Verbreitung der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) in der Lärchenzone Zentralsibiriens

Diplomarbeit vorgelegt von Henrike Wagner aus Stade

angefertigt im

Albrecht von Haller Institut für Pflanzenwissenschaften

an der Biologischen Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen

2010

Referent:	Prof. Dr. M. Hauck
Korreferent:	PD Dr. Karsten Wesche
Abgabe der Diplomarbeit:	20.04.2010
Mündliche Prüfung:	30.04.2009

Inhaltsverzeichnis

1.	Zusammenfassung	1
2.	Summary	2
3.	Einleitung	3
	3.1 Boreale Nadelwälder mit dem Schwerpunkt Zentralsibirien	3
	3.2 Klimaveränderungen im borealen Nadelwald	5
	3.3 Bestandesentwicklung von Wäldern	6
	3.3.1 Grundsätze der Bestandesentwicklung	6
	3.3.2 Einwanderungsprozesse der Sibirischen Fichte in die Lärchenwäldern	
	Zentralsibiriens	8
4.	Material und Methoden	LO
	4.1 Untersuchungsgebiet 1	LO
	4.1.1 Geologie und Böden1	LO
	4.1.2 Klima 1	1
	4.1.3 Vegetation 1	12
	4.2 Aufnahmeflächen 1	12
	4.3 Beschreibung der Untersuchungsflächen 1	16
	4.3.1 Fichten-Lärchen-Mischbestände 1	16
	4.3.2 Lärchenbestände 1	18
	4.4 Feuerereignisse auf den Untersuchungsflächen 1	19
	4.5 Standortanalyse 1	۱9
	4.6 Vegetationsaufnahme 2	20
	4.7 Erfassung der Fichten-Bestandesstruktur	21
	4.7.1. Stammdurchmesser in 10 und 130 cm Höhe und Baumhöhe 2	21
	4.7.2 Fruchtanzahl 2	21

4.7.3 Schadklassen2	1
4.8 Dendrochronologische Beprobung und Auswertung2	2
4.8.1 Auswahl der beprobten Bäume2	2
4.8.2 Auswertung der dendrochronologischen Proben2	3
4.8.3 Klimasensitivität2	5
4.9 Modellierung von Baumhöhe, Alter und Höhenzuwachs2	5
4.9.1 Baumhöhenmodell2	5
4.9.2 Altersmodell2	6
4.10 Bestandesstruktur und -entwicklung2	7
4.11 Grafiken und Statistik2	7
5. Ergebnisse	8
5.1 Beschreibung der Untersuchungsflächen in Bezug auf die Standortfaktoren und	
die Vegetation2	8
5.1.1 Mächtigkeit der Bodenauflage, Auftautiefe des Permafrostbodens und	0
5 1 2 Vagatation	0 0
5.1.2 Vegetation	U
Lärche	2
5.1.4 Auswirkung des Zeitpunkt des letzten Waldbrandes auf den Deckungsgrad	
von Fichte und Lärche	5
5.2 Modellierung des Alters und der Baumhöhe von Picea obovata	6
5.2.1 Höhenmodellierung3	6
5.2.2 Altersmodellierung3	7
5.3 Bestandesstruktur der Fichtenbestände	9
5.3.1 Schadklassen	0

5.3.2 Baumhöhenverteilung	. 40
5.3.3 Häufigkeit von Altersklassen	. 42
5.3.4 Fruchtung	. 45
5.4 Dendrochronologische Auswertung der Jahrringkurven	. 47
5.5 Klimasensitivität der Sibirischen Fichte	. 49
6. Diskussion	. 51
 6.1 Liefern die räumliche Struktur und die Altersklassenverteilung fluss-ferner Fichtenbestände in Zentralsibirien Hinweise auf eine aktuelle Ein-wanderung der Sibirischen Fichte in Lärchenwälder? 6.1.1 Einwanderung und Vorkommen von Picea obovata	r . 51 . 51
6.2 Welshen Finfluss haben snazifische Standartfalteren auf das Ver kommen und	. JZ
Wachstum von Fichte?	ړ 55 .
6.3 Spiegelt sich das postulierte Ausbreitungsverhalten der Fichte in der Wachstumsraten der Fichte wieder und welche Rolle spielen dabei Unter-schiede ir	า า
der Klimasensitivität von Picea obovata und Larix gmelinii?	. 57
6.3.1 Stammzuwachs	. 57
6.3.2 Einfluss des Klimas auf den Stammzuwachs	. 58
6.4 Ausblick	. 60
Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen im Text	. 61
Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen im Anhang	. 63
Literaturverzeichnis	. 64
Danksagung	. 71
Anhang	I

Abkürzungsverzeichnis

AK	Altersklasse
BHD	Brusthöhendurchmesser
D	Durchmesser
DP	Dendrochronologische Probennahme
FED	Federmoose
FEU	Feuermoose
FK	Fruchtklasse
FOF	foliose Flechten
FRF	fruticose Flechten
GF	große Farne
GK	große Krautige
GP	Großplot
нк	Höhenklasse
k.a.	keine Angabe
k.d.	keine Daten
KF	kleine Farne
КК	Kleine Krautige
m ü. NN	Meter über Normal-Null (über dem Meeresspiegel)
MZS	Moorzwergsträucher
n	Stichprobengröße
SA	Schadensart
SF	Standort Fichte
SK	Schadklasse
SL	Standort Lärche
TR	Transekt
WZS	Waldzwergsträucher

1. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird die Populationsentwicklung von *Picea obovata* (Sibirische Fichte) im Lärchenwald von Zentralsibirien, mit der dominanten Art *Larix gmelinii* (Dahurische Lärche), untersucht. Ziel der Arbeit war (1.) die räumliche Struktur und die Altersklassenverteilung flussferner Fichtenbestände zu analysieren und Hinweise auf eine aktuelle Einwanderung der Fichte zu finden (2.) den Einfluss der spezifischen Standortfaktoren (a.) Zeit seit dem letzten Waldbrand, (b.) Auftautiefe des Permafrosts, (c.) Mächtigkeit der Bodenauflage und (d.) Totholzanteil auf das Vor-kommen und Wachstum der Fichten zu charakterisieren, und (3.) Unterschiede zwischen dem Wachstum und der Klimareaktion der Fichte und der Lärche heraus-zuarbeiten.

Hierfür wurde für flussferne Fichtenpopulationen in der Region Tura, Russland, eine Inventur durchgeführt. Anhand von Stammproben wurden dendrochronologisch Alters- und Zuwachsbestimmungen durchgeführt. Mit einem Modell für die Berechnung des Alters aus der Baumhöhe wurde die Altersstruktur der einzelnen Populationen analysiert. Außerdem wurden die Auswirkungen der Standortfaktoren und der Vegetation im Unterwuchs auf die Deckungsgrade von Fichten und Lärchen in Lärchen-Fichtenmischbeständen und reinen Lärchenbeständen untersucht.

Es konnte gezeigt werden, dass die Fichtenpopulationen seit mindestens 260 Jahren bestehen und sich kontinuierlich regenerieren. Sie stammen nicht, wie vielfach an-genommen, von einem einzelnen Ausbreitungsereignis. Es wurden Fichten gefunden, die bei dem letzten Waldbrand nicht verbrannt sind. Nach einem Brand zeigten die Fichtenpopulationen eine verstärkte Regeneration und Jungbäume etablierten sich zeitgleich mit dem Lärchenjungwuchs. Seit 1980 zeigt sich eine Abnahme in der mittleren Jahrringweite, was auf veränderte Wachstumsprozesse durch eine Klimaveränderung hindeutet.

Als signifikant negativ mit dem Deckungsgrad der Fichte korrelierter Standortfaktor hat sich die Auftautiefe des Permafrosts erwiesen. Es zeigte sich zudem die Tendenz, dass der Deckungsgrad der Fichte mit der Zeit seit dem letzten Waldbrand steigt.

2. Summary

The population dynamics of *Picea obovata* (Siberian spruce) in central Siberian larch forest with the dominant tree species *Larix gmelinii* (Dahurican larch) are studied. The aim of this study was (1.) to analyze the spatial structure and age-class distribution of spruce populations and to find evidence for current spreading of spruce, (2.) to find site-specific factors (a.) time since fire, (b.) thawing depth of permafrost, (c.) height of organic layer and (d.) dead wood portion) determining the occurrence and growth of spruce, and (3.) to specify differences in growth and climate reaction of spruce and larch in Central Siberia.

Therefore, an inventory was performed on spruce populations growing far from river sites in the region of Tura, Russia. Tree ages and radial growth were estimated by dendrochronological methods. A model for age calculations from tree height was used to determine population age structures. Furthermore, the impact of site characteristics and ground vegetation on the coverage of spruce and larch in spruce-larch mixed stands and pure larch stands were estimated.

This study showed that non-riverine populations of spruce exist and regenerate for >260 years in Central Siberia. The stands did not originate from single spreading events as commonly suggested. Spruce trees which survived the last forest fire were present. In post-fire succession stages, spruce population showed enhanced regeneration and seedlings of spruce could establish at the same time as larch seedlings. Since 1980 mean tree-ring width was found to be reduced; a sign for changed growth conditions under climate change.

The thawing depth of permafrost was found to be significantly negative correlated with spruce coverage while spruce occurrence was enhanced if the last forest fire dated back longer.

3. Einleitung

Klimaszenarien prognostizieren für das 21. Jahrhundert einen signifikanten Temperaturanstieg, sowie eine Änderung der Niederschlagsmengen und deren saisonaler und räumlicher Verteilung (Hansen et al. 1999; IPCC 2007; Soja 2007). Die stärksten Klimaveränderungen werden für die nördlichen Breitengrade vorhergesagt.

Es wird erwartet, dass die Klimaveränderungen weitreichende direkte und indirekte Auswirkungen auf Ökosystemleistungen (z.B. Klimaregulation und Kohlenstoffspeicherung) bestehender Ökosysteme haben werden (Wirth et al. 2002b; McGuire et al. 2006). Damit gehen Veränderungen in den Verbreitungsgebieten von Arten und den Artenzusammensetzungen einher. Vegetationsveränderungen wiederum können einen positiven Rückkoppelungseffekt auf die Klimaveränderungen haben (Chapin III et al. 2005; Tchebakova et al. 2009). Ungeachtet ihrer Bedeutung für die Vorhersage der Klimaentwicklung sind Veränderungen in der Vegetation und die zugrunde liegenden Ursachen jedoch in vielen Ökosystemen bislang wenig untersucht. Sie sind auch für den zentralsibirischen Lärchenwald von Bedeutung, wo vermutet wird, dass sich die Sibirische Fichte (*Picea obovata* Ledeb.) durch verbesserte Wachstumsbedingungen im Zuge von Klimaveränderungen weiter ausbreiten kann (Kharuk et al. 2005, 2007). Dieses wird im weiteren Verlauf das zentrale Thema dieser Arbeit darstellen.

3.1 Boreale Nadelwälder mit dem Schwerpunkt Zentralsibirien

Mit einer Ausdehnung von 12 Mio. km² ist der boreale Nadelwald für das globale Klima und dessen Entwicklung von entscheidender Bedeutung. Er ist vor allem im Bereich des Permafrostes ein wichtiger Kohlenstoffspeicher (Goldammer und Stocks 2000; Bresinsky 2008). Der boreale Nadelwald zeichnet sich durch ein kalt-kontinentales Klima mit langen Wintern und kurzen Sommern aus (Bonan und Shugart 1989). Neben der Länge der Vegetationsperiode sind Vegetationsbrände und Dauerfrostböden entscheidende ökologische Faktoren (Schulze et al. 1995; Abaimov et al. 1997; Kasischke et al. 2000; Osawa und Zyryanova. 2010). Die Vegetationsbrände beeinflussen die Waldentwicklung, Albedo und biogeochemischen Kreisläufe (Wirth et al. 1999, 2002b; Goetz et al. 2006; McGuire et al 2006), sind aber auch essentiell für den Nährstoffkreislauf und die Regeneration dieser Wälder (Schmidt 2003). Das Feuerintervall bestimmt die Altersstruktur (Wirth et al. 2002a), die Artenzusammensetzung und -physiognomie der borealen Wälder (Bonan und Shugart 1989).

In Russland haben sich großflächig einheitlich aufgebaute und aus wenigen Arten bestehende Waldbestände herausgebildet (Shvidenko und Nilsson 2000). Sieben Baumgattungen dominieren 87% der russischen Waldfläche. Zu den vorkommenden Nadelgehölzen zählen die Gattungen und Arten Lärche (*Larix* spp., 37,3%), Wald-Kiefer (*Pinus* sylvestris, 16,2%), Fichte (*Picea* spp., 10,7%), Zirbel-Kiefer (Pinus sibirica, 5,6%) und Tanne (*Abies* spp., 2,0%). Zu den häufig vertretenen Laubbaumarten zählen Birken (*Betula* spp., 12%) und Erlen (*Alnus* spp., 2,7%). Außerdem kommen in geringem Anteil Pappeln (*Populus* spp.) und Weiden (*Salix* spp.) vor. Von Lärchen und Wald-Kiefern dominierte Wälder werden als helle Taiga bezeichnet, Wälder mit den Hauptbaumarten Tanne, Fichte und Zirbel-Kiefer als dunkle Taiga. Die vorkommenden Baumarten sind an einen spezifischen Feuerzyklus, der zwischen 30 und 300 Jahren variieren kann, angepasst; sie können einen Brand entweder überleben oder weisen nach einem Brand eine gute Regenerationsfähigkeit auf (Bonan 1992).

In Zentralsibirien dominieren aufgrund der häufigen Waldbrände, geringen Wintertemperaturen und Dauerfrostböden Lärchenwälder. Es handelt sich um eines der wenigen Waldökosysteme auf Permafrostböden (Schulze et al. 2002; Zyryanova et al. 2010). Der Boden taut nur in den Sommermonaten zu einem Teil auf, wodurch das Wurzelwachstum und die Nährstoff- und Wasseraufnahme in der so entstehenden "aktiven Zone" ermöglicht wird. Die Wasserversorgung der sommertrockenen Wälder wird hauptsächlich durch das langsame Tauen des Permafrosts sichergestellt (Walter und Breckle 1999).

Die dominanten Baumarten Ostsibieriens sind *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. und *L. cajanderi* Mayer (Kajimoto et al. 2006). Andere Baumarten spielen unter den gegenwärtigen klimatischen Bedingungen eine untergeordnete Rolle (Zyryanova et al. 2010). Während die Sibirische Fichte (*Picea obovata*) in West- und Zentralsibirien eine vorherrschende Rolle spielen kann, kommt sie in Ost- und Nordsibirien hauptsächlich als beigemischte Baumart vor. Obwohl sie die gegebenen klimatischen Bedingungen toleriert (Kulagin et al. 2006) erlangt sie bislang nur auf kühl-feuchten bis wassergesättigten und tiefgründigen Standorten (z.B. in Flusstälern) die Vorherrschaft (Nikolov und Helmisaari 1992). Nur vereinzelt sind Fichtenpopulationen an flussfernen Standorten dokumentiert (z.B. Osawa und Zyryanova 2010). Es ist unbekannt, ob es sich hierbei um "Vorposten" einer Ausbreitung der Fichte in Lärchenwälder,

4

um stabile Subpopulation auf kleinräumigen Sonderstandorten oder um unter günstigeren Wachstumsbedingungen entstandene Reliktstandorte handelt.

P. obovata ist durch ihre dünne Borke kaum feuerresistent. In Wäldern, in denen sie dominiert kommen Waldbrände selten vor. Sie kann Brände in feuchteren Bereichen in der Nähe von Wasserläufen überleben und von dort aus regenerieren (Gromtsev 2002). Als schattentolerante Art kann sie auch in späteren Sukzessionsstadien in eine Fläche einwandern.

Charakteristische Eigenschaften der Lärche und der Fichte sind in Tabelle 3-1 zusammengefasst.

Eigenschaft	Lärche (<i>Larix gmelinii</i>)	Fichte (<i>Picea obovata</i>)
Frosttoleranz (Frostschadensintervall)	sehr hoch (2,4 Jahre)	hoch (1,5 Jahre)
Feuertoleranz (Borkendicke)	tolerant (3 cm)	nicht tolerant (1-1,5 cm)
Lichtbedürfnis	Lichtart	Schattenart
Trockenstresstoleranz	tolerant	nicht tolerant
Nährstoffbedürfnis	anspruchslos	mäßig bedürftig
Alter für Samenproduktion	15 -30 Jahre	k.a.
Mastjahresrhythmus	3 Jahre	3 - 13 Jahre

Tabelle 3-1: Unterschiede zwischen der Lärche (*L. gmelinii*) und der Fichte (*P. obovata*) nach Shugart et al. (1992) und Gurskaya und Shiyatov (2006; k.a., keine Angabe).

3.2 Klimaveränderungen im borealen Nadelwald

Zwischen 1951 und 2004 wurde in Zentralsibirien ein Temperaturanstieg von 1,8°C nachgewiesen (Baltzer et al. 2007). Bis zum Ende des 21. Jahrhundert werden ein Temperaturanstieg von 4,3 - 5,0°C und eine Erhöhung des Gesamtjahresniederschlags um 18% erwartet (IPCC 2007). Durch die Erwärmung und Änderungen im Niederschlagsregime verändern sich sowohl der Feuerzyklus als auch die Permafrostbedingungen (Wirth et al. 1999, 2008; Flannigan et al. 2001), was wiederum durch die Veränderungen in der Kohlenstoffumsetzung und -speicherung, Albedo und sensiblen Wärmeproduktion zu einer globalen Temperaturreaktion führen kann (Amiro et al. 2006).

Es ist bislang unzureichend dokumentiert, welche Auswirkungen die bereits eingetretenen oder prognostizierten Klimaveränderungen auf die Vegetation der sibirischen Taiga haben (Johnson et al. 1998). In vielen Taigaregionen wurde die Zunahme von Waldbränden nachgewiesen (Auclair und Carter 1993; Groisman et al. 2007); die Temperaturerhöhung führt zu einer Verlängerung der Feuersaison (Balzter et al. 2007). Durch eine erhöhte Feuerhäufigkeit verringert sich das mittlere Alter der Waldbestände (Johnson 1995; Fauria und Johnson 2008) und es kommt zu einem verstärkten Auftauen der Dauerfrostböden. Diese können dabei stark degradiert und Waldökosysteme aufgrund veränderter Bodentemperaturbedingungen durch andere Vegetationstypen ersetzt werden (Kushida et al. 2000; McGuire et al. 2006). Im Gegensatz sind aber auch Flächen mit längeren feuerfreien Perioden bekannt (Fraver et al. 2008). Auf Flächen, die seltener brennen, nimmt die Mächtigkeit der Bodenauflage zu und die aktive Bodenzone nimmt ab. Der Permafrost steigt durch die isolierende Wirkung der Auflage höher an. Während dieses langandauernden Vorgangs (Goldammer und Furyaev 1996) verändert sich die Vegetationszusammensetzung. In Folge können nur flachwurzelnde Arten vorkommen (Tchebakova et al. 2009).

Es wird erwartet, dass die höheren Sommertemperaturen zu einer längeren Vegetationsperiode und somit zu einer Verschiebung der Grenze zwischen Tundra und Taiga führen werden (Chapin III et al. 2004; Ruckstuhl et al. 2008; MacDonald et al. 2008). Für die südlichen Bereiche der Taiga wird erwartet, dass der Permafrost auftaut und diese Gebiete in Folge versumpfen oder sich in Steppen umbilden werden (Tchebakova et al. 2009).

3.3 Bestandesentwicklung von Wäldern

3.3.1 Grundsätze der Bestandesentwicklung

Selbst unter stabilen klimatischen Bedingungen unterliegen Wälder einem stetigen Wandel. Die Sukzessionsstadien reichen von einer Pioniergesellschaft mit wenigen Erstbesiedlern bis zu einer stabilen Klimaxgesellschaft oder einer katastrophalen Störung durch Feuer, Sturm oder massive Insektenplagen. Hierauf folgt wiederum eine Pioniergesellschaft oder die Umwandlung eines Waldbestandes in Grasland (Gromtsev 2002; Chapin III et al. 2004).

Voraussetzung für die Besiedelung ist, dass Samen von einer Samenquelle auf eine Fläche gelangen (Asselin et al. 2001; Hanssen 2003). Die Keimung findet vermehrt nach Jahren mit hoher Samenentwicklung ("Mastjahre") und -eintrag statt. In den dazwischen liegenden Jahren ist die Etablierung der Keimlinge nur selten möglich, da ein hoher Prädationsdruck besteht, bzw. die Samen steril sind (Cavallin und Vasseur 2008). Die Keimlinge (< 1 Jahr) können sich unter günstigen Bedingungen und erfolgreicher Etablierung zu Samenbäumen entwickeln und

somit zur Arealausbreitung beitragen. Bis zur Etablierung in der Kronenschicht sind die Bäume besonders anfällig für Konkurrenz, Verbiss und Störungen (Cater und Chapin III 2000).

Samen werden erst ab einem bestimmten Baumalter angelegt. Für das Fortdauern einer Population ist es daher entscheidend, dass möglichst viele Individuen dieses Alter erreichen. Da eine hohe Mortalitätsrate besteht, muss eine hohe Anzahl von Jungbäumen angelegt werden (vgl. Yoda et al. 1963). Dies wird durch eine, für ungestörte Altwälder typische, liegend J-förmige Altersklassenverteilung angezeigt (Abbildung 3-1d; Engelmark et al. 1998; Wells et al. 1998).



Abbildung 3-1: Schematische Darstellung der Altersstrukturen bei verschiedenen Bestandesentwickungen mit dem dazugehörigen Bestandesprofil (Johnson 1995, verändert). a) Einzelkohorte nach einmaligem Kolonisierungsereignis, b) Erstkolonisierende Kohorte und nachfolgende Unterwuchskohorte, c) Mehrfachkohorten und d) Selbst reproduzierender Bestand mit liegend J-förmiger Altersverteilung.

Durch Störungen beeinträchtigte Wälder werden als ein Mosaik von unterschiedlichen Sukzessionsstadien beschrieben und weisen Gruppen gleicher Altersklassen ("Kohorten") auf (McCarthy und Weetman 2006). In häufig gestörten Wäldern, wie den borealen Nadelwäldern, bildet sich eine glocken- oder wellenförmige Altersklassenverteilung (Abbildung 3-1). Nach einer Störung, häufig einem Waldbrand, ist die Regeneration am intensivsten und nimmt nach einer bestimmten Zeit wieder ab (Bonan und Shugart 1989; Agren und Zackrisson 1990; Bondarev 1997). Durch die Entfernung der kompletten Bodenauflage während eines Brandes, wird der Boden stärker aufgeheizt und der Permafrost geht zurück. Dies fördert die Wiederbesiedelung (Shvidenko und Nilsson 2000).

3.3.2 Einwanderungsprozesse der Sibirischen Fichte in die Lärchenwäldern Zentralsibiriens

In der zentralsibirischen Taiga können sich Jungbäume besonders gut etablieren, wenn die Streuschicht durch Waldbrände reduziert wurde (Greene et al. 2007) oder Totholz eine Nährstoffquelle darstellt (Hofgaard 1993). Nach einem Brand siedeln sich dichte Lärchenjungbestände an (Abaimov 2010). Birken und Weiden sind als Pioniergehölze beteiligt. Nach 30 bis 50 Jahren ist die organische Auflage regeneriert und der Permafrost auf sein ursprüngliches Niveau angehoben. In Folge stirbt ein Großteil der Lärchen ab, da ihre Wurzeln erfrieren ("drunken trees"). Nach einigen hundert Jahren ist der Bestand nur noch spärlich entwickelt (Takenaka und Abaimov 2000). Zudem weist die Lärche in dieser Phase mit ca. 12 Keimlingen pro ha nur noch eine sehr geringe Keimungsrate auf; die Keimung der Samen ist in der mächtigen organischen Auflage stark reduziert (Sofronov und Volokitina 2010). Bei langanhaltender Abwesenheit von Feuerereignissen können sich Baumarten ansiedeln, die besser in einer dicken Streuschicht und unter nährstoffarmen Bedingungen keimen können (Flanningan 1998, 2001). Hierzu zählen die Sibirische Fichte (Picea obovata) und die Sibirische Kiefer (Pinus sibirica Du Tour). Derzeit liegen Gebiete mit Fichteneinwanderungen vorwiegend im westlichen und südlichen Bereich der Lärchenwaldzone. Die Ausbreitung dieser Arten kann eine Folge der in den letzten Jahrzehnten erfolgten Klimaveränderungen sein, durch welche die Konkurrenzkraft der Lärche herabgesetzt wurde (Kahurak et al. 2005, 2007).

