

**Zur zukünftigen Rolle der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in der  
natürlichen Vegetation**

– waldökologische Untersuchungen zur Buchen-Naturverjüngung an der  
östlichen Buchenwald-Verbreitungsgrenze

Dissertation

Zur Erlangung des Doktorgrades  
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie  
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Tomasz Czajkowski  
geboren in Koszalin

Göttingen, 2006

D 7

1. Gutachter: Prof. Dr. Andreas Bolte
2. Gutachter: Prof. Dr. Friedrich Beese

Tag der mündlichen Prüfung: 29. September, 2006

„Wenn man eine wissenschaftliche Untersuchung beginnt, glaubt man gern, dass man durch sie die Probleme, auf die sie sich bezieht, vollständig lösen wird. Wenn man weiter in die Arbeit eindringt, versteht man oft – wenigstens dürfte es so der Fall sein, wenn es sich um die großen pflanzengeographischen Probleme handelt, dass es nicht möglich ist, im Handumdrehen alle fundamentalen Fragen zu lösen. Das einzige, was man vielleicht erreichen kann, ist die Forschung eine kleine Strecke dem Ziel näher zu bringen“.

*Hakon Hjelmqvist „Studien über die  
Abhängigkeit der Baumgrenzen ...“  
Blom, Lund, 1940*

## **Vorwort**

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) im Rahmen des Promotionsstipendienprogramms gefördert. Für die Unterstützung und das Vertrauen in meine Fähigkeiten bedanke ich mich bei den Entscheidungsträgern und den Personen, die mich während des Stipendiums begleitet und betreut haben. Darüber hinaus möchte ich mich herzlich bedanken bei:

- Herrn Prof. Dr. Andreas Bolte. Er hat mir meine Augen für die Buche in Europa geöffnet. Das Thema und die Form dieser Arbeit habe ich ihm zu verdanken. Sein Rat, seine Hilfe, Ideen und Freundschaft haben mich beeindruckt und mir sehr geholfen,
- Herrn Prof. Dr. Maciej Nowicki und seiner Stiftung. Ohne ihn wäre ich bestimmt nicht nach Deutschland gekommen, und er hat mir neue Chancen und Vertrauen mit seinem Stipendium eröffnet,
- allen Kollegen und Freunden aus dem Institut für Waldbau in Göttingen. Das war eine schöne Zeit. Hier gab es immer Menschen, die mich in schwierigen Situationen unterstützt haben,
- den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern aus dem Institut für Bodenkunde und Waldernährung, dem Institut für Forstbotanik, dem Albrecht-von-Haller-Institut für

Pflanzenwissenschaften und den Gärtnern aus dem Forstbotanischen Garten in Göttingen für ihre Hilfe und Antworten auf meine Fragen,

- deutschen und polnischen Forstbehörden und Förstern, für ihre unbürokratische, spontane und unbezahlbare Hilfe, Unterstützung und Gastfreundlichkeit,
- Marcus Kühling für seinen Einsatz (häufig zwischen 2 und 5 Uhr in der Nacht) und sein Durchhalten bei unseren abenteuerlichen Freilandaufnahmen in Brandenburg und im „wilden“ Polen,
- Thomas Kompa für unsere Gespräche und virtuellen Wanderungen durch die Buchenwälder Polens,
- Heiko Rubbert, der mir mit Rat und Hilfe im Freiland, im Wald, im Gewächshaus und in der Klimakammer immer zur Seite stand,
- meiner Frau, meiner Familie und meinen Freunden ,die mir auch die Welt und das Leben außerhalb meiner Arbeit erhalten haben und mich so lange unterstützt haben und
- der Natur, die die Buche geschaffen hat.

## Inhaltsverzeichnis

|   |    |
|---|----|
| 1. Einleitung .....   | 1  |
| 2. Artikel „Zur Verbreitungsgrenze der Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) im nordöstlichen Mitteleuropa“ (Czajkowski, T., Kompa, T., Bolte, A).<br>Forstarchiv 77, 203-216, 2006 .....  | 5  |
| 3. Artikel „Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngung der Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) im nordöstlichen Mitteleuropa.“ (Czajkowski, T., Kühling, M., Bolte, A).<br>Allgemeine Forst und Jagd Zeitung 176, 133-143, 2005 ..... | 19 |
| 4. Artikel „Unterschiedliche Reaktionen deutscher und polnischer Herkünfte der Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) auf Trockenheit.“ (Czajkowski, T., Bolte, A.).<br>Allgemeine Forst und Jagd Zeitung 177, 30-40, 2006 .....  | 30 |
| 5. Artikel „Frosttoleranz deutscher und polnischer Herkünfte der Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) und ihre Beeinflussung durch Trockenheit.“ (Czajkowski, T., Bolte, A.).<br>Archiv für Forstwesen und Landschaftsökologie 40, 119-126, 2006 .....                        | 41 |
| 6. Übergreifende Diskussion .....   | 49 |
| 7. Schlussfolgerungen .....   | 53 |
| 8. Zusammenfassung .....  | 54 |
| 9. Summary .....  | 58 |
| 10. Literatur .....   | 62 |

## 1. Einleitung

Die Vegetation in Mitteleuropa entspricht auf dem weit überwiegenden Anteil der Landfläche in ihrer Artenzusammensetzung und ihrer Struktur nicht mehr der natürlichen Vegetation, die die Buche (*Fagus sylvatica* L.) wegen ihrer Konkurrenzstärke dominieren würde (Ellenberg 1996, Bohn und Neuhäusl 2000-2003). Aufgrund spezifischer Nutzungsinteressen an Holz, anderen Waldprodukten oder landwirtschaftlicher Fläche hat der Mensch aber Wälder gerodet, umgestaltet und begründet. Dabei wurden z. B. in Deutschland in den letzten ca. 200 Jahren vermehrt Laub- und Laubmischwälder, die nicht in landwirtschaftliche Nutzflächen umgewandelt wurden, in Nadelwälder überführt (Tabelle 1, vgl. Bolte und Wolff 2003). Wurde in den deutschen Mittelgebirgsregionen die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) stark gefördert, nahm in den Tiefländern Nordostdeutschlands besonders der Anteil der Gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) zu (Anders et al. 2002). Stark zurückgegangen sind dagegen neben der Buche auch die Anteile der einheimischen Eichenarten (*Quercus robur* L., *Q. petraea* Liebl.). Diese Entwicklung lässt sich auf Polen übertragen (vgl. Szafer 1966, Tarasiuk 1999). Bemerkenswert ist dabei, dass der Ersatz natürlicher Buchenwälder in ihrem mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet nicht überall mit der gleichen Intensität voranschritt, sondern am östlichen Rand in Nordostdeutschland, Westpolen und Zentralpolen („Baltisches Buchenwaldgebiet“, Passarge und Hofmann 1968) besonders stark ausgeprägt ist. Dieser Umstand, der einen weitgehenden Verlust autochthoner Buchenbestände in diesen Regionen zur Folge hatte, erschwert die Beschreibung der Buchenwaldverbreitung und damit Analysen zum Ausbreitungs- und Anbaupotenzial der Buche im nordöstlichen Mitteleuropa.

Nationale, europäische und internationale Vereinbarungen sowie Selbstverpflichtungen und Normen zur Unterstützung einer nachhaltigen Waldnutzung (MCPFE, PEFC, FSC), dem Schutz der Biodiversität (CBD) und der Erhaltung natürlicher Lebensräume (Natura 2000, FFH-Richtlinie) zielen nicht nur auf den Schutz (noch) erhaltener naturnaher Wälder ab. Zusammen mit dem - derzeit abgeschwächten - Trend der Forstwirtschaft zum naturnahen Waldbau wird ein Umbau naturferner Nadelforsten in naturnahe Laub- und Mischwälder angestrebt und auch umgesetzt (Fritz 2006). Die bereits genannten Kenntnislücken zum

Anbaupotenzial der Buche führen zu Unsicherheiten bei der Baumartwahl, die erhebliche negative ökologische und ökonomische Folgen haben kann.

**Tabelle 1: Gegenüberstellung von natürlicher Baumartenzusammensetzung (Plachter 1991, Bezug 35,6 Mio. ha) und aktueller Baumartenzusammensetzung (nach BWI<sup>2</sup>, Bezug 10,6 Mio. ha, BMELV 2006) in Deutschland.**

| <b>Baumartenzusammensetzung in Deutschland</b> | <b>Natürlich (auf gesamter Fläche)<br/>(Plachter 1991)</b> | <b>Aktuell (auf derzeitiger Waldfl.)*<br/>(BMELV 2006)</b> |
|--|--|--|
| Nadelbaumarten                                 | 19   | 59   |
| Laubbaumarten                                  | 81   | 31   |
| davon  |  |  |
| Ki   | 13   | 24   |
| Fi   | 3  | 29   |
| Ta   | 3  | 2  |
| Sonst. Nb                                      | <1   | 4  |
| Bu   | 36   | 15   |
| Ei   | 32   | 10   |
| Sonst. Lb                                      | 13   | 16   |

\*nur bestockte Fläche, ohne Lücken und Blößen (10,6 Mio. ha, BWI<sup>2</sup> Stand 2002)

Die bestehenden Unsicherheiten zur zukünftigen, gewünschten Rolle der Buchen in der Waldvegetation werden durch die laufende Klimaänderung verstärkt, die seit den achtziger Jahren des letzten Jahrhunderts zu einer Mitteltemperaturerhöhung von fast 1°C in Europa geführt hat (EEA 2004). Die Prognosen zur zukünftigen Klimaerwärmung sind in ihrer Richtung eindeutig und klar. Das Ausmaß mit Szenarien von +2°C bis mehr als +6°C höhere Temperaturmittel in Europa hängt aber stark vom Erfolg der Aktivitäten zur Reduktion der weltweiten Treibhausgasemissionen ab. Sowohl eine zukünftige Änderung als auch eine steigende Variabilität der Klima- und Witterungselemente Niederschlag, Temperatur und Luftfeuchte wird mit hoher Wahrscheinlichkeit zu einer Änderung der Standortsbedingungen für das Waldwachstum führen, die nicht zuletzt durch häufigere Extreme wie Trocken- und Hitzeperioden wirken (IPPC 2001; Frich et al. 2002, Schär et al. 2004).

Die Buche als Baumart des ozeanischen Klimas gilt als trockenheitsempfindlich (Backes und Leuschner 2000). Somit scheint eine zukünftige Klimaänderung, die zu häufigeren und intensiveren Trockenheitsphasen führt, einer Beibehaltung oder gar Ausweitung des Buchenanbaus in solchen Regionen zu widersprechen, in denen Trockenheit als ein limitierender Faktor für die Konkurrenz und Existenz der Buche gilt (Rennenberg et al. 2004).

Dies ist in weiten Teilen des nordöstlichen Mitteleuropas (Nordostdeutschland, Nord- und Zentralpolen) der Fall. Unklar bleibt bislang allerdings, welche Rolle andere Faktoren der Buchenlimitierung wie Winterkälte oder Spätfrost (vgl. Ellenberg 1996) heute und zukünftig auf die Verbreitung von Buchenwäldern spielen und welche, möglicherweise neuen, Interaktionen zwischen Trockenheit und Frostereignissen wirken.

Die dargestellten Kenntnislücken und Unsicherheiten bildeten die grundlegenden Fragestellungen für die vorliegende Studie. Im Einzelnen wurden Antworten auf folgende Fragen gesucht:

1. Welche Faktoren bestimmen nach derzeitigem Kenntnisstand das Buchenvorkommen am östlichen Rand der Buchenwaldverbreitung?
2. Wie wirken sich Trockenheit, Frost und Altbaumkonkurrenz in möglicher Interaktion auf Wachstum und Vitalität junger Buchen aus?
3. Welches (evolutionäres) Anpassungspotenzial besitzt die Buche an extreme Umweltbedingungen?
4. Welche waldbaulichen Maßnahmen unterstützen eine klimaangepasste Buchenwirtschaft im nordöstlichen Mitteleuropa?

Anhand der Ergebnisse und Antworten auf diese Fragen soll das Risiko des ausgeweiteten Buchenanbaus im nordöstlichen Mitteleuropa diskutiert und bewertet werden. Damit wird ein Beitrag geleistet, schon heute die biologische Zukunft mit der Buche aktiv und verantwortlich zu gestalten.

Untersuchungsgegenstand bildeten Jungpflanzen der Buche, da diese den wuchs- und überlebenslimitierenden Faktoren wie Trockenheit, Frost oder Beschattung im besonderen ausgesetzt sind und die spontane Selbstregenerationsfähigkeit von Baumarten eine Schlüsselfrage für die Beteiligung an der natürlichen Vegetation ist (Hofmann 2001). Die Untersuchungen kombinierten Freiflächenerhebungen in neun Buchen-(Misch)-Beständen mit Naturverjüngung und Laborexperimente mit Buchenjungpflanzen anerkannter deutscher und polnischer Herkunft. Dabei wurden Reaktionen und Verhalten junger Buchen im Alter zwischen 2 bis 6 Jahre erforscht.

Die Versuchsflächen und Samenbestände für die Laborpflanzen befinden sich im östlichen Buchenwaldverbreitungsgebiet (Nord-Deutschland und Polen) und beschränken sich auf die planare Höhestufe dieser Region. Für die Frostresistenzexperimente wurde zusätzlich eine Buchenherkunft aus dem Solling in Niedersachsen (submontane Stufe) untersucht.



Die Studie wurde in Form eines kumulativen Promotionsvorhabens durchgeführt und besteht im Kern aus vier wissenschaftlichen Artikeln, die in referierten Zeitschriften publiziert wurden.

Zugehörige Publikationen:

1. „Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa “ (Czajkowski, T., Kompa, T., Bolte, A). Forstarchiv 77, 203-216, 2006
2. „Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa.“ (Czajkowski, T., Kühling, M., Bolte, A). Allgemeine Forst und Jagd Zeitung 176, 133-143, 2005
3. „Unterschiedliche Reaktionen deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit.“ (Czajkowski, T., Bolte, A.) Allgemeine Forst und Jagd Zeitung 177, 30-40, 2006
4. Frosttoleranz deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) und ihre Beeinflussung durch Trockenheit.“ (Czajkowski, T., Bolte, A.). Archiv für Forstwesen und Landschaftsökologie 40, 119-126, 2006

## Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa

Tomasz Czajkowski<sup>1\*</sup>, Thomas Kompa<sup>1</sup> und Andreas Bolte<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Waldbau, Abt. I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Büsingenweg 1, D-37077 Göttingen

<sup>2</sup>Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Waldökologie und Waldinventuren, Alfred-Möller-Str. 1, D-16225 Eberswalde

\*Korrespondierender Autor (tczajko@gwdg.de)

Eingegangen: 29.04.2006 Angenommen: 06.07.2006

**Kurzfassung:** In Form eines Übersichtartikels wird das Vorkommen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in ihrem nordöstlichen planaren Verbreitungsgebiet (Polen und angrenzende Gebiete) dargestellt. Einbezogen werden historische und aktuelle Veröffentlichungen zu den zahlreichen Varianten der Arealgrenze der Buche im nordöstlichen Mitteleuropa vor dem Hintergrund ihrer Einwanderungs- und Nutzungsgeschichte, zur potenziell natürlichen Vegetation im Untersuchungsgebiet und zu klimatischen und standörtlichen Limitierungsfaktoren der Buche. Darüber hinaus erfolgt eine Betrachtung der klimatischen Sensitivität und Anpassungsfähigkeit verschiedener Buchen-Provenienzen sowie der möglichen Auswirkungen des prognostizierten Klimawandels auf ein zukünftiges Buchen-Areal.

Die Buche erscheint heute nicht nur in ihrem nordöstlichen Randareal, sondern auch in anderen Teilen Europas als expansive und ausgesprochen „erfolgreiche“ Baumart. Viele Autoren machen deutlich, dass lange Zeit vertretene Ansichten zur Standortsbindung der Buche revisionsbedürftig sind und sich das Ökogramm dieser Baumart z. B. in den trocken-armen und den nassen Bereich hinein verschieben lässt. Als Folge dessen ist ein vergrößertes europäisches Buchen-Areal denkbar. Teilweise zeichnet sich dies bereits jetzt durch natürliche oder auch waldbaulich geförderte Expansion der Buche Richtung Osten und Norden ab, was aus bisherigen Verbreitungskarten aber nicht ersichtlich ist. Die waldbauliche Nutzungsgeschichte dürfte in vielen Teilen Europas der Hauptgrund dafür sein, warum die Buche ihr postglazial bereits schon einmal erreichtes Areal heute nicht mehr ausfüllt. Für das nordöstliche Verbreitungsgebiet wurde eine „indirekte“ (d. h. unbeabsichtigte) anthropogene Buchen-Förderung während des Mittelalters beschrieben, die aber später wieder zugunsten anderer Baumarten (z. B. Kiefer, Fichte) rückgängig gemacht wurde. Auch Pollenfunde belegen die ehemals noch weiter nach (Nord-)Osten reichenden Buchen-Vorkommen. Es ist wahrscheinlich, dass viele bislang als standörtlich oder klimatisch angesehene Limitierungsfaktoren für die Buche im Nordosten in Wahrheit der waldbaulichen Vergangenheit geschuldet sind. Eine breite Zusammenschau historischer Vorstellungen über diese Limitierungsfaktoren und ein Vergleich mit aktuellen polnischen Klimadaten sowie mit neueren Verbreitungskarten lassen erkennen, dass sich die derzeitigen polnischen Buchen-Vorkommen nur schwer mit einzelnen Klimafaktoren korrelieren lassen, und dass die Buche in ganz Polen ihr zusagende Klima- und Standortsbedingungen findet. Es ist anzunehmen, dass sie somit (mindestens als Nebenbaumart) zum natürlichen Waldbild vieler Bestände auch weit östlich ihres bisher als „natürlich“ angenommenen Areals gehört und dass die Buchen-Expansion Richtung Osten noch nicht abgeschlossen ist. Der Frage der natürlichen Ansamung bzw. der waldbaulichen Einbringung kann unter diesen Bedingungen zweitrangige Bedeutung beigemessen werden. Einen wichtigen Aspekt für die zukünftige Buchenverbreitung stellt jedoch die unterschiedliche ökophysiologische Anpassung einzelner Buchen-Provenienzen an Klimaextreme dar. Der Einfluss der prognostizierten Klimaerwärmung auf die zukünftige Verbreitung der Buche sowie auf ihr Wuchs- und Verjüngungsverhalten kann nur hypothetisch betrachtet werden, da gerade im kontinentaler getönten Osten und Nordosten des Areals viele Faktoren (z. B. extreme Witterungsereignisse) sich schwer abschätzen lassen. Es ist aber denkbar, dass die bisher unterschätzten klimatischen Anpassungspotenziale der Buche einer Arealverschiebung aufgrund zukünftig intensiverer und längerer Trockenphasen entgegenwirken.

## The distribution boundary of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern Europe

**Abstract:** The present review addresses the occurrence of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in its north-eastern distribution range (Poland and adjacent areas). Historical and recent publications are considered describing numerous variants of beech distribution boundary in north-eastern Central Europe. The history of migration and utilisation of beech is addressed as well as its climatic and site limitations and ideas of the potential natural vegetation in the study area. In addition, beech sensitiveness and the adaptability of different beech provenances to climatic extremes are discussed as well as the possible effects of predicted climate change on beech distribution range.

Today, European beech seems to be an expansive and markedly successful tree species not only at its north-eastern distribution boundary but also in other parts of Europe. Many authors stress that hypotheses to the site adaptation of beech have to be revised in that way that its tolerance to drought and warmth as well as to moistness was underestimated. In consequence, beech distribution area may cover larger parts of Europe than previously assumed. Due to spontaneous or silvicultural supported expansion, beech is partly spreading towards East and North, which was neglected by previous maps of the distribution range. The history of forest operations may be the main reason that beech recently not covers its postglacial areal. For the north-eastern beech distribution range, an indirect anthropogenic support of beech was reported in the middle age that was later reversed in favour of coniferous trees like Scots pine or Norway spruce. Also results of pollen analyses exhibit the occurrence of beech far north-east from recent areal. Presumably, many limitation factors that should refer to site and climatic conditions are driven by silvicultural operations. A synopsis of historical views of limitation factors and their comparison with recent climate data as well as recent maps of beech areal points out that it is difficult to correlate today's occurrence of beech with climatic factors and that climate and site conditions favour beech in entire Poland. In addition, it can be assumed that beech is part of natural forests far East of its today known areal and that beech is still spreading towards East. In this context, it is not crucial if beech is expanding its range spontaneously or with the help of silvicultural operations. An important aspect for the future beech occurrence is the ecophysiological adaptation of beech provenances to climate change. However, the impact of climate change on the future distribution range of beech can only be roughly assessed since variations of climatic factors in the East and North-East of the beech areal are difficult to

predict. Nevertheless, the previously underestimated adaptation potential of beech may counteract a narrowing of the beech distribution range due to more intensive and longer drought periods.

**Key words:** European beech, areal, forest history, provenance, distribution map, climate change, site limitation, adaptation potential

## 1 Einleitung

Bei der Einschätzung der Rolle der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Europas Wäldern muss zunächst Deutschland als Kernland der Buchenwaldverbreitung betrachtet werden (Winter et al. 2002, Bohn u. Neuhäusl 2000/2003). Von rund 11,1 Mio. Hektar Gesamtwaldfläche Deutschlands (nach Angaben der BWI 2006) steht die Buche als Hauptbaumart mit bereits 1,56 Mio. Hektar (entspricht 14 %) an der Spitze der Laubbäume. Potenziell herrschende Buchen-(Misch-)Waldgesellschaften auf über 7,8 Mio. Hektar (entspricht 70 % der Waldfläche nach BWI 2006) lassen die Buche als „Mutter des Waldes“ (Gayer 1886) erscheinen. Die Rotbuche gilt in jeder Waldbau-Vorlesung und in jedem Forstlehrbuch als ein ideales Beispiel für pflanzliche Konkurrenzstärke und Dominanz im Bestand. Leuschner (1998) nennt sie „die erfolgreichste Pflanzenart Deutschlands und Mitteleuropas in der Gegenwart“. Angesichts dieser „Popularität“ könnte man den Eindruck gewinnen, dass schon alle Fragen bezüglich der Buche in Deutschland und Mitteleuropa geklärt seien.

Doch ist die Frage nach den Ursachen der heutigen Buchen-Verbreitung nicht so klar und unumstritten. Während sie z. B. in Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz mit rund 20 % Waldflächenanteil deutschlandweit die stärkste Verbreitung hat, liegt sie in Brandenburg und Sachsen mit ca. 3 % weit dahinter (BWI 2006). Etwa 500 km östlich der Oder sollen sich die letzten Waldbestände mit Buche in Europa befinden. Stimmen die früher beschriebenen Verbreitungsmuster überhaupt noch? Welche Ursachen sind für sie verantwortlich? Kommen in erster Linie die Standortbedingungen (Boden, Klima etc.) infrage oder zeigen sich hier nicht vielmehr die Folgen der waldbaulichen Vergangenheit? Wie wird die Buche auf den prognostizierten Klimawandel reagieren? Die aktuelle Diskussion über die zukünftige Rolle der Buche in Mitteleuropa (Hertel et al. 2004, Rennenberg et al. 2004, Ammer et al. 2005, Bolte 2005, Kölling et al. 2005) zeigt, wie wichtig und interessant das Thema nach wie vor ist und wie viele Fragen noch offenstehen.

Dieser Übersichtsartikel stellt die Situation der Buche in ihrem nordöstlichen planaren Verbreitungsgebiet (hauptsächlich Polen und angrenzende Gebiete) dar. Einbezogen werden historische und aktuelle Kenntnisse über die für die Buchen-Verbreitung entscheidenden Standortfaktoren, die zahlreichen Varianten der Buchen-Arealgrenze im Osten und Nordosten Europas, die klimatische Sensibilität, Resistenz und Anpassungsfähigkeit der Buche sowie Teile ihrer Nutzungsgeschichte.

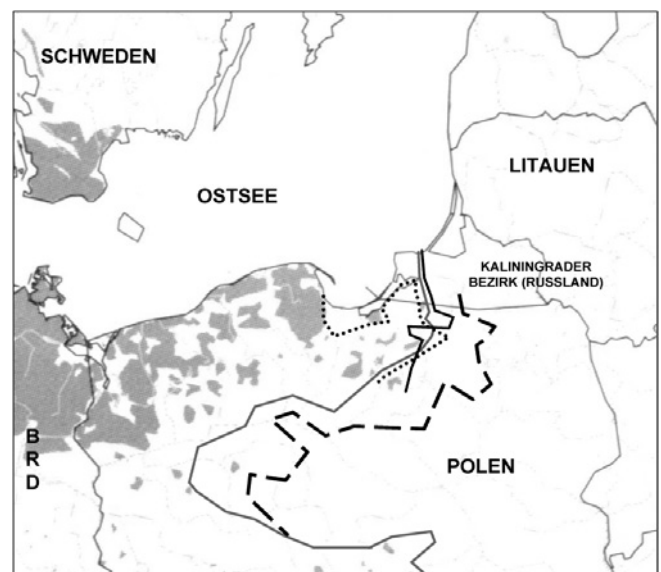
## 2 Topographie der Arealgrenzen und Einzelvorkommen

Weit über 40 Autoren äußerten sich zwischen 1851 und 2002 zur nordöstlichen Verbreitungsgrenze der Buche bzw. zur Verbreitung von Buchenwäldern im nordöstlichen Mitteleuropa. Die Unterscheidung zwischen dem Buchen- und dem Buchenwaldareal ist wichtig, da Ersteres das Existenzgebiet und das Zweite das Dominanzgebiet markiert. Inwieweit der Existenz- und der Dominanzbereich der Buche überlappen, wird im Folgenden noch Gegenstand der Diskussion sein. Mindestens 20 veröffentlichte Arealkarten liegen vor, von denen aber nur ein Teil auf eigenen Erhebungen der entsprechenden Autoren basiert. Bisher veröffentlichte Buchenarealkarten befinden sich z. B. in Markgraf (1932, mit Karte aus Abromeit 1912), Szafer

(1932), Groß (1934), Dengler (1944), Firbas (1952), Rubner und Reinhold (1960), Meusel (1965), Szafer und Zarzycki (1972), Mayer (1984), Huntley et al. (1989), Peters (1992), Röhrig und Bartsch (1992), Tarasiuk (1992), Lang (1994), Schroeder (1998, mit Karte aus Jalas u. Souminen 1972), Tarasiuk (1999), Winter et al. (2002) und Otto (2002). Karten zum Buchenwald-Verbreitungsgebiet enthalten Hofmann (1996, Nordostdeutschland), Hofmann und Pommer (2005, Brandenburg) sowie Bohn und Neuhäusl (2000/2003, Europa, mit Karten von Tarasiuk 1999 sowie von Szafer u. Zarzycki 1972).

Das Schwerpunktgebiet des europäischen Buchen-Areals liegt in Mittel- und Westeuropa. Die Buche erscheint als „charakteristischer Baum des Seeklimas in Europa“ (Grisebach 1872) mit atlantisch-zentraleuropäischer Arealbindung (Meusel 1965). Einige Autoren weisen auf die Ähnlichkeit des Areals von *Fagus sylvatica* mit den Arealen anderer Laubbaumarten hin, z. B. mit *Quercus petraea*, *Acer pseudoplatanus* und *Tilia platyphyllos* (Meusel 1965, Schubert 1979, Röhrig u. Bartsch 1992). *Fagus sylvatica* ist im Norden und Osten Europas eine Art der Ebenen, der Hügel- und niederen Bergländer (keine Vertikalgrenze vorhanden), im Süden und Südosten dagegen der höheren Berglagen (Röhrig u. Bartsch 1992).

Die am häufigsten genannten geographischen Fehlgebiete der Buche in Europa sind: die stark kontinental getönten Teile der Zentralalpen, die nordwestdeutschen und die nordwesteuropäischen Küsten, das südliche und mittlere Iberien, Südwest-Frankreich südlich der Garonne, das mittlere und nördliche Großbritannien, Irland,



■ Buchen-Wälder der planaren Zone  
 Buchenwald-Verbreitungsgrenzen nach:  
 ..... Abromeit (1912) in Markgraf (1932) — Groß (1934)  
 — Szafer und Zarzycki (1972) - - Tarasiuk (1999)

Abb. 1. Natürliche Buchenwald-Verbreitung (Buchendominanz) im nordöstlichen Mitteleuropa (Bohn u. Neuhäusl 2000/2003) und Beispiele für den Verlauf der Buchenverbreitungsgrenze (Grenze des geschlossenen Buchenareals).

Natural distribution of beech (beech dominance) in north-eastern Central Europe (Bohn and Neuhäusl 2000/2003) and examples for the course of beech distribution boundary (limit of closed beech areal).

West-Dänemark, Bornholm, das gesamte Fennoskandien mit Ausnahme von Süd-Norwegen (Küstenbereiche) und Süd-Schweden (Skane, Blekinge, Halland und Småland), die Tieflagen Zentral- und Ostpolens, der Süden des kleinpolnischen Plateaus, die östlichen Masuren, die Hohe Tatra, die ungarischen und die rumänischen Tiefebene, das östliche Bulgarien, die ehemalige Sowjetunion (fast vollständig mit Ausnahme von Teilen der West-Ukraine, des westlichen Weißrusslands und des westlichen Baltikums), das südliche Griechenland, Sizilien (fast vollständig), Sardinien, die Rhone-, die Po- und die Ebro-Ebene (Szafer 1932, Dengler 1944, Rubner u. Reinhold 1953, 1960, Meusel 1965, Röhrig u. Bartsch 1992, Lang 1994, Otto 2002).

Im Gebiet der nordöstlichen Buchen-Grenze überschneiden sich die Areale von Fichte und Buche teilweise (Rubner u. Reinhold 1953). Hier bevorzugt die Buche Moränenböden, auf denen sie sowohl Rein- als auch Mischbestände bildet. Häufigste Mischbaumart war ursprünglich die Kiefer, in den Sandergebieten wird die Buche nach gängigen Vorstellungen vollständig von natürlichen Kiefernwäldern abgelöst (Rubner u. Reinhold 1953). Wie in anderen Teilen Europas ist die Fichte auch hier waldbaulich massiv eingebracht worden und hat heute eine weite Verbreitung.

In historischen Arbeiten wird die durch das damalige Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) verlaufende nordöstliche Buchen-Verbreitungsgrenze auch als „Grenze zwischen Mittel- und Osteuropa“ bezeichnet, was deren arealgeographische Bedeutung unterstreicht. Dazu ergänzt Groß (1934), dass sich bereits zahlreiche Botaniker und Forstmänner den Kopf über diesen Grenzverlauf zerbrochen hätten.

Es stellt sich allerdings die Frage, ob es überhaupt Sinn macht, Arealgrenzen in Form von durchgehenden Linien anzugeben und ein „geschlossenes“ Buchen-Areal zu konstruieren (z. B. Matuszkiewicz 1989), indem man die äußersten Vorkommen miteinander verbindet. Aus kartographischen Gründen sind geschlossene Linien sicher vorteilhaft, aber das reale Verbreitungsgebiet einer Art kann so nur selten abgebildet werden. Ganz allgemein haben Verbreitungsgrenzen in der belebten Natur kaum etwas mit scharfen Linien zu tun. Gerade bei der Buche betonen viele Autoren einerseits die „aufgelockerte“ und in viele Einzelvorkommen aufgelöste Verbreitungsgrenze in Ost- bzw. Nordosteuropa (z. B. Groß 1934, Gostyńska-Jakuszczyńska 1976, Röhrig u. Bartsch 1992, Tarasiuk 1992, Lang 1994, Otto 2002), andererseits existieren auch viele buchenarme oder -freie Gebiete innerhalb des als geschlossen angenommenen Areals (siehe oben). Inwiefern diese „Auflockerung“ der Arealgrenze standörtlich und/oder anthropogen bedingt ist, wurde und wird vielfach und teilweise kontrovers diskutiert (s. Kapitel 3).

Dennoch sollen im Folgenden einige historische Beispiele für solche linienartigen Buchen-Arealgrenzen im Nordosten gegeben werden. Für Abbildung 1 wurden zwei ältere deutsche und zwei jüngere polnische Beispiele ausgewählt (Markgraf 1932, Groß 1934, Szafer u. Zarzycki 1972, Tarasiuk 1999).

Zur besseren Nachvollziehbarkeit der Grenzverläufe in der recht grobmaßstäblichen Karte werden verbale Beschreibungen einiger Autoren unter Berücksichtigung von Ortsnamen vorgenommen (teilweise nicht identisch mit Abb. 1). Bei Veröffentlichungen aus der Zeit vor dem II. Weltkrieg wurden neben den original verwendeten deutschen oder polnischen Bezeichnungen auch die heute gül-

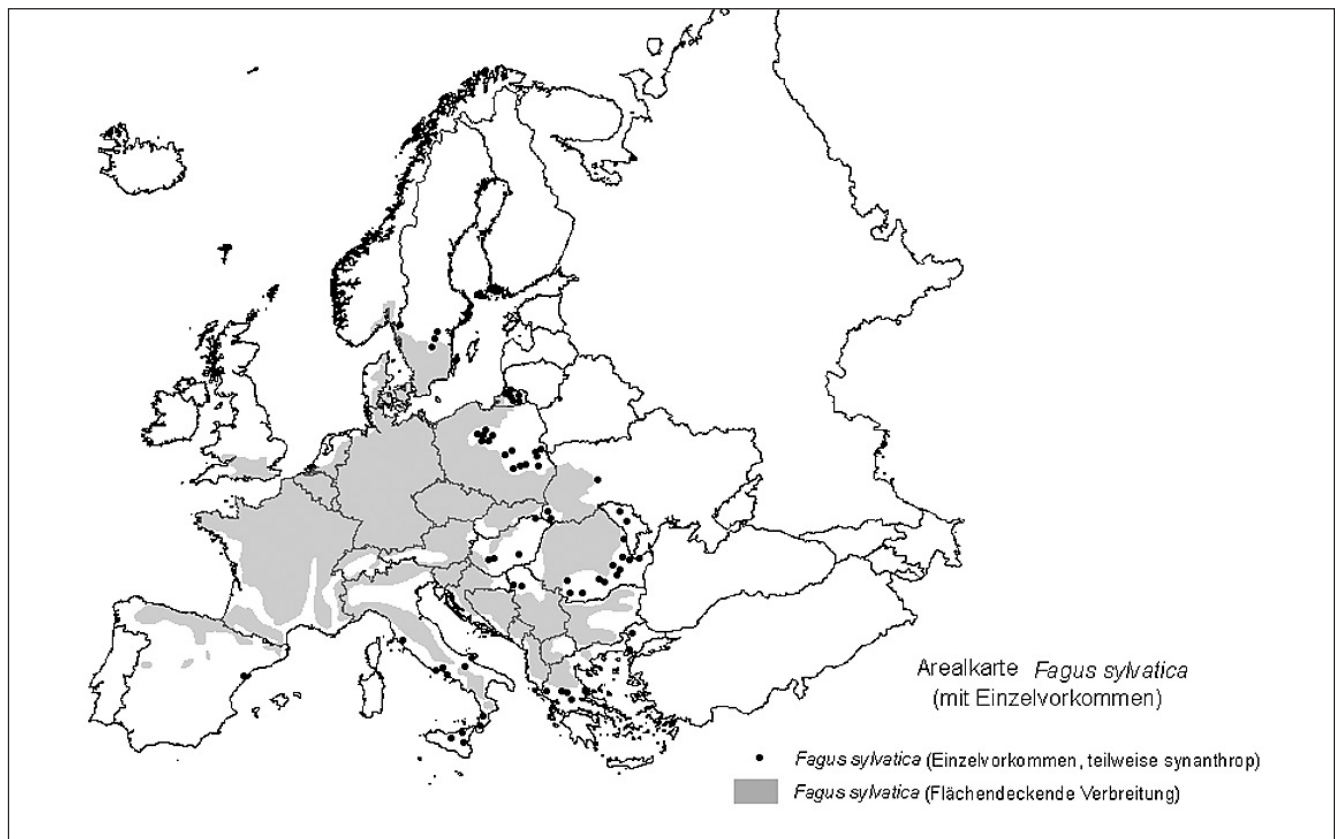


Abb. 2. Arealkarte von *Fagus sylvatica* in Europa mit (teilweise synanthropen) Einzelvorkommen (Punkte) (Institut für Geobotanik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Arbeitsgruppe Chorologie und Biogeographie der Gefäßpflanzen 2006).

Areal map of *Fagus sylvatica* in Europe with individual occurrences (dots, partly synanthrop) (Institute for Geobotanics at M-L University Halle, Working Group Chorology and Biogeography of Vascular Plants 2006).

tigen polnischen, litauischen, russischen, weißrussischen oder ukrainischen Bezeichnungen mit angeben, sofern sie recherchierbar waren. Als Gegenstück zu diesen quasi-historischen Darstellungen wurde die aktuelle Arealkarte von *Fagus sylvatica* (Institut für Geobotanik Halle 2006, Abb. 2) abgedruckt, die u. a. die jüngeren Daten der floristischen Kartierung von Deutschland und Polen beinhaltet.

Markgraf (1932) orientiert sich im Wesentlichen an Abromeit (1912), teilweise auch an Höck (1896), Drude (1896) und Lämmermayr (1926) und beschreibt den Grenzverlauf so (Abb. 1): Brandenburg/Uschakowo (südwestlich Königsberg/Kaliningrad direkt am Frischen Haff/Kaliningradskij Zaliv) – Landsberg/Górowo Haweckie – Heilsberg/Lidzbark Warmiński – Forst Sadłowo (etwa 10 km nordöstlich von Bischofsburg/Biskupiec) – Bischofsburg/Biskupiec – nach Westen zurückweichend – Neidenburg/Nidzica – Soldau/Działdowo – Strasburg/Brodnica – Sierpc. Zwischen Brandenburg/Uschakowo und Danzig/Gdańsk biegt die Arealgrenze nach Südwesten ab und führt parallel der Küste entlang, wobei die Frische Nehrung/Mierzeja Wiślana/Baltijskaja Kossa und die Weichsel-Niederung ausgespart bleiben.

Szafer (1932) gab den Grenzverlauf des Buchen-Areals im damaligen Polen so an: Pommersche Seenplatte (Baltic lake district) – einen weiten Kreis beschreibend und die westpolnischen Gebiete mit weniger als 550 mm Jahresniederschlag meidend – an der nördlichen Kante des zentralpolnischen Plateaus bleibend und dabei die großen Masowischen Täler (einschließlich Gebiet um Warschau) aussparend. Östlich des Oberlaufes der Vistula/Weichsel, im heutigen Südost-Polen und der Südwest-Ukraine mit ihren ertragreichen Tschernosem-Böden und beginnenden Wald-Steppe-Übergängen sind Buchen-Vorkommen nicht unter 300 m ü. NN zu finden und bleiben inselartig auf das Hügelland beschränkt (höhere Luftfeuchte, geringere Spätfrostgefahr, kein Ackerbau). Hier orientiert sich der Grenzverlauf vor allem am Verlauf Nord-Süd-ausgerichteter Wasserscheiden, an deren Ostseite bis zu 100 mm weniger Jahresniederschlag fallen als an der Westseite (z. B. Roztocze-Hügelland/Südost-Polen, Hügelland nördlich von Lemberg/Lwow/Lwiw, Hügelketten in Podolien/Südwest-Ukraine u. a.).

Groß (1934) lieferte mit seiner Kartierung von „Vorposten“ des Buchen-Vorkommens im damaligen Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) ein sehr anschauliches Beispiel für eine in Einzelvorkommen aufgelöste Arealgrenze. Der Autor nahm eine sehr detaillierte Beschreibung der einzelnen Buchen-Verbreitungsgebiete vor, wobei er ein Hauptareal und 36 weitere Teilareale aufführte, von denen 25 westlich bzw. 12 östlich der eingezeichneten „Rotbuchengrenze“ (d. h. innerhalb bzw. außerhalb des als geschlossen angenommenen Areals) liegen. Das nördlichste Vorkommen innerhalb des von Groß (1934) untersuchten Gebietes befindet sich direkt südlich von Tilsit/Sowjetsk (der dortige Stadtforst), das östlichste Vorkommen liegt nordöstlich von Goldap/Goldap, und das südlichste liegt südlich von Strasburg/Brodnica. Den konkreten Verlauf der „Rotbuchengrenze“ gab der Autor so an (vgl. Abb. 1): Pröbberau/Przebrno auf der Frischen Nehrung/Mierzeja Wiślana (polnischer Teil) – Tolkemit/Tolkemicko am Frischen Haff/Zalew Wiślany – Schlobitten/Slobity – Oberförsterei Födersdorf/Piörkowo – Basien/Bażyny an der Passarge/Pasłęka – Oberförsterei Kudipen/Kudypy – Oberförsterei Jablonken/Jablonky – Oberförsterei Hohenstein/Jagietek. Westlich dieses Hauptareals fehlt die Buche nach Groß (1934) im Weichsel-Tal, im Weichsel-Delta und in der Drausen-Seenniederung/Druzno Jezioro (in Abb. 1 nicht ersichtlich). Als wichtigster „Vorposten“ außerhalb des als geschlossen angenommenen Areals (also östlich davon) wird der Stadtforst Rößel/Reszel genannt, der gleichzeitig auch der östlichste Buchen-Dominanzbestand im damaligen Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) war. Daneben zählen die Kernsdorfer Höhen/Dylewskie Gory, die Brandenburger Heide (Waldgebiet südlich Kö-

nigsberg/Kaliningrad) und das Höhengebiet von Elbing/Elblag zu den wichtigsten Buchen-Wäldern des Gebietes. Insgesamt werden Buchen-Reinbestände aber eher als selten und kleinflächig angegeben. Meistens ist die Buche Mischholzart in Kiefern-Beständen, ferner auch zusammen mit Fichte oder anderen Laubböhlzern.

Nach Rubner und Reinhold (1960) springt die Arealgrenze im angrenzenden polnischen Tiefland zunächst weit nach Westen zurück und nimmt danach folgenden Verlauf: Sierpc – Thorn/Torun – Bromberg/Bydgoszcz – östlich Schneidemühl/Pita – westlich – Posen/Poznan – am Südrand des polnischen Tieflandes entlang – Kalisz – Łódź – Skierniewice – Końskie – Radom – Wilkołaz – Krasnystaw – Rostocze(-Nationalpark). In der heutigen West-Ukraine, in den historischen Landschaften Wolhynien, Podolien und Bukowina, verläuft sie weiter über Lemberg/Lwiw – Brody – Zborow – Buczacz/Butschatsch – Kolomeja bis westlich von Czernowitz/Tscherniwci (aus Abb. 1 nicht ersichtlich).

Interessant ist, dass ein Teil der Autoren die Weichsel-Niederung, das Weichsel-Delta und die Frische Nehrung/Mierzeja Wiślana/Baltijskaja Kossa aus standörtlichen Gründen aus dem Buchen-Areal ausspart (Abromeit 1912, Markgraf 1932, Groß 1934, Meusel 1965), ein anderer Teil jedoch nicht (Tarasiuk 1992, 1999). Überall sichtbar ist die auffällige Einbuchtung des Buchen-Areals entlang der Linie Poznań-Waszawa, was von den meisten Autoren klimatisch begründet wird (Gebiete mit 500 mm Jahresniederschlag oder weniger, s. a. Tab. 1).

Zieht man die aktuellere Buchen-Arealkarte (Institut für Geobotanik Halle 2006, s. Abb. 2) hinzu, so ergeben sich an der nordöstlichen und östlichen Arealgrenze geringfügige, aber nicht unwichtige Abweichungen zu den historischen Darstellungen. Interessant ist beispielsweise die vollständige Einbeziehung des gesamten Samlandes (Gebiet um Kaliningrad) sowie der Frischen und der Kurischen Nehrung in das geschlossene Buchen-Areal, ebenso die vielen vorgelagerten Einzelvorkommen nordöstlich davon (Osthälfte des Kaliningrader Bezirkes, litauisches Memel-Gebiet), die Einzelvorkommen innerhalb der oben bereits erwähnten „Areal-Einbuchtung“ in Zentral- und Ost-Polen sowie die Einzelvorkommen in der zentralen West-Ukraine und in Moldawien. Diese neuere Darstellung kommt den Untersuchungen von Tarasiuk (1992, 1999) entgegen und macht deutlich, dass sich Teile der historischen Arealdarstellungen nur noch bedingt aufrechterhalten lassen (s. a. Abb. 4).

