

Zurück in die Zukunft – Ein neuer Blick auf die Perspektiven für die Buche nach 20 Jahren Forschung und weiter fortschreitendem Klimawandel

(Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen)

ARTHUR GESSLER^{1),2)*}, MICAH WILHELM¹⁾, PHILIPP BRUN³⁾,
NIKLAUS ZIMMERMANN^{2),3)} und ANDREAS RIGLING²⁾

(Angenommen Mai 2024)

DOI-Nummer: 10.23765/afjz000101

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Fagus sylvatica; Dürre; Temperaturerhöhung; Modellierung; Mortalität.

Fagus sylvatica; drought; temperature increase; modelling; mortality.

1. EINLEITUNG

In den Jahren 2004 und 2005 wurden in der Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung zwei miteinander verknüpfte Artikel publiziert, die die Auswirkungen des Klimawandels auf die Buche und somit die Zukunftsperspektiven dieser wichtigen Baumart in Mitteleuropa im Blickpunkt hatten. In ihrem Artikel „Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa?“ postulierten RENNENBERG et al. (2004), dass Buchen aufgrund ihrer Sensitivität gegenüber Trockenheit aber auch gegenüber Staunässe und Überflutung unter den extremeren und variableren Zukunftsbedingungen, wie sie von Klimamodellen prognostiziert wurden, an Konkurrenzkraft und Vitalität verlieren könnten. Dies – so die Sicht aus dem Jahr 2004 – könnte im Laufe von Jahrzehnten bis zum Ende des 21sten Jahrhunderts dazu führen, dass die Buche an zahlreichen Standorten, an denen sie bisher dominierte, nicht mehr in Ihrem Optimum sein wird. So würden Buchenwälder einerseits von Mortalität bedroht sein, und andererseits Buchen durch andere Arten verdrängt werden, die mit den zukünftigen Umweltbedingungen besser zurechtkommen. Die Autoren

folgerten aus ihren Befunden, dass eine zu einseitige Förderung der Buche beim Waldumbau auch an Standorten, an denen die Buche zum Publikationszeitpunkt noch als standortsgemäß einzuschätzen sei, risikobehaftet sein könnte, da abzusehen sei, dass sich die Bedingungen an diesen Standorten in Folge des Klimawandels bis zum Ende des Jahrhunderts stark verändern würden. Als Handlungsoptionen für die Praxis wurde der Anbau von alternativen Baumarten mit höherer Toleranz gegenüber den zu erwartenden Umweltbedingungen an klimasensitiven Standorten – auch als Beimischung zur Buche, sowie auch der Einsatz von Buchenprovenienzen aus warm-trockenen Herkunftsgebieten vorgeschlagen. Aufgrund der – aus ihrer Sicht – mangelnden Evidenz zum damaligen Zeitpunkt, sahen AMMER et al. (2005) in ihren kritischen Anmerkungen zu oben genanntem Artikel von RENNENBERG et al. (2004) hingegen keinen Anlass, die herrschenden Ansichten zur zentralen Rolle der Buche im Waldgefüge Mitteleuropas in Frage zu stellen. Die Autoren schrieben indem sie Bezug auf eine Publikation von KÖLLING et al. (2005) nahmen, dass die meisten in der Vergangenheit gültigen Aussagen zur Eignung der Buche auch angesichts der prognostizierten Klimaänderung ihre Gültigkeit behielten. Sie bezogen dendroökologische Studien in ihre Diskussion ein, die zeigten, dass die Buche eine hohe Resilienz (siehe *Kasten 1* für die Definition wichtiger Begriffe) gegenüber Dürreereignissen in der Vergangenheit hatte und wiesen darauf hin, dass Buchenbestände in Zukunft von einer längeren Vegetationsperiode und an höher gelegenen Standorten von höheren Temperaturen profitieren könnten. Die Autoren postulierten weiter, dass Staunässe und Trockenheit bereits in der Vergangenheit und in der Gegenwart auftretende Phänomene in Buchenwäldern gewesen seien, deren Ausprägungen durch die Klimaveränderung zwar beeinflusst werden könnten, deren ökosystemare Wirkungen aber nicht zwangsläufig völlig anders einzuschätzen seien als bisher. Zudem wurde angenommen, dass sich die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Baumarten auf im Jahr 2005 gut wasserversorgten tiefgründigen Böden unter den erwar-

¹⁾ Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, 8903 Birmensdorf, Schweiz.

²⁾ Institute of Terrestrial Ecosystems, ETH Zürich, 8092 Zürich, Schweiz.

³⁾ Landschaftsdynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, 8903 Birmensdorf, Schweiz.

*) Korrespondierender Autor: ARTHUR GESSLER, Prof. Dr. Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, 8903 Birmensdorf, Schweiz. Phone: 0041 44 7392 818. Mobile: 0049 176 64406777. E-Mail: arthur.gessler@wsl.ch

teten Klimabedingungen nicht grundsätzlich ändern würden. Es wurde auf die Unsicherheit der zu erwartenden Umweltbedingungen hingewiesen, der sich am besten durch Risikostreuung über die Begründung von Mischbeständen begegnen ließe. Anders als RENNENBERG et al. (2004), die explizit die Beimischung von trockenresistenter Baumarten forderten wurde hier v.a. Wert auf die Anpassung an die gegenwärtigen Standortbedingungen gelegt. Zusätzlich bezeichneten die Autoren die Einbringung von möglicherweise trockenresistenten Provenienzen als waghalsig bis fahrlässig, da von einer erhöhten Frostgefährdung ausgegangen werden müsse.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die beiden Publikationen sehr unterschiedliche Blickwinkel auf eine mögliche Zukunft der Buche im Klimawandel einnehmen und die Autoren stark konträre Schlussfolgerungen ziehen: Während RENNENBERG et al. (2004) von einer starken Gefährdung der Buche bis zum Ende des 21sten Jahrhunderts auch im Kern ihres heutigen Areals ausgingen, sahen AMMER et al. (2005) diese Gefahr nicht (oder nur in heute schon trockenheitsgefährdeten Gebieten) und warnten vor Verunsicherungen von öffentlichen und privaten Waldbesitzern.

Wir sehen es heute, knapp 20 Jahre später, als sinnvoll und notwendig an, die Thesen der beiden Veröffentlichungen kritisch zu prüfen zumal der Klimawandel nun deutlich weiter fortgeschritten ist und neue Erkenntnisse über den Einfluss von Extremjahren mit „heißen Dürreereignissen“ (sensu ALLEN et al., 2015) auf Bäume und Wälder im allgemeinen und auf die Buche im speziellen vorliegen. Es geht uns nicht darum, die Sichtweisen der Autoren im Nachhinein zu kritisieren; wir gehen davon aus, dass die konträren Schlussfolgerungen in den beiden Veröffentlichungen daraus resultierten, dass in den Jahren 2004 und 2005 nur relativ wenige wissenschaftliche Informationen zu den Auswirkungen des Klimawandels auf die Buche vorlagen und das Erfahrungswissen nicht ausreichte, um die sich aktuell vollziehenden Schädigungen an der Buche überhaupt in Betracht ziehen zu können. Dies stand einer konsolidierten Sichtweise einer möglichen zukünftigen Gefährdungslage der Buche zu jenem Zeitpunkt entgegen. Der Disput zeigt zudem klar, wie wichtig es ist, in Zeiten von sich schnell verändernden Umweltbedingungen aus den vermehrt auftretenden klimatischen Extremjahren zu lernen, ihre Wirkung zu dokumentieren und die Szenarien für die Zukunft zu schärfen. Dabei ist die Aufarbei-

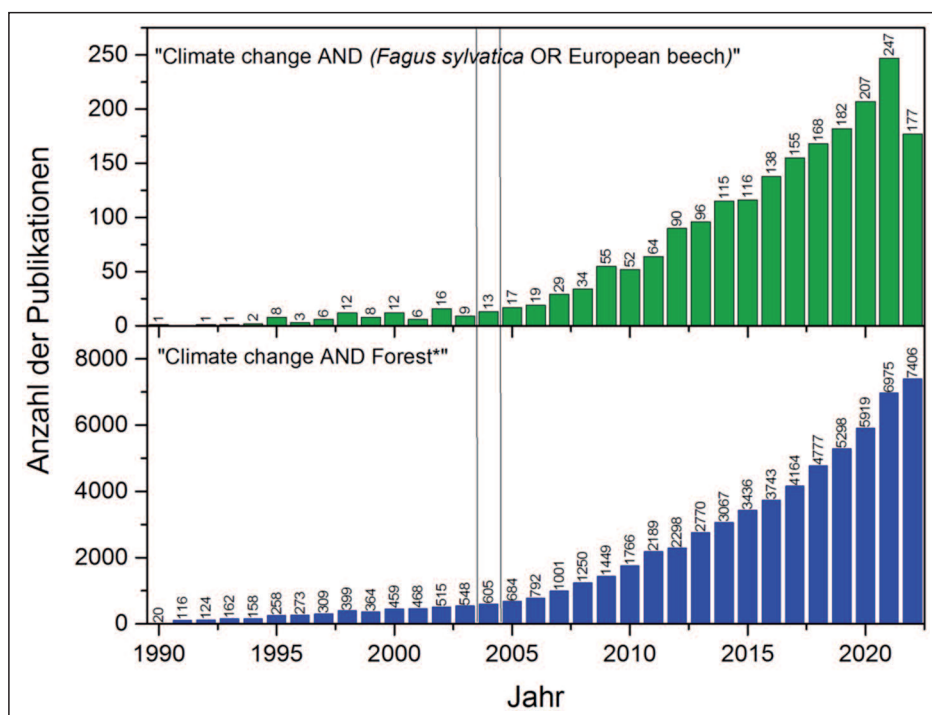


Abb. 1

Im Web of Science (Core Collection) gelistete Publikationen unter den Schlagworten „Climate change AND (*Fagus sylvatica* OR European beech)“ sowie „Climate change AND Forest*“ für den Zeitraum von 1990 bis 2022.

Publications listed in the Web of Science (Core Collection) under the keywords “Climate change AND (*Fagus sylvatica* OR European beech)“ and “Climate change AND Forest*“ for the period from 1990 to 2022.

tung von vergangenen wissenschaftlichen Kontroversen zentral, um zu lernen und Lehren für die Zukunft zu ziehen. *Abbildung 1* unterstützt die These, dass im Jahr 2004 nur beschränkte wissenschaftliche Information zur Verfügung stand: Während für das Jahr 2004 13 Publikation im Web of Science (Core Collection; www.webofscience.com) unter den Schlagworten „Climate Change AND (*Fagus sylvatica* OR European beech)“ zu finden sind, sind es im Jahr 2021 bereits 247. Einen vergleichbaren Anstieg gibt es auch für die allgemeinere Schlagwortsuche „Climate Change AND Forest*“.

Unser Anliegen ist es nun zwanzig Jahre später einen neuen Blick auf die Buche und die Auswirkungen des Klimawandels zu werfen und die seither erzielten wissenschaftlichen Erkenntnisse in Bezug zu den Kernaussagen von RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) zu analysieren. Dieser Artikel erhebt nicht den Anspruch eine Übersichtsarbeit zum Thema Buche und Trockenheit oder Klimawandel zu sein. Hierfür möchten wir auf den Übersichtsartikel von LEUSCHNER (2020) verweisen. Wir fokussieren hier auf fünf Hauptpunkte, die uns wichtig erscheinen, um heute die Zukunftsfähigkeit der Buche in Mitteleuropa abschätzen zu können und einen Bezug zu den beiden Publikationen, die vor etwa zwanzig Jahren erschienen sind, herzustellen. Die Punkte umfassen einen Vergleich der heutigen Klimaprojektionen mit denen von 2004 und die Analyse von Extremereignissen, die seit 2004/2005 in ihrer Häufigkeit und Intensität deutlich zugenommen haben. Weiterhin betrachten wir die aktuellen Modelle zur Verbreitung und zukünftigen Habitat-eignung der Buche und analysieren den Stand des Wissens zu den ökologischen und physiologischen Mechanismen, die die Sensitivität bzw. Resilienz der Buche gegenüber Klimaveränderungen begründen. Zuletzt beleuchten wir den Einfluss waldbaulicher

Maßnahmen, bei dem wir auf den augenblicklichen Stand des Wissens zur Beimischung anderer Baumarten und den Einsatz von Buchenprovenienzen von trockenen und warmen Standorten fokussieren, da hier ein starker Dissens zwischen RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) bestand. Zu diesen Themenbereichen führten wir eine intensive Literaturrecherche durch und ergänzten den publizierten Stand des Wissens mit einer neuen Modellierung der Veränderung des potenziellen Verbreitungsgebiets der Buche in der Schweiz unter dem Einfluss des Klimawandels.