In der vorliegenden Studie wird die Verbreitung und Bestandesstruktur der Fichte in den Lärchenwäldern der Region Tura, Zentralsibirien, analysiert. Es wird untersucht, ob diese Baumart das Potential hat, sich bei fortschreitendem Klimawandel weiter in die nördlichen Lärchenwälder auszubreiten. Hierfür wurde für einzelne Populationen eine Inventur mit anschließender Analyse der Altersstruktur durchgeführt. Außerdem wurden die Stammzuwächse mit einer Jahrringanalyse und die Klimareaktion der Jahrringmittelkurve auf Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagsmengen untersucht.

8

Folgende Fragestellungen werden bearbeitet:

- 1. Liefern die räumliche Struktur und die Altersklassenverteilung flussferner Fichtenbestände in Zentralsibirien Hinweise auf eine aktuelle Einwanderung der Sibirischen Fichte in Lärchenwälder?
- Welchen Einfluss haben dabei die spezifischen Standortfaktoren (a) Zeit seit dem letzten Waldbrand, (b) Auftautiefe des Permafrosts, (c) Mächtigkeit der Bodenauflage und des Totholzanteils auf das Vorkommen und Wachstum der Fichte?
- 3. Spiegelt sich das postulierte Ausbreitungsverhalten der Fichte in den Wachstumsraten (Jahrringanalyse) der Fichte wieder und welche Rolle spielen dabei Unterschiede in der Klimasensitivität von *Picea obovata* und *Larix gmelinii*?

4. Material und Methoden

4.1 Untersuchungsgebiet

Die Datenaufnahme fand in der Zeit vom 07. August bis zum 06. September 2009 in der Region Tura, Sibirien, Russland (47W; N 551860,14, O 7116021,01) statt. Tura ist eine städtische Siedlung im Krasnojarsk Krai. Sie liegt auf dem Zentralsibirischen Plateau (Abbildung 4-1) an der Mündung des Flusses "Kochechum" in den Fluss "Untere Tunguska" und hat 5100 Einwohner. Tura gehört zur nördlichen Taiga und liegt im Zentrum des kontinuierlichen Permafrosts (Osawa und Zyryanova 2010). Das Feuerintervall in dieser Region beträgt 65±12 Jahre (Kahurak et al. 2003). Charakteristische Bilder der Region Tura finden sich im Anhang (Abbildung A-1).



Abbildung 4-1: Übersichtskarte von Zentralsibirien mit der Lage von Tura (N. Gentsch, unveröffentlicht).

4.1.1 Geologie und Böden

Die Region Tura ist von Flutbasalten (*Sibirischer Trapp*) bedeckt. Dieser entstand vor etwa 250 Millionen Jahren an der Perm-Trias-Grenze (Reichow et al. 2002). Es bildete sich ein Basaltkomplex, aus dem durch die Einwirkung von Flüssen plateauartige "Berge" von 300 m Höhe entstanden. Der Permafrostboden ist 220 bis 500 m mächtig (Brown et al. 1997). Die Hauptbodentypen sind nach der *"World Reference Base for Soil Resources"* (WRS, FAO 1998) Cryosole, Regosole und Cambisole.

4.1.2 Klima

Die durchschnittliche mittlere Jahrestemperatur liegt bei -9,2°C. Die jahreszeitlichen Variationen der Temperaturen sind extrem: Der kälteste Monat, Januar, hat eine mittlere Temperatur von -36,8°C, wohingegen die Temperaturen im wärmsten Monat, Juli, bei 15,8°C liegen (Abbildung 4-2). Die Minimumtemperatur beträgt -67°C, die Höchsttemperatur 35°C. Die täglichen Temperaturunterschiede sind im April ($\Delta 22$ °C) am deutlichsten ausgeprägt.

Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt durchschnittlich 317 mm. Etwa die Hälfte fällt in den Sommermonaten (Juni - August). In den Wintermonaten (Oktober - April) ist die maximale Schneedecke (10-Tages-Durchschnitt) 44 cm mächtig (Lydolph 1977). Der Schneefall beginnt Anfang Oktober und dauert bis Mitte Mai an (Kajimoto et al. 1999).

Hervorgerufen durch die weltweite Klimaveränderung, wurden signifikante Erhöhungen der Durchschnittstemperaturen im Januar (0,8°C) und Juli (0,7°C) für die letzten 100 Jahre festgestellt. Für die mittlere Jahrestemperatur wurde eine Erwärmung um 0,2°C auf -9,0°C festgestellt. Die jährliche Niederschlagsmenge hat sich um 49 mm erhöht (Prokushkin et al. 2010).



Abbildung 4-2: Dreißig-jährige Mittelwerte der Lufttemperatur (Linie) und des Niederschlags (Balken) in Tura, Sibirien, Russland (Lydolph 1977, verändert).

4.1.3 Vegetation

In Zentralsibirien kommen 1124 Pflanzenarten aus 375 Gattungen und 88 Familien vor (Zyryanova et al. 2010). Die Vegetation wird durch dichte Lärchenwälder, mit der dominierenden Art *Larix gmelinii*, geprägt. Weitere häufig vertretene Baumarten sind *Duschekia fruticosa*, *Betula nana* und *Salix* spp.. In der Region Tura sind sowohl weitgehend ungestörte Altbestände, als auch gestörte Wälder (z.B. durch Feuer, Windwurf, Kahlschlag) zu finden. Die Strauchschicht wird von den Arten *Vaccinium* spp., *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum* und *Arctous erythrocarpa* gebildet. Der Boden ist von Flechten und Moosen bedeckt.

4.2 Aufnahmeflächen

Es wurden jeweils fünf Fichten-Lärchen-Mischbestände und fünf reine Lärchenbestände ausgewählt. Die mit Fichten und Lärchen (SF = Standort Fichte) oder nur mit Lärche (SL = Standort Lärche) bestockten Untersuchungsgebiete lagen im Umkreis von 15 km um Tura (Abbildung 4-3).



Abbildung 4-3: Übersichtskarte über die Lage der Untersuchungsgebiete SF1-5 (Fichten-Lärchen-Mischbestände) und SL1-5 (Lärchenbestände) in der Region um Tura, Russland.

In den Fichten-Lärchen-Mischbeständen wurden je nach Ausdehnung der Fichtenbestände ein bis zwei Untersuchungsflächen eingerichtet. Auf jeder Untersuchungsfläche wurde entweder ein Transekt oder ein Großplot angelegt (Tabelle 4-1). Ein Großplot wurde eingerichtet, wenn die Baumdichte unter 10 Individuen pro 64 m² lag. Die Größe der Großplots betrug ein Vielfaches (n = 2-10) von acht Metern. Innerhalb dieser Fläche wurden alle Fichten aufgenommen. Zudem wurde eine Standortanalyse (siehe Kapitel 4.5) auf einem 64 m² großen Subplot durchgeführt. Lag die Bestandesdichte höher (≥10 Bäumen 64 m⁻²), wurden Plots entlang eines Transekts eingerichtet. Der erste Plot wurde an der angenommenen initialen Samenquelle ("größte Fichte") angelegt, die nachfolgenden Plots entfernten sich entlang des Transekts zufällig in verschiedene Himmelsrichtungen. Dadurch wurde unter anderem vermieden, dass eine potentielle Hauptverbreitungsrichtung durch Wind überrepräsentiert wird. Die Länge der Transekte variierte mit der Größe des Fichtenbestandes zwischen vier und sieben Plots. Die Plots lagen direkt nebeneinander und hatten eine Kantenlänge von 8 m (64 m²; siehe Abbildung 4-4). Alle Flächen wurden mit Hilfe eines Zollstocks und Kompasses eingemessen und markiert.



Abbildung 4-4: Aufnahmedesign der Fichtenuntersuchungsflächen. (1.) Transekt, hier mit vier Plots (a-d) jeweils 64 m^2 , (2.) Großplot (a), die Seitenlänge beträgt ein Vielfaches von 8 m (N = 2-10), mit Subplot zur Standortanalyse (b).

Auf den Flächen SF1, SF2 und SF3 wurden zwei Untersuchungsflächen angelegt, jeweils ein Transekt und ein Großplot. Auf den Flächen SF4 und SF5 wurde jeweils ein Großplot angelegt, da hier aufgrund der begrenzten Ausdehnung alle Fichtenindividuen aufgenommen werden konnten.

Als Kontrollflächen wurden fünf Lärchen-dominierte Bestände ausgewählt, in denen die Fichte nur vereinzelt (SL1) bzw. nicht (Standorte SL2-SL5) vorkommt. Hier wurden Plots entlang eines Transekts im Abstand von 50 m angelegt, um eine mögliche Variabilität in der Fläche zu berücksichtigen. Die Plotgröße betrug 64 m² (Abbildung 4-5).



Abbildung 4-5: Aufnahmedesign in den Lärchenbeständen als Transekt mit acht Plots von jeweils 64 m²-Größe im Abstand von 50 m zueinander.

Von allen Untersuchungsplots wurden die UTM-Koordinate (*"Universal Transverse Mercator"*), je nach Ausrichtung des Plots, an der nordwestlichen- bzw. nördlichen Ecke jedes Plots bestimmt. Zudem wurde die Höhe über NN, die Hangneigung, die Exposition sowie die Geländeform aufgenommen (Tabelle 4-1). Die UTM-Koordinate und die Höhe über NN wurden mit einem GPS ermittelt (eTrex; Garmin, Olathe, USA) und die Hangneigung und Exposition mit einem Kompass mit Neigungsmesser bestimmt. Die Geländeform wurde anhand visueller Kriterien beschrieben.

Plot- bez.	Aufnahme- methode*	Höhe (m ü. NN)	Hangneigung (Grad)	Exposition (Grad)	Gelände- form	UTM- Koordinate (m) [‡]
Fichten						
SF1.1	GP	163	15°	10° NO	konkav	N 562351.62
						0 7144142.91
SF1.2	TR	165	16°	18° NO	konkav	N 562900.24
						0 7143503.91
SF2.1	TR	187	5°	46° O	wellig	N 564265.80
						O 7140962.29
SF2.2	GP	187	3°	45° O	wellig	N 559311.76
						0 7133722.93
SF3.1	TR	595	0°	140° SE	eben	N 569370.82
						0 7132194.10
SF3.2	GP	594	0°	50° NE	eben	N 569236.56
						0 7132035.42
SF4	GP	195	19°	270° W	eben	N 560771.33
						0 7133822.24
SF5	GP	191	20°	300° NW	eben	N 559017.25
						0 7131330.23
SF6 DP		141	0°	-	eben	N 570835.70
						0 7122453.85
Lärchei	n-Bestände					
SL1	TR	168	11°	220° SW	eben	N 563615.79 O
						7144509.53
SL2	TR	196	3°	0° N	eben	N 572190.67 O
						7135657.85
SL3	TR	183	4°	180° S	eben	N 564927.42 O
						7140728.53
SL4	TR	235	19°	0° N	eben	N 564309.45 O
						7131829.01
SL5	TR	196	9°	0° N	eben	N 559843.19 O
						7139603.26

 Tabelle 4-1: Geographische und geomorphologische Daten der Aufnahmeflächen.

*TR = Transekt, GP = Großplot, DP = nur dendrochronologische Probenahme; [‡]UTM Zone 47 W.

4.3 Beschreibung der Untersuchungsflächen

4.3.1 Fichten-Lärchen-Mischbestände

SF1: Nordexponierter Hang auf der Westseite des Kochechum

Die Fläche liegt auf einem nordexponierten Hang etwa 5 km von Tura entfernt an der Westseite des Flusses Kochechum auf 164 m über NN. Der Boden ist zu 100% bedeckt, hauptsächlich durch Flechten und Moose. Die Bodenauflage hat im oberen Hangbereich einen höheren Flechtenanteil und im unteren Bereich einen höheren Moosanteil. Der Permafrost beginnt in 30 bis 50 cm Tiefe, weiter oben am Hang ist die aktive (permafrostfreie) Zone flacher und wird zum Tal hin tiefer. Der letzte Waldbrand ist auf 1816 datiert. Die Verbreitung der Fichten endet auf der Ostseite an einer dichten Lärchenverjüngung die vermutlich durch ein Feuer entstanden ist. Oberhalb endet sie an einem Wasserlauf, der quer zum Hang verläuft. Dahinter beginnt eine Hummok-Landschaft, d.h. ein Mikrorelief, das durch Bodenbewegungen im Permafrost entsteht. Nach Osten steigt der Anteil an alten, toten stehenden Fichten. Es gibt mehrere kleine Wasserläufe in Hangrichtung für den Abfluss von Schmelzwasser.

SF2: Plateau auf der Westseite des Kochechum

Die zweite Fichtenpopulation befindet sich auf einem Plateau auf der Westseite des Kochechum auf 187 m über NN. Die Fläche ist Richtung Norden leicht abschüssig (4°). Die Oberfläche hat ein welliges Profil, (Hummock-Bildung), liegt ca. 200 m südlich von SF1 und ist nicht an einen Wasserlauf angeschlossen. Die Mächtigkeit der Bodenauflage ist sehr variabel (2,0 - 31,5 cm). Sie ist in den Bodensenken sehr stark und auf den Erhöhungen gering ausgeprägt. Die Tiefe des Permafrostbodens variiert zwischen 25 und 60 cm, wobei die höchsten Werte auf den Bodenerhebungen, die geringsten in den Bodensenken gemessen wurden. Bäume wachsen vor allem in den Vertiefungen und an dem Übergang von Vertiefung und Erhöhung. Teilweise wachsen Fichten und Lärchen mit Stammkontakt direkt neben einander. Moosen und Flechten bedecken 95% des Bodens, die Freiflächen liegen auf den Hummocks. Das liegende Totholz ist zum Großteil bereits vollständig mit Flechten überwachsen. Der letzte Brand ereignete sich im Jahre 1809. Nach Osten endet der Fichtenbestand an einem Hang, in Richtung Süden und Westen endet die Verbreitung der Fichte mit dem Ende der Hummock Landschaft.

SF3: Plateau auf der Ostseite des Kochechum

Diese Untersuchungsfläche liegt auf 595 m über NN auf der Ostseite des Kochechum (ca. 10 km vom Fluss entfernt). Sie hat einen hohen Fichtenanteil. Erst in einiger Entfernung wandelt sich die Vegetation zu einem Lärchen-Birkenwald. Die Bodenauflage ist sehr variabel. Der Flechtenanteil ist höher als der Moosanteil und es kommen Sphagnumbulte vor. Die Bodenbedeckung beträgt 100%. Das letzte Feuer ist bisher nicht datiert. An der Oberfläche sind die Flechten und Moose sehr trocken, zur Zeit der Datenerhebung gab es Trockenrisse in den Flechtenteppichen. Nah am Boden sind die Moose und Flechten jedoch gut wasserversorgt. Der Boden ist eben und steinig. Der Dauerfrostboden beginnt in Bodentiefen >100 cm.

SF4: Südexponierter Hang auf der Ostseite des Kochechum

Die mit wenigen Fichten bewachsene Fläche liegt am oberen südexponierten Hang auf der Ostseite des Kochechum (ca. 500 m Distanz) auf einer Höhe von 195 m über NN. Der Hang hat eine Steigung von 19°, ist steinig und dicht mit Lärchen bewachsen. Die Bodenauflage besteht aus Moos und Lärchenstreu. Die Bodenbedeckung beträgt am Oberhang 95%, freiliegenden Bereiche wurden von Regen ausgewaschen. Der Permafrost beginnt ab einer Bodentiefe von 100 cm. Das letzte Feuer war 1899.

SF5: Nordexponierter Hang auf der Ostseite des Kochechum

Auf diesem nordexponierten Hang auf 191 m über NN steht auf halber Höhe des Hanges eine alte Fichte mit guter Verjüngung. Es handelt sich um eine ehemalige Kahlschlagfläche. Im Jahr 1951 fand ein Waldbrand statt. Der Hang hat eine Steigung von 20° und ist steinig. Die Bodenauflage besteht aus Lärchenstreu und Moos mit einer Deckung von 100%. In der Fläche stehen einige sehr alte Lärchen mit einem ca. 7 m hohen Jungwuchs. Vor allem *Duschekia fruticosa* hat einen hohen Deckungsgrad und Totholzanteil. Viele kleine Pfade überziehen den Hang. Es gibt keinen Wasserlauf in der Nähe und der Fluss ist etwa 250 m entfernt.

SF6: Uferbereich auf der Südseite der Niederen Tunguska

Die Fläche liegt auf 141 m über NN im Uferbereich auf der Südseite der Unteren Tunguska. An einer steilen Uferböschung wachsen im oberen Bereich Fichten aller Höhenklassen. Unten vor der Böschung kommt Fichtenjungwuchs vor. Auf dieser Fläche wurden dendrochronologische Proben zum Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit flussnaher und flussferner (SF1-SF5) Fichtenvorkommen genommen.

4.3.2 Lärchenbestände

SL1: Südexponierter Hang auf der Westseite des Kochechum

Der südexponierte Hang liegt auf 168 m über NN an einer Schlucht gegenüber dem Fichtenstandort SF1. Am Unterhang befindet sich eine alte Kahlschlagfläche. Der letzte Waldbrand war 1803. Der Hang weist eine Steigung von 11° auf und ist sehr steinig. Die Bodenauflage besteht aus Moos, Flechten und Streu. Die Bodenbedeckung beträgt 100%. Der Permafrost liegt mit 100-120 cm tiefer als auf dem nordexponierten Hang SF1 gegenüber. Der Anteil an liegendem Totholz ist hoch. Der Fluss ist 900 m entfernt.

SL2: Plateau auf der Südseite der Unteren Tunguska

Die Fläche SL2 liegt auf 196 m über NN auf einem Plateau an der Südseite der Unteren Tunguska (Entfernung ca. 2 km). Sie fällt leicht in Richtung Osten ab (3° Hangneigung), der Boden ist steinig. Die Fläche weist einen dichten Lärchenbestand mittleren Alters mit hohem Totholzanteil auf. Auf dem Boden zeichnen sich die verrottenden Stämme in Form von Flechtenstreifen ab. Die Bodenbedeckung beträgt 100 %. Der Permafrost beginnt in >80 cm Bodentiefe.

SL3: Nordexponierter Hang auf der Ostseite des Kochechum

Diese Fläche liegt in einer Schlucht auf 183 m über NN, ca. einen Kilometer vom Fluss entfernt. Sie ist dicht mit Lärchenjungwuchs bewachsen und weist einen hohen Anteil an stehendem Totholz auf. In unmittelbarer Nähe der Fläche befinden sich *"drunken trees"*, was auf einen relativ jungen Bestand hindeutet.

SL4: Südhang auf der Westseite des Kochechum

Auf der Fläche SL4 stehen die Lärchen sehr dicht, haben jedoch aufgrund kleiner Kronendurchmesser keinen hohen Deckungsgrad. Der Hang ist sehr steil. Die Fläche liegt auf 235 m über NN, etwa einen Kilometer vom Fluss entfernt.

SL5: Westexponierter Hang auf der Ostseite des Kochechum

Die Fläche weist einen dichten Bewuchs mit Lärchen auf. Sie befindet sich etwa 300 m von einem Thermokarstsee und zwei Kilometer von Tura entfernt. Der Permafrost beginnt in 65 cm Tiefe. Auf der Fläche wurden vor längerer Zeit Bäume geschlagen. Später gab es auf der Fläche einen Brand, der undatiert ist. Der Hang hat eine mäßige Steigung und es gibt etliche kleine Wege.

4.4 Feuerereignisse auf den Untersuchungsflächen

Vom *V. N. Sukachev Institute of Forest in Krasnonajarsk*, Russland, wurden die Zeitpunkte der letzten Brände für mehrere der Untersuchungsflächen anhand von Feuernarben überlebender Bäume dendrochronologisch bestimmt (Tabelle 4-2).

Tabelle 4-2: Datierte Waldbrände auf den Untersuchungsflächen (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung; k.a. = keine Angabe).

Standort	SF1	SF2	SF3	SF4	SF5	SF6	SL1	SL2	SL3	SL4	SL5
Brand (Jahr)	1816 1699	1809 1607 1592	k.a.	1899	1951	k.a.	1803 1700	k.a.	1899	k.a.	k.a.

4.5 Standortanalyse

Für die Standortanalyse wurden auf allen Transekt-Plots an fünf zufällig ausgewählten Stellen die Mächtigkeit der Streuschicht, die Tiefe des anstehenden Dauerfrostbodens, der Totholzanteil und der Lärchenjungwuchs aufgenommen. Auf den Großplots wurde die Standortanalyse auf einem 64 m² großen Subplot durchgeführt.

Die Tiefe des Permafrosts wurde mit einer Permafrostsonde (Länge = 80 cm) sowie teilweise durch Bodenprofilgrabungen (bis 180 cm Tiefe; N. Gentsch, persönliche Mitteilung) bestimmt. Als Mächtigkeit der Bodenauflage sind Streu, Flechten, Moose und sich zersetzendes Material zusammengefasst. Sie wurde mit einem Zollstock gemessen. Der Deckungsgrad von stehendem und liegendem Totholz wurde nach Stammdurchmessern (D) \leq 5 cm und D > 5 cm getrennt bestimmt. Außerdem wurde der Lärchenjungwuchs (< 100 cm Höhe) aufgenommen.

4.6 Vegetationsaufnahme

Auf allen Plots der Untersuchungsflächen wurden Vegetationsaufnahmen nach morphologischen und ökologischen Gruppen durchgeführt (C. Wirth, persönliche Mitteilung). Die Artenlisten befinden sich im Anhang (Tabelle A-1).

Für die Vegetationsaufnahme wurde die prozentuale Deckung der Gruppen Bäume, Waldzwergsträucher (WZS), Moorzwergsträucher (MZS), große Krautige (GK, Höhe $h \ge 30$ cm), kleine Krautige (KK, h < 30 cm), große Farne (GF, $h \ge 30$ cm), kleine Farne (KF, h < 30 cm), Federmoose (FED), Feuermoose (FEU), foliose Flechten (FOF) und fruticose Flechten (FRF) aufgenommen. Außer für Gräser, Moose und Flechten wurden zudem die Deckungsgrade der einzelnen Arten vermerkt. Charakteristische Arten der morphologischen Gruppen sind in Tabelle 4-3 aufgelistet.

Morphologische Gruppe	Charakteristische Arten
Bäume	Betula spp., Larix gelminii, Picea obovata
Waldzwergsträucher, WZS	Arctostaphylos alpinum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idea
Moorzwergsträucher, MZS	Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Empetrum spp.
große Krautige, GK	Geranium sylvaticum, Lonicera altaica, Saussurea
	latifolia, Thalictrum simplex
kleine Krautige, KK	Fragaria spp., Galium boreale, Linnea borealis, Oxalis
	acetosa, Paris quadrifolia, Viola biflora
große Farne, GF	Athyrium spp., Dryopteris spp., Matteucia struthiopteris
kleine Farne, KF	Gymnocarpium spp., Thelypteris phegopteris
Federmoose, FED	Climatium dendroides, Hylocomium splendens,
	Pleurozium schreberi
Feuermoose, FEU	Ceratodon purpureum, Polytrichum juniperinum,
	P. piliferum
Foliose Flechten, FOF	Nephroma spp., Peltigera spp., Solorina spp.
Fruticose Flechten, FRF	Cetraria spp., Cladina spp., Cladonia spp., Stereocaulon
	spp.