So untersuchte Tarasiuk (1992, 1999) insgesamt 120.000 Buchen-Bestände in ganz Polen und unterteilte das polnische Buchen-Areal daraufhin in eine Zone der natürlichen und der anthropogenen Verbreitung (letztere mit Unterteilung in konstante und vereinzelte Vorkommen, s. Abb. 4). Nach dieser Darstellung ist die Buche in ganz Polen – auch im Nordosten – Bestandteil des natürlichen Waldbildes, sei es als Haupt- oder als Nebenbaumart. Da es sich hierbei nur um eine Auswahl polnischer Buchen-Standorte handelt, ist deren tatsächliche Anzahl noch um einiges größer. Dies ist auch aus der Liste polnischer Forstämter mit registrierten und über das ganze Land verteilten Buchen-Beständen in Tarasiuk (1999) klar ersichtlich. Das bedeutet ebenso, dass die in Polen bis heute offiziell anerkannte Buchen-Arealgrenze, wie sie von Szafer und Zarzycki (1972) publiziert wurde (Abb. 1 u. 4) in keiner Weise den tatsächlichen Wuchsraum der Buche widerspiegelt. Insbesondere werden dadurch jene Gebiete ausgeklammert, in denen die Buche mittlerweile waldbaulich erfolgreich eingeführt wurde (Tarasiuk 1992). Vor dem Hintergrund der hervorragenden Wuchs- und Verjüngungsleistung der Buche in ihrem nordöstlichen Randareal (Groß 1934, Rubner u. Reinhold 1960, Matuszkiewicz 1989, Tarasiuk 1992) ist es auch nicht so entscheidend, ob sich die Buche an einer bestimmten Stelle natürlich angesamt hat oder waldbaulich eingebracht wurde. Schon länger wird die Auffassung vertreten, dass die Buche als Einzelbaum sowie als (Dominanz-)Bestand nach Osten hin ähnlich weit ausgebreitet sein müsste (Markgraf 1932, Matuszkiewicz 1989).

Wo eine Buche steht, könnte also auch ein Buchenwald stocken. Als Hauptgrund dafür, dass heutige Arealgrenzen nicht das potenziell mögliche Areal einer (Baum-)Art beschreiben, wird häufig der anthropogene Einfluss genannt (z.B. Tarasiuk 1992, Bohn und Neuhäusl 2000/2003, s. a. Kap. 3).

Zur Illustration eines derzeit möglichen Buchen-Areals könnte man z. B. die in der Literatur aufgeführten „äußersten“ Buchen-Vorkommen heranziehen. Diese sind:

Im Norden: die nördlichsten Buchen-Standorte der Welt bei Trondheim/Norwegen (Einzelvorkommen, Lang 1994) und bei Lygrefjorden nahe Bergen/Norwegen (Diekmann et al. 1999);

Im Nordosten: ein etwa 110-jähriger, aus Pflanzung hervorgegangener Buchen-Bestand im Forstamt Schkede/Skede bei Talsi (nördliches Kurland/Lettland; Dreimanis 2004, 2005); einzelne Buchen im kurländischen Kalethen/Kaltene an der Westküste der Rigaer Bucht (Lettland; Groß 1934 nach Willkomm 1887); des Weiteren Vorkommen bei Wilna/Vilnius (Litauen) und bei Nowogrodek/Nowogrudok (Weißrussland; Groß 1934 nach Kulesza 1928/ brieflich);

Im Osten: Buchen-Bestände bei Goryngrad/Horyngrad östlich Rowne/Riwne in Wolhynien (West-Ukraine; Rubner u. Reinhold 1960).

Würde man diese Punkte mit einer Linie verbinden, so ergäbe sich ein Areal, das sich viel weiter nach Osten (bzw. Norden) erstreckt, als es bisher veröffentlichte Karten erkennen lassen.

Mit Hilfe von Pollenanalysen lässt sich belegen, dass die Buchen-Verbreitung im nordöstlichen Mitteleuropa ehemals viel weiter nach Osten reichte. So sind schon seit längerem Pollenfunde aus Süd-Litauen (Groß 1934), aus dem östlichen Baltikum (Groß 1934), aus der Umgebung von Bobruisk (östliches Weißrussland, Groß 1934 nach Gerassimow 1930) und aus Polesien (südliches Weißrussland entlang der Prypjat-Niederung (Groß 1934 nach Kulczynski 1939) bekannt. Diese Funde deuten eher auf Einzelvorkommen, nicht auf ehemals geschlossene Bestände hin.

Für das damalige Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) konstatiert Groß (1934) aufgrund von Pollenfunden, dass die dortige Rotbuchengrenze (und damit das als geschlossen angenommene Areal) seit dem Ende der Bronzezeit „stationär“ sei. Zur Untermauerung dieser These führt er zusätzlich auch die Etymologie von Orts- und Flurnamen an. Er stellt fest, dass außerhalb des als geschlossen angenommenen Buchen-Verbreitungsgebietes „keine bestimmt auf die Rotbuche hinweisende Orts- und Flurnamen, weder litauische noch masurische, mit Ausnahme des Ortsnamen Bukowo/Buczki südöstlich von Lyck/Elk“ existieren. Groß (1934) kartierte insgesamt 62 Orte, deren Namen in irgendeiner Form mit „Buche“ zusammengesetzt sind, d. h., die Ableitungen von den altpreußischen Wortstämmen *bucus* („Buche“) und *buccareisis* („Buchecker“) sowie von den polnischen Wortstämmen *buk* („Buche“) und *buczek* („kleine Buche“) darstellen. Interessant dürfte in diesem Zusammenhang auch sein, dass es im Litauischen ursprünglich keine eigene Bezeichnung für „Rotbuche“ gab, da die Rotbuche in Litauen wenig bekannt war. Stattdessen verwendete man hier zunächst den Begriff *skroblus* („Weißbuche“, *Carpinus betulus*). Erst später wurde dort der vom polnischen *buk* abgeleitete Begriff *bukas* eingeführt.

Davon abweichend, kommen etymologische Untersuchungen polnischer Autoren zu dem Ergebnis, dass das Buchen-Areal im damaligen Ost-Polen bzw. in der heutigen West-Ukraine ehemals viel weiter nach Osten reichte. Dafür werden neben verschiedenen Inselvorkommen der Buche weit östlich ihres als geschlossen angenommenen Hauptareals auch entsprechende Ortsnamen als Argumente angeführt (Szafer 1966 verweist auf Turowska 1928).

Eine Reihe jüngerer paläo-ökologischer und nutzungshistorischer Untersuchungen aus Süd-Skandinavien macht deutlich, dass die Buche auch dort ihr potenziell mögliches (und postglazial teil-

weise bereits schon einmal erreichtes) Areal heute noch lange nicht ausfüllt. Obwohl *Fagus sylvatica* große Probleme hat, in Waldstandorte sehr langer Kontinuität (d. h. historisch alte Wälder) einzudringen, befindet sich die Buche in Süd-Skandinavien derzeit auf dem Vormarsch Richtung Norden. Unter den speziellen Bedingungen unbewirtschafteter Naturwälder wurde dies in Süd-Schweden teilweise auch schon für längere Zeiträume nachgewiesen (Björkman u. Bradshaw 1996, Björse u. Bradshaw 1998, Björkman 1999, Diekmann et al. 1999, Hannon et al. 2000, Bradshaw 2005, Bradshaw u. Lindbladh 2005). Momentan stocken Buchen-Wälder in Dänemark auf 16 % der Gesamtwaldfläche, in Schweden nur auf 0,5 % (Diekmann et al. 1999).

Auch im äußersten Westen und Norden des europäischen Buchen-Areals (Britische Inseln und Mittel-Norwegen) wird schon längere Zeit von „subspontaner Ausbreitung“ der Buche berichtet, obwohl nach den bisherigen Arealkarten das Verbreitungsgebiet der Buche im Westen auf Südenland und im Norden auf die südnorwegische Küste beschränkt ist (z. B. Meusel 1965, Lang 1994).

Diese ganz ähnlich lautenden Aussagen und Beobachtungen aus dem nordöstlichen Mitteleuropa, Skandinavien und Großbritannien zeichnen somit ein Bild von der Buche als einer durchweg expansiven und erfolgreichen Baumart. Ein Unterschied zwischen der derzeitigen Buchen-Expansion im nordöstlichen Mitteleuropa und in Süd-Skandinavien einerseits bzw. in Großbritannien und Norwegen andererseits scheint zu sein, dass es sich im letzten Fall um die „Vollendung“ einer unvollständigen nacheiszeitlichen Einwanderung (z. B. Lang 1994) handelt, im ersten Fall eher um die Rückeroberung von nutzungsgeschichtlich verloren gegangenen Terrain.

### 3 Nutzungsgeschichte und Waldbau

Vor dem Hintergrund der Tatsache, dass fast alle Wälder Europas mehr oder weniger stark anthropogen beeinflusst sind, sollte dem Faktor Nutzungsgeschichte auch im Hinblick auf die nordöstliche Verbreitungsgrenze ein wichtiger Platz eingeräumt werden. So wird z. B. der Frage nach der Natürlichkeit (natürlichen Ansamung) bzw. der waldbaulichen Einbringung einzelner Buchen-Bestände in manchen älteren Arbeiten große Aufmerksamkeit gewidmet. Bezüglich der Buchen-Vorkommen im damaligen Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) konstatiert Groß (1934), dass sich hier aufgrund der Aktenlage nicht immer ein eindeutiges Urteil fällen lässt. Er verweist auf Hryniewiecki (1911) und Szafer (brieflich), die das Vorkommen natürlicher Buchen-Bestände in Ost-Polen (heute westliches Weißrussland und Ukraine) und in Litauen verneinen, wohingegen in älterer Literatur (z. B. Caspary 1864) teilweise das Gegenteil behauptet wird. Nach Auffassung von Groß (1934) sind die oben bereits erwähnten Vorkommen bei Nowogrodek/Nowogrudok (Weißrussland) und Wilna/Vilnius (Litauen) allesamt auf natürliche Weise durch Vogelsaat entstanden.

Von diesen inselartigen, weit vorgeschobenen Einzelvorkommen abgesehen, stellt sich die Frage nach dem Einfluss der Nutzungsgeschichte auf die Entstehung von Buchen-Dominanzbeständen. Für das Gebiet des damaligen Ostpreußens (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) ist durchaus eine nutzungsbedingte Förderung der Buche beschrieben worden. Diese erfolgte aber eher „indirekt“, d. h. unbeabsichtigt und ungeplant. Da sich der Brennholzeinschlag sehr stark auf Kiefer und Weißbuche konzentrierte, konnte die Buche dort, wo sie in Mischwäldern einmal vorhanden war, relativ schnell zur Vorherrschaft gelangen und gebietsweise Dominanzbestände bilden. Da ihr Wuchs- und Verjüngungsverhalten im nordöstlichen Randareal sowohl in älteren als auch in jüngeren Veröffentlichungen als „hervorragend“ charakterisiert wird (Groß 1934, Rubner u. Reinhold 1960, Matuszkiewicz 1989, Tara-

siuk 1992), ist diese Tendenz nicht erstaunlich. Erste Rotbuchen-Wälder werden 1297 bzw. 1308 aus der Umgebung von Preußisch Holland/Paslek erwähnt. Frühestens ab dem 14. Jahrhundert tauchten „Buchwälder“ auch in Forstakten des Deutschen Ritterordens auf (Groß 1934). Bevorzugte Buchenwald-Standorte waren die reicheren Böden der Endmoränenzüge (s. o.). Buchen-Holz selber war allerdings lange Zeit nicht sonderlich gefragt, und auch für Tierfütterung und Waldweide taugte die Buche aufgrund zu seltener Mastjahre wenig. Deshalb wurde diese Baumart bis zum 20. Jahrhundert in Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) auch nicht planmäßig angebaut.

Diese zwischenzeitliche „indirekte“ Buchen-Förderung wurde teilweise ab dem 17./18. Jahrhundert, in größerem Umfang ab dem 19. Jahrhundert, durch Übernutzung vieler Bestände wieder rückgängig gemacht. Parallel dazu erfolgte die waldbauliche Einführung vor allem der Fichte (Groß 1934, Firbas 1952). Auch aus Süd-Skandinavien und Nordwest-Deutschland wurde in unterschiedlichen historischen Zeiträumen solch eine nutzungsbedingte Förderung der Buchen-Wälder beschrieben, wobei auch hier ähnlich wie im Nordosten die Buche später wieder zugunsten anderer Baumarten oder anderer Landnutzungsformen Flächenanteile einbüßte. Interessant ist dabei die Feststellung, dass neben anderen Faktoren (z. B. geringere Feuerfrequenz in Skandinavien) gerade das menschliche „Nichtstun“ (z. B. in Wüstungsperioden) und das Nicht-Aufforsten kleinerer Waldlücken häufig zur Buchen-Expansion beitrugen (Rubner u. Reinhold 1960, Jahn 1979, 1983, 1990, Björkman 1997, Pott 1997, Björse u. Bradshaw 1998, Lindblad u. Bradshaw 1998, Speier 1998, Björkmann 1999, Bradshaw u. Holmqvist 1999, Diekmann et al. 1999, Küster 1999, Hannon et al. 2000, Niklasson et al. 2002).

Allerdings gehört es auch zur waldbaulichen Geschichte des damaligen Ostpreußens (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury), dass die Buche dort bereits im 19. Jahrhundert häufig in kleinerer Menge als Zierbaum angepflanzt wurde. Schließlich begann man nach dem I. Weltkrieg auf ganz unterschiedlichen Standorten (v. a. im südlichen Ostpreußen) mit Buchen-Unterbau, z. B. unter Kiefern-Altbeständen, zum Zwecke der Bodenverbesserung und der Vorbeugung von Insektenkalamitäten. Diese Anbauten erfolgten teilweise auch auf den ärmeren Sandböden der Johannisburger Heide/Puszcza Piska (südliche Masuren), bei denen Groß (1934) der Meinung war, dass sie misslingen müssten. Genau dort befinden sich aber heute etwa 100-jährige Buchen-Bestände (vgl. Czajkowski et al. 2005). Dies kann als Beweis dafür gewertet werden, dass die Bodenbedingungen selbst dort für die Buche noch nicht zu arm oder zu trocken sind.

Als Fazit bleibt: Das heutige Buchen-Areal im nordöstlichen Mitteleuropa (Polen, Kaliningrader Bezirk, Baltikum, Weißrussland und Ukraine) sowie auch in anderen Teilen Europas repräsentiert nur einen Teil der ehemaligen Fläche.

#### 4 Pflanzensoziologische Einordnung und potenziell natürliche Vegetation (pnV)

Zur pflanzensoziologischen Einordnung der Buchen-Wälder in ihrem nordöstlichen Randareal äußerten sich verschiedene deutsche und polnische Autoren. Die älteren Veröffentlichungen (Markgraf 1932, Groß 1934) beziehen sich wiederum auf das Gebiet des damaligen Ostpreußens (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury). Hier werden insgesamt 8 Buchenwald-Assoziationen mit „erstaunlich vielen“ montanen Florenelementen (Groß 1934) ausgeschieden, nämlich eine *Asperula*-, eine *Melica uniflora*-, eine *Vaccinium myrtillus*-, eine *Carex pilosa*-, eine *Impatiens noli tangere*-, eine *Festuca sylvatica*-, eine Farn- und eine *Aira flexuosa*-Assoziation.

Einige der späteren polnischen Autoren fassten sich in diesem Punkt etwas kompakter. Beispielsweise ordnete Szafer (1966) alle Buchen-Wälder Polens lediglich zwei (eventuell drei) Assoziationen zu und benannte die nordwestpolnischen und die wenigen nordostpolnischen Bestände (im Buchen-Randareal) als *Fagetum boreoatlanticum* (Pommerscher Buchen-Wald), wobei er verschiedene Fazies aufführt (eine *Melica uniflora*-Ausbildung auf ärmeren Südhängen, eine *Dentaria bulbifera*-Ausbildung auf reicheren Standorten und eine Orchideen-Ausbildung in Küstennähe). Dieses *Fagetum boreoatlanticum* unterscheidet sich von den Buchen-Wäldern der Karpaten (*Fagetum carpaticum*) in erster Linie durch das Fehlen der Fichte und bestimmter montaner Florenelemente.

Nach Auffassung Szafers (1966) sind bodensaure Buchen-Wälder ärmerer Standorte, die etwa dem westmitteleuropäischen *Luzulo-Fagetum* entsprechen, als Produkte der historischen Waldverwüstung durch den Menschen anzusehen, d. h., sie müssen aus reicheren Gesellschaften hervorgegangen sein. Er stellt sie deshalb zu den *Vaccinio-Piceetea*. Eine ähnliche „Fremdeinordnung“ nimmt Firbas (1952) vor, indem er empfiehlt, die geschlossenen Buchen-Wälder im nordöstlichen Randareal zum *Carpinion*-Verband zu stellen. Er begründet dies damit, dass das Arteninventar ihrer Bodenflora bereits in früheren Linden- und Hainbuchen-Wäldern der Litorina-Zeit existierte und von dort übernommen wurde.

In der Tat ist die enge Nachbarschaft zum *Tilio-Carpinetum* (subkontinentaler, Linden-reicher Eichen-Hainbuchenwald, u. a. in der subborealen Fichten-haltigen Rasse) gegeben, das von Matuszkiewicz (1984) für Nordost-Polen als die dominierende, potenziell natürliche Waldformation noch vor Kiefern- bzw. Kiefern-Eichen-gesellschaften benannt wird. Aber auch in den Waldbeständen ihres nordöstlichen Randareals ist die Buche zumindest Begleitbaumart, sie tritt subdominant vor allem im *Carpinion* und im *Quercion robori-petraeae* auf (Matuszkiewicz 1984).

Heute jedoch werden die in Polen existierenden Flachland-Buchenwälder ähnlich wie im westlichen Mitteleuropa in eigene Unterverbände (bzw. Verbände) innerhalb der *Fagetalia* eingeteilt (Matuszkiewicz 1984, 1989, Tarasiuk 1992). Das sind im Wesentlichen das *Luzulo-Fagenion/-ion* (bodensaure, artenarme Buchen-Wälder), das *Eu-Fagenion/-ion* bzw. *Asperulo-Fagenion* (anspruchsvollere, artenreiche Buchen-Wälder) und das *Cephalanthero-Fagenion/-ion* (kalkreiche Orchideen-Buchenwälder). Innerhalb der Flachland-Buchenwälder spielt das *Eu-Fagenion* mit der zentralen Assoziation des Perlgras-Buchenwaldes (*Melico-Fagetum*) anteilmäßig die größte Rolle, wobei sein Hauptverbreitungsgebiet die Pommersche Seenplatte ist. Demgegenüber sind bodensaure Buchen-Wälder (*Luzulo-Fagenion*) als eher selten einzuschätzen, weshalb Matuszkiewicz (1984) ihnen nur 3 % Flächenanteil an der potenziell natürlichen Vegetation Polens gibt. Die noch viel selteneren Orchideen-Buchenwälder (*Cephalanthero-Fagenion*) tauchen in der entsprechenden Karte der potenziell natürlichen Vegetation (pnV) gar nicht als eigene Einheit auf.

Es wird gelegentlich darauf hingewiesen, dass die systematische Vielfalt der Buchen-Wälder in Polen fast genau so groß ist wie im westmitteleuropäischen Arealzentrum und die Abweichungen bezüglich der Artenkombination eher gering erscheinen. Jedoch sind endemische Assoziationen auf dem Niveau geographischer Vikarianten möglich. Im Bereich des östlichen bzw. nordöstlichen Buchen-Randareals verfügen die karpatischen Buchen-Wälder über die höchste, die baltischen dagegen über die geringste Artendiversität, was mit ihrem unterschiedlichen Alter im Zuge der nacheiszeitlichen Besiedlung in Verbindung gebracht wird (Matuszkiewicz 1989).

Wie in allen Kulturlandschaften Mitteleuropas mit langer Nutzungsgeschichte weichen auch in Polen die potenziell natürliche und die reale Vegetation teilweise stark voneinander ab. Die oben angegebenen Prozentanteile für Buchen-Waldgesellschaften sind im heutigen Vegetationsbild bei Weitem nicht erreicht. Nach Matu-

szkiewicz (1984) würde die pnV Polens nur zu 25 % aus *Vaccinio-Piceetea*-Gesellschaften, aber zu 58 % aus *Quercus-Fagetea*-Gesellschaften bestehen. Davon würde man das meiste dem *Carpinion* zuordnen, aber immerhin auch 14 % dem *Fagion* (Flachland-Buchenhäuser mit größtem Anteil). In der Realität sieht es aber heute so aus, dass auf 82 % der polnischen Waldfläche Nadelholzbestände stocken (Kiefer mit 72 %) und *Fagion*-Gesellschaften nur „wenige Prozent“ einnehmen. Nach Angaben von Tarasiuk (1992) stocken derzeit auf 8 % der polnischen Waldfläche Buchen-Bestände, allerdings ist die Buche in 50 % davon nur Begleitbaumart (gilt besonders im Nordosten).

### 5 Wichtige Theorien über klimatische und standörtliche Limitierungsfaktoren der Buche im nordöstlichen Mitteleuropa

Die Buche zeigt sich als ausgesprochene Schattbaumart, die nur auf wenigen Standorten nicht vertreten ist (Abb. 3). Die Boden pH-Werte, deren Spanne von 3 bis über 7 sehr weit ist, spielen keine entscheidende Rolle (Ellenberg 1996, Leuschner 1998). Die Humusform (von Rohhumus bis Mull) und das Bodennährstoffangebot begrenzen die Buche in ihrem Vorkommen ebenfalls nicht (Le Tacon 1981, Leuschner et al. 1993, Leuschner 1993, 1994). Ihr Wuchsoptimum findet sie auf „tiefgründigen, nachhaltig frischen, basenreichen, gut durchlüfteten und drainierten Braunerden bzw. Kalksteinbraunlehm“ (Mayer 1984). Sie leidet auf zu feuchten und vernässten (Gley- und Aue-)Böden, aber auch auf armen Sandböden mit wechselnder Wasserführung (Mayer 1984, Ellenberg 1996). Häufig wird angegeben, dass die Buche auf sandigen und trockenen Böden, in Flussauen, in Nieder- und Übergangsmooren sowie auf Grund- und Stauwasserböden generell oder überwiegend fehlt (Szafer 1932, Dengler 1944, Rubner u. Reinhold 1960, Schubert 1979, Röhrig u. Bartsch 1992, Lang 1994, Otto 2002).

Die Nässegrenze der Buche ist insgesamt nicht sonderlich gut geklärt. Es lassen sich sowohl Beispiele finden, bei denen die Buche auf vernässten Böden abstirbt, als auch andere, wo sie selbst auf grund- und stauwasserbeeinflussten Böden weiter zunimmt (Meyer et al. 2000, Schmidt 2000). Den kompaktesten Überblick über die Standortansprüche einer Baumart geben Ökogramme wie das aus Leuschner (1997, Abb. 3), wobei die Buche darin als Herrscherin des mittleren Standortbereiches hervortritt.

Zur Höhenverbreitung der Buche schreiben Rubner und Reinhold (1960), dass diese eng mit dem Klima und der geographischen Lage gekoppelt ist. Die obere Grenze des Buchen-Vorkommens beträgt in Süd-Skandinavien 200 m ü. NN, im Harz 800 m ü. NN, im Schwarzwald 1450 m ü. NN, in den Südalpen und im Apennin 1800 m ü. NN. Ihr klimatisches Optimum findet sie im atlantisch geprägten Raum mit milden Wintern und nicht zu trockenen Sommern (Klimatyp VI: „typisches gemäßigtes Klima“ nach Walter et al. 1975). Die Buche fehlt in Gegenden mit stark kontinental getöntem Klima. Lange, strenge Winter und Sommertrockenheit scheinen ihre Verbreitung im Osten zu begrenzen (Dengler 1944, Röhrig u. Bartsch 1992, Tarasiuk 1999). Temperaturen unter -30 °C führen zu Kambiumschäden (Ebert 2003, Dengler 1944, Walter u. Breckle 1986, Rubner u. Reinhold 1960, Szafer 1966, Tarasiuk 1999). Spätfröste sind die größte Gefahr für Keimlinge und Blüte (Kirchner et al. 1911-1914, Dengler 1944, Röhrig u. Bartsch 1992).

Die Buche gilt als nicht homogene und sehr herkunftsreiche Baumart, d. h., es treten viele morphologische, phänologische und physiologische Differenzierungen sowie Resistenzmerkmale auf (Hjelmqvist 1940, Rzeźnik 1976, Kleinschmitt 1985, Kleinschmitt u. Svolda 1996, Teisser du Cros u. Thiebault 1988, Tarasiuk 1999, Tarasiuk u. Bellon 2002).

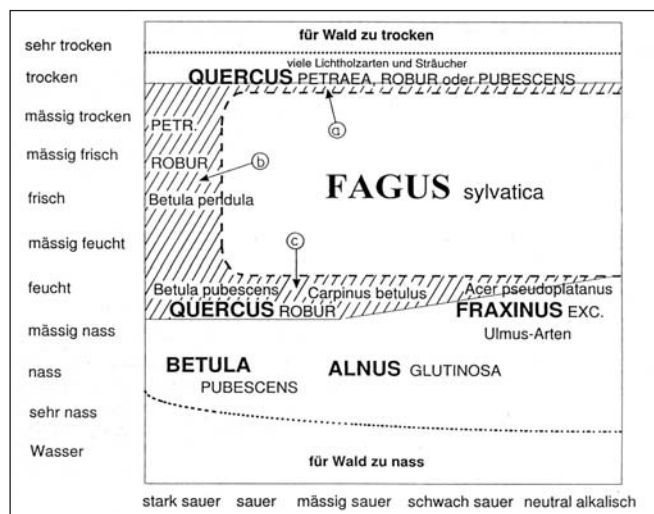


Abb. 3. Ökogramm der waldbildenden Baumarten der submontanen Stufe im gemäßigt-subozeanischen Klima Mitteleuropas (aus Leuschner 1997). Zusätzliche Bereiche der Buchenherrschaft im Vergleich zu Ellenberg (1996) werden durch schraffierte Bereiche gekennzeichnet. Hier kann die Buche bei fehlenden menschlichen Eingriffen und bei Vorliegen weiterer Voraussetzungen ebenfalls dominieren. Bereich a: Eichen-Hainbuchenwald; Bereich b: nährstoffarme und stark versauerte Standorte mit intakter Humusaufgabe; Bereich c: bodenfeuchte Standorte.

Ecogram of forest-composing tree species of the submontane altitudinal zone in the temperate-suboceanic climate of Central Europe (from Leuschner 1997). Additional areas of beech dominance in comparison with Ellenberg (1996) are highlighted through hatched zones. Without anthropogenic influence, beech is likely to dominate in these areas as well. Area a: Oak-Hornbeam Forest, area b: very acid nutrient-poor sites with intact humus layers; area c: moist sites.

Bezüglich der historischen Entwicklung der Ansichten über die für die Buche limitierenden Klima- und Standortfaktoren gibt Tabelle 1 einen umfangreichen Überblick.

Die erste wichtige Abhandlung über die Buchen-Verbreitung im Osten wurde im Jahr 1855 publiziert. De Candolle (1855) hat in seiner Arbeit „Geographie Botanique raisonnée“ einerseits die durchschnittliche Wintertemperatur (nicht geringer als -6,25 °C) und andererseits den Niederschlag und die Luftfeuchte (mindestens 7 Regentage im Monat) als die entscheidenden Faktoren für die Buchen-Verbreitung benannt. Für Grisebach (1884) war es vor allem die Länge der Vegetationsperiode, die nicht kürzer als 5 Monate sein sollte. Für Willkomm (1887) war der Grenzwert die Wintertemperatur (-5 bis -6,25 °C). Diese Ansicht haben Hempel und Wilhelm (1889) um den Einfluss des ozeanischen Klimas (milde Winter und keine Sommerhitze) ergänzt. Im Jahr 1889 legte Köppen den Verlauf der Buchen-Grenze mit der Februar-Isotherme für -2 °C zusammen. Als zusätzliche Faktoren wurden mittlere Januar-Temperatur (bis minimal -3 °C), Vegetationsperiode (mindestens 8 Monate mit Temperaturen über 10 °C) und Winterruhe (nicht länger als 3 Monate) benannt. Für Gayer (1898) hat die Winterkälte (Januar-Temperaturen bis -5 °C) im Zusammenhang mit Spätfrost und Sommertrockenheit (niedrige Luftfeuchtigkeit) die Buchen-Expansion im Osten gestoppt. Szafer publiziert im Jahr 1910, dass die östliche Verbreitungsgrenze der Buche und ihr Rückzug aus den postglazial (v. a. im Subboreal) bereits schon einmal erreichten Gebieten eng mit der Klimakontinentalität (Winterkälte, Sommertrockenheit, Niederschlagsmangel, Spätfrost) gekoppelt sind. Diese Theorie wurde danach vielfach unterstützt und weiter untermauert (z. B. von Rubner 1921, 1934, Steffen 1931, Hueck 1936, Hesmer 1937, Dengler 1944, Tschermak 1950, Rubner u. Reinhold 1960, Teissier



Tab. 1. Übersicht über die für die Buchen-Verbreitung im nordöstlichen Mitteleuropa als entscheidend erachteten Klima- und Standortfaktoren, geordnet nach Jahr und Autor.  
 Overview of essential climate and site factors that determine beech distribution in north-eastern Central Europe, arranged according to year and author.

| Autor                       | Niederschlag   | Temperatur   | andere Faktoren  |
|-----------------------------|--|--|--|
| de Candolle (1855)          | mind. 7 Regentage/Monat  | mittl. Wintertemperatur > -6,25 °C                                     | -----  |
| Grisebach (1884)            | -----  | -----  | Länge der Vegetationsperiode (mind. 150 Tage)  |
| Wilkomm (1887)              | -----  | mittl. Wintertemperatur -6,25 bis -5 °C                                | -----  |
| Hempel u. Wilhelm (1889)    | -----  | -----  | Länge der Vegetationsperiode (mind. 150 Tage)+ ozeanisches Klima                           |
| Köppen (1889)               | -----  | Januar Temp. > -3 °C; Februar Temp. > -2 °C                            | Länge der Vegetationsperiode mind. 8 Monate mit Temp. über 10 °C; Winterruhe max. 3 Monate |
| Szafer (1910)               | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Winterkälte, Spätfrost)  |  |  |
| Mayr (1925)                 | min. 250 mm. in der Vegetationsperiode   | Jahrestemp. 7-12 °C, Mai bis August 16-18 °C                           | Luftfeuchte Mai bis August mind. 70 %  |
| Woeikof (1910)              | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Winterkälte)   |  |  |
| Kirchner et al. (1911-1914) | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Winterkälte) + Spätfrost   |  |  |
| Hryniewiecki (1911)         | -----  | -----  | Hypsometrie (Lage ü. NN), Exposition   |
| Pax (1918)                  | min. 660mm/Jahr  | -----  | Hypsometrie (Lage ü. NN)   |
| Wangerin (1918)             | -----  | -----  | Länge der Vegetationsperiode   |
| Jedli_ski (1922)            | -----  | max. 3 Monate mit Temp. < 0°C; Mai-Temp. > 8 °C, Mai-Amplitude < 10 °C | Spätfrost (aber: Topographie und Standort können ungünstige Klimafaktoren entschärfen)     |
| Lämmermayr (1923)           | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Länge des Winters max. 4 Monate)   |  |  |
| Hueck in Lämmermayr (1923)  | -----  | Januar-Isotherme -2,5 °C   | -----  |
| Rubinstein (1923)           | -----  | mind. 210 Tage mit Temp. ≥ 5 °C  | -----  |
| Enquist (1929)              | -----  | mind. 217 Tage mit Temp. ≥ 7 °C oder 245 Tage mit Temp. ≥ 5 °C         | -----  |
| Steffen (1931)              | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Winterkälte), Januar-Temp. ≥ 4 °C, Länge der Vegetationsperiode  |  |  |
| Rubner (1934)               | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Winterkälte, Spätfrost)  |  |  |
| Goetz (1935)                | mind. 500-570 mm/Jahr  | -----  | Spätfrost, Topographie, Standort   |
| Hueck (1936)                | -----  | Januar-Temp. ≥ -3 °C   | -----  |
| Hesmer (1937)               | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Niederschlagsmangel, Winterkälte, Spätfrost), aber: Ostsee-Nähe, topographische Lage und Böden können ungünstige Klimafaktoren entschärfen |  |  |
| Ilinskij (1937)             | Niederschlag/Evapotranspiration ca. 100-120 %  | Jahresamplitude 15-25 °C, Wintertemperatur ca. 0 °C                    | -----  |
| Bertsch (1940)              | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Niederschlagsmangel, Winterkälte, Standort)  |  |  |
| Hjelmqvist (1940)           | mind. 550mm/Jahr   | mind. 213 Tage mit Temp. ≥ 7°C oder 216 Tage mit Temp. ≥ 6,5 °C        | Topographie und kein Stauwasser  |
| Dengler (1944)              | -----  | Winterkälte  | Spätfrost  |
| Teissier du Cros (1981)     | Klimakontinentalität (Sommer trockenheit, Niederschlagsmangel, Winterkälte, Spätfrost)   |  |  |
| Tarasjuk (1999)             | 320 mm von Mai bis Oktober   | max. 141 Tage/Jahr mit Temp. < 0 °C                                    | -----  |
| Hofmann (2001)              | mind. 550-580 mm/Jahr (für Buchendominanz)   | Juli-Mitteltemperatur < 18-19°C (für Buchendominanz)                   | Wintermilde, höhere Luftfeuchte  |

du Cros 1981). Auch Woeikof (1910) bestätigte Szafer's Meinung, zusätzlich nannte er aber noch das Bestandesmikroklima als wichtigen Unterstützungsfaktor.

Mayr (1925) beschrieb die Limitierungsfaktoren für *Fagetum*-Gesellschaften so: mittlere Jahrestemperatur 7-12 °C, Temperatur der Vegetationsperiode (Mai-August) 16-18 °C, Luftfeuchte der Vegetationsperiode mindestens 70 % und Niederschlag in der Vegetationsperiode mindestens 250 mm. Für Büsgen (in Kirchner et al. 1911) war die Hauptgefahr nicht Winterkälte, sondern Frühfrost.

Einen neuen Faktor, der inselartige Buchen-Vorkommen erklären könnte, hat Hryniewiecki (1911) mit der Lage ü. NN und der Exposition (Hypsometrie) eingeführt. Auch nach Pax (1918) spielt dieser Faktor die entscheidende Rolle, hier allerdings in Kombination mit mindestens 660 mm Jahresniederschlag. Davon abweichend ist nach Wangerin (1918) für das Überleben der Buche nur die Länge der Vegetationsperiode verantwortlich.

Jedliński (1922) beschrieb die optimalen Bedingungen für die Buche anhand seiner Forschungen in Süd-Polen (Lublin und Klempolnisches Hochland) so: kurze Winter (max. 3 Monate mit Temperaturen unter 0 °C) und in den Monaten März-September keine großen Temperaturamplituden. Die Mai-Temperaturen dürfen nicht unter 8° C sinken, und ihre Amplitude darf nicht größer als 10 °C sein. Der April soll nicht zu warm sein, da sonst die Gefahr besteht, dass Spätfroste zu diesem Zeitpunkt bereits ausgelebte Blätter besonders stark beschädigen.

Lämmermayr (1923) war überzeugt, dass die östliche Buchenwald-Grenze nur vom kontinentalen Klima abhängig ist. Für das damalige Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) machte er den Niederschlagsmangel (<500 mm/Jahr) und für Südost-Polen die Länge des Winters (maximal 4 Monate) verantwortlich. Hueck (in Lämmermayr 1923) versuchte, eine Analogie zwischen Buchen-Grenze und -2,5 °C-Januar-Isotherme zu finden. Nach Rubinstein (1923) wächst Buchen-Wald dort, wo Minimaltemperaturen von 5 °C nicht länger als 210 Tagen herrschen. Eine Isolinie, die mindestens 245 Tage im Jahr eine Temperatur über 5 °C kennzeichnet, soll nach Enquist (1929) die Buchen-Grenze in Nordost-Europa markieren.

Auch lokale Bedingungen (Topographie und Standort) können die klimatische Resistenz/Sensibilität deutlich beeinflussen. Goetz (1935) definierte den Erfolg der Buche als Zusammenspiel zwischen Bodenbedingungen (Moränenböden), Topographie, Niederschlag (mindestens 500-568 mm/Jahr) und geringer Spätfrostgefahr. Die Kontinentalität (als Begrenzungsfaktor) bzw. die Einflüsse der Ostsee, der topographischen Lage und des Bodens (als begünstigende Gegenwirkungen) entscheiden nach Hesmer (1937) über den Erfolg der Buche.

Ilnskij (1937) nannte die Buche „ein Kind des ozeanischen Klimas“. Er bezeichnete die Trockenheit als Hauptgefahr für die Art. Bertsch (1940) sah den Klimaeinfluss und nicht passende Standorte als Ursache für Lücken im Vorkommen der Buche in Ost-Deutschland und Nord-Polen. Für Hjelmqvist (1940) spielt neben dem Niederschlag (mindestens 550 mm/Jahr) und dem Standort (Stauwasserfreiheit, Moränenböden) auch die Temperatur eine entscheidene Rolle. Diese soll an mindestens 213 Tagen nicht unter 7 °C (oder an mindestens 216 Tagen nicht unter 6,5 °C) sinken. Außer der Klimakontinentalität hat Dengler (1944) auch den Spätfrost und die extreme Winterkälte (unter -35 °C, wie in den Wintern 1928/1929 und 1941/1942) als Ursachen für den Misserfolg der Buche in Osten genannt.

Molotkov (1966), der die Buche in der Ukraine untersuchte, war überzeugt, dass sie in Polen nur ihre synökologische, auf keinen Fall aber ihre physiologische Grenze erreicht. Die kontinentaleren Bereiche in Polen sind demnach gar nicht so ungünstig für die Buche wie vermutet, was durch die verschiedenen Buchen-Inseln im sogenannten „buchenfreien“ Gebiet ganz offensichtlich bestätigt wird (siehe Abb. 2 und 4 sowie Gostynska-Jakuszevska 1976).

Nach Huntley et al. (1989) beträgt die optimale Temperatur für Buchen-Wälder im Januar ca. -1 °C und im Juli etwa 18 °C, die Jahresdurchschnittstemperatur liegt nach Ebert (2003) zwischen 7 und 9 °C. Die günstigste Niederschlagsmenge beträgt zwischen 700 und 1000 mm/Jahr (Dengler 1944, Huntley et al. 1989, Röhrig u. Bartsch 1992, Ebert 2003). Sehr wichtig besonders in Gebieten mit Regendefizit ist eine hohe Luftfeuchtigkeit. Die Länge der Vegetationsperiode sollte nicht kürzer als 5 Monate bzw. etwa 150 Tage sein (Bohn u. Neuhäusl 2000/2003, Ebert 2003).

Angesichts dieser äußerst vielseitigen, vielleicht sogar unübersichtlichen Sammlung von Meinungen, Ansätzen und Forschungsergebnissen entsteht der Eindruck, dass es seit über 150 Jahren offenbar kaum gelungen ist, die klimatischen Faktoren zu verstehen, die das Vorkommen dieser Baumart steuern. Die einfachste Lösung, das

Verbreitungsgebiet mit nur einem einzigen Klimafaktor zu korrelieren, lässt sich nicht bestätigen. Gerade der aktuelle polnische Klimaatlas (Kozłowski u. Michalska 2001) revidiert einige gängige Vorstellungen von der klimatischen Limitierung der nordöstlichen Buchen-Vorkommen.

Beispielsweise kommt die für die Buche als „minimal“ erachtete Jahresniederschlagsmenge von etwa 500 mm (s. Tab. 1) nach dem 2001er Klimaatlas in Polen nur in einem sehr kleinen Gebiet um das westpolnische Poznan herum vor. Für die restliche Fläche Polens ist der Niederschlag größer als 500 mm. Im Gegensatz dazu ist die 500 mm-Isolinie des Jahresniederschlags in bisherigen Veröffentlichungen als geschlossene Linie quer durch Zentral- und Ostpolen eingezeichnet, was so nicht (mehr?) stimmt. Ein Zusammenhang zwischen diesem Faktor und dem Vorkommen oder Fehlen der Buche kann also nicht abgeleitet werden.

Die höchste Spätfrostgefahr (laut Tab. 1 häufig als wichtigster Limitierungsfaktor im Nordosten angesehen) herrscht in Polen nicht etwa in den Karpaten oder in Ost-Polen an der ukrainischen und weißrussischen Grenze, sondern in den relativ küstennahen Gebieten Pommerns (Regionale Forstverwaltung Gdansk und Szczecin), die heute für ihre ausgedehnten Buchen-Wälder bekannt sind. Hierbei könnte eine Rolle spielen, dass die hohe Luftfeuchte in Küstennähe die auftretenden Spätfroste eventuell kompensiert.

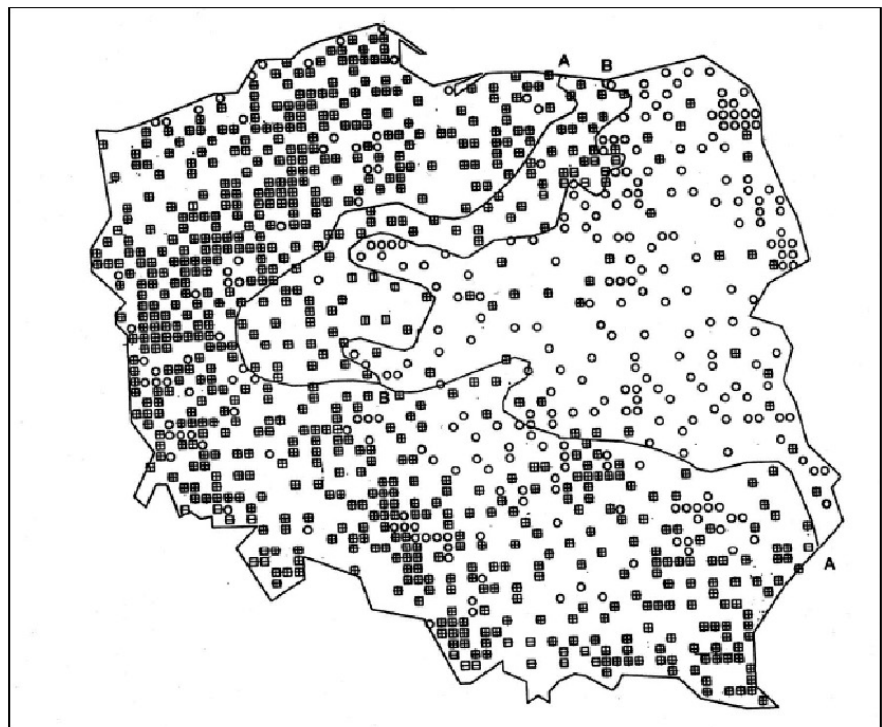


Abb. 4. Wirtschaftliche Bezirke (Teile eines Forstamtes) mit Buchen-Beständen, nach Niederschlagsmengen während des Sommerhalbjahres und Anzahl der Frosttage gegliedert. Die Linie A-A kennzeichnet die östliche Buchenverbreitungsgrenze nach Szafer und Zarzycki (1972), die Linie B-B die östliche Buchenverbreitungsgrenze nach Tarasiuk (1999, erweitert um eingebürgerte Buchen-Vorkommen). Das natürliche Buchenwaldareal (Buchenwaldareal) erstreckt sich westlich der Linie B-B-A, das anthropogene Areal (Buchenexistenzgebiet) östlich der Linie B-B-A.

Management districts (parts of a forest administration district) with beech stands classified according to the amount of precipitation during the summer, and number of days with frost. Line A-A reflects the eastern distribution boundary according to Szafer and Zarzycki (1972), line B-B shows the eastern distribution boundary according to Tarasiuk (1999, with introduced beech stands). The natural beech forest areal (beech dominance area) is located on the western side of line B-B-A and the anthropological areal (beech existence area) on the eastern side of line B-B-A.