2. AKTUELLE KLIMAPROJEKTIONEN IM VERGLEICH ZU DEN ANALYSEN IM JAHR 2004

Zuerst widmen wir uns kurz der Analyse der Projektionen des regionalen Klimamodells welches von RENNENBERG et al. (2004) gezeigt werden und auf dem regionalen Klimamodell MCCM (GRELL et al., 2000) beruhen, um einschätzen zu können ob die damaligen Projektionen heute noch als valide gelten können. Als CO₂-Emissions-Szenario wurde ein „Business as usual“ Szenario gewählt. Aus heutiger Sicht lässt sich sagen, dass die bisherigen realen CO₂-Emissionen diesem Szenario (heute RCP8.5 bzw. SSP5-8.5) durchaus entsprechen und es somit zumindest mittelfristig als Basis für Klimamodelle plausibel erscheint (SCHWALM et al., 2020). RENNENBERG et al. (2004) gingen davon aus, dass in Süddeutschland und im Alpenraum die Durchschnittstemperaturen zwischen den Zeiträumen 1991–1995 und 2031–2035 um 2°C ansteigen würden, allerdings mit jahreszeitlichen und räumlichen Unterschieden. Im gleichen Zeitrahmen wurde von einer 15%igen Reduktion des Jahresniederschlags für Süddeutschland ausgegangen, wobei vor allem die Sommerniederschläge betroffen seien.

Kasten 1

Begriffsdefinitionen.

Definitions of terms.

Resilienz: Die Fähigkeit von Individuen und Ökosystemen, ihre Funktionen angesichts von Störungen aufrechtzuerhalten. Sie wird sowohl durch die Fähigkeit bestimmt, die Auswirkungen einer Störung zu reduzieren (Resistenz) als auch durch die Fähigkeit, sich nach der Störung von den Auswirkungen zu erholen.

Toleranz (gegenüber Stress und Stressoren): die Fähigkeit von Pflanzen, durch abiotische oder biotische Faktoren ausgelösten Stress zu ertragen. Dürretoleranz bedeutet in diesem Zusammenhang eine starke Verminderung der Bodenwasserverfügbarkeit zu ertragen. Um die Dürretoleranz auch im Rahmen von lokaler Anpassung (Adaptation) und Akklimatisierung der Buche zu beschreiben eignet sich das Konzept der hydraulischen Sicherheitsreserve (CHOAT et al., 2012). Die hydraulische Sicherheitsreserve berechnet sich einerseits aus dem Abstand des Xylemwasserpotentials bei dem eine irreversible Schädigung des Baumes auftritt und andererseits des niedrigsten Wasserpotentials, welches unter normalen durchschnittlichen Bedingungen an einem Standort auftritt.

Dürrestress, Trockenheitsstress: Syndrom vielfältiger physiologischer Anpassungen an eine Verringerung der Wasserverfügbarkeit. In Anhängigkeit von Dauer des Auftretens des Stressors und der Intensität können die Stressreaktionen reversibel sein oder zu dauerhaften Schädigungen und Tod führen.

Hinsichtlich der Temperatur lässt sich sagen, dass die Projektionen von RENNENBERG et al. (2004) in einem realistischen Bereich liegen, da aktuelle Klimamodelle verglichen mit älteren Modellen eher zu höheren Temperaturprognosen für Mitteleuropa tendieren (KREIENKAMP et al., 2020; PALMER et al., 2021). Aufzeichnungen des Deutschen Wetterdienstes (DWD) weisen für ganz Deutschland zwischen den Perioden 1961–1990 und 1991–2020 einen Anstieg der Jahresmitteltemperatur von 1.1°C aus (DEUTSCHER WETTERDIENST, 2021). Des Weiteren zeigt ein Vergleich der gemessenen Durchschnittstemperaturen für Gesamtdeutschland seit 2000 mit den vom DWD Referenz-Klimamodell-Ensemble für das RCP8.5 Szenario, dass die Messwerte am oder gar über dem 85% Perzentil des Modelergebnisses liegen. Das Schweizer Klimaszenario CH2018 (CH2018, 2018) prognostiziert bis 2035 (im Vergleich zur Referenzperiode 1981–2010) einen Temperaturanstieg für die gesamte Schweiz von 0.9–1.9°C (unter dem RCP8.5 Emissionsszenario), mit einem deutlich stärkeren Anstieg im Sommer sowie in Gebirgslagen. Bei der Entwicklung der Niederschläge zeigt das CH2018 Szenario keinen eindeutigen ganzjährigen Trend aber Niederschlagsreduktionen von bis zu 13% (RCP8.5 2035 im Vergleich zur Referenzperiode 1981–2010) während der Vegetationsperiode in den Sommermonaten. Es lässt sich also schlussfolgern, dass die damaligen Annahmen zur Temperaturveränderung für das südliche Mitteleuropa auch heute noch Gültigkeit haben. Niederschlagsprognosen sind in Klimamodellen generell mit einer höheren Unsicherheit behaftet als Temperaturprognosen (HAWKINS und SUTTON, 2011). Es darf aber davon ausgegangen werden, dass sich v.a. im Sommer, wenn der Einfluss auf die Vegetation am größten ist, der Niederschlag in Zukunft weiter reduzieren wird und so auch die zum Niederschlag gemachten Aussagen von RENNENBERG et al. (2004) aus heutiger Sicht nicht unplausibel sind.

3. EXTREMEREIGNISSE UND IHRE AUSWIRKUNGEN AUF DIE BUCHE

In den vergangenen beiden Dekaden zeigte sich allerdings, dass neben dem generellen Anstieg der Temperatur vor allem Extremereignisse (z.B. sommerliche Dürreperioden mit hohen Lufttemperaturen) von zentraler Bedeutung für die Vitalität und die Überlebensfähigkeit der Buche (aber natürlich auch anderer Baumarten) sind. Auf europäischer Ebene zeigten HERMANN et al. (2023) anhand der Sommeranomalien des mit Hilfe des NASA MODIS Terra Satelliten detektierten NDVI (normalized difference vegetation index), der ein Maß für die Grünfärbung der Vegetation ist, dass in den extremen Trockenjahren 2018, 2019 und vor allem 2022 europaweit bisher noch nicht gesehene frühzeitige Ver-

braunungen der Waldflächen (weit früher als durch die normale herbstliche Blattverfärbung der laubwerfenden Baumarten erklärbar) auftraten. Solche Effekte wurden in früheren Extremsommern wie beispielsweise 2003 nicht oder nur sehr lokal beobachtet. Im Jahr 2018 konnten solche Verbraunungseffekte durch frühzeitige Seneszenz, die bereits ab Ende Juli auftrat, in Deutschland, der Schweiz und Österreich v.a. bei der Buche beobachtet werden (SCHULDT et al., 2020). Diese Autoren berichteten ebenfalls – unter Berufung auf das deutsche Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft – von Millionen trockenheitsgeschädigter Bäume und von einer Fläche von mindestens 4900 km² die nach 2018 aufgeforstet werden muss (BMEL, 2023). Von den Schäden waren hauptsächlich Fichten betroffen; Schäden traten aber auch bei Buchen und bei anderen als trockenresistent eingeschätzten Baumarten wie Kiefern und Traubeneichen auf. SCHULDT et al. (2020) zeigten sich überrascht davon, dass Buchen an zahlreichen Standorten 2018 ein komplettes oder teilweises Absterben der Krone zeigten, was im Folgejahr häufig zum Tod der Individuen führte. Erhöhte Mortalität von Buchen wurde ebenfalls im Norden Bayerns (OBLADEN et al., 2021) und zusammen mit einem Anstieg der Kronentransparenz auf Untersuchungsflächen in der Schweiz festgestellt (WOHLGEMUTH et al., 2020; BRAUN et al., 2021). Eine vergleichbare Erhöhung der Mortalität bei Buche wurde im bzw. nach dem Trockenjahr 2003 nicht festgestellt (BREDÄ et al., 2006).

Wir sehen nicht nur eine Zunahme der Schädigungen der Buche durch die extremen Trockenjahre, sondern auch eine Abnahme des Wachstums (GEORGE et al., 2022; VANHELLEMONT et al., 2019). VANHELLEMONT et al. (2019) konnten zeigen, dass Buchen sensibler gegenüber Sommertrockenheit sind als Stieleichen. Diese Empfindlichkeit gegenüber Extremjahren zeigt sich auch in langfristigen Trends des Zuwachses der Buche. LEUSCHNER et al. (2023) zeigten, dass 70% ihrer Untersuchungsflächen im langjährigen Durchschnitt seit 1983 negative Wachstumstrends aufweisen. TROTSIUK et al. (2020) berechneten für das Verbreitungsgebiet der Buche in der Schweiz im Jahr 2003 eine Abnahme des Wachstums von 12% und im Jahr 2018 von 15% (im Vergleich zur Referenzperiode 1961–1990).

Das Trockenjahr 2018 war im Vergleich zu dem Extremjahr 2003 – sowohl was die Temperaturanomalien als auch die Anomalien der klimatischen Wasserbilanz angeht – im Monat der maximalen Ausprägung (2003 August; 2018 Juli) in weiten Teilen Mitteleuropas deutlich intensiver (BURAS et al., 2020). Die Analyse dieser Autoren zeigt auch, dass die geographische Ausprägung der Trockenheit zwischen den beiden Jahren unterschiedlich war: Das

Jahr 2018 konnte als klimatischer Dipol mit extrem heißer und trockener Witterung nördlich der Alpen und vergleichsweise kühlen und feuchten Bedingungen in weiten Teilen des Mittelmeerraums charakterisiert werden. Im Gegensatz dazu waren 2003 Südfrankreich, die iberische Halbinsel und die Balkanregion sehr stark betroffen. RUKH et al. (2023) machen die extremeren Bedingungen in Mitteleuropa im Jahr 2018 aber auch die weitere Trockenheit im Folgejahr (und lokal auch im Jahr 2020) für die deutlich stärkeren Schäden der Buche im Vergleich zu 2003 verantwortlich. Die schon 2018 geschwächten Buchen verloren so langfristig ihre Vitalität und wurden auch anfälliger für sekundäre Pathogenattacken.

Allerdings gibt es auch aus dem Jahr 2018 Hinweise auf eine deutliche Erholungsfähigkeit der Buche. FREI et al. (2022) untersuchten in drei Regionen der Nordschweiz die weitere Entwicklung von Buchen, die im Jahr 2018 frühzeitige Seneszenz zeigten und verglichen sie mit Individuen, welche keine veränderte Laubfärbung zeigten. Sie konnten zeigen, dass vom frühen Laubverlust betroffene Buchen in den Folgejahren eine höhere Mortalität aufwiesen, dass aber der überwiegende Teil der Bäume sich, wenn auch langsam erholte und sich die Kronentransparenz wieder verminderte. Weiterhin wiesen die 2018 geschädigten Bäume zwei Jahre später einen mit nicht geschädigten Buchen vergleichbaren Befall mit pilzlichen Pathogenen und Borkenkäfern auf. Am stärksten von Mortalität betroffen zeigten sich untererdrückte und seit längerer Zeit langsam wachsende Individuen, die unter starker intraspezifischer räumlicher Konkurrenz standen (KLESSE et al., 2022). Ähnliche Ergebnisse zeigte eine weitere Studie aus der Schweiz, die auf Grundlage von Daten aus dem Schweizerischen Landesforstinventar und ICP Forest Monitoring Flächen durchgeführt wurde (ROHNER et al., 2021). Die Autoren legten dar, dass im Spätsommer des Trockenjahrs 2018 bei Buchen eine im Vergleich zu den langfristigen Mittelwerten bis zu 48-mal höhere Schädigung der Kronen auftrat, die auch zu reduziertem Stammzuwachs führte. Diese Effekte waren in der Mehrzahl aber nur kurzfristig und bereits im Folgejahr folgte eine Erholung. Eine bemerkenswerte Erholungsfähigkeit der Buche nach Trockenjahren für das Stammwachstum konnten VANHELLE-MONT et al. (2019) ebenfalls feststellen.

Eine schnelle Erholung von Belaubung und Wachstum ist jedoch nur möglich, wenn keine irreversiblen Kronenschäden z.B. durch Absterben des Feinreisigs in der Oberkrone entstanden sind und sich durch Rindenverluste keine Eintrittspforten insbesondere für pilzliche Schaderreger entwickelt haben (siehe LANGER und BÜBKAMP, 2023).

Während extrem trockener und gleichzeitig heißer Jahre könnte zusätzlich eine direkte Hitzewirkung,

die die Funktion von Zellmembranen und Proteinen beeinträchtigt, in Erwägung gezogen werden, da bei Wassermangel und damit geschlossenen Spaltöffnungen, die Kühlung der Blätter und des gesamten Kronenraums durch die Transpiration verringert ist. Die Buche weist aber, zumindest was die Effekte auf die photosynthetische Quantennutzungseffizienz angeht, eine eher überdurchschnittliche Thermotoleranz auf (MÜNCHINGER et al., 2023). Vielleicht auch deshalb gibt es unseres Wissens keine Beschreibungen direkter Hitzeschäden während der bisher aufgetretenen Hitzewellen; wir erachten es aber als äußerst wichtig hier weitere Untersuchungen durchzuführen.