 Tabelle 4-3: Arten der zur Vegetationsaufnahme verwendeten morphologischen Gruppen.

Auf den Aufnahmeflächen wurde zudem die mittlere Höhe der Vegetationsschichten geschätzt. Der Deckungsgrad von Fichte und Lärche wurde nach Baumschicht und Unterwuchs unterteilt betrachtet.

Die Auswirkungen der Standortfaktoren (Mächtigkeit der Bodenauflage, Auftautiefe des Permafrost, die Totholzsumme und die Zeit seit letztem Waldbrand) auf den Deckungsgrad von Fichte und Lärche in der Baumschicht und im Unterwuchs wurde analysiert.

4.7 Erfassung der Fichten-Bestandesstruktur

Zur Erfassung des Bestandes wurde die Ausdehnung der Fichtenpopulationen auf den Untersuchungsflächen ausgerechnet und die Anzahl der Altbäume (Brusthöhendurchmesser, BHD ≥ 5 cm) pro ha bestimmt. Zur Betrachtung der Fichtensamenquellen wurden alle dominanten Altbäume auf den Untersuchungsflächen aufgenommen. Karten der aufgenommenen Fichten sind im Anhang in Abbildung A-2 dargestellt.

4.7.1. Stammdurchmesser in 10 und 130 cm Höhe und Baumhöhe

Der Stammdurchmesser wurde mit einem Messschieber in 10 cm (D10) und 130 cm Höhe (BHD) gemessen. Die Baumhöhe wurde mit einem Ultraschall Höhenmesser (Vertex III, Haglöf, Långsele, Schweden) bestimmt.

4.7.2 Fruchtanzahl

Zur Beurteilung der Ausbreitungsfähigkeit im Jahr 2009 wurde die Anzahl der Zapfen aufgenommen. Bei geringer Anzahl der Zapfen ($n \le 20$) wurden diese gezählt und bei größerer Anzahl abgeschätzt. Die Zapfenanzahlen wurden in Fruchtklassen eingeteilt (Tabelle 4-4).

Tabelle 4-4: Klassifizierung der Fruchtklasse anhand der Zapfenanzahl.

Fruchtklasse	1	2	3	4	5	6	7
Zapfenanzahl	0	1-5	6-10	11-15	16-20	21-50	>50

4.7.3 Schadklassen

Zur Bewertung des Gesundheitszustandes der einzelnen Bäume wurden diese anhand von Kronendurchmesser, der Anzahl der Äste, der visuellen Schädigung der Nadeln (Färbung grün bis gelb) und dem Bewuchs mit Flechten in Schadklassen (SK) eingeordnet (Tabelle 4-5).

Tabelle 4-5: Verwendete Kriterien zur Einteilung der Fichten in Schadklassen (SK).

Schadklasse	Klassifizierungs-Merkmale
SK1	Gesunder Baum mit ausgeprägter Baumkrone und vielen Ästen. Die Nadeln sind alle grün. Sehr geringer Flechtenbewuchs, hauptsächlich am Stamm.
SK2	Mäßig gesunder Baum. Die Krone ist weniger stark ausgeprägt als bei SK1. Die Nadeln sind alle grün. Der Baum ist wenig von Flechten bewachsen.
SK3	Gering geschädigter Baum mit mittelmäßiger Kronenspanne und Beastung. Der Flechtenbewuchs ist mäßig. Einige Nadeln können gelb sein.
SK4	Mittelmäßig geschädigter Baum. Die Krone ist schwach ausgeprägt und die Anzahl der Äste ist geringer als bei SK3. Der Stamm ist stark von Flechten bewachsen, die Zweige mäßig. In einigen Kronenbereichen können gelbe Nadeln vorkommen.
SK5	Stark geschädigter Baum. Geringe Kronenausprägung mit wenigen Ästen. Der Baum ist auch auf den Ästen stark von Flechten bewachsen. Ein Großteil der Nadeln kann gelb sein.
SK6	Abgestorbener Baum.

Mögliche Faktoren bzw. Schadensarten die zu einer Reduktion der Baumhöhe führten wurden separat vermerkt (Tabelle 4-6).

Höhen- Schadart	Klassifizierungs-Merkmale
1	Vermutlich geschädigt. Der Baum weist einen sehr hohen BHD im
	Vergleich zu der Höhe auf, der Schaden ist jedoch nicht zu kategorisieren.
2	In jungen Jahren verbissen.
3	Gebrochene Spitze.
4	Gespaltene Spitze (Zwiesel).
5	Krumm gewachsen, die Höhe ist dadurch schwer messbar.

 Tabelle 4-6: Merkmale der die Baumhöhe verringernden Faktoren bzw. Schadensarten.

4.8 Dendrochronologische Beprobung und Auswertung

4.8.1 Auswahl der beprobten Bäume

Für die Probenahme wurden Fichten auf den Flächen SF1-5 ausgewählt. Folgende Kriterien wurden bei der Auswahl der Bäume angewendet: (i) die Bäume sollten nicht in den Aufnahmeflächen stehen, (ii) keine unmittelbaren Nachbarn haben, um den Einfluss von Konkurrenzeffekten zu minimieren, (iii) keine Beschädigung der Baumspitze aufweisen (Tabelle 4-6) und (iv) verschiedene Höhen- und Schadklassen abdecken (Tabelle 4-5).

Für Baumhöhen unter einem Meter wurde der Stammansatz bis in 10 cm Höhe entnommen. Bei Baumhöhen zwischen 1 und 6 m wurden jeweils Stammscheiben in 10 cm und 130 cm Höhe entnommen. Von Fichten >6 m Höhe wurden mit Hilfe eines 2-spiraligen Zuwachsbohrers (Suunto, Vantaa, Finnland) Bohrkerne (D = 5 mm) in 130 cm Höhe entnommen. Bei Probenahmen am Hang wurden die Bäume quer zur Hangrichtung angebohrt (Cook und Kairiukstis 1990). Insgesamt wurden 81 Bäume in verschiedenen Höhen- und Schadklassen beprobt (Tabelle 4-7). Eine genaue Übersicht findet sich in Tabelle A-2.

Höhenklasse (cm)	Anzahl der Stammproben pro Schadklasse							
	SK1	SK2	SK3	SK4	SK5			
0 - 50	1	5	3	3	1			
50 - 100	-	4	1	3	2			
100 - 200	-	2	2	3	2			
200 - 300	-	-	3	2	2			
300 - 400	-	-	2	6	1			
400 - 500	-	-	1	2	2			
500 - 600	-	-	2	3	2			
600 - 800	-	-	-	3	2			
800 - 1000	-	1	2	2	1			
> 1000	1	1	4	1	3			

Tabelle 4-7: Anzahl der dendrochronologischen Proben pro Höhen- und Schadklasse.

4.8.2 Auswertung der dendrochronologischen Proben

Die Jahrringmessungen wurden im V.N. Sukachev Institute of Forest, Krasnojarsk, Russland, durchgeführt. Die Stammscheiben bzw. Bohrkerne wurden mit einem Skalpell überschnitten und weißes Zahnpastapulver in die Gefäße gerieben um die Jahrringgrenzen hervorzuheben. Die Jahrringe wurden mit Hilfe eines Messschlittens unter einem Stereomikroskop (40-fache Vergrößerung) gezählt und vermessen (Lintab; Rinntech, Heidelberg, Deutschland). Das Alter der Bäume unter 130 cm Höhe wurde über Kreuzdatierung innerhalb des unteren Stammabschnitts bis zum Hypocotyl bestimmt. Hierfür wurden von der Stammbasis mehrere Scheiben vermessen und der älteste Jahrring ermittelt (Niklasson 2002).

Für die Wachstums- bzw. Klimaanalyse wurden die Jahrringweiten mit dem Computerprogramm TSAP Version 3.6 (Rinntech, Heidelberg, Deutschland) in der Messrichtung Kern \rightarrow

Borke aufgezeichnet. Das Jahr 2008 wurde als Endjahr festgelegt, da nicht sicher ist ob die Jahrringbildung 2009 zum Beprobungszeitpunkt bereits abgeschlossen war. Bei der Messung wurden ringinterne Unregelmäßigkeiten im Wuchs ("Reaktionsholz") verworfen (Cook und Kairiukstis 1990). Die Datierung wurde mit dem Programm Cofecha Version 4.82 statistisch überprüft (Holmes 1983, 1994). Hierbei wurden die einzelnen Jahrringsequenzen basierend auf Korrelationskoeffizienten mit einer Masterkurve (Mittelkurve aller gemessenen Bäume) verglichen. Weil Jahrringe aufgrund des langsamen radialen Wachstums und dem längeren Verbleiben im Unterwuchs sehr schmal sind oder gänzlich fehlen können, wurden die bestimmten Alter als Minimalalter angenommen (DesRochers und Gagnon 1997; Fraver et al. 2008). Anhand der gemessenen Alter wurde der jüngste zapfentragende Baum bestimmt. Da Jungbäume und der untere Stammbereich eher das individuelle Baumwachstum abbilden, weniger aber den Klimaeinfluss (Schweingruber 1988), wurden für das Erstellen einer Jahrringittelwertskurve nur Bohrkerne und Baumscheiben verwendet, die in einer Höhe von 130 cm genommen wurden (n = 54). Die ältesten Jahrringe wurden aufgrund einer zu geringen Stichprobenzahl nicht berücksichtigt. Die Jahrringkurven wurden mit der Software TSAP Version 3.6 (Rinntech, Heidelberg, Deutschland) indexiert. Diese sind in Abbildung A-6 dargestellt. Aufgrund der geringen Stichprobenanzahl der gebildeten Mittelkurve (n = 13) und der Korrelation mit der Masterkurve von 0,459, ist die Klimaanalyse für den gesammelten Fichtendatensatz nur bedingt verwertbar. Vor allem durch den hohen Anteil von eingegangenen Bohrkernproben können Jahrringe fehlen, da hier keine weitere Kontrolle durchgeführt werden konnte. Zudem wurden die Proben ursprünglich nur für eine Altersanalyse gesammelt und sind nicht an dominanten Bäumen mit einer besseren Klimareaktion ausgerichtet (Fritts 1976; Schweingruber 1988).

Anhand der Jahrringmittelkurve wurden mittlere jährliche Zuwachsraten für die Perioden 1900-1954, 1955-2008 und 1980-2008 ermittelt. Diese wurden mit einer Lärchenmittelkurve (A.A. Knorre, persönliche Mitteilung) verglichen. Die Korrelation der beiden Jahrringmittelkurven ist gering, sie liegt bei 0,34. Vor allem im Bereich von 1905 bis 1915 und 1985 bis 1990 zeigen die Kurven das gleiche Signal. Das Jahr 1961 zeichnet sich für beide Arten als ein Jahr mit einem schlechten Wachstum ab. Dadurch kann davon ausgegangen werden, dass die Fichtenmittelkurve richtig datiert wurde.

24

4.8.3 Klimasensitivität

Für die Analyse der Klimasensitivität wurde die Jahrringmittelkurve der gemessenen Fichten und eine Mittelkurve von Lärchen mit dem Computerprogramm Dendroclim 2002 (Bondi und Waikul 2004) statistisch mit Klimadaten von der meteorologischen Station Tura verglichen (Tabellen A-3 und A-4). Hierbei gingen für die Fichte die mittleren Temperaturen und Niederschlagsmengen der Monate von September des vorherigen Jahres bis August des entsprechenden Jahres von 1936 bis 2008 (n = 72) ein, für die Lärche die Jahre 1936 bis 1992 (n = 56). Diese Monatsspanne wurde gewählt, da sie die relevante Phase für die Jahrringbildung abdeckt (Hartmann et al. 2008; Kirdyanov et al. 2008).

4.9 Modellierung von Baumhöhe, Alter und Höhenzuwachs

Die statistische Modellierung wurde mit dem Computerprogramm R 2.10.0 (R Core Development Team, University of Auckland, Neuseeland) durchgeführt. Für die Modellanpassung wurde das Softwarepaket "nlme" (*"linear and nonlinear mixed effects models*"; Pinheiro et al. 2009) verwendet. Die Berechnung der modellierten Größen wurde mit Microsoft Excel 2007 (Microsoft, Redmond, USA) durchgeführt.

4.9.1 Baumhöhenmodell

Bei Bäumen, für die im Feld keine Höhe bestimmt werden konnte, wurde diese über den Stamm-Durchmesser in 10 cm Höhe modelliert. Da zwischen dem Durchmesser und der Höhe eines Baumes ein nicht-linearer Zusammenhang besteht (Hynynen 1995; Eerikainen 2002), wurde eine einfache Powerfunktion mit zwei Parametern (Gleichung 1) angepasst.

Gleichung 1:
$$h = a \cdot d^{\beta}$$

Dabei ist *h* die Baumhöhe und d der Stammdurchmesser in 10 cm Höhe. Die Parameter sind (1) α , die Steigung, und (2) β , die Krümmung der Kurve.

Der Zusammenhang zwischen den gemessenen Baumhöhen und den berechneten Baumhöhen ist im Anhang in Abbildung A-3 dargestellt.

4.9.2 Altersmodell

Für die Vorhersage der Baumalter aus der Baumhöhe wurden, im Programm R und mittels der dendrochronologisch bestimmten Baumalter, Kurven für die unterschiedlichen Untersuchungsflächen angepasst.

Da es einen nicht-linearen Zusammenhang zwischen der Höhe und dem Alter eines Baumes gibt (Argen und Zackrisson 1990; Drobyshev 2001; Wirth et al. 2008), wurde eine nicht lineare Regression durchgeführt. Als Funktion für das Altersmodell wurde eine Kurve so angepasst, dass die Baumhöhe junger Individuen linear mit dem Alter ansteigt, für sub-/dominante Bäume in der Kronenschicht jedoch über eine große Spanne ein ähnliches Alter erwartet werden kann (Gleichung 2).

Gleichung 2:
$$A = \frac{\alpha \cdot h + A_{max} - \sqrt{(\alpha \cdot h + A_{max})^2 - 4 \cdot a \cdot h \cdot \theta \cdot A_{max}}}{2 \cdot \theta}$$

Dabei ist *A* ist das errechnete Alter und h die gemessene Baumhöhe. Die Parameter sind: (1) A_{max}, das maximale Alter, (2) α , die Anfangssteigung der Kurve (linearer Bereich) und (3) θ , ein Kurvenfaktor mit 0 < θ < 1. Die Güte der Modelle wurde über das Akaike Informationskriterium (AIC) bewertet (Crawley 2008).

Das Modell wurde auf die Proben der Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF6 angewendet. Die Probenzahlen der Flächen SF4 und SF5 waren für eine Modellierung zu gering. Um die Baumalter der Bohrkerne (Bäume höher als 600 cm) genauer zu bestimmen, wurde das Model vorab mit den Baumscheiben und Wurzelbereichen angepasst und so für jede Untersuchungsfläche ein Alter für 130 cm hohe Bäume berechnet. Dieses wurde zu der Anzahl der Jahrringe von den Bohrkernen addiert um deren Alter zu korrigieren. Mit den ermittelten Parametern für die einzelnen Standorte wurden die Alter aller vermessenen Bäume berechnet. Der Zusammenhang zwischen dem gemessenen Baumalter und dem berechneten Alter ist in

Abbildung A-4 dargestellt.

Die Abbildung der Altersstruktur weist eine gewisse Ungenauigkeit auf. Nach Shorohova et al. (2009) beinhaltet jede Größenklasse Bäume verschiedenen Alters. Dies ist bei den berechneten Altern nur für hohe Bäume berücksichtigt. Außerdem wurden bei der dendrochronologischen Auswertung der Proben Alter von 321 bis 456 Jahren gefunden, die maximale berechnete Alter liegt bei 303 Jahren (Tabelle 5-9). Jedoch stimmen erhöhte Verjüngungsphasen mit den datierten Waldbränden überein.

4.10 Bestandesstruktur und -entwicklung

Die Analyse der Altersstruktur eines Bestandes hat sich als geeignete Methode für die Rekonstruktion einer Bestandesentwicklung erwiesen (Svensson und Jeglum 2001; Wang et al. 2004).

Es wurden Histogramme für die Höhenverteilung in 20 cm Schritten erstellt. Aus den berechneten Altern wurden Histogramme der Altersverteilung (fünf Jahresschritte) für die Untersuchungsflächen erstellt. Für beide Histogramme wurden die Transekt- und Großplot-Aufnahmen einer Untersuchungsfläche zusammengefasst betrachtet. Um Aussagen über die Bestandesentwicklung und die zugrunde liegenden Ausbreitungsmechanismen zu machen, wurden die Entfernungen zwischen dem größten Baum ("initale Samenquelle") und den umliegenden Fichten in den untersuchten Flächen mit dem Computerprogramm Fugawi 3 (Northport Systems, Toronto, Kanada) berechnet. Die Bäume wurden in Entfernungsklassen von 5 m eingeteilt und die Altersverteilung mit Hilfe von Boxplots dargestellt. Um potentielle Samenquellen auszumachen, wurden die Baumindividuen ermittelt, die bereits Samen produzieren können.

4.11 Grafiken und Statistik

Die Grafiken wurden mit dem Computerprogramm XACT 7 (SciLab, Hamburg, Deutschland) erstellt. Für die Berechnung von Mittelwerten und dem Standardfehler wurde das Computerprogramm Microsoft Excel 2007 (Microsoft, Redmond, USA) verwendet. Die Auswirkungen der Standortfaktoren auf die Deckungsgrade der Fichten und Lärchen wurde mit dem Programm SAS Version 9.1 (SAS-Institute, Cary, USA) untersucht. Zur Durchführung einer GLM-Analyse (ohne Kreuzeffekte) wurden die Standortfaktoren (Mächtigkeit der Bodenauflage, Auftautiefe des Permafrosts, Deckungsgrad des Totholzes und Lärchenjungwuchs) mit dem Shapiro-Wilk-Test auf Normalverteilung getestet. Da keine Normalverteilung vorlag, wurden die Werte vor der Verwendung log-transformiert.

5. Ergebnisse

5.1 Beschreibung der Untersuchungsflächen in Bezug auf die Standortfaktoren und die Vegetation

5.1.1 Mächtigkeit der Bodenauflage, Auftautiefe des Permafrostbodens und Totholzanteil

Die Mächtigkeit der Bodenauflage variiert auf den Fichtenflächen zwischen 2 cm und 31,5 cm und zeigt die größte Variation auf der Hummock-Fläche SF2. Im Mittel ist die Bodenauflage auf der Fläche SF3 am mächtigsten (18,7 cm) und auf SF4 mit 5,0 cm am geringmächtigsten (Tabelle 5-1).

Die geringste Auftautiefe ist auf den Fichtenflächen in 23,3 cm Tiefe und auf den Lärchenflächen in 32,0 cm Tiefe (nordexponierter Hang) zu finden. Die mächtigste aktive Zone (weiteste Auftautiefe) ist 180,0 cm tief und liegt auf Fläche SL4 (südexponierter Hang). Die Tiefe der aktiven Zone konnte aufgrund der limitierenden Länge der Permafrostsonde nicht für alle Flächen bestimmt werden (d.h. der Permafrostboden liegt tiefer als 80 cm; Tabelle 5-1).

Der Deckungsgrad des Totholzes (Summe) variiert auf den Fichtenflächen zwischen 8% und 30% und auf den Lärchenflächen zwischen 12% und 19%. Der höchste Totholzanteil ist auf der Fläche SF5 (30%), der niedrigste auf SF4 (8%) vorhanden (Tabelle 5-1).

	Mächtigkeit Bodenauflage (cm)		Auftautiefe Permafrost (cm)		MW Totholzanteil (%)						
Fläche	N/11A/	May	Min	MW	Max	Min	Stehend		Liegend		Summe
	IVIVV	IVIdX	IVIIII.				D < 5 cm	D > 5 cm	D < 5 cm	D > 5 cm	
SF1	11,2	15,5	8,5	31,5	40,0	23,5	2	2	5	8	17
SF2	13,0	31 <i>,</i> 5	2,0	60,9	75,5	42,5	2	0	4	6	12
SF3	18,7	27,0	10,5	k.d.	k.d.	>80,0	2	2	4	3	10
SF4	3,0	5,0	1,0	80,0	83,0	77,0	3	0	5	0	8
SF5	10,8	17,0	3,0	59 <i>,</i> 5	65,0	50,0	15	5	10	0	30
SL1	6,8	12,0	3,0	107,5	120,0	100,0	1	3	7	6	17
SL2	10,8	18,0	5,0	k.d.	k.d.	>80,0	6	0	9	4	19
SL3	18,9	29,0	7,0	37,7	41,0	32,0	3	2	9	3	18
SL4	8,6	15,0	2,0	100,0	180,0	60,0	3	2	6	6	17
SL5	16,1	26,0	6,0	65 <i>,</i> 6	80,0	55,0	2	0	9	2	12

Tabelle 5-1:Standortfaktoren der Untersuchungsflächen in Fichten- (SF1-5) und Lärchenbeständen (SL1-5; MW = Mittelwert, Max/Min =Maximale/Minimale Ausprägung, D = Durchmesser, k.d. = keine Daten).
5.1.2 Vegetation

Die Deckungsgrade der Vegetation nach morphologischen und ökologischen Artklassen sind in Tabelle 5-2 dargestellt; die vollständigen Vegetationsaufnahmen sind im Anhang (Tabelle A-1) zu finden. In der Klasse der Bäume sind neben *Larix gmelinii* und *Picea obovata* noch verschiedene Birkenarten (*Betula* spp.), Weiden (*Salix* spp.) und *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar vertreten. Den größten Deckungsgrad weisen Bäume auf der von *Duschekia fruticosa* dominierten Fläche SF5 auf. Die geringsten Baumanteile weisen die Flächen SF1 und SL1 auf.

Die Strauchschicht der untersuchten Flächen setzt sich aus einer oberen und einer unteren Schicht zusammen. Die obere Schicht wird von Individuen der vorkommenden Baumarten gebildet, die untere von Zwergsträuchern der Arten *Ledum palustre* L., *Vaccinium* spp., *Arctous erythrocarpa* Small., *Juniperus sibirica* Burgsd. und *Empetrum nirgum* L..

Die Krautschicht ist generell wenig ausgeprägt, große Krautige kommen lediglich auf den Flächen SF1, SL2 und SL4 vor. Kleine Krautige (z.B. *Cypripedium guttatum* Sw.) sind nur auf der Fläche SF2 vermehrt zu finden.

Die Bodenbedeckung beträgt auf allen Flächen nahezu 100%, nur auf der Hummockfläche (SF2) und auf dem südexponierten Hang (SF4) gibt es freiliegende Bodenbereiche. Federmoose haben in allen Aufnahmeflächen einen hohen Deckungsgrad. Vorkommende Arten sind *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Dicranum acutifolium* (Lindb. & Arnell) C. Jens. ex Weinm., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe und *Aulacomnium turgidium* (Wahlenb.) Schwaegr. Die Gruppe der fruticosen Flechten setzt sich aus *Cladina* spp., *Cladonia* spp. und *Cetraria* spp. zusammen. Die Gruppe der foliosen Flechten ist durch *Peltigera* spp. geprägt.