- Mind. 320 mm Niederschlag (April-Okt.) und max. 141 Tagen im Jahr mit Tiefsttemperaturen unter 0°C. Min. precipitation (Apr-Oct) 320 mm, max 141 days with min temperature below zero °C.
- ▣ Mind. 320 mm Niederschlag (April-Okt.) und über 141 Tagen im Jahr mit Tiefsttemperaturen unter 0°C. Min precipitation (Apr-Oct) 320 mm and more than 141 days with temperatures below zero degrees.
- ▢ Unter 320 mm Niederschlag (April-Okt.) und max. 141 Tagen im Jahr mit Tiefsttemperaturen unter 0°C. Less than 320 mm precipitation (Apr-Oct) and max 141 days with temperatures below zero.
- Keine Buchenbestände. No beech stands.

Auch extreme Wintertemperaturen eignen sich kaum als Erklärung. Normalerweise sind die mittleren minimalen Wintertemperaturen in Polen nicht geringer als  $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ , die absoluten Minima liegen deutlich unter  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$  (auch in Gebieten mit Buche). Extreme Winterfröste können in Polen immer wieder und räumlich relativ gleich verteilt auftreten, wie z. B. im Januar 1987, wo landesweit zwischen  $-32$  und  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  gemessen wurden. Den Buchen-Vorkommen hat dies offenbar nicht geschadet. Allerdings wird in historischen Arbeiten (selten) von einer Schädigung von Alt-Buchen durch extreme Wintertemperaturen berichtet, die u. a. zu direktem Absterben bzw. Frostkernbildung führten (Markgraf 1932, Groß 1934, Rubner und Reinhold 1960). Wahrscheinlich war nicht nur die absolute Minusmarke der Temperatur in den „Sibirischen Wintern“ von 1928/1929 und 1941/1942 für diese Buchen-Schäden verantwortlich, sondern auch die Dauer der Kälte, die Windstärke und die große Lichtintensität, die zu Frostrocknis führen kann (Lerch 1991).

Ähnliche Aussagen lassen sich anhand des polnischen Klimatlas (Kozłowski u. Michalska 2001) auch zu anderen Klimafaktoren machen (Jahresdurchschnittstemperatur, Vegetationszeittemperatur, Dauer der Vegetationsperiode, Januar- bzw. Februar-Isotherme). Festzuhalten bleibt: Kein Faktor allein determiniert das Verbreitungsmuster der Buche. Wahrscheinlicher ist dagegen das Zusammenspiel verschiedener Faktoren.

Wie bereits erwähnt, trug Tarasiuk (1992, 1999) mit seinen ausführlichen Arbeiten dazu bei, das bisherige Bild zur Buchen-Verbreitung in Polen zu korrigieren (s. Abb. 4 u. Kap. 2). Das von Tarasiuk (1999) beschriebene Buchen-Areal, das nach Osten hin weit über die als „natürlich“ angenommenen Verbreitungsgebiete hinausgeht, weicht beträchtlich von der „offiziellen“ Buchenverbreitungsgrenze nach Szafer und Zarzycki (1972) ab (s. Abb. 2 u. 4). Letztere gilt heute für die polnischen Forstbehörden und spielt z. B. bei Samenregionalisierung und Bestandesbegründung eine Rolle.

Tarasiuk (1992, 1999) untersuchte die Forsteinrichtungsdaten aus ganz Polen (insgesamt 120.000 Waldbestände mit Buche) auch hinsichtlich ihrer möglichen Abhängigkeit von 16 der wichtigsten Klimafaktoren, welche das Buchen-Vorkommen beeinflussen könnten. Im Ergebnis dieser bisher größten und statistisch gut abgesicherten Untersuchung zur Buchen-Verbreitung in Polen wurden die Niederschlagsmenge (mindestens 320 mm zwischen Mai und Oktober) und die Anzahl der Tage mit Minustemperaturen (bis maximal 141 im Jahr) als Grenzwerte für den Buchen-Wald im Osten herausgearbeitet. Als weitere Faktoren mit sehr großem Einfluss auf die Buchen-Existenz, die aber auch sehr schwer zu quantifizieren und zu beurteilen seien, nannte Tarasiuk (1999) das Bestandesmikroklima und den Standort. Auch er konstatiert, dass ungünstige Auswirkungen des einen Faktors durch positive Wirkungen anderer Faktoren kompensiert werden können. Danach gibt es auch in Ost- und Nordostpolen jede Menge Standorte mit für die Buche optimalen Klimabedingungen, auch wenn sie dort momentan noch nicht überall stockt (Abb. 4). Somit untermauert Tarasiuk (1989, 1992, 1999) speziell für Polen die Theorie, dass sich das Buchen-Vorkommen noch nicht im Gleichgewicht mit dem Klima befindet und die Buchen-Migration nach Osten noch nicht abgeschlossen ist (Huntley et al. 1989, Matuszkiewicz 2001). Ob diese Ansicht unabhängig von der waldbaulichen Einbringung der Buche in diese Gebiete durch den prognostizierten Klimawandel als überholt anzusehen ist (IPCC 2001, Klein Tank u. Können 2003, EAA 2004, EAA 2005), muss hier zunächst noch offen bleiben.

Bezüglich der Standortsbindung der Buche mehrten sich in der jüngeren Literatur generell die Hinweise dafür, dass lange Zeit vertretene Auffassungen revidiert werden sollten und sich das Ökogramm (vgl. Abb. 3) bzw. das Standortsspektrum der Buche in verschiedene Richtungen erweitern lässt. Das betrifft sowohl die Toleranz gegenüber trocken-armen Bodenbedingungen als auch die

Toleranz gegenüber Nässe. Kölling et al. (2005) argumentieren, dass als standörtlicher Ausschlussgrund für die Buche letztlich nur fehlende Wasserspeicherkapazität (Sand, Fels) oder fehlendes pflanzenverfügbares Wasser (Tonböden) übrig bleiben.

So sollte nach Kölling et al. (2005) die Trockengrenze der Buche in Mittel- und Ostdeutschland noch weiter in die Trockengebiete hinein verschoben werden. Nach den Untersuchungen von Hertel et al. (2004) aus dem mitteldeutschen Trockengebiet wird diese Grenze in Deutschland anscheinend nirgendwo erreicht.

Auch in atlantischeren Gebieten wie dem nordwestdeutschen Tiefland kam es in den letzten Jahren aufgrund verschiedener Untersuchungen (z. B. Jahn 1979, 1983, Leuschner et al. 1993, Leuschner 1994, 1997, Hanstein 2000) zu einer Neubewertung der ökologischen und waldbaulichen Rolle der Buche. Diese mündeten in der Erkenntnis, dass viele bisher als nicht buchenfähig angegebene Standorte (z. B. Sandböden der Lüneburger Heide) tatsächlich Buchen-Wald tragen können. Einige Korrekturen sind auch bezüglich der Nässe-toleranz der Buche angebracht. Bodennasse Standorte wurden bisher immer als buchenfrei angesehen und tatsächlich lassen sich viele Beispiele dafür finden, dass die Buche bei zu langem Grund- oder Stauwassereinfluss abstirbt. Dennoch muss man davon ausgehen, dass die Nässeverträglichkeit der Buche lange Zeit unterschätzt wurde. Im atlantisch geprägten nordwestdeutschen Tiefland gibt es durchaus Beispiele dafür, dass die Buche auf stärker vernässeten, grund- und stauwasserbeeinflussten Böden zu finden ist und bei fehlender Bewirtschaftung sogar dominanzfähig wird (z. B. Schmidt 2000; Naturwälder Hasbruch und Pretzter Landwehr). Somit ließe sich die deutschlandweit geringe Anzahl von Buchen-Beständen auf nassen Böden (auch) nutzungsbedingt erklären. Weiterhin werden Buchen-Bestände aus den Rhein-Auwäldern in Baden-Württemberg beschrieben (z. B. Volk u. Kettering 1998, Volk 2001). Im damaligen Ostpreußen (Kaliningrader Bezirk, Warmia und Mazury) berichtete Groß (1934) von einem allerdings bereits abgeholzten Buchen-Bestand in einem Auwald (Grebener Wald), von einem Standort also, für den Buchen-Vorkommen „reichlich ungewöhnlich“ seien.

Von großer Bedeutung für Buchenbestände und auch für Einzelbäume sind lokale Faktoren, die das Mikroklima beeinflussen. Elemente wie Oberflächenform, Exposition, Hangneigung und Seennähe können dämpfend oder verstärkend auf Temperaturverlauf, Luftfeuchte und Bodenwasserregime wirken und über den Erfolg der Buche am jeweiligen Standort entscheiden.

## 6 Relevanz des „Herkunftsfaktors“

Ein weiterer Faktor, der einige Beachtung verdient, ist die genetisch bedingte, ökophysiologische Anpassungsfähigkeit verschiedener Buchen-Provenienzen an die herrschenden Umweltbedingungen. Obwohl man mit DNA-Markern bei der Buche bislang keine genetischen Herkunftsdifferenzen feststellen konnte (Vornam 2004), sind die anhand phänotypischer Merkmale definierten Provenienzen längst bekannt und untersucht (Engler 1908, Hjelmqvist 1940, Rzeznik 1976, Tarasiuk et al. 1998, Kleinschmitt 1985, Tognetti et al. 1995, Schraml u. Rennenberg 2002, Chmura u. Rożkowski 2002, Višnjić u. Dohrenbusch 2004).

So charakterisierte Sułkowska (1994) polnische Samenbuchen-Bestände und stellte dabei fest, dass diese unter recht unterschiedlichen Klimabedingungen gedeihen können. Die mittlere Jahrestemperatur schwankte nach diesen Untersuchungen zwischen  $3,6$  und  $8,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ , die Januar-Temperatur zwischen  $-6,4$  und  $-0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , der Jahresniederschlag zwischen  $525$  und  $850\text{ mm}$  und die Länge der Vegetationsperiode zwischen  $175$  und  $235$  Tagen. In diesem Sinne bezeichnete Dzwonko (1990) die Rotbuche als „extrem anpassungsfähig“.

Im Gegensatz zu den Unterschieden zwischen einzelnen Provenienzen sind genetische Unterschiede innerhalb von Beständen mit entsprechenden Verfahren gut untersucht (Müller-Starck u. Ziehe 1991, Turok 1993, Starke et al. 1995, Ziehe et al. 1996, Konnert et al. 2000).

Man kann also ableiten, dass „Buche nicht gleich Buche ist“ (Bolte 2005). Dementsprechend verlaufen Ansiedlungsversuche mit Jungbuchen verschiedener Herkünfte unter unterschiedlichen groß- und mikroklimatischen Bedingungen auch ganz unterschiedlich. Hilfreich für das Verständnis ist hier das Modell von Otto (1994, 1995, s. Abb. 5), der für alle Baumarten einen Optimal-, einen Suboptimal-, einen Grenz- und einen Ausmerzungsbereich definiert, in denen Ansiedlungsversuche jeweils unterschiedlichen (bei der Buche stark provenienzabhängigen) Erfolg haben. Dementsprechend ist auch die Rolle, welche die Buche in einzelnen Waldbeständen spielen kann – von der „aggressiven“ Hauptbaumart (Buchendominanz) über die gedrückte Nebenbaumart bis hin zu einzelnen Vorposten (Buchenexistenz) – nicht überall die gleiche. Es ist notwendig, diese Auffassung um einen noch zu wenig untersuchten genetischen Herkunftseffekt zu ergänzen.

Auch biotische und abiotische Störfaktoren beeinflussen den Lebenszyklus der Buche maßgeblich. Besonders die Naturverjüngung besitzt nicht nur eine Schlüsselfunktion für die zukünftige Zusammensetzung des Bestandes, sie ist gleichzeitig auch die sensibelste Phase der Waldentwicklung. Nun sind Vollmastjahre (von denen sich die größte Hoffnung auf Bestandesverjüngung herleitet) bei der Buche besonders außerhalb des ökologischen Optimums relativ selten. Etwa alle 10-15 Jahre fruktifizieren die Buchen am nordöstlichen Arealrand in großen Mengen (Schwappach 1895, Groß 1934), im westmitteleuropäischen Arealzentrum dagegen häufiger (Kirchner et al. 1911-1914, Borchers 1954, Hase 1964, Wachter 1964, Schmidt 2006). Vor dem Hintergrund der recht seltenen Vollmasten haben Halbmasten (etwa alle 5-7 Jahre) eine umso größere Bedeutung für die insgesamt gute Verjüngungsleistung der Buche im Nordosten. Die Fruktifikationshäufung sollte also nicht als absoluter Begrenzungsfaktor angesehen werden. Die größte Gefahr kommt erst nach der Fruktifikation. Die ohnehin schon raren Bucheckern besitzen eine unbestreitbare Attraktionskraft für Vögel und Säugetiere. Keimlinge und Sämlinge sind durch Spätfrost und Frühjahrs-trockenheit zusätzlich gefährdet. Die überlebenden Pflanzen müssen sich in den folgenden Jahren gegen den Wildverbiss und starke Konkurrenz (von der Vergrasung und anderen Baumarten) durchsetzen. Statistisch gesehen, vergehen wiederum ca. 10 Jahre bis zum nächsten Vollmastjahr – ohne Erfolgsgarantie! Solch ein pessimistisches Szenario ist bestimmt nicht unrealistisch oder selten. Will man die Buchen-Naturverjüngung unter diesen Bedingungen forstlicherseits unterstützen, sind in ganz besonderem Maße neuere Daten und Erkenntnisse in Theorie und Praxis gefragt.

## 7 Einfluss des prognostizierten Klimawandels

Inwiefern der prognostizierte Klimawandel bisher unbekanntem Ausmaßes generell zu einer Einengung des Buchen-Areals in ganz Europa führt, wurde in der letzten Zeit teilweise kontrovers diskutiert. Dabei waren einige Autoren der Meinung, dass sich das Klima in Zukunft nicht grundsätzlich „buchenfeindlicher“ gestalten muss und sich die Buche auf vielen Standorten an die geänderten Wachstumsbedingungen anpassen könnte (Felbermeier 1994, Ammer et al. 2005). Andere Autoren äußerten sich in diesem Punkt pessimistischer (Rennenberg et al. 2004). Eine nach Höhenlage differenzierte Sicht vertreten Dittmar et al. (2003), die zwar seit etwa 1950 für alle mitteleuropäischen Tiefland-Buchenwälder verbesserte Wachstumstrends feststellten, in größeren Höhen jedoch eine reduzierte ökologische Fitness der Buche (durch Ozon-Schäden u. a.).

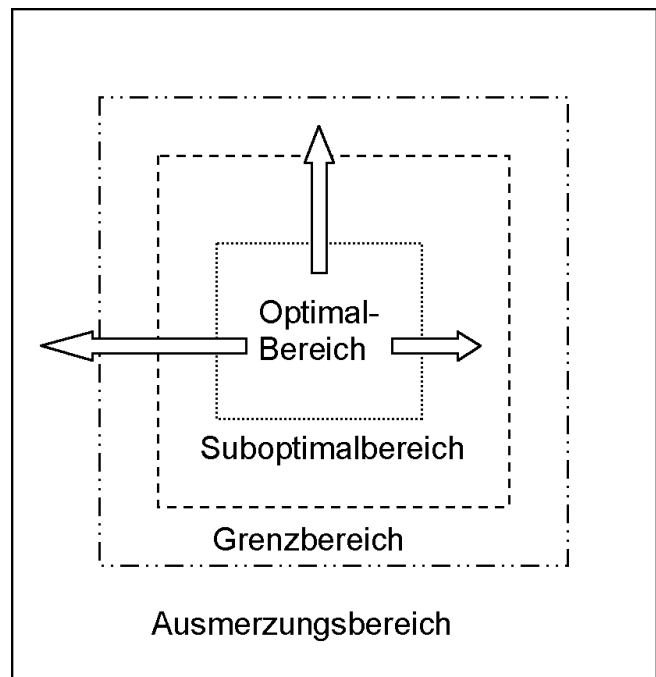


Abb. 5. Schema der Anpassung von Baumarten an den Komplex abiotischer und biotischer Umweltbedingungen (aus Otto 1994, 1995). **Optimalbereich:** Nur wenige Siedlungsversuche scheitern. Die Artansprüche werden optimal erfüllt. Störungen sind selten und können das dynamische Geschehen variieren, aber kaum grundlegend verändern. **Suboptimalbereich:** Mehrere bis viele Siedlungsversuche scheitern. Die Ansprüche werden nicht voll erfüllt. Minimalfaktoren können u. U. kompensiert werden. Störungen haben größeren Einfluss und können die Entwicklungsdynamik für längere Zeit, aber nicht endgültig verändern. **Grenzbereich:** Die meisten Siedlungsversuche scheitern. Die Art kann nur beim Zusammentreffen günstiger Umstände während längerer Zeit überleben. Störungsfaktoren werden zu einem maßgeblichen Einflussfaktor. Sie können Sukzessionen erheblich beeinflussen und in verschiedene Richtungen lenken. **Ausmerzungsbereich:** Alle Siedlungsversuche scheitern. Die Umweltbedingungen erlauben der betreffenden Art nicht, zu existieren. Störungen haben vernichtende Wirkung. Diagram presenting the adaptation scheme of tree species to abiotic and biotic environmental conditions (from Otto, 1994, 1995). **Optimum area:** Only few establishment attempts fail. The species' site requirements are completely satisfied. Disturbances are rare, if they occur they can slightly change the dynamic processes, but not in a fundamental way. **Sub-optimum area:** Some to many establishment attempts fail. The site requirements are not completely satisfied. Minimum factors can probably be compensated. Disturbances have a greater impact and can alter successional dynamics temporarily, but not fundamentally. **Limit/Border area:** A majority of establishment attempts fail. The species can establish permanently only under the occurrence of convenient conditions. Disturbances have significant impacts and can alter and re-direct succession processes. **Excision area:** All establishment attempts fail. Environmental conditions impede the existence of the species. Disturbances have fatal impacts.

Im Falle einer Temperaturerhöhung mit gleichzeitiger Niederschlagsvermindung im östlichen Mitteleuropa ist ein Anstieg des Trockenheitsrisikos mit einer Häufung von Witterungs- und Wetterextremen wie Hitze und Trockenperioden zu erwarten. Die Reaktionen der Baumarten auf die möglicherweise sehr rasch auftretenden Änderungen sind weitgehend unbekannt. Forschungen zu diesen Fragestellungen werden daher dringend benötigt (vgl. Czajkowski u. Bolte 2004, Czajkowski et al. 2005, Czajkowski u. Bolte 2006).

Angesichts der bestehenden Unsicherheiten muss am Ende allerdings die Frage gestellt werden, ob der Verlauf der nordöstlichen Buchenwald-Grenze in Europa sich überhaupt genau definieren

lässt. Tarasiuk (1999) meint dazu, dass Polen ein Gebiet ist, das zwischen Wäldern „mit“ und „ohne“ Buche liegt. Heutzutage, wo Perfektion, Genauigkeit und Informationsflüsse kaum Grenzen zu haben scheinen, klingt diese Antwort unpassend. Möglicherweise ist sie im Moment aber die einzig richtige.

### Danksagung

Der Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) unterstützte die vorgelegte Studie in Rahmen des Promotionsstipendiums für Dipl.-Forsting. (Univ.) Tomasz Czajkowski. Frau Prof. Dr. Gina Hannon, SLU Southern Swedish Forest Research Center Alnarp (Schweden), gab Hinweis zur Waldgeschichte der Buche in Südschweden und sah die englische Zusammenfassung durch. Herr Prof. Dr. Helge Bruelheide und Dr. Erik Welk, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, stellten eine neue Arealkarte für die Buche zur Verfügung. Frau Marianna Holzhausen, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Waldökologie und Waldinventuren, Eberswalde, lieferte das Kartenlayout der Arealkarte. Die Autoren danken allen genannten Personen und Institutionen für ihre Hilfe.

### Literatur

- Abromeit, J. 1912. Die Vegetationsverhältnisse von Ostpreußen. Englers Botan. Jahrb. 46, 65-101
- Ammer, C., Albrecht, L., Borchert, H., Brosinger, F., Dittmar, C., Elling, W., Ewald, J., Felbermeier, B., von Gilsa, H., Huss, J., Kenk, G., Kölling, C., Kohnle, U., Meyer, P., Mosandl, R., Moosmayer, H.-U., Palmer, S., Reif, A., Rehfuess, K.-E., Stimm, B. 2005. Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa. Kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von Rennenberg et al. (2004). Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 176, 60-67
- Bertsch, K. 1940. Geschichte des deutschen Waldes. Fischer, Jena
- Björkman, L. 1997. The role of human disturbance in the lokal Late Holocene establishment of *Fagus* and *Picea* forests at Flahult, western Småland, southern Sweden. Veget. Hist. Archaeobot. 6, 79-90
- Björkman, L. 1999. The establishment of *Fagus sylvatica* at the stand-scale in southern Sweden. The Holocene 9, 237-245
- Björkman, L., Bradshaw, R. 1996. The immigration of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* into a natural forest stand in Southern Sweden during the last 2000 years. Journal of Biogeography 23, 235-244
- Björse, G., Bradshaw, R. 1998. 2000 years of forest dynamics in southern Sweden: suggestions for forest management. For. Ecol. Manage. 104, 15-26
- Bohn, U., Neuhäusl, R. 2000/2003. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Teil 1-3. BfN-Schriftenvertrieb im Landwirtschaftsverlag, Münster
- Bolte, A. 2005. Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. AFZ/DerWald. 20, 1077-1078
- Borchers, K. 1954. Zur Technik der Buchennaturverjüngung in Niedersachsen. Forst- u. Holz w. 9, 416-421
- Bradshaw, R.H.W. 2005. What is a natural forest? In: Stanturf, J.A., Madsen, P. (eds.). Restoration of boreal and temperate forests. CRC Press, Boca Raton-London-New York-Washington D.C., 15-30
- Bradshaw, R., Holmqvist, B.H. 1999. Danish forest development during the last 3000 years reconstructed from regional pollen data. Ecography 22, 53-62
- Bradshaw, R.H.W., Lindbladh, M. 2005. Regional spread and stand-scale establishment of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in Scandinavia. Ecology 86, 1679-1686
- BWI [Bundeswaldinventur] 2006. Online unter: www.bundeswaldinventur.de
- Caspary, R. 1864. Über die Flora der Provinz Preußen. Festgabe für die Mitglieder der 24. Versammlung deutscher Land- und Forstwirte zu Königsberg i. Pr., 165-227
- Chmura, D., Rożkowski, R. 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. Silvae Genetic. 51, 123-127
- Czajkowski, T., Bolte, A. 2004. Waldökologische Untersuchungen zur Buchen-Naturverjüngung an der östlichen Buchenwald-Verbreitungsgrenze in Deutschland und Polen. Tagungsbericht der Jahrestagung 2003 der Sektion Waldbau im DFFV, Birmensdorf (Schweiz), 64-72
- Czajkowski, T., Bolte, A. 2006. Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 177, 30-40
- Czajkowski, T., Kühling, M., Bolte, A. 2005. Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 176, 133-143
- De Candolle, A. 1855. Geographie Botanique raisonnée. Paris et Genève
- Dengler, A. 1944. Waldbau auf ökologischer Grundlage. 3. Aufl. Springer, Berlin
- Diekmann, M., Eilertsen, O., Fremstad, E., Lawesson, J.E., Aude, E. 1999. Beech forest communities in the Nordic countries – a multivariate analysis. Plant Ecology 140, 203-220
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W. 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendrocronological study. For. Ecol. Manage. 173, 63-78
- Dreimanis, A. 2004. Europäische Wurzeln der Forstwirtschaft in Lettland. AFZ/DerWald 59, 514-515
- Dreimanis, A. 2005. Dižskābaržu mežaudžu ražība Šķēdes novadā. LLU Raksti 16 (311), 3-9
- Drude, O. 1896. Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart
- Dzwonko, Z. 1990. Ekologia. W: S. Białobok. Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.). PWN, Warszawa-Poznań
- European Environmental Agency (EAA) 2004. Impacts of Europe's changing climate – an indicator-based assessment. EAA-Report 2/2004, Luxembourg
- European Environmental Agency (EAA) 2005. Climatic change and a European low-carbon energy system. EAA-Report 1/2005, Luxembourg
- Ebert, H. P. 2003. Die Behandlung von häufig vorkommenden Baumarten. 3. Aufl. Schriftr. Fachhochschule Rottenburg a. Neckar, Hochschule für Forstwirtschaft
- Ellenberg, H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart
- Engler, A. 1908. Tatsachen, Hypothesen, und Irrtümer auf dem Gebiete der Samen-Provenienz-Frage. Forstw. Cbl. 30, 295-314
- Enquist, F. 1929. Studien über gleichzeitige Änderungen von Klima und Vegetation. Svensk Geogr. Årsbok
- Enquist, F. 1933. Baumgrenzenuntersuchungen. Svenska Skogvårdsföreningens Tidskrift
- Felbermeier, B. 1994. Die klimatische Belastbarkeit der Buche. Forstw. Cbl. 113, 152-174
- Firbas, F. 1952. Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Zweiter Band: Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. Fischer, Jena
- Gayer, K. 1886. Der gemischte Wald. Parey, Berlin
- Gayer, K. 1898. Der Waldbau. 4. Aufl. Parey, Berlin
- Gerassimov, D.A. 1930. On the age of Russian peat bogs. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. 52, 19-46
- Goetz, J. 1935. Buk (*Fagus silvatica* L.) w poznańskim na wschodnim pograniczu swego rozmieszczenia. Prace 1-go polskiego Naukowego Zjazdu Leśniczego. Poznań
- Gostyrńska-Jakuszczyńska, M. 1976. Atlas rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce. PWN, Poznań-Warszawa
- Grisebach, A. 1872. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Engelmann, Leipzig (2. Aufl. 1884)
- Groß, H. 1934. Die Rotbuche in Ostpreußen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwes. 66, 622-651
- Hannon, G.E., Bradshaw, R., Emborg, J. 2000. 6000 years of forest dynamics in Suserup Skov, a seminatural Danish woodland. Global Ecology & Biogeography 9, 101-114
- Hanstein, U. 2000. Vom Geheimnis des Alterns – am Beispiel nordwestdeutscher Tiefland-Buchenwälder. Forst u. Holz 55, 477-480
- Hase, W. 1964. Die Buchenmast in Schleswig-Holstein und ihre Abhängigkeit von der Witterung. Mitt. Deutsch. Wetterdienst 31
- Hempel, G., Wilhelm, K. 1889. Die Bäume und Sträucher des Waldes. Hölzer, Wien
- Hertel, D., Coners, H., Muhs, A., Schipka, F., Strobel, J. 2004. Zur Trockengrenze der Buche in Mittel- und Ostdeutschland: Eine ökosystemare Transektstudie an Buchen-Altbeständen. Ber. LA Umweltsch. Sachs.-Anh. SH2, 28-37
- Hesmer, H. 1937. Die heutige Bewaldung Deutschlands. Parey, Berlin
- Hjelmqvist, H. 1940. Studien über die Abhängigkeit der Baumgrenzen von den Temperaturverhältnissen unter besonderer Berücksichtigung der Buche und ihrer Klimarassen. Blom, Lund
- Höck, F. 1896ff. Studien über die Verbreitung der Waldpflanzen Brandenburgs. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg. 37ff.
- Hofmann, G. 1996. Vegetationswandel in den Wäldern des nordostdeutschen Tieflandes. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holzwirtschaft 185, 45-72
- Hofmann, G. 2001. Mitteleuropäische Waldökosysteme in Wort und Bild. CD-Rom AFZ/DerWald Sonderausgabe, 94 S.
- Hofmann, G., Pommer, U. 2005. Das natürliche Waldbild Brandenburgs. AFZ/DerWald 60, 1211-1215

- Hryniewiecki, B. 1911. Wschodnia granica buka w Europie. Kosmos 36, 225-242, Lwow
- Hueck, K. 1923. In: Lämmermayr, L. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär: eine pflanzengeographische Studie. Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin
- Hueck, K. 1936. Pflanzengeographie Deutschlands. Bermühler, Berlin-Lichterfelde
- Huntley, B., Bartlein, P.J., Prentice, I.C. 1989. Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography* 16, 551-560
- Hussendörfer, E. 2004. Herkunftssicherung und Zertifizierung von forstlichem Vermehrungsgut – Tagungsbericht. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt, Baden-Württemberg, Freiburg
- Ilinskij, A.P. 1937. Rastitiel'nost' ziemnogo szara. Moskwa–Leningrad Institut für Geobotanik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Arbeitsgruppe Chorologie und Biogeographie der Gefäßpflanzen 2006. Arealkarte von *Fagus sylvatica L.* in Europa. Digitaler Kartensatz, Halle.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2001. Synthesis Report, Geneva, Switzerland
- Jahn, G. 1979. Zur Frage der Buche im nordwestdeutschen Flachland. *Forstarchiv* 50, 85-95
- Jahn, G. 1983. Die Buche auf dem Vormarsch im Flachland des nordwestlichen Mitteleuropas. *Forst- u. Holzwirt* 38, 142-145
- Jahn, G. 1990. Landschaft und Wald im Wandel der Zeiten. *Forst u. Holz* 3, 53-58
- Jalas, J., Suominen, J. 1972ff. Atlas Florae Europaeae. I. ff. Helsinki (Akateeminen Kirjakauppa)
- Jedliński, W. 1922. O granicach naturalnego zasięgu buka, jodły i świerka. Zamość
- Klein Tank, A.M.G., Können, G.P. 2003. Trends in indices of daily temperature and precipitation extremes in Europe 1946-1999. *Journal of Climate* 16, 3665-3680
- Kirchner, v. O., Loew, E., Schröter, C. 1911-1914. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Teil 2, Abt.1, Bogen 1-18, Cupuliferae, Stuttgart
- Kleinschmitt, J. 1985. Results of beech (*Fagus sylvatica L.*) provenance experiments in northern Germany. Symposium Verbesserung und Waldbau der Buche. In: Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holz. 150, 65-74
- Kleinschmitt, J., Svolba, J. 1996. Ergebnisse der Buchenherkunftsversuche von Krahl-Urban. *Allg. Forstz.* 51, 780-782
- Konnert, M., Ziehe, M., Tröber, U., Maurer, W., Janssen, A., Sander, T., Hussendörfer, E., Hertel, H. 2000. Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica L.*) in Deutschland: gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst u. Holz* 55, 403-408
- Kölling, Ch., Walentowski, H., Borchert, H. 2005. Die Buche in Mitteleuropa. *Allg. Forstz.* 13, 696-701
- Köppen, F., T. 1889. Geographische Verbreitung der Holzgewächse des Europäischen Russlands und des Kaukasus. St. Petersburg
- Koźmiński, Cz., Michalska, B. 2001. Atlas klimatycznego ryzyka uprawy roślin w Polsce. (Atlas of climatic risk to crop cultivation in Poland). Uniwersytet Szczeciński, Szczecin
- Küster, H. 1999. Prehistoric farming and the postglacial expansion of beech and hornbeam: a reply to Gardner and Willis. *The Holocene* 9, 121-122
- Kulczynski, S. 1930. Stratygrafia torfowisk Polesia. Prace Biura Melioracji Polesia T.I.Z.2
- Lämmermayr, L. 1923. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär: eine pflanzengeographische Studie. Verl. des Repertoriums, Dahlem b. Berlin
- Lämmermayr, L. 1926. Die Rotbuche. In: Hannig-Winkler. Die Pflanzenareale 1(2), Karte 17
- Lang, G. 1994. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Fischer, Jena-Stuttgart-New York, 462 S.
- Lerch, G. 1991. Pflanzenökologie. 1. Auflage, Akademie Verlag, Berlin
- Le Tacon, F. 1981. Caractérisation edaphique. In: Teissier du Cros, E. La Hêtre. INRA, Paris, 77-84
- Leuschner, C. 1993. Forest dynamics on sandy soils in the Lüneburger Heide area, NW Germany. *Scripta Geobotanica* 21, 53-60
- Leuschner, C. 1994. Walddynamik auf Sandböden in der Lüneburger Heide, NW-Deutschland. *Phytocoenologia* 22, 289-324
- Leuschner, C. 1997. Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* 192, 379-391
- Leuschner, C. 1998. Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 10, 5-18
- Leuschner, C., Rode, M., Heinken, T. 1993. Gibt es eine Nährstoffmangel-Grenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland? *Flora* 188, 239-249
- Lindbladh, M., Bradshaw, R. 1998. The origin of present forest composition and pattern in southern Sweden. *Journal of Biogeography* 25, 463-477
- Markgraf, F. 1932. Der deutsche Buchenwald. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 8, 15-62
- Matuszkiewicz, J., M. 2001. Zespoły Leśne Polski. PWN, Warszawa
- Matuszkiewicz, W. 1984. Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen. *Braun-Blanquetia* 1, 1-99
- Matuszkiewicz, W. 1989. Über die standörtliche und regionale Gliederung der Buchenwälder in ihrem osteuropäischen Rand-Areal. *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* 1, 83-92
- Mayer, H. 1984. Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. 3. Aufl. Fischer, Stuttgart-New York
- Mayr, H. 1925. Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage. Parey, Berlin
- Meusel, H. (Hrsg.) 1965. Vergleichende Chorologie der zentralen europäischen Flora. Bd. 1. Fischer, Jena
- Meyer, P., Unkrig, W., Griese, F. 2000. Dynamik der Buche (*Fagus sylvatica L.*) in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Forst u. Holz* 55, 470-477
- Molotov, P. I. 1966. Bukovyje lesa. Lesnaya Promyslennost, Moskwa
- Müller-Starck, G., Ziehe, M. 1991. Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica L.*, *Quercus robur L.* and *Quercus petraea L.* in Germany. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.) Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. Sauerländers Verlag, Frankfurt a. M., 125-140
- Niklasson, M., Lindbladh, M., Björkman, L. 2002. A long-term record of *Quercus* decline, logging and fires in a southern Swedish *Fagus-Picea* forest. *J. Veg. Sci.* 13, 765-774
- Otto, H.-J. 1994. Waldökologie. Ulmer, UTB für Wissenschaft, Stuttgart
- Otto, H.-J. 1995. Die sukzessionale Variabilität von Wäldern des niedersächsischen Pleistozäns als Grundlage eines naturnahen Waldbaus. *Forstarchiv* 66, 133-140
- Otto, H.-J. 2002. Antriebskräfte natürlicher Buchenwalddynamik in Europa. *Forst u. Holz* 57, 649-653
- Pax, F. 1918. Die Pflanzengeographie von Polen (Kongreß-Polen). Reimer, Berlin 1918
- Peters, R. 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen
- Pott, R. 1997. Von der Urlandschaft zur Kulturlandschaft – Entwicklung und Gestaltung mitteleuropäischer Kulturlandschaften durch den Menschen. *Verh. Ges. f. Ökologie* 27, 5-26
- Rennenberg, H., Seiler, W., Matyssek, R., Gessler, A., Kreuzwieser, J. 2004. Die Buche (*Fagus sylvatica L.*) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allg. Forst- u. Jagd-Ztg.* 175, 210-224
- Röhrig, E., Bartsch, N. 1992. Waldbau auf ökologischer Grundlage. 6. Aufl. Parey, Hamburg-Berlin
- Rubinstein, E. 1923. Beziehung zwischen dem Klima und dem Pflanzenreiche. *Meteorol. Zeitschr. Braunschweig*
- Rubner, K. 1921. Die Spätfröste und die Verbreitungsgrenzen unserer Waldbäume. *Forstwiss. Cbl.* 43, 100-121
- Rubner, K. 1934. Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 3. Aufl. Neudamm, Berlin
- Rubner, K., Reinhold, F. 1953. Das natürliche Waldbild Europas als Grundlage für einen europäischen Waldbau. Parey, Hamburg-Berlin
- Rubner, K., Reinhold, F. 1960. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 5. Aufl. Neumann, Radebeul-Berlin
- Rzeźnik, Z. 1976. Badania buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica L.*) polskich proveniencji. *Rozprawy Nauk. AR Poznań*, 14
- Schmidt, W. 2000. Eiche, Hainbuche oder Rotbuche? Zur Vegetation und Baumartenzusammensetzung von stau- und grundwasserbeeinflussten Wäldern des nordwestdeutschen Tieflandes. Ergebnisse aus den Naturwäldern Hasbruch und Pretzter Landwehr. *Tuexenia* 20, 21-43
- Schmidt, W. 2006. Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Buche (*Fagus sylvatica L.*) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). *Allg. Forst- u. Jagd-Ztg.* 177, 9-19
- Schraml, C., Rennenberg, H. 2002. Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica L.*) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. *Forstw. Cbl.* 121, 59-72
- Schroeder, F.-G. 1998. Lehrbuch der Pflanzengeographie. Quelle & Meyer, Wiesbaden, 457 S.
- Schubert, R. 1979. Pflanzengeographie. 2. Auflage. Akademie-Verlag, Berlin, 307 S.
- Schwappach, A. 1895. Die Samenproduktion der wichtigsten Waldholzarten in Preußen. *Zeitschr. Forst- u. Jagdwes.* 27, 147-174
- Speier, M. 1998. Raum-Zeit-Dynamik in der Vegetations- und Landschaftsentwicklung Mitteleuropas. Ein Überblick zur nacheiszeitlichen Vegetations- und Landschaftsgeschichte. *Natursch. u. Landschaftsplanung* 30, 237-242

- Starke, R., Hattemer, H.H., Ziehe, M., Vornam, B., Turok, J., Herzog, S., Maurer, W., Tabel, W. 1995. Genetische Variation an Enzym-Genloci der Buche. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 166, 161-166
- Steffen, H. 1931. Vegetationskunde von Ostpreußen. Fischer, Jena
- Sułkowska, M. 1994. Zachowanie zasobów genowych buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w Polsce. Sylwan 1, 43-47
- Szafer, W. 1910. Nieco o wschodniej granicy buka. Sylwan XXVIII. Lwów
- Szafer, W. 1932. The beech and the beechforest in Poland. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 8, 168-181
- Szafer, W. 1966. The vegetation of Poland. Pergamon Press and Polish Scientific Publishers, Oxford and Warsaw, 738 pp
- Szafer, W., Zarzycki, K. 1972. Szata roślinna Polski. Tom II, PWN, Warszawa
- Tarasiuk, S. 1989. Analiza występowania buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w Polsce. Dissertation, Warszawa
- Tarasiuk, S. 1992. Recent antropogenous distribution of European beech outside its natural range in Poland. Folia Forestalia Polonica A34, 32-38
- Tarasiuk, S. 1999. Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) na obrzeżach zasięgu w Polsce. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa
- Tarasiuk, S., Bellon, S. 2002. Zmienność populacyjna buka w Polsce – wyniki końcowe I etapu badań w doświadczeniu serii GC 2234 1992-1995 na powierzchni porównawczej w Nadleśnictwie Brzeziny. Sylwan 2, 35-41
- Tarasiuk, S., Bellon, S., Szeligowski, H. 1998. Dotychczasowe wyniki badań nad zmiennością krajowych proveniencji buka zwyczajnego na powierzchni doświadczalnej w Nadleśnictwie Brzeziny. Sylwan 12, 83-92
- Teissier du Cros, E. 1981. Le Hêtre. INRA, Paris
- Teissier du Cros, E., Thiebault, B. 1988. Variability in beech: budding, height growth and tree form. Ann. Sci. For. 45, 383-398
- Tognetti, R., Michelozzi, M., Borghetti, M. 1995. The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. Trees 9, 348-354
- Tschermak, L. 1950. Waldbau auf pflanzengeographisch-ökologischer Grundlage. Springer, Wien
- Turok, J. 1993. Levels of genetic variation in 20 beech (*Fagus sylvatica* L.) populations from western Germany. In: Muhs, H.-J., von Wühlisch, G. (eds.). The Scientific Basis for the Evaluation of Genetic Resources of Beech. Proceedings of an EC Workshop, Ahrensburg 1993, Working Document F.II.3-SJ/0009 of the EC, DG VI, Brussels, 181-197
- Turowska, I. 1928. O posługiwaniu się nazwami miejscowości do wyznaczania zasięgów geograficznych drzew w Polsce. Kosmos, ser. A 53, Lwów
- Volk, H. 2001. Auewaldforschung am Rhein – welche Wälder sind auetypisch? Natur u. Landschaft 12, 520-529
- Volk, H., Kettering, H. 1998. Der andere Auewald am Rhein. Neue Erkenntnisse für das Naturschutzgebiet Hörtdter Rheinaue. Allg. Forstz. 53, 828-831
- Vornam, B. 2004. Identifizierung von Buchenherkünften (*Fagus sylvatica* L.) mittels DNA-Markern. In: Hussendörfer, E. Herkunftssicherung und Zertifizierung von forstlichem Vermehrungsgut. Tagungsbericht der FVA Baden-Württemberg, Freiburg
- Višnjić, C., Dohrenbusch, A. 2004. Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 175, 101-108
- Wachter, H. 1964. Über die Beziehung zwischen Witterung und Buchenmastjahren. Forstarchiv 35, 69-78
- Walter, H., Breckle, S.-W. 1986. Ökologie der Erde. Bd. 3, Fischer, Stuttgart
- Walter, H., Hernickel, E., Müller-Dombois, D. 1975. Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung. Fischer, Stuttgart
- Wangerin, W. 1918. Die pflanzengeographische Bedeutung der Verbreitungsgrenze von Buche und Fichte für das Norddeutsche Flachland. Ber. Dt. Bot. Berlin
- Willkomm, M. 1887. Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. 2. Aufl. Winter, Leipzig
- Winter, S., Schumacher, H., Möller, G., Flade, M. 2002. Vom Reichtum des Alters - Buchenaltholzbestände und ihr Beitrag zum Erhalt der Lebensgemeinschaft von Tieflandbuchenwäldern im nordostdeutschen Tiefland. Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol. 36, 69-76
- Woeikof, A.L. 1910. Exstenson du hêtre fonction du climat. Arch. D. Sc. Phys. et Nat., Geneve
- Ziehe, M., Starke, R., Hattemer, H.H., Turok, J. 1996. Genotypische Strukturen in Buchenbeständen und ihren Samen. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 169, 91-99

# Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa

Aus dem Institut für Waldbau, Abt. I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen

(Mit 4 Abbildungen und 5 Tabellen)

Von T. CZAJKOWSKI<sup>1)</sup>, M. KÜHLING<sup>2)</sup> und A. BOLTE<sup>3)</sup>

(Angenommen Juni 2005)

## SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

*Trockenstress; Predawn-Potenzial; Überschirmung; Konkurrenz; Diffuse Site Factor; relativer Zuwachs; Kovarianzanalyse; Femel-schlag.*

*Drought stress; predawn potential; shelterwood; competition; diffuse site factor; relative increment; analysis of covariance; irregular shelterwood system.*

## 1. EINLEITUNG

Der Sommer 2003 war mit einem Mittel von 19,7°C für die Monate Juni bis August der heißeste in Deutschland seit 100 Jahren (DWD, 2004). Für Mitteleuropa betrug die Anomalie der Lufttemperatur in diesem Zeitraum im Vergleich zum 30-jährigen Mittel (Normalperiode 1961–1990) +2°C bis über +5°C (SCHÄR et al., 2004). Gleichzeitig wurden in vielen Gebieten Mitteleuropas nur Jahresniederschläge in Höhe von 50% bis 80% des langjährigen Mittels gemessen. Für Teile des nordöstlichen Mitteleuropa (51°N–55°N, 10°E–17°E: Nordostdeutschland, Westpolen) belief sich das kumulative Niederschlagsdefizit von Januar bis Dezember 2003 auf 180 mm bei etwa 440 mm Jahresniederschlag. Besonders der August war extrem trocken und heiß (RUDOLF, 2004). Der trockene Sommer 2003 wurde flankiert von zwei feuchten Sommern 2002 und 2004 mit überdurchschnittlichen Niederschlagsmengen und keinen ausgeprägten Trockenphasen (DWD, 2004; Wetter-Online, 2004).