Wie von RUKH et al. (2023) erwähnt können gerade nach konsekutiven Trockenjahren sekundäre Pathogene weitere Schädigungen an der Buche verursachen. Hierbei wurden vor allem pilzliche Pathogene, wie *Neonectria coccinea*, *Diplodia corticola* und *D. mutila* als Verursacher von zusätzlichen Vitalitätsverlusten ausgemacht (LANGER und BÜBKAMP, 2023). Durch Dürre induzierte Veränderungen der chemischen Zusammensetzung von Buchenblättern können auch die Anfälligkeit für bestimmte herbivore Insekten in den Folgejahren erhöhen. Vor allem Vertreter der kauenden Fraßgilde befielen trockenheitsvorgeschädigte Buchen zwei Jahre nach dem Dürreereignis häufiger (EISENRING et al., 2024).

Während extremer Hitze- und Trockenperioden sollten wir davon ausgehen, dass trotz möglicherweise hohen Ozonkonzentrationen die Ozonaufnahme durch die geschlossenen Stomata gering und somit das akute Schadpotential klein ist (CAILLERET et al., 2018). Allerdings benötigen wir dringend weitere Untersuchungen, inwieweit durch Trockenheit vorgeschädigte Buchen, die in den Folgejahren durch Pathogene weiter an Vitalität einbüßen, durch zusätzliche abiotische Faktoren wie Ozon geschädigt werden. Ein weiterer Faktor der Betrachtung finden sollte, ist die Stickstoffdeposition, da eine vermehrte Stickstoffversorgung zu einer strukturellen und funktionellen Fehlanpassung führen kann (z.B. ein hohes Verhältnis der oberirdischen zur unterirdischen Biomasse), die Bäume trockenheitssensitiver werden lässt (GESSLER et al., 2016).

Für die Publikationen von RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) lagen wenige Informationen zu den Auswirkungen von extremen Trockenheitsereignissen vor, die sich hauptsächlich auf das Jahr 2003 konzentrierten. Betrachtet man die neuen Erkenntnisse der letzten Jahre, die zeigen, dass deutliche Schäden bei Buchen bis hin zur Mortalität nun nach heißen und trockenen Sommern großflächig im Verbreitungsgebiet vorkommen, muss unseres Erachtens die damalige Aussage von AMMER et al. (2005), dass „die meisten Aussagen zur

Eignung der Buche auch angesichts der prognostizierten Klimaänderung ihre Gültigkeit [behalten]“ revidiert werden. Die Erholungsfähigkeit der Buche macht aber Hoffnung, dass zumindest einzelne Extremjahre noch kompensiert werden können.

4. MODELLE ZUR VERBREITUNG UND ZUKÜNFTIGEN HABITATEIGNUNG DER BUCHE

Sowohl sich kontinuierlich verändernde klimatische Rahmenbedingungen wie ein Anstieg der Temperatur und sich jahreszeitlich verändernde Niederschlagsmuster, als auch Extremereignisse beeinflussen die Vitalität, Konkurrenzkraft sowie die Fortpflanzungsfähigkeit einer Baumart in ihrem Areal und somit auch ihr zukünftiges Vorkommen (z.B. NUSSBAUMER et al., 2020). BURAS et al. (2020) modellierten die aufgrund der Klimaveränderungen zu erwartende zukünftige Artenzusammensetzung europäischer Wälder. Um dies zu erreichen, verbanden sie das Konzept der Analogklimata mit Daten der Landesforstinventare. So konnten sie die potenzielle Baumartenzusammensetzung unter Berücksichtigung der 26 wichtigsten europäischen Baumarten für jeden Standort berechnen. Die Projektion wurde für den Zeitraum 2061-2090 durchgeführt und umfasst die beiden CO₂-Emissionsszenarien RCP4.5 (begrenzter Klimaschutz) und RCP8.5. Für die Buche wurde im Rahmen dieses Modellansatzes eine signifikante Verringerung (die besonders im RCP8.5 Szenario erheblich war) der Vorkommenswahrscheinlichkeit in Mitteleuropa bei gleichzeitiger Migration in das südliche Skandinavien prognostiziert. Die negativen Veränderungen der Abundanz in Mitteleuropa sind für Fichte und Waldkiefer höher, für die Stieleiche aber geringer. Die Schlussfolgerung der Autoren war, dass sich, allerdings stark abhängig von der Intensität des Klimawandels, die Buche in weiten Teilen Mitteleuropas auch in Zukunft behaupten kann. Sollte es allerdings zu keiner deutlichen Verringerung der CO₂-Emissionen und damit zu einer Abbremsung des Klimawandels kommen, könnte die Buche bis Mitte des Jahrhunderts ihre Dominanz in größeren Teilen auch des südlichen Mitteleuropas verlieren (HANEWINKEL et al., 2013). Unter besonderer Berücksichtigung der Migrations- und Wiederbesiedlungsfähigkeit der Buche zeigt die Prognose von SALTRÉ et al. (2015), dass sich die Verbreitungsfläche der Buche bis zum Jahr 2100 voraussichtlich stark (um 36–61%) verkleinern wird, was vor allem auf eine beträchtliche Zunahme der Klimaschwankungen mit vermehrten Extremereignissen nach 2050 zurückzuführen sei, die selbst im Kerngebiet der Verbreitung zu Ausfällen führen könne. Die Häufigkeit von Extremen – so die Autoren – verhindern eine Wiederbesiedlung der Ausfallgebiete in

günstigeren Jahren. Ein aktuelles Ensemble verschiedener Modelle zur Habitateignung und damit zur potenziellen Verbreitung der Buche in der Schweiz bestätigt die oben genannten Befunde (Abb. 2). Für beide Emissionsszenarien (RCP4.5 und RCP8.5) wird die Buche im Großteil des Schweizer Mittellands bereits ab Mitte des Jahrhunderts (2045–2075) keine geeigneten Wuchsbedingungen mehr vorfinden und damit dieses Areal verlieren (Abb. 2a und b). Die größten Arealverluste sind auf den kollinen und submontanen Höhenstufen (bis 1000 m) zu verzeichnen. Kleinere Arealgewinne, die bei beiden Emissionsszenarien aber nur etwa 30% des gesamten Gebietsverlusts betragen, werden v.a. für die montane Höhenstufe projiziert (Abb. 2a und b). Bis zum Ende des Jahrhunderts werden sich diese Trends für RCP4.5 moderat und für RCP8.5 stark fortsetzen. Für RCP8.5 werden zum Ende des Jahrhunderts keine der heute für die Buche geeigneten Areale noch hinreichende Habitateigenschaften für diese Baumart aufweisen und sie wird in Höhelagen über 1200 m ausweichen. Der Nettoverlust des dann zukünftigen Areals, welches Bedingungen aufweist, die Buchenbestockung ermöglicht, bezogen auf ihr heutiges potenzielles Verbreitungsgebiet wird für die Schweiz dann etwa 8500 km² betragen. Beim RCP4.5 Szenario wird Buche an Gunststandorten mit stabiler und guter Wasserversorgung in ihrem heutigen Verbreitungsgebiet erhalten bleiben. Es muss hier auch auf die Unsicherheit solcher Modellierungen hingewiesen werden (siehe z.B. LEE-YAW et al., 2022). Dies zeigt sich daran, dass es auch Diskrepanzen zwischen Modellierungsergebnissen gibt. Während die oben diskutierten Modelle korrelativ und damit statistisch die beobachtete Verbreitung einer Art als Funktion der Umweltbedingungen beschreiben und dann für projizierte veränderte Rahmenbedingungen das Areal neu berechnen, benutzten HICKLER et al. (2012) ein mechanistisches Vegetationsmodell, um die Verteilung der Vegetationsklassen zu modellieren. Diese Autoren beschreiben einen ähnlichen Trend wie in den oben genannten Modellen, die Veränderung der potenziell vorkommenden Waldtypen in Mitteleuropa ist aber deutlich geringer. Die Autoren schränken allerdings ein, dass die Modellergebnisse eher als Szenarien, denn als Vorhersagen gesehen werden sollten, da das Modell nicht alle Aspekte der Ökologie einer Art einbezieht. Wir müssen also die Aussagen von Modellen immer kritisch und konstruktiv hinterfragen. Zudem macht es Sinn langfristige Trends von Wachstum, Vitalität und Mortalität, wie wir sie in Europa fast flächendeckend mit Monitoring Netzwerken wie ICP Forests erfassen, mit den Projektionen der Modelle für die Zukunft zu vergleichen. Dort wo wir heute schon Wachstumsdepressionen und erhöhte Mortalität bei Buche beobachten und die Modelle eine Veränderung der Habitateignung

vorhersagen, können und müssen wir davon ausgehen, dass die Buche bei weiterer Veränderung des Klimas deutlich negativ betroffen sein wird.

So zeigen Untersuchungen von Jahrringen von Buchen aus dem nahezu gesamten Verbreitungsgebiet, dass bereits in der Vergangenheit eine generelle Empfindlichkeit gegenüber hohen Temperaturen und Niederschlagsveränderungen auch im Kernverbreitungsgebiet auftraten (HACKET-PAIN et al., 2016). Die Empfindlichkeit war im Kerngebiet der Buche sogar höher als in den trockenen Randbereichen des Areals (CAVIN und JUMP, 2017). Diese jahrringbasierten Analysen unterstützen so die Ergebnisse des Models von SALTRÉ et al. (2015) und die in *Abbildung 2* gezeigten Resultate. Die Modelle zur zukünftigen Habitategnung sind somit die besten Werkzeuge, die wir augenblicklich haben, um

das zukünftige Verbreitungsgebiet von Baumarten im Klimawandel vorherzusagen.

Die aktuellen Modelle zur zukünftigen Verbreitung und Habitategnung der Buche, deuten an, dass die von RENNENBERG et al. (2004) geäußerten Befürchtungen, dass die Buche im südlichen Mitteleuropa keine oder eine eher ungewisse Zukunft habe, berechtigt waren. Wie man in *Abbildung 2* sieht, wird selbst beim RCP 4.5 Szenario, ein großer Teil des Schweizer Mittellands, welches bisher Kerngebiet der Buche war, keine ausreichende klimatische Habitategnung mehr bieten. Die neuen Erkenntnisse ergeben auch eine neue Perspektive für das von AMMER et al. (2005) gemachte Postulat: „Solange nicht bekannt ist, wie die Auswirkungen des Klimawandels auf die Buche in der Relation zu anderen Baumarten sein werden, bedürfen Aussa-

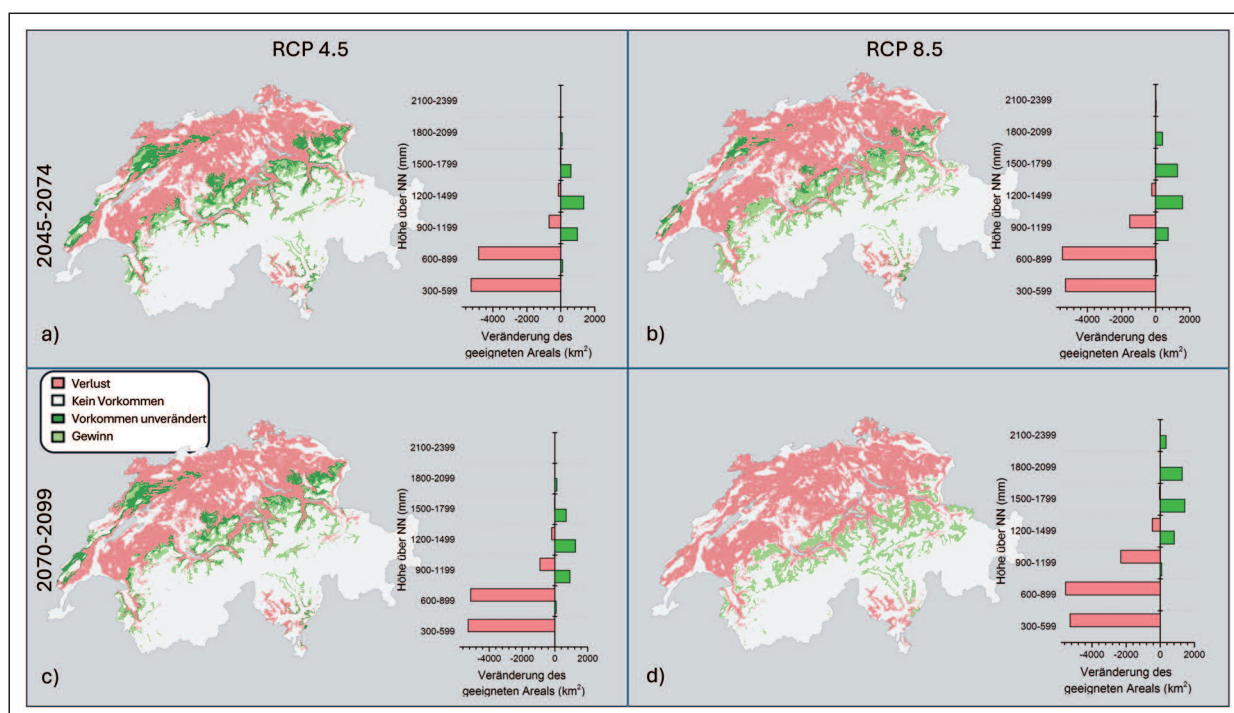


Abb. 2

Veränderung des potenziellen Verbreitungsgebiets der Buche in der Schweiz unter dem Einfluss des Klimawandels. Die Karten in 2a) und b) zeigen den Verlust, den Zugewinn und den sich nicht verändernden Anteil des potenziellen Verbreitungsgebietes für Buche unter den Emissionsszenarien RCP4.5 (begrenzter Klimaschutz) bzw. RCP8.5 (Business as usual) für den Zeitraum 2045–2074. Die Balkengrafiken zeigen die Veränderungen des für die Buche geeigneten Areals nach Höhenstufen unterteilt. *Abbildungen 2c)* und *d)* zeigen für die gleichen Emissionsszenarien die Projektion der Arealveränderungen für den Zeitraum 2070–2099. Die Methodik der Modellierung des potenziellen Verbreitungsgebiets der Buche ist im *Appendix 1* erläutert.