Tabelle 5-2: Übersicht über die Deckungsgrade (Mittelwerte) der morphologischen Artenklassen in den
Fichten (SF1-5) und den Lärchenbeständen (SL1-5; WZS, Waldzwerg-sträucher; MZS, Moorzwerg-
sträucher; KK, kleine Krautige; GK, große Krautige; FED, Federmoose; FEU, Feuermoose; FRF, fruticose
Flechten; FOF, foliose Flechten; Gr, Gräser; Ca, <i>Carex</i> spp.; Eq, <i>Equisetum</i> spp.).

	Deckungsgrad der morphologischen Artklasse (%)											
Fläche	Bäume	WZS	MZS	KK	GK	FED	FEU	FRF	FOF	Gr	Са	Eq
SF1	23	23	30	1	1	41	0	36	3	2	0	0
SF2	45	21	11	14	0	43	0	38	4	2	1	0
SF3	45	12	28	0	0	43	0	45	2	1	1	3
SF4	51	25	16	2	0	50	0	10	0	1	0	0
SF5	85	17	2	1	0	45	0	0	0	1	0	0
SL1	26	22	13	2	0	41	0	33	3	2	0	0
SL2	50	19	20	0	1	40	0	30	3	1	1	0
SL3	46	12	20	0	0	75	0	15	0	1	0	0
SL4	51	27	31	3	1	55	0	19	0	2	0	0
SL5	77	20	21	0	0	71	5	2	1	3	0	3

Die Höhe der Baumschicht variierte in den Lärchen-Fichten-Mischbeständen von 800 bis 1300 cm und in reinen Lärchenbeständen von 600 bis 1200 cm (Tabelle 5-3). Die Höhen anderer Vegetationsschichten unterscheiden sich kaum.

Tabelle 5-3: Höhe der Vegetationsschichten in den untersuchten Fichten- (SF) und Lärchenbeständen (SL; Mittelwerte).

	Höhe der Vegetationsschicht (cm)									
Schicht	SF1	SF2	SF3	SF4	SF5	SL1	SL2	SL3	SL4	SL5
Baumschicht	1100	1100	800	1300	1200	1200	600	600	800	900
obere Strauchschicht	200	150	300	200	400	200	150	400	400	350
untere Strauchschicht	50	50	30	30	50	50	60	30	60	50
Krautschicht	15	20	20	13	12	10	15	30	14	20
Bodenauflage*	13	17	18	5	10	7	12	20	10	13

* Als Bodenauflage sind Streu, Flechten, Moose und sich zersetzendes Material zusammengefasst.

In Tabelle 5-4 sind die prozentualen Deckungsgrade der Lärche und der Fichte in der Baumschicht und im Unterwuchs dargestellt. *P. obovata* weist auf den Flächen SF1 und SF3 einen höheren Deckungsgrad der Baumschicht auf als *L. gmelinii*. Auf SF3 und SF5 sind die Deckungsgrade der Fichte im Unterwuchs höher als die von *L. gmelinii*. Alle weiteren Untersuchungsflächen sind von Lärche dominiert.

	Deckungsgrad (%)								
	Baum	schicht	Unterwuchs						
Fläche	Larix gmelinii	Picea obovata	Larix gmelinii	Picea obovata					
SF1	13	14	3	2					
SF2	23	6	8	5					
SF3	4	8	3	6					
SF4	30	1	11	1					
SF5	40	1	6	10					
SL1	21	0	3	1					
SL2	16	0	21	0					
SL3	10	0	11	0					
SL4	20	0	13	0					
SL5	38	0	3	0					

Tabelle 5-4: Prozentualer Deckungsgrad der Arten Larix gmelinii und Picea obovata in der Baumschichtund im Unterwuchs auf den Untersuchungsflächen SF1-5 und SL1-5 (Mittelwerte).

5.1.3 Auswirkungen der Standortfaktoren auf die Deckungsgrade von Fichte und Lärche

Die Auftautiefe des Permafrostbodens ist ein hoch signifikanter Standortfaktor der sich auf den Deckungsgrad adulter Fichten auswirkt (Tabelle 5-5). Auf den Deckungsgrad der Lärche in der Baumschicht wirkt dieser Faktor marginal signifikant ein. Aus Abbildung 5-1 wird deutlich, dass adulte Fichten auf flachgründigen Böden höhere Deckungsgrade aufweisen als auf Böden mit größerer Auftautiefe. Im Gegensatz nimmt der Deckungsgrad der Lärche auf Standorten mit geringer Auftautiefe ab.



Abbildung 5-1: Abhängigkeit der Deckungsgrade der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) und der Dahurischen Lärche (*Larix gmelinii*) in der Baumschicht von der Auftautiefe des Permafrosts in der Region Tura.

Der Deckungsgrad der Fichte im Unterwuchs wird nur durch den Deckungsgrad der Fichten in der Baumschicht beeinflusst. Die Deckungsgrade beider Arten in der Baumschicht beeinflussen den Deckungsgrad der Lärche im Unterwuchs (Tabelle 5-5). Hierbei ist der Zusammenhang für beide Arten negativ, mit steigender Deckung der Arten in der Baumschicht nimmt der Deckungsgrad im Unterwuchs ab (Abbildung 5-2).

Der Deckungsgrad des Unterwuchses beider Baumarten wird nicht signifikant von den Standortfaktoren Mächtigkeit der Bodenauflage, Auftautiefe des Permafrosts und Deckungsgrad an Totholz beeinflusst (Tabelle 5-5).

	Baumart							
_	Picea obovata			l	.arix gmelin	ii		
_	FG	F	р	FG	F	р		
<u>Baumschicht</u>								
Mächtigkeit Bodenauflage	1	3,46	0,088	1	0,54	0,468		
Auftautiefe Permafrost	1	14,25	<0,001	1	3,94	0,055		
Deckungsgrad Totholz	1	0,01	0,913	1	0,12	0,735		
<i>L. gmelinii</i> Unterwuchs	1	15,42	<0,001	1	18,51	<0,001		
<i>P. obovata</i> Unterwuchs	1	13,92	0,003	1	2,25	0,106		
Modellwert	6	12,01	<0,001	6	4,73	0,001		
<u>Unterwuchs</u>								
Mächtigkeit Bodenauflage	1	3,48	0,867	1	0,03	0,866		
Auftautiefe Permafrost	1	0,73	0,409	1	0,06	0,803		
Deckungsgrad Totholz	1	0,05	0,830	1	0,23	0,637		
Modellwert	6	5,86	0,005	6	3,77	0,005		

Tabelle 5-5: GLM der standörtlichen Einflussfaktoren auf den Deckungsgrad der Sibirischen Fichte (*P. obovata*) und der Dahurischen Lärche (*L. gmelinii*) und der Deckungsgrade in der Baumschicht auf diese im Unterwuchs (FG, Freiheitsgrade; F, F-Wert aus GLM; p, p-Wert aus GLM).



Abbildung 5-2: Abhängigkeit des Deckungsgrades der Arten *Picea obovata* und *Larix gmelinii* im Unterwuchs von dem Deckungsgrad beider Arten in der Baumschicht [Lärchen-Baumschicht (Oben), Fichten-Baumschicht (Unten)].

5.1.4 Auswirkung des Zeitpunkt des letzten Waldbrandes auf den Deckungsgrad von

Fichte und Lärche

In Abbildung 5-3 ist die Abhängigkeit des Deckungsgrades in der Baumschicht beider Arten von der Zeit seit dem letzten Brand dargestellt. Es zeigt sich, dass der Deckungsgrad der Lärche auf alten Waldbrandflächen geringer ist als auf jüngeren Flächen. Im Gegensatz nimmt der Deckungsgrad der Fichte tendenziell auf Flächen zu auf denen der Waldbrand länger zurück liegt.



Abbildung 5-3: Zusammenhang zwischen den seit dem letzten Waldbrand vergangenen Jahren und dem Deckungsgrad von *Picea obovata* und *Larix gmelinii* in der Baumschicht.

5.2 Modellierung des Alters und der Baumhöhe von Picea obovata

5.2.1 Höhenmodellierung

Die Parameter für die Bestimmung der Baumhöhe aus dem Stammdurchmesser sind in Tabelle 5-6 angegeben. Der modellierte Zusammenhang zwischen dem Stammdurchmesser in 10 cm Höhe und der Baumhöhe ist in Abbildung 5-4 dargestellt.

Tabelle 5-6: Parameter für die Berechnung der Baumhöhe aus dem Durchmesser in 10 cm Höhe für *Picea obovata* (Mittelwert±Std.Fehler, n = 81, p < 0,0001).

Parameter	Wert
α	64,90±1,32
β	0,89±0,01



Abbildung 5-4: Zusammenhang zwischen dem Stammdurchmesser der Sibirischen Fichte in 10 cm Höhe (D10) und der Baumhöhe (n = 641).

5.2.2 Altersmodellierung

Die Parameter für die Berechnung des Alters aus der Baumhöhe und die Aussagekraft der Modelle (AIC) sind in Tabelle 5-7 dargestellt.

Tabelle 5-7: Berechnete Parameter α , θ und A_{max} für die Altersmodellierung (Mittelwert±Std.Fehler, p < 0,05) und die AlCs aller gemessener Proben (Modell) und nach Standorten (SF1, SF2, SF3 und SF6) getrennt.

Fläche	n	α	θ	θ A _{max}	
Modell	81	0,49±0,07	0,52±0,01	276,93±56,56	809,11
SF1	22	0,54±0,14	0,52±0,01	377,12±138,13	227,24
SF2	32	0,65±0,11	0,52±0,01	270,19±56,06	313,03
SF3	13	0,31±0,08	0,51±0,02	875,62±2110,24	128,68
SF6	6	0,19±0,32	0,59±0,22	389,341±74,27	67 <i>,</i> 58

In Abbildung 5-5 ist das Höhenwachstum der Fichten auf den Untersuchungsflächen und für die Gesamtpopulation (Modell) dargestellt. Eine flache Kurve zeigt ein schnelleres Höhenwachstum, da bei einem geringeren Alter eine höhere Baumhöhe erreicht wird. Die Kurven zeigen, dass das schnellste Höhenwachstum am Ufer des Flusses "Untere Tunguska" (SF6) anzutreffen ist. Die Plateaufläche SF3 weist bis zu einem Alter von etwa 200 Jahren ebenfalls einen schnellen Höhenzuwachs auf, dieser nimmt jedoch mit steigendem Alter ab. Für die Fichtenbestände im Lärchenwald (SF1 und SF2) wurde ein langsameres Höhenwachstum bestimmt, wobei die Fläche SF2 im Anfangsbereich ein langsameres Wachstum zeigte als SF1. Die Altersbestimmung auf den Flächen SF4 und SF5 wurde nach dem Modell für alle beprobten Bäume durchgeführt.



Abbildung 5-5: Zusammenhang zwischen der Baumhöhe und dem Alter von *Picea obovata* für alle Probebäume (Modell) und für ausgewählte Fichtenflächen (SF1, SF2, SF3 und SF6).

Das Baumalter beim Erreichen einer Höhe von 50 cm liegt im Mittel bei 37 Jahren. Alle Untersuchungsflächen weisen ein ähnliches Alter auf. Das Baumalter von 130 cm liegt im Durchschnitt bei 72 Jahren. Hier zeigen sich deutliche flächenspezifische Unterschiede: Auf den Fichtenbeständen im Lärchenwald (Flächen SF1 und SF2) liegt es bei 79 bzw. 84 Jahren, auf SF3 bei 53 Jahren und im Bestand an der "Unteren Tunguska" (SF6) bei 52 Jahren (Tabelle 5-8).

Standort	Alter beim Erreichen von 130 cm Höhe (Jahre)
Modell	72
SF1	79
SF2	84
SF3	53
SF4*	72
SF5*	72
SF6	52

Tabelle 5-8: Berechnetes Alter der Sibirischen Fichten (*Picea obovata*) beim Erreichen von 130 cm Höhe (BHD) auf den einzelnen Untersuchungsflächen und für alle Flächen (Modell).

*Entspricht den Werten für alle gemessenen Proben

5.3 Bestandesstruktur der Fichtenbestände

Die Ausdehnung der untersuchten Fichtenpopulationen betrug 0,14 bis 4,90 ha. In Tabelle 5-9 sind Bestandesinformationen der Aufnahmeflächen aufgelistet. Die Stammanzahl pro Hektar (incl. BHD \leq 5 cm) liegt auf den Flächen SF1 und SF5 bei über 900 und auf den Flächen SF2 und SF3 unter 600 Stämmen pro ha. Die meisten Altbäume pro ha weist die Fläche SF1 (129) auf. Auf den anderen Flächen liegt die Anzahl an Altbäumen deutlich darunter. Das maximal berechnete Alter der Fichtenaltbäume variiert zwischen 202 (SF5) und 303 Jahren (SF3). Karten der aufgenommenen Fichten befinden sich im Anhang (Abbildung A-2).

Tabelle 5-9: Ausdehnung der Fichtenpopulation, Stammzahl pro ha, Anzahl der Altbäume pro ha (BHD > 5 cm) und das maximales Alter der Fichten (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.

Untersuchungs- fläche	Ausdehnung (ha)	Stammdichte (n ha ⁻¹)	Altbaumdichte(n ha⁻¹)	Maximales Alter (Jahre)		
SF1	0,45	923	129	281		
SF2	1,43	585	82	221		
SF3	4,90	565	18	303		
SF5	0,14	952	7	202		

5.3.1 Schadklassen

Die Verteilung der Schadklassen (Abbildung 5-6) zwischen den Flächen SF1-3 ist ähnlich, die meisten Bäume weisen die Schadklassen 4 oder 5 auf. Auf der Untersuchungsfläche SF5 haben die meisten Bäume die Schadklasse 3. Als gesund bewertete Bäume (SK 1) befinden sich nur auf Fläche SF1. Tote Bäume (SK 6) sind auf den Flächen SF1 und SF3 zu finden.



Abbildung 5-6: Prozentualer Anteil der Fichten in den Schadklassen (SK 1-6) auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.

5.3.2 Baumhöhenverteilung

Die Höhenverteilung (Abbildung 5-7) zeigt, dass die höchsten erreichten Baumhöhen auf den Flächen SF1 und SF2 1100 cm betragen und auf den Flächen SF3 und SF5 bei 950 cm liegen. Die Untersuchungsflächen SF1 und SF3 zeigen eine J-Form im Verteilungsmuster, wohingegen SF2 und SF5 eine Glockenform zeigen. Auf der Fläche SF5 wurden keine Keimlinge oder Sämlinge (< 60 cm Höhe) gefunden. Auf der Fläche SF4 befinden sich lediglich zwei Altbäume und eine junge Fichte.



Abbildung 5-7: Höhenverteilung der Fichten (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1 (n = 65), SF2 (n = 116), SF3 (n = 199), SF4 (n = 3) und SF5 (n = 133).

5.3.3 Häufigkeit von Altersklassen

In Abbildung 5-8 sind die Altersklassenverteilungen der Untersuchungsflächen und der Zeitpunkt des letzten datierten Waldbrandes dargestellt. Die Altersverteilungen der einzelnen Aufnahmen sind im Anhang (Abbildung A-5) zu finden. Die Untersuchungsfläche SF4 wurde hier aufgrund der geringen Stichprobengröße nicht berücksichtigt.

Die prozentuale Altersverteilung der Fläche SF1 zeigt fehlende Altersklassen zwischen 45 bis 60 Jahren und 110 bis 125 Jahren. Bäume unter einem Alter von 10 Jahren wurden nicht gefunden. Die Regeneration war vor 30 Jahren am besten und nimmt in jüngeren Altersklassen ab. Nach dem Brand im Jahr 1816 gibt es kurzeitig eine höhere Regeneration. Die erreichte Maximalalter in den Plots liegt bei 264 Jahren.

Auf der Untersuchungsfläche SF2 liegt das maximal erreichte Alter bei 221 Jahren. Die Altersklassen zwischen 61 bis 70 Jahren und 201 bis 220 Jahren fehlen. Bis vor 80 Jahren gab es eine erhöhte Regeneration.

Die Untersuchungsfläche SF3, für die der letzte Waldbrand noch nicht datiert werden konnte, zeigt in den letzten 115 Jahren eine kontinuierliche Regeneration. Der älteste Baum ist 241 Jahre alt. Ein Ereignis vor 220 bis 240 Jahren führte zu einer Lücke in der Altersklassenverteilung.

Der älteste Baum auf der Fläche SF5 ist 202 Jahre alt; Fichten jünger als 10 Jahre wurden nicht gefunden. Nach dem Waldbrand im Jahre 1951 zeigt sich in den folgenden 40 Jahren eine verstärkte Regeneration.

Vergleicht man die Regeneration auf allen Flächen (Abbildung 5-8), zeigen die Flächen SF1 und SF3 heute die beste Regeneration. Die Fläche SF1 hat die älteste Fichtenpopulation. Auf den Untersuchungsflächen haben Fichten den letzten Brand überlebt. Nach den Waldbränden gab es auf den Flächen SF1, SF2 und SF5 eine Phase mit stärkerer Regeneration. Auf der Fläche SF1 dauerte diese 10 Jahre an, auf der Fläche SF2 110 Jahre und auf der Fläche SF5 20 Jahre.



Abbildung 5-8: Altersverteilung der Fichten (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1 (n = 65), SF2 (n = 116), SF3 (n = 199) und SF5 (n = 133). Die Pfeile markieren den Zeitpunkt des letzten Vegetationsbrandes auf der Fläche.

Die Verteilung der Alter mit zunehmender Entfernung zur Samenquelle ist in Abbildung 5-9 für die Aufnahmeflächen dargestellt. In nahezu allen Entfernungen von der Samenquelle kommen potentiell Samen-produzierende Bäume vor (älter als 67 Jahre; vgl. Abbildung 5-10). Auf den Flächen SF1 und SF2 ist mehr als die Hälfte der Fichten-Individuen älter als 67 Jahre. Die Individuen auf den Flächen SF3 und SF5 sind vermehrt jünger als 67 Jahre. Die Fläche SF5 zeigt eine junge Population. Die Jungbäume befinden sich zum Teil bereits in einem Alter, in dem sie zur Ausbreitung beitragen können. SF1-3 zeigen bereits etablierte Bestände. Die Altersverteilungen auf SF1 und SF3 folgen einer Sinuskurve mit unterschiedlicher Amplitude, während die Flächen SF2 und SF3 in beiden Aufnahmen große Bereiche mit fehlenden Altersklassen aufweisen. In den Bereichen mit einer weiten Spanne von Altersklassen ist die Individuenanzahl höher als in den anderen Bereichen.

Die Stammanzahlen können nicht direkt verglichen werden, da sich die Untersuchungsflächen in der Breite unterscheiden.



Abbildung 5-9: Alter der Sibirischen Fichten (*Picea obovata*) in Abhängigkeit von der Entfernung zur angenommenen initialen Samenquelle auf den Untersuchungsflächen SF1.1 (n = 28), SF1.2 (n = 37), SF2.1 (n = 22) und SF2.2 (n = 94) mit der Individuenanzahl (n) jeder Entfernungsklasse.



Abbildung 5-9 (Fortsetzung): Alter der Sibirischen Fichten (*Picea obovata*) in Abhängigkeit von der Entfernung zur angenommenen initialen Samenquelle auf den Untersuchungsflächen SF3.1 (n = 80), SF3.2 (n = 119), SF4 (n = 3) und SF5 (n = 133) mit der Individuenanzahl (n) jeder Entfernungsklasse.

5.3.4 Fruchtung

Die Fruchtung (Abbildung 5-10) im Jahr 2009 ist nicht besonders stark, d.h. nicht alle Baumindividuen und alle Altersklassen sind Zapfen tragend. Auf den Flächen SF1 und SF2 tragen vermehrt Bäume ab einem Alter von 140 Jahren Zapfen. Das jüngste dendrochronologisch bestimmte Baumalter eines samentragenden Individuums liegt auf der Fläche SF3 bei 67 Jahren und auf der Fläche SF2 bei 68 Jahren. Auf der Fläche SF5 trägt lediglich der Altbaum Zapfen. Von den Fruchtklassen sind hauptsächlich FK 2, 3 und 4 vertreten (5 bis 20 Zapfen).



Abbildung 5-10: Verteilung der Altersklassen und der Fruchtklassen (FK, doppelt überhöht, Tabelle 4-4) der Fichte (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.

In Tabelle 5-10 ist der prozentuale Anteil der Fichtenjung- und altbäume auf den Flächen SF1-3 und SF5 dargestellt. Die Altbäume sind nach im Jahr 2009 nicht-zapfentragend und zapfentragend unterteilt. Auf der Fläche SF1 sind die meisten zapfentragenden Fichten zu finden (16,9%). Die geringste Anzahl von zapfentragenden Fichten weist die Fläche SF5 mit 0,7% auf. Die meisten Jungbäume sind auf den Flächen SF3 (72,9%) und SF5 (94,9%) zu finden.

Tabelle 5-10: Absolute Anzahl von Bäumen und prozentualer Anteil von Jungbäumen, nichtzapfentragenden Altbäumen und zapfentragender Altbäume der Fichte (*Picea obovata*) im Jahr 2009 auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.

		Anteil (%)						
Fläche	Anzahl Fichten	Jungbäume	Altbäume, nichtzapfentragend	Altbäume, zapfentragend				
SF1	65	41,5	41,5	16,9				
SF2	116	19,8	71,6	8,6				
SF3	199	72,9	22,6	4,5				
SF5	133	94,9	4,4	0,7				

5.4 Dendrochronologische Auswertung der Jahrringkurven

In Abbildung 5-11 ist die Jahrringmittelkurve der Sibirischen Fichte dargestellt. Die mittlere Jahrringweite liegt bei 1,0±0,16 mm Die Kurven aller Flächen zeigen die gleichen Signale. Besonders schlechte Jahre für das Fichtenwachstum waren 1961, 1997 und 1999. Jahre mit besonders gutem Fichtenwachstum sind 1945 bis 1948 und 1995. Seit 1980 treten vermehrt Jahrringweiten unter dem Mittelwert auf.

Eine statistisch sichere Gleichläufigkeit der Jahrringkurven in Cofecha (Holmes 1983, 1994) ist nur für 13 von 54 Proben möglich. Die erstellte Mittelkurve (n = 13) reicht bis 1900 zurück. Der ältere Bereich wurde verworfen. Die Gleichläufigkeit liegt bei 0,459. Es gehen Kurven der Fichten von allen Waldpopulationen ein. Die einzelnen Kurven sind in Abbildung A-6 im Anhang dargestellt.

Zwischen dem jährlichen Zuwachs und dem Aufkommen von Fichten konnte kein Zusammenhang gefunden werden.



Abbildung 5-11: Jahrringmittelkurve (n = 13) der Sibirischen Fichte (P*icea. obovata*) für die Region Tura von 1900 bis 2008. Die graue Linie markiert die mittlere Jahrringweite (1,0 mm).

In Tabelle 5-11 ist die Veränderung der mittleren Jahrringweite über die Zeit dargestellt. Diese hat zwischen 1955 und 2008 im Vergleich zur Zeitspanne von 1900 bis 1954 um 7,7% abgenommen. In der Zeit von 1980 bis 2008 beträgt die Abnahme 17,3%.

Tabelle 5-11: Veränderung der mittleren Jahrringweite mit Standardfehler der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) in der Region Tura zwischen den Dekaden 1900 – 1954 und 1955 – 2008, sowie 1980 - 2008 (n = 13).

Mittlere Jahrringweite (mm)
1,04±0,15
0,96±0,18
0,86±0,14

Verglichen mit der Jahrringmittelkurve von Lärchen derselben Region, weisen die untersuchten Lärchen im Mittel kleiner Jahrringe auf, als die Fichte (Abbildung 5-12, Tabelle 5-12).



Abbildung 5-12: Jahrringmittelkurven von (a) *Picea obovata* und (b) *Larix gmelinii* (A.A. Knorre, pers. Mitteilung) der Region Tura.