Unter den bisherigen Klimabedingungen dominiert die Buche (*Fagus sylvatica* L.) die potenzielle natürliche Waldvegetation in vielen Gebieten des nordöstlichen Mitteleuropa (Mecklenburg-Vorpommern, nördliches Brandenburg, West- und Nordpolen; ELLENBERG, 1996; MATUSZKIEWICZ, 1984, 1989; BOHN und NEUHÄUSL, 2000–2003). Beim angestrebten Waldumbau hin zu naturnahen Wäldern wird daher der Buche eine hohe Aufmerksamkeit eingeräumt (MELF, 1998; ANDERS et al., 2002). Die Buche gilt allerdings als trockenheitsempfindliche Baumart (GESSLER et al., 2004), deren Anbau und Naturverjüngung auf trockenheitsgefährdeten Standorten in Süddeutschland im Zusammenhang mit der zu erwartenden Klimaerwärmung derzeit diskutiert wird (RENNENBERG et al., 2004; AMMER et al., 2005).

Die Verjüngungs- und Jungwuchsphase stellt einen besonders kritischen Zeitraum für die Etablierung einer neuen Buchengeneration dar, da die Jungpflanzen meist mit dem Altbestand um knappe Bodenwasserressourcen konkurrieren und wegen noch geringer Wurzeltiefe einer Oberbodenaustrocknung in besonderem Maße ausgesetzt sind (BOLTE und ROLOFF, 1993).

<sup>1)</sup> CZAJKOWSKI, TOMASZ. Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Waldbau I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Büsengeweg 1, D-37077 Göttingen. Tel.: 0551-393035, Fax: 0551-393270, Email: tczajko@gwdg.de

<sup>2)</sup> KÜHLING, MARCUS. Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Waldbau I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Büsengeweg 1, D-37077 Göttingen. Tel.: 0551-393599, Fax: 0551-393270, Email: marcus-kuehling@web.de

<sup>3)</sup> BOLTE, ANDREAS. Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Waldbau I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Büsengeweg 1, D-37077 Göttingen. Tel.: 0551-393650, Fax: 0551-393270, Email: abolte@gwdg.de

Der trockene Sommer 2003 bot die Gelegenheit, den Einfluss der extremen Witterung auf die Buchennaturverjüngung von Beständen innerhalb des Verbreitungsgebiets und nahe der Verbreitungsgrenze natürlicher Buchenwälder zu untersuchen. Das Ziel der Studien war, den Wasserstatus der Buchenjungpflanzen während der hochsommerlichen Trockenphase zu charakterisieren und einen möglichen Einfluss von Wassermangel auf das Wachstum zu quantifizieren. Die Ergebnisse sollten Hinweise darauf geben, wie sich sommerlicher Wasserstress auf den Zuwachs in der laufenden und folgenden Vegetationsperiode auswirkt und welche Rolle eine unterschiedliche Überschirmung durch den Altbestand dabei spielt.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Flächenauswahl und Standortsansprache

Im Juli und August 2003 wurden acht über 100-jährige Buchen- oder Buchenmischbestände mit Naturverjüngung in Brandenburg und Nordpolen auf vergleichbaren Sandstandorten, aber mit differierenden klimatischen Bedingungen ausgewählt (Abb. 1, Tab. 1). Die langjährigen Niederschlagsmengen (1961–1995) lagen zwischen 513 mm und 625 mm pro Jahr und zwischen 313 mm und 388 mm im Sommerhalbjahr (April bis September). Die klimatische Wasserbilanz für die Monate April bis September reichte von –65 mm in Ostseennähe bis –130 mm im niederschlagsarmen Gebiet um Poznan.

Alle ausgewählten Altbestände im Alter zwischen 105 und 166 Jahren (Stichjahr 2003) wuchsen auf sandigen Oberböden, die sich

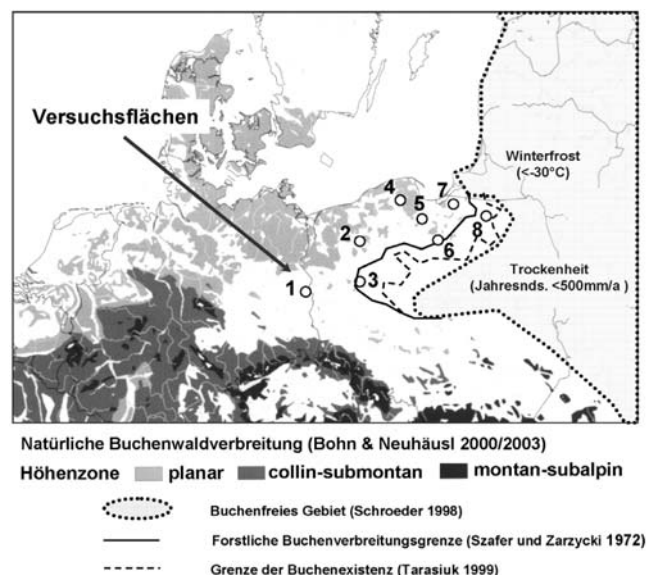


Abb. 1

Karte der natürlichen Buchenwaldverbreitung im nordöstlichen Mitteleuropa (nach Bohn und Neuhäusl 2000/2003) und Lage der Versuchsflächen.

Map of natural beech forests in north-eastern Central Europe and site locations.



Tab. 1

Klima der Versuchsflächen (Periode 1961–1995; KWB: Klimatische Wasserbilanz; DWD: Deutscher Wetterdienst; KlimaAtlas Polen: Klassenmittel der Klimakarten, ARSUS 2001).  
Site location and climate (KWB: Climatic water balance; DWD: German Weather Service, KlimaAtlas Polen: means of parameter classes displayed in climatic maps, ARSUS 2001).

| Nr | Fläche            | Geograph. Lage<br>[Br., L.] |        | Niederschlag              | KWB [mm]     | Quellen (Station) |
|----|-------------------|-----------------------------|--------|---------------------------|--------------|-------------------|
|    |                   |                             |        | [mm]<br>Jahr / Apr.-Sept. | Apr. - Sept. |                   |
| 1  | Jakobsee          | 52°14',                     | 14°25' | 544 / 314                 | -75*         | DWD (Beeskow)     |
| 2  | Biała             | 54°07',                     | 16°23' | 568 / 368                 | -90          | KlimaAtlas Polen  |
| 3  | Kościąn           | 52°05',                     | 16°22' | 513 / 313                 | -130         | KlimaAtlas Polen  |
| 4  | Lipusz            | 54°01',                     | 17°47' | 625 / 363                 | -65          | KlimaAtlas Polen  |
| 5  | Kwidzyn           | 53°39',                     | 19°08' | 588 / 363                 | -100         | KlimaAtlas Polen  |
| 6  | Skrwilno          | 53°05',                     | 19°16' | 568 / 363                 | -110         | KlimaAtlas Polen  |
| 7  | Górowo-Ilawieckie | 54°18',                     | 20°22' | 625 / 388                 | -70          | KlimaAtlas Polen  |
| 8  | Maskulińskie      | 53°39',                     | 21°33' | 588 / 363                 | -85          | KlimaAtlas Polen  |

\* berechnete Differenz aus Niederschlagsmenge und totaler potentieller Evapotranspiration aus DWD-Klimadaten nach Formel Bac (ARSUS 2001, S. XV).

Tab. 2

Ausgewählte Standorts- und Bestandesdaten der Versuchsflächen.  
Selected soil and stand attributes of the sites.

| Nr | Bestandes-<br>alter<br>Oberstand/<br>Verj. [a] | Haupt-<br>baumart<br>Oberstand/<br>Verj. | Bodentyp             | Boden-<br>art* bis<br>20cm<br>Tiefe | nWSK<br>[mm] bis<br>20cm/<br>100cm<br>Tiefe | Humus-<br>auflage,<br>Oh | Mineral-<br>boden,<br>0-5cm   |
|----|--|--|----------------------|-------------------------------------|---|--------------------------|-------------------------------|
|    |  |  |                      |                                     |   | pH<br>(KCl)/<br>C/N      | K+Ca+Mg/<br>Al+Fe<br>[% KAKe] |
| 1  | 112 / 4,7                                      | Bu/Bu                                    | Braunerde-Podsol     | Su2                                 | 30 / 103                                    | 4,2 / 19                 | 16,7 / 62,5                   |
| 2  | 105 / 4,9                                      | Bu/Bu                                    | Braunerde-Podsol     | Ss                                  | 19 / 84                                     | 3,0 / 23                 | 4,1 / 74,4                    |
| 3  | 126 / 6,1                                      | Ei-Bu/Bu                                 | Parabraunerde-Podsol | Su2                                 | 40 / 163                                    | 3,4 / 23                 | 8,1 / 75,3                    |
| 4  | 160 / 5,9                                      | Bu/Bu                                    | Braunerde-Podsol     | Slu-Ss                              | 32 / 181                                    | 3,4 / 22                 | 2,4 / 82,0                    |
| 5  | 166 / 4,0                                      | Bu/Bu                                    | Braunerde-Podsol     | Ss                                  | 46 / 149                                    | 2,9 / 22                 | 4,5 / 74,2                    |
| 6  | 120 / 4,4                                      | Bu/Bu                                    | Podsol-Parabraunerde | Su2-Su3                             | 41 / 206                                    | 4,0 / 20                 | 35,8 / 60,3                   |
| 7  | 110 / 4,7                                      | Bu/Bu                                    | Parabraunerde-Podsol | Su3-Sl3                             | 44 / 152                                    | 2,9 / 23                 | 4,2 / 88,7                    |
| 8  | 102 / 5,1                                      | Bu/Bu                                    | Braunerde-Podsol     | Ss-Su2                              | 35 / 178                                    | 3,5 / 22                 | 3,0 / 80,0                    |

\*S = Sand (Hauptbodenart), s = sandig; l = lehmig; u = schluffig, 2 = stark, 3 = mittel, 4 = schwach, Ss: weitgehend reine Sandsubstrate ohne weitere Klassifizierung (Grob-, Mittel-, Feinsand).

aus pleistozänen Lockersedimenten entwickelt haben (Tab. 2). Die nutzbare Wasserspeicherkapazität (nWSK) im Oberboden bis 20 cm Bodentiefe reicht von knapp 20 mm bis etwa 45 mm. Auf den bodensauren Standorten haben sich übereinstimmend podsolierte Böden mit geringer Basensättigung (K+Mg+Ca: 2,4% bis 35,8%) und hohen Kationsäure-Anteilen (Al+Fe: 60,3% bis 88,7%) an der effektiven Kationen-Austauschkapazität (KAKE) entwickelt. Diese Angaben wurden aus einer Standortsansprache (Bodenprofil bis 1 Meter Tiefe) nach der bodenkundlichen Kartieranleitung KA4 (AG Boden, 1994) und Bodenuntersuchungen von fünf Humus- und Mineralbodenproben pro Bestand gewonnen. Die Bodentextur (Korngröße) wurde mit Hilfe von Sieb- und Schlämmanalyse sowie Sedimentation (Pipett-Methode) nach der DIN 18123 bestimmt und aus den Ergebnissen die nutzbare Wasserspeicherkapazität (nWSK) nach der bodenkundlichen Kartieranleitung KA4 (AG Boden, 1994) geschätzt. Die Bestimmung bodenchemischer Charakteristika (pH, C/N, AKe, austauschbare Vorräte K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe) erfolgte nach der Methodik der bundesweiten Bodenzustandserhebung im Wald (BZE; BMELF, 1994).

## 2.2 Untersuchung der Verjüngungsstruktur

Im August 2003 und in Wiederholung im September 2004 wurde auf je einer permanent markierten Untersuchungsfläche pro

Bestand (0,12 ha bis 0,25 ha Größe) die Individuendichte der Baumverjüngung (BHD < 7 cm) nach Art und Höhenklassen gegliedert aufgenommen (KÜHLING, 2005). Dies geschah auf in der Regel 16 systematisch verteilten Parzellen (Gesamtfläche 50 m<sup>2</sup>, Innenfläche 20 m<sup>2</sup>; Abb. 2) innerhalb jeder Fläche. In den Beständen 6 und 7 mit geringer Ausdehnung konnten nur Aufnahmeflächen mit sechs Parzellen und im Bestand 4 lediglich 12 Parzellen angelegt werden, um einen genügenden Abstand zum Bestandesrand (40 Meter) zur Vermeidung von Randeffekten zu gewährleisten. Bis zu einer Höhe von 1,5 Metern erfolgte die Inventur nur auf der Innenfläche, bei größeren Pflanzen auf der Gesamtfläche der Parzellen (vgl. MEYER et al., 2001). Auf sechs bis acht Parzellen pro Untersuchungsfläche wurden auf den Innenflächen (20 m<sup>2</sup>) alle Buchenpflanzen bis zu einer Gesamtzahl von 20 Individuen etikettiert. Bei mehr als 20 Individuen erfolgte eine Zufallsauswahl. Auf der Fläche 8 (Maskulińskie) wurden zusätzlich die Jungpflanzen einer neunten Parzelle (Parzellen-Nr. 2, s. Abb. 2) etikettiert, um eine ausreichende Gesamtanzahl von Buchenpflanzen zu erhalten. An den etikettierten Pflanzen wurden Pflanzenschäden (Terminaltriebverbiss, unspezifische Fraßschäden), oberirdische Sprosshöhe (H) und Sprosslänge (L), Sprossbasisdurchmesser am Bodenaustrittspunkt (D0) sowie die Terminaltrieblänge (TL) aufgenommen. Eine Altersschätzung erfolgte durch Zählung der Internodien (COLLET et al., 2002).

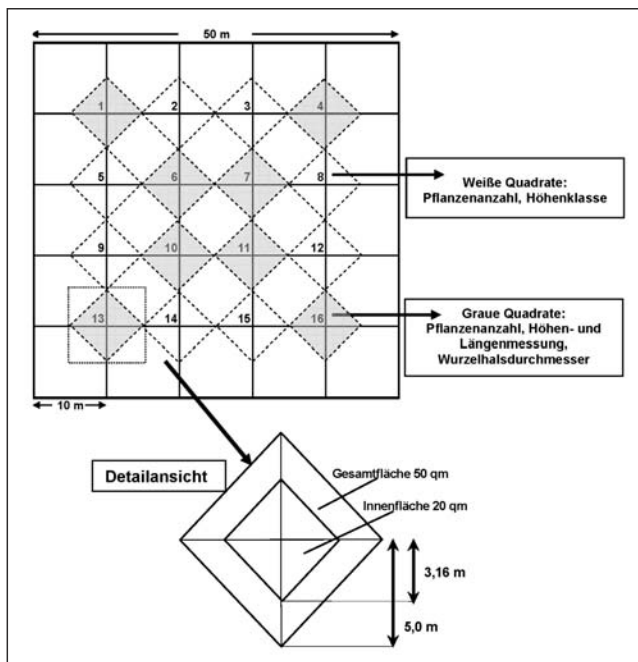


Abb. 2

Versuchsflächendesign zur Verjüngungsaufnahme nach MEYER et al. (2001), verändert.

Experimental plot design for regeneration recording acc. to MEYER et al. (2001), modified.

Eine Wiederholungsaufnahme im Jahr 2004 ermöglichte im Vergleich der Jahre 2003 und 2004 die Inventur der Verluste an Baumartenverjüngung und der Zuwächse an Höhe, Länge und Wurzelhalsdurchmesser. Für die Zuwachsberechnung wurden nur etikettierte Pflanzen ohne Terminalverbiss in beiden Inventurjahren verwendet. Da bei der Buche das Sprosswachstum Ende Juli/Anfang August beendet ist und sich auch das Dickenwachstum ab dieser Zeit nur in sehr geringem Maße bis September fortsetzt (BRAUN, 1980), ist der aus der Differenz berechnete Zuwachs der Vegetationsperiode 2004 zuzuordnen.

### 2.3 Schätzung des Diffuse Site Factors (DIFFSF)

Zur Einschätzung der Überschirmung und der Beleuchtungsstärke wurde in der Mitte jeder Aufnahmeparzelle ein Schwarz/Weiß-Orthofoto des Kronenraumes in 1,5 m Höhe mit einer Spiegelreflex-Kamera (Canon AE-1) und einem 7,5 mm-Objektiv (Fish-eye) angefertigt (vgl. BOLTE, 1999). Die Aufnahmen geben ein komplettes Abbild der belichtungsrelevanten Kronenlücken am Aufnahmepunkt wieder. Die so gewonnenen Fotonegative wurden an der Bildverarbeitungsanlage der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt digitalisiert und mit Hilfe einer Graustufenanalyse in beschirmte und unbeschirmte Bildanteile zerlegt. Die Schätzung der Beleuchtungsstärke erfolgte relativ zur Freiflächenbelichtung mit dem Diffuse Site Factor (DIFFSF, ANDERSON, 1964) nach dem Verfahren von WAGNER (1994).

### 2.4 Messung des Pflanzenwasserpotenzials (Wasserstatus)

Während einer sommerlichen Trockenperiode vom 23.07. bis 12.08.2003 erfolgten auf den acht Untersuchungsflächen Messungen des Predawn-Sprosswasserpotenzials (Dunkel-Potenzial) von 2 Uhr bis etwa 4.30 Uhr an je 17 bis 22 zufällig ausgewählten Buchenjungpflanzen mit einem geschätzten Alter zwischen zwei und fünf Jahren. Für die destruktiven Untersuchungen wurden nur Buchenpflanzen außerhalb der Parzellen verwendet, um die

Zuwachsinventuren nicht zu beeinträchtigen. Die Messungen erfolgten mit Hilfe der Druckbombenmethode nach SCHOLANDER et al., (1965), wobei eine mobile Druckapparatur zum Einsatz kam (vgl. HORN, 2002). Ein intakter Zweig oder der oberirdische Spross der ausgewählten Buchenpflanzen wurde luftdicht in ein Druckgefäß mit der Schnittstelle nach außen eingespannt. Der Druck im Gefäß wurde per Druckluftzufuhr erhöht, bis Xylemwasser an der Schnittfläche erschien (Beobachtung mit der Lupe und Stirnlampe). Der an einem Manometer angezeigte Druckwert entsprach dem negativen Pflanzenwasserpotenzial unter Vernachlässigung des osmotischen Potenzials mit vergleichsweise geringem Beitrag (WILLERT et al., 1995). Das vor Sonnenaufgang gemessene Predawn-Wasserpotenzial liefert einen maximalen Pflanzenpotenzialwert, der bei einem Potenzialausgleich zwischen Boden und Pflanze die pflanzenverfügbare Restfeuchte im Wurzelraum charakterisiert (EHLERS, 1996).

### 2.5 Datenanalyse

Da eine unterschiedliche Ausgangsdimension der Jungpflanzen den Pflanzenzuwachs an Länge und Durchmesser stark beeinflusst, wurden die relativen Zuwächse ( $RI$ ) wie folgt berechnet (AMMER et al., 2004):

$$RI = \frac{Z_i}{W_{t-1}} \quad (1)$$

mit

$Z$  = Zuwachs (Länge, Durchmesser) am Ende der Wachstumsperiode,

$W$  = Dimension (Länge, Durchmesser) zu Beginn der Wachstumsperiode.

Mit dieser Berechnung wird der im Bezugszeitraum geleistete Zuwachs als Index auf die Ausgangsdimension der Verjüngungspflanze zu Beginn der Zuwachsperiode bezogen. Beim relativen Zuwachs des Jahres 2004 ( $RI_{L04}$ ,  $RI_{D04}$ ) wurde die Differenz der Sprosslängen in 2003 und 2004 ( $L_{03}$ ,  $L_{04}$ ) und der Wurzelhalsdurchmesser ( $D_{03}$ ,  $D_{04}$ ) mit der entsprechenden Ausgangsdimension in 2003 verrechnet. Der relative Längenzuwachs 2003 ( $RI_{L03}$ ) wurde aus der Terminaltrieblänge 2003 und Sprosslänge 2002 ( $L_{02}$ ) kalkuliert, die aus der Differenz der gesamten Sprosslänge 2003 und der Terminaltrieblänge im selben Jahr rekonstruiert wurde. Ein möglicher Einfluss unterschiedlicher Ausgangsdimensionen und verschiedenen Alters der Jungpflanzen auf den relativen Zuwachs (negativer Alters- bzw. Dimensionstrend, vgl. AMMER et al., 2004) wurde mit Hilfe einer einfachen Korrelationsanalyse untersucht.

Für die statistische Datenanalyse wurde das EDV-Programm Statistica 6.1 (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma) eingesetzt. Neben deskriptiver Statistik (Mittelwert- und Streuungsmaße) erfolgten lineare Regressionen zum Zusammenhang zwischen Strahlungs- oder Klimaeinfluss und den relativen Zuwachsgrößen der Buchenverjüngung. Für bivariate Analysen auf Parzellenebene zur kombinierten Wirkung von Belichtung und Wasserstress im Vorjahr auf den Zuwachs wurden die Flächenmittel der Predawn-Potenzialmessungen ( $\psi_{PD}$ ) klassifiziert verwendet. Der Grund hierfür lag darin, dass die destruktiven Potentialmessungen nur an Pflanzen außerhalb der Parzellen erfolgen konnten und die Flächenmittel eine allgemeine Einschätzung des Pflanzenwasserstatus für die gesamte Fläche ermöglichten. Ein direkter Bezug der Werte zu den einzelnen Parzellen war im Gegensatz zu den Belichtungsuntersuchungen nicht möglich.

Die Einteilung erfolgte in die Stufen 1: ohne Wasserstress ( $\psi_{PD} > -0,4$  MPa), 2: mäßiger Wasserstress ( $\psi_{PD} -0,4$  MPa bis  $-0,8$  MPa) oder 3: erhöhter Wasserstress ( $\psi_{PD} < -0,8$  MPa). Diese Klassifikation orientierte sich an Literaturangaben für Buche, nach

denen deren Predawn-Potenziale bei ausreichender Wasserversorgung selten unter  $-0,4$  MPa lagen, Wassermangel dagegen zu Werten von  $-0,5$  bis  $-0,7$  MPa führte und extreme Trockenheit und Konkurrenzeffekte die Werte bis unter  $-3$  MPa absinken ließ (RYSAVY, 1992; TOGNETTI et al., 1995; BACKES, 1996; ARANDA et al., 2000, 2001; FOTELLI et al., 2001; HORN, 2002; PEUKE et al., 2002; COLL et al., 2003). Den Wechselwirkungen von Wasserstress und unterschiedlicher Belichtung auf den relativen und absoluten Zuwachs wurde nachfolgend mit Hilfe einer Kovarianz-Analyse (ANCOVA) nachgegangen. Dabei wurde der neben der kategoriellen Variable Trockenstress-Klasse (Faktor) die Kovariable DIFFSF und die Kombination aus Faktor und Kovariable (DIFFSF\*Trockenstressklasse) verwendet. Nicht signifikante Variablen ( $p > 0,05$ ) wurden aus dem Model eliminiert. Für die Kovarianzanalyse zum Klima- und Überschirmungseinfluss auf die absoluten Zuwächse wurde zusätzlich die Ausgangsdimensionen der Jungpflanzen als Kovariable berücksichtigt.

### 3. ERGEBNISSE

Die Flächenmittel der relativen Beleuchtungsstärke (Diffuse site factor, DIFFSF) in den einzelnen Parzellen und die Predawn-Wasserpotenziale für die ausgewählten Buchen zeigen deutlich Unterschiede (Tab. 3). So erreicht der mittlere DIFFSF-Wert im westpol-

nischen Eichen-Buchenbestand 3 in Kościan (0,36) annähernd die dreifache Höhe wie unter dichterem Bestandesschirm im masurischen Maskulińskie (Fl. 8; 0,13). Einem angespannten Wasserstatus mit mittleren Predawn-Potenzialen von  $-0,9$  bzw.  $-1,24$  MPa auf reinen Sand-Oberböden (vgl. Tab. 2) in Biała (Fl. 2) und Kwidzyn (Fl. 5) stehen hohe Potenziale ( $-0,3$  bis  $-0,4$  MPa) auf zwei Flächen (Skrwilno, Fl. 6; Górowo-Ilawieckie, Fl. 7) am östlichen Rand des geographischen Gradienten gegenüber. Die Spannen der mittleren Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser im Sommer 2003 liegen zwischen knapp 20 cm bzw. 0,4 cm im masurischen Maskulińskie (Fl. 8) mit geringer Beleuchtungsstärke und 75 cm bzw. knapp 1 cm im lichten Bestand in Kościan (Fl. 3). Die mittleren relativen Sprosslängenzuwächse im Jahr 2003 ( $RI_{L03}$ ) sind auf den beiden Flächen 6 und 7 mit den höchsten Wasserpotenzialen während der Messperiode im Juli und August 2003 mit 0,52 und 0,61 deutlich höher als auf den Flächen mit einem angespannten Wasserhaushalt (0,21 bis 0,47). Die relativen Zuwächse an Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser ( $RI_{L04}$ ,  $RI_{D004}$ ) in der Vegetationsperiode 2004 fallen auf allen Flächen z. T. sehr deutlich gegenüber der relativen Sprosslänge des Vorjahres ab und erreichen Werte zwischen 10% bis 30% der Ausgangsdimension im Sommer 2003. Unterschiedliche Ausgangsdimensionen korrelieren mit den relativen Zuwächsen dabei nicht signifikant ( $D0_{03}/RI_{D004}$ :  $p > 0,05$ )

Tab. 3

Mittelwerte ( $\pm$  Standardabweichungen) von Einflussfaktoren (DIFFSF: Diffuse site factor,  $n = 59$  Parzellen;  $\psi_{PD}$  2003: Predawn-Potenzial Juli/Aug. 2003,  $n = 159$  Buchen) und von Dimensions- und relativen Zuwachsparemtern der Buchen-Naturverjüngung ( $L_{03}$ : Sprosslänge Sommer 2003,  $D0_{03}$ : Wurzelhalsdurchmesser Sommer 2003,  $RI_{L03}$ : Relativer Längenzuwachs 2003,  $RI_{L04}$ : Relativer Längenzuwachs 2004,  $RI_{D004}$ : Relativer Zuwachs Wurzelhalsdurchmesser 2004); unterschiedliche Buchstaben nach den Mittelwerten der Trockenstress-Klassen kennzeichnen signifikante Unterschiede (H-Test,  $p < 0,05$ ).

Means ( $\pm$  standard deviations) of effect parameter (DIFFSF: Diffuse site factor,  $\psi_{PD}$  2003: Predawn-potential in July/Aug. 2003 of 15–20 selected beeches) and of dimension and increment parameter of the beech natural regeneration ( $L_{03}$ : shoot length 2003,  $RI_{L03}$ : Relative length increment 2003,  $RI_{L04}$ : Relative length increment 2004,  $D0_{03}$ : root collar diameter 2003,  $RI_{D0}$ : Relative increment of root collar diameter); different letters following means indicate significant differences (H-test,  $p < 0,05$ ).

| Fläche   | DIFFSF<br>2003<br>[o. E.] | $\psi_{PD}$<br>2003<br>[MPa] | $L_{03}$<br>[cm]       | $D0_{03}$<br>[cm]      | $RI_{L03}$<br>[o.E.]   | $RI_{L04}$<br>[o.E.]   | $RI_{D004}$<br>[o.E.]  |
|--|---------------------------|------------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| 1 Jakobsee   | 0,14<br>(0,09)            | -0,79<br>(0,52)              | 35,4<br>(20,5)         | 0,51<br>(0,24)         | 0,35<br>(0,21)         | 0,16<br>(0,13)         | 0,15<br>(0,12)         |
| 2 Biała  | 0,21<br>(0,11)            | -0,90<br>(0,29)              | 23,0<br>(15,0)         | 0,41<br>(0,20)         | 0,30<br>(0,20)         | 0,15<br>(0,18)         | 0,14<br>(0,15)         |
| 3 Kościan  | 0,36<br>(0,11)            | -0,66<br>(0,29)              | 75,3<br>(28,9)         | 0,96<br>(0,35)         | 0,38<br>(0,14)         | 0,24<br>(0,16)         | 0,26<br>(0,18)         |
| 4 Lipusz   | 0,16<br>(0,04)            | -0,69<br>(0,22)              | 23,2<br>(6,7)          | 0,41<br>(0,11)         | 0,21<br>(0,16)         | 0,14<br>(0,15)         | 0,10<br>(0,15)         |
| 5 Kwidzyn  | 0,20<br>(0,08)            | -1,24<br>(0,6)               | 21,9<br>(7,2)          | 0,36<br>(0,10)         | 0,27<br>(0,17)         | 0,10<br>(0,13)         | 0,09<br>(0,13)         |
| 6 Skrwilno   | 0,18<br>(0,04)            | -0,31<br>(0,15)              | 31,7<br>(10,1)         | 0,53<br>(0,15)         | 0,61<br>(0,25)         | 0,27<br>(0,21)         | 0,31<br>(0,19)         |
| 7 Górowo-Ilawieckie                                      | 0,25<br>(0,09)            | -0,39<br>(0,26)              | 23,5<br>(10,1)         | 0,44<br>(0,18)         | 0,52<br>(0,47)         | 0,14<br>(0,14)         | 0,30<br>(0,19)         |
| 8 Maskulińskie   | 0,13<br>(0,06)            | -0,64<br>(0,27)              | 19,7<br>(7,0)          | 0,39<br>(0,11)         | 0,47<br>(0,37)         | 0,21<br>(0,21)         | 0,24<br>(0,19)         |
| <b>Gesamt</b>  | <b>0,17<br/>(0,11)</b>    | <b>-0,67<br/>(0,44)</b>      | <b>34,9<br/>(15,9)</b> | <b>0,53<br/>(0,21)</b> | <b>0,36<br/>(0,27)</b> | <b>0,17<br/>(0,16)</b> | <b>0,19<br/>(0,16)</b> |
| <b>Trockenstress-Klasse</b>                              |                           |                              |                        |                        |                        |                        |                        |
| 1 ( $\psi_{PD} > -0,4$ MPa)<br>Fl. 6, 7                  | 0,21a<br>(0,08)           | -0,35a<br>(0,08)             | 28,9a<br>(10,9)        | 0,50a<br>(0,16)        | 0,57a<br>(0,35)        | 0,23a<br>(0,20)        | 0,31a<br>(0,19)        |
| 2 ( $\psi_{PD} = -0,4$ bis $-0,8$ MPa)<br>Fl. 1, 3, 4, 8 | 0,20a<br>(0,12)           | -0,69b<br>(0,05)             | 37,2a<br>(28,0)        | 0,56a<br>(0,32)        | 0,34b<br>(0,25)        | 0,19a<br>(0,17)        | 0,18b<br>(0,17)        |
| 3 ( $\psi_{PD} < -0,8$ MPa)<br>Fl. 2, 5                  | 0,21a<br>(0,09)           | -1,07c<br>(0,18)             | 22,4b<br>(11,3)        | 0,38b<br>(0,16)        | 0,28c<br>(0,19)        | 0,12b<br>(0,15)        | 0,11c<br>(0,14)        |

oder allenfalls schwach positiv ( $L_{03}/RI_{L04}$ :  $r = 0,12$ ). Die Zusammenhänge zwischen Alter (A) und Zuwachs sind ebenfalls nicht signifikant ( $A_{03}/RI_{L04}$ :  $p > 0,05$ ) oder nur gering negativ ausgeprägt ( $A_{03}/RI_{D004}$ :  $r = -0,10$ ). Ein ausgeprägter negativer Alters- oder Dimensionstrend (vgl. AMMER et al., 2004) bei den relativen Zuwächsen ist danach nicht zu beobachten.

Deutliche Differenzen zwischen relativem Längen- und Durchmesserzuwachs zeigen sich auf der Fläche Górowo-Ilawieckie (Fl. 7) mit im Vergleich erhöhtem Durchmesserzuwachs ( $RI_{L04}$ : 0,14,  $RI_{D004}$ : 0,30). Ausfälle der Buchenverjüngung im Jahr 2004 waren mit Raten von 5% bis maximal 15% der Ausgangs-Pflanzenanzahl nach dem trockenen Sommer 2003 überraschend gering (KÜHLING, 2005).

Die Trennung des Datenkollektivs in die drei Trockenstressklassen nach den Mittelwerten der Predawn-Potenzial Messungen an der Buchenverjüngung liefert die Möglichkeit, die Pflanzenreaktion auf Trockenstress bei ähnlicher mittlerer relativer Beleuchtungsstärke (DIFFSF) zu analysieren (Tab. 3). Es zeigen sich signifikante höhere absolute Dimensionen und relative Zuwächse der Buchenverjüngung in der Klasse 1 (ohne Wasserstress) gegenüber denen der Klasse 3 (erhöhter Wasserstress). Der relative Sprosslängenzuwachs der Verjüngung in der Klasse 2 (mäßiger Wasserstress) in 2003 ( $RI_{L03}$ ) und der relative Wurzelhalszuwachs in 2004 ( $RI_{D004}$ ) liegen zwischen beiden Extremen und unterscheiden sich ebenfalls signifikant von den beiden anderen Gruppen. Dagegen sind bei den absoluten Dimensionen ( $L_{03}$ ,  $D_{03}$ ) und dem relativen Sprosslängenzuwachs 2004 keine signifikanten Unterschiede zu den Werten der Klasse 1 zu erkennen.

Die Tendenz dieser Zuwachsreduktion hängt von der Intensität des Wasserstresses im Sommer 2003 ab (Abb. 3). Auf Ebene der gesamten Flächen bestehen enge Korrelationen zwischen allen untersuchten Zuwachsgrößen und dem Pflanzenwasserstatus während der Messungen im Sommer 2003. Der Zusammenhang zwischen der Stärke der Pflanzenaustrocknung und dem relativen Längenzuwachs ist in 2004 weniger ausgeprägt als in 2003 und

nicht signifikant ( $p \geq 0,05$ ). Dagegen korreliert der Durchmesserzuwachs in 2004 sehr eng mit dem einmalig gemessenen Pflanzenwasserstatus im Vorjahr (Abb. 3).

Bei der kombinierten Auswertung von Trockenstress und Belichtung weisen die Ergebnisse der Kovarianzanalyse (ANCOVA, Tab. 4) auf einen signifikanten Einfluss sowohl der relativen Beleuchtungsstärke (DIFFSF) als stetige Kovariable als auch der Predawn-Potenziale der Buchenverjüngung als gruppiertes Flächenmittel auf den relativen Längenzuwachs im Jahr 2003 ( $RI_{L03}$ ) und den relativen Durchmesserzuwachs im Jahr 2004 ( $RI_{D004}$ ) hin. Auf den relativen Längenzuwachs im Jahr 2004 ( $RI_{L04}$ ) wirkt sich die Überschirmung (DIFFSF) nur in Kombination mit der Trockenstress-Klasse signifikant aus. Der mittlere Erklärungsbeitrag der klassierten Predawn-Potenziale zur Gesamtstreuung (MQ) der Werte ist gleich oder höher als der des DIFFSF und zeigt den starken Effekt der Trockenheit. Dieser Befund wird bei der Betrachtung der absoluten Zuwächse und Aufnahme der vorjährigen Pflanzendimensionen als zusätzliche Kovariable insgesamt bestätigt (ANCOVA, Tab. 5). Neben der dominanten Kovariable Pflanzendimension im Vorjahr beeinflusst auch hier die Überschirmung (DIFFSF) den Längenzuwachs in 2004 nur in Kombination mit dem Wasserstress signifikant. In 2003 wirken Überschirmung (DIFFSF) und Wasserstress-Klasse unabhängig voneinander auf den Längenzuwachs. Beim absoluten Durchmesserzuwachs in 2004 ist im Gegensatz zum relativen Zuwachs kein signifikanter Überschirmungseinfluss ersichtlich. Die Ergebnisse machen deutlich, dass die Vorjahresdimension einen wichtigen Einfluss auf den Zuwachs der Jungbuchen hat, aber Trockenstress und Überschirmung zusätzlich betrachtet werden müssen, um die Zuwachswerte im Betrachtungsjahr zu erklären.

Bei zunehmender Trockenheit steigt der Einfluss des DIFFSF auf den relativen Zuwachs, wie die Korrelationen für die unterschiedlichen Potenzial-Gruppen zeigen (Abb. 4). In den Parzellen der Flächen ohne Wasserstress ( $\psi_{PD} > -0,4$  MPa) zeigt sich für die Spanne zwischen DIFFSF von 0,1 und 0,4 kein signifikanter Einfluss auf den relativen Zuwachs. Dagegen reduzierte die Trockenheit des Jahres 2003 den relativen Längenzuwachs im Folgejahr im Mittel auf weniger als die Hälfte des Wertes in 2003 (vgl. Tab. 3). Mit zunehmender Tendenz zu Trockenstress verstärkt sich aber der Einfluss des DIFFSF auf den Zuwachs. Nach erhöhtem Wasserstress zum Messzeitpunkt im Jahr 2003 ( $\psi_{PD} < -0,8$  MPa) wurde im Jahr 2004 bei einem DIFFSF-Wert zwischen 0,1 und 0,2 nur etwa die Hälfte des relativen Längenzuwachses geleistet wie auf Flächen mit nur mäßigem Wasserstress (-0,4 bis -0,8 MPa). Im Jahr 2003 war die Interaktion zwischen Trockenstress und DIFFSF deutlich weniger ausgeprägt (vgl. auch Tab. 4). Es ergab sich nur bei erhöhtem Trockenstress ein signifikanter Zusammenhang zwischen DIFFSF und relativem Längenzuwachs ( $p < 0,05$ ). Der Einfluss des DIFFSF auf den relativen Wurzelhalsdurchmesserzuwachs trockengestresster Buchen (Trockenstress-Klasse 3) ist geringer als auf den Längenzuwachs. Auch die Interaktion zwischen DIFFSF und Trockenstress-Einfluss tritt nicht so deutlich hervor wie beim relativen Längenzuwachs 2004.

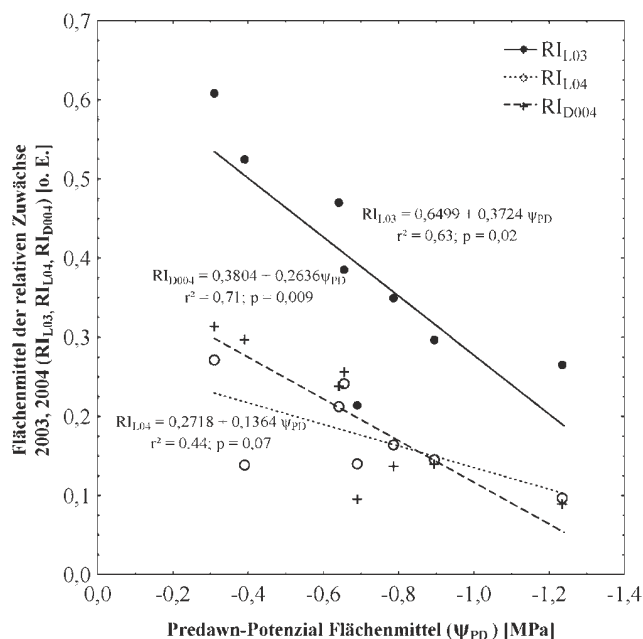


Abb. 3

Zusammenhang zwischen Flächenmitteln der Predawn-Potenziale und relativen Zuwächsen der Buchennaturverjüngung.

Relationships between plot means of predawn potentials and relative increment of the natural beech regeneration.

#### 4. DISKUSSION

Die vorgestellte Untersuchung ist eine von vergleichsweise wenigen Studien, die die kombinierte Wirkung von limitiertem Wasserangebot und Belichtung auf das Zuwachsverhalten der Buchenverjüngung unter Freilandbedingungen untersuchten (MADSEN, 1994, 1995; ARANDA et al., 2001, 2004).

