, Tinner W (1997) Vegetation changes and timberline fluctuations in the Central Alps as indicators of Holocene climatic oscillations. *Arct Alp Res* 29(4):445–458
- Wick L, van Leeuwen JFN, van der Knaap WO, Lotter AF (2003) Holocene vegetation development in the catchment of Sägistal-see (1935 m asl), a small lake in the Swiss Alps. *J Paleolimnol* 30(3):261–272
- Willis KJ, Birks HJB (2006) What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science* 314(5803):1261–1265
- Zoller H (1960) Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte der insubrischen Schweiz. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 83:45–156
- Zoller H (1967) Pollenanalytische Untersuchungen zum Kastanienproblem am Alpen-Südfuss. In: Tüxen R (Hrsg.) *Pflanzensoziologie und Palynologie*. Verlag Dr. W. Junk, Den Haag. 48–55
- Zoller H (1995) Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks, Erläuterungen Nationalparkforschung in der Schweiz, 85
- Zoller H, Brombacher Ch (1984) Das Pollenprofil Chavlus bei St. Moritz – ein Beitrag zur Wald- und Landwirtschaftsgeschichte im Oberengadin. In: G. Lang (Hrsg.) *Festschrift für Max Welten*. *Diss Bot* 72:377–398
- Zoller H, Haas JN (1995) War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt? *Schweiz Z Forstwes* 146(5):321–354
- Zoller H, Kleiber H (1971) Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in der montanen und subalpinen Stufe der Tessintäler. *Verh Naturf Ges Basel* 81(1):90–154