Tabelle	5-12:	Mittlere	Jahrringweite	(±Std.fehler)	der	Sibirischen	Fichte	(P.	obovata)	und	der	Da-
hurischen Lärche (<i>L. gmelinii</i>) in der Region Tura zwischen 1900 und 1990.												

Art	Jahrringweite (mm)
Picea obovata	$1,04 \pm 0,16$
Larix gmelinii	0,33 ± 0,14

5.5 Klimasensitivität der Sibirischen Fichte

Signifikanten Einfluss auf das Wachstum der Sibirischen Fichte haben die Temperatur im Februar des Vorjahres (negativ korreliert) und die Niederschlagsmengen im Dezember des vorherigen Jahres (negativ korreliert) und im Juni des aktuellen Jahres (positiv korreliert). Zudem zeigt die Temperatur im Juli einen positiven, jedoch nicht signifikanten, Einfluss.

Für die Lärche sind die Temperaturen im Dezember des Vorjahres und im März des aktuellen Jahres negativ korreliert und im Mai und Juni des aktuellen Jahres positiv. Die Niederschlagssummen im November des Vorjahres und im Januar, März und Mai des aktuellen Jahres sind negativ korreliert, wohingegen die Julitemperatur des aktuellen Jahres positiv korreliert ist.

Die Ergebnisse der Analyse auf Klimasensitivität für *P. obovata* und *L. gmelinii* in der Region Tura sind in Abbildung 5-13 dargestellt.



Abbildung 5-13: Korrelation (Balken) und Antwortfunktion (Linie) der Jahrringmittelkurve (a) von Fichte (*Picea obovata*) und (b) Lärche (*Larix gmelinii*) mit den Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen von September des vorherigen Jahres bis August des aktuellen Jahres in der Region Tura zwischen 1937 und 2008. Die Linien bei 0,2 und -0,2 markieren die 95% Konfidenzintervalle.

6. Diskussion

6.1 Liefern die räumliche Struktur und die Altersklassenverteilung flussferner Fichtenbestände in Zentralsibirien Hinweise auf eine aktuelle Einwanderung der Sibirischen Fichte in Lärchenwälder?

6.1.1 Einwanderung und Vorkommen von Picea obovata

Es ist bekannt, dass *Picea obovata* in Zentralsibirien vor allem entlang von Flussufern vorkommt und sich dort erfolgreich regenerieren kann (z.B. Nikolov und Helmisaari 1992). Bereits etwa 10 m vom Flussbett entfernt ist in den Flusstälern um Tura kaum noch Jungwuchs zu finden. Diese Studie und wenige andere Untersuchungen (z.B. Osawa und Zyryanova 2010) belegen jedoch, im Gegensatz zur vorherrschenden Literatur (z.B. Tchebakova et al. 2009), dass Fichten auch in den geschlossenen Lärchenbeständen Zentralsibiriens vorkommen können.

Die erfolgreiche Ausbreitung der Fichte in neue Bestände ist durch das Zusammenspiel vieler Faktoren bedingt. Für die Samenproduktion von Picea abies L. spielen z. B. das Auftreten von Spätfrösten und die Niederschlagsmenge im Juni und Juli der vergangenen zwei Jahre eine wichtige Rolle (Selås et al. 2002). Neben der Samenproduktion sind die Samenausbreitung und die Etablierung der Keimlinge von entscheidender Bedeutung (Cavallin und Vasseur 2008). Für P. abies ist bekannt, dass eine Windverbreitung von Fichtensamen bis zu einer Strecke von 200 m zwar möglich, die Dichte der Samen und der Etablierungserfolg dann jedoch sehr gering ist (Heiseke 1969). Bei normalen Windverhältnissen fliegen jedoch < 10% der Picea abies Samen weiter als 50 m (Heiseke 1969; Röhrig et al. 2006). Nach Wirth et al. (2008) sind für die Fernverbreitung von P. alauca (Moench) Voss jedoch hohe Regenerationsdichten bis zu einen Kilometer von der Samenquelle nachgewiesen. Die untersuchten Picea obovata Bestände liegen bis zu 10 km von den jeweiligen Flussläufen mit ihren Fichtenpopulationen entfernt und nur einzelne Populationen liegen in diesen bestimmten Fernverbreitungszonen. Es kann nur spekuliert werden, wie und wann initiale Fichtensamen die Standorte erreicht und sich dort etabliert haben. Eine weiträumigere Verdriftung, z. B. durch starke Winde (Keidel et al. 2008) und auf verharschten Schneeoberflächen (Heurich 2001) oder die Verbringung durch Tiere (Röhrig et al. 2006), könnte zur Erstbesiedlung der Standorte durch die Fichten beigetragen haben. Hierauf erfolgte eine erfolgreiche Etablierung der vereinzelten Samen in Jahren mit besonders günstigen Wachstumsbedingungen oder auf Störungsflächen.

Die vereinzelt etablierten Fichtenindividuen ("Kolonisierer") können in der Folge zur weiteren Ausbreitung und Verstetigung einer lokalen Fichtenpopulation beitragen. Eine stammzahlreiche Verjüngung ist sowohl bei *Picea abies* als auch bei *P. obovata* an das Vorhandensein von Altbäumen in unmittelbarer Nähe gebunden (Keidel et al. 2008; Koshkina et al. 2008). Die auch in der vorliegenden Studie festgestellte höhere Altbaumdichte (Tabelle 5-9) und der damit verbundene höhere Sameneintrag dürften die wichtigste Ursache für die förderliche Wirkung des Altholzschirmes darstellen (Cater und Chapin III 2000; Hanssen 2003). Altbäume können zudem Waldbrände eher überstehen als Jungbäume (Wirth et al. 1999). Auf den in der vorliegenden Studie untersuchten Flächen wurden Fichtenindividuen gefunden, die einen Waldbrand überlebt haben (Abbildung 5-8). Sofern geeignete Kleinstandorte vorhanden sind, tragen diese überlebenden Altbäume nach der Störung entscheidend zur zeitnahen "Selbstersetzung" des vorherigen Bestandes bei (Kurkowski et al. 2008). Die Stichprobenzahlen der untersuchten Plots und Transekte sind jedoch gering und lassen auch für den weiteren Verlauf, keine Generalisierungen zu.

6.1.2 Bestandesentwicklung und Altersklassenverteilung

Waldbestände weisen je nach Bestandesentwicklung verschiedene zeitliche und räumliche Altersklassenverteilungen auf. Nach Argen und Zakrisson (1990) bilden sich nach Störungen, durch Konkurrenzeffekte oder durch wechselnde klimatische Bedingungen glocken- und wellenförmige Regenerationsmuster (Abbildung 3-1). Diese, für eine zyklische Regeneration typische Bestandesstruktur, ist aufgrund von wiederkehrenden Waldbränden häufig in borealen Nadelwäldern anzutreffen (McCarthy und Weetman 2006). Bei ausbleibenden Störungsereignissen, wie es für Fichtenbestände oft der Fall ist, kann sich dagegen eine liegend J-förmige Altersstruktur bilden (Stewart 1986; Rossi und Tremblay 2009; Shorohova et al. 2009). Sie ist durch eine exponentiell abnehmende Häufigkeit älterer Baumindividuen im Bestand geprägt und entsteht durch eine kontinuierliche Verjüngung unter Schirm bei konstanter pro-Kopf-Mortalitätsrate

Die zeitliche und räumliche Bestandsentwicklung erlaubt daher Rückschlüsse auf die Bestandesgeschichtte und die Ausbreitungkraft einer Subpopulation. Sie ist in Abbildung 6-1,

ausgehend von einem Einzelbaum ("Kolonisierer") für einen Ausschnitt der Fläche, schematisch dargestellt. Bei einer kontinuierlichen Bestandesentwicklung mit konstantem Samenregen des Kolonisierers, schließen sich nach der Etablierungsphase die Stadien "Ausbreitung" und "Regenerierend" an. Hierdurch ist in unterschiedlichen Entfernungen vom "Kolonisierer" (in dieser Studie als größtes/ältestes Fichtenindividuum angenommen) eine weite Spanne an Altersklassen anzutreffen.



Abbildung 6-1: Räumlich begrenzte Stadien der Bestandesentwicklung von Bäumen in zeitlicher Abfolge (Kolonisierung, Etablierung und Ausbreitung) und daraus resultierende Entwicklungsmöglichkeiten (Regenerierend, Depression und Förderung). Die Länge der Boxplots gibt die Spanne der Baumalter in der entsprechenden Entfernung an.

Kommt es zu einer unterdrückten Regeneration, z.B. durch sich seit der Kolonisierung verändernde Bodenbedingungen, fehlen bestimmte Altersgruppen. Die Stadien "Depression" und "Förderung" beschreiben eine negative bzw. positive Veränderung der Etablierungsbedingungen mit der Distanz. Hier fehlen in einigen Entfernungen bestimmte Altersklassen (fehlen z.B. Jungpflanzen, fand ab einem bestimmten Zeitpunkt in diesem Bereich keine weitere Regeneration statt).

Die untersuchten zentralsibirischen Fichtenpopulationen weisen mehrere der zuvor beschriebenen räumlichen und zeitlichen Altersklassenverteilungen auf (Abbildung 5-9). Während die Altersverteilung über die Distanz mit jüngeren Individuen in größerer Entfernung zur initialen Samenquelle auf eine Ausbreitung des Fichtenbestandes auf Fläche SF1 hindeutet, befindet sich die Fichtenpopulation der Fläche SF5 noch in einer Phase zwischen Etablierung und Ausbreitung. Auf der Untersuchungsfläche SF3 ist die Fichte teilweise noch in der Ausbreitungsphase, in anderen Bereichen dagegen regenerierend. Im Gegensatz zu diesen Beständen befindet sich Population auf Fläche SF2 in weiten Bereichen im "Depressions"-Stadium. Die Fläche SF4 konnte nur kolonisiert werden, aber außer einem Jungbaum ist keine weitere Regeneration vorhanden.

Betrachtet man die entfernungsunabhängige Altersstruktur der Bestände, kann eine J-förmige Altersklassenverteilung auf zwei der Untersuchungsflächen nachgewiesen werden (SF1 und SF3). Diese Altersklassenverteilung ist nach Hofgaard (1993) auf Bestandesebene selten. Die Flächen SF2 und SF5 zeigten dagegen glockenförmige Altersstadien (Abbildungen 5-7 und 5-8). Differierende Altersklassenverteilungen in unterschiedlichen Subpopulationen wurden zuvor bereits von anderen Autoren für boreale Wälder im südlichen Ural und in Kanada beschrieben (Moiseev et al. 2004, McCarty und Weetman 2006). Lokale Unterschiede könnten durch die Intensität des letzten Waldbrandes zu erklären sein. Diese könnten auf den Flächen mit glockenförmiger Altersverteilung stärker gewesen sein und durch eine flachere Bodenauflage zu einer verstärkten Regeneration geführt haben.

Die Altersverteilung in den meisten Bereichen der untersuchten Fichtenbestände deutet auf sich ausbreitende Subpopulationen und damit auf eine sich ausdehnende Verbreitung der Fichte in Zentralsibirien hin (Abbildungen 5-7 und 5-8). Diese Prognose wird durch die Analyse der Ausbreitungsfähigkeit gestützt: Hohe Zapfenzahlen (Abbildung 5-10) und Jungbaumdichten (Tabelle 5-10) weisen auf die Regenerations- und Ausbreitungsfähigkeit der Bestände hin.

54

6.2 Welchen Einfluss haben spezifische Standortfaktoren auf das Vorkommen und Wachstum von Fichte?

Den größten Einfluss auf die nördlichen und östlichen Grenzen des Verbreitungsgebietes von Picea obovata hat nach Schmidt-Vogt (1986) die Dauer der Vegetationsperiode. Sie wirkt sich auf Fruktifikation, Samenreifung und Keimung aus. Während ihr Wärme- und Lichtbedarf gering ist, hängt das Vorkommen der Sibirischen Fichte jedoch auch stark von einer ausreichenden Wasserversorgung ab (Schmidt-Vogt 1986; Shugart et al. 1992). Die vorliegende Studie hat zweierlei Hinweise gefunden, die auf die Bedeutung einer ausreichenden Wasserversorgung für die Ausbreitung der Fichte in Zentralsibirien hinweisen. Zum einen wurden keine südexponierten Hänge gefunden, auf denen die Sibirische Fichte mehr als vereinzelt vorkam (Flächen SF4 und SL1; siehe Kapitel 4.3). Auf südexponierten Hängen ist die Strahlung höher, was zu einer stärkeren Bodenaustrocknung in den Sommermonaten führt (Zyryanova et al. 2010). Zum anderen weist der hohe Deckungsgrad an Moorzwergsträuchern (MZS) und das Vorkommen von Vaccinium vitis-idea L. auf denjenigen Standorten mit Fichtenvorkommen auf eine gute Wasserversorgung mit starken Feuchte-schwankungen hin (Abbildung 5-2). Ledum palustre L. ist nach Ellenberg (1996) ein Nässezeiger, Empetrum nigrum ein Frische- bis Nässezeiger und V. vitis-idea zeigt starke Feuchte-wechsel an. Die MZS weisen auf den Untersuchungsflächen mit einer J-förmigen Alters-struktur hohe Deckungsgrade auf. Die damit angezeigte bessere Wasserversorgung auf diesen Standorten könnte einen positiven Einfluss auf die Etablierung der Sämlinge haben. Das gleich-zeitige Vorkommen der MZS und Vaccinium vitis-idea L. deutet auf unterschiedliche feuchte Bereiche in diesen Flächen hin. Es wird angenommen das P. obovata auf feuchteren Mikrostandorten Waldbrände besser überleben kann (Wirth et al. 2008).

Waldbrände sind in borealen Nadelwäldern entscheidende Einflussfaktoren auf die Regeneration. Diese wirken durch eine Verminderung der Bodenauflage konkurrenzreduzierend und durch das verstärkte Auftauen des Permafrosts regenerationsfördernd (Shvidenko und Niklasson 2000). Durch diese Faktoren ist die Regeneration nach einem Brand am stärksten und nimmt mit der Zeit wieder ab (Bondarev 1997). Auch in der vorliegenden Studie zeigt sich in den Altersverteilungen der Fichten nach den letzten Waldbränden eine erhöhte Regeneration (Abbildung 5-8). Hier konnten sich Fichtenindividuen zeitgleich mit der Lärchenregeneration etablieren. Zudem scheint der Deckungsgrad der Fichte mit der Länge der feuerfreien Periode zu steigen (Abbildung 5-3). Dies deutet darauf hin, dass eine Ausbreitung der Fichte nach jedem Waldbrand auftreten könnte und, dass sich die Fichtenvorkommen bei anhaltender Abwesenheit von Feuer ausdehnen.

Bei der statistischen Analyse des Einflusses von unmittelbaren Standortfaktoren (Auftautiefe des Permafrosts, Mächtigkeit der Bodenauflage und Deckungsgrad des Totholzes) auf die Deckungsgrade der Sibirischen Fichte (*P. obovata*) und der Dahurischen Lärche (*L. gmelinii*) in der Baumschicht und im Unterwuchs zeigten sich nur wenige signifikante Abhängigkeiten (Abbildungen 5-1 und 5-2, Tabelle 5-5).

Obwohl beide Arten ein flaches, an Permafrostbedingungen angepasstes Wurzelwerk ausbilden können (Schmidt-Vogt 1986; Abaimov 2010), konnte in dieser Studie gezeigt werden, dass der Deckungsgrad von *Picea obovata* auf Böden mit einer geringen Auftautiefe höher ist als auf Flächen mit einer mächtigeren aktiven Zone. Dieses Ergebnis deckt sich mit der Studie von Kulagin et al. (2006); auch in westlicheren Regionen Sibiriens (diskontinuierlicher Permafrost) kommt die Fichte vermehrt auf von Permafrost beeinflussten Böden vor.

Für *Larix gmelinii* wurde in der Region Tura eine Regeneration bis zu einer mittleren Höhe der Streuschicht von 6,3 cm bestimmt (Sofronov und Volokitina 2010). Obwohl die Mischbestände der vorliegenden Studie Bodenauflage von 10,8 bis 18,7 cm aufwiesen (Tabelle 5-1), unterschied sich der prozentuale Anteil der Lärche im Unterwuchs nicht von dem der Fichte (Tabelle 5-4). Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Sofronov und Volokitina (2010) deutet dies nicht auf eine bessere Verjüngung der Fichte in Beständen mit einer höheren Bodenauflage hin (Tabelle 5-5).

Der Anteil an Totholz hatte im Untersuchungsgebiet keinen Einfluss auf die Sämlingsdichte oder das Wachstum der Fichte (Tabelle 5-5). Hierbei wurde der gesamte Totholzanteil betrachtet. Während dieses Ergebnis durch eine Studie in nordschwedischen *P. abies* Beständen gestützt wird (Lundqvist und Nilson 2007), liegen gegenteilige Ergebnisse für sich bereits zersetzendes Totholz vor (Hofgaard 1993). Diese Differenzen lassen sich dadurch erklären, dass Totholz erst nach 10 bis 20 Jahren eine Nährstoffquelle darstellen kann (Zielonka 2006).

Für die Entwicklung einer Fichtenpopulation im Lärchenbestand scheint auf den ersten Blick die Wachstumsgeschwindigkeit beider Arten entscheidend zu sein (Tabelle 5-12). Berechnet nach Daten von Bondarev (1997) liegt für *L. gmelinii* in der Region nördlich von Tura das Alter zum Erreichen von 130 cm bei 44 Jahren, für die Sibirische Fichte wurden 72 Jahre bestimmt

(Tabelle 5-8). Die Lärche weist durch ihren Strategietyp "Pionierart" (Lichtart) und unter den vor-herrschenden klimatischen Bedingungen folglich einen schnelleren Höhenzuwachs als P. obovata auf. Lichtkonkurrenz spielt jedoch nur in jungen Lärchenbeständen eine Rolle (Sofronov und Volokitina 2010). Darauf weist auch der hohen Deckungsgrad von Flechten hin (Tabelle 5-2). Eine Flechtenbedeckung bildet sich nur, wenn die Strahlung hoch genug ist und die Konkurrenz der höheren Pflanzen herabgesetzt oder unterdrückt ist (Kershaw 1977). Da die Fichte sich durch ihre Schattentoleranz auch unter der Überschirmung durch die Lärche regenerieren kann (Abbildung 5-1), ist der oberirdische Konkurrenzeffekt auf die Fichte als gering zu bewerten. Umgedreht können sich aber nicht schattentolerante Arten, wie die Lärche, bei Anwesenheit von Fichten schlecht regenerieren und wachsen (Eerikainen et al. 2007). In einem adulten Fichtenbestand, wie der Untersuchungsfläche SF3, könnte die Lärche wahrscheinlich nur durch eine Störung zur erneuten Dominanz gebracht werden. Über die unterirdische Konkurrenz zwischen den beiden Baumarten und/oder ihren Verjüngungsstadien lässt sich aufgrund fehlender Untersuchungen nur spekulieren. Es ist jedoch anzunehmen, dass es aufgrund des limitierten Durchwurzelungsraumes und der limitierten Wasser- und Nährstoffversorgung zu Konkurrenzeffekten kommt (Rewald und Leuschner 2009).

6.3 Spiegelt sich das postulierte Ausbreitungsverhalten der Fichte in den Wachstumsraten der Fichte wieder und welche Rolle spielen dabei Unterschiede in der Klimasensitivität von Picea obovata und Larix gmelinii?

6.3.1 Stammzuwachs

Der radiale Stammzuwachs kann Hinweise auf veränderte Wachstumsbedingungen geben. Mit einer Verbesserung der Wachstumseigenschaften sollte eine erhöhte Zuwachsrate einhergehen. Um Unterschiede zwischen den Arten zu betrachten, spielen die Wachstumseigenschaften der untersuchten Arten eine entscheidende Rolle. Der radiale Stammzuwachs der Fichte unterscheidet sich von dem der Lärche. Dies lässt sich mit den ökologischen Eigenschaften der Lärche erklären, die als Pionierart auf Kosten des Dickenzuwachses verstärkt in das Höhenwachstum investiert. Die Fichte hingegen weist als schattentolerante Art einen geringeren Höhenzuwachs auf und bildet breitere Jahrringe. Beide Arten zeigen die Tendenz eines Rückganges in der mittleren Jahrringweite auf, bei der Lärche setzte dieser bereits 1968 ein, für die Fichte erst 1980 (Tabelle 5-11, Abbildung 5-12). Diese Tendenz wird für die Lärche von einer Vielzahl von Autoren berichtet (z.B. Knorre et al. 2006; Sidorova et al. 2009). Für die Fichte steht dieses Ergebnis jedoch im Widerspruch zu einer Studie in Fichtenstandorten Nordwest-Russlands. Hier wurde für das radiale Wachstum der Sibirischen Fichte eine Zunahme von 35% für die nördliche Taiga bestimmt (Lopatin et al. 2008). Dies ist ein Zeichen dafür, dass in Zentralsibirien eine negative Reaktion des Zuwachses auf das Klima hervorgerufen werden könnte, wohingegen Bestände in Westsibirien positiv reagieren können.

Weitere Faktoren, die durch Klimaveränderungen hervorgerufen werden, könnten ebenfalls Auswirkungen auf den Zuwachs haben; so führten zum Beispiel wärmere Winter zu einer vermehrten Schneeakkumulation und somit zu einer verringerten Mortalität von *Picea mariana* (P. Mill.) B.S.P. Sämlingen (Lavoie und Payette 1992). Im Gegensatz wirkt sich eine eventuelle steigende Waldbrandfrequenz negativ auf die Fichten aus. Durch den veränderten Feuerzyklus von 101±22 auf 65±12 Jahre wird die Fichte unterdrückt (Kharuk et al. 2003). Zu dem ist nach Heinselman (1981) die Feuerintensität in Altbeständen höher als in jungen Beständen, wodurch ein Überleben dieser Brände für die Fichte noch schwieriger ist.

6.3.2 Einfluss des Klimas auf den Stammzuwachs

Das Klima, d.h. insbesondere die Temperatur und der Niederschlag, hat einen entscheidenden Einfluss auf das Stammwachstum (Fritts 1967). Als signifikante Einflussfaktoren für das Fichtenwachstum wurden in der vorliegenden Studie die Temperatur im Februar des Vorjahres (negativ korreliert) und die Niederschlagsmengen im Dezember des vorherigen Jahres bzw. im Juni des aktuellen Jahres (negativ bzw. positiv korreliert) bestimmt (Abbildung 5-13). Selås et al. (2002) haben als Einflussfaktoren für das Wachstum von *Picea abies* in Südnorwegen die Niederschlagssummen von Juni und Juli im gegenwärtigen und die niedrigste Temperatur im Juli des Vorjahres bestimmt.

Für die Lärche sind die Temperaturen im Dezember des Vorjahres und im März des aktuellen Jahres negativ korreliert und im Mai und Juni des aktuellen Jahres positiv. Die Niederschlagssummen im November des Vorjahres und im Januar, März und Mai des aktuellen Jahres sind negativ korreliert, wohingegen die Julitemperatur des aktuellen Jahres positiv korreliert ist (Abbildung 5-13). Die Durchschnittstemperatur im Mai ist ein Indikator für den Zeitpunkt der Schneeschmelze, die in der Region Tura Mitte Mai bis Anfang Juni einsetzt (Kujansuu et al. 2007). Bei einer hohen mittleren Maitemperatur kann diese früher einsetzten und so über eine Verlängerung der Vegetationsperiode das Wachstum beeinflussen. Analog zu den Ergebnissen dieser Studie wurde für die Lärche in Ostsibirien ein Klimaeinfluss der Sommertemperaturen (Juni bis August) auf das radiale Wachstum gefunden (Kirdyanov et al. 2008) Der Niederschlagseinfluss ist nach Kirdyanov et al. (2008) gering, da in Permafrostregionen die Temperatur am Anfang der Wachstumsperiode die entscheidende Rolle spielt und das Wachstum erst später durch die sinkende Verfügbarkeit von Bodenwasser limitiert wird. Dies widerspricht der Reaktion der Lärche in dieser Untersuchung, die deutlich negativ auf die Niederschlagssumme in März und Mai reagiert, trifft aber auf die Fichte zu (Abbildung 5-13).