Die Spanne der vorgefundenen Lichtbedingungen für die Buchennaturverjüngung (Tab. 4) mit geschätzten 13% bis 36% diffuser relativer Beleuchtungsstärke (DIFFSF 0,1 bis 0,36) liegt im Bereich eines ausreichenden bis mäßig hohen Lichtangebots für die

Pflanzen. Weder wird die von manchen Autoren hinsichtlich eines ausreichenden Wachstums kritische Grenze von 10% relativer Beleuchtungsstärke unterschritten (BURSCHEL und SCHMALZ, 1965; LÜPKE, 1998) noch die Obergrenze eines licht-limitierten Wachstums überschritten (etwa 40% relativer Belichtung, ARANDA et al., 2004; LÜPKE und HAUSKELLER-BULLERJAHN, 2004; LÖF et al., im Druck). Diese Bedingungen sind typisch für Buchenaltbestände mit einem lockeren bis lichten Schlussgrad bzw. Schirmlücken zwischen 125 m<sup>2</sup> und 1000 m<sup>2</sup> Fläche (LÜPKE, 1998). Die Spanne der

mittleren Predawn-Potenziale der Buchen-Naturverjüngung von -0,31 MPa bis -1,24 MPa indizieren einen erheblich unterschiedlichen Wasserstatus der Buchenpflanzen während der Trockenperiode 2003. Gründe für diese Abweichung können neben möglicherweise differierender lokaler Witterung und Standortunterschieden (insbesondere nWSK) auch eine unterschiedliche Bodenwasseraus-schöpfung des Altbestandes in den unterschiedlich geschlossenen Beständen sein (AMMER, 2002; JOST et al., 2004). Zusätzlich trägt die Buchenverjüngung selbst aufgrund unterschiedlicher Dimen-

Tab. 4

**Univariate Ergebnisse der Kovarianz-Analyse mit relativen Zuwächsen (Typ III Dekomposition, Quadratsummenbildung orthogonal, Modelle mit höchstem Bestimmtheitsmaß); RI<sub>L03</sub>: Relativer Längenzuwachs 2003, RI<sub>L04</sub>: Relativer Längenzuwachs 2004, RI<sub>D004</sub>: Relativer Zuwachs Wurzelhalsdurchmesser 2004; SQ: Gesamtsumme der Abweichungsquadrate, MQ: Mittlere Summe der Abweichungsquadrate.**

**Analysis of Covariance (ANCOVA), univariate tests using relative increment parameter (Type III decomposition, models with highest coefficients of determination); RI<sub>L03</sub>: Relative length increment 2003, RI<sub>L04</sub>: Relative length increment 2004, RI<sub>D004</sub>: Relative increment of root collar diameter 2004; SQ: Sum of squares, MQ: mean of squares.**

|   | FG | SQ       | MQ       | F    | p     |
|---|----|----------|----------|------|-------|
| <b>RI<sub>L03</sub> (R<sup>2</sup> = 0,45)</b>  |    |          |          |      |       |
| Wasserstress-Klasse                             | 2  | 0,674104 | 0,337052 | 18,2 | <0,01 |
| DIFFSF  | 1  | 0,120818 | 0,120818 | 6,5  | <0,05 |
| Fehler  | 55 | 1,020502 | 0,018555 |      |       |
| Gesamt  | 58 | 1,840314 |          |      |       |
| <b>RI<sub>L04</sub> (R<sup>2</sup> = 0,41)</b>  |    |          |          |      |       |
| Wasserstress-Klasse                             | 2  | 0,128944 | 0,064472 | 10,5 | <0,01 |
| DIFFSF*Wasserstress-Klasse                      | 3  | 0,126513 | 0,042171 | 6,8  | <0,01 |
| Fehler  | 53 | 0,326543 | 0,006161 |      |       |
| Gesamt  | 58 | 0,555955 |          |      |       |
| <b>RI<sub>D004</sub> (R<sup>2</sup> = 0,46)</b> |    |          |          |      |       |
| Wasserstress-Klasse                             | 2  | 0,225830 | 0,112915 | 18,4 | <0,01 |
| DIFFSF  | 1  | 0,060702 | 0,060702 | 9,9  | <0,01 |
| Fehler  | 55 | 0,337438 | 0,006135 |      |       |
| Gesamt  | 58 | 0,632050 |          |      |       |

Tab. 5

**Univariate Ergebnisse der Kovarianz-Analyse mit absoluten Zuwächsen (Typ III Dekomposition, Quadratsummenbildung orthogonal, Modelle mit höchstem Bestimmtheitsmaß); Z<sub>L03</sub>: Absoluter Längenzuwachs 2003, Z<sub>L04</sub>: Absoluter Längenzuwachs 2004, Z<sub>D004</sub>: Absoluter Zuwachs Wurzelhalsdurchmesser 2004, L<sub>02</sub>: Sprosslänge Ende 2002, L<sub>03</sub>: Sprosslänge Sommer 2003, D<sub>003</sub>: Wurzelhalsdurchmesser Sommer 2003; SQ: Gesamtsumme der Abweichungsquadrate, MQ: Mittlere Summe der Abweichungsquadrate.**

**Analysis of Covariance (ANCOVA), univariate tests using absolute increment parameter (Type III decomposition, models with highest coefficients of determination); Z<sub>L03</sub>: Absolute length increment 2003, Z<sub>L04</sub>: Absolute length increment 2004, Z<sub>D004</sub>: Absolute increment of root collar diameter 2004; L<sub>02</sub>: Shoot length at the end of 2002, L<sub>03</sub>: Shoot length in summer 2003, D<sub>003</sub>: root collar diameter in summer 2003 SQ: Sum of squares, MQ: mean of squares.**

|  | FG | SQ          | MQ         | F     | p     |
|--|----|-------------|------------|-------|-------|
| <b>Z<sub>L03</sub> (R<sup>2</sup> = 0,86)</b>  |    |             |            |       |       |
| L <sub>02</sub>                                | 1  | 663,567029  | 663,567029 | 120,2 | <0,01 |
| Wasserstress-Klasse                            | 2  | 174,822798  | 87,411399  | 15,8  | <0,01 |
| DIFFSF   | 1  | 50,981012   | 50,981012  | 9,2   | <0,01 |
| Fehler   | 54 | 298,042857  | 5,519312   |       |       |
| Gesamt   | 58 | 2090,081588 |            |       |       |
| <b>Z<sub>L04</sub> (R<sup>2</sup> = 0,78)</b>  |    |             |            |       |       |
| L <sub>03</sub>                                | 1  | 369,650380  | 369,650380 | 31,5  | <0,01 |
| Wasserstress-Klasse                            | 2  | 74,535063   | 37,267532  | 3,2   | 0,05  |
| DIFFSF*Wasserstress-Klasse                     | 3  | 131,063768  | 43,687923  | 3,7   | <0,05 |
| Fehler   | 52 | 610,838135  | 11,746887  |       |       |
| Gesamt   | 58 | 2718,679536 |            |       |       |
| <b>Z<sub>D004</sub> (R<sup>2</sup> = 0,72)</b> |    |             |            |       |       |
| D <sub>003</sub>                               | 1  | 0,218549    | 0,218549   | 108,7 | <0,01 |
| Wasserstress-Klasse                            | 2  | 0,022490    | 0,011245   | 5,6   | <0,01 |
| Fehler   | 55 | 0,110542    | 0,002010   |       |       |
| Gesamt   | 58 | 0,401343    |            |       |       |

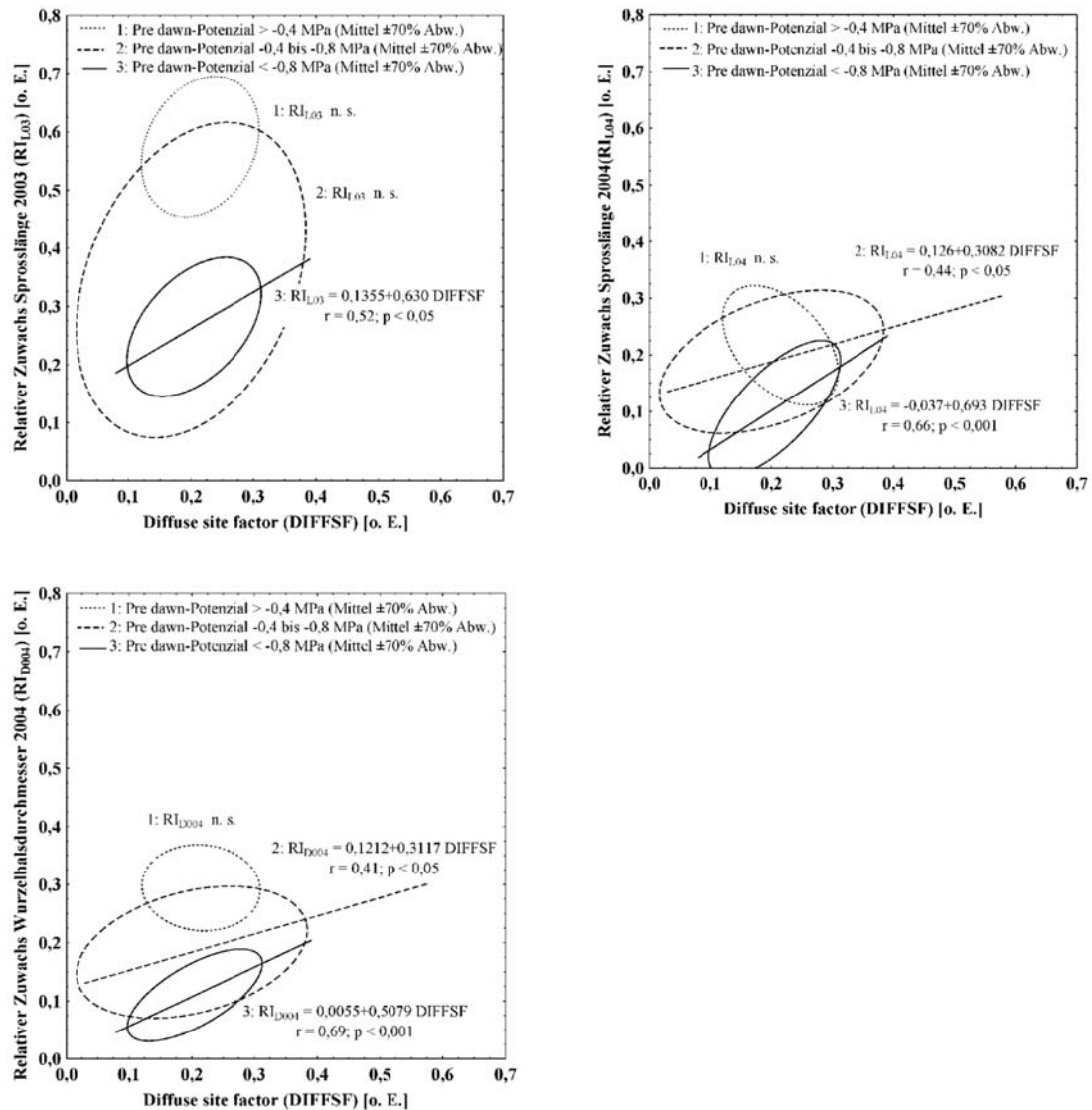


Abb. 4

Korrelationen zwischen Diffuse site factor (DIFFSF) in den Flächenparzellen und relativen Zuwachsgrößen gruppiert nach Wasserstatus-Klassen (Flächenmittel Predawn-Potenzial).

Correlations between below canopy irradiance (DIFFSF) and relative increment parameters of water status groups (plot means of predawn potential).

sion, Morphologie und Phänologie der lokalen Herkünfte oder Ökotypen (vgl. NIELSEN und JØRGENSEN, 2003; VISNIC und DOHRENBUSCH, 2004) vermutlich zur Differenzierung der Verdunstung und des verbleibenden Wasservorrats bei.

Ein angespannter Wasserstatus im Sommer 2003 wirkt sich im Vergleich zu Standorten mit geringem Wassermangel in einer stärkeren Zuwachsreduktion sowohl im gleichen Jahr (RI<sub>L03</sub>) als auch in der folgenden Vegetationsperiode 2004 aus (RI<sub>L04</sub>, RI<sub>D004</sub>; Tab. 4), die keine ausgeprägten Trockenphasen in der Region aufwies (Wetter-Online 2004). Da zum Zeitpunkt der Potenzialmessungen der Zuwachs 2003 weitgehend abgeschlossen war, zeigen sich damit die Einflüsse der frühsummerlichen Trockenheit im Juni 2003 (RUDOLF, 2004), die sich in ihrer Abstufung zwischen den Flächen anscheinend ähnlich wie die Sommertrockenheit auswirkte. Da kein ausgeprägter negativer Alterstrend beim relativen Zuwachs zu beobachten war, dürften die allgemein höheren relativen Zuwächse in 2003 gegenüber 2004 hauptsächlich auf die weit aus feuchteren Witterungsbedingungen in 2002 zurückzuführen

sein (RUDOLF, 2004). Dieser zeitlich verzögerte Einfluss der Vorjahreswitterung auf den Längenzuwachs des Folgejahres wurde auch in Studien von LÖF und WELANDER (2000) an Buchensämlingen beschrieben und ist auch von Koniferen bekannt (CLEMENTS, 1970; TESCHE, 1992). GESSLER et al. (2001) fanden auch Einflüsse der Vorjahreswitterung auf den Durchmesserzuwachs von Jungbuchen. Der vorwiegend zu Beginn der Vegetationszeit erfolgte Längen- und Frühholzzuwachs der Naturverjüngung unter Buchenschirm ist besonders von günstigen Assimilationsbedingungen und ausreichender Reservestoffbildung im Vorjahr abhängig (vgl. SASS und ECKSTEIN, 1995).

Die im Vergleich zum Längenzuwachs stärkere Sensitivität des relativen Durchmesserwachstums gegenüber Trockenstress im Jahr 2004 (Abb. 3) deutet auf eine Hierarchie der Ressourcenallokation bei den Buchenjüngpflanzen in Zeiten knapper Wachstumsressourcen hin. Von Untersuchungen zum Strahlungseinfluss auf das Wachstum der Buchenverjüngung ist bekannt, dass bei Lichtmangel das Längenzuwachs gegenüber dem Dickenwachstum bevor-

zugt wird (VAN HEES, 1997; COLLET et al., 2002). Einen ähnliche Wirkung scheint Wassermangel in der vorgelegten Studie zu haben. Dazu passt, dass vorwiegend nur auf den Flächen mit ungünstigen Belichtungsbedingungen oder erhöhtem Trockenstress 2003 ( $\text{DIFFSF} < 0,2$  oder  $\text{Predawn} < -0,8$ ) der relative Längenzuwachs höher war als der relative Durchmesserzuwachs (Flächen 1, 2, 4, 5).

Die nachgewiesene Wirkung von Trockenstress und Überschirmung (DIFFSF) auf den relativen und absoluten Längenzuwachs der Buchenverjüngung (Tab. 4 und 5) deckt sich sowohl mit neueren Resultaten aus Freilanduntersuchungen (MADSEN, 1994, 1995; ARANDA et al., 2001, 2004) als auch von Laborexperimenten (VAN HEES, 1997; LÖF und WELANDER, 2000, LÖF et al., im Druck). Damit ist eine Verallgemeinerung von Ergebnissen früherer Untersuchungen ohne Berücksichtigung des Wasserfaktors zu hinterfragen, die das Wachstum von Buchennaturverjüngungen als Funktion der Belichtung darstellen (BURSCHEL und HUSS, 1964; BURSCHEL und SCHMALTZ, 1965; SUNER und RÖHRIG, 1980). Die Frage nach Unabhängigkeit oder Interaktion von Trockenstress- und Überschirmungswirkung auf den Längenzuwachs ist für die beiden Jahre 2003 und 2004 unterschiedlich zu beantworten. Trockenstress und Überschirmung wirken sich eher unabhängig auf die Längenzuwächse des Jahres 2003 aus, die zum großen Anteil noch vor der Haupttrockenperiode erfolgten. Dieser Befund entspricht Ergebnissen von SACK und GRUBB (2002) und SACK (2004), die für unterschiedliche schattentolerante Gehölzarten unabhängige Effekte von experimentell simulierter starker Beschattung und Trockenheit auf das Wachstum fanden. Dem scheint die Wirkungsinteraktion von Trockenstress und DIFFSF im Sommer auf den Längenzuwachs 2004 (s. Tab. 4 und 5, Abb. 4) allerdings zu widersprechen. Eine Erklärungsmöglichkeit für die Interaktion von Beschattung und Trockenstress bezieht sich auf die unterschiedliche Blattmorphologie und das differierende Spross/Wurzelverhältnis beschatteter und stärker belichteter Buchen. Stärker beschattete Buchen passen sich durch die Bildung von dünnen Schattenblättern mit geringer entwickeltem Mesophyll und geringerer Stärke-Konzentration (ESCH-RICH et al., 1989) an die limitierten Assimilationsbedingungen an. Ein dadurch geringeres osmotisches Anpassungspotenzial soll den negativen Trockenstress-Einfluss auf das Wachstum verstärken (ARANDA et al., 2001). Ein bei Schattbuchen beobachtetes erhöhtes Spross/Wurzelverhältnis (VAN HEES, 1997) könnte deren Trockenstress-Sensitivität ebenfalls erhöhen. Es ist jedoch auch zu berücksichtigen, dass die Überschirmung bzw. der Diffuse site factor häufig mit der Bestandesdichte (vgl. LÜPKE, 1998) und damit der Durchwurzelungsintensität des Oberstandes korreliert, wenn man eine stammahe und stammzentrierte, horizontale Feinwurzelverteilung der Altbuchen unterstellt (SPANNUTH und BOLTE, 2004). Danach könnte ein verminderter DIFFSF auch eine zunehmende Wurzelkonkurrenz zwischen Altbäumen und Verjüngung anzeigen, die sich bei erhöhtem allgemeinem Trockenstress (Flächenmittel) zunehmend negativ auf den Zuwachs auswirkt. Diese Erklärung stimmt auch mit Ergebnissen von „Trenching“-Experimenten überein, die eine Wirkung des Altbestandes auf die Verjüngung vorwiegend auf trockeneren Standorten beschrieben (COOMES und GRUBB, 2000).

## 5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Ergebnisse der vorgestellten Untersuchung im nordöstlichen Mitteleuropa zeigen einen Einfluss einer extremen sommerlichen Trockenheit auf den Zuwachs der Buchennaturverjüngung auch im Folgejahr. Erhöhte Konkurrenz mit dem überschirmenden Altbestand, in Form von Licht- und/oder Wurzelkonkurrenz, wirkt zusätzlich, und zwar stärker, je intensiver die Trockenheit ausgeprägt ist. Zukünftig wird von einer Zunahme von extremen Trockenphasen wie im Sommer 2003 ausgegangen (DWD, 2004).

Daher sollten Maßnahmen zur Buchen-Naturverjüngung in der Region die Verminderung des Trockenstress-Risikos für die Jungpflanzen und eine behutsame Bewirtschaftung der Bodenwasservorräte zukünftig stärker berücksichtigen. Zusammen mit Erkenntnissen zu Buchenvoranbauten in Zentralspanien (ARANDA et al., 2001, 2004) sprechen die Resultate für eine zügige Reduktion des Bestandesschirms nach einer erfolgreichen Etablierung der Buchennaturverjüngung, um deren Wachstum und physiologische Trockenstress-Anpassung zu steigern. Dafür bieten unregelmäßige Auflichtungen in Rahmen von Femelhieben in den Lückenzentren besonders günstige Bedingungen ohne Wurzelkonkurrenz des Altbestandes (vgl. BAUHUS und BARTSCH, 1996). Großflächige Eingriffe (Lücken  $> 20$  m Durchmesser) sollten aber am Anfang vermieden werden, um eine zu starke Konkurrenz der Bodenvegetation, z.B. von Grasdecken mit *Calamagrostis epigejos*, zu vermeiden (vgl. MÜLLER et al., 1998; COLL et al., 2003). Weitere Möglichkeiten zur Steigerung der Trockenstress-Anpassung von Buchenwäldern, wie die gezielte Einbringung von Herkünften aus Randbereichen der Buchenverbreitung mit trockenerem Klima (vgl. NIELSEN und JØRGENSEN, 2003; RENNENBERG et al., 2004), sollten kritisch geprüft werden.

## 6. ZUSAMMENFASSUNG

Der Sommer 2003 war einer der wärmsten und trockensten Perioden in Mitteleuropa der letzten hundert Jahre. In acht Buchen- und Buchenmischwäldern des nordöstlichen Mitteleuropa wurde die Zuwachsreaktion der Buchen-Naturverjüngung im Alter zwischen vier und sechs Jahren auf den Trockenstress während dieses Zeitraumes untersucht.

Während der Trockenphase von Ende Juli bis Mitte August 2003 wurden Predawn-Potenziale ( $\psi_{PD}$ ) zur Bewertung des Pflanzen-Wasserstatus an 17 bis 22 Jungpflanzen je Fläche gemessen. Es erfolgte eine Klassifizierung der Versuchsflächen nach dem mittleren Predawn-Potenzial in die Klasse 1 (ohne Trockenstress:  $\psi_{PD} > -0,4$  MPa), 2 (mäßiger Trockenstress:  $\psi_{PD} -0,4$  MPa bis  $-0,8$  MPa) oder 3 (erhöhter Trockenstress:  $\psi_{PD} < -0,8$  MPa). Auf 0,12 ha bis 0,25 ha großen parzellierten Versuchsflächen erfolgte eine Verjüngungsinventur. Auf sechs bis acht Parzellen (20 m<sup>2</sup> Innenfläche) wurden bis zu 20 Buchenpflanzen etikettiert und Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser und Länge des Terminaltriebes aufgenommen. Eine Wiederholungsinventur im September 2004 ermöglichte die Berechnung der relativen Längen- und Durchmesser-Zuwächse. Der Einfluss von Überschirmung und relativer Beleuchtungsstärke auf den Zuwachs wurde mit Hilfe hemisphärischer Fotos (Diffuse Site Factor, DIFFSF) untersucht.

Die Ergebnisse zeigen einen Einfluss des Wasserstatus (Predawn-Potenzial) der Buchenpflanzen im Sommer 2003 auf das Zuwachsverhalten der Buchen-Naturverjüngung sowohl in 2003 als auch im Folgejahr 2004. Mit zunehmendem Trockenstress, indiziert durch sinkende Predawn-Potenziale, nimmt auch der mittlere relative Längen- und Durchmesserzuwachs der Flächen signifikant ab. Zwischen Predawn-Potenzial und relativen Zuwächsen bestehen dabei z. T. signifikante Korrelationen. Die Trockenheit 2003 wirkte zeitlich verzögert besonders stark auf den Zuwachs in 2004, da in diesem Jahr trotz feuchter Witterung die Zuwächse deutlich unter denen des Trockenjahres 2003 lagen.

Die Resultate von Kovarianzanalysen (ANCOVA) weisen einen signifikanten Einfluss von Trockenstress als klassierte Variable und Überschirmung (DIFFSF) auf die relativen und absoluten Zuwächse der Jungbuchen nach. Trockenstress wirkt sich stärker als die Überschirmung aus. Der Überschirmungseinfluss nimmt jedoch mit zunehmendem Trockenstress zu. Für die relativen Längenzuwächse 2004 zeichnet sich eine verstärkende Kombinationswirkung von klimatischem Trockenstress einerseits und Überschirmung

(DIFFSF) andererseits ab. Die Überschilderung durch den Altbestand kann sich dabei sowohl durch Lichtentzug als auch durch Wurzelkonkurrenz auswirken, die der Verjüngung Wachstumsressourcen entzieht. Zusätzlich ist eine geringere physiologische Trockenstress-Anpassung von an Beschattung adaptierten Buchen bekannt, die Trockenstress bei starker Beschattung kritisch macht.

Der prognostizierte zukünftige Anstieg von sommerlichen Trockenphasen in Mitteleuropa macht es notwendig, eine optimierte Bewirtschaftung knapper Bodenwasserressourcen in der waldbaulichen Planung mit zu berücksichtigen. In diesem Zusammenhang wird eine zügige Auflichtung des Bestandesschilders nach erfolgreicher Etablierung der Verjüngung als geeignet angesehen, das Trockenstress-Risiko für die Naturverjüngung zu verringern, wenn Ressourcen-Konkurrenz durch die Bodenvegetation kontrolliert wird. Hierfür bieten sich unregelmäßige Eingriffe in Form von Femelhieben an, wobei die entstehenden Lücken anfangs eine Größe von 20 Metern nicht überschreiten sollten.

## 7. Summary

Title of the paper: *Impact of the 2003 summer drought on growth of beech sapling natural regeneration (Fagus sylvatica L.) in north-eastern Central Europe.*

Summer 2003 was one of the warmest and driest periods in Central Europe for almost 100 years. The air temperature between June and August was anomalous, deviating from the 30 year average (1961–1990) by +2°C to +5°C. In northeastern Central Europe (51°N–55°N, 10°E–17°E: north-eastern Germany and western Poland) a deficit in precipitation of 180 mm resulted from the 2003 drought. In this year the precipitation rate amounted to 440 mm p. a. only.

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the main tree species in the ongoing conversions of coniferous plantations to deciduous forests, since beech dominates the potential natural vegetation (PNV) in large parts of Central Europe. However, the reputed drought sensitiveness of beech has led to discussions about the growth and regeneration of beech on dryer sites in southern Germany in the context of climate change predictions.

In eight pure and mixed European beech forests in northeastern Central Europe the growth response of natural beech regeneration during the 2003 summer drought and the additional effects of shading was investigated. The selected stands, comprising four to six year old natural beech regeneration situated on sites with similar sandy soils, spanned a 600 km geographic gradient from Northeast Germany to Northeast Poland (Masuria).

During the extended drought period from end of July to mid August 2003, the plant water status of beech regeneration was assessed by measuring the predawn potential ( $\psi_{PD}$ ) of 17 to 22 randomly selected saplings with a Scholander pressure chamber. All stands were then classified into class (1) without water stress ( $\psi_{PD} > -0.4$  MPa), class (2) with moderate water stress ( $\psi_{PD} -0.4$  MPa to  $-0.8$  MPa) or class (3) with high water stress ( $\psi_{PD} < -0.8$  MPa). Inventories of natural regeneration took place on permanently marked plots 0.12 ha to 0.25 ha in area. On six to eight subplots (20 m<sup>2</sup> area), up to 20 beech saplings were labeled and total aerial shoot length, root collar diameter, and terminal shoot length were recorded. A second inventory in September 2004 enabled relative length and diameter increment in 2003 and 2004 to be calculated in relation to plant size at the beginning of the growth period.

Hemispherical photography was used to consider additional effects of below-canopy irradiance on plant performance by deriving the diffuse site factor (DIFFSF) of each subplot.

Results showed that plant water status during July and August 2003 had a considerable effect on the relative increment of saplings

during 2003 and 2004. Increased water stress, indicated by decreased predawn plant potential, correlated to lower relative length and diameter increment. A carry-over effect of the summer drought on beech sapling performance was evident as a decrease in relative growth was observed during the 2004 wet growing season compared to sapling growth during the 2003 drought year.

An analysis of covariance (ANCOVA) identified both water stress and diffuse site factor (DIFFSF) as parameters affecting relative and absolute growth increment of the saplings. Water stress had a stronger effect on plant performance than shading. However influence of canopy was more evident when water stress was increased. For the relative length increment in 2004, climatic water shortage and diffuse site factor (DIFFSF) were found to have an interactive effect. The latter may reflect the impact of soil resource depletion in addition to the impact of shelterwood competition on regeneration performance by limiting light availability. In addition, the limited ability of shaded beech regeneration to adapt to water stress can also play a role. This may be due to the lower osmotic potential and lower root/shoot ratios of these plants. The lower adaptation potential of shaded beech exacerbates the impact of competition from the overstorey.

The predicted increase in summer drought events in Central Europe suggest that an optimization of soil water resource management in future silvicultural planning will be crucial for successful beech stand regeneration. In this context, a marked reduction in canopy after the successful establishment of young beech plants will reduce the risk of water stress, provided competition from ground vegetation is controlled. Irregular shelterwood systems creating gap openings with an initial area of up to 20 meters in diameter will provide those conditions, particularly in gap centres. Additional opportunities to increase the water stress tolerance of beech stands, such as the introduction of beech provenances from their eastern or southern boundaries where dryer climates prevail, need to be investigated.

## 8. Résumé

Titre de l'article: *Influence de la sécheresse estivale de 2003 sur la croissance des régénérations naturelles de hêtre (Fagus sylvatica L.) dans le nord-est de l'Europe centrale.*

L'été 2003 fut en Europe centrale la période la plus chaude et la plus sèche de la dernière centaine d'années. Dans huit hêtraies pures ou mélangées du nord-est de l'Europe central on a étudié quelles furent les réactions, au cours de cette période, vis à vis des stress de sécheresse des régénérations naturelles dont les âges étaient compris entre quatre et six ans.

Tout au long de la phase de sécheresse qui s'étendit de la fin juillet à la mi-août on a mesuré les potentiels d'absorption de l'eau «Predawn» – au lever du jour – afin de déterminer l'état des jeunes sujets au regard de l'eau; 17 à 22 d'entre eux ont été étudiés par placette.

On a pu établir ainsi un classement des placettes expérimentales d'après la valeur moyenne du potentiel «Predawn»:

- classe 1:  $> -0,4$  MPa – pas de stress de sécheresse;
- classe 2: de  $-0,4$  à  $-0,8$  MPa: stress moyen;
- classe 3:  $< -0,8$  MPa: – stress élevé.

Sur chacune de ces placettes, d'une surface comprise entre 0,12 ha et 0,25 ha, on a procédé à un inventaire de la régénération. Sur 6 à 8 parquets de 20 m<sup>2</sup>, on a étiqueté jusqu'à 20 semis de hêtre sur lesquels furent mesurés : la longueur des pousses, le diamètre au collet et la longueur de la pousse terminale. Un deuxième inventaire, en septembre 2004, a permis de calculer les accroissements relatifs en longueur et en diamètre. Les influences du couvert et de l'intensité relative d'éclaircissement sur les accroissements ont été étu-



diées à l'aide de photographies hémisphériques (Diffuse Site Factor DIFFSF).

Les résultats montrent que l'état hydrique (potentiel «Predawn») des semis de hêtre au cours de l'été 2003 a eu une influence sur la croissance de la régénération naturelle aussi bien en 2003 qu'ensuite en 2004. Lorsque l'importance du stress s'accroît, ce qui est traduit par une chute du potentiel «Predawn», les accroissements moyens relatifs en longueur et en diamètre diminuent de manière significative. Entre potentiel «Predawn» et accroissements relatifs existent ainsi, pour partie, des corrélations significatives. La sécheresse de 2003 a très fortement réduit les accroissements de 2004 qui furent nettement inférieurs à ceux de l'année sèche 2003 malgré une saison de végétation humide.

Les résultats des analyses de covariance (ANCOVA) indiquent une influence significative du stress de sécheresse, en tant que variable explicative, et du couvert (DIFFSF) sur les accroissements absolus et relatifs des jeunes hêtres. Le stress de sécheresse a un effet plus marqué que le couvert; cependant les conséquences de celui-ci deviennent plus importantes quand le stress de sécheresse augmente. Pour les accroissements relatifs en longueur de l'année 2004 se manifestent de manière plus considérable, un effet combiné, du stress climatique de sécheresse d'une part et du couvert (DIFFSF) d'autre part. Selon l'âge du peuplement ce couvert agit aussi bien sur l'arrivée de lumière que sur la concurrence entre les racines, ce qui réduit les ressources disponibles pour la croissance de la régénération. Par ailleurs il est bien connu que les hêtres adaptés à l'ombrage ont une faible capacité d'adaptation physiologique aux stress de sécheresse ce qui rend la situation critique en cas de couvert dense.

L'augmentation des périodes estivales de sécheresse étant prévisible pour l'avenir en Europe centrale il devient nécessaire de gérer strictement les ressources en eau du sol; cela doit être pris en considération dans la planification forestière. Dans de telles conditions il apparaît judicieux de réduire le couvert des lors que l'installation de la régénération a été réussie afin de limiter les risques de stress dus à la sécheresse en réduisant la concurrence vis à vis des ressources exercée par la végétation proche du sol. Pour ce faire s'imposent des interventions irrégulières, sous forme de coupes de jardinage; des trouées dépourvues de tout abri direct doivent exister, d'une taille initiale de 20 mètres. J.M.

## 9. Danksagung

Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) im Rahmen eines Promotionsstipendiums gefördert. Prof. Dr. STEFAN TARASIUK, Univ. Warschau, und Forstbedienstete der lokalen deutschen und polnischen Forstbehörden gaben Hinweise zur Auswahl der Versuchsflächen und unterstützten uns bei den Freiland-Untersuchungen. Allen genannten Personen und Institutionen sei herzlich für die geleistete Hilfe gedankt.

## 10. Literatur

AG Boden [der Geologischen Landesämter und der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe]: Bodenkundliche Kartieranleitung (KA 4). 4. Aufl., Stuttgart, 1994

AMMER, Ch.: Response of *Fagus sylvatica* seedlings to root trenching of overstorey *Picea abies*. Scand. J. For. Res. 17: 408–416, 2002

AMMER, Ch., P. BRANG, T. KNOKE und S. WAGNER: Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. Forstarchiv 75: 83–110, 2004

AMMER, Ch., L. ALBRECHT, H. BORCHERT, F. BROESINGER, Ch. DITTMAR, W. ELLING, J. EWALD, B. FELBERMEIER, V. H. GILSA, J. HUSS, J. KENK, Ch. KÖLLING, U. KOHNLE, P. MEYER, R. MOSANDL, H.-U. MOOSMAYER, S. PALMER, A. REIF, K.-E. REHFUESS und B. STIMM: Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa – kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von RENNENBERG et al. (2004). Allg. Forst- u. J.-Ztg. 176: 60–67, 2005

ANDERS, S., W. BECK, A. BOLTE, G. HOHMANN, M. JENSSSEN, U.-K. KRAKAU und J. MÜLLER: Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. Remagen-Ow., 2002

ANDERSON, M. C.: Studies of the woodland climate. Journal of Ecology 52: 27–41, 643–663, 1964.

ARANDA, I., L. GIL and J. A. PARDOS: Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. Trees 14: 344–352, 2000

ARANDA, I., L. GIL and J. A. PARDOS: Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* seedlings planted within pinewood. Trees 15: 358–364, 2001

ARANDA, I., L. GIL and J. A. PARDOS: Improvement of growth conditions and gas exchange of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted below a recently thinned *Pinus sylvestris* L. stand. Trees 18: 211–220, 2004

ARSUS [Akademia Rolnica w Szczecinie Uniwersytet Szczecinski]: Atlas Klimatycznosci Ryzyka Uprawy Roślin w Polsce – Atlas of climatic risk to crop cultivation in Poland, Szczecin, 2001

BACKES, K.: Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Diss. Math.-Naturwiss. Fachbereiche, Univ. Göttingen, 1996

BAUHUS, J. und N. BARTSCH: Fine root growth in beech (*Fagus sylvatica*) forest gaps. Can. J. For. Res. 26: 2153–2159, 1996

BMELF (Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten): Bundesweite Bodenzustandserhebung im Wald (BZE) – Arbeitsanleitung. 2. Aufl., Bonn, 1994

BOHN, U. und R. NEUHÄUSL: Karte der natürlichen Vegetation Europas/Map of the Natural Vegetation of Europe. Teil 1–3. Münster-Hiltrup, 2000–2003

BOLTE, A.: Canopy thinning, light climate and distribution of *Calamagrostis epigejos* (L.) ROTH in a Scots pine forest (*Pinus sylvestris* L.). Verh. Ges. Ökol. 29: 9–18, 1999

BOLTE, A. und A. ROLOFF: Einfluß von Buchenüberhältern auf Bodenvegetation und Naturverjüngung. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 164: 97–102, 1993

BURSCHEL, P. und J. HUSS: Die Reaktion von Buchensämlingen auf Beschattung. Forstarchiv 35: 225–233, 1964.

BURSCHEL, P. und J. SCHMALTZ: Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung junger Buchen. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 136: 193–210, 1965

BRAUN, H. J.: Bau und Leben der Bäume. 2. Aufl., Freiburg i. Breisgau, 1988

CLEMENTS, J. R.: Shoot responses of young red pine to watering applied over two seasons. Can. J. Bot. 48: 75–80, 1970

COLL, L., P. BALANDIER, C. PICON-COCHARD, B. PRÉVOSTO und T. CURT: Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation competition conditions. Ann. For. Sci. 60: 593–600, 2003

COLLET, C., O. LANTER und M. PARDOS: Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. Trees 16: 291–298, 2002

COOMES, D. A. und P. J. GRUBB: Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. Ecol. Monogr. 70: 171–207, 2000

DWD [Deutscher Wetterdienst] (Hrsg.): Klimastatusbericht 2003. Offenbach am Main, 2004

EHLERS, W.: Wasser in Pflanze und Boden. Dynamik des Wasserhaushalts als Grundlage von Pflanzenwachstum und Ertrag. Stuttgart-Hohenheim, 1996

ELLENBERG, H.: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl., Stuttgart, 1996

ESCHRICH, W., R. BUCHARDT und S. ESSIAMAH: The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. Trees 3: 1–10, 1989

FOTELLI, M. N., A. GESSLER, A. PEUKE und H. RENNENBERG: Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and  $\delta^{13}C$  composition. New Phytologist 151: 427–435, 2001.

GESSLER, A., S. SCHREMPF, A. MATZARAKIS, H. MAYER, H. RENNENBERG und M. A. ADAMS: Radiation modifies the effect of water availability on the carbon isotope composition of beech (*Fagus sylvatica*). New Phytologist 150: 653–664, 2001

GESSLER, A., C. KEITEL, M. NAHM und H. RENNENBERG: Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. Plant Biol. 6: 289–298, 2004

HORN, A.: Konkurrenz zwischen natürlich verjüngten Eschen und Buchen in Bestandeslücken: Wachstum, Feinwurzelverteilung und ökophysiologische Reaktion auf Austrocknung. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme Göttingen A 177, 2002

JOST, G., H. SCHUME und H. HAGER: Factors controlling soil water-recharge in a mixed European beech (*Fagus sylvatica* L.)-Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] stand. Eur. J. For. Res. 123: 93–104, 2004

KÜHLING, M.: Untersuchung zur Verjüngungsstruktur in Buchenbeständen in Deutschland und Polen. Masterarbeit Univ. Göttingen, Inst. für Waldbau, Abt. I, Göttingen, 2005, nicht publ.

LÖF, M. und N. T. WELANDER: Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. Can. J. For. Res. 30: 468–475, 2000

LÖF, M., A. BOLTE und T. WELANDER: Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* L. Seedlings. Scand. J. For. Res., im Druck

- LÜPKE, V. B.: Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das Wachstum junger Buchen und Traubeneichen. *Forstarchiv* **58**: 18–24, 1987
- LÜPKE, V. B.: Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *For. Ecol. Manage.* **106**: 19–26, 1998
- LÜPKE, V. B. und K. HAUSKELLER-BULLERJAHN: Beitrag zur Modellierung der Jungwuchsentwicklung am Beispiel von Traubeneichen-Buchen-Mischverjüngungen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175**: 61–69, 2004
- MADSEN, P.: Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light and soil water content. *Scand. J. For. Res.* **9**: 316–322, 1994
- MADSEN, P.: Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica*). *For. Ecol. Manage.* **72**: 251–264, 1995
- MATUSZKIEWICZ, W.: Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen. *Braun-Blanquetia – Recueil de Travaux de Geobotanique* **1**: 1–99, 1984
- MATUSZKIEWICZ, W.: Über die standörtliche und regionale Gliederung der Buchenwälder in ihrem osteuropäischen Rand-Areal. *Ber. D. Reinh. Tüxen-Ges.* **1**: 83–92, 1989.
- MELF [Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Brandenburg]: Waldbaurahmenrichtlinie für den Landeswald, Potsdam, 1998
- MEYER, P., J. ACKERMANN, P. BALCAR, J. BODDENBERG, R. DETSCH, B. FÖRSTER, H. FUCHS, B. HOFFMANN, W. KEITEL, M. KÖLBEL, C. KÖTHKE, H. KOSS, W. UNKRIG, J. WEBER und J. WILLIG: Untersuchung der Waldstruktur und ihrer Dynamik in Naturwaldreservaten. Eching, 2001
- MÜLLER, J., A. BOLTE, W. BECK und S. ANDERS: Bodenvegetation und Wasserhaushalt von Kiefernforstökosystemen (*Pinus sylvestris* L.). *Verh. Ges. Ökol.* **28**: 407–414, 1998
- NIELSEN, C. N. N. und F. V. JØRGENSEN: Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. *For. Ecol. Manage.* **174**: 233–249, 2003
- PEUKE, A. D., C. SCHRAML, W. HARTUNG und H. RENNENBERG: Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist* **154**: 373–387, 2002.
- RENNENBERG, H., W. SEILER, R. MATYSSEK, A. GESSLER und J. KREUZWIESER: Die Buche (*Fagus sylvatica*) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175**: 210–224, 2004
- RUDOLF, B.: Hydroklimatologische Einordnung der in Europa extremen Jahre 2002 und 2003. Klimastatusbericht 2003. Deutscher Wetterdienst, Offenbach am Main, 2004
- RYSAVY, T.: Vereschung – Ursachen und Möglichkeiten ihrer Vermeidung. Dissertation Forstwiss. Fachbereich Univ. Göttingen, 1992
- SACK, L.: Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation. *Oikos* **107**: 110–127, 2004
- SACK, L. und P. J. GRUBB: The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* **131**: 175–185, 2002
- SASS, U. und D. ECKSTEIN: The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees* **9**: 247–252, 1995
- SCHÄR, CH., P. L. VIDALE, D. LÜTHI, CH. FREI, CH. HÄBERLI, M. A. LINIGER und CH. APPENZELLER: The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* **427**: 332–336, 2004
- SCHOLANDER, P. F., H. T. HAMMEL, E. D. BRADSTREET und E. A. HEMMINGSEN: Sap Pressure in Vascular Plants. *Science* **148**: 339–346, 1965
- SCHROEDER, F. G.: Lehrbuch der Pflanzengeographie. Wiesbaden, 1998
- SPANUTH, P. und A. BOLTE: Struktur- und Dynamik in Abhängigkeit von Standortseigenschaften, Baumarten und Mischungsanteilen. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme Göttingen* **B 71**: 311–338
- SUNER, A. und E. RÖHRIG: Die Entwicklung der Buchennaturverjüngung in Abhängigkeit von der Auflichtung des Altbestandes. *Forstarchiv* **51**: 145–149, 1980
- SZAFER, W. und K. ZARZYCKI (Hrsg.): Szata roślinna Polski. Tom II, PWN Warszawa, 1972
- TARASIUK, S.: Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) na obrzeżach zasięgu w Polsce. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa, 1999
- TESCHE, M.: Immediate and long-term (memory) responses of *Picea abies* to single growing season of SO<sub>2</sub>-exposure or moderate drought. *For. Ecol. Manage.* **51**: 179–186, 1992
- TOGNETTI, R., J. D. JOHNSON und M. MICHELOZZI: The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* **9**: 348–354, 1995
- VIŠNÍČ, C. und A. DOHRENBUSCH: Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175**: 101–108, 2004
- VAN HEES, A. F. M.: Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* **54**: 9–18, 1997
- WAGNER, S.: Strahlungsabschätzung in Wäldern durch hemisphärische Fotos – Methode und Anwendung. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme Göttingen* **A 123**, 1994
- Wetter-Online 2004: Rückblick Tageshöchsttemperaturen und Niederschläge (Tagessummen) für Gorzow/Wielkopolski und Bialystock unter <http://www.wetteronline.de/reuro.htm>
- WILLERT, D. J., R. MATYSSEK und W. HERPICH: Experimentelle Pflanzenökologie. Grundlagen und Anwendung. Stuttgart, New York, 1995

# Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit

Aus dem Institut für Waldbau, Abt. I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen und dem Institut für Waldökologie und Waldinventuren der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft

(Mit 6 Abbildungen und 4 Tabellen)

Von T. CZAJKOWSKI<sup>1)</sup> und A. BOLTE<sup>2)</sup>

(Angenommen November 2005)

## SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

*Provenienz; Topfexperiment; Evapotranspiration; Matrixpotenzial; Blattwasserpotenzial; Trockenstress; Blattfläche; Sprosslänge; Wurzelhalsdurchmesser.*

*Provenance; pot experiment; evapotranspiration; matrix potential; leaf water potential; drought stress; leaf area; shoot length; root collar diameter.*

## 1. EINLEITUNG

Die Häufung und Verschärfung von Trockenperioden sind ein wichtiger Bestandteil der prognostizierten Klimaänderung (IPPC, 2001; FRICH et al., 2002). Im europäischen Vergleich sagt die SCEN-Klimaprognose für die Periode 2071–2100 die höchsten Variabilitäten der Sommertemperaturen für das zentrale und östliche Mitteleuropa voraus (SCHÄR et al., 2004). Diese Region stellt den Kern des Verbreitungsgebiets buchendominierter Wälder dar (BOHN und NEUHÄUSL, 2000–2003). Die Frage der Sensitivität der Buche gegenüber Trockenheit steht damit im Brennpunkt der Diskussionen um eine Arealverschiebung von Buchenwäldern und um die zukünftige Baumarten- und Herkunftswahl auf trockengefährdeten Standorten in Mitteleuropa (RENNENBERG et al., 2004, AMMER et al., 2005; KÖLLING et al., 2005). LASCH et al. (2002) prognostizierten schon bei einer Temperaturerhöhung von 1,5 °C im Laufe einer mehrhundertjährigen Modellsukzession (Modell FORSKA-M) den weitgehenden Verlust potenzieller natürlicher Buchen- und Buchenmischwälder in Brandenburg.

Die Verjüngungsphase stellt eine besonders sensible Phase für die Buche dar, in der neben dem Klimaeinfluss auch die Konkurrenz mit dem Altbestand und der Begleitvegetation Wachstum und Vitalität negativ beeinflussen kann (BOLTE und ROLOFF, 1993; AMMER, 2002; CZAJKOWSKI et al., 2005; LÖF et al., 2005). Stressphysiologische Untersuchungen an Buchenjüngpflanzen nach experimentell induzierter Wasserknappheit zeigten, dass Herkünfte verschieden auf Trockenheit reagieren. Buchen aus trockeneren Klimaten wiesen einen höheren Pflanzenwasserstatus auf oder erreichten einen kritischen Status später als Vergleichsherkünfte aus niederschlagsreicheren Gebieten (TOGNETTI et al., 1995; SCHRAML und RENNENBERG, 2002).

Für experimentelle Trockenstress-Untersuchungen wurden 11 autochthone Buchenherkünfte entlang eines klimatischen Gradienten zunehmender Kontinentalität, Sommerwärme und Tendenz zur Sommertrockenheit von Nordostdeutschland nach Zentralpolen ausgewählt und kultiviert. Ziel war, mögliche Unterschiede der

Buchenherkünfte in der Reaktion auf Trockenheit aufzuzeigen und diese mit der geographischen Lage und den klimatischen Gegebenheiten zu korrelieren.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Kultivierung der Sämlinge

Für die Untersuchungen wurden Samen von 11 anerkannten Buchenherkünften aus Saatgutbeständen polnischer und deutscher Forstbehörden oder Baumschulen kultiviert (Abb. 1, Tab. 1). Nach der Stratifizierung der Buchensamen von Januar bis März 2003 wurden 250 Sämlinge pro Herkunft einzeln in Pflanzcontainern (0,3 l Volumen, Bodensubstrat Typ P 25 von Industrie Erdewerk Archut GmbH) bei 30% rel. Beleuchtungsstärke in Anlehnung an die Methodik von PEUKE et al. (2002) kultiviert. Von Februar bis März 2004 erfolgte eine Umpflanzung von 30 zufällig ausgewählten Jungpflanzen pro Herkunft in mit Sandsubstrat (Bodenart: Mittelsandiger Grobsand, gSms; AD-HOC-AG BODEN, 2005) homogen gefüllten Töpfen (55 cm Höhe, 15 cm Durchmesser). Dieses Substrat entspricht weitgehend dem Mineralboden-Substrat der Herkunftsstandorte (vgl. CZAJKOWSKI et al., 2005). Die Jungpflanzen wurden etwa alle zwei Tage bewässert und gedüngt (0,1% Lösung mit NPKMg Dünger (15+10+15+2) zzgl. Bor, Eisen, Kupfer, Mangan, Molybdän, Zink).