Change in the potential area of distribution of beech in Switzerland under the influence of climate change. The maps in 2 a) and b) show the loss, gain and unchanging proportion of the potential distribution area for beech under the emission scenarios RCP4.5 (limited climate change mitigation) and RCP8.5 (business as usual) for the period 2045–2074. The bar charts show the changes in the area suitable for beech, divided into altitudinal zones. *Figures 2c)* and *d)* show the projection of range changes for the same emission scenarios for the period 2070–2099. The methodology for modelling the potential range of beech is explained in *Appendix 1*.

gen zu ihrer künftigen waldbaulichen Bedeutung größter Vorsicht“. Wir können heute mit dem vorhandenen Wissen, klarere Leitlinien für die Praxis geben, und die zukünftige waldbauliche Bedeutung der Buche deutlich besser einschätzen.

5. ÖKOLOGISCHE UND PHYSIOLOGISCHE MECHANISMEN DER SENSITIVITÄT BZW. RESILIENZ GEGENÜBER KLIMA-VERÄNDERUNGEN

Es scheint zunächst verwunderlich, dass auch im Kerngebiet der Buche an Standorten mit guten bis sehr guten Wuchsbedingungen eine nicht zu vernachlässigende Trockenheitssensitivität anzutreffen ist. Dieser Befund lässt sich jedoch anhand der Theorie der optimalen bzw. funktionalen Biomasseaufteilung erklären (POORTER et al., 2012), die natürlich nicht nur für die Buche gilt. Eine Pflanze investiert Ressourcen und damit Biomasse in solche Strukturen, die ihr ermöglichen die Aufnahme des limitierenden Faktors zu erhöhen damit ein möglichst optimales Wachstum ermöglicht wird. Unter regelmäßig guten Wasser- und Nährstoffversorgungsbedingungen kann vermehrt Kohlenstoff in oberirdische Biomasse verlagert werden, um optimale Photosyntheseraten zu erzielen (Abb. 3). Bei langfristig vorherrschender Trockenheit hingegen wird ein größerer Anteil in die Wurzelbiomasse investiert. Zusammen mit anderen anatomischen Anpassungen im wasserführenden Holzkörper (Xylem) wird auf diese Art und Weise über weite Wasserversorgungsbedingungen hinweg eine recht konstante hydraulische Sicherheitsreserve (CHOAT et al., 2012) gewährleistet (Abb. 3).

Dies kann im Sinne von phänotypischer Akklimatisierung innerhalb einer Population, langfristig aber auch durch lokale Adaptation erfolgen. Solche Anpassungen bedeuten aber, dass auch Bäume an normalerweise optimal wasserversorgten Standorten bei Extremereignissen gefährdet sind, sobald die Sicherheitsreserve überschritten wird. Dies stimmt mit verschiedensten Beobachtungen überein, dass wüchsige und hohe Individuen einer Baumart besonders auch auf tiefgründigen Böden von Mortalität bei extremen Trockenheitsereignissen betroffen sind (BENNETT et al., 2015; GROTE et al., 2016). Dieser Effekt könnte bei der Buche noch durch folgenden Mechanismus verstärkt werden: LEUSCHNER (2020) beobachtete eine sehr starke Blattentwicklung der Buche im Frühjahr bei guter Wasserversorgung, die dann in trockenen Sommern zu einem Missverhältnis zwischen Wasserbedarf (durch eine große transpirierende Oberfläche) und -verfügbarkeit führen kann und so die Vulnerabilität gegenüber Trockenheit erhöht.

Diese Punkte sprechen zumindest teilweise gegen die Argumentation von AMMER et al. (2005), dass auf

sich auf gut wasserversorgten, tiefgründigen Böden die Bedingungen für die Buche und ihre Konkurrenzfähigkeit unter den zu erwarteten Klimabedingungen nicht grundsätzlich ändern werden und es dort auch künftig vertretbar sei, Bestände mit deutlich führender Buche nachzuziehen.

Zudem befinden sich bei der Buche über verschiedenste Standortbedingungen hinweg etwa 2/3 der Feinwurzeln, die für die Wasser- und Nährstoffaufnahme zuständig sind, in den obersten 30 cm des Bodens und nur 5% unter einem Meter (LEUSCHNER, 2020). Generell sind diese Wurzeln auch trockenheitssensitiv. Ökohydrologische Untersuchungen zeigten, dass die reduzierte Wasseraufnahme aus dem austrocknenden Oberboden nicht durch zusätzliche Erschließung tieferer Wasserressourcen kompensiert werden konnten (GESSLER et al., 2022), so dass davon auszugehen ist, dass die Feinwurzelverteilung zusätzlichen Einfluss auf die Trockenheitssensitivität der Buche hat.

Die Untersuchungen von WALTHERT et al. (2021) zeigten anhand von mehrjährigen Messungen von Bodenwasserpotential und physiologischen sowie phänologischen Parametern auf 13 Buchenstandorten, dass Embolien im Xylem, frühzeitiger Blattfall und Kronenmortalität in den Jahren 2018 und 2019 verstärkt auf flachgründigen Standorten mit geringen Wasserspeicherkapazitäten auftraten, während Buchen auf Standorten mit Wasserreserven in tiefen Bodenschichten auf diese zurückgreifen konnten und somit keine frühzeitigen Welkesymptome zeigten. Geringe Anteile von Feinwurzeln in tieferen Bodenschichten können so wohl an bestimmten Standorten bei Trockenheit überproportional zur Wasserversorgung beitragen. Dies unterstützt die Thesen von AMMER et al. (2005) und widerspricht scheinbar den obengenannten Befunden, dass auch und besonders auf tiefgründigen Standorten Trockenschäden auftreten können. Diese scheinbaren Widersprüche, die wahrscheinlich auf die hohe Plastizität der Buche bei der Erschließung unterschiedlicher Bodentypen mit ihren Wurzeln zurückzuführen sein dürften, zeigen, dass die gesamte Komplexität der Interaktion von Standortfaktoren noch immer nicht gut verstanden ist. Wie lange sich die Buche in Zukunft auf den heute noch gut mit Wasser versorgten Standorten wird halten können ist somit noch nicht vollständig klar. Die eher anisohydrische Strategie der Buche (LEUSCHNER et al., 2022), die dazu führt, dass das Blattwasserpotential recht negativ werden kann, könnte sich in diesem Zusammenhang als kritisch erweisen. Zwar bleibt meist eine ausreichende hydraulische Sicherheitsreserve, aber unter extremen Trockenheitsbedingungen, die in Zukunft aller Wahrscheinlichkeit häufiger werden, könnten Embolien im Wasserleitsystem des Xylems zu Schäden führen. Dies ist besonders

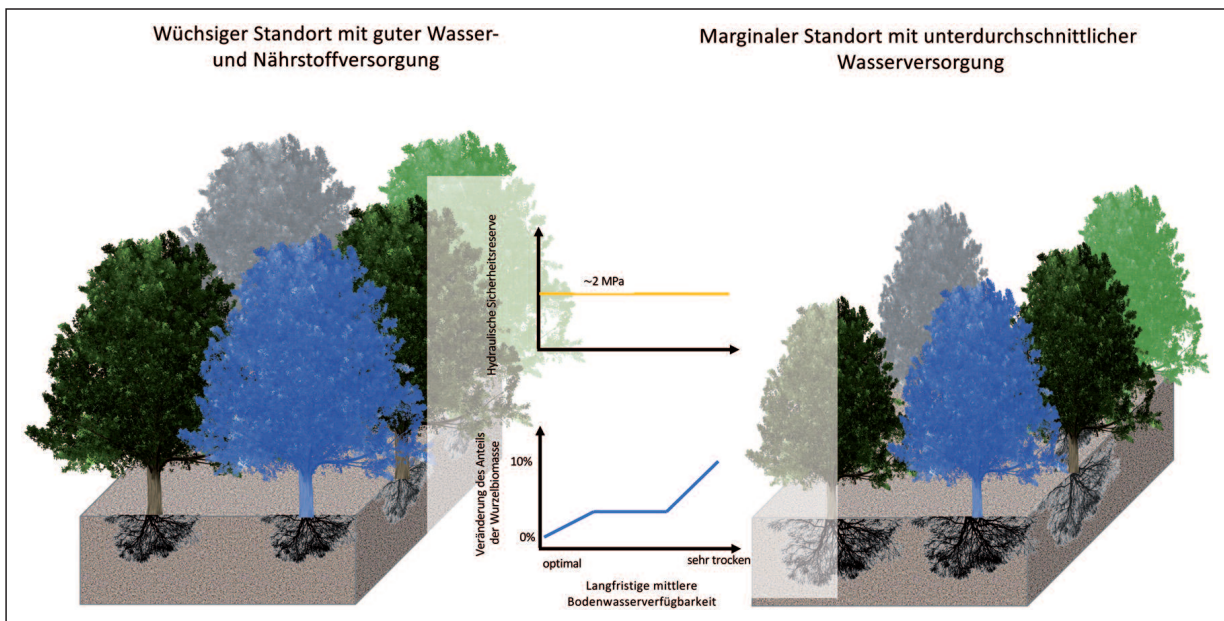


Abb. 3

Anpassung der hydraulischen Eigenschaften eines Bestandes an die langfristige Wasserversorgung. An Standorten mit guter Wasser- (und Nährstoff-) versorgung investieren Bäume vermehrt in oberirdische Biomasse (Blätter, Stamm und Äste) um eine optimale Lichtausbeute zu erzielen. Verringert sich die Bodenwasserverfügbarkeit, investieren Bäume vermehrt Ressourcen in die Wurzelbiomasse, um einer möglichen Limitierung der Ressource Wasser entgegenzuwirken, und reduzieren gleichzeitig die oberirdische Biomasse. Dies lässt sich anhand der Beziehung zwischen der Bodenwasserverfügbarkeit und der Veränderung des Anteils der Wurzelbiomasse an der Gesamtbiomasse erkennen (Grafik nach POORTER et al., 2012). Diese kann bei sehr geringer Wasserversorgung im Vergleich zu Optimalbedingungen um bis zu 10 % zunehmen. Solche Anpassungen an die vorherrschenden Bedingungen führen zu einer Optimierung des hydraulischen Gesamtsystems Baum, die zum einen möglichst effiziente Wassertransport ermöglichen auf der anderen Seite aber auch einen hohen Schutz vor Embolien der Xylemgefäße, die den Baum dauerhaft schädigen würden, gewährleisten. Durch die Anpassung des Verhältnisses der oberirdischen und unterirdischen Biomasse aber auch durch weitere anatomische Anpassungen der Holzkörper wird eine über weite Wasserversorgungsbedingungen hinweg konstante hydraulische Sicherheitsreserve von etwa 2 MPa aufrechterhalten (CHOAT et al., 2012). Die hydraulische Sicherheitsreserve berechnet sich einerseits aus dem Abstand des Xylemwasserpotentials bei dem eine irreversible Schädigung des Baumes auftritt und andererseits des niedrigsten Wasserpotentials, welches unter normalen durchschnittlichen Bedingungen an einem Standort auftritt, auf der anderen Seite. Die absoluten Werte der beiden Wasserpotentiale unterscheiden sich in Abhängigkeit von der normalerweise vorherrschenden Wasserverfügbarkeit, die Differenz allerdings nicht. So sind Bäume auch an Standorten mit normalerweise sehr guter Bodenwasserverfügbarkeit bei außergewöhnlicher Trockenheit gefährdet. Die absolute Trockenheit (z.B. gemessen anhand des Bodenwasserpotentials), bei der Schäden auftreten, kann auf guten und mittleren Standorten sogar deutlich geringer sein, als an regelmäßig trockenen Standorten.