Sano et al. (2009) haben bei ihrer Untersuchung des Klimaeinflusses in der Lärchenchronologie Hinweise auf eine Klimaerwärmung gefunden. Für die Fichte wird von Shugart et al. (1992) eine intermediäre Klimareaktion beschrieben. Auch in dieser Studie reagiert *Picea abovata* in ihrem Wachstum weniger auf das Klima, als die Lärche (Abbildung 5-13). Die Auswirkungen einer Klimaveränderung könnten folglich für die Lärche von größerer Bedeutung sein als für die Fichte. Es ist prognostiziert, dass höhere Durchschnittstemperaturen und eine erhöhten Niederschlagssumme zur einer stärkeren Ausbreitung der Fichte in den gegenwärtigen Lärchenbeständen führen (Kharuk et al. 2005, 2007). Die Lärche wird nach Tchebakova et al. (2009) in der Zone des kontinuierlichen Permafrost weiterhin die dominierende Baumart sein. Diese Gebiete werden jedoch deutlich zurückgehen und Raum für eine Ausdehnung der dunklen Taiga bieten.

Als Weiserjahre, d.h. Jahre mit einem starken Signal (positiv oder negativ), das sich in einer Vielzahl der Jahrringkurven abzeichnet (Schweingruber 1990), konnten für die Fichte die Jahre 1961, 1999 und 2007 mit negativem Signal bestimmt werden (Abbildung 5-12).

6.4 Ausblick

Eine genauere Betrachtung der Entwicklung von Fichtenpopulationen im zentralsibirischen Lärchenwald ist nur möglich, wenn mehr Fichtenstandorte und längere Transekte einbezogen werden. Hierfür könnten mit Ost-West oder Nord-Süd ausgerichteten weitläufigen Untersuchungen Wachstumskurven unter verschiedenen klimatischen Bedingungen und Feuerhistorien verglichen werden um eine signifikante Aussage über die Ausbreitung der Fichte und die Entwicklungen der Populationen nach einem Brandereignis machen zu können.

Für eine genauere Altersbestimmung könnte ein Modell entwickelt werden, bei dem ein individuelles Baumalter berechnet wird. Dadurch könnten die unterschiedlichen Alter für gleiche Baumhöhen besser abgebildet werden. Außerdem können dann eventuelle Unterschiede zwischen der Höhen- und Altersverteilung festgestellt werden. Dies war in diesem Fall nicht möglich, da die Altersklassen nur durch den gewählten Umfang der Klassen eine andere Skalierung haben.

Desweiteren könnten Keimungsexperimente, besonders mit verschiedenen Bodentemperaturbedingungen und Bodenauflagemächtigkeiten einen Hinweis darauf geben, unter welchen Bedingungen sich *P. obovata* etablieren kann.

Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen im Text

- Abbildung 3-1: Schematische Darstellung der Altersstrukturen bei verschiedenen Bestandesentwickungen mit dem dazugehörigen Bestandesprofil (Johnson 1995, verändert). a) Einzelkohorte nach einmaligem Kolonisierungsereignis, b) Erstkolonisierende Kohorte und nachfolgende Unterwuchskohorte, c) Mehrfachkohorten und d) Selbst reproduzierender Bestand mit liegend Jförmiger Altersverteilung.
- Abbildung 4-1: Übersichtskarte von Zentralsibirien mit der Lage von Tura (N. Gentsch, unveröffentlicht).
- Abbildung 4-2: Dreißig-jährige Mittelwerte der Lufttemperatur (Linie) und des Niederschlags (Balken) in Tura, Sibirien, Russland (Lydolph 1977, verändert).
- Abbildung 4-3: Übersichtskarte über die Lage der Untersuchungsgebiete SF1-5 (Fichten-Lärchen-Mischbestände) und SL1-5 (Lärchenbestände) in der Region um Tura, Russland.
- Abbildung 4-4: Aufnahmedesign der Fichtenuntersuchungsflächen. (1.) Transekt, hier mit vier Plots (a-d) jeweils 64 m2, (2.) Großplot (a), die Seitenlänge beträgt ein Vielfaches von 8 m (N = 2-10), mit Subplot zur Standortanalyse (b).
- Abbildung 4-5: Aufnahmedesign in den Lärchenbeständen als Transekt mit acht Plots von jeweils 64 m2-Größe im Abstand von 50 m zueinander.
- **Abbildung 5-1:** Abhängigkeit der Deckungsgrade der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) und der Dahurischen Lärche (*Larix gmelinii*) in der Baumschicht von der Auftautiefe des Permafrosts in der Region Tura.
- Abbildung 5-2: Abhängigkeit des Deckungsgrades der Arten *Picea obovata* und *Larix gmelinii* im Unterwuchs von dem Deckungsgrad beider Arten in der Baumschicht [Lärchen-Baumschicht (Oben), Fichten-Baumschicht (Unten)].
- Abbildung 5-3: Zusammenhang zwischen den seit dem letzten Waldbrand vergangenen Jahren und dem Deckungsgrad von *Picea obovata* und *Larix gmelinii* in der Baumschicht.
- Abbildung 5-4: Zusammenhang zwischen dem Stammdurchmesser der Sibirischen Fichte in 10 cm Höhe (D10) und der Baumhöhe (n = 641).
- Abbildung 5-5: Zusammenhang zwischen der Baumhöhe und dem Alter von *Picea obovata* für alle Probebäume (Modell) und für ausgewählte Fichtenflächen (SF1, SF2, SF3 und SF6).
- Abbildung 5-6: Prozentualer Anteil der Fichten in den Schadklassen (SK 1-6) auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.
- Abbildung 5-7: Höhenverteilung der Fichten (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1 (n = 65), SF2 (n = 116), SF3 (n = 199), SF4 (n = 3) und SF5 (n = 133).
- Abbildung 5-8: Altersverteilung der Fichten (*Picea obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1 (n = 65), SF2 (n = 116), SF3 (n = 199) und SF5 (n = 133). Die Pfeile markieren den Zeitpunkt des letzten Vegetationsbrandes auf der Fläche.
- **Abbildung 5-9:** Alter der Sibirischen Fichten (*Picea obovata*) in Abhängigkeit von der Entfernung zur angenommenen initialen Samenquelle auf den Untersuchungsflächen SF1.1 (n = 28), SF1.2 (n = 37), SF2.1 (n = 22) und SF2.2 (n = 94) mit der Individuenanzahl (n) jeder Entfernungsklasse.
- Abbildung 5-10: Verteilung der Altersklassen und der Fruchtklassen (FK, doppelt überhöht, Tabelle 4-4) der Fichte (*Picea obovata*) auf den Unter-suchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.
- **Abbildung 5-11:** Jahrringmittelkurve (n = 13) der Sibirischen Fichte (Picea. *obovata*) für die Region Tura von 1900 bis 2008. Die graue Linie markiert die mittlere Jahrringweite (1,0 mm).
- **Abbildung 5-12:** Jahrringmittelkurven von (a) *Picea obovata* und (b) *Larix gmelinii* (A.A. Knorre, pers. Mitteilung) der Region Tura.

- **Abbildung 5-13:** Korrelation (Balken) und Antwortfunktion (Linie) der Jahrringmittelkurve (a) von Fichte (*Picea obovata*) und (b) Lärche (*Larix gmelinii*) mit den Monats-mitteltemperaturen und Niederschlagssummen von September des vorherigen Jahres bis August des aktuellen Jahres in der Region Tura zwischen 1937 und 2008. Die Linien bei 0,2 und -0,2 markieren die 95% Konfidenzintervalle.
- Tabelle 3-1: Unterschiede zwischen der Lärche (*L. gmelinii*) und der Fichte (*P. obovata*) nach Shugart et al. (1992) und Gurskaya und Shiyatov (2006; k.a., keine Angabe).
- Tabelle 4-1: Geographische und geomorphologische Daten der Aufnahmeflächen.
- **Tabelle 4-2:** Datierte Waldbrände auf den Untersuchungsflächen (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung; k. a. = keine Angabe).
- Tabelle 4-3:
 Arten der zur Vegetationsaufnahme verwendeten morphologischen Gruppen.
- Tabelle 4-4: Klassifizierung der Fruchtklasse anhand der Zapfenanzahl.
- Tabelle 4-5: Verwendete Kriterien zur Einteilung der Fichten in Schadklassen (SK).
- Tabelle 4-6: Merkmale der die Baumhöhe verringernden Faktoren bzw. Schadensarten.
- Tabelle 4-7: Anzahl der dendrochronologischen Proben pro Höhen- und Schadklasse.
- **Tabelle 5-1:** Standortfaktoren der Untersuchungsflächen in Fichten- (SF1-5) und Lärchenbeständen (SL1-5; MW = Mittelwert, Max/Min = Maximale/Minimale Ausprägung, D = Durchmesser, k.d. = keine Daten).
- Tabelle 5-2: Übersicht über die Deckungsgrade (Mittelwerte) der morphologischen Artenklassen in den Fichten (SF1-5) und den Lärchenbeständen (SL1-5; WZS, Waldzwerg-sträucher; MZS, Moorzwerg-sträucher; KK, kleine Krautige; GK, große Krautige; FED, Federmoose; FEU, Feuermoose; FRF, fruticose Flechten; FOF, foliose Flechten; Gr, Gräser; Ca, *Carex* spp.; Eq, *Equisetum* spp.).
- Tabelle 5-3: Höhe der Vegetationsschichten in den untersuchten Fichten- (SF) und Lärchenbeständen (SL; Mittelwerte).
- Tabelle 5-4: Prozentualer Deckungsgrad der Arten Larix gmelinii und Picea obovata in der Baumschicht und im Unterwuchs auf den Untersuchungsflächen SF1-5 und SL1-5 (Mittelwerte).
- **Tabelle 5-5:** GLM der standörtlichen Einflussfaktoren auf den Deckungsgrad der Sibirischen Fichte (*P. obovata*) und der Dahurischen Lärche (*L. gmelinii*) und der Deckungsgrade in der Baumschicht auf diese im Unterwuchs (FG, Freiheitsgrade; F, F-Wert aus GLM; p, p-Wert aus GLM).
- **Tabelle 5-6:** Parameter für die Berechnung der Baumhöhe aus dem Durchmesser in 10 cm Höhe für *Picea obovata* (Mittelwert±Std.Fehler, n = 81, p < 0,0001).
- **Tabelle 5-7:** Berechnete Parameter α , θ und Amax für die Altersmodellierung (Mittelwert±Std.Fehler, p < 0,05) und die AlCs aller gemessener Proben (Modell) und nach Standorten (SF1, SF2, SF3 und SF6) getrennt.
- **Tabelle 5-8:** Berechnetes Alter der Sibirischen Fichten (*Picea obovata*) beim Erreichen von 130 cm Höhe (BHD) auf den einzelnen Untersuchungsflächen und für alle Flächen (Modell).
- **Tabelle 5-9:** Ausdehnung der Fichtenpopulation, Stammzahl pro ha, Anzahl der Altbäume pro ha (BHD > 5 cm) und das maximales Alter der Fichten (*Picea* obovata) auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.
- **Tabelle 5-10:** Absolute Anzahl von Bäumen und prozentualer Anteil von Jungbäumen, nichtzapfentragenden Altbäumen und zapfentragender Altbäume der Fichte (*Picea obovata*) im Jahr 2009 auf den Untersuchungsflächen SF1, SF2, SF3 und SF5.

- **Tabelle 5-11:** Veränderung der mittleren Jahrringweite mit Standardfehler der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) in der Region Tura zwischen den Dekaden 1900 1954 und 1955 2008, sowie 1980 2008 (n = 13).
- **Tabelle 5-12:** Mittlere Jahrringweite (±Std.fehler) der Sibirischen Fichte (*P. obovata*) und der Dahurischen Lärche (*L. gmelinii*) in der Region Tura zwischen 1900 und 1990.

Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen im Anhang

- **Abbildung A-1:** Charakteristische Bilder aus der Region Tura, a) Blick aus nordwestlicher Richtung auf Tura mit Waldbrand im Hintergund, b) Untersuchungs-fläche SL1, c) Untersuchungsfläche SF3 und d) Aufnahme von einem Messturm aus bei SL2.
- Abbildung A-2: Räumliche Übersicht über die Verteilung verschiedener Höhenklassen auf den Aufnahmeflächen SF1, SF2, SF3 und SF5 mit gekürzten UTM-Koordinaten.
- **Abbildung A-3:** Zusammenhang zwischen der gemessenen Baumhöhe und der berechneten Höhe der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) in der Region Tura (n = 636, p < 0,0001).
- **Abbildung A-4:** Vergleich der gemessenen Alter mit den berechneten Werten der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) logarithmisch aufgetragen (n = 81, p < 0,0001).
- Abbildung A-5: Altersverteilung der Fichten (*P. obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1.1 (n = 28), SF1.2 (n = 37), SF2.1 (n = 28), SF2.2 (n = 94), SF3.1 (n = 80) und SF3.2 (n = 119).
- Abbildung A-6: Indexierte Jahrringkurven der Proben von Picea *obovata*, die in die Jahrringmittelkurve für die Region Tura eingegangen sind.
- **Tabelle A-1:** Artenliste nach morphologischen und ökologischen Klassen der Aufnahmeflächen in der Region Tura, Russland. WZS = Waldzwergsträucher, MZS = Moorzwergsträucher, GK = große Krautige, KK = kleine Krautige, FED = Federmoose, FEU = Feuermoose, AF = abuskuläre Flechten, FF = foliose Flechten
- **Tabelle A-2:** Übersicht über die bestimmten Parameter der beprobten Fichten (*P. obovata*) in der Region Tura, Russland. D10 = Stammdurchmesser in 10 cm Höhe, BHD = Brusthöhendurchmesser, SK = Schadklasse, SA = Schadensart, FK = Fruchtklasse.
- **Tabelle A-3:** Monatsmitteltemperaturen und mittlere Jahrestemperatur von Tura zwischen 1929 und 2008 von der meteorologischen Station Tura (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung).
- Tabelle A-4: Niederschlagsmengen von Tura zwischen 1935 und 2008 von der meteorologischen Station

 Tura (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung).

Literaturverzeichnis

- Abaimov AP, Bondarev AI, Zyryanova OA und Shitova SA. 1997. Polar forests of Krasnoyarsk region, Novosibirsk, Russian Federation.
- Abaimov AP. 2010. Geographical distribution and genetics of Siberian larch species. In: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T und Wein RW (Hrsg.) Permafrost Ecosystems, Siberian Larch Forests. Springer Verlag, Heidelberg, London, New York.
- Agren J und Zackrisson O. 1990. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in Central and Northern Sweden. Journal of Ecology 78:1049-1062.
- Amiro BD, Orchansky AL, Barr AG, Black TA, Chambers SD, Chapin III FS, Gouldenf ML, Litvakg M, Liu HP, McCaughey JH, McMillan A und Randerson JT. 2006. The effect of post-fire stand age on the boreal forest energy balance. Agricultural and Forest Meteorology 140:41-50.
- Asselin H, Fortin M-J und Bergeron Y. 2001. Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Québec boreal forest. Forest Ecology and Management 140:29-37.
- Auclair AND und Carter TB .1993. Forest Wildfires as a recent source of CO_2 at northern latitudes. Canadian Journal of Forest Research 23:1528-1536.
- Balzter H, Gerard F, George C, Weedon G, Grey W, Combal B, Bartholome E, Bartalev S und Los S. 2007. Coupling of vegetation growing season anomalies and fire activity with hemispheric and regional-scale climate patterns in central and east Siberia. Journal of Climate 20:3713-3729.
- Biondi F und Waikul K. 2004. Dendroclim2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. Computers & Geosciences 30:303-311.
- Bonan GB. 1992. Processes in boreal forest. In: Shugart HH, Leemans R, Bonan GB (Hrsg.) A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press. 9-12
- Bonan GB und Shugart HH. 1989. Environmental-factors and ecological processes in boreal forests. Annual Review of Ecology and Systematics 20:1-28.
- Bondarev A. 1997. Age distribution patterns in open boreal Dahurican larch forests of Central Siberia. Forest Ecology and Management 93:205-214.
- Brown J, Ferrians OJJ, Heginbottom JA und Melnikov ES. 1997. Circum-arctic map of permafrost and ground ice conditions. International Permafrost Association, USGS.
- Cater TC und Chapin III FS. 2000. Differential effects of competition or microenvironment on boreal tree seedling establishment after fire. Ecology 81:1086-1099.
- Cavallin N und Vasseur L. 2008. Potential for red spruce (*Picea rubens* Sarg.) establishment from natural seed dispersal in old fields adjacent to forest stands. Plant Ecology 199:33-41.
- Chapin III FS, Callaghan TV, Bergeron Y, Fukuda M, Johnstone JF, Juday G und Zimov SA. 2004. Global change and the boreal forest: Thresholds, shifting states or gradual change? Ambio 33:361-365.
- Chapin III FS, Sturm M, Serreze MC, McFadden JP, Key JR, Lloyd AH, McGuire AD, Rupp TS, Lynch AH, Schimel JP, Beringer J, Chapman WL, Epstein HE, Euskirchen ES, Hinzman LD, Jia G, Ping CL, Tape KD, Thompson CDC, Walker DA und Welker JM. 2005. Role of land-surface changes in Arctic summer warming. Science 310:657-660.
- Cook ER und Kairiukstis LA. 1990. Methods in dendrochronology. Kluver Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Crawley MJ. 2007. The R book. John Wiley & Sons, West Sussex, UK.

- DesRochers A und Gagnon R. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? Canadian Journal of Forest Research 27:1703-1703.
- Drobyshev IV. 2001. Effect of natural disturbances on the abundance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in nemoral forests of the southern boreal zone. Forest Ecology and Management 140:151-161.
- Eerikainen K. 2003. Predicting the height-diameter pattern of planted *Pinus kesiya* stands in Zambia and Zimbabwe. Forest Ecology and Management 175:355-366.
- Eerikainen K, Miina J und Valkonen S. 2007. Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland. Forest Ecology and Management 242:444-461.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart.
- Engelmark O, Hofgaard A und Arnborg T. 1998. Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 9:583-592.
- FAO 1998. World reference base for soil resources. World Soil Resources Reports 84, Rome:88.
- Fauria MM und Johnson EA. 2008. Climate and wildfires in the north American boreal forest. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 363:2317-2329.
- Flannigan M, Campbell I, Wotton M, Carcaillet C, Richard P und Bergeron Y. 2001. Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model - regional climate model simulations. Canadian Journal of Forest Research 31:854-864.
- Flannigan MD, Bergeron Y, Engelmark O und Wotton BM. 1998. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. Journal of Vegetation Science 9:469-476.
- Fraver S, Jonsson BG, Jonsson M und Esseen PA. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. Journal of Vegetation Science 19:789-798.
- Fritts HC. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London, UK.
- Goetz SJ, Fiske GJ und Bunn AG. 2006. Using satellite time-series data sets to analyze fire disturbance and forest recovery across Canada. Remote Sensing of Environment 101:352-365.
- Goldammer JG und Furyaev VV. 1996. Fire in ecosystems of boreal Eurasia: Ecological impacts and links to the global system. In: Goldammer JG und Furyeav VV (Hrsg.) Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Kluwer Academic Publ, Dordrecht. 1-20.
- Goldammer JG und Stocks BJ. 2000. Eurasian perspective of fire: Dimension, management, policies, and scientific requirements. In: Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. Springer-Verlag, New York. 49-65.
- Greene DF, MacDonald SE, Häussler S, Domenicano S, Noel J, Jayen K, Charron I, Gauthier S, Hunt S, Gielau ET, Bergeron Y und Swift L. 2007. The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed. Canadian Journal of Forest Research 37:1012-1023.
- Groisman PY, Sherstyukov BG, Razuvaev VN, Knight RW, Enloe JG, Stroumentova NS, Whitfield PH, Forland E, Hannsen-Bauer I, Tuomenvirta H, Aleksandersson H, Mescherskaya AV und Karl TR. 2007. Potential forest fire danger over northern Eurasia: Changes during the 20th century. Global and Planetary Change 56:371-386.
- Gromtsev A. 2002. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European russia: A review. Silva Fennica 36:41-55.
- Gurskaya MA und Shiyatov SG. 2006. Distribution of frost injuries in the wood of conifers. Russian Journal of Ecology 37:7-12.
- Hansen J, Ruedy R, Glascoe J und Sato M. 1999. Giss analysis of surface temperature change. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 104:30997-31022.
- Hanssen KH. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. Forest Ecology and Management 180:199-213.
- Hartmann H, Wirth C, Messier C und Berninger F. 2008. Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual Sugar maple. Tree Physiology 28:1851-1862.
- Heinselman ML. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern America. In: West DC, Shugart HH und Botkin DB (Hrsg.) Forest succession: Concepts and applications. Springer Verlag, New York. 347-406.
- Heiseke D. 1969. Untersuchungen über Samenproduktion und Samenflug, Keimung und Keimlingsentwicklung bei der Fichte.Dissertationsschrift. Universität Göttingen.
- Heurich M. 2001. Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Nationalpark Bayrischer Wald (Hrsg.) Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Wissenschaftliche Reihe 14. 99-177.
- Hofgaard A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 4:601-608.
- Holmes RL. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bullentin 43:69–78.
- Holmes RL. 1994. Dendrochronology program library version 1994. University of Arizona, Tucson.
- Hynynen J. 1995. Predicting the growth response to thinning for Scots pine stands using individual-tree growth models. Silva Fennica 29:225-246.
- IPCC 2007. Climate Change 2007: the physical science basis summary for policymakers. World Meterological Organization, Genever, Switzerland.
- Johnson EA. 1995. Cambridge studies in ecology: Fire and vegetation dynamics: Studies from the north American boreal forest. Cambridge University Press.
- Johnson EA, Miyanishi K und Weir JMH. 1998. Wildfires in the western Canadian boreal forest: Landscape patterns and ecosystem management. Journal of Vegetation Science 9:603-610.
- Kajimoto T, Matsuura Y, Osawa A, Abaimov AP, Zyryanova OA, Isaev AP, Yefremov DP, Mori S und Koike T. 2006. Size-mass allometry and biomass allocation of two larch species growing on the continuous permafrost region in Siberia. Forest Ecology and Management 222:314-325.
- Kajimoto T, Matsuura Y, Sofronov MA, Volokitina AV, Mori S, Osawa A und Abaimov AP. 1999. Aboveand belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. Tree Physiology 19:815-822.
- Kasischke ES und Stocks BJ. 2000. Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. SpringerVerlag, Berlin.
- Keidel S, Meyer P und Bartsch N. 2008. Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems im Harz nach großflächiger Störung. Forstarchiv 79:187–196.
- Kershaw KA. 1977. Studies on lichen-dominated systems. 20. examination of some aspects of northern boreal lichen woodlands in Canada. Canadian Journal of Botany 55:393-410.