### 2.2 Erhebungen von bodenphysikalischen Parametern

Die Bodentextur (Korngröße) des als Wuchsmediums verwendeten Sandsubstrates wurde mit Hilfe von Sieb- und Schlämmanalyse sowie Sedimentation (Pipett-Methode) nach der DIN 18 123 bestimmt. Zusätzlich erfolgte die Erhebung der mittleren Trockenraumdichte (AK Standortskartierung 1996) an zehn zufällig ausgewählten Proben. Anhand der Ergebnisse wurde die Wasserretentionskurve (WRC) des Sandsubstrates mit Hilfe der Gleichung von van Genuchten (1980, Gl. 1) modelliert, die auf dem Mualem-Genuchten-Modellansatz basiert.

$$\theta_h = \theta_r + \frac{\theta_s - \theta_r}{\left[1 + (\alpha \cdot \Psi)^n\right]^{1-1/n}} \quad (1)$$

mit

$\theta_h$ : Bodenwassergehalt [Vol.%] bei gegebener Saugspannung (= -Matrixpotenzial  $\Psi_{\tau}$ ) [kPa = 0,001 MPa]

$\theta_s$ : Sättigungswassergehalt, pF = 0 [Vol %]

$\theta_r$ : Restwassergehalt beim Erreichen des permanenten Welkepunktes, pF = 4,2 [Vol %]

$\alpha, n$ : empirische „van Genuchten-Parameter“

Die notwendigen Eingangsparameter für das Modell („van Genuchten-Parameter“:  $\theta_s$ ,  $\theta_r$ ,  $\alpha$  und  $n$ ) wurden zum einen nach Regressionsgleichungen von TEEPE et al. (2003) aus den Angaben zur Bodentextur und Trockenraumdichte berechnet (Modell 1). Zum Vergleich wurden für  $\alpha$  und  $n$  Angaben der AD-HOC-AG BODEN (1999) verwendet (Modell 2). Tabelle 2 enthält die grundlegenden Angaben zu Bodenphysik und den hydraulischen Eigenschaften des Wuchssubstrates der Buchenjüngpflanzen.

<sup>1)</sup> CZAJKOWSKI, TOMASZ (Dipl.-Forsting. Univ.). Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Waldbau I: Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen. Tel.: 0551-393680, Fax: 0551-393270, Email: tczajko@gwdg.de

<sup>2)</sup> BOLTE, ANDREAS (Prof. Dr.). Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Waldökologie und Waldinventuren, A.-Möller-Str. 1, D-16225 Eberswalde. Tel.: 03334-65345, Fax: 03334-65354, Email: abolte@bfh-inst7.fh-eberswalde.de

Tab. 1

Beschreibung der Buchenherkünfte und klimatische Charakterisierung der Herkunftsgebiete,  
 KWB: Klimatische Wasserbilanz (Differenz aus Niederschlag und potenzieller Evapotranspiration).  
 Description of the beech provenances and climatic characteristics of the three provenance regions,  
 KWB: Climatic water balance (difference of precipitation and potential evapotranspiration).

| Nr | Herkunft  | Nähere Ortsbez. | Herkunfts-Gebiet                | Niederschlag/<br>KWB Jahr<br>[mm] | T Juli. [°C] | Quellen                           |
|----|-----------|-----------------|---------------------------------|-----------------------------------|--------------|-----------------------------------|
| 1  | 810 02    | Schönhorn       | Nordost-<br>deutschland<br>(NO) | 550 bis 700/<br>50 bis 200        | 17,9         | HAD<br>(BUNR, 2003)               |
| 2  | 810 04    | Buchheide       |                                 |                                   |              |                                   |
| 3  | 810 05    | MLT*            |                                 |                                   |              |                                   |
| 4  | 315/3-353 | Świebodzin      | Westpolen<br>(WP)               | 525 bis 650/<br>-50 bis 150       | 18,1         | Klimaatlas Polen<br>(ARSUS, 2001) |
| 5  | 314/3-301 | Świerczyna      |                                 |                                   |              |                                   |
| 6  | 314/3-303 | Okonek          | Zentralpolen<br>(ZP)            | 525 bis 575/<br>-50 bis 50        | 18,7         | Klimaatlas Polen<br>(ARSUS, 2001) |
| 7  | 315/3-354 | Łopuchówko      |                                 |                                   |              |                                   |
| 8  | 314/1-157 | Kwidzyn         |                                 |                                   |              |                                   |
| 9  | 351/3-354 | Gołabki         | Zentralpolen<br>(ZP)            | 525 bis 575/<br>-50 bis 50        | 18,7         | Klimaatlas Polen<br>(ARSUS, 2001) |
| 10 | 315/3-356 | Jamy            |                                 |                                   |              |                                   |
| 11 | 315/3-356 | Brodnica        |                                 |                                   |              |                                   |

\* MLT: Märkisch-Lausitzer Tiefland

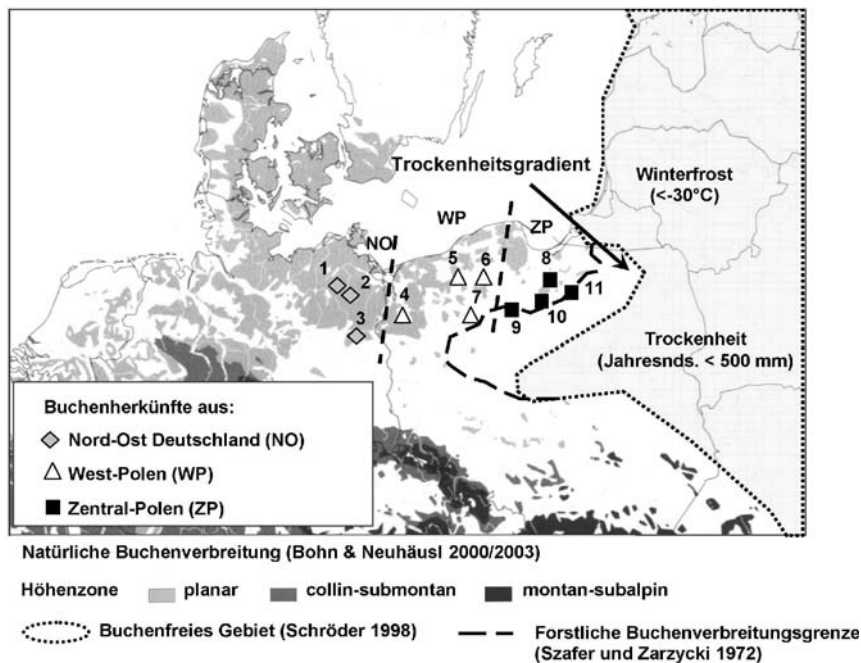


Abb. 1

Lage der ausgewählten Buchenherkünfte in einem geographischen Gradienten von Nordostdeutschland bis Zentralpolen. (Herkunft 3 kann nur grob lokalisiert werden, da außer der Herkunftsnummer keine näheren Angaben verfügbar waren).

Location of the selected beech provenances in a geographic gradient from North-East Germany to Central Poland. (The location of provenance no. 3 can be roughly described, since only information of the provenance district was available).

### 2.3 Simulation einer hochsommerlichen Trockenperiode

Im Zeitraum vom 08.07.2004 bis zum 18.09.2004 wurde eine Trockenperiode im Gewächshaus der Universität Göttingen simuliert. Es erfolgte eine Trennung des Pflanzenkollektivs jeder der 11 Herkünfte in Behandlung und Kontrolle mit je 15 Jungbuchen. Vor Beginn der Simulation wurden alle Pflanzen bis zum Erreichen der Bodenwassersättigung bewässert. Nachdem nach etwa 12 Stunden das bewegliche Bodenwasser aus Sickerungsöffnungen am Boden des Topfes abgeflossen und die nutzbare Feldkapazität (nWSK,  $pF = 1,8$ ; AD-HOC-AG BODEN, 2005) erreicht war, wurden zwei

zufällig ausgewählte Pflanzen pro Herkunft als Indikatorpflanzen inkl. Substrat und Topf gewogen. Nach der Wasserretentionskurve (WRC, Modell 2; AD-HOC-AG BODEN, 1999) wurde der mittlere Anfangswassergehalt (nWSK) auf 21 Vol.% geschätzt (Tab. 2). Dieser Wert liegt zwischen den 23 Vol.% nWSK der Wasserretentionskurve nach Modell 1 für ungestörte Waldböden und Angaben der Bodenkundlichen Kartieranleitung mit 16 bis 18 Vol.% (AD-HOC-AG BODEN, 2005).

Die Simulation einer sommerlichen Trockenheit erfolgte durch ein unterschiedliches Bewässerungsregime. Während die Pflanzen

Tab. 2

**Übersicht über die bodenphysikalischen Messwerte des verwendeten Bodensubstrats und die Modellparameter zur Ableitung der Wasserretentionskurve (WRC).  
Soil physical data of the used soil material  
and model parameter for the water retention curve (WRC).**

| Bodenphysikalische Messwerte  |   |
|---|---|
| Korngrößenverteilung [Gew.%]  | Sand: 91,5 (gS: 46,1, mS: 29,2, fS: 16,2)<br>Schluff: 4,8 (gU: 2,4, fU und mU: 2,4)<br>Ton: 3,6 |
| Trockenraumdichte (TRD) [g cm <sup>-3</sup> ]   | 1,20  |
| Anfangswassergehalt Austrocknung $\cong$ Nutzbarer Wasserspeicherkapazität (nWSK) [Vol.%] | 21 (Modell 2, pF = 1,8)   |
| Van Genuchten-Parameter (Wasserretention)   |   |
| Sättigungswassergehalt $\theta_s$ [Vol.%]   | 54 bei pF=0   |
| Restwassergehalt $\theta_r$ [Vol.%], PWP  | 5 bei pF = 4,2  |
| $\alpha$ (Modell 1 / Modell 2)  | 0,095519 / 0,075404064  |
| $n$ (Modell 1 / Modell 2)   | 1,62656135 / 1,6163   |

der Behandlungsvariante keinerlei Wasserzufuhr während des ganzen Untersuchungszeitraums erhielten, wurden die Buchen der Kontrollvariante weiterhin regelmäßig jeden zweiten Tag bewässert. Zweimal pro Woche wurden die Indikatorpflanzen zu Kontrollzwecken gewogen. Nach den Ergebnissen wurde die Bewässerung der Kontrolle so angepasst, dass nur geringe Abweichungen vom Ausgangsgewicht zu verzeichnen waren.

#### 2.4 Erhebungen zur Pflanzenreaktion auf Trockenheit

Die Bestimmung der Evapotranspiration der Behandlungspflanzen erfolgte gravimetrisch aus der Differenz von gemessenem Gewicht und dem Anfangsgewicht zu Beginn der Simulation. Die aufsummierte, kumulative Evapotranspiration während der simulierten Trockenperiode korrespondiert mit der Abnahme des volumetrischen Bodenwassergehaltes, da keine Bewässerung stattfand. Eine Kontrolle des Tiefengradienten der Bodenaustrocknung erfolgte an vier Pflanzen durch orientierende Messungen des Boden-Matrixpotenzials ( $\Psi_{\tau}$ ) in 25 cm und 45 cm Bodentiefe mit Gipsblöcken (Soil Moisture Block, Eikelkamp) und dem Ablesegerät Infield 7 (UMS, 2003).

Die Blattwasserpotenziale (Predawn- und Mittagspotenzial) wurden am Ende der simulierten Trockenheit an je 8 zufällig ausgewählten Pflanzen pro Herkunft der Behandlungs- und Kontrollvariante mit Hilfe der Druckkammermethode nach SCHOLANDER et al. (1965) untersucht (vgl. CZAJKOWSKI et al., 2005). Die Messungen erfolgten mit Hilfe einer Scholander-Bombe (Eigenbau der Univ. Göttingen, vgl. HORN, 2002) an intakten Blättern, z. T. mit Sprossabschnitten, unverzüglich nach dem Abtrennen von der Buchenpflanze. Die maximalen Blattwasserpotenziale (Predawn-Potenziale) wurden kurz vor Tagesbeginn (3–5 Uhr) bestimmt, die minimalen Blattwasserpotenziale (Mittagspotenziale) dagegen am Tag zwischen 12–15 Uhr.

An fünf Pflanzen pro Herkunft wurde die Blattfläche pro Pflanze ( $LA$ ) gemessen. Eine Blatt-Berntung fand am Ende der Vegetationsperiode (Anfang Oktober) statt. Die Blattfläche wurde an einem Scanner mit Hilfe der Bildverarbeitungssoftware WinFolia (Régeants Instruments Inc., Canada) ermittelt. An diesen Pflanzen wurden auch die Sprosslänge ( $L$ ) und der Wurzelhalsdurchmesser ( $D0$ ) im März 2004 und im November 2004 erhoben. Aus den Differenzen konnte der Jahreszuwachs an Sprosslänge ( $Z_{L04}$ ) und Wurzelhalsdurchmesser ( $Z_{D004}$ ) bestimmt werden.

#### 2.5 Datenanalyse

Die Ergebnisse aller Messungen an den Buchenjungpflanzen wurden in einer MS ACCESS-Datenbank zusammengeführt und mit Hilfe der EDV-Software Statistica (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma) statistisch ausgewertet. Unterschiede von Messergebnissen

der Behandlungs- und Kontrollvariante der Trockenheits-Simulation wurden mit dem Mann-Whitney-Zwei-Stichproben-Test (U-Test) auf statistische Signifikanz getestet. Der Signifikanztest auf Differenzen der Resultate der Behandlungsvariante, zusammengefasst nach den drei Herkunftsgebieten Nordostdeutschland (NO), Westpolen (WP) und Zentralpolen (ZP), erfolgte mit dem Kruskal-Wallis-Test (H-Test). Beide Tests verwenden als nicht-parametrische Verfahren die Ränge der Messergebnisse und sind daher robust gegenüber Abweichungen der untersuchten Daten von der Normalverteilung. Bei beiden Tests wurde als Signifikanzschwelle eine Überschreitungswahrscheinlichkeit von 5% gewählt ( $p = 0,05$ ).

### 3. ERGEBNISSE

#### 3.1 Evapotranspiration und Bodenwasserhaushalt

Bei der kumulativen Evapotranspiration der unbewässerten Buchenpflanzen der Behandlung aus den verschiedenen Herkunftsgebieten (Abb. 2) zeigen sich Unterschiede zwischen den Herkunftstypen aus dem weniger kontinentalen Nordost-Deutschland (NO) sowie West-Polen (WP) gegenüber denen des kontinentaleren Zentral-Polens (ZP). Die drei NO- und vier WP-Herkünfte haben nach der 10-wöchigen Trockenperiode im Mittel etwa 45 mm verbraucht, die Buchen aus Zentralpolen (ZP) nur etwa 36 mm (Abb. 2a). Für weitere Analysen zur Bodenwasserausschöpfung werden nur die Tiefe 0 bis 40 cm als effektiver Wurzelraum betrachtet, da die in 45 cm Bodentiefe installierten Gipsblöcke keinerlei Wasserentnahme während der ganzen Austrocknungsperiode anzeigten (Werte oberhalb der Messgrenze von  $-0,01$  MPa, Widerstandswerte in den Gipsblöcken konstant  $<200 \Omega$ ). Durchwurzelungstiefen bis 30 cm, die an zwei Pflanzen nach dem Versuchsende erhoben wurden, bestätigen diese Einschränkung der effektiven Wurzeltiefe.

Vom Anfangswassergehalt der Töpfe (nWSK: 21 Vol.%) bis 40 cm Bodentiefe ist am Ende der Austrocknung bei den Indikatorpflanzen der NO- und WP-Herkünfte im Mittel noch knapp 10% vorhanden (Abb. 2b). Damit sind bei diesen Pflanzen im Schnitt die leicht verfügbaren Wasservorräte bis zu einem Bodenmatrixpotenzial ( $\Psi_{\tau}$ ) von  $-0,05$  MPa ( $pF = 2,7$ ) komplett ausgeschöpft. Das Bodensubstrat der Indikatorpflanzen der ZP-Herkünfte weist dagegen im Mittel noch fast 12% Wasservorrat auf. Hier stehen bei einem mittleren Matrixpotential ( $\Psi_{\tau}$ ) von  $-0,02$  MPa ( $pF = 2,3$ ) noch leicht mobilisierbare Wasservorräte zur Verfügung. Die am Versuchsende in 25 cm Bodentiefe an drei ausgetrockneten Pflanzen gemessenen Matrixpotenziale ( $\Psi_{\tau}$ ) mit einer Spanne  $-0,02$  bis  $-0,06$  MPa stimmen gut mit diesen Modellresultaten überein. Die Variabilität zwischen einzelnen Pflanzen wird aber dadurch deutlich, dass eine vierte Pflanze schon Anfang August 2004 den Messbereich ( $< -0,1$  MPa) unterschritten hatte.

### 3.2 Wasserstatus der Buchenpflanzen

Die geringere Ausschöpfung der Bodenwasservorräte der zentralpolnischen Buchen (ZP) führt dazu, dass die Pflanzen am Ende der Trockenheits-Simulation, gemessen am Predawn-Blattwasserpotenzial ( $\Psi_{PD}$ ), keine Anzeichen eines angespannten Wasserhaushalts zeigen (Mittlere Predawn-Potenziale  $> -0,4$  MPa, vgl. CZAJKOWSKI et al., 2005). Die unbewässerten Buchen der Behandlungsvariante und die bewässerten Buchenpflanzen der Kontrollvariante weisen bis auf Herkunft 11 keine signifikanten Unterschiede der Predawn-Potenziale auf (Abb. 3). Die Behandlungs-Pflanzen der nordostdeutschen und westpolnischen Herkünfte (NO, WP) hingegen haben bei höherer Ausschöpfung des nutzbaren Bodenwasservorrats am Ende des Versuchs bis auf die Herkunft 5 signifikant niedrigere Predawn-Potenziale als die Kontroll-Pflanzen. Vergleicht man die unbewässerten Buchen (Behandlung) aus den unterschiedlichen Herkunftsgebieten, so differieren sowohl die Predawn-Potenziale der nordostdeutschen (NO) und westpolnischen Herkünfte (WP) signifikant von denen zentralpolnischer Herkunft (ZP). Dagegen finden sich keine Unterschiede zwischen den westlichen Herkünften (NO und WP, Tab. 3). Dieser Befund lässt bei den Buchenpflanzen am östlichen Rand der Buchenwaldverbreitung auf eine vergleichsweise geringere Anspannung des pflanzeninternen Wasserhaushalts gegenüber der Mehrzahl der westlichen Herkünfte schließen.

Bei der Gegenüberstellung der Einzelwerte für das Predawn- ( $\Psi_{PD}$ ) und Mittags-Blattwasserpotenzial ( $\Psi_M$ ) am Ende der Trockensimulation (Abb. 4a) ist bei den Buchenpflanzen der Kontrolle eine nahezu identische Potenzialsprende der unterschiedlichen Regionen ersichtlich. Zwar tritt auch bei einigen bewässerten Pflanzen ein niedriges mittägliches Wasserdefizit auf ( $\Psi_M$  bis  $-1,7$  MPa), aber in der Nacht können sich alle Pflanzen wieder erholen ( $\Psi_{PD} > -0,5$  MPa). Klare Unterschiede zwischen den Herkünften lassen sich aber bei den unbewässerten Pflanzen der Trockenheits-Simulation (Behandlung) erkennen (Abb. 4b). Hier folgen nur die Buchen aus Zentralpolen (ZP) übereinstimmend dem Regenera-

tionsmuster der Kontrolle und können alle ihr Wasserdefizit durch nächtliche Bodenwasseraufnahme ausgleichen. Bei den übrigen Herkünften (NO, WP) gelingt es neun Pflanzen nicht, ihr Blattwasserpotenzial über  $-1$  MPa zu steigern. Fünf Buchen zeigen nur geringe oder keine Regeneration ihres Wasserstatus, wie vergleichbare Mittags- und Predawn-Potenziale zwischen  $-1,5$  MPa und  $-3$  MPa anzeigen. Eine höhere Anzahl von Pflanzen mit nächtlicher Erholung und damit ohne Anzeichen von akutem Wassermangel kommt allerdings bei allen Herkünften vor.

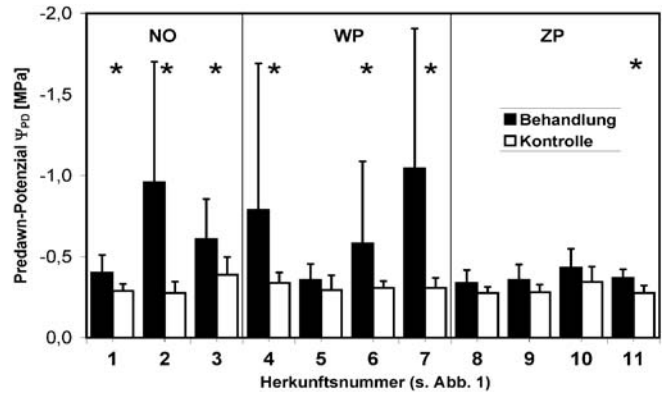


Abb. 3

Wasserstatus (Predawn-Blattwasserpotenzial, Mittelwerte und Standardabweichung) der Buchenpflanzen (Austrocknung und Kontrolle) am Ende der Trockenstress-Simulation getrennt nach Herkunft und Regionen; Sterne zeigen signifikante Differenzen zwischen Behandlungs- und Kontrollvariante an (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Water status (predawn leaf water potential, means and SD) of the beech plants (treatment and control) at the end of the drought experiment for different provenances and provenance regions; stars indicate significant differences of treatment and control variants (Mann-Whitney U-test,  $p < 0,05$ ).

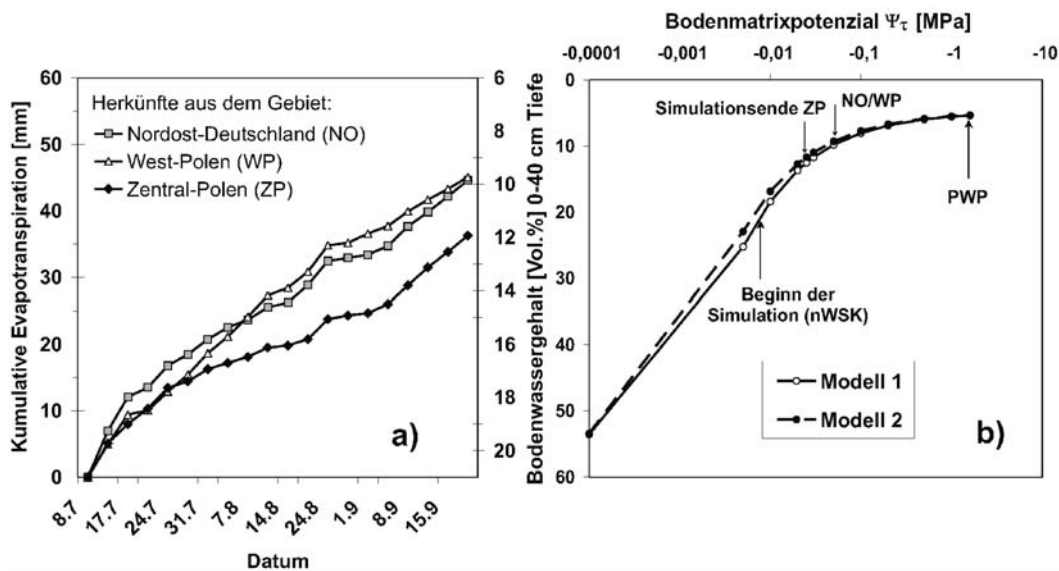


Abb. 2

a) Kumulative mittlere Evapotranspiration und Bodenwassergehalt [Vol.%] während der Trockenheits-Simulation in 2004, b) resultierendes mittleres Matrixpotenzial ( $\Psi_\tau$ ) nach der Wasserretentionskurve (Wasserspannung, WRC) für das verwendete Bodensubstrat nach Modell von VAN GENUCHTEN (1980), Modell 1: Parameter nach TEEPE et al. (2003), Modell 2: Parameter nach Ad-hoc-AG Boden (1999), PWP: Permanenter Welkepunkt (pF 4,2  $\approx -1,5$  MPa).

a) Cumulative mean evapotranspiration and volumetric soil water content (%) during 2004 drought treatment, b) resulting mean soil water potential due to the water retention curve (WRC) of the used soil substrate according to the model of VAN GENUCHTEN (1980), model 1: parameter acc. to TEEPE et al. (2003), model 2: parameter acc.

To Ad-hoc-AG Boden (1999), PWP: permanent wilting point (pF 4,2  $\approx -1,5$  MPa).

Tab. 3

Mittelwerte und Standardabweichungen (in Klammern) von Kennwerten zum Wasserstatus (Blattwasserpotenzial), zur Dimension und zum Zuwachs der unbewässerten Buchenjungenpflanzen (Behandlung) getrennt nach Herkunftsgebieten; unterschiedliche Buchstaben nach den Mittelwerten kennzeichnen signifikante Differenzen zwischen den Pflanzen unterschiedlicher Herkunftsgebiete (H-Test,  $p < 0,05$ ); n: Probenanzahl.

Means and standard deviations (in parentheses) of characteristic values of water status (leaf water potential), dimension and increment of the non-watered young beeches (treatment) broken down by provenance regions; different letters following means indicate significant differences between plants from different provenance region (H-test,  $p < 0,05$ ); n: total number of samples.

|  | Nordost-Dtschl. (NO)                 | Westpolen (WP)                      | Zentralpolen (ZP)                    |
|--|--------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|
| Predawn-Blattwasserpotenzial ( $\Psi_{PD}$ ) [MPa]     | -0,65 <sup>a</sup> (0,50)<br>n = 24  | -0,69 <sup>a</sup> (0,69)<br>n = 32 | -0,37 <sup>b</sup> (0,09)<br>n = 32  |
| Blattflächensumme pro Pflanze (LA) [cm <sup>2</sup> ]  | 123,5 <sup>a</sup> (51,7)<br>n = 14* | 118,6 <sup>a</sup> (38,8)<br>n = 20 | 138,8 <sup>a</sup> (45,8)<br>n = 19* |
| Sprosslänge Nov. 2004 ( $L_{11/04}$ ) [cm]             | 26,4 <sup>a</sup> (3,8)<br>n = 15    | 22,8 <sup>b</sup> (4,3)<br>n = 20   | 24,1 <sup>a</sup> (4,1)<br>n = 20    |
| Sprosslängenzuwachs 2004 ( $Z_{L,04}$ ) [cm]           | 7,6 <sup>a</sup> (4,3)<br>n = 15     | 8,5 <sup>a</sup> (3,7)<br>n = 20    | 7,9 <sup>a</sup> (3,1)<br>n = 20     |
| Wurzelhalsdurchmesser Nov. ( $D_{011/04}$ ) 2004 [mm]  | 5,0 <sup>a</sup> (1,0)<br>n = 15     | 4,4 <sup>a</sup> (0,6)<br>n = 20    | 4,5 <sup>a</sup> (0,8)<br>n = 20     |
| Zuwachs Wurzelhalsdurchmesser ( $Z_{D004}$ ) 2004 [mm] | 1,3 <sup>a</sup> (0,7)<br>n = 15     | 1,6 <sup>a</sup> (0,5)<br>n = 20    | 1,7 <sup>a</sup> (0,6)<br>n = 20     |

\* Reduktion der Probenanzahl durch vorzeitigen Blattbefall bzw. Blattvergilbung.

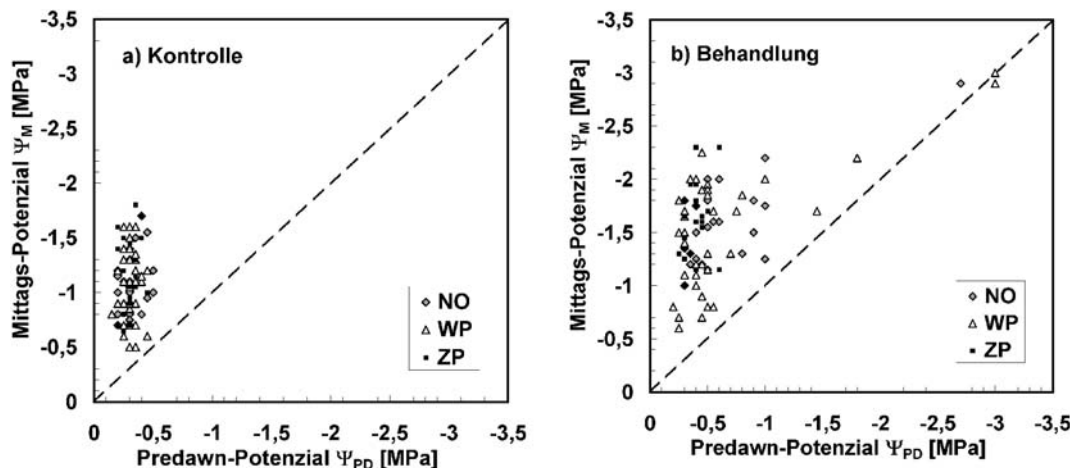


Abb. 4

Gegenüberstellung von Mittags- und Predawn-Blattwasserpotenzialen einzelner Buchenpflanzen am Ende der Trockenstress-Simulation getrennt nach Herkunftsgebieten (NO: Nordostdeutschland, WP: Westpolen, ZP: Zentralpolen), a) Kontrolle (bewässert), b) Behandlung.

Comparison of midday and predawn leaf potentials of beech plants at the end of the drought experiment for the different provenance regions (NO: North-East Germany, WP: West Poland, ZP: Central Poland); a) control, b) drought treatment.

### 3.1.3 Pflanzendimension und Zuwachs

Die mittlere Blattflächensumme pro Pflanze ( $LA$ ) am Ende der Vegetationsperiode der untersuchten Stichprobe zeigen für alle Herkünfte bis auf Herkunft 5 nur zufällige Abweichungen zwischen unbewässelter Behandlung und bewässelter Kontrolle (Abb. 5). Die Werte der einzelnen Herkünfte liegen meist zwischen 100 cm<sup>2</sup> und 150 cm<sup>2</sup>. Höhere Blattflächensummen von 162 cm<sup>2</sup> und 196 cm<sup>2</sup> werden von der Behandlungsvariante der Herkünfte 3 und 9 erreicht. Die Kontrollvariante der Herkunft 8 weist im Schnitt nur 90 cm<sup>2</sup> Blattfläche aus. Bei einem Vergleich der Buchen der Behandlungsvarianten aus den unterschiedlichen Herkunftsgebieten (NO, WP und ZP) ergeben sich keine signifikanten Unterschiede (Tab. 3).

Die Messungen der Sprosslänge und des Wurzelhalsdurchmessers am gleichen Buchenkollektiv im November 2004 (Abb. 6a, b) ergeben ähnlich wie bei den Blattflächensummen pro Pflanze keine signifikanten Unterschiede zwischen Behandlungs- und Kontrollvariante. Dasselbe gilt für die mittleren Sprosslängenzuwächse im Jahr 2004 (Abb. 6c). Beim mittleren Zuwachs des Wurzelhalsdurchmessers der Kontrolle liegen die Werte der Herkünfte 2 und 8 signifikant über denen der Behandlung (Abb. 6d). Die Gegenüberstellung der mittleren Dimensions- und Zuwachswerte der Buchen getrennt nach Herkunftsgebieten (Tab. 3) zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen Nordostdeutschland (NO), Westpolen (WP) und Zentralpolen (ZP). Lediglich die signifikant geringere Sprosslänge der westpolnischen Buchenpflanzen im November 2004 bil-

det eine Ausnahme. Die im Mittel geringere Verdunstung der Buchen der zentralpolnischen Herkunft (ZP, Abb. 1a) sowie deren überwiegend höherer Pflanzenwasserstatus (Abb. 3) im Vergleich zu den westlichen Herkunft (NO, WP) gehen somit nicht mit geringerer Dimension und geringerem Wachstum einher. Dies deu-

tet eine vergleichsweise höhere Wassernutzungseffizienz der zentralpolnischen Herkunft vom östlichen Rand der Buchenwaldverbreitung an.

#### 4. DISKUSSION

Die unterschiedliche Transpiration der verschiedenen Herkunft während der Trockenheits-Simulation hat zur Folge, dass die nordostdeutschen (NO) und westpolnischen Herkunft (WP) früher als die zentralpolnischen Herkunft (ZP) die leicht mobilisierbaren Wasservorräte der langsam dränenden Grobporen und größeren Mittelporen des Bodens ( $\Psi_t \geq -0,03$ ;  $pF < 2,5$ ) verbraucht hatten (Abb. 2). Dies führt bei einem Teil der nordostdeutschen und zentralpolnischen Buchen zu erkennbarem Trockenstress wie die Blattwasserpotenziale zeigen (Abb. 3). Eine wichtige Rolle spielt dabei die ungünstige Wasserretentionseigenschaft des beim Versuch verwendeten Sandsubstrates, das aber der Textur der natürlichen Standorte der Herkunft im norddeutschen und polnischen Tiefland nahe kommt (s. CZAJKOWSKI et al., 2005). Zusätzlich zu einer geringen nutzbaren Wasserspeicherkapazität (nWSK) nimmt das Bodenmatrixpotenzial ( $\Psi_t$ ) in Sandböden ab 15 Vol.% bei weiterer Ausschöpfung deutlich überproportional ab (s. Tab. 3; TEEPE et al. 2003, AD-HOC-AG BODEN, 2005). Daher wirken sich die geringen Unterschiede im mittleren Restwassergehalt der Töpfe der nordost- und westpolnischen Buchenherkunft (NO/WP) mit 10 Vol.% einerseits und der zentralpolnischen Herkunft (ZP) mit 12 Vol.% andererseits in einer erheblichen Differenz des mittleren Matrixpotentials ( $\Psi_t$ ) von  $-0,05$  MPa (NO und WP) zu  $-0,02$  MPa (ZP) aus. Nur die Bodenmatrixpotenziale in den Töpfen der zentralpolnischen Herkunft bleiben somit oberhalb der kritischen Matrixpotenzial-Schwelle von  $-0,03$  MPa, unterhalb derer Bäume unter Wasserstress geraten können (AK STANDORTSKARTIERUNG, 1996).

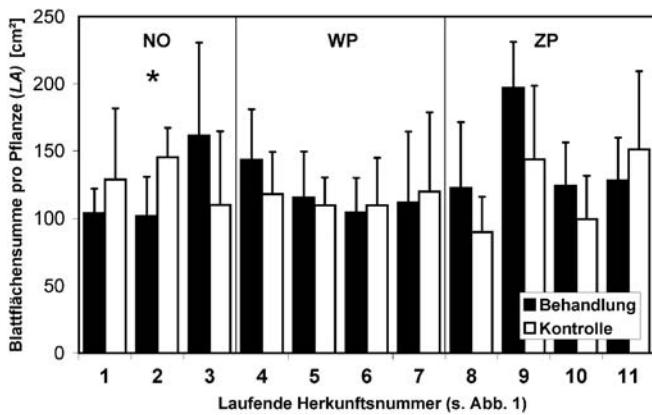


Abb. 5

Mittlere Blattflächensumme und Standardabweichung pro Pflanze (LA) [cm<sup>2</sup>] der 2-jährigen Buchen nach Herkunft und Regionen geordnet; Sterne zeigen signifikante Differenzen zwischen Behandlungs- und Kontrollvariante an (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Means and SD of leaf area per plant (LA, cm<sup>2</sup>) of the beech saplings (2 yrs.) from different provenances and provenance regions; stars indicate significant differences of treatment and control variants (Mann-Whitney U-test,  $p < 0,05$ ).

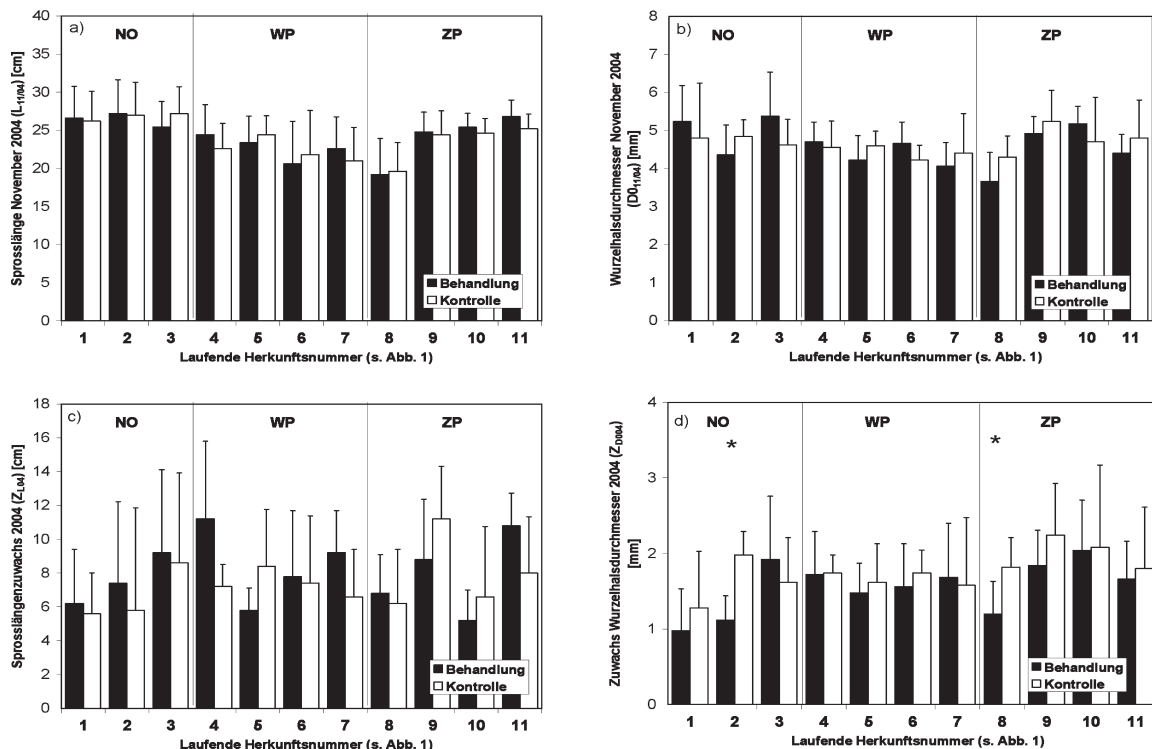


Abb. 6

Mittelwerte und Standardabweichungen (a) der Sprosslängen und (b) der Wurzelhalsdurchmesser nach dem Ende der Vegetationsperiode sowie (c) der Zuwächse an Sprosslänge und (d) der Wurzelhalsdurchmesser von März 2004 bis November 2004; Sterne zeigen signifikante Differenzen zwischen Behandlungs- und Kontrollvariante an (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,05$ ).

Means and SD of (a) plant shoot length, (b) root collar diameter after the end of the growth period, and (c) shoot length increment, (d) diameter increment from March to November 2004; stars indicate significant differences of treatment and control variants (Mann-Whitney U-test,  $p < 0,05$ ).



Für die Pflanzen zentralpolnischer Herkunft (ZP) stehen im Mittel noch etwa 9 mm mehr an meist leichter nutzbarem Wasservorrat (nWSK) zur Verfügung. Diese Pflanzen würden unter konstanten Verdunstungsbedingungen bei einer aus Gesamtverdunstung und Länge der Trockenperiode errechneten durchschnittlichen Evapotranspiration von 0,5 mm pro Tag erst nach weiteren 18 Tagen den u. U. schon kritischen Bodenwasserstatus der beiden anderen Herkünfte (NO, WP) erreichen. Eine solche verspätete Trockenheitswirkung beschreibt auch TOGNETTI et al. (1995) bei Sämlingen sizilianischer Buchenpopulationen von trockenen Standorten, an denen er zwei Tage später Trockenstress diagnostizierte als bei mitelitalienischen Buchenpopulationen feuchterer Standorte. Eine Verzögerung von Trockenheitseffekten ist als wichtiger Vorteil bei

der Anpassung der Buchenverjüngung an zukünftig intensivere und verlängerte Trockenphasen in Europa (vgl. EEA, 2004) zu bewerten.

Das Blattwasserpotenzial (Abb. 3) ist als Indikator für den Wasserstatus der Pflanzen eng an die Nachlieferung von Bodenwasser und damit an das Matrixpotenzial und den Bodenwassergehalt im Wurzelraum gekoppelt (LAMBERS et al., 2000; COLL et al., 2004). Daher weisen die meisten der nordostdeutschen und westpolnischen Herkünfte (NO, WP) am Ende der Trockenphase bei höherer mittlerer Evapotranspiration ein geringeres mittleres Predawn-Blattwasserpotenzial auf als die zentralpolnischen Herkünfte (ZP). Gegenläufige Trends einzelner Herkünfte (Nr. 1, 5) und einzelner Buchenpflanzen aller Herkünfte können darin begründet sein, dass

Tab. 4

**Vergleich der Spannen an Mittel, (Minima und Maxima, in Klammern) der gemessenen Blattwasserpotenziale (Predawn, Mittag) mit einigen Literaturwerten zu Buchenjungepflanzen und älteren Buchen. Die Einschätzungen zum Trockenstress beziehen sich auf Behandlungsvarianten von Trockenheits-Simulationen oder Anmerkungen der Autoren (- Stress: bewässert/feuchtere Verhältnisse; + Stress: nicht bewässert/trockenere Verhältnisse). Die Zahlenangaben wurden einheitlich auf eine Nachkommastelle gerundet.**

**Comparison of mean ranges (minima and maxima, in parentheses) of beech leaf water potentials (predawn, midday) of this study with literature data on young and mature beech. Drought stress assessments refer to treatment variants of drought experiments or remarks by the authors (- Stress: irrigated/moist sites; + Stress: not irrigated/dryer sites). All values are rounded to one decimal place.**

| Wasserpotenzial $\Psi_{PD}$ [MPa]<br>Predawn/Maximum |   | Wasserpotenzial $\Psi_M$ [MPa]<br>Mittag/Minimum |                                  | Untersuchung  | Autoren                            |
|--|---|--|----------------------------------|---|------------------------------------|
| - Stress   | + Stress                                | - Stress   | + Stress                         |   |                                    |
| <b>Buchenjungepflanzen</b>                           |   |  |                                  |   |                                    |
| -0,3 bis -0,4<br>(-0,2 bis -0,5)                     | -0,6 bis -1,0<br>(-0,2 bis -3,0)        | -0,9 bis -1,3<br>(-0,5 bis -1,8)                 | -1,1 bis -1,8<br>(-0,6 bis -3,0) | Gewächshaus-Versuch, 2j.  | Vorliegende<br>Untersuchung        |
| -0,2 bis -0,3  | -0,3 bis -0,7                           | -  | -                                | Klimakammer-Versuch, 1j.,<br>deutsche Herkünfte   | Peuke et al.<br>(2002)             |
| -0,3 bis -0,7  | -0,4 bis -1,2                           | -0,6 bis -1,4                                    | -0,7 bis -1,6                    | Freilandversuch, Es-Bu-<br>Verjüngung 1-15j. unter Bu-<br>Schirm, Südniedersachsen                            | Horn (2002)                        |
| -0,3 bis -0,4  | -0,9 bis -1,2                           | -  | -                                | Freilandinventur, Bu-<br>Bestände, Ostdeutschland<br>und Polen, 2-5j.   | Czajkowski et al.<br>(2005)        |
| -0,1   | -1,8                                    | -  | -                                | Freilandinventur, Voranbau<br>unter Ki, Zentralspanien  | Aranda et al.<br>(2001)            |
| -0,4   | -2,1                                    | -  | -                                | Freilandversuch, Buchen-<br>schirm, Schwarzwald, 4j.  | Schraml u.<br>Rennenberg<br>(2002) |
| -0,5   | -2                                      | -  | -                                | Klimakammerversuch, 3j.,<br>italienische Herkünfte  | Tognetti et al.<br>(1994)          |
| -0,6   | -2,3                                    | -  | -                                | Klimakammerversuch, 1j.,<br>italienische Herkünfte  | Tognetti et al.<br>(1995)          |
| -  | -1,9 bis -2,6                           | -  | -                                | Freiland, Es/Bu-Mischungen,<br>5-7j. (Auswahl), Nordhessen,<br>Südnieders.                                    | Rysavy u.<br>Roloff (1994)         |
| -0,9 <sup>1</sup> bis -1,3 <sup>2</sup>              | -2,2 <sup>1</sup> bis -3,7 <sup>2</sup> | -  | -                                | Klimakammer-Versuch, 1j.,<br><sup>1</sup> ohne und <sup>2</sup> mit Konkurrenz<br>von <i>Rubus fruticosus</i> | Fotelli et al.<br>(2001)           |
| -  | -                                       | -  | -1,9 bis -4,4                    | Freilandinventur, Es-Bu-<br>Verjüngung, 15-20j.,<br>Göttinger Wald  | Rysavy (1992)                      |
| -  | -                                       | -  | -4,0                             | Gewächshaus-Versuch, 2j.,<br>subletal   | Rysavy u.<br>Roloff (1994)         |
| <b>Ältere Buchen</b>                                 |   |  |                                  |   |                                    |
| -0,3 bis -0,4  | -0,5 bis -0,7                           | -1,7 bis -2,1                                    | -1,9 bis -2,3                    | 4 Bu-Bestände,<br>Klimagradient<br>Mitteldeutschland  | Schipka (2002)                     |
| -0,4   | -0,7                                    | -1,8   | -2,2                             | Lüneburger Heide  | Backes (1996)                      |
| >-0,3  | -0,8                                    | -2,0   | -2,4                             | Bu-Ei-Bestand (30 J.),<br>Zentralspanien  | Aranda et al.<br>(2000)            |

unterschiedliche Gradienten der Bodenfeuchte zwischen 0 und 40 cm Bodentiefe sowie der Durchwurzelung der Jungbuchen durch die Bestimmung der Gesamtverdunstung der gesamten Bodensäule nicht erfasst werden.