Adaptation of the hydraulic properties of a stand to the long-term water supply. In locations with a good water (and nutrient) supply, trees invest more in above-ground biomass (leaves, trunk and branches) in order to achieve optimum light utilization. If soil water availability decreases, trees invest more resources in root biomass to counteract a possible limitation of water resources and at the same time reduce aboveground biomass. This can be seen from the relationship between soil water availability and the change in the proportion of root biomass in the total biomass (diagram according to POORTER et al., 2012). The proportion can increase by up to 10% under very low water supply compared to optimal conditions. Such adaptations to the prevailing conditions lead to an optimisation of the overall hydraulic system of the tree, which on the one hand enables the most efficient water transport possible, but on the other hand also ensures a high level of protection against embolisms of the xylem vessels, which would permanently damage the tree. By adjusting the ratio of above-ground and below-ground biomass, but also through further anatomical adjustments to the xylem, a constant hydraulic safety margin of around 2 MPa is maintained over a wide range of water supply conditions (CHOAT et al., 2012). The hydraulic safety margin is calculated from the difference between the xylem water potential at which irreversible damage to the tree occurs on the one hand and the lowest water potential that occurs at a site under normal average conditions on the other. The absolute values of the two water potentials differ depending on the normally prevailing water availability, but the difference does not. This means that trees are at risk even in locations with normally very good soil water availability in the event of exceptional drought. The absolute drought (e.g. measured using the soil water potential) at which damage occurs can even be significantly lower on good and average sites than on regularly dry sites.

kritisch, da sich die Buche von solchen Embolien auch im Folgejahr nicht erholt und somit unter einer längerfristigen Einschränkung der Wasserversorgung der Krone leidet (ARENDE et al., 2022).

Sollten solche Schäden des Wasserleitungssystems aber nicht aufgetreten sein, ist wiederum auch bei der Wasseraufnahme die schnelle Erholungsfähigkeit der Buche bemerkenswert. Die Untersuchungen von GESSLER et al. (2022) und HAGEDORN et al. (2016) zeigen, dass nach Beendigung von Trockenperioden die Funktionen der Wurzeln und die Wasseraufnahme schnell wiederhergestellt werden kann und damit die oben genannten Befunde zur schnellen Erholung nach nur kurzfristigen Kronenschädigungen (ROHNER et al., 2021) unterstützen.

Die hier zusammengefassten Ergebnisse zeigen, dass bei fortschreitender Klimaerwärmung durchaus mit einer Gefährdung der Buche auch in ihrem Stammareal zu rechnen ist. Dies relativiert die Einschätzung von AMMER et al. (2005), dass die Buche auf Standorten, die damals als gut wasserversorgt eingeschätzt wurden, auch in Zukunft nicht gefährdet sei. Die Anzeichen verstärkter Schädigungen und Mortalität im Extremsommer 2018 können erste Indikatoren für die weitere Entwicklung sein. Die Verbreitungsprognosen sehen v.a. eine deutliche Schwächung der Buche unter den „business as usual“ CO₂-Emissionsszenarien. Wenn wir davon ausgehen, dass die CO₂-Emissionen wie im Rahmen des Pariser Abkommens¹⁾ geplant reduziert werden können, wird sich die Buche sehr viel wahrscheinlicher weiterhin in größeren Bereichen ihres heutigen Verbreitungsgebiets behaupten können, wenn auch nicht auf allen Standorten. Allerdings ist zu betonen, dass im Zeitraum von 2005–2020 die globalen CO₂-Emissionen am besten durch das „business as usual“ Szenario beschrieben wurden (SCHWALM et al., 2020) und wir somit nicht notwendigerweise davon ausgehen können, dass die Klimaziele des Pariser Abkommens eingehalten werden können.

6. EINFLUSS WALDBAULICHER MAßNAHMEN

Augenblicklich wird häufig das Konzept der „Climate Smart Forestry“ propagiert (WEATHERALL et al., 2022) und wir wollen im nächsten Schritt eruieren, ob es Maßnahmen geben könnte, welche die Vitalität der Buche im Klimawandel unterstützen.

Beide Publikationen, auf die wir uns hier beziehen, weisen darauf hin, dass die Förderung der Biodiversität im Wald eine Risikostreuung ermöglicht und zur Begründung resistenter und resilienter Bestände beitragen kann. Klimaangepasster Waldbau mit erhöhter Baumartenmischung, aber auch

Konkurrenzmanagement kann möglicherweise die Verdrängung der Buche durch den Klimawandel aus Teilen ihres angestammten Verbreitungsgebietes zumindest verzögern (ZIMMERMANN et al., 2014). In der Frage allerdings, wie eine Erhöhung der Diversität erreicht werden soll, argumentieren RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) gegensätzlich. Während AMMER et al. (2005) langfristig (mit dem Blick aus dem Jahr 2005) an die aktuellen Standortbedingungen angepasste Baumarten propagieren, fordern RENNENBERG et al. (2004) die Beimischung explizit stress-resistenter Provenienzen und Baumarten. Beide Strategien verbessern sicher die Risikostreuung, bergen aber ebenso Risiken: Durch die schnelle Veränderung der klimatischen Verhältnisse gilt für alle Baumarten, die augenblicklich an einen Standort adäquat angepasst sind, das Gleiche wie für die Buche: Die Eignung für diesen Standort mag zum Ende oder gar zur Mitte des Jahrhunderts – abhängig von der Veränderung des Klimas – nicht mehr gegeben sein. Bei an die zukünftig zu erwartenden Bedingungen angepassten Baumarten hingegen, kann die heutige Konkurrenzfähigkeit und die Toleranz gegenüber Spätfrostereignissen – die voraussichtlich auch in Zukunft entscheidende Störungen für Waldökosysteme sein werden – gering sein (MUFFLER et al., 2016).

Heute bieten aber webbasierte Anwendungen bereits Hilfestellungen für die Auswahl von Baumarten (z. B. <https://tree-app.ch> für die Schweiz; <https://www.klimafitterwald.at> für Österreich). Diese wenden sich an Forstpraktiker und berücksichtigen (verschiedene) Klimaprojektionen und den lokalen Bewirtschaftungskontext und können so als evidenzbasierte Hilfestellungen für die vorausschauende Baumartenauswahl dienen. Diese Entwicklung wiederum zeigt, dass die Wissenschaft im Vergleich zu 2004 und 2005 eine Vielzahl von neuen Erkenntnissen gewonnen hat, die es der Praxis ermöglichen viel gezielter auf die zu erwartenden Auswirkungen des Klimawandels zu reagieren. Auch hervorgehend aus und stimuliert von dem wissenschaftlichen Disput um die eher pauschalen Aussagen von RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) haben sich praxisrelevante Anwendungen entwickelt, die die Klimaanpassung von Wäldern ermöglichen.

In einem weiteren Punkt, die durch waldbauliche Maßnahmen zu beeinflussende genetische Diversität der Buche betreffend, unterscheiden sich die Aussagen in den beiden Publikationen wiederum grundlegend. RENNENBERG et al. (2004) propagierten Provenienzen (Ökotypen) der Buche aus dem südlichen Verbreitungsgebiet bevorzugt einzusetzen, da sie über die lokale Adaptation an die Bedingungen ihres Herkunftsstandorts an die zukünftigen klimatischen Bedingungen nördlich der Alpen angepasst

¹⁾ <https://www.bmwk.de/Redaktion/DE/Artikel/Industrie/klimaschutz-abkommen-von-paris.html>

seien. AMMER et al. (2005) sahen solche Empfehlungen mit Skepsis, da frühere Untersuchungen gezeigt hätten, dass Wuchsleistung und Qualitätsentwicklung durch die Verwendung nicht einheimischer Provenienzen negativ beeinflusst seien. Neuere Untersuchungen, die allerdings vor allem mit Jungpflanzen durchgeführt wurden, geben wiederum ein deutlich weniger disparates Bild. Zum einen belegen inzwischen zahlreiche Herkunftsversuche mit jungen Bäumen das erhebliche Potenzial der Buche zur Akklimatisierung und Anpassung an Trockenheit auf Populationsebene (BUSSOTTI et al., 2015; BOLTE et al., 2016; LEUSCHNER, 2020). Die Versuche zeigen, dass Provenienzen aus trockeneren Gebieten tatsächlich eine bessere Anpassungsfähigkeit gegenüber Dürreereignissen haben. Allerdings könnte die hohe genetische Variabilität innerhalb von Buchenpopulationen (z.B. BUIVEVELD et al., 2007) ebenfalls dann ein gewisses Anpassungspotential bieten, wenn heimisches Saatgut verwendet wird. Bis heute gibt es jedoch nur sehr wenige Untersuchungen (ARANDA et al., 2017; ARANDA et al., 2018) die zeigen konnten, ob verschiedene Genotypen innerhalb einer Buchenpopulation ein unterschiedliches Anpassungspotential gegenüber den in Zukunft zu erwartenden Klimabedingungen haben. LEUSCHNER (2020) folgert in seinem Übersichtsartikel über die Reaktionen der Buche auf Dürre, dass die Nutzung trockenheitsresistenterer Genotypen eine vielversprechende Option für die Forstpraxis sei. Er schränkt allerdings ein, dass für eine evidenzbasierte Entscheidung mehr Information über langfristige Entwicklungen unterschiedlicher Provenienzen erforderlich seien. Der Autor kritisiert, dass die herkömmlichen, langfristige Buchenwachstumsversuche in der Regel nur Wachstum und Holzproduktion berücksichtigten, die Stresstoleranz aber außer Acht ließen und daher im Zeitalter des raschen Klimawandels wenig hilfreich seien. Wir schließen uns seiner Forderung an, langfristige Versuche aufzubauen, die Genotypen nicht nur nach Wachstum, sondern auch anhand physiologischer Prozesse und ihrer Reaktionen gegenüber den zu erwartenden Klimabedingungen untersuchen. Genomweite Assoziationsstudien könnten in Zukunft bei solchen Versuchen genotypische Variationen mit Stresstoleranz verknüpfen (CUERVO-ALARCON et al., 2021).

Sehr wenige Untersuchungen beschäftigten sich mit epigenetischen Effekten, die eine Akklimatisierung der Buche an wärmere und trockenere Umweltbedingungen ermöglichen könnte (z.B. GUEVARA et al., 2022). Untersuchungen aus einem Bewässerungsexperiment mit Waldkiefern zeigten, dass Nachkommen von langfristig trockenheitsexponierten Mutterbäumen zwar weniger gut wachsen als die von bewässerten Kontrollbäumen, dafür aber eine höhere Trockenheitstoleranz haben (BOSE et al., 2020). Ob solche Effekte auch bei der Buche auftreten

und somit die heutige Buchenverjüngung schon besser an Trockenheit angepasst ist als ihre Eltern, bleibt zu überprüfen.

Zumindest kurzfristig kann eine Durchforstung von Buchenbeständen den Wasserverbrauch des Bestandes reduzieren und so die Trockenheitsresistenz der verbleibenden Bäume erhöhen (DIACONU et al., 2017). Allerdings bleibt zu beachten, dass abhängig von den vorherrschenden Umweltbedingungen intensive Eingriffe zu einem überproportionalen Aufbau oberirdischer Biomasse führen können, die dann bei extremen Trockenereignissen wiederum die Auswirkungen von Dürre verstärken könnten (siehe SIMON et al., 2017). Es gilt also hier standortsangepasste Interventionen durchzuführen.

Eine Erhöhung der Diversität von Struktur (erzielt vor allem durch die Altersstruktur und Bewirtschaftungsart) und Baumarten kann zudem die zukünftigen negativen Auswirkungen von Trockenheitsereignissen abschwächen (PRETZSCH et al., 2023; SCHMIED et al., 2023). Zum einen kann die Mischung mit konkurrenzschwächeren Baumarten das Mortalitätsrisiko für die Buche vermindern, möglicherweise aber mit dem Risiko einer erhöhten Mortalität der beigemischten Art(en) (s. auch HAJEK et al., 2022). Zum anderen kann aber auch Nischenkomplementarität und damit eine insgesamt bessere Ausnutzung z.B. begrenzter Bodenwasserressourcen während einer Dürre für den gesamten Bestand positive Auswirkungen haben (s. z.B. FORRESTER et al., 2016). Es sollte aber beachtet werden, dass die Auswahl der infrage kommenden Arten, welche mit dem Klima heute und auch dem zum Ende des Jahrhunderts zurechtkommen, deutlich eingeschränkt ist (WESSELY et al., 2024).

7. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Unser Versuch, die Aussagen der beiden Publikation von RENNENBERG et al. (2004) und AMMER et al. (2005) zu rekapitulieren und in den aktuellen Wissenskontext zu setzen zeigt unseres Erachtens zwei wichtige Dinge: 1) im Vergleich zu vor 20 Jahren sind die Auswirkungen des Klimawandels auf Buchenwälder (und Wälder insgesamt) viel deutlicher zu greifen und nicht mehr nur ein Thema für wissenschaftliche Dispute sondern von großer Bedeutung für Forstpraxis und -politik. Die Serie von Extremjahren 2018, 2019, 2020, 2022 und nun auch 2023 induzieren sichtbare, massive Veränderungen und Schäden, die auf zukünftige Entwicklungen hinweisen. 2) Gleichzeitig hat sich aber auch unser Wissen nicht nur um die Klimaveränderungen, sondern auch um mögliche Auswirkungen dieser auf die Vitalität, das Wachstum, die Stresstoleranz und Konkurrenzkraft der Buche vergrößert, so dass wir heute detailliertere Aussagen über deren Zukunftspotential machen können. Dies hat bereits

zur Etablierung von Werkzeugen geführt (z.B. <https://tree-app.ch>) die Praktiker und Praktikerinnen bei der zukunftsgerichteten Baumartwahl unterstützen.