- Kharuk V, Ranson K, Dvinskaya M. 2007. Evidence of evergreen conifer invasion into larch dominated forests during recent decades in central Siberia [Russian Federation]. Eurasian Journal of Forest Research 10:163-171.
- Kharuk VI, Dvinskaya ML und Ranson KJ. 2003. Fire cycling in the larch-dominated communities. In: leee (Hrsg.) leee International geoscience and remote sensing symposium, Vols I - Vii, Proceedings -Learning from earth's shapes and sizes. New York. 1296-1298.
- Kharuk VI, Dvinskaya ML, Ranson KJ und Im ST. 2005. Expansion of evergreen conifers to the larchdominated zone and climatic trends. Russian Journal of Ecology 36:164-170.
- Kirdyanov AV, Treydte KS, Nikolaev A, Helle G und Schleser GH. 2008. Climate signals in tree-ring width, density and [delta]¹³C from larches in eastern Siberia (Russia). Chemical Geology 252:31-41.
- Knorre AA, Kirdyanov AV und Vaganov EA. 2006. Climatically induced interannual variability in aboveground production in forest-tundra and northern taiga of central Siberia. Oecologia 147:86-95.
- Koshkina NB, Moiseev PA und Goryaeva AV. 2008. Reproduction of the Siberian spruce in the timberline ecotone of the Iremel' Massif. Russian Journal of Ecology 39:83-91.
- Kujansuu J, Yasue K, Koike T, Abaimov AP, Kajimoto T, Takeda T, Tokumoto M und Matsuura Y. 2007. Climatic responses of tree-ring widths of *Larix gmelinii* on contrasting north-facing and south-facing slopes in central Siberia. Journal of Wood Science 53:87-93.
- Kulagin AY, Davydychev AN und Zaitsev G. A. 2006. Specific features of the growth of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at early stages of ontogeny in broadleaf-conifer forests of the Ufa Plateau. Russian Journal of Ecology 37:66-69.
- Kurkowski TA, Mann DH, Rupp TS und Verbyla DL. 2008. Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest. Canadian Journal of Forest Research 38:1911-1923.
- Kushida K, Takao G, Tukuda M, Maximmov TC und Kononov AV. 2000. Componential spectral characteristics of larch and pine communities in eastern Siberia. In: Takenaka GIA (Hrsg.) Proceedings of the eighth symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia 1999. 90-97.
- Lavoie C und Payette S. 1992. Black Spruce Growth Forms as a Record of a Changing Winter Environment at Treeline, Quebec, Canada. Arctic and Alpine Research 24:40-49.
- Lopatin E, Kolstrom T und Spiecker H. 2008. Long-term trends in radial growth of Siberian spruce and Scots pine in Komi Republic (northwestern Russia). Boreal Environment Research 13:539-552.
- Lundqvist, L, und Nilson K. 2007. Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research 22:304-309.
- Lydolph PE. 1977. Climates of the Soviet Union. Elsevier, Amsterdam.
- MacDonald GM, Kremenetski KV und Beilman DW. 2008. Climate change and the northern Russian treeline zone. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 363:2285-2299.
- McCarthy JW und Weetman G. 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. Silva Fennica 40:209-230.
- McGuire AD, Chapin III FS, Walsh JE und Wirth C. 2006. Integrated regional changes in arctic climate feedbacks: Implications for the global climate system. Annual Review of Environment and Resources 31:61-91.
- Moiseev PA, van der Meer M, Rigling A und Shevchenko IG. 2004. Effect of climatic changes on the formation of Siberian spruce generations in subgoltsy tree stands of the Southern Urals. Russian Journal of Ecology 35:135-143.

- Niklasson M. 2002. A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce: implications for age structure analysis. Forest Ecology and Management 161:279-288.
- Nikolov N und Helmisaari H. 1992. Silvics of the circumpolar boreal forest tree species. In: Shugart HH, Leemans R und Bonan GB (Hrsg.) A System Analysis of the Global Boreal Forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Osawa A und Zyryanova OA. 2010. Introduction. In: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T und Wein RW (Hrsg.) Permafrost ecosystems, Siberian larch forests. Springer Verlag, Heidelberg, London, New York.
- Pinheiro JC, Bates DM, Sarkar DS und Sarkar D. 2009. nlme: Linear and nonlinear mixed-effect models, R package version 3.1-96.
- Prokushkin AS, Horbara S und Prokushkin SG. 2010. Behavior of dissolved organic carbon in larch ecosystems. In: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T und Wein RW (Hrsg.) Permafrost ecosystems, Siberian larch forests.Springer Verlag, Heidelberg, London, New York.
- Reichow MK, Saunders AD, White RV, Pringle MS, Al'Mukhamedov AI, Medvedev AI und Kirda NP. 2002. Ar-40/Ar-39 dates from the West Siberian Basin: Siberian flood basalt province doubled. Science 296:1846-1849.
- Rewald B und Leuschner C. 2009. Does root competition asymmetry increase with water availability? Plant Ecology & Diversity 2:255-264.
- Röhrig E, Bartsch N und von Lüpke B. 2008. Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ulmer, Stuttgart.
- Rossi SM. Tremblay J, Morin H und Levasseur V. 2009. Stand structure and dynamics of *Picea mariana* on the northern border of the natural closed boreal forest in Quebec, Canada. Canadian Journal of Forest Research 39:2307-2318.
- Ruckstuhl KE, Johnson EA und Miyanishi K. 2008. Introduction. The boreal forest and global change. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 363:2245-2249.
- Sano M, Furuta F und Sweda T. 2009. Tree-ring-width chronology of *Larix gmelinii* as an indicator of changes in early summer temperature in east-central Kamchatka. Journal of Forest Research 14:147-154.
- Schmidt PA. 2003. The diversity, phytogeography and ecology of spruces (*Picea : Pinaceae*) in Eurasia. In: Mill RR (Hrsg.) Proceedings of the fourth international conifer conference - Conifers for the future? International Society Horticultural Science, Leuven 1. 189-201.
- Schmidt-Vogt H. 1986. Die Fichte Bd. 1 Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften, 2te Edition. Paul Parey, Hamburg.
- Schulze ED, Schulze W, Kelliher FM, Vygodskaya NN, Ziegler W, Kobak KI, Koch H, Arneth A, Kusnetsova W A, Sogatchev A, Issajev A, Bauer G und Hollinger DY. 1995. Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian larix stands in eastern Siberia. Canadian Journal of Forest Research 25:943-960.
- Schulze ED, Vygodskaya NN, Tchebakova NM, Czimczik CI, Kozlov DN, Lloyd J, Mollicone D, Parfenova E, Sidorov KN, Varlagin AV und Wirth C. 2002. The eurosiberian transect: an introduction to the experimental region. Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology 54:421-428.
- Schweingruber FH. 1988. Tree rings basics and applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, Netherlands; Boston, Massachusetts, USA. Illus. Maps.
- Schweingruber HF, Eckstein D, Serre-Brachet F und Bräker OU. 1990. Identification, presentation, and interpretation of event years in dendrochronology. Dendrochronologia 8:9-39.

- Selås V, Piovesan G, Adams JM und Bernabei M. 2002. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. Canadian Journal of Forest Research 32:217-225.
- Shorohova E, Kuuluvainen T, Kangur A und Jogiste K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. Annals of Forest Science 66.
- Shugart HH, Leemans R und Bonan GB. 1992. A system analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press.
- Shvidenko AZ und Nilsson K. 2000. Extend, distribution, and ecological role of fire. In: Kasischke ES und Stocks BJ (Hrsg.) Fire, climate change and carbon cycling in the boreal forest. Springer Verlag, Berlin.
- Sidorova OV, Siegwolf RTW, Saurer M, Shashkin AV, Knorre AA, Prokushkin AS, Vaganov EA und Kirdyanov AV. 2009. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. indicate increasing water shortage in the Siberian north? Oecologia (Berlin) 161:825-835.
- Sofronov MA und Volokitina AV. 2010. Wildfire ecology in continuous permafrost zone. In: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T und Wein RW (Hrsg.) Permafrost ecosystems, Siberian larch forests. Springer Verlag, Heidelberg, London, New York.
- Soja AJ, Tchebakova NM, French NHF, Flannigan MD, Shugart HH, Stocks BJ, Sukhinin AI, Parfenova EI, Chapin III FS und Stackhouse PW. 2007. Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. Global and Planetary Change 56:274-296.
- Stewart GH. 1986. Population-dynamics of a montane conifer forest, western Cascade Range, Oregon, USA. Ecology 67:534-544.
- Svensson JS und Jeglum JK. 2001. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. Forest Ecology and Management 151:67-79.
- Takenaka A, Abaimov AP. 2000. The tree size and mortality of larch trees: Theoretical analysis with a carbon budget model. In: Takenaka GIA (Hrsg.) Proceedings of the eighth symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia 1999. 42-46.
- Tchebakova NM., Parfenova E und Soja AJ. 2009. The effects of climate, permafrost and fire on vegetation change in Siberia in a changing climate. Environmental Research Letters 4: 045013.
- Walter H und Breckle S-W. 1999. Vegetation und Klimazonen: Grundriß der globalen Ökologie. Ulmer, Stuttgart.
- Wang MY und Overland JE. 2004. Detecting arctic climate change using Koppen climate classification. Climatic Change 67:43-62.
- Wells RW, Lertzman KP und Saunders SC. 1998. Old-growth definitions for the forests of British Columbia, Canada. Natural Areas Journal 18:279-292.
- Wirth C, Lichstein JW, Dushoff J, Chen A und Chapin III FS. 2008. White spruce meets Black spruce: Dispersal, postfire establishment, and growth in a warming climate. Ecological Monographs 78:489-505.
- Wirth C, Schulze ED, Kusznetova V, Milyukova I, Hardes G, Siry M, Schulze B und Vygodskaya NN. 2002a. Comparing the influence of site quality, stand age, fire and climate on aboveground tree production in Siberian Scots pine forests. Tree Physiology 22:537-552.
- Wirth C, Schulze ED, Luhker B, Grigoriev S, Siry M, Hardes G, Ziegler W, Backor M, Bauer G und Vygodskaya NN. 2002b. Fire and site type effects on the long-term carbon and nitrogen balance in pristine Siberian Scots pine forests. Plant and Soil 242:41-63.

- Wirth C, Schulze ED, Schulze W, von Stunzner-Karbe D, Ziegler W, Miljukova IM, Sogatchev, A. B. Varlagin, M. Panvyorov, S. Grigoriev, W. Kusnetzova, M. Siry, G. Hardes A, Zimmermann R und Vygodskaya NN. 1999. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire. Oecologia 121:66-80.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H und Hozumi K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J Biol Osaka City Univ 14:107-129.
- Zielonka T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? Journal of Vegetation Science 17:739-746.
- Zyryanova OA, Abaimov AP, Daimaru H und Matsuura Y. 2010. Floristic diversity and its geographical background in central Siberia. In: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T und Wein RW (Hrsg.) Permafrost ecosystems, Siberian larch forests. Springer Verlag, Heidelberg, London, New York.

Danksagung

Mein Dank gilt allen, die das Entstehen dieser Arbeit möglich gemacht haben. Prof. Dr. Markus Hauck und PD Dr. Karsten Wesche für die Betreuung der Arbeit. Prof. Dr. Christian Wirth dafür, dass er diese Arbeit überhaupt ermöglicht hat. Anatoly A. Prokushkin und Norman Gentsch für die Unterstützung während der Feldarbeit. Aleksandr V. Kirdyanov, Anstasia A. Knorre, Marina V. Skomarkova und Mukhtar M. Naurzbaev für die Betreuung bei der dendrochronologischen Auswertung in Krasnoyarsk. Den Mitgliedern der OBG, besonders Anja Fankhänel, Ulrike Stahl und Susanne Tautenhahn, danke ich für die freundliche Aufnahme und der Unterstützung bei kleineren Problemen. Außerdem Henrik Hartmann für Anregungen zur Klimakorrelation. Helen Rosenkranz, Ansgar Poloczek und Anne Uthoff für Korrekturen und Anregungen. Meiner Familie für moralische und finanzielle Unterstützung. Besonders danke ich Dr. Boris Rewald für die Motivation und den roten Faden.

Anhang

Tabelle A-1: Artenliste nach morphologischen und ökologischen Klassen der Aufnahmeflächen in der Region Tura, Russland. WZS = Waldzwergsträucher, MZS = Moorzwergsträucher, GK = große Krautige, KK = kleine Krautige, FED = Federmoose, FEU = Feuermoose, AF = abuskuläre Flechten, FF = foliose Flechten

		Aufnahmefläche									
Art-	Art	SF1	SF2	SF3	SF4	SF5	SL1	SL2	SL3	SL4	SL5
gruppe											
Bäume	Larix gmelinii	8	25	6	41	46	18	35	21	33	40
	(Rupr.) Rupr.										
	Picea obovata	10	12	14	2	10	0	0	0	0	0
	Salix spp	3	2	2	0	0	5	3	4	2	7
	Duschekia	0	6	3	0	22	1	4	21	14	22
	fruticosa										
	(Rupr.) Pouzar										
	Betula nana L.	1	0	0	0	0	3	8	0	0	0
	Betula pendula	0	0	13	8	7	0	0	0	3	8
	Roth.										
	Betula alba L.	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
	Summe	22	45	45	51	85	26	50	46	51	77
WZS	Vaccinium vitis-	15	8	9	20	10	10	8	10	16	16
	idea L.	_								~	
	Juniperus	4	3	2	0	1	2	1	1	6	1
	sibirica Burgsd.	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	vitalba L.	0	0	0	Z	0	0	0	0	0	0
	Rosa majalis J.	0	1	2	3	3	0	0	1	3	2
	Herrm.										
	Ribes triste	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1
	Pall.	_									
	Arctans	4	9	0	0	0	10	10	0	2	0
	Small										
	Sinaii. Summe	22	21	12	25	17	22	19	12	27	20
	Summe							10		_/	
MZS	Vaccinium	14	3	10	1	0	9	10	10	10	12
	uliginosus L.	G	F	С	15	0	С	7	0	11	0
	niarum	0	Э	3	15	0	3	/	0	11	0
	ngrun ∟. Ledum nalustre	10	4	16	0	2	1	3	10	10	10
	L.	10	т	10	0	2	-	5	10	10	10
	Summe	30	11	28	16	2	13	20	20	31	21

					A	ufnahr	nefläc	he			
Art- gruppe	Art	SF1	SF2	SF3	SF4	SF5	SL1	SL2	SL3	SL4	SL5
GK	Alchillea millefolium L.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Epilobium angustifolium I	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
	Summe	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
кк	Saussurea alpine (L:) DC.	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Dactylorhiza cruenta</i> (O.F. Mueller) Soó.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cypripedum guttatum Sw.	1	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pyrola rotundifolia L.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
	Fragaria vesca L.	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
	Rannunculus spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Summe	1	14	0	2	1	2	0	0	3	0
FED		41	43	28	50	45	41	40	75	55	71
FEU		0	0	15	0	0	0	0	0	0	5
AF		37	38	45	10	0	33	30	15	19	2
FF		3	4	2	0	0	3	3	0	0	1
Gräser		2	2	1	1	1	2	1	1	2	3
Carex spp.		0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Equisetum spp.		0	0	3	0	0	0	0	0	0	3



Abbildung A-1: Charakteristische Bilder aus der Region Tura, a) Blick aus nordwestlicher Richtung auf Tura mit Waldbrand im Hintergund, b) Untersuchungsfläche SL1, c) Untersuchungsfläche SF3 und d) Aufnahme von einem Messturm aus bei SL2.



Abbildung A-2: Räumliche Übersicht über die Verteilung verschiedener Höhenklassen auf den Aufnahmeflächen SF1, SF2, SF3 und SF5 mit gekürzten UTM-Koordinaten.

Proben- nr.	Proben- art	Aufnahme- fläche	D10	BHD	Höhe	SK	SA	FK	Keimungs- jahr	Alter gemessen	Alter berechnet	Höhe m ü. NN
P01	Scheibe	SF1	6,5	4,4	420	4	0	0	1880	129	165	164
P02	Scheibe	SF1	5,7	2,3	240	4	0	0	1812	197	108	174
P03	Scheibe	SF1	8,5	4,2	330	3	0	0	1848	161	139	175
P04	Basis	SF1	1,1		54	2	0	0	1965	44	28	175
P05	Basis	SF1	0,8		36	3	0	0	1959	50	19	175
P06	Scheibe	SF1	11,5	8,2	560	3	0	1	1767	242	197	170
P07	Bohrkern	SF1	16,6	9,9	860	4	0	0	1749	260	245	166
P08	Basis	SF1	0,9		39	2	0	0	1964	45	20	166
P09	Scheibe	SF1	8,2	5,4	460	3	0	1	1793	216	175	177
P10	Basis	SF1	0,2		18	2	0	0	1994	15	10	177
P11	Scheibe	SF1	1,9		110	2	0	0	1978	31	55	162
P12	Basis	SF1	0,5		28	3	0	0	1980	29	15	162
P13	Basis	SF1	1,0		71	2	0	0	1978	31	36	162
P14	Scheibe	SF1	5,8	3,1	340	4	1	0	1860	149	142	182
P15	Bohrkern	SF1	25,1	18,5	1240	3	0	1	1811	198	280	190
P72	Bohrkern	SF1	9,5	7,6	730	4	0	20	1842	167	227	167
P73	Scheibe	SF1	3,4	1,7	172	4	0	0	1870	139	82	161
P75	Bohrkern	SF1	10,0	9,8	940	5	0	20	1676	333	254	165
P76	Bohrkern	SF1	20,7	17,0	1080	5	6	0	1553	456	267	168
P77	Scheibe	SF1	5,3	2,7	198	5	0	0	1902	107	92	168
P78	Basis	SF1	1,1		74	5	0	0	1955	54	38	177
P79	Scheibe	SF1	3,1	1,7	197	5	0	0	1945	64	92	164
P33	Scheibe	SF2	4,3	2,7	290	3	0	10	1941	68	130	184

Tabelle A-2: Übersicht über die bestimmten Parameter der beprobten Fichten (*P. obovata*) in der Region Tura, Russland. D10 = Stammdurchmesser in 10 cm Höhe, BHD = Brusthöhendurchmesser, SK = Schadklasse, SA = Schadensart, FK = Fruchtklasse.

Proben- nr.	Proben- art	Aufnahme- fläche	D10	BHD	Höhe	SK	SA	FK	Keimungs- jahr	Alter gemessen	Alter berechnet	Höhe m ü. NN
P34	Basis	SF2	0,4		26	4	0	0	1985	24	16	185
P35	Basis	SF2	0,5		36	1	0	0	1978	31	22	187
P36	Scheibe	SF2	9,9	5,6	580	4	0	0	1775	234	184	185
P37	Basis	SF2	0,5		28	2	0	0	1976	33	18	186
P38	Basis	SF2	0,3		19	4	0	0	1987	22	12	187
P39	Scheibe	SF2	4,2	2,8	310	4	0	0	1870	139	135	183
P40	Bohrkern	SF2	18,1	13,1	1080	3	0	5	1757	252	221	184
P48	Bohrkern	SF2	11,4	8,0	520	4	0	20	1657	352	176	187
P49	Scheibe	SF2	10,8	8,5	540	4	0	20	1820	189	179	193
P50	Scheibe	SF2	6,7	5,3	430	5	0	10	1912	97	162	188
P51	Scheibe	SF2	5,4	3,7	360	4	0	5	1870	139	147	184
P52	Bohrkern	SF2	13,2	12,1	780	5	0	0	1755	254	204	188
P53	Bohrkern	SF2	9,5	7,7	700	5	0	16	1757	252	197	189
P54	Basis	SF2	2,3		121	4	0	0	1921	88	67	190
P55	Basis	SF2	0,3		16	3	0	0	1991	18	10	189
P56	Scheibe	SF2	6,0	4,5	380	4	0	20	1847	162	152	193
P57	Basis	SF2	0,5		30	4	0	0	1975	34	19	187
P58	Basis	SF2	2,2	0,3	133	4	0	0	1959	50	73	187
P59	Basis	SF2	1,6		91	4	0	0	1954	55	53	186
P60	Scheibe	SF2	9,9	6,4	590	5	0	0	1816	193	186	187
P61	Bohrkern	SF2	15,6	13,5	1030	5	0	10	1721	288	219	185
P62	Bohrkern	SF2	10,1	9,6	880	4	0	10	1776	233	211	186
P63	Scheibe	SF2	3,3	0,9	150	3	0	0	1899	110	81	182
P64	Scheibe	SF2	4,9	3,2	370	5	0	0	1855	154	150	193

Proben- nr.	Proben- art	Aufnahme- fläche	D10	BHD	Höhe	SK	SA	FK	Keimungs- jahr	Alter gemessen	Alter berechnet	Höhe m ü. NN
P65	Bohrkern	SF2	14,8	12,9	1030	5	0	20	1773	236	219	185
P66	Scheibe	SF2	7,9	6,2	450	4	0	0	1816	193	165	188
P67	Scheibe	SF2	4,5	2,7	220	5	0	0	1867	142	108	188
P68	Scheibe	SF2	8,1	6,0	510	5	0	5	1837	172	175	187
P69	Basis	SF2	1,2		81	5	0	0	1939	70	48	188
P70	Scheibe	SF2	5,4	2,9	260	4	0	0	1811	198	121	184
P71	Scheibe	SF2	5,8	4,4	410	5	0	0	1838	171	158	185
P16	Basis	SF3	0,2		10	5	0	0	1995	14	6	595
P17	Bohrkern	SF3	24,2	17,2	720	4	0	0	1688	321	63	587
P18	Bohrkern	SF3	14,6	10,5	580	3	0	0	1871	138	62	597
P19	Scheibe	SF3	3,2	2,1	201	5	0	0	1924	85	52	596
P20	Scheibe	SF3	2,3		122	3	0	0	1973	36	44	594
P21	Bohrkern	SF3	16,6	12,4	610	4	0	0	1795	214	62	589
P22	Basis	SF3	0,7		31	2	0	0	1985	24	18	595
P23	Basis	SF3	1,6		59	2	0	0	1963	46	30	596
P24	Basis	SF3	0,9		63	4	0	0	1959	50	31	595
P25	Scheibe	SF3	7,6	4,0	310	3	0	2	1942	67	57	597
P26	Scheibe	SF3	6,2	3,2	300	4	0	0	1934	75	57	596
P46	Scheibe	SF3	8,3	5,2	360	4	0	3	1927	82	58	593
P47	Bohrkern	SF3	29,9	23,4		3	4	0	1776	233	63	594
P41	Bohrkern	SF4	20,5	13,8	1050	4	0	50	1870	139	209	189
P42	Bohrkern	SF4	23,5	19,2	1320	3	0	50	1852	157	222	195
P43	Basis	SF5	1,3		85	3	0	0	1963	46	39	185

Proben- nr.	Proben- art	Aufnahme- fläche	D10	BHD	Höhe	SK	SA	FK	Keimungs- jahr	Alter gemessen	Alter berechnet	Höhe m ü. NN
P44	Scheibe	SF5	2,9	1,8	215	3	0	0	1967	42	87	197
P45	Basis	SF5	1,0		89	4	0	0	1971	38	40	199
P80	Bohrkern	SF5	10,3	7,5	940	3	0	10	1923	86	64	200
P81	Scheibe	SF5	3,1	2,3	290	3	0	0	1960	49	57	197
P82	Basis	SF5	1,2		82	2	0	0	1970	39	36	186
P27	Bohrkern	SF6	38,3	18,8	1220	1	0	50	1866	143	119	142
P28	Bohrkern	SF6	31,2	28,6	1920	3	0	50	1793	216	138	139
P29	Bohrkern	SF6	22,7	17,8	980	2	0	50	1791	218	108	139
P30	Bohrkern	SF6	18,4	15,4	1170	2	0	50	1842	167	117	143
P31	Basis	SF6	2,1	0,6	135	2	0	0	1982	27	24	141
P32	Basis	SF6	1,3		48	2	0	0	1958	51	9	142



Abbildung A-3: Zusammenhang zwischen der gemessenen Baumhöhe und der berechneten Höhe der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) in der Region Tura (n = , p < 0,0001).