Der Vergleich der am Versuchsende gemessenen Predawn- und Mittags-Blattwasserpotenziale mit einigen Literaturwerten zu Buchenjungpflanzen (*Tab. 4*) zeigt, dass die Mittel- und Extremwerte der Herkünfte sich ins Bild bisheriger Untersuchungen einordnen lassen. In einigen Fällen erreichten experimentell oder nach Sommertrockenheit untersuchte Buchenjungpflanzen im Mittel niedrigere Predawn-Potenziale, insbesondere wenn Konkurrenz mit der Bodenvegetation (FOTELLI et al., 2001) oder mit dem Altbestand vorlag (RYSAVY und ROLOFF, 1994; ARANDA et al., 2001; SCHRAML und RENNEBERG, 2002; HORN, 2002; CZAJKOWSKI et al., 2005). Ältere Buchen weisen dagegen deutlich höhere Predawn-Potenziale auf (BACKES, 1996; ARRANDA et al., 2000; SCHIPKA, 2002). Beides deutet zum einen die Empfindlichkeit der jüngeren Buchenverjüngung gegenüber Trockenheit durch ihr auf den Oberboden begrenzten Wurzelraum hin. Zum anderen werden die Nachteile bei der Konkurrenz um Bodenwasserressourcen gegenüber einer Begleitvegetation mit Gräsern (COLL et al., 2003) oder gegenüber dem Altbestand deutlich (BOLTE und ROLOFF, 1993; MADSEN, 1994; AMMER, 2002).

Wichtig ist die Frage zu kritischen Schwellen des Blattwasserpotenzials für die Buchen, die zu einem teilweisen oder gar vollständigen Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit des Xylems durch Embolie bzw. Kavitation führt. HACKE und SAUTER (1995) setzen den Grenzwert für einen beginnenden Verlust der Xylemleitfähigkeit der Buche auf ein minimales Wasserpotenzial von  $-1,9$  MPa. Dieser Wert entspricht der unteren Grenze der Mittags-Blattwasserpotenziale der Kontrollpflanzen ( $-1,8$ , *Tab. 3*, *Abb. 3*). Minimale Potenzialwerte oberhalb einer Grenzspanne zwischen  $-2,0$  und  $-2,2$  teilen auch BACKES (1996), ARANDA (2000) und SCHIPKA (2002) für Altbuchen ohne Trockenstress mit. Dies zeigt, dass die Buche bei ausreichender Wasserversorgung durch die stomatare Transpirationsregulation der Gefahr einer Xylemembolie entgehen kann. Das Unterschreiten dieser Schwelle bei Trockenheit scheint sich aber bei unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit, angezeigt durch das Predawn-Potenzial (LÖSCH, 2001), unterschiedlich auf die Xylem-Leitfähigkeit auszuwirken. So fanden TOGNETTI et al. (1995) und SCHIPKA (2002) Zusammenhänge zwischen einem niedrigen Predawn-Blattwasserpotenzial und dem rapiden Absinken der Xylemleitfähigkeit bei Unterschreitung kritischer Mittagspotenziale. Danach erlauben die höheren Predawn-Potenzialwerte unserer zentralpolnischen Herkünfte (ZP) eher ein Unterschreiten der kritischen  $-1,9$  MPa-Marke für minimale Blattwasserpotenziale als die überwiegend niedrigeren Predawn-Potenziale der westlicheren Herkünfte. Ob die Buche bei der besseren Wasserversorgung durch aktives Wiederbefüllen der Gefäße Embolien eher wieder auflösen kann (TYREE et al., 1999), ist noch nicht geklärt (SCHIPKA, 2002). Ein Mittags- und Predawn-Blattwasserpotenzial in vergleichbarer niedriger Größenordnung bis zu  $-3$  MPa wie in dieser Untersuchung bei einigen Pflanzen nordostdeutscher und westpolnischer Herkunft zu beobachten war, nimmt allerdings den Pflanzen jede Möglichkeit zur plastischen Reaktion auf weiteren Trockenstress. Das minimale subletale Blattwasserpotenzial bei Buche, angezeigt durch erste irreversible Trockenschäden, beobachteten RYSAVY und ROLOFF (1994) bei  $-4,0$  MPa.

Größere Unterschiede zwischen den Predawn-Blattwasserpotenzialen der Buchenpflanzen sind nicht nur zwischen unterschiedlichen Herkünften, sondern besonders auch innerhalb der überwiegend stärker trockengestressten nordostdeutschen und westpolnischen Herkünfte zu beobachten. Die zentralpolnischen Herkünfte hingegen verhalten sich weitaus einheitlicher (*Abb. 2, 3*).

SCHRAML und RENNEBERG (2002) fanden ebenfalls bei der trockenstress-sensitiven Hochlagenherkunft Conventwald höhere Spannweiten an Predawn-Blattwasserpotentialen und dem Stressindikator Prolingehalt als bei weniger empfindlichen Herkünften. Dies kann ein Hinweis auf eine selektionsbedingte Anpassung der geringer trockenstress-sensitiven Herkünfte sein, bei der die empfindlichen Individuen ausselektiert wurden und so von der Reproduktion ausgeschlossen sind. Da die Buche eine Baumart mit hoher genetischer Diversität ist (KONNERT et al., 2000), sind evolutionäre Umweltpassungen durch die Ausbildung genetisch differenzierter Ökotypen wahrscheinlich. Dafür spricht auch ein unterschiedliches Blattaustriebsverhalten von Herkünften aus Gebieten mit unterschiedlicher Spätfrostgefahr, das auch bei Transfer von Pflanzen in andere Gebiete erhalten bleibt (WÜHLISCH et al., 1995; CHMURA und ROZKOWSKI, 2002; VIŠNIĆ und DOHRENBUSCH, 2004). Welche Genorte die Anpassung der Buche an Trockenheit steuern, ist bisher ungeklärt (BOLTE, 2005).

Die Ergebnisse zur Pflanzendimension und zum Pflanzenwachstum der Jungbuchen zeigen bei vergleichbarer Dimension am Ende der Vegetationsperiode (Blattflächensumme, Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser) nur geringe Unterschiede im Zuwachs zwischen Behandlung und Kontrolle (*Abb. 6*). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Trockenheits-Simulation die Wassernachlieferung für die Buchenpflanzen erst dann nachhaltig begrenzte, als das Längenwachstums weitgehend abgeschlossen war und nur noch geringes Durchmesserwachstum erwartet werden konnte (BRAUN, 1980). Von ähnlichen Befunden zum Höhen- und Durchmesserwachstum der Buchenverjüngung bei spätsommerlicher Trockenperiode berichten AMMER (2002) sowie SCHRAML und RENNEBERG (2002). Vor diesem Hintergrund sind auch die vergleichbaren mittleren Längenzuwächse der Herkünfte aus den unterschiedlichen Gebieten trotz unterschiedlicher Trockenstressempfindlichkeit zu verstehen (*Abb. 6*). Stärkere Wuchsdepressionen der Behandlungsgegenüber der Kontrollvariante und Unterschiede zwischen den Herkünften sind erst im Folgejahr zu erwarten (VAN HEES, 1997; LÖF und WELANDER, 2000; CZAJKOWSKI et al., 2005). Die im Mittel bei vergleichbaren Blattflächensumme pro Pflanze und Durchmesserzuwachsen geringere mittlere Evapotranspiration der zentralpolnischen Herkünfte gegenüber den anderen Herkünften aus Nordostdeutschland und Westpolen deutet allerdings insgesamt auf deren höhere Nutzungseffizienz knapper Bodenwasserressourcen hin.

## 5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die vorgestellten Ergebnisse zeigen eine geringere Trockenstress-Empfindlichkeit von Buchenherkünften vom östlichen Rand der Buchenwaldverbreitung in Zentralpolen gegenüber der Mehrzahl der untersuchten Herkünfte innerhalb des Tieflandareals in Ostdeutschland und Westpolen. Damit deutet sich die grundsätzliche Möglichkeit an, im Rahmen eines auf Klimaänderung ausgerichteten Waldbaus trockenheitsangepasste Buchenherkünfte vom östlichen oder südlichen Buchenverbreitungsrand in jenen Buchenwaldregionen einzuführen, die deutlich verschärfte Trockenphasen zu erwarten haben (vgl. RENNEBERG et al., 2004). Andererseits bietet das Vorhandensein einer bestimmten Anzahl von weniger trockenstress-sensitiven Buchenindividuen in allen untersuchten Herkünften an, im Rahmen von Buchennaturverjüngung natürliche Selektionsprozesse für eine evolutionäre Trockenheitsanpassung lokaler Buchenpopulationen zu nutzen. In bestehenden Buchenaltbeständen ist letztere Möglichkeit realistischer, auch wenn die zu erwartende hohe Dynamik des Klimawandels mit u. U. Temperaturerhöhungen bis mehr als  $6^{\circ}\text{C}$  innerhalb einer Buchenumtriebszeit (vgl. IPCC, 2001) evolutionäre Anpassungsprozesse erschwert. Die Einführung gebietsfremder Herkünfte mit hoher Anpassung an Trockenheit oder die Mischung lokaler und

eingeführter Herkünfte (NIELSEN und JØRGENSEN, 2003) ist am ehesten interessant bei Neuanpflanzung und Waldumbau mit Buche. Bei der Auswahl der einzuführenden Herkünfte ist allerdings die Anpassungsfähigkeit an alle herrschenden Umweltbedingungen und auch die Wuchsqualität am neuen Standort zu berücksichtigen, um weitreichende Fehlentscheidungen zu vermeiden (vgl. AMMER et al., 2005). Hierzu sind zukünftig Versuchsanbauten unterschiedlicher Herkünfte über das Maß der bestehenden Herkunftsversuche hinaus notwendig. Diese sollten durch umfassende forstgenetische Forschungen zur genetischen Steuerung von Klimaanpassung der Buche begleitet und ergänzt werden.

## 6. ZUSAMMENFASSUNG

Ein Anstieg der mittleren Lufttemperatur von fast 1°C innerhalb des letzten Jahrhunderts deutet auf eine sich vollziehende Klimaerwärmung in Europa hin. Dies soll unter anderem zu einer zukünftigen Verschärfung von sommerlichen Trockenphasen führen.

An zweijährigen Buchenpflanzen wurde in Topfversuchen die unterschiedliche Reaktion auf Trockenheit untersucht. Die Kultivierung der Buchenjungepflanzen erfolgte aus Buchensamen elf unterschiedlicher Herkünfte aus Nordostdeutschland (NO), Westpolen (WP) und Zentralpolen (ZP). Diese drei Regionen decken einen West-Ost-Gradienten zunehmender klimatischer Kontinentalität mit abnehmenden Niederschlägen und abnehmender klimatischer Wasserbilanz ab. Während einer 72-tägigen Trockenperiode-Simulation im Gewächshaus vom 08.07.2004 bis 18.09.2004 bekamen 15 Pflanzen pro Herkunft keine Wasserzufuhr (Behandlung), die gleiche Pflanzenanzahl wurde als Kontrolle weiterhin regelmäßig an jedem zweiten Tag bewässert.

Während der Simulation überstieg die mittlere kumulative Evapotranspiration (ET) der unbewässerten Buchen (Behandlung) der westlichen Herkünfte (NO, WP; ET: 45 mm) die der zentralpolnischen Herkünfte (ZO; 36 mm). Dies führte bei den Töpfen der NO/WP-Herkünften zu einer durchschnittlich höheren Ausschöpfung des Bodenwasservorrats bis knapp 10 Vol.% und damit niedrigeren modellierten Matrixpotenzialen ( $\Psi_T$ : -0,05 MPa) im Vergleich zu den Töpfen der ZP-Herkünften (Restbodenwasservorrat knapp 12%,  $\Psi_T$ : -0,02 MPa). Der mittlere Pflanzenwasserstatus (Predawn-Blattwasserpotenzial,  $\Psi_{PD}$ ) der NO und WP-Buchenherkünfte war dementsprechend signifikant niedriger und erreichte im Mittel Werte bis unter -1 MPa gegenüber > 0,5 MPa aller ZP-Herkünfte. Einzelne Buchen der NO und WP-Herkünfte unterschritten sowohl beim Mittags- ( $\Psi_M$ ) als auch beim Predawn-Blattwasserpotenzial mit Werten bis -3 MPa die kritische Grenze für beginnende Xylemembolie von -1,9 MPa (Hacke und Sauter, 1995). Buchenpflanzen ohne angespannten Wasserstatus ( $\Psi_{PD} < 0,4$  MPa) fanden sich allerdings auch in allen Herkunftsregionen. Sowohl die Pflanzendimensionen (Blattflächensumme pro Pflanze, Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser) der Buchen aus den unterschiedlichen Herkunftsgebieten (NO, WP und ZP) nach dem Versuchsende als auch deren Längen- und Durchmesserzuwächse in der Vegetationsperiode unterschieden sich nur wenig. Ebenso gab es keine ausgeprägten Differenzen zwischen den mittleren Dimensionen und Zuwächsen der Behandlungs- und Kontrollvariante der einzelnen Herkünfte.

Die Ergebnisse deuten auf eine im Durchschnitt höhere Nutzungseffizienz knapper Bodenwasserressourcen und eine höhere Trockenheitsanpassung der zentralpolnischen Buchenherkünfte (ZP) am östlichen und kontinentalen Rand der Buchenwaldverbreitung gegenüber den nordostdeutschen und westpolnischen Herkünften (NO, WP) hin. Insbesondere eine verzögerte Ausschöpfung der restlichen nutzbaren Wasservorräte verschafft den ZP-Herkünften Vorteile bei sich verschärfenden Trockenphasen in

Mitteleuropa. Das Auftreten weniger trockenstressempfindlicher Buchenindividuen bei allen Herkünften zeigt aber auch die grundsätzliche Möglichkeit einer evolutionären Anpassung der Buche an verstärkte Trockenheit durch Selektionsprozesse an. Danach könnten die Einführung gebietsfremder Herkünfte trockenerer Klimate und die Selektion naturverjüngter lokaler Buchenpopulationen bzw. Buchenherkünfte zwei unterschiedliche Alternativen für die Verminderung der Trockenstressanfälligkeit mitteleuropäischer Buchenwälder sein.

## 7. Summary

Title of the paper: *Different reaction of beech (Fagus sylvatica L.) provenances from Germany and Poland to drought.*

An increase in mean air temperature of almost 1°C during the last century indicates an ongoing climate warming in Europe. Among other changes, this is expected to lead to an intensification of future summer drought events.

The reaction of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to drought was studied in greenhouse pot experiments using 2-year-old saplings. The saplings were cultivated using beech nuts from eleven different provenances from the regions North-East Germany (NO), West Poland (WP) and Central Poland (ZP). These regions cover a climatic East-West-gradient of decreasing precipitation and increasing July temperatures. A drought treatment was applied to 15 saplings per provenance for 72 days (08/07 to 18/09/04) in a greenhouse by discontinuing irrigation (treatment). A control sample comprising the same sapling number was continued every second day.

During the drought simulation, the mean cumulative evapotranspiration of the drought-treated beech from western provenances (NO, WP; ET: 45 mm) exceeded that of beech from the Central Polish provenance (ZP; ET: 36 mm) markedly. The NO and WP saplings demonstrated a higher exploitation of soil water resources than in ZP, until mean volumetric water content of the pots was just below 10%. Thus, a lower modelled soil water potential ( $\Psi_T$ : -0.05 MPa) remained at the end of the experiment compared to the Central Poland provenance (ZP) pots with about 12% water content ( $\Psi_T$ : -0.02 MPa). Accordingly, mean plant water status (predawn leaf water potential,  $\Psi_{PD}$ ) of the western provenances (NO, WP) was significantly lower than beech water status of the Central Polish provenances (ZP) and attained means of  $\Psi_{PD}$  lower than -1 MPa. Both predawn ( $\Psi_{PD}$ ) and midday ( $\Psi_M$ ) leaf water potential of a few NO/WP-plants with values as low as -3 MPa fell below the critical limit of -1.9 MPa for xylem embolism (HACKE and SAUTER, 1995). However, beech saplings with no indications of water stress ( $\Psi_{PD} < 0.4$ ) were also found in all provenance regions studied. Both sapling dimensions (leaf area, plant shoot length, root collar diameter) after the drought simulation and beech height and diameter growth during the growing season were comparable among the different provenance regions (NO, WP and ZP). Similarly, differences between mean dimensions and growth in the drought treatment and control were minimal.

A higher soil water use efficiency (WUE) and better adaptation to drought was evident for the beech provenances in Central Poland (ZP) at the eastern, continental beech forest boundary compared to the beech in North-East Germany (NO) und West-Poland (WP). Particularly, a prolonged water exploitation option of the ZP-beech provenances must be considered as an advantage for survival and competition under conditions of intensified drought events in Central Europe. However, the occurrence of less stress-sensitive beech individuals in all provenances points to the possibility of evolutionary adaptation to more intensive drought due to selection processes. Thus, the introduction of drought-adapted provenances and the selection of naturally regenerated, local beech populations or prove-

nances may provide two options for to decreasing the vulnerability of Central European beech stands to drought events.

## 8. Résumé

Titre de l'article: *Réaction différente à la sécheresse de provenances de hêtre allemandes et polonaises.*

Une augmentation de la température moyenne de l'air au cours du dernier siècle montre un réchauffement patent du climat en Europe. En autres conséquences cela doit conduire, à l'avenir, à une aggravation des phases de sécheresse estivales. Sur des plants de hêtre de deux ans éduqués en pots on a étudié les différences de réaction à la sécheresse. Les jeunes plants de hêtre cultivés étaient issus de fâines de diverses provenances, du Nord-est de l'Allemagne (NO), de l'ouest de la Pologne (WP) et du centre de la Pologne (ZP). Ces trois régions couvraient un gradient ouest-est, avec un climat de plus ou plus continental, des précipitations et un bilan hydrique de moins en moins élevés. Lors d'une simulation de période sèche d'une durée de 72 jours, en serre – du 08.07.2004 au 18.09.2004 – 15 plants de chacune des provenances ne reçurent aucun apport d'eau (traitement) alors que le même nombre de plants continuèrent à être arrosés régulièrement tous les deux jours (témoin). Pendant la simulation l'évaporation moyenne cumulée (ET) des hêtres non-arrosés (traitement) augmenta en ce qui concerne les provenances de l'ouest (NO,WP; ET: 45 mm) et celles du centre de la Pologne (ZO; 36 mm). Dans les pots des origines NO/WP, cela conduisit à un assèchement plus important en moyenne, donc à une moindre quantité d'eau dans le sol, jusqu'à tout juste 10% en volume et de ce fait, un assez faible potentiel d'absorption selon le modèle Matrix ( $\Psi_r$ : -0,05 MPa) en comparaison des pots avec les provenances ZP (quantité d'eau restant dans le sol limité à 12%  $\Psi_r$ : -0,02 MPa). L'état hydrique moyen des plants/potentiels hydrique des feuilles au lever du jour – predawn –  $\Psi_{PD}$  des provenances NO et WP était de ce fait significativement plus faible – atteignant en moyenne des valeurs pouvant être inférieures à 0,1 MPa – que celui de toutes les provenances ZP dont le potentiel reste supérieur à 0,5 MPa. Quelques hêtres des provenances NO et WP avaient des valeurs – jusqu'à -3 MPa du potentiel hydrique des feuilles – aussi bien au lever du jour ( $\Psi_{PD}$ ) qu'à midi ( $\Psi_M$ ) – inférieures à la valeur limite de -1,9 MPa à partir de laquelle des embolies peuvent se produire dans le xylème (HACKE et SAUTER, 1995). Des plants de hêtres dont l'état hydrique n'était pas tendu se rencontraient néanmoins pour toutes les régions de provenance ( $\Psi_{PD} < 0,4$  MPa). Qu'il s'agisse, soit de la taille (surface totale des feuilles d'un plant, longueur de la tige et diamètre au collet) des hêtres des diverses origines (NO, WP, ZP) à l'issue de l'expérience, soit de leurs accroissements en longueur et en diamètre au cours de la période de végétation, les différences n'étaient que faibles. De même, il n'existe aucune différence marquée, pour les diverses provenances, entre les valeurs moyennes de la taille et des accroissements des plants du traitement et de ceux du témoin.

Ces résultats laissent entendre qu'en moyenne, l'efficacité d'utilisation de ressources en eau limitées dans le sol et l'adaptation à la sécheresse sont l'une et l'autre plus élevées chez les provenances de hêtre du centre de la Pologne (ZP), à la frange orientale et continentale de l'aire forestière du hêtre, que chez les provenances du nord-est de l'Allemagne et de l'ouest de la Pologne (NO, WP). Tout particulièrement un épuisement plus tardif des réserves hydriques restantes utilisables procure un avantage aux provenances du centre de la Pologne lors des phases de sécheresse de plus en plus marquées en Europe Centrale. L'apparition d'individus de l'essence hêtre moins sensibles à la sécheresse qu'on a constatée chez toutes les provenances montre qu'il existe fondamentalement une possibilité d'adaptation évolutive du hêtre à de plus fortes sécheresses grâce aux processus de la sélection. Cela étant, l'introduction de provenances non autochtones croissant sous climat

chaud et la sélection dans des régénérations naturelles de populations locales de hêtre peuvent constituer deux alternatives différentes pour diminuer la sensibilité des hêtraies de l'Europe Centrale aux stress dus à la sécheresse. J.M.

## 9. Danksagung

Die Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) förderte die Untersuchungen im Rahmen eines Promotionsstipendiums für Dipl.-Forsting. (Univ.) TOMASZ CZAJKOWSKI. Deutsche und polnische Forstbehörden unterstützten die Forschungen durch Bereitstellung von Buchensamen autochtoner Buchenbestände und lieferten weit reichende Informationen zur Bestandeslage. Herr HEIKO RUBBERT, Institut für Waldbau der Universität Göttingen, half bei der Kultivierung der Buchenjungepflanzen. Allen genannten Personen und Institutionen sei für Ihre Hilfe herzlich gedankt.

## 10. Literatur

- AD-HOC-AG BODEN [der Staatlichen Geologischen Dienste und der BGR] (1999): Verknüpfungsregel 1.20 – Ermittlung der Parameter für das Modell einer stetigen Funktion der  $k(\Psi)$ -Beziehungen nach MUALEM (1976) und VAN GENUCHTEN (1980), Online: [http://www.bgr.de/saf\\_boden/adhocAG/Ergaenzungsregel\\_1\\_20.pdf](http://www.bgr.de/saf_boden/adhocAG/Ergaenzungsregel_1_20.pdf).
- AD-HOC-AG BODEN [der Staatlichen Geologischen Dienste und der BGR] (2005): Bodenkundliche Kartieranleitung (KA 5), 5. Aufl., Stuttgart
- AK STANDORTSKARTIERUNG [Arbeitskreis Standortskartierung in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung] (1996): Forstliche Standortsaufnahme, 5. Aufl., Eching b. München.
- AMMER, C. (2002): Response of *Fagus sylvatica* seedlings to root trenching of overstorey *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* **17**: 408–416.
- AMMER, C., L. ALBRECHT, H. BORCHERT, F. BROISINGER, Ch. DITTMAR, W. ELLING, J. EWALD, B. FELBERMEIER, v. H. GILSA, J. HUSS, J. KENK, Ch. KÖLLING, U. KOHNLE, P. MEYER, R. MOSANDL., H.-U. MOOSMAYER, S. PALMER, A. REIF, K.-E. REHFUES und B. STIMM (2005): Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa – kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von RENNENBERG et al. (2004). *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **176**: 60–67.
- ARANDA, I., L. GIL und J. A. PARDOS (2000): Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* **14**: 344–352.
- ARANDA, I., L. GIL und J. A. PARDOS (2001): Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* seedlings planted within pinewood. *Trees* **15**: 358–364.
- ARSUS [Akademia Rolnica w Szczecinie Uniwersytet Szczeciński] (2001): Atlas Klimatyczengo Rzyzka Uprawy Roślin w Polsce – Atlas of climatic risk to crop cultivation in Poland, Szczecin.
- BACKES, K. (1996): Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Diss. Math.-Nat. Fakultäten, Univ. Göttingen.
- BOHN, U. und R. NEUHÄUSL (2001–2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas / Map of the Natural Vegetation of Europe / Scale 1 : 25 000 000. Teil 1–3. Münster-Hiltrup
- BOLTE, A. (2005): Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. *AFZ-DerWald* **60**: 1077–1078.
- BOLTE, A. und A. ROLOFF (1993): Einfluß von Buchenüberhältern auf Bodenvegetation und Naturverjüngung. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **164**: 97–102.
- BRAUN, H. J. (1988): Bau und Leben der Bäume. 2. Aufl., Freiburg i. Breisgau.
- BUNR [Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit] (Hrsg.) (2003): Hydrologischer Atlas von Deutschland. 3. Lieferung, Bonn, Berlin.
- CHMURA, D. J. und R. ROZKOWSKI (2002): Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genet.* **51**: 123–127.
- COLL, L., P. BALANDIER, C. PICON-COCHARD, B. PRÉVOSTO und T. CURT (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* **60**: 593–600.
- COLL, L., P. BALANDIER und C. PICON-COCHARD (2004): Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiology* **24**: 45–54.
- CZAJKOWSKI, T., M. KÜHLING und A. BOLTE (2005): Einfluss der Sommer-trockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **176**: 133–143.
- EUROPEAN ENVIRONMENTAL AGENCY (EEA) (2004): Impacts of Europe's changing climate – An indicator-based assessment. EEA-Report 2/2004, Luxembourg.
- FOTELLI, M. N., A. GESSLER, A. PEUKE und H. RENNENBERG (2001): Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and  $\delta^{13}C$  composition. *New Phytologist* **151**: 427–435.

- FRICH, P., L. V. ALEXANDER, P. DELLA-MARTA, B. GLEASON, M. HAYLOCK, A. M. G. KLEIN TANK und T. PETERSON (2002): Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Clim. Res.* **19**: 193–212.
- HACKE, U. und J. J. SAUTER (1995): Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica*, *F. purpurea* und *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany* **46**: 1177–1183.
- HORN, A. (2002): Konkurrenz zwischen natürlich verjüngten Eschen und Buchen in Bestandeslücken: Wachstum, Feinwurzelverteilung und ökophysiologische Reaktion auf Austrocknung. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme Göttingen A* **177**.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC) (2004): Climate change 2001: Synthesis Report, Geneva, Switzerland.
- KÖLLING, C., H. WALENTOWSKI und H. BORCHERT (2005): Die Buche in Mitteleuropa. *AFZ-DerWald* **60**, 13: 696–701.
- KONNERT, M., M. ZIEHE, U. TRÖBER, W. MAURER, A. JANSSEN, T. SANDER, E. HUSSENDÖRFER und H. HERTEL (2000): Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland: Gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst und Holz* **55**: 403–408.
- LAMBERS, H., F. S. CHAPIN und T. L. PONS (2000): *Plant Physiological Ecology*. New York, Berlin, Heidelberg.
- LASCH, P., M. LINDNER, M. ERHARD, F. SUCKOW und A. WENZEL (2002): Regional impact assessment on forest structure and functions under climate change—the Brandenburg case study. *For. Ecol. Manage.* **162**: 73–86.
- LÖF, M. und N. T. WELANDER (2000): Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. *Can. J. For. Res.* **30**: 468–475.
- LÖF, M., A. BOLTE und N. T. WELANDER (2005): Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* seedling. *Scand. J. For. Res.* **20**: 322–328.
- LÖSCH, R. (2001): Wasserhaushalt der Pflanzen. Wiebelsheim.
- MADSEN, P. (1994): Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light and soil water content. *Scand. J. For. Res.* **9**: 316–322.
- NIELSEN, C. N. N. und F. V. JØRGENSEN (2003): Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. *For. Ecol. Manage.* **174**: 233–249.
- PEUKE, A. D., C. SCHRAML, W. HARTUNG und H. RENNENBERG (2002): Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist* **154**: 373–387.
- RENNENBERG, H., W. SEILER, R. MATYSSEK, A. GESSLER und J. KREUZWIESER (2004): Die Buche (*Fagus sylvatica*) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175**: 210–224.
- Rysavy, T.: Vereschung - Ursachen und Möglichkeiten ihrer Vermeidung. *Disertation Forstwiss. Fachbereich Univ. Göttingen*, 1992
- RYSAVY, T. und A. ROLOFF (1994): Ursachen der Vereschung in Mischbeständen und Vorschläge zu ihrer Vermeidung. *Forst u. Holz* **49**: 392–395.
- SCHÄR, CH., P. L. VIDALE, D. LÜTHI, CH. FREI, CH. HÄBERLI, M. A. LINIGER und Ch. APPENZELLER (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* **427**: 332–336.
- SCHOLANDER, P. F., H. T. HAMMEL, E. D. BRADSTREET und E. A. HEMMINGSEN (1965): Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**: 339–346.
- SCHIPKA, F. (2002): Blattwasserzustand und Wasserumsatz von vier Buchenwäldern entlang eines Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland. *Diss. Math.-Nat. Fakultäten, Univ. Göttingen*.
- SCHRAML, C. und H. RENNENBERG (2002): Ökotypen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstreß. *Forstw. Cbl.* **121**: 59–72.
- SCHRÖDER, F. G. (1998): *Lehrbuch der Pflanzengeographie*. Wiesbaden.
- SZAFER, W. und K. ZARZYCKI (Hrsg.) (1972): *Szata roślinna Polski*. Tom II, PWN Warszawa.
- TEEPE, R., H. DILLING und H. BEESE (2003): Estimation water retention curves of forest soils from soil texture and bulk density. *J. Plant Nutr. Soil. Sci.* **166**: 111–119.
- TOGNETTI, R., M. MICHELOZZI und M. BORGHETTI (1994): Response to light of shade grown beech seedlings subjected to different water regimes. *Tree Physiology* **14**: 751–758.
- TOGNETTI, R., J. D. JOHNSON und M. MICHELOZZI (1995): The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* **9**: 348–354.
- TYREE, M. T., S. SALLEO, A. NARDINI, M. A. LO GULLO und R. MOSCA (1999): Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiol.* **120**: 11–21.
- UMS [Umweltanalytische Messsysteme GmbH] (2003): Infield 7, Handmessgerät für UMS-Tensiometer und andere Bodensonden. *Datenblatt*. Online: <http://www.ums-muc.de/pdf/Data-d/boden/INF7b-d.pdf>.
- VAN GENUCHTEN, M. T. (1980): A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* **44**: 892–898.
- VAN HEES, A. F. M. (1997): Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* **54**: 9–18.
- VIŠNIĆ, C. und A. DOHRENBUSCH (2004): Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175**: 101–108.
- WÜHLISCH, G. V., D. KRUSCHE und H. J. MUHS (1995): Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genet.* **44**: 343–346.

## Buchbesprechung

**Ökokonten und Kompensationsflächenpools in der Bauleitplanung und der Fachplanung. Anforderungen – Erfahrungen – Handlungsempfehlungen.** Von W. D. SPANG und S. REITER. Beiträge zur Umweltgestaltung, Band A 160, Erich Schmidt Verlag 2005, ISBN 3-503-09034-7.

Ökokonten und Kompensationsflächenpools sind neuartige Werkzeuge der Eingriffsregelung. Sie nehmen gegenwärtig einen breiten Raum in der wissenschaftlichen Fachdiskussion und in der Planungspraxis ein. Ihr zentrales Ziel von Ökokonten ist den Trägern von Vorhaben Zeit- und Kosten zu sparen einerseits und Naturschutz und Landschaftspflege effizienter zu gestalten andererseits.

Fragt man nach der Funktionsweise von Ökokonten bzw. Ausgleichs- bzw. Kompensationsflächenpools so lässt sich folgendes Beispiel anführen: Der Träger eines Vorhabens schafft durch bestimmte Maßnahmen z.B. einen besonderen Lebensraum für Pflanzen und Tiere oder wertet ein bestimmtes Gebiet durch seine Maßnahmen hinsichtlich Arten- und Biotopschutz auf. Er kann anschließend diese Maßnahmen als Guthaben auf ein so genanntes Ökokonto buchen. Bei einem späteren Eingriff in Natur und Landschaft z.B. durch eine Baumaßnahme kann der Träger des Vorhabens zum Ausgleich für den Eingriff auf das „angesparte“ Guthaben zurückgreifen.

Ökokonten und Kompensationsflächenpools sollten jedoch professionell gemanagt werden. Konzeption, Planung und Rechtsanwendung sind dabei unabdingbar. In der Bauleitplanung finden Poolösungen bereits breite Anwendung. Die Fachplanung ist noch in der Pionierphase. Verantwortliche aus beiden Anwendungsbereichen brauchen gut aufbereitete Informationen aus Theorie und Praxis.

Mit dem vorliegenden Band wird zum ersten Mal ein umfassender Überblick über dieses hochaktuelle Thema der Umweltplanung vorgelegt. Er reicht von den fachlichen Grundlagen bis zu den Praxisberichten erfahrener Anwender, die vielfältige Fragen zum Thema beantworten und die Optionen der Träger von Vorhaben beschreiben.

Der Inhalt umfasst folgende Frage- und Problemstellungen

- Gesetzliche Grundlagen
- Naturschutzfachliche und organisatorische Anforderungen
- Nutzung von Ökokonten und Kompensationsflächenpools
- Kommunikative Potenziale
- Flächenbevorratung mit Konzept
- Synergieeffekte mit anderen Planungsinstrumenten
- Sicherung, Unterhaltung, Dokumentation und Kontrolle

H. ESSMANN

# Frosttoleranz deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) und ihre Beeinflussung durch Trockenheit

Der Einfluss von Trockenheit auf die Frosttoleranz sechs verschiedener Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.) aus Deutschland und Polen wurde in einem Klimakammerversuch mit bi-faktoriellem Design untersucht. Im Frühjahr und Sommer 2005 erfolgte zunächst eine Trockenheitssimulation an dreijährigen, getopften Buchen (60 Pflanzen Behandlung, 60 Pflanzen Kontrolle). Die Pflanzen waren vorher bereits im Sommer 2004 einer vergleichbaren Trockenheit ausgesetzt (vgl. BOLTE und CZAJKOWSKI 2006). Im Spätwinter 2006 erfolgte ein Frosttoleranztest, bei dem Triebe der vorher abgehärteten Buchen bis auf  $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$  gekühlt und nachfolgend das Ausmaß der Frostschäden an den Knospen erhoben wurde. Zur Beurteilung der Frostschäden wurde der Temperaturindex LT 50 eingesetzt, der die Temperatur indiziert, bei der 50 % der Knospen irreversibel geschädigt sind. Zusätzlich erfolgten im Jahr 2004 Untersuchungen zur Austriebsphänologie der Buchenjungepflanzen, um eine Beurteilung der Spätfrosttoleranz zu ermöglichen.

Im Ergebnis zeigte sich eine steigende Winter- und Spätfrosttoleranz im klimatischen Gradienten zunehmender Winterkälte bzw. Spätfrostgefahr von Nordwestdeutschland (Solling) nach Zentralpolen. Die maximalen Unterschiede in der Winterfrosthärte waren allerdings nicht stark ausgeprägt ( $\Delta$  LT 50:  $1,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Ein Einfluss der simulierten Trockenheit auf die Winterfrostresistenz konnte nicht nachgewiesen werden. Das Austriebsverhalten der Buchen zu Beginn der Vegetationsperiode, das die Spätfrostempfindlichkeit bestimmt, wird stark vom Spätfrostindex nach KOŹMIŃSKI und MICHALSKA (2001) bestimmt. Dieser berücksichtigt minimale Temperaturen im Mai und während der Vegetationsperiode sowie das Datum des letzten Frostes.

**Schlagwörter:** Provenienz, Topfexperiment, Winterfrost, Spätfrost, Phänologie, LT 50.

**Frost tolerance of German and Polish beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances influenced by drought**

Drought effects on frost tolerance of six different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) from Germany and Poland have been studied in a bi-factorial climate chamber experiment. In spring and summer 2005, drought periods of 33 days as well as of 55 days, respectively, were applied to three-years-old beeches in pots (60 beeches treatment, 60 beeches control). The plants had previously been exposed to drought during summer 2004 (cf. BOLTE and CZAJKOWSKI 2006). In late winter 2006 a frost tolerance test took place cooling previously frost hardened beech shoots down to  $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ , followed by an investigation of the frost damages of the buds. For the frost damage assessment, we used the temperature index LT 50 that indicates the temperature below that more than 50 % of the studied plant collective have irreversible bud damages. In addition, the foliation of the beech plants was assessed at the beginning of the vegetation period in 2004, in order to evaluate the late frost risks.

The results showed an increased winter and late frost tolerance along the climatic gradient of raising winter coldness and late frost occurrence from North-west Germany (Solling) to Central Poland. However, the maximum differences of winter frost tolerance were not distinct ( $\Delta$  LT 50:  $1.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). An effect of drought on the frost tolerance could not be verified. The spring foliation status of the beech provenances that influences late frost sensitiveness of the plants was closely related to the late frost index of KOŹMIŃSKI and MICHALSKA (2001). This index considers the temperature minima during May and the entire vegetation period as well as the date of the latest frost.

**Keywords:** Provenance, pot experiment, winter frost, late frost, phenology, LT 50.

## 1 Einleitung

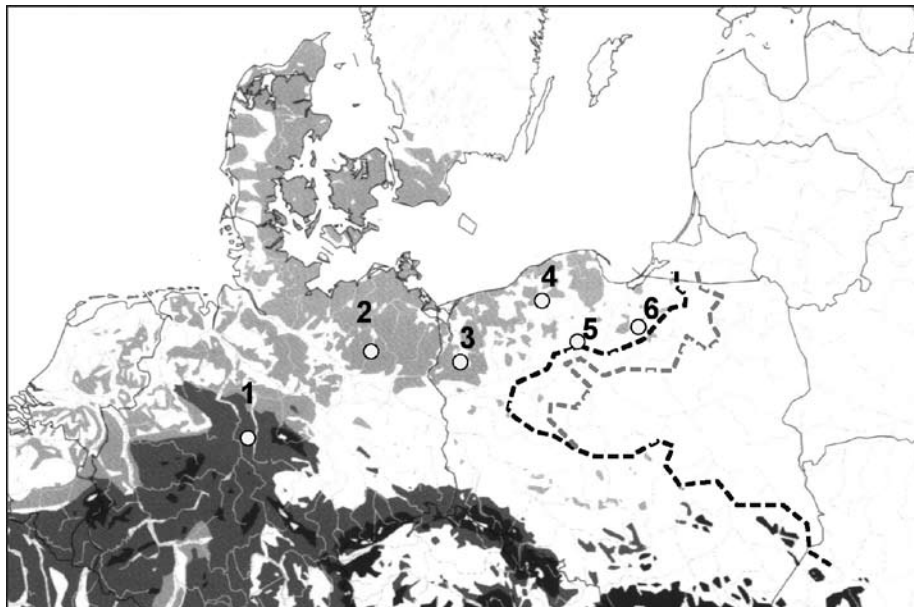
Die Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) dominiert in Deutschland den Großteil der naturnahen Laubwälder und gilt aufgrund ihrer Konkurrenzstärke als „erfolgreichste Pflanzenart Deutschlands und Mitteleuropas in der Gegenwart“ (LEUSCHNER 1998). Dennoch macht ihre aktuelle Verbreitung immer noch nur einen Teil ihres natürlichen Areals aus (TARASIUK 1999, BOHN und NEUHÄUSL 2000/2003). Dieser Umstand macht die Buche beim Waldumbau von naturfernen Nadelbaumforsten in naturnahe Laub- und Mischwälder auf vielen Standorten zur Baumart der Wahl (vgl. FRITZ 2006). In den alten Bundesländern steigerte sich ihr Anteil an der Waldfläche zwischen 1987 und 2002 um  $1,9\text{-}\%$ -Punkte auf etwa 1,7 Mio. ha (BMELV 2006).

Als „ein Kind des ozeanischen Klimas“ (ILINSKIJ 1937) leidet die Buche allerdings unter kontinentalen Merkmalen des Klimas, die ihre östliche planare Verbreitungsgrenze in Zentral- und Ostpolen bestimmen sollen (SZAFFER 1910 und 1932, HESMER 1937, DENGLER 1944, RUBNER und REINHOLD 1960, LE TACON 1981). Die

Vielzahl von 29 ausgewerteten Studien der letzten 150 Jahre (Literaturstudie von CZAJKOWSKI et al., erscheint demnächst in „Archiv für Forstwesen und Landschaftsökologie“) machen eine Kombination von Trockenheit (Jahresniederschlag  $<500$  bis  $570\text{ mm}$ ), von Winterkälte ( $>141$  Tage mit  $<0\text{ }^{\circ}\text{C}$  Mitteltemperatur, Januar-Mitteltemperatur  $<-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , Extreme  $<-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) und von Spätfrostereignissen für die klimatischen Limitierung der Buchenverbreitung verantwortlich.

Der aktuelle Klimawandel mit einer zu erwartenden Erhöhung der Lufttemperatur und einer Verminderung der Niederschläge in Süd- und Osteuropa wird sich wahrscheinlich in Form von verstärkten Trockenphasen, milderem Winter und verlängerten Vegetationsperioden auswirken (EEA 2004). Neben der Diskussion zur Trockenheitsresistenz der Buche (z. B. RENNENBERG et al. 2004, AMMER et al. 2005, KÖLLING et al. 2005, BOLTE 2005) ist von Belang, wie sich eine stärkere Tendenz zur Trockenheit auf die Frostresistenz auswirkt.

In einem bi-faktoriellen Versuchsdesign wurden daher Jungbuchen sechs unterschiedlicher Herkünfte aus Deutschland und Polen zunächst in zwei aufeinanderfolgenden Vegetations-



Natürliche Buchenwaldverbreitung (Bohn & Neuhäusl 2000/2003)

Höhenzone ■ planar ■ collin-submontan ■ montan-subalpin  
 - - - - - Forstliche Buchenverbreitungsgrenze (Szafer und Zarzycki 1972)  
 - - - - - Grenze der Buchenexistenz (Tarasiuk 1999)

perioden Trockenheit ausgesetzt und während des folgenden Winters einem Frostresistenztest unterzogen. Zusätzlich erfolgten phänologische Beobachtungen zum Austriebsverhalten.