Die Projektionen der Verbreitung der Buche aufgrund veränderter Standortbedingungen hängen stark von den CO₂-Emissionsszenarien ab. Es kann aber als gesichert gelten, dass die Buche nicht nur auf Grenzstandorten, sondern auch in ihrem Stammareal in Mitteleuropa an Dominanz einbüßen und deutlich an Fläche verlieren wird, wie das Beispiel für die Schweiz in *Abbildung 2* zeigt. Dies bedeutet, dass sich die Praxis auf solche sich verändernden Bedingungen einstellen muss. Wie stark die Beeinträchtigungen der Buche bis Ende des Jahrhunderts sein werden hängt vom tatsächlichen Verlauf des Klimawandels, speziell vom Auftreten von klimatischen Extremereignissen und somit letztendlich vom Erfolg der Maßnahmen zur Reduktion der globalen CO₂-Emissionen ab.

Trotz des deutlichen Anwachsens des Wissens um den Klimawandel und die Auswirkungen auf die heimischen Baumarten sind von Seite der Wissenschaft weitere Anstrengungen notwendig, um so rasch wie möglich vertiefte Informationen zu klimaangepassten Baumarten und Provenienzen zu erhalten und dies bedarf langfristig geplanter Experimente. Die Testpflanzungen zukunftsfähiger Baumarten (und Provenienzen)²⁾ an der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL, bei der kantonale Forstdienste, Forstbetriebe, Baumschulen und Forschende der WSL zwischen Herbst 2020 und Frühjahr 2023 ein Netzwerk von 57 Standorten mit verschiedenen Baumarten und deren Provenienzen in der ganzen Schweiz etabliert haben, mag als Beispiel dienen. Der Versuch wird über mehrere Jahrzehnte wissenschaftlich begleitet und soll Informationen zur Eignung der Baumarten im Klimawandel liefern. Durch neue, langfristige wissenschaftliche Versuche, kombiniert mit der Aufarbeitung von schon vorhandenen ertragskundlichen Provenienz- und Baumartenversuchen, einer gezielten Erfolgskontrolle der zahlreichen, durch experimentierfreudige Waldbesitzende und Forstdienste angelegten waldbaulichen Versuche, und mit kurzfristigen Experimenten wird die Wissenschaft in weiteren 20 Jahren sicher rückblickend konstatieren können, dass seit 2024 weitreichende neue Erkenntnisse auch für die Praxis gewonnen werden konnten, die die Anpassung der Baumartenwahl an die Bedingungen im Klimawandel erleichtern. Grundlage für einen solchen Wissensgewinn ist den wissenschaftlichen Disput zuzulassen, das Thema darauf aufbauend weiterzuentwickeln und rückblickend aufzuarbeiten, was Sinn und Zweck dieses Beitrages sein soll.

²⁾ <https://www.wsl.ch/de/projekte/testpflanzungen/>

Was kann die Forstwirtschaft nun aber aus den neuen Erkenntnissen jetzt lernen und umsetzen? Ohne hier den Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu wollen sehen wir folgende Punkte als wichtig an: (1) dort, wo die Buche schon jetzt Schäden aufweist und wo die Modelle für die Zukunft eine geringe Eignung zeigen, können Werkzeuge wie <https://tree-app.ch> den Praktikern helfen angepasste zukunftsfähige Baumarten zu wählen. (2) Diversität hilft in jedem Fall: Sowohl eine hohe genetische Diversität der Buche als auch eine hohe Diversität von Strukturen und Baumarten sind probate Mittel die negativen Auswirkungen des Klimawandels zu mindern. Im günstigen Fall, wenn die Nischenkomplementarität ausreicht, um die Bodenwasserversorgung des Bestandes während Dürreperioden aufrecht zu erhalten, kann der gesamte Bestand profitieren. Im schlechtesten Fall werden – auch wenn die Buche massive Dürreschäden davontragen sollte – trockenheitsresistente Baumarten in der Mischung überleben und so zumindest einen Totalausfall vermeiden. Es wird wichtiger werden, die sich verändernden klimatischen Rahmenbedingungen und ihre Auswirkungen auf die eigenen Bestände zu beobachten und dann im Austausch mit Praxis und Wissenschaft geeignete Maßnahmen anzuwenden, um auch kurz- und mittelfristig die Bestände zu schützen.

8. ZUSAMMENFASSUNG

In den Jahren 2004 und 2005 wurden in dieser Zeitschrift zwei Publikationen zu den Auswirkungen des Klimawandels zur Buche veröffentlicht, die konträre Schlussfolgerungen über die Zukunftsperspektiven dieser Baumart enthielten. Nun, zwanzig Jahre später, halten wir die Zeit für gekommen, einen neuen Blick auf die Buche und die seither erzielten wissenschaftlichen Erkenntnisse zu werfen. Wir stellen fest, dass im Vergleich zu vor zwanzig Jahren die Auswirkungen des Klimawandels auf Buchenwälder (und Wälder insgesamt) viel deutlicher zu greifen sind und nicht mehr nur ein Thema für wissenschaftliche Dispute, sondern von großer Bedeutung für Forstpraxis und -politik sind. Die Serie von Extremjahren 2018, 2019, 2020, 2022 induzieren sichtbare, massive Veränderungen und Schäden, die auf zukünftige Entwicklungen hinweisen. Gleichzeitig hat sich aber auch unser Wissen nicht nur um die Klimaveränderungen, sondern auch um mögliche Auswirkungen dieser auf die Vitalität, das Wachstum, die Stresstoleranz und Konkurrenzkraft der Buche vergrößert, so dass wir heute detailliertere Aussagen über deren Zukunftspotential machen können. Dies hat bereits zur Etablierung von Werkzeugen geführt, die Praktiker und Praktikerinnen bei der zukunftsgerichteten Baumartwahl unterstützen.

Von Seiten der Wissenschaft sind weitere Anstrengungen notwendig, um so rasch wie möglich vertiefte Informationen zu klimaangepassten Baumarten und Provenienzen zu erhalten und dies bedarf einer Kombination kurz- und langfristiger Experimente.

Es kann als gesichert gelten, dass die Buche nicht nur auf Grenzstandorten, sondern auch in ihrem Stammareal in Mitteleuropa deutlich an Dominanz einbüßen und Flächen verlieren wird und die Praxis sich auf solche grundlegenden Veränderungen einstellen muss. Wie stark und auf welchen Standorten die Beeinträchtigungen der Buche bis Ende des Jahrhunderts sein werden, hängt vom Verlauf des Klimawandels und somit letztendlich vom Erfolg der Maßnahmen zur Reduktion der globalen CO₂-Emissionen ab.

9. SUMMARY

Title of the paper: *Back to the Future – New perspectives after 20 years of research on beech under climate change.*

In 2004 and 2005, two publications on the effects of climate change on beech were published in this journal, which contained contradictory conclusions about the future prospects of this tree species. Now, twenty years later, we believe the time has come to take a fresh look at beech and the scientific findings that have been made since then. We find that, compared to twenty years ago, the effects of climate change on beech forests (and forests as a whole) are much more tangible and are no longer just a topic for scientific debate, but of great importance for forestry practice and policy. The series of extreme years in 2018, 2019, 2020, 2022 and now 2023 are inducing visible, massive changes and damage that point to future developments. At the same time, our knowledge has increased not only about climate change, but also about its possible effects on the vitality, growth, stress tolerance and competitive strength of beech trees, so that we can now make more detailed projections about the future potential of beech. This has already led to the establishment of tools that support practitioners in the future-oriented selection of tree species.

Further scientific efforts are needed to obtain in-depth information on climate-adapted tree species and provenances, and this requires a combination of long- and short-term experiments.

It can be considered certain that beech will lose dominance and areas not only on marginal sites but also in its core area in Central Europe, and practitioners must adapt to such changing conditions. The extent of lost area and on which particular sites beech will be affected by the end of the century depends on the course of climate change and thus ultimately on the success of measures to reduce global CO₂ emissions.

10. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Retour vers l'avenir – Un nouveau regard sur les perspectives du hêtre après 20 ans de recherche et la poursuite du changement climatique*

En 2004 et 2005, deux publications sur les effets du changement climatique sur le hêtre ont été publiées dans cette revue, avec des conclusions contradictoires sur les perspectives d'avenir de cette espèce ligneuse. A présent, vingt ans plus tard, nous estimons que le moment est venu de jeter un nouveau regard sur le hêtre et sur les connaissances scientifiques acquises depuis lors. Nous constatons que, par rapport à il y a vingt ans, les effets du changement climatique sur les forêts de hêtres (et les forêts en général) sont beaucoup plus évidents et ne sont plus seulement un sujet de débat scientifique, mais sont d'une grande importance pour la pratique et la politique forestières. Les années extrêmes successives 2018, 2019, 2020, 2022 induisent des changements et des dommages visibles et massifs qui laissent présager des évolutions futures. Parallèlement, nos connaissances se sont accrues non seulement sur les changements climatiques, mais aussi sur les effets possibles de ces derniers sur la vitalité, la croissance, la tolérance au stress et la compétitivité du hêtre, de sorte que nous pouvons aujourd'hui faire des déclarations plus détaillées sur son potentiel futur. Cela a déjà conduit à l'établissement d'outils qui aident les praticiens à soutenir les espèces d'avenir.

Du côté de la science, des efforts supplémentaires sont nécessaires pour obtenir le plus rapidement possible des informations approfondies sur les espèces et les provenances adaptées au climat, et ceci nécessite une combinaison d'expériences à court et à long terme.

On peut être sûr que le hêtre perdra nettement sa dominance et son étendue, non seulement sur les sites marginaux, mais aussi dans son aire d'origine en Europe centrale, et que la pratique devra s'adapter à de tels changements fondamentaux. L'intensité et les différentes localisations stationnelles des atteintes subies par le hêtre jusqu'à la fin du siècle, dépendent de l'évolution du changement climatique et donc, en fin de compte, du succès des mesures de réduction des émissions globales de CO₂.

11. LITERATUR

- ALLEN, C. D., D. D. BRESHEARS und N. G. McDOWELL (2015): On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* **6**: S. 129.
- AMMER, C., L. ALBRECHT, H. BORCHERT, F. BROSINGER, C. DITTMAR, W. ELLING, J. EWALD, B. FELBERMEIER, H. VON GILSA, J. HUSS, G. KENK, C. KÖLLING, U. KOHNLE, P. MEYER, R. MOSANDL, H.-U. MOOS-