Abbildung A-4: Vergleich der gemessenen Alter mit den berechneten Werten der Sibirischen Fichte (*Picea obovata*) logarithmisch aufgetragen (n = , p < 0,0001).



Abbildung A-5: Altersverteilung der Fichten (*P. obovata*) auf den Untersuchungsflächen SF1.1 (n = 28), SF1.2 (n = 37), SF2.1 (n = 28), SF2.2 (n = 94), SF3.1 (n = 80) und SF3.2 (n = 119).



Abbildung A-6: Indexierte Jahrringkurven der Proben von *Picea obovata*, die in die Jahrringmittelkurve für die Region Tura eingegangen sind.



Abbildung A-6(Fortsetzung): Indexierte Jahrringkurven der Proben von *Picea obovata*, die in die Jahrringmittelkurve für die Region Tura eingegangen sind.

	Durchschittliche Temperatur °C													
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Mittelwert	
1929	-41,1	-34,7	-14,9	-6,0	2,0	10,0	14,3	12,4	3,7	-4,5	-19,9	-38,3	-9,8	
1930	-32,1	-36,3	-17,3	-11,2	2,1	12,6	15,4	10,4	5,2	-5,1	-17,2	-34,5	-9,0	
1931	-42,7	-31,5	-19,3	-10,4	4,5	12,8	12,8	12,5	6,5	-2,0				
1932			-20,6	-4,7	4,6	12,1	17,7	11,6	7,3	-5,2	-33,6	-31,0		
1933		-31,5	-21,3	-7,2	-0,6	9,5	13,6	14,0	2,3	-7,2	-25,8	-34,4		
1934	-36,2	-18,4	-17,9	-6,6	2,4	13,8	16,9	12,3	3,6	-4,4	-21,7	-33,5	-7,5	
1935		-21,5	-17,8	-9,4	5,4	13,7	16,1	12,3	4,1	-11,8	-28,5	-33,6		
1936	-41,3	-32,0	-18,5	-4,7	4,5	9,7	18,3	11,7	6,5	-7,5	-33,3	-30,0	-9,7	
1937	-30,5	-31,1	-23,8	-9,9	5,4	12,4	15,0	9,3	4,8	-8,6	-23,4	-38,7	-9,9	
1938	-33,7	-32,1	-16,4	-2,1	4,4	11,9	15,4	12,9	5,2	-8,2	-23,1	-36,0	-8,5	
1939	-38,0	-22,3	-17,4	-4,1	2,4	15,9	14,7	12,0	4,6	-7,2	-24,2	-24,1	-7,3	
1940	-42,3	-29,3	-16,6	-5,8	3,5	13,4	14,3	12,5	4,1	-11,8	-25,2	-38,0	-10,1	
1941	-41,8	-38,1	-26,5	-10,1	4,5	14,5	16,5	13,3	6,6	-4,9	-24,2	-35,5	-10,5	
1942	-33,5	-36,5	-23,5	-7,5	4,2	12,2	17,5	11,5	5,5	-9,7	-27,2	-26,1	-9,4	
1943	-33,0	-25,6	-14,3	-1,0	5,0	13,2	15,7	13,0	7,6	-3,6	-28,9	-34,7	-7,2	
1944	-27,3	-25,5	-17,0	-5,8	2,7	11,6	15,6	12,4	6,3	-6,9	-25,6	-31,3	-7,6	
1945	-34,1	-28,0	-20,7	-2,3	7,9	15,4	16,5	12,1	7,9	-4,0	-26,0	-38,1	-7,8	
1946	-39,5	-32,2	-21,1	-6,8	2,6	11,2	17,4	13,4	1,4	-6,1	-26,3	-40,7	-10,6	
1947	-41,6	-33,9	-19,4	-3,7	6,0	14,7	18,1	11,5	4,7		-29,0	-35,1		
1948	-33,0	-28,3	-15,3	-3,1	3,2	11,7	17,7	11,9	6,4	-4,5	-18,6	-35,5	-7,3	
1949	-31,7	-30,2	-19,4	-4,4	4,8	10,2	15,4	12,7	5,6	-3,7	-29,5	-33,7	-8,7	
1950	-43,1	-33,6	-20,5	-8,2	3,9	14,2	14,9	14,0	4,2	-6,1	-29,6	-37,4	-10,6	
1951	-39,6	-41,9	-20,9	-7,8	4,0	10,1	14,9	10,2	5,2	-3,7	-22,2	-26,5	-9,9	

 Tabelle A-3: Monatsmitteltemperaturen und mittlere Jahrestemperatur von Tura zwischen 1929 und 2008 von der meteorologischen Station Tura (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung).

\sim	
\sim	
_	
<	

	Durchschittliche Temperatur °C												
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Mittelwert
1952	-37,6	-33,1	-25,0	-10,8	2,2	13,2	15,7	12,7	6,3	-13,2	-35,1	-41,0	-12,1
1953	-37,7	-29,8	-17,9	-2,9	3,8	14,6	19,3	10,5	5,1	-6,7	-25,5	-26,3	-7,8
1954	-39,3	-38,1	-17,9	-7,3	2,2	15,8	16,2	15,6	3,7	-4,3	-22,5	-30,1	-8,8
1955	-26,3	-36,8	-24,8	-7,4	3,9	12,4	17,3	12,4	2,6	-5,9	-24,1	-40,7	-9,8
1956	-38,5	-27,4	-20,7	-8,8	1,8	13,0	18,3	10,9	5,3	-7,4	-20,7	-33,8	-9,0
1957	-29,0	-38,6	-21,9	-8,4	2,6	14,3	16,6	12,6	2,9	-8,4	-32,2	-34,9	-10,4
1958	-36,3	-30,5	-24,0	-11,5	3,0	12,2	17,3	11,3	3,8	-7,9	-26,9	-38,1	-10,6
1959	-40,3	-29,9	-13,9	-8,5	0,3	15,6	15,8	13,0	7,0	-8,1	-23,8	-35,5	-9,0
1960	-41,2	-34,7	-24,7	-6,5	3,0	12,9	15,9	11,4	4,8	-8,5	-30,9	-27,6	-10,5
1961	-39,4	-31,3	-13,5	-5,4	3,0	10,1	14,1	10,5	6,3	-8,9	-25,3	-39,2	-9,9
1962	-25,8	-24,9	-18,8	-7,4	1,2	12,0	16,1	13,0	5,9	-8,3	-29,8	-34,2	-8,4
1963	-32,5	-23,6	-16,6	-9,7	1,9	10,6	17,2	13,8	5,2	-1,8	-22,8	-32,5	-7,6
1964	-32,5	-29,6	-24,4	-12,0	1,4	10,7	17,9	13,5	6,2	-9,5	-25,6	-34,3	-9,9
1965	-34,8	-39,2	-17,4	-6,9	2,8	8,6	16,7	14,2	4,1	-4,3	-32,4	-33,0	-10,1
1966	-38,6	-41,9	-24,7	-12,0	4,7	11,9	15,1	12,6	7,1	-8,7	-32,5	-30,8	-11,5
1967	-30,2	-31,6	-16,4	-6,3	3,0	13,6	19,4	10,6	5,1	0,1	-21,5	-25,2	-6,6
1968	-36,5	-31,4	-9,0	-2,1	1,7	10,2	18,6	10,9	1,5	-6,0	-35,5	-40,2	-9,8
1969	-43,2	-46,2	-21,9	-9,9	2,6	10,7	19,4	13,0	2,6	-11,6	-21,4	-30,9	-11,4
1970	-34,5	-36,3	-21,3	-7,5	3,2	12,7	16,1	14,6	5,2	-5,8	-17,0	-31,4	-8,5
1971	-35,0	-34,3	-20,8	-6,7	0,4	10,6	18,2	10,9	5,0	-8,2	-21,4	-32,2	-9,5
1972	-39,6	-34,0	-21,3	-6,2	1,6	14,4	15,6	12,2	2,3	-7,8	-31,4	-36,7	-10,9
1973	-32,6	-29,7	-17,7	-9,6	3,5	11,4	16,3	13,4	6,4	-5,9	-23,2	-32,5	-8,4
1974	-43,1	-39,9	-18,7	-7,1	0,3	9,7	13,1	12,5	5,5	-13,7	-32,7	-34,0	-12,3

	Durchschittliche Temperatur °C													
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Mittelwert	
1975	-30,7	-34,4	-15,5	-5,4	4,3	13,3	17,0	12,1	5,0	-5,1	-23,7	-26,5	-7,5	
1976	-32,9	-34,4	-22,5	-5,5	2,4	13,0	16,2	10,8	5,1	-9,2	-23,5	-36,0	-9,7	
1977	-40,3	-37,3	-21,5	-6,4	4,3	12,1	14,4	10,8	4,4	-12,0	-20,3	-33,3	-10,4	
1978	-38,8	-26,9	-19,7	-5,0	2,9	11,3	16,0	11,5	4,2	-3,5	-13,4	-33,1	-7,9	
1979	-45,7	-40,8	-21,5	-8,4	1,0	16,3	17,9	11,8	4,7	-10,6	-25,6	-28,3	-10,8	
1980	-40,2	-31,8	-22,4	-7,5	0,9	12,5	16,6	15,2	6,0	-5,2	-27,4	-36,4	-10,0	
1981	-27,3	-30,6	-17,3	-3,6	3,8	13,6	15,8	11,9	4,3	-10,2	-23,9	-24,2	-7,3	
1982	-37,8	-27,0	-24,2	-2,0	4,0	13,7	16,5	13,9	3,3	-13,7	-28,5	-30,0	-9,3	
1983	-31,9	-31,4	-15,3	-9,8	2,0	13,1	15,0	12,0	5,8	-5,6	-15,8	-27,1	-7,4	
1984	-33,7	-31,7	-20,6	-14,1	5,3	15,3	18,4	13,5	6,0	-11,2	-31,1	-32,2	-9,7	
1985	-39,7	-41,0	-20,4	-5,7	3,6	16,9	15,2	11,1	4,3	-4,6	-22,7	-36,6	-10,0	
1986	-37,0	-24,0	-19,1	-8,5	2,7	12,3	19,5	13,3	5,7	-3,8	-19,0	-33,6	-7,6	
1987	-39,4	-29,8	-21,9	-9,6	2,2	7,6	16,2	12,8	4,5	-7,4	-35,0	-33,0	-11,1	
1988	-33,5	-35,8	-20,0	-9,3	3,3	10,9	14,7	12,4	7,5	-5,0	-19,4	-25,3	-8,3	
1989	-36,0	-21,1	-14,2	-8,9	4,0	8,8	14,7	11,4	2,6	-5,9	-23,0	-13,2	-6,7	
1990	-42,2	-32,0	-7,2	-6,0	5,3	14,2	17,6	12,9	4,5	-5,6	-25,2	-29,4	-7,8	
1991	-35,3	-35,4	-21,4	-6,4	2,8	11,7	19,0	13,0	7,1	-6,7	-20,4	-34,6	-8,9	
1992	-28,4	-26,4	-16,3	-10,6	4,5	10,5	16,9	15,2	3,7	-4,6	-28,4	-30,1	-7,8	
1993	-26,4	-24,6	-9,9	-7,6	1,6	13,0	17,7	12,6	3,5	-5,8	-24,5	-33,6	-7,0	
1994	-42,1	-35,3	-15,6	-7,0	3,4	13,4	19,9	13,2	5,0	-4,2	-24,9	-35,4	-9,1	
1995	-26,8	-24,2	-17,9	-4,4	1,7	10,4	16,7	14,6	5,5	-4,2	-21,3	-28,9	-6,6	
1996	-35,7	-26,6	-15,0	-6,5	1,8	12,5	18,2	10,8	2,1	-7,3	-21,2	-27,9	-7,9	
1997	-36,1	-29,3	-18,1	3,2	5,3	11,7	15,7	12,5	6,2	-3,9	-24,6	-26,9	-7,0	

Durchschittliche Temperatur (°C)													
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Mittelwert
1998	-39,3	-26,4	-13,9	-6,4	0,9	11,4	17,3	16,2	1,6	-10,9	-34,9	-35,2	-10,0
1999	-39,6	-25,9	-25,7	-6,3	7,6	10,4	19,1	11,1	4,4	-7,8	-20,6	-28,9	-8,5
2000	-39,3	-32,8	-18,3	-5,9	3,9	14,5	14,5	14,2	7,5	-8,7	-22,6	-43,6	-9,7
2001	-39,8	-34,1	-20,6	-10,2	4,8	17,3	17,6	15,3	5,0	-6,1	-14,8	-30,8	-8,0
2002	-34,8	-27,0	-12,2	-7,4	6,1	15,6	18,2	12,7	3,0	-6,5	-26,4	-39,4	-8,2
2003	-35,1	-27,7	-15,1	-5,6	2,9	15,3	17,0	13,7	7,1	-6,4	-28,0	-24,2	-7,2
2004	-32,9	-29,3	-19,6	-7,3	2,2	13,7	14,4	10,5	4,7	-6,0	-16,0	-39,3	-8,7
2005	-30,2	-33,2	-15,0	-4,9	7,4	15,4	18,2	12,2	7,4	-6,0	-20,2	-34,1	-6,9
2006	-42,7	-32,4	-19,7	-10,2	3,0	14,9	19,3	12,1	6,9	-10,5	-24,5	-31,1	-9,6
2007	-24,7	-35,2	-20,5	0,3	3,2	12,8	16,2	12,8	5,5	-3,9	-20,4	-28,8	-6,9
2008	-32,7	-23,8	-13,1	-9,8	5,6	14,5	14,6	12,3	5,6	-3,5	-24,8	-32,5	-7,3

 Tabelle A-4: Niederschlagsmengen von Tura zwischen 1935 und 2008 von der meteorologischen Station Tura (A.S. Prokushkin, persönliche Mitteilung).

	Niederschlagssumme (mm)													
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Gesamt	
1935								48,4	30,6					
1936	5,2	9,2	4,1	3,8	13,9	63,9	42,2	50,9	21,4	37,3	12,5	11,3	275,7	
1937	9,3	3,9	10,8	2,6	16,4	80,6	111,2	33,9	28,4	3,9	5,1	6,4	312,5	
1938	3,9	10,5	20,5	31,8	33,8	38,3	26,7	33,3	32,7	35,9	8,8	6,4	282,6	
1939	11,8	13,3	6,9	12,7	25,8	17,8	29,5	51,6	33,9	12,8	19,9	35,1	271,1	
1940	5,2	13,3	16,5	12,7	11,7	67,1	106,2	58,4	28,4	19,3	13,7	22,7	375,2	
1941	18,0	9,8	11,6	11,4	12,8	48,7	85,8	76,9	25,0	21,6	25,0	12,3	358,9	
1942	12,4	4,1	8,7	15,2	30,3	128,9	56,3	60,8	37,4	30,1	20,0	14,8	419,0	

	Niederschlagssumme (mm)												
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Gesamt
1943	16,4	11,1	2,9	28,0	39,7	46,9	85,8	29,7	56,9	44,0	11,4	17,2	390,0
1944	6,9	9 <i>,</i> 8	5,8	10,2	28,0	81,4	102,0	98,3	32,9	24,0	10,2	9,9	419,4
1945	5,5	2,7	5,8	35,6	18,8	56,1	114,6	57,2	34,0	24,0	41,3	8,5	404,1
1946	12,4	29,3	10,1	17,7	35	41,8	108,3	32,2	8,9	26,3	23,8	9,9	355,7
1947	4,1	4,1	2,9	24,2	33,9	31,0	38,7	44,1	21,6	3,3	12,7	10,9	231,5
1948	12,4	11,1	14,6	24,2	16,4	64,2	92,8	132,2	12,2	27,8	26,3	12,3	446,5
1949	20,5	13,9	10,1	11,4	29,3	77,4	68,8	28,6	22,8	59,3	36,4	10,9	389,4
1950	15,2	16,6	10,1	11,4	26,7	40,6	49,8	61,9	27,3	26,3	20,0	17,2	323,1
1951	8,3	12,5	23,3	12,7	35,0	123,3	19,7	27,4	37,4	12,7	15,0	18,4	345,7
1952	15,2	5,5	7,2	10,2	31,6	32,1	66,9	64,9	11,2	22,8	10,2	15,9	293,7
1953	13,7	11,1	13,0	13,9	29,3	40,6	127,3	50,6	63,6	27,6	22,0	28,7	441,4
1954	12,4	22,7	3,8	7,0	19,0	25,2	64,0	29,7	93 <i>,</i> 9	43,1	14,0	13,1	347,9
1955	6,2	13,8	7,7	8,2	47,2	56,1	16,1	53,5	66,9	48,0	50,8	16,8	391,3
1956	18,6	7,6	10,2	4,6	4,3	40,1	75,9	90,5	35,1	51,6	10,4	4,8	353,7
1957	26,1	5,1	14,0	7,0	22,5	58,4	100,6	14,3	78,2	37,1	25,4	33,6	422,3
1958	26,1	13,8	15,4	15,1	26,8	18,9	49,8	64,9	31,7	48,0	47,5	33,6	391,6
1959	21,2	8,9	17,9	14,0	18,0	17,2	26,7	73,8	59,1	27,6	16,3	15,5	316,2
1960	13,7	25,3	11,4	23,3	30,3	49,2	66,0	31,0	43,0	54,0	42,9	25,2	415,3
1961	19,8	22,7	8,8	30,3	32,5	38,3	60,4	79,2	49,6	18,0	24,4	14,3	398,3
1962	23,7	21,4	7,7	18,7	18,0	89,5	69,7	48,3	36,3	26,4	32,2	32,4	424,3
1963	13,7	12,6	10,2	15,1	21,2	95,7	76,6	88,1	45,3	54,0	27,7	18,0	478,2
1964	14,9	3,7	7,7	16,3	22,5	79,1	60,4	45,4	45,3	18,0	29,0	11,8	354,1
1965	22,5	7,6	11,5	7,0	34,9	48,7	98,4	46,4	52,0	37,1	12,7	16,8	395,6
1966	15,8	16,6	14,7	12,9	23,8	50,7	76,6	63,1	40,8	35,7	35,8	28,8	415,3

×	Niederschlagssumme (mm)												
Ì Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Gesamt
1967	12,3	7,5	10,1	2,3	48,0	65,8	5,6	56,4	14,5	10,7	17,2	16,7	267,1
1968	12,3	7,5	3,7	17,4	49,3	66,9	69,6	35,1	31,6	17,8	19,5	10,6	341,3
1969	10,0	2,5	11,2	5,8	10,1	91,5	24,5	82,6	38,3	33,3	23,0	8,3	341,1
1970	30,7	17,5	1,1	31,3	24,6	44,0	62,4	87,3	30,5	39,3	21,7	17,8	408,2
1971	28,3	6,3	5,0	23,2	51,5	50,6	83,2	13,2	47,5	58,3	24,1	15,5	406,7
1972	12,3	15,0	15,1	17,4	61,6	13,2	37,8	104,5	46,3	28,6	29,9	16,7	398,4
1973	17,2	15,0	15,1	20,9	22,4	22,0	19,4	17,6	48,6	19,0	40,2	28,6	286,0
1974	12,3	8,8	16,4	8,1	44,8	44	71,3	102,3	33,9	50	24,1	21,4	437,4
1975	33,2	12,5	23,9	12,8	42,6	96,8	98,3	50,6	80,2	53,5	19,5	23,8	547,7
1976	8,6	10,0	5,0	16,2	14,6	59,4	50,8	72,6	50,8	34,5	25,3	19,0	366,8
1977	13,5	5,0	21,4	29,0	32,5	66,0	20,5	122,1	37,3	50,0	35,6	17,8	450,7
1978	20,9	18,8	8,8	20,9	24,6	62,7	7,6	30,8	57,6	17,8	19,5	23,8	313,8
1979	10,4	17,8	14,9	1,0	31,5	37,6	40,8	23,8	19,7	23,2	22,4	24,1	267,2
1980	12,3	11,3	13,0	11,7	33,5	39,6	132,1	48,5	29,5	16,4	34,2	20,3	402,4
1981	9,5	11,3	5,6	18,5	39,4	87,1	77,5	25,7	24,5	27,9	12,7	20,3	360,0
1982	12,3	9,4	7,5	35,1	23,7	27,7	41,8	73,3	47,2	14,4	29,3	28,9	350,6
1983	17,0	8,5	16,8	20,5	13,8	32,7	51,7	29,7	22,6	29,9	22,4	19,3	284,9
1984	14,2	14,1	6,5	9,7	23,7	21,8	45,7	14,8	19,7	27,0	18,5	12,6	228,3
1985	22,1	2,7	15,7	10,2	18,9	16,4	67,8	69,5	53,0	23,0	20,2	9,5	329,0
1986	18,3	13,9	16,4	10,4	25,0	16,3	83,2	22,7	55,6	21,7	15,0	18,1	316,6
1987	13,6	16,7	5,3	3,8	11,0	44,7	78,4	44,8	18,8	18,5	13,1	30,9	299,6
1988	13,3	15,1	9,1	51,1	7,0	70,1	74,1	92,7	65,3	12,8	46,3	19,3	476,2
1989	17,1	13,8	28,0	18,8	32,9	73,8	47,5	44,3	34,1	32,3	27,1	31,2	400,9
1990	13,0	12,3	18,5	5,2	56,7	21,4	27,0	75,4	48,1	58,3	46,1	24,2	406,2

	Niederschlagssumme (mm)												
Jahr	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Gesamt
1991	15,9	13,5	12,6	22,0	34,5	92,3	50,8	94,6	5,4	28,4	32,6	19,2	421,8
1992	18,9	13,8	10,3	26,1	26,7	59 <i>,</i> 3	42,7	29,1	38,6	59,1	38,2	19,7	382,5
1993	17,4	13,9	10,5	10,4	22,0	30,5	66,6	95,4	32,1	33,1	16,4	17,9	366,2
1994	13,2	15,3	9,3	6,2	33,1	50,1	22,3	9,2	50,6	13,0	18,8	11,3	252,4
1995	23,2	10,1	24,0	15,2	17,8	64,0	41,6	78,7	58,4	56,1	48,1	37,6	474,8
1996	11,8	13,3	6,9	12,7	36,0	64,0	69,0	98,0	15,0	13,0	19,9	38,0	397,6
1997	23,0	-	15,0	17,0	70,0	50,0	47,0	106,0	35,0	29,0	32,0	18,0	442,0
1998	9,0	14,0	9,0	23,0	58 <i>,</i> 0	65,0	10,0	138,0	68 <i>,</i> 0	40,0	11,0	45,0	490,0
1999	17,0	14,0	4,0	23,0	24,0	32,0	56,0	32,0	23,0	28,0	22,0	22,0	297,0
2000	11,0	11,0	6,0	17,0	21,0	47,0	120,0	48,0	60,0	30,0	14,0	6,0	391,0
2001	8,7	11,4	23,2	27,4	37,3	104,2	121,6	88,7	57,5	38,6	25,9	5,6	550,1
2002	27,1	19,9	23,1	10,2	63,9	72,0	56,6	60,4	80,9	22,4	13,4	8,2	458,1
2003	22,2	19,1	5,4	14,2	24,0	50,3	66,5	58,7	14,6	43,6	28,4	14,8	361,8
2004	13,4	19,3	10,7	13,0	19,2	42,8	69,3	58,6	30,7	34,9	9,4	10,3	331,6
2005	18,8	2,5	11,3	17,7	5,5	52,2	35,5	36,3	24,0	41,3	9,4	13,8	268,3
2006	6,4	12,5	12,2	30,1	34,7	23,7	7,9	35,7	26,1	37,4	25,7	17,3	269,7
2007	16,0	9,0	7,0	6,0	81,0	50 <i>,</i> 0	54,0	121,0	30,0	30,0	20,0	23,0	447,0
2008	11,0	13,0	20,0	18,0	10,0	36,0	108,0	81,0	4,0	48,0	32,0	15,0	396,0