- MAYER, S. PALMER, A. REIF, K.-E. REHFUESS und B. STIMM (2005): Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa – kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von RENNENBERG et al. (2004). **176**: S. 60–67.
- ARANDA, I., H. A. BAHAMONDE und D. SÁNCHEZ-GÓMEZ (2017): Intra-population variability in the drought response of a beech (*Fagus sylvatica* L.) population in the southwest of Europe. *Tree Physiology* **37**: S. 938–949.
- ARANDA, I., D. SÁNCHEZ-GÓMEZ, E. CADAHÍA und B. F. DE SIMÓN (2018): Ecophysiological and metabolic response patterns to drought under controlled condition in open-pollinated maternal families from a *Fagus sylvatica* L. population. *Environmental and Experimental Botany* **150**: S. 209–221.
- AREND, M., R. M. LINK, C. ZAHND, G. HOCH, B. SCHULDT und A. KAHMEN (2022): Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist* **234**: S. 1195–1205.
- BENNETT, A. C., N. G. McDOWELL, C. D. ALLEN und K. J. ANDERSON-TEIXEIRA (2015): Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature PLANTS* **1**: 15139.
- BMEL (2023): Massive Schäden – Einsatz für die Wälder. <https://www.bmel.de/DE/themen/wald/wald-in-deutschland/wald-trockenheit-klimawandel.html>; Zugriff am 19.04.2024
- BOLTE, A., T. CZAJKOWSKI, C. COCOZZA, R. TOGNETTI, M. DE MIGUEL, E. PŠIDOVÁ, Ľ. DITMAROVÁ, L. DINCA, S. DELZON, H. COCHARD, A. RÆBILD, M. DE LUIS, B. CVJETKOVIC, C. HEIRI und J. MÜLLER (2016): Desiccation and Mortality Dynamics in Seedlings of Different European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Populations under Extreme Drought Conditions. *Frontiers in plant science* **7**.
- BOSE, A. K., B. MOSER, A. RIGLING, M. M. LEHMANN, A. MILCU, M. PETER, C. RELSTAB, T. WOHLGEMUTH und A. GESSLER (2020): Memory of environmental conditions across generations affects the acclimation potential of scots pine. *Plant, Cell & Environment* **43**: S. 1288–1299.
- BRAUN, S., S.-E. HOPF, S. TRESCH, J. REMUND und C. SCHINDLER (2021): 37 Years of Forest Monitoring in Switzerland: Drought Effects on *Fagus sylvatica*. *Frontiers in Forests and Global Change* **4**.
- BREDA, N., R. HUC, A. GRANIER und E. DREYER (2006): Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals Of Forest Science* **63**: S. 625–644.
- BUTEVELD, J., G. G. VENDRAMIN, S. LEONARDI, K. KAMER und T. GEBUREK (2007): Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *Forest Ecology and Management* **247**: S. 98–106.
- BURAS, A., A. RAMMIG und C. S. ZANG (2020): Quantifying impacts of the 2018 drought on European ecosystems in comparison to 2003. *Biogeosciences* **17**: S. 1655–1672.
- BUSSOTTI, F., M. POLLASTRINI, V. HOLLAND und W. BRÜGGEMANN (2015): Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany* **111**: S. 91–113.
- CAILLERET, M., M. FERRETTI, A. GESSLER, A. RIGLING und M. SCHAUB (2018): Ozone effects on European forest growth – Towards an integrative approach. *Journal of Ecology* **106**: S. 1377–1389 (2018).
- CAVIN, L. und A. S. JUMP (2017): Highest drought sensitivity and lowest resistance to growth suppression are found in the range core of the tree *Fagus sylvatica* L. not the equatorial range edge. *Global Change Biology* **23**: S. 362–379.
- CH2018 (2018): CH2018 – Climate Scenarios for Switzerland, Technical Report. In. Zurich: National Centre for Climate Services.
- CHOAT, B., S. JANSEN, T. J. BRODRIBB, H. COCHARD, S. DELZON, R. BHASKAR, S. J. BUCCI, T. S. FEILD, S. M. GLEASON, U. G. HACKE, A. L. JACOBSEN, F. LENS, H. MAHERALI, J. MARTINEZ VILALTA, S. MAYR, M. MENCUCCINI, P. J. MITCHELL, A. NARDINI, J. PITTERMANN, R. B. PRATT, J. S. SPERRY, M. WESTOBY, I. J. WRIGHT und A. E. ZANNE (2012): Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752–755.
- CUERVO-ALARCON, L., M. AREND, M. MÜLLER, C. SPERISEN, R. FINKELDEY und K. V. KRUTOVSKY (2021): A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Scientific Reports* **11**: S. 2386.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (2021): Klimastatusbericht Deutschland Jahr 2020. In. Offenbach: DWD, Geschäftsbereich Klima und Umwelt.
- DIACONU, D., H.-P. KAHLE und H. SPIECKER (2017): Thinning increases drought tolerance of European beech: a case study on two forested slopes on opposite sides of a valley. *European Journal of Forest Research* **136**: S. 319–328.
- EISENRING, M., A. GESSLER, E. R. FREI, G. GLAUSER, B. KAMMERER, M. MOOR, A. PERRET-GENTIL, T. WOHLGEMUTH und M. GOSSNER (2024): Legacy effects of premature defoliation in response to an extreme drought event modulate phytochemical profiles with subtle consequences for leaf herbivory in European beech. *New Phytologist*, <https://doi.org/10.1111/nph.19721>
- FREI, E. R., M. M. GOSSNER, Y. VITASSE, V. QUELOZ, V. DUBACH, A. GESSLER, C. GINZLER, F. HAGEDORN, K. MEUSBURGER, M. MOOR, E. SAMBLÁS VIVES, A. RIGLING, I. UITLENIS, G. VON ARX und T. WOHLGEMUTH (2022): European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology* **24**: S. 1132–1145.
- FORRESTER, D. I., D. BONAL, S. DAWUD, A. GESSLER, A. GRANIER, M. POLLASTRINI und C. GROSSIORD (2016): Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *Journal of Applied Ecology* **53**: S. 1725–1734.
- GEORGE, J.-P., P.-C. BÜRKNER, T. G. M. SANDERS, M. NEUMANN, C. CAMMALLERI, J. V. VOGT und M. LANG (2022): Long-term forest monitoring reveals constant mortality rise in European forests. *Plant Biology* **24**: S. 1108–1119.

- GESSLER, A., M. SCHAUB und N. G. McDOWELL (2016): The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist* **214**: S. 513–520.
- GESSLER, A., L. BÄCHLI, E. ROUHOLAHNEJAD FREUND, K. TREYDTE, M. SCHAUB, M. HAENI, M. WEILER, S. SEEGER, J. MARSHALL, C. HUG, R. ZWEIFEL, F. HAGEDORN, A. RIGLING, M. SAURER und K. MEUSBURGER (2022): Drought reduces water uptake in beech from the drying topsoil, but no compensatory uptake occurs from deeper soil layers. *New Phytologist* **233**: S. 194–206.
- GRELL, G. A., S. EMEIS, W. R. STOCKWELL, T. SCHOENEMEYER, R. FORKEL, J. MICHALAKES, R. KNOCH und W. SEIDL (2000): Application of a multiscale, coupled MM5/chemistry model to the complex terrain of the VOTALP valley campaign. *Atmospheric Environment* **34**: S. 1435–1453.
- GROTE, R., A. GESSLER, R. HOMMEL, W. POSCHENRIEDER und E. PRIESACK (2016): Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees* **30**: S. 1467–1482.
- GUEVARA, M. Á., D. SÁNCHEZ-GÓMEZ, M. F. VÉLEZ, N. DE MARÍA, L. M. DÍAZ, J. A. RAMÍREZ-VALIENTE, J. A. MANCHA, I. ARANDA und M. T. CERVERA (2022): Epigenetic and Genetic Variability in Contrasting Latitudinal *Fagus sylvatica* L. Provenances. *Forests* **13**: S. 1971.
- HACKET-PAIN, A. J., L. CAVIN, A. D. FRIEND und A. S. JUMP (2016): Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *European Journal of Forest Research* **135**: S. 897–909.
- HAGEDORN, F., J. JOSEPH, M. PETER, J. LUSTER, K. PRITSCH, U. GEPPERT, R. KERNER, V. MOLINIER, S. EGLI, M. SCHAUB, J.-F. LIU, M. LI, K. SEVER, M. WEILER, R. SIEGWOLF, A. GESSLER und M. AREND (2016): Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. *Nature PLANTS* **2**: S. 16111.
- HAJEK, P., R. M. LINK, C. A. NOCK, J. BAUHUS, T. GEBAUER, A. GESSLER, K. KOVACH, C. MESSIER, A. PAQUETTE und M. SAURER et al. (2022): Mutually inclusive mechanisms of drought-induced tree mortality. *Global Change Biology* **28**: S. 3365–3378.
- HANEWINKEL, M., D. A. CULLMANN, M.-J. SCHELHAAS, G.-J. NABUURS und N. E. ZIMMERMANN (2013): Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* **3**: S. 203–207.
- HAWKINS, E. und R. SUTTON (2011): The potential to narrow uncertainty in projections of regional precipitation change. *Climate Dynamics* **37**: S. 407–418.
- HERMANN, M., M. RÖTHLISBERGER, A. GESSLER, A. RIGLING, C. SENF, T. WOHLGEMUTH und H. WERNLI (2023): Meteorological history of low-forest-greenness events in Europe in 2002–2022. *Biogeosciences* **20**: S. 1155–1180.
- HICKLER, T., K. VOHLAND, J. FEEHAN, P. A. MILLER, B. SMITH, L. COSTA, T. GIESECKE, S. FRONZEK, T. R. CARTER, W. CRAMER, I. KÜHN und M. T. SYKES (2012): Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: S. 50–63.
- KLESSE, S., T. WOHLGEMUTH, K. MEUSBURGER, Y. VITASSE, G. VON ARX, M. LÉVESQUE, A. NEYCKEN, S. BRAUN, V. DUBACH, A. GESSLER, C. GINZLER, M. M. GOSSNER, F. HAGEDORN, V. QUELOZ, E. SAMBLÁS Vives, A. RIGLING und E. R. FREI (2022): Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of The Total Environment* **851**: 157926.
- KÖLLING, C., H. WALENTOWSKI und H. BORCHERT (2005): Die Buche in Mitteleuropa – Eine Waldbaumart mit grandioser Vergangenheit und sicherer Zukunft. *AFZ-Der Wald* **13**: S. 696–701.
- KREIENKAMP, F., P. LORENZ und T. GEIGER (2020): Statistically Downscaled CMIP6 Projections Show Stronger Warming for Germany. *Atmosphere* **11**: 1245.
- LANGER, G. J. und J. BURKAMP (2023): Vitality loss of beech: a serious threat to *Fagus sylvatica* in Germany in the context of global warming. *Journal of Plant Disease and Protection* **130**: S. 1101–1115.
- LEE-YAW, J. A., J. L. MCCUNE, S. PIRONON und S. N. SHETH (2022): Species distribution models rarely predict the biology of real populations. *Ecography* 2022: e05877.
- LEUSCHNER, C. (2020): Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **47**: 125576.
- LEUSCHNER, C., G. WEITHMANN, B. BAT-ENEREL und R. WEIGEL (2023): The Future of European Beech in Northern Germany – Climate Change Vulnerability and Adaptation Potential. *Forests* **14**: 1448.
- LEUSCHNER, C., F. SCHIPKA und K. BACKES (2022): Stomatal regulation and water potential variation in European beech: challenging the iso/anisohydry concept. *Tree Physiology* **42**: S. 365–378.
- MUFFLER, L., C. BEIERKUHNLEIN, G. AAS, A. JENTSCH, A. H. SCHWEIGER, C. ZÖHNER und J. KREYLING (2016): Distribution ranges and spring phenology explain late frost sensitivity in 170 woody plants from the Northern Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* **25**: S. 1061–1071.
- MÜNCINGER, I. K., P. HAJEK, B. AKDOGAN, A. T. CAICOYA und N. KUNERT (2023): Leaf thermal tolerance and sensitivity of temperate tree species are correlated with leaf physiological and functional drought resistance traits. *Journal of Forestry Research* **34**: S. 63–76.
- NUSSBAUMER, A., K. MEUSBURGER, M. SCHMITT, P. WALDNER, R. GEHRIG, M. HAENI, A. RIGLING, I. BRUNNER und A. THIMONIER (2020): Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Scientific Reports* **10**: 5334.
- OBLADEN, N., P. DECHERING, G. SKIADARETIS, W. TEGEL, J. KEBLER, S. HÖLLERL, S. KAPS, M. HERTEL, C. DULAMSUREN, T. SEIFERT, M. HIRSCH und A. SEIM (2021): Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by 2018–2019 hot droughts in central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology* **307**: 108482.

- PALMER, T. E., B. BOOTH und C. F. MCSWEENEY (2021): How does the CMIP6 ensemble change the picture for European climate projections? *Environmental Research Letters* **16**: 094042.
- POORTER, H., K. J. NIKLAS, P. B. REICH, J. OLEKSYN, P. POOT und L. MOMMER (2012): Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* **193**: S. 30–50.
- PRETZSCH, H., S. AHMED, T. RÖTZER, G. SCHMIED und T. HILMERS (2023): Structural and compositional acclimation of forests to extended drought: results of the KROOF throughfall exclusion experiment in Norway spruce and European beech. *Trees* **37**: S. 1443–1463.
- RENNENBERG, H., W. SEILER, R. MATYSSEK, A. GESSLER und J. KREUZWIESER (2004): Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* **175**: S. 210–224.
- ROHNER, B., S. KUMAR, K. LIECHTI, A. GESSLER und M. FERRETTI (2021): Tree vitality indicators revealed a rapid response of beech forests to the 2018 drought. *Ecological Indicators* **120**: 106903.
- RUKE, S., T. G. M. SANDERS, I. KRÜGER, T. SCHAD und A. BOLTE (2023): Distinct Responses of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) to Drought Intensity and Length – A Review of the Impacts of the 2003 and 2018–2019 Drought Events in Central Europe. *Forests* **14**: 248.
- SALTRÉ, F., A. DUPUTIÉ, C. GAUCHEREL und I. CHUINE (2015): How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology* **21**: S. 897–910.
- SCHMIED, G., H. PRETZSCH, D. AMBS, E. UHL, J. SCHMUCKER, J. FÄTH, P. BIBER, Y.-D. HOFFMANN, M. ŠEHO und K. H. MELLERT et al. (2023): Rapid beech decline under recurrent drought stress: Individual neighborhood structure and soil properties matter. *Forest Ecology and Management* **545**: 121305.
- SCHULDT, B., A. BURAS, M. AREND, Y. VITASSE, C. BEIERKUHNLEIN, A. DAMM, M. GHARUN, T. E. E. GRAMS, M. HAUCK, P. HAJEK, H. HARTMANN, E. HILBRUNNER, G. HOCH, M. HOLLOWAY-PHILLIPS, C. KÖRNER, E. H. T. LÜBBE, D. B. NELSON, A. RAMMIG, A. RIGLING, L. ROSE, N. K. H. K. SCHUMANN, F. WEISER, C. WERNER, T. WOHLGEMUTH, C. S. ZANG und A. KAHMEN (2020): A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology* **45**: S. 86–103.
- SCHWALM, C. R., S. GLENDON und P. B. DUFFY (2020): RCP8.5 tracks cumulative CO₂ emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **117**: S. 19656–19657.
- SIMON, J., M. DANNENMANN, R. PENA, A. GESSLER und H. RENNENBERG (2017): Nitrogen nutrition of beech forests in a changing climate: importance of plant-soil-microbe water, carbon, and nitrogen interactions. *Plant and Soil* **418**: S. 89–114.
- TROTSIUK, V., F. HARTIG, M. CAILLERET, F. BABST, D. I. FORRESTER, A. BALTENSWEILER, N. BUCHMANN, H. BUGMANN, A. GESSLER und M. GHARUN et al. (2020): Assessing the response of forest productivity to climate extremes in Switzerland using model-data fusion. *Global Change Biology* **26**: S. 2463–2476.
- VANHELLEMONT, M., R. SOUSA-SILVA, S. L. MAES, J. V. BULCKE DEN, L. HERTZOG, GROOTE SRED, J. V. ACKER, D. BONTE, A. MARTEL und L. LENS et al. (2019): Distinct growth responses to drought for oak and beech in temperate mixed forests. *Science of the Total Environment* **650**: S. 3017–3026.
- WALTHERT, L., A. GANTHALER, S. MAYR, M. SAURER, P. WALDNER, M. WALSER, R. ZWEIFEL und G. VON ARX (2021): From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of The Total Environment* **753**: 141792.
- WEATHERALL, A., G.-J. NABUURS, V. VELIKOVA, G. SANTOPUOLI, B. NEROJ, E. BOWDITCH, C. TEMPERLI, F. BINDER, L. DITMAROVÁ, G. JAMNICKÁ, J. LESINSKI, N. L. PORTA, M. PACH, P. PANZACCHI, M. SARGINCI, Y. SERENGIL und R. TOGNETTI (2022): Defining Climate-Smart Forestry. In: R. TOGNETTI, M. SMITH, P. PANZACCHI eds. *Climate-Smart Forestry in Mountain Regions*. Cham: Springer International Publishing, S. 35–58.
- WESSELY, J., F. ESSL, K. FIEDLER, A. GATTRINGER, B. HÜLBER, O. IGNATEVA, D. MOSER, W. RAMMER, S. DULLINGER und R. SEIDL (2024): A climate-induced tree species bottleneck for forest management in Europe. *Nature Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02406-8>
- WOHLGEMUTH, T., M. KISTLER, C. AYMONT, F. HAGEDORN, A. GESSLER, M. M. GOSSNER, V. QUELOZ, I. VÖGTLI, U. WASEM, Y. VITASSE und A. RIGLING (2020): Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **171**: S. 257–269.
- ZIMMERMANN, N. E., S. NORMAND und A. PSOMAS (2014): PorTree Final Report: A project funded by the BAFU-WSL program on “Forests and Climate Change” in Switzerland. In: ETH Zurich.

12. APPENDIX 1: ERLÄUTERUNG ZUR METHODIK DER MODELLIERUNG DES POTENZIELLEN VERBREITUNGSGEBIETS DER BUCHE

Modellierung der Verbreitung der Buche (Species Distribution Modelling)

Unser Modellierungsansatz zielte auf die Vorhersage der gegenwärtigen und zukünftigen potenziellen Verbreitung von *Fagus sylvatica* auf der Grundlage hochauflösender klimatischer, topografischer und edaphischer Variablen ab. Hierfür wurde N-SDM v1.0.1, eine Hochleistungsrechner-Pipeline für die Modellierung der Artenverbreitung verwendet (ADDE et al., 2023). N-SDM verwendet einen räumlich verschachtelten Ansatz, der zwei Modelle kombiniert, die mit Daten über das Vorkommen von Arten und von Kovariaten aus globalen bis regionalen Maßstäben angepasst werden. Hierdurch soll

Tab. S1

Hyperparameter der Algorithmen.
Hyperparameters of the algorithms.

Algorithmus	R package	Anpassbare Hyperparameter	Werte
GLM	Stats (R Core Team 2021)	Polynomgrad (poly_lev)	2
GAM	mgcv (Wood 2021)	- Fester Freiheitsgrad? sonst: penalized regression spline (fx) - Glättungsbasis (reg_spline) - Methode zur Schätzung der Glättungsparameter (method) - Wenn fx=Wahr, Dimension der Basis, die genutzt wurde, um den Freiheitsgrad des Glättungsparameters darzustellen	Falsch; Wahr cr REML 3; 4
RF	randomForest (Liaw and Wiener 2002)	- Zahl der Trees (num_trees) - Mindestgröße der Endknoten (min_node_size) - Anzahl der Variablen, die bei jedem Split zufällig ausgewählt werden (mtry)	500; 1000 1 floor(sqrt(n.covariates))
GBM	lightgbm (Ke et al. 2021)	- Minimum der Daten pro Leaf (min_data_in_leaf) - Maximale Tiefe (max_depth) - Lernrate (learning_rate) - Anzahl der Boosting-Iterationen (num_iterations) - Maximalzahl von Leaves in einem Tree (num_leaves)	1; 100 3; 6; 12 0.05 100; 200 (2^max_depth)-1

eine räumliche Beschneidung der möglichen Nischen vermieden werden. Wir haben die folgenden vier Modellierungsalgorithmen (s. *Tabelle S1* für Details), die geeignet sind, die explizite An- oder Anwesenheit einer Art darzustellen in einem Ensemble verwendet:

1. Allgemeines lineares Modell (Generalized Linear Model; GLM) (McCULLAGH und NELDER, 1989)
2. Verallgemeinertes additives Modell (Generalized additive model; GAM) (HASTIE, 2017)
3. Random Forest (RF) (BREIMAN, 2001)
4. light Gradient Boosted Machine (GBM) (KE et al., 2017).

Wir nutzten das Ensemble dieser vier Ansätze um die Lebensraum-/Habitat-Eignung von *F. sylvatica* mit einer Auflösung von 100 x 100 m für die Schweiz für den Zeitraum von 1981 bis 2010 zu

modellieren und projizierten sie auf die mittlere (2045–2074) und nahe Zukunft (2070–2099).

Daten zum Vorkommen der Buche, die in die Modellierung einfließen

Wir benutzten zwei Datensätze zum historischen bzw. augenblicklichen Vorkommen der Buche. Zum einen nutzen wir den hochauflösenden Datensatz zum Baumvorkommen in Europa von EU-Forest (MAURI et al., 2017). Die Daten auf regionaler Ebene stammen aus dem ersten und zweiten Schweizer Landesforstinventar (ABEGG et al., 2023) sowie aus der Schweizer Waldvegetationsdatenbank (WOHLGEMUTH, 2012). Um räumliche Clustereffekte zu begrenzen, wurden die Datensätze so disaggregiert, dass zwei Punkte auf europäischer Ebene nicht näher als 1 km und auf regionaler Ebene nicht näher als 200 m voneinander entfernt sind.

Kovariaten, die für die Modellierung genutzt wurden

Wir verwendeten einen Satz von 362 Kovariaten-Kandidaten, die aus 28 Einzelparametern abgeleitet wurden und zu drei Hauptkategorien gehören (bio-

klimatisch, topografisch und edaphisch). Nur die bioklimatischen Kovariaten wurden für die Anpassung des Modells auf europäischer Ebene verwendet, alle Kovariaten fanden für das regionale Modell Berücksichtigung. Um die Unsicherheit des zukünft-

Tab. S2
Kovariaten.
Covariates.

Kategorie	Variable	Beschreibung
bioklimatisch	bio1	Jahresmitteltemperatur
bioklimatisch	bio2	mittlerer Tagesgang der Temperatur (Mittelwert der monatlichen (Max Temp - Min Temp))
bioklimatisch	bio4	Temperatursaisonalität (Standardabweichung *100)
bioclimatic	bio6	Minimumtemperatur des kältesten Monats
bioklimatisch	bio8	mittlere Temperatur des feuchtesten Quartals
bioklimatisch	bio10	mittlere Temperatur des wärmsten Quartals
bioklimatisch	bio12	Jahresniederschlag
bioklimatisch	bio14	Niederschlag des trockensten Monats
bioklimatisch	bio16	Niederschlag des feuchtesten Quartals
bioklimatisch	bio18	Niederschlag des wärmsten Quartals
bioklimatisch	bio3	Isothermie (Bio2/Bio7) (* 100)
bioklimatisch	bio5	Höchsttemperatur des wärmsten Monats
bioklimatisch	bio7	Jahrestemperaturbereich (bio5-bio6)
bioklimatisch	bio9	mittlere Temperatur des trockensten Quartals
bioklimatisch	bio11	mittlere Temperatur des kältesten Quartals
bioklimatisch	bio13	Niederschlag des feuchtesten monats
bioklimatisch	bio15	Saisonalität des Niederschlags (Variationskoeffizient)
bioklimatisch	bio17	Niederschlag des trockensten Quartals
bioklimatisch	bio19	Niederschlag des kältesten Quartals
topographisch	aspect	Exposition (min; max; mittel; median)
topographisch	hillshade	Abschattung (min; max; mittel; median)
topographisch	slope	Neigung (min; max; mittel; median)
edaphisch	d	Bodenbelüftung
edaphisch	f	Bodenfeuchte
edaphisch	h	Humus
edaphisch	n	Nährstoffe
edaphisch	r	Boden pH
edaphisch	w	Variabilität der Bodenfeuchte

Tab. S3

Quellen für die Datensätze.**Sources for the data sets.**

Kategorie	Datensatz	Periode	Auflösung	Abdecku ng	Quelle
Art	EU-Forest	Gegenwart	Punkte	Europa	https://www.nature.com/articles/sdata2016123
Art	NFI1, NFI2	Gegenwart	Punkte	Schweiz	Abegg et al., 2023
Art	Swiss Forest Vegetation Database	Gegenwart	Punkte	Schweiz	Wohlgemuth, 2012
bioklimatisch	CHELSA	Gegenwart	30 Bogensekunden	Europa	https://chelsa-climate.org/bioclim/
bioklimatisch	CHClim25	Gegenwart	100 Meter	Schweiz	https://www.unil.ch/ecospat/en/home/menuguid/ecospat-resources/data.html#chclim25
bioklimatisch	CHClim25	Zukunft	100 Meter	Schweiz	https://www.unil.ch/ecospat/en/home/menuguid/ecospat-resources/data.html#chclim25
topographisch	swissALTI3 D	Gegenwart	100 Meter	Schweiz	https://www.swisstopo.admin.ch/fr/geodata/height/alti3d.html
edaphisch	EIV	Gegenwart	100 Meter	Schweiz	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ecog.05117

tigen Klimas zu berücksichtigen, wurden die bioklimatischen Variablen aus Projektionen für zwei repräsentative Konzentrationspfade (RCP4.5 und RCP8.5) und dem Ensemble-Mittelwert von vier globalen Klimamodellen (HADGEM, ECEARTH, MPIESM und IPSL) abgeleitet. Detaillierte Informationen zu allen Kovariaten sind in *Tabelle S2* dargestellt und die entsprechenden Datensatzquellen in *Tabelle S3*.

Literatur

- ABEGG, M., P. AHLES, B. ALLGAIER LEUCH, F. CIOLDI, M. DIDION, C. DÜGGLIN, C. FISCHER, A. HEROLD, R. MEILE, B. ROHNER, E. RÖSLER, S. SPEICH, C. TEMPERLI und B. TRAUB (2023): Swiss national forest inventory NFI. Result tables and maps of the NFI surveys 1983–2022 (NFI1, NFI2, NFI3, NFI4, NFI5.1–5) on the internet. [Published online 30.05.2023] Available from the World Wide Web <http://www.lfi.ch/resultate/>. Birmensdorf, Swiss Federal Research Institute WSL.
- ADDE, A., P.-L. REY, P. BRUN, N. KÜLLING, F. FOPP, F. ALTERMATT und A. GUISAN (2023): N-SDM: a high-performance computing pipeline for Nested Species Distribution Modelling. *Ecography*, 2023(6), e06540. <https://doi.org/10.1111/ecog.06540>.
- BREIMAN, L. (2001): Random forests. *Mach. Learn.* **45**: S. 5–32.
- HASTIE, T. J. (2017): Generalized additive models. In: HASTIE, T. J. (ed.), *Statistical models in S*. Routledge, pp. 249–307.
- KE, G. L., Q. MENG, T. FINLEY, T. F. WANG, W. CHEN, W. D. MA, Q. W. YE und T. Y. LIU (2017): LightGBM: a highly efficient gradient boosting decision tree. *Adv. Neural Inform. Process. Syst.* **30**: S. 3146–3154.
- MAURI, A., G. STRONA und J. SAN-MIGUEL-AYANZ (2017): EU-Forest, a high-resolution tree occurrence dataset for Europe. *Sci Data* **4**, 160123. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.123>.
- MCCULLAGH, P. und J. A. NELDER (1989): Generalized linear models. 2nd edition. Chapman and Hall.
- WOHLGEMUTH T., (2012): Swiss forest vegetation database. In: DENGLER, J., OLDELAND, J., JANSEN, F., CHYTRÝ, M., EWALD, J., FINCKH, M., GLÖCKLER, F., LOPEZ-GONZALEZ, G., PEET, R. K., SCHAMINÉE, J.H.J. [Eds.]: *Vegetation databases for the 21st century. – Biodiversity & Ecology* **4**: S. 340–340. DOI: 10.7809/b-e.00131.