Mit den Untersuchungen sollen mögliche Einflüsse von Trockenheit auf die Winter- und Spätfrostresistenz von Jungbuchen aufgezeigt werden. Möglichen unterschiedlichen regionalen Anpassungen an die Frostbelastung wird durch die Einbeziehung von Herkünften entlang eines klimatischen Gradienten zunehmender thermischer und hygri-scher Kontinentalität vom norddeutschen Mittelgebirgsraum (Solling) bis hin nach Nord- und Zentralpolen nachgegangen.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Pflanzenmaterial für die Untersuchung

Als Pflanzenmaterial für die Untersuchungen wurden im Jahr 2003 Buchenjungpflanzen aus Samen sechs anerkannter, autochthoner Buchenherkünfte aus Deutschland und Polen (Abb. 1) nach den in CZAJKOWSKI und BOLTE (2006) beschriebenen Methoden kultiviert. Dies umfasste die Anzucht von Buchensämlingen aus vorher stratifizierten und zur Keimung gebrachten Buchensamen unter Halbschattbedingun-

| Her-kunft | Nähere Ortsbez.        | Temperatur [°C] |        |           |                 | Niederschlag [mm] Jahr | Vegetationsperiode Dauer [Tage] | Klimatische Wasserbilanz [mm/Jahr] |
|-----------|------------------------|-----------------|--------|-----------|-----------------|------------------------|---------------------------------|------------------------------------|
|           |                        | Jahr            | Januar | Juli      | Jahresamplitude |                        |                                 |                                    |
| 1         | Solling <sup>1</sup>   | 6,8–8,7         | –0,5   | 14,9–17,1 | 16,2–16,8       | 740–1090               | 152                             | +247 bis +544                      |
| 2         | Buchheide <sup>2</sup> | 8,1–8,5         | –0,9   | 17–17,5   | 18,1–18,2       | 550–590                | 161                             | –40 bis 0                          |
| 3         | Świebodzin             | 8–8,5           | –1,5   | 18,0      | 19–19,5         | 525–550                | 165                             | 0 bis +50                          |
| 4         | Okonek                 | 7–7,5           | –2,8   | 17,0      | 19–19,5         | 575–600                | 155–150                         | +50 bis +100                       |
| 5         | Gołębki                | 7,5–8           | –2     | 17,5–18   | 20–20,5         | 525–550                | 160–155                         | –50 bis 0                          |
| 6         | Brodnica               | 7–7,5           | –3     | 17–17,5   | 20–20,5         | 550–575                | 160–155                         | –50 bis 0                          |

<sup>1</sup> Klimadaten für den Wuchsbezirk 37.1 Unterer Solling (GAUER und ALDINGER 2005)  
<sup>2</sup> Klimadaten für den Wuchsbezirk 10.1 Gadower Sander (GAUER und ALDINGER 2005)

Abbildung 1: Lage der Beerntungsbestände der untersuchten Buchenherkünfte

Figure 1: Location of the elder stands of the studies beech provenances

gen (30 % rel. Beleuchtungsstärke) in Pflanzcontainern (0,3 l Volumen, Bodensubstrat Typ P 25, Industrie Erderwerk Archut GmbH). Im Jahr 2004 erfolgte eine Umpflanzung von 30 zufällig ausgewählten Jungbuchen pro Herkunft in homogen mit Sandsubstrat befüllte Töpfe (Bodenart: Mittelsandiger Grobsand, gSms (KA 5), AD-HOC-AGBODEN, 2005; Topfdimensionen: 55 cm Höhe, 15 cm Durchmesser). Dies geschah, um eine ungestörte Wurzelentwicklung der Jungpflanzen zu ermöglichen. Das relativ nährstoffarme Substrat sollte den Bodenkompensationseffekt (z. B. bei Trockenheit) ausschließen und erleichterte die Trockenheits-Simulation. Eine Düngung der Pflanzen erfolgte vor dem Beginn der Wachstumsperioden in den Jahren 2004 und 2005 (0,1%-Lösung mit NPKMg Dünger [15+10+15+2] zzgl. Bor, Eisen, Kupfer, Mangan, Molybdän, Zink). Die ausgewählten Herkünfte deckten einen ausgeprägten klimatischen Gradienten von einem niederschlagsreichen, vergleichsweise wintermilden Mittelgebirgsklima (Solling, Deutschland) bis zu einem niederschlagsarmen, kontinental-winterkalten Tieflandsklima in Zentralpolen (Tab. 1).

### 2.2 Simulation einer Frühjahrs- und Sommer-trockenheit

Während der Vegetationsperiode 2005 erfolgte an den dreijährigen Buchenjungpflanzen die Simulation sowohl einer Frühjahrs-trockenheit (19. 04. bis 14. 06.) als auch einer Sommer-trockenheit (14. 07. bis 16. 08.) in Klimakammern der Institute für Waldbau und Forstbotanik der Universität Göttingen. Die untersuchten Pflanzen waren Teil des Buchenkollektivs, das bereits im Jahr 2004 einer simulierten Sommertrockenheit ausgesetzt wurde (s. CZAJKOWSKI und BOLTE 2006). Analog zur Trennung des Pflanzenkollektivs vor Beginn der Simulation im Jahr 2004 wurden auch im Jahr 2005 insgesamt 120 Buchen von 6 Herkünften in „Behandlung“ und „Kontrolle“ (jeweils 10 Pflanzen pro Variante und Herkunft) aufgeteilt. Vor Beginn der Simulation wurden alle Pflanzen bis zum Erreichen

Tabelle 1: Klimatische Charakterisierung der Herkunftsgebiete (GAUER und ALDINGER 2005, KOZMIŃSKI und MICHALSKA 2001)

Table 1: Climatic characteristics of the beech provenance regions (GAUER und ALDINGER 2005, KOZMIŃSKI und MICHALSKA 2001)

der Bodenwassersättigung bewässert. Nach dem Abfluss des beweglichen Bodenwassers aus den Töpfen nach ca. 12 Stunden und dem Erreichen der nutzbaren Feldkapazität (nWSK bei 21 Vol.-% mittlerem Wassergehalt, s. CZAJKOWSKI und BOLTE 2006) wurden 4 Pflanzen pro Variante und Herkunft ausgewählt und für die kontinuierliche gravimetrische Gewichtskontrolle (2 × pro Woche) markiert. Durch das Wiegen der Pflanzen (inklusive Topf und Substrat) konnte neben dem aktuellen mittleren Bodenwassergehalt auch die kumulative Evapotranspiration aus den Töpfen erfasst werden. Daraus wurde auch die Gießmenge für die Kontrollpflanzen bestimmt.

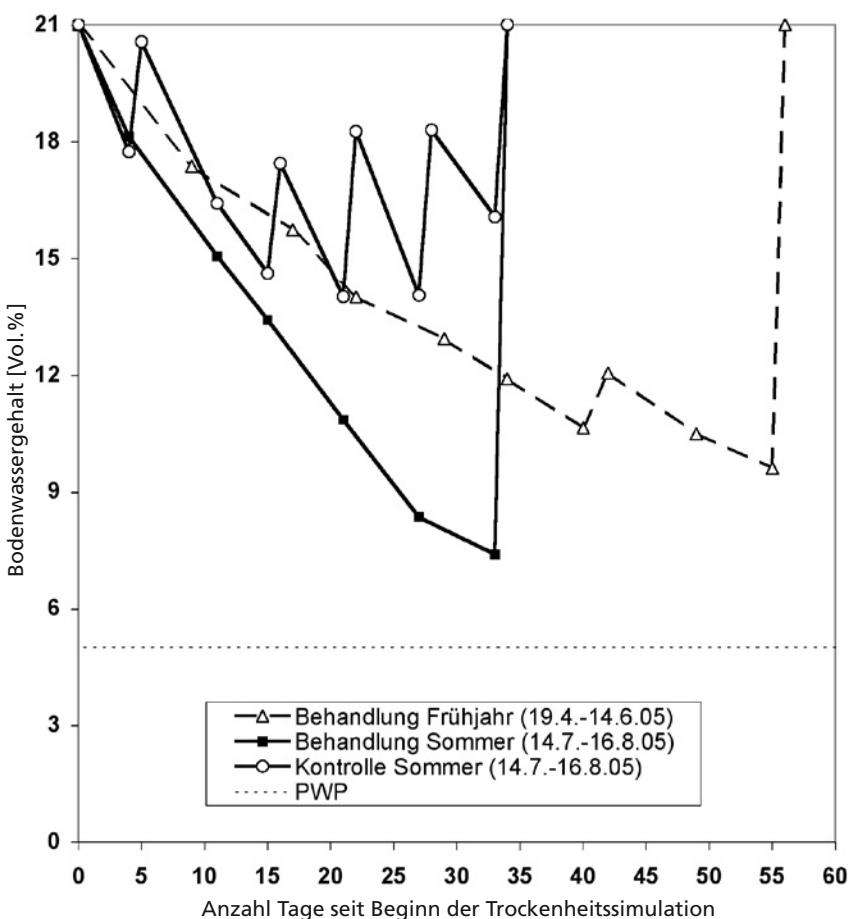
Die Trockenperiode wurde durch ein unterschiedliches Bewässerungsregime induziert. Die Buchen der „Behandlung“ erhielten während der Frühjahrsimulation nur einmal am 31. 05. 100 ml Wasserzufuhr (= 5,7 mm), um einer Annäherung einiger Töpfe an den permanenten Welkepunkt (pF 4,2 bei 5 % Bodenwassergehalt) mit möglichen Trockenschädigungen vorzubeugen. Während der Sommersimulation wurden diese Buchenpflanzen dagegen nicht gegossen. Im Gegensatz dazu erfolgte eine Bewässerung der Buchen der „Kontrolle“ etwa einmal pro 5 Tage mit der Wassermenge, die benötigt wurde, um ein Absinken des volumetrischen Wassergehalts deutlich unter 15 % zu verhindern. Nach dem Ende der Versuche wurden die Buchenpflanzen beider Behandlungsvarianten bis zur Wassersättigung des Bodens bewässert und im Folgenden identisch zur Kontrollvariante weiterhin kultiviert.

Das Experiment wurde in elektronisch gesteuerten Klimakammern durchgeführt, um einen direkten Einfluss auf die mikroklimatischen Faktoren zu haben. Am 16-stündigen Tag (zwischen 5 und 21 Uhr) herrschte eine Lufttemperatur von 20 °C, die relative Luftfeuchte betrug 40–50 % und die Lichtintensität (PAR Quantenstromdichte) zwischen 270 und 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . In der Nacht (8 Stunden zwischen 21 und 5 Uhr, ohne Licht) wurde die Lufttemperatur auf 15 °C abgesenkt und die relative Luftfeuchte auf 80–90 % erhöht. Die Sollwerte (Temperatur und Luftfeuchte) wurden nach 3 Tagen erreicht – in den ersten 3 Tagen sind Störungen auf Grund des großen Wasserabflusses aus den voll gegossenen Töpfen aufgetreten – und bis zum Ende des Versuchs konstant gehalten. Der technisch bedingte mehrtägige Ausfall des Kühlsystems einer Klimakammer des Instituts für Waldbau während der Frühjahrsimulation mit in der Folge erhöhten Lufttemperaturen von mehr als 35 °C und Hitzeschäden an den Buchenpflanzen machte den kompletten Austausch der „Kontrollvariante“ des Versuchs durch durchgängig bewässerte Ersatzpflanzen aus dem Gewächshaus notwendig.

## 2.2 Winterfrosttoleranz

Die Winterfrosttoleranz der Buchenknospen wurde während des folgenden Spätwinters 2006 an den 4-jährigen Buchen der sechs Herkünfte getrennt nach Behandlungs- und Kontrollvariante der Trockensimulationen durchgeführt. Eine Abhärtung der Buchenpflanzen erfolgte durch Lagerung im offenen Gittergewächshaus des Instituts für Waldbau während des Winters 2005/2006. Bis Ende November wurde das Lichtangebot mit Hilfe von Schattierungsmatten auf 30 % relative Beleuchtungsstärke reduziert.

Im Februar 2006 erfolgte ein siebenstufiger Kältetest in der Kühlkammer des Instituts für Waldbau an abgeschnittenen Zweigen nach den Methoden von LARSEN (1978) sowie VIŠNJIĆ und DOHRENBUSCH (2004). Für jede der sieben Kältestufen (–5 °C, –10 °C, –15 °C, –20 °C, –25 °C, –30 °C, –35 °C) wurde eine mit Sand gefüllte Styroporschale vorbereitet. Diese enthielten je 84 Buchentriebe von 4 cm Länge mit Endknospen (7 Knospen pro Herkunft × 6 Herkünfte × 2 Trockenheitsvarianten). Alle 7 Schalen mit Knospen wurden am Abend des 21. 02. 2006 vorbereitet und in der Kühlkammer mit Temperatur +2 °C bis zum Versuchsstart (am 22. 02. 2006 um 09.00 Uhr) gelagert.



Die Abkühlung der Schalen erfolgte am nächsten Morgen mit der Geschwindigkeit von 6 °C/Std. In 70 Minuten wurde die Temperatur auf –5 °C gesenkt, und konstant die nächsten zwei Stunden gehalten. Danach wurde die erste Schale entfernt und bei +2 °C in 2 Stunden nachbehandelt. Die übrigen Proben kühlten mit der früheren Geschwindigkeit (6 °C/Std.) in weiteren 50 Minuten auf –10 °C ab. Auch diese Temperatur wurde zwei Stunden konstant gehalten und eine weitere Probenschale entnommen und nachbehandelt. Bei den weiteren 5 °C-Temperaturschritten bis –35 °C wurde analog verfahren. Nach dem Test wurden alle Knospen im Gewächshaus bei Temperaturen von ca. 20 °C, einer Belichtung von 4 Stunden/Tag mit ca. 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und ausreichender Feuchtigkeit acht Wochen kultiviert. Während des Kultivierens wurde kein Pilzbefall an den Knospen festgestellt.

**Abbildung 2:** Verlauf der mittleren Bodenwassergehalte in den Töpfen der Behandlungs- und Kontrollvariante während der Trockenheitssimulation

**Figure 2:** Dynamics of the mean water content in the pots of the treatment and control variants during the drought simulation



| Zone  | Gefahr      | Gefahrstufe | Mittl. Tagesanz. mit Spätfrost in der Veg.-periode (T > 10°C) | Mittlere minimale Mai-temperatur | Absolute minimale Mai-temperatur | Mittleres Datum des letzten Spätfrosts | Datum des letzten Spätfrosts |
|-------|-------------|-------------|---|----------------------------------|----------------------------------|--|------------------------------|
| I a   | sehr gering | 1           | bis 2,5   | bis -1,5 °C                      | bis -5 °C                        | vor dem 10. Mai                        | <5. Juni                     |
| I b   | gering      | 2           | 2,6–3,5   | -1,6–2,0 °C                      | bis -6 °C                        | vor dem 15. Mai                        | bis 10. Juni                 |
| II    | mittel      | 3           | 3,6–4,5   | -2,1–2,5 °C                      | bis -6 °C                        | 16.–20. Mai                            | 11.–15. Juni                 |
| III a | mäßig groß  | 4           | 4,6–5,0   | -2,6–3,0 °C                      | bis -7 °C                        | 21.–25. Mai                            | 16.–20. Juni                 |
| III b | groß        | 5           | 5,1–5,5   | -3,1–3,5 °C                      | bis -8 °C                        | 21.–25. Mai                            | 21.–25. Juni                 |
| IV    | sehr groß   | 6           | > 5,5   | < -3,5 °C                        | < -8 °C                          | nach dem 25. Mai                       | >25. Juni                    |

**Tabelle 2:** Bewertungsskala für Spätfrostgefahr in Polen (KOZMIŃSKI und MICHALSKA, 2001)

**Table 2:** Assessment scale for late frost risk in Poland (KOZMIŃSKI und MICHALSKA, 2001)

### 2.2.1 Quantifizierung der Frostschäden

Die Beurteilung der Frostschäden wurde am 12.04.2006 durchgeführt. Alle Knospen mit Austriebsmerkmalen (wie grüne Blättchen, Blattentfaltung) wurden als lebend (ohne Frostschäden) bezeichnet. Alle anderen Knospen ohne Austriebsmerkmale wurden mit dem Skalpell längsseits aufgeschnitten und unter dem Mikroskop betrachtet. Knospen mit einem hellgrünen Vegetationskegel (Meristem) wurden als lebend, solche mit bräunlicher Verfärbung (Meristem abgestorben) als tot eingestuft.

### 2.2.2 Berechnung der Frosttoleranz

Die letale Dosis (LT50) bezeichnet eine Temperatur, bei der 50 % getesteten Knospenmaterials abgestorben vorliegt. Die allgemeine Berechnungsformel des LT50 (nach CAVALLI-SFORZA 1972) lautet:

$$m = \frac{P_{i+1} - P_i}{100} \cdot \frac{x_{i+1} + x_i}{2} \quad (1)$$

mit  $m$  – Logarithmus der LT50

$P_i$  – prozentuale Häufigkeit der Reaktion bei der  $i$ -ten Dosis (Mortalität)

$x_i$  – natürlicher Logarithmus der  $i$ -ten Dosis (Temperatur; absoluter Wert)

Für diese Berechnung müssen die beiden extremen Werte (d. h. Temperaturen, die alle Knospen überlebt bzw. nicht überlebt haben) auftreten. Es ist keine Normalverteilung erforderlich. Einzelheiten zur Theorie und zu Berechnungsmethoden sind bei CAVALLI-SFORZA (1972) und VIŠNIJĆ und DOHRENBUSCH (2004) zu finden.

### 2.3 Phänologische Erhebungen zur Spätfrostgefährdung

Zusätzliche phänologische Beobachtungen zum Blattaustrieb wurden zwischen 15.04.2004 und 05.05.2004 an den zweijährigen Buchenpflanzen vor dem Beginn der Trockenheits-Simulationen durchgeführt. Die kultivierten Pflanzen (vgl. 2.1) in der Menge von 30 Stück pro Herkunft wurden jeden vierten Tag nach dem Knospenzustand zu einem vierstufigen Blattentwicklungsschema eingestuft. Die verwendeten Austriebsklassen (nach DIERSCHKE 1972, modifiziert):

1. Winterknospen (Knospen ohne Reaktion)
2. Grüne Blättchen
3. Blattentfaltung zwischen 25–75 %
4. Volle Blattentfaltung.

Die Beobachtungen fanden im halboffenen, gelüfteten Gewächshaus (Glasdach mit Dachlüftung) statt.

Den Ergebnissen der phänologischen Beobachtungen wurden Angaben zur Spätfrostgefährdung an den Standorten der Herkunftsbestände gegenübergestellt (Tab. 2), um die Anpassung

der Austriebsphänologie an die lokalklimatische Frostgefährdung zu bewerten. Für Polen haben KOZMIŃSKI und MICHALSKA (2001) dazu, basierend auf Kennwerten zur Frosttagen und Frühjahrstemperaturen, eine komplexe Spätfrost-risikokarte und -tabelle (Tab. 3) zusammengestellt. Für den Herkunftsraum Bucheide (2) im nordostdeutschen Tiefland wurde die Bewertung mit Hilfe von Klimadaten in täglicher Auflösung des Standortes Neuglobsow (Periode 1951–2000) nachvollzogen. Die Daten wurden vom Potsdam Institut für Klimafolgenforschung (PIK) im Rahmen der Studie zur klimatischen Entwicklung im Land Brandenburg bis 2055 (GERSTENGABE et al. 2003) aus Daten des Deutschen Wetterdienstes (DWD) berechnet und zur Verfügung gestellt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Winterfrosttoleranz

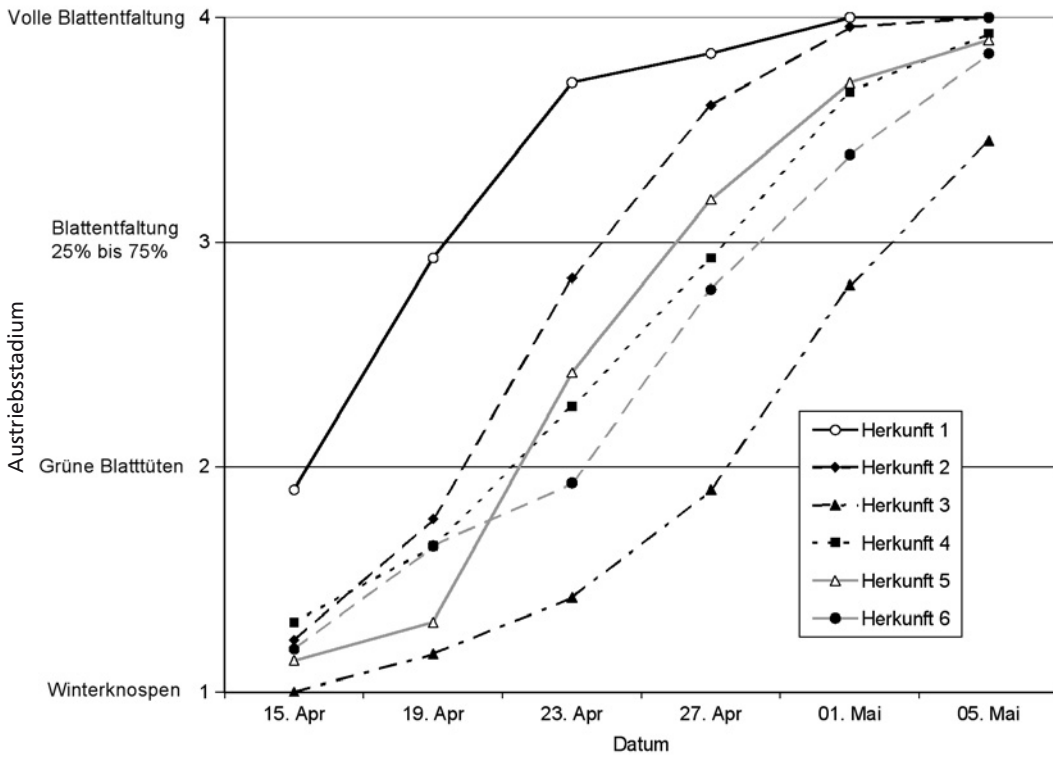
Die Unterschiede der getesteten Winterfrosttoleranz der untersuchten Buchenherkünfte sind vergleichsweise gering (Tab. 3). Für die Kontrollvariante (ohne Trockenheit) zeigt sich eine Abfolge von Westen nach Osten mit der nordwestdeutschen Buchenherkunft Solling (1) als frostempfindlichste Provenienz und der zentralpolnischen Herkunft Brodnica (6) mit der größten Frostabhärtung. Nach diesen Ergebnissen folgt die Winterfrosthärte dem West-Ost-Trend abnehmender mittlerer Januar-temperatur. Zwischen den beiden Extremen liegt allerdings nur eine Differenz des LT50 von 1,6 °C. Bei der Behandlungsvariante (mehrfache Trockenheit) ist die Herkunft (1) ebenfalls die sensibelste gegenüber Winterfrost, aber bei dieser Variante kann die Herkunft Gołębki (5) die tiefsten Fröste überstehen. Der West-Ost-Trend ist nicht mehr so einheitlich wie bei der Kontrollvariante; die maximale Temperaturdifferenz des LT50 ist aber vergleichsweise höher und beträgt 4,8 °C.

**Tabelle 3:** Letale Temperatur (LT50) für Knospen der sechs untersuchten Herkünfte

**Table 3:** Lethal temperature (LT 50) for the buds of the six studied provenances

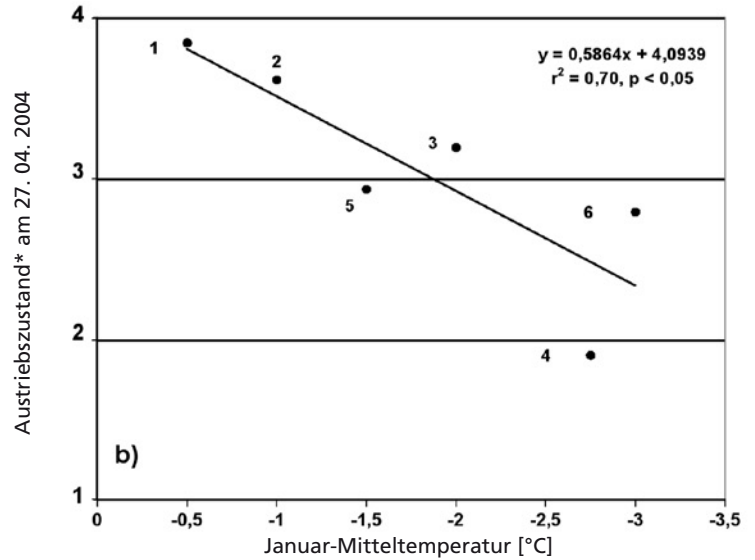
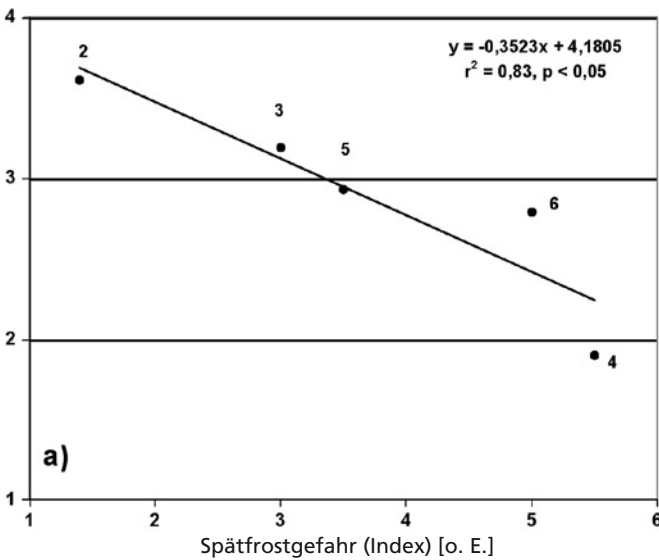
| Herkunft | Frosttoleranz LT 50% [°C] |       |                      | Differenz [°C] |
|----------|---------------------------|-------|----------------------|----------------|
|          | Variante                  |       |                      |                |
|          | 1*                        | 2*    | Mittelwert (1 und 2) |                |
| 1        | -17,3                     | -18,8 | -18,1                | +1,5           |
| 2        | -19,2                     | -19,2 | -19,2                | 0,0            |
| 3        | -19,7                     | -19,7 | -19,7                | 0,0            |
| 4        | -21,1                     | -19,5 | -20,3                | -1,6           |
| 5        | -22,1                     | -20,0 | -21,1                | -2,1           |
| 6        | -20,5                     | -20,4 | -20,4                | -0,1           |

1\* - Behandlung (mit Trockenheit)    2\* - Kontrolle (ohne Trockenheit)



**Abbildung 3:**  
Frühjahraustrieb der Buchenprovenienzen

**Figure 3:**  
Spring foliation of the different beech provenances



\* Austriebsstadiumsbezeichnung wie im Kapitel 2.3.

**Abbildung 4:** Zusammenhang zwischen Austriebsstadium am 27. 04. 2004 und a) Spätfrostgefahr (Index) bzw. b) Januar-Mitteltemperatur. Nummern bezeichnen die Herkünfte laut Tabelle 1.

**Figure 4:** Relationship between foliation state on 27/04/2004 and a) late frost risk (index) and b) mean temperature in January. Numbers indicate the provenances according to table 1.

Ein eindeutiger Einfluss von Trockenheit auf die Frosttoleranz ist nicht ersichtlich, da die Unterschiede zwischen den Behandlungsvarianten (Trockenheitssimulation – Kontrolle) nicht vorhanden (Herkünfte 2, 3, 6) bzw. gering und unterschiedlich ausgeprägt waren ( $\Delta LT_{50}$ : +1,5 °C bis –2,1 °C, Tab. 2). Allerdings deutet sich eine Tendenz zu einer durch Trockenheit verstärkten Frostabhärtung bei den östlichen Herkünften Gołabki (5) und Brodnica (6) an, wohingegen die Trockenbehandlung bei der westlichen Herkunft Solling (1) tendenziell zu einer Sensibilisierung gegenüber Winterfrost geführt hat.

### 3.2 Austriebsphänologie

Das Austriebsverhalten der Jungbuche zeigt große Unterschiede zwischen den Herkünften (Abb. 3). Es zeigt sich wie

beim Winterfrost der grundsätzliche Einfluss zunehmender thermischer Kontinentalität von West nach Ost auf die Geschwindigkeit und das Abschlussdatum des Austriebs. Regional- und lokalklimatische Gegebenheiten, wie die besonders hohe Spätfrostgefahr im Herkunftsgebiet 4 in Nordpolen, überprägen aber z. T. den großklimatischen Gradienten. So war Herkunft 4 erst mehr als zwei Wochen später als die Herkunft 1 zu 25 % bis 50 % ausgetrieben. Herkunft 1 war bereits am 23. 04. fast vollständig ausgetrieben, Herkunft 4 erreichte den Vollaustrieb bis zum Abschluss der Untersuchungen am 05. 05. nicht. Gegenüber Freilandbedingungen dürften die erhöhte und ausgeglichene Lufttemperatur den Austrieb insgesamt beschleunigt haben. Dieser Unterschied sollte aber keine Auswirkungen auf die Reihenfolge der Herkünfte beim Austrieb haben.

**Tabelle 4.** Spätfrostgefahr für die Buchenherkünfte 2 bis 6**Table 4:** Late frost risk for the beech provenances 2 to 6

| Her-<br>kunft | Spätfrostgefahr<br>(berechnet aus der Tab. 2) | Mittleres Austriebsstadium<br>am 27. 04. 2004 |
|---------------|---|---|
| 1             | keine Daten                                   | 3,84  |
| 2             | 1,4*  | 3,61  |
| 3             | 3,5   | 2,93  |
| 4             | 5,5   | 1,90  |
| 5             | 3,0   | 3,19  |
| 6             | 5,0   | 2,79  |

\* nach Daten von GERSTENGABE et al. (2003) für DWD Station Neuglobsow

Der Austriebszeitpunkt ist eng mit dem Spätfrostisiko, indiziert nach KOZMIŃSKI und MICHALSKA (2001), korreliert (s. Abb. 4, Tab. 4). Das Risiko von Spätfrost scheint einen größeren Einfluss auf das Austriebsverhalten der Pflanze zu haben (Abb. 4 a),  $r^2 = 0,83$ ,  $p < 0,05$ ) als die mittleren Januartemperaturen (Abb. 4 b,  $r^2 = 0,70$ ,  $p < 0,05$ ). Die mittleren Jahrestemperaturen zeigen keinen signifikanten Zusammenhang zum Austriebsverhalten.

## 4 Diskussion

Die Untersuchungen zur Frosttoleranz der Buchenjungepflanzen zeigen sowohl für die Winterfrosthärte (LT 50 der Knospen) als auch für die phänologischen Untersuchungen zur Spätfrostanpassung einen geografischen Gradienten mit einer zunehmenden Frosttoleranz der Buchenherkünfte von West nach Ost. Dies korrespondiert mit einer von Westdeutschland nach Zentralpolen hin steigenden Winterfrostintensität und Spätfrostgefahr und deutet den Einfluss einer zunehmenden thermischen Kontinentalität an (Tab. 1, vgl. auch DEGÓRSKI 1984; KOZMIŃSKI und MICHALSKA 2001). Ähnliche Befunde teilen VIŠNIJĆ und DOHRENBUSCH (2004) nach Frosttoleranz-Untersuchungen an 16 Buchenprovenienzen aus Mittel- und Südeuropa (Deutschland, Slowenien, Bosnien, Rumänien, Italien) mit weitgehend gleicher Methode mit. Der klimatische Gradient von Süd- nach Mitteleuropa wirkte sich auch dort in einer zunehmenden Frosttoleranz der mittel- gegenüber den südeuropäischen Herkünften aus. Die LT50-Werte der deutschen Herkünfte lagen mit  $-17$  bis  $-18$  °C im vergleichbaren Bereich zu den vorgestellten Angaben.

Nach Untersuchungen zum Austriebsverhalten von 35 polnischen Buchenprovenienzen berichten CHMURA und ROZKOWSKI (2002) in Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen von TARASIUŁ et al. (1998), dass ost- und südpolnische Buchenherkünfte tendenziell früher austreiben als nord- und westpolnische Herkünfte. Dies steht im Widerspruch zu einer einfachen, schematischen Übertragung großräumiger bzw. großklimatischer Gradienten auf das Austriebsverhalten der Buchenherkünfte und macht deutlich, dass z. T. abweichende regional- und lokalklimatische Bedingungen zu betrachten sind. So wirkt sich die Nähe größerer Seengebiete (z. B. in Masuren) ausgehend auf das Lokalklima aus und mindert aufgrund erhöhter Luftfeuchte die Gefahr extremer Winter- und Spätfroste. Ebenso sind Aspekte des Geländerelevs (Hangneigung, Exposition, Einsenkungen), die den lokalen Kaltluftfluss bestimmen, zu berücksichtigen.

Übereinstimmend zeigt sich jedoch eine evolutionäre Anpassung der autochthonen Buchenherkünfte an die spezifischen lokalklimatischen Winter- und Spätfrostbedingungen als Belastungsfaktor, indem die Individuen mit einem risikoarmen

Verhaltensmuster sich bevorzugt reproduzieren konnten (vgl. LARCHER 1994; WUEHLISCH et al. 1995; TARASIUŁ und BELLON 2002). Die aus genetischer Sicht variable Buche (KONNERT et al. 2000) scheint ebenfalls evolutionäre Anpassungstendenzen gegenüber Trockenheit zu haben (TOGNETTI et al. 1995; SCHRAML und RENNINGER 2002; CZAJKOWSKI und BOLTE 2006). Die Beibehaltung der Verhaltensmuster zur Risikominderung von Frost- und Trockenschäden auch unter abweichenden klimatischen Bedingungen spricht für eine starke genetische Kontrolle des Buchenverhaltens (TEISSIER DU CROS et al. 1988; CHMURA und ROZKOWSKI 2002; BOLTE 2005). Unterschiedliche lokalklimatische und standörtliche Bedingungen spiegeln sich daher in einer Vielzahl in Wuchsform und Lebensäußerung differierender Buchenprovenienzen wider (u. a. ENGLER 1908; BÜBGEN 1911–1914; HJELMQVIST 1940; RZEŹNIK 1976; KLEIN-SCHMIDT 1985; TARASIUŁ et al. 1998; BUSCHMANN et al. 1999).

Strenger Winterfrost (Minimumtemperaturen unter  $-30$  °C) und extremer Spätfrost sollen sich auch durch Kambiumschädigungen, mit ggf. nachfolgender Rindenablösung und pilzlicher Sekundärschädigung, insbesondere bei Altbäumen von Eiche und Buche auswirken (DENGLER 1944; RUBNER und REINHOLD 1960; SZAFAER 1966; WALTER und BRECKLE 1986; THOMAS und HARTMANN 1992; JÖNSSON 2000; EBERT 2003). Zusätzlich wird von einem verzögernden Einfluss von Spätfrost auf die frühjährliche Xylemaktivierung ausgegangen (COCHARD et al. 2001). Spätfrost vernichtet nach LINDQVIST (1931) und GROSS (1935) häufig die Blüten und jungen Früchte der Buche in Nordostpolen und Südsandinavien, was in der Vergangenheit im Vergleich zum zentralen Mitteleuropa zu einer deutlich längeren Frequenz der Buchenvollmasten (10 bis 15 Jahren) führte. Die drei letztgenannten Aspekte einer möglichen Frostschädigung, die nicht Gegenstand der Untersuchung waren, sind bei der Betrachtung der Buchenanpassung an die klimatischen Verhältnisse und die klimatische Begrenzung der Buchenverbreitung mit zu beachten.

Ein eindeutig gerichteter Einfluss von Trockenheit auf die Frosttoleranz konnte nicht nachgewiesen werden. Die Tendenz zur Frostabhärtung durch Trockenheit der östlichen Herkünfte (4, 5) deutet eine gekoppelte erhöhte Toleranz gegenüber beiden Stressfaktoren an. Dabei liefert die durch Trockenheit bedingte Veränderung der Struktur von Biomembranen und Proteinen eine generelle Stabilität des Protoplasmas (LARCHER 1994; BRUNOLD et al. 1996), die sich positiv auch auf die Frosthärte auswirkt. Voraussetzung ist dabei aber, dass die Wirkungsintensität der Trockenheit keine irreversiblen Schäden verursacht, welche die Toleranz gegenüber Frost evtl. herabsetzen. Eine starke Stimulation des Wachstums von Douglasien (*Pseudotsuga menziesii*), beispielsweise durch hohe Stickstoffversorgung, führt im Vergleich zu einem moderaten Wachstum zu einer deutlich geringeren Winterfrosttoleranz (LARSEN 1978). Eine Einschränkung des Wachstums und der Assimilationsbedingungen, beispielsweise durch Sommertrockenheit, begrenzt allerdings auch die Möglichkeiten zur Reservestoffbildung wie z. B. Stärke, deren Mobilisierung in Form von Saccharose wichtig für die Frostabhärtung der Knospenzellen sind (POIRIER et al. 2004). Diese genannten gegenläufigen Wirkungsmechanismen von Trockenheit auf die Winterfrosthärte könnten der Grund für die uneinheitlichen Befunde sein.

## 5 Schlussfolgerungen

Die Untersuchungsergebnisse bestätigen, dass die Buche im nordöstlichen Mitteleuropa ein erhebliches evolutionäres Anpassungspotenzial besitzt, das sie zur herkunftsspezifischen Anpassung an Winter- und Spätfrosttoleranz nutzt. Sich verstärkende Trockenheit scheint keinen entscheidenden Einfluss auf die Winterfrosttoleranz zu haben. Die multifaktorielle An-

passung der Buche sowohl an extreme Frostereignisse als auch an Trockenheit am östlichen Rand der Buchenverbreitung wird deutlich, wenn man die vorhergehenden Untersuchungen zur Trockenheitsanpassung von Buchenherkünften und Verjüngungsbeständen im gleichen Raum mit betrachtet (CZAJKOWSKI et al. 2005; CZAJKOWSKI und BOLTE 2006). Die Diskussion um die Verwendung trockenheitsangepasster Herkünfte beim Anbau bzw. Voranbau von Buchenbeständen zur Steigerung der Klimatoleranz von Wäldern muss diese multifaktorielle, genetisch bedingte Anpassung der Buche an die vielfältigen Klimafaktoren im Auge haben, um unerwünschten Effekten vorzubeugen. Versuchsanbauten unterschiedlicher Buchenherkünfte werden daher dringend benötigt, um geeignete Wege für eine risikoarme Anpassung unserer Wälder an die laufende Klimaänderung zu unterstützen.

## 6 Danksagung

Die vorliegende Studie wurde von der Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) im Rahmen eines Promotionsstipendiums für Dipl.-Forsting. (Univ.) Tomasz Czajkowski gefördert. Die Bereitstellung von Buchensamen autochthoner Buchenbestände für die Anzucht der Buchenpflanzen erfolgte durch deutsche und polnische Forstbehörden. Herr Heiko Rubbert, Institut für Waldbau der Universität Göttingen, arbeitete bei der Kultivierung der Buchenjüngpflanzen mit. Herr Dr. Werner Gerstengabe, Potsdam Institut für Klimafolgenforschung (PIK), stellte Klimadaten der DWD-Wetterstation Neuglobsow aus einer Klimastudie zur Verfügung. Frau Prof. Dr. Andrea Polle und Herr Thomas Klein, Institut für Forstbotanik der Universität Göttingen, überließen schnell und unbürokratisch eine Klimakammer für die Fortsetzung des Versuchs nach dem Ausfall der ursprünglich genutzten Kammer. Die Autoren danken allen genannten Personen und Institutionen für Ihre Unterstützung.

## Literatur

Ad-hoc-AG Boden [der Staatlichen Geologischen Dienste und der BGR], 2005: Bodenkundliche Kartieranleitung (KA 5). 5. Aufl. Stuttgart.

AMMER, C., ALBRECHT, L., BORCHERT, H., BROSINGER, F., DITTMAR, C., ELLING, W., EWALD, J., FELBERMEIER, B., VON GILSA, H., HUSS, J., KENK, G., KÖLLING, C., KOHNLE, U., MEYER, P., MOSANDL, R., MOOSMAYER, H.-U., PALMER, S., REIF, A., REHFUESS, K.-E., STIMM, B., 2005: Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa. Kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von Rennenberg et al. (2004). Allg. Forst- u. J.-Ztg. 176, 4: 60–67.

BOHN, U., NEUHÄUSL, R., 2000/2003: Karte der natürlichen Vegetation Europas. Teil 1–3. BfN-Schriftenvertrieb im Landwirtschaftsverlag, Münster.

BOLTE, A., 2005: Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. AFZ-DerWald 60: 1077/1078.

BOLTE, A., CZAJKOWSKI, T., im Druck: Die Buche – eine Baumart mit Zukunft im nordöstlichen Mitteleuropa? BfN-Skripten, Bonn.

BRUNOLD, Ch., RÜGESEGG, A., BRÄNDLE, R. (Hrsg), 1996: Stress bei Pflanzen. Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, Wien.

BUSCHMANN, C., BILKE, S., BUTTERER, T., ENK, A., LÄNGLE, T., WENZEL, O., LICHTENTHALER, H., K., 1999: Einfluss von Trockenstress auf die Photosyntheseaktivität verschiedenen Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) – Unterschiede in der Trockenstressempfindlichkeit. Berichtreihe zum Statusseminar der Baden-Württemberg-Projektträgerschaft „Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherung“, FZKA-BWPLUS 15.

BÜSSGEN, M., 1911–1914: Cupuliferae. In: KIRCHNER, v. O., LOEW, E., SCHRÖTER, C.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Teil 2, Abt. 1, Bogen 1–18, Stuttgart.

BMELV [Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz], 2006: BWI<sup>2</sup> – Alle Ergebnisse und Berichte. Online-Dokument: <http://www.bundeswaldinventur.de>.

CAVALLI-SFORZA, L., 1972: Biometrie, Grundzüge Biologisch-Medizinischer Statistik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

CHMURA, D., ROŻKOWSKI, R., 2002: Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genetic.* 51: 123–127.

COCHARD, H., LEMOINE, D., AMÉGLIO, T., GRANIER, A., 2001: Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology* 21: 27–33.

CZAJKOWSKI, T., KÜHLING, M., BOLTE, A., 2005: Einfluss der Sommer-trockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 176: 133–143.

CZAJKOWSKI, T., BOLTE, A., 2006: Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 177: 30–40.

CZAJKOWSKI, T., KOMPA, T., BOLTE, A., angenommen: Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Forstarchiv.

DEGÓRSKI, M., 1984: Porównanie stopnia kontynentalizmu w Polsce metodą klimatyczną i bioindykacyjną. *Przeg. Geogr.*, Warsaw 56: 54–73

DENGLER, A., 1944: Waldbau auf ökologischer Grundlage. 3. Aufl. Springer, Berlin.

DIERSCHKE, H., 1972: Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In: TÜXEN, R. (Hrsg.) Grundlagen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Verlag Den Haag.

EBERT, H. P., 2003: Die Behandlung von häufig vorkommenden Baumarten. 3. Aufl. Schriftreihe der Fachhochschule Rottenburg am Neckar, Hochschule für Forstwirtschaft.

ENGLER, A., 1908: Tatsachen, Hypothesen, und Irrtümer auf dem Gebiete der Samen-Provenienz-Frage. *Forstw. Cbl.* 30: 295–314.

European Environmental Agency (EAA), 2004: Impacts of Europe's changing climate – an indicator-based assessment. EAA-Report 2/2004, Luxembourg.

FRITZ, P. (Hrsg.), 2006: Ökologischer Waldumbau in Deutschland. Fragen, Antworten, Perspektiven. Oekom, München.

GAUER, J., ALDINGER, E. (Hrsg.), 2005: Waldökologische Naturräume Deutschlands. Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbeziecke mit Karte 1:1.000.000. Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 43.

GERSTENGABE, F.-W., BADECK, F., HATTERMANN, F., KRYSANOVA, V., LAHMER, W., LASCH, P., STOCK, M., SUCKOW, F., WECHSUNG, F., WERNER, P. C., 2003: Studie zur klimatischen Entwicklung im Land Brandenburg bis 2055 und deren Auswirkungen auf den Wasserhaushalt, die Forst- und Landwirtschaft sowie die Ableitung erster Perspektiven. PIK Report 83, Potsdam Institut für Klimafolgenforschung, Potsdam.

GROSS, H., 1935: Der Döhlauer Wald in Ostpreußen. Eine bestandesgeschichtliche Untersuchung. *Beih. Botan. Cbl.* 53 B: 311–318.

HESMER, H. 1937. Die heutige Bewaldung Deutschlands. Parey, Berlin.

HJELMQVIST, H., 1940: Studien über die Abhängigkeit der Baumgrenzen von der Temperaturverhältnissen unter besonderer Berücksichtigung der Buche und ihrer Klimarassen. Blom, Lund.

ILINSKIJ, A. P., 1937: Rastitielnost ziemnogo szara. Moskwa-Leningrad.

- JÖNSSON, A. M., 2000: Soil treatment effects on bark lesions and frost sensitivity of beech (*Fagus sylvatica*) in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 129: 167–175.
- KLEINSCHMIDT, J., 1985: Results of beech (*Fagus sylvatica* L.) provenance experiments in northern Germany. Symposium Verbesserung und Waldbau der Buche. In: Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holzw. 150: 65–74.
- KONNERT, M.; ZIEHE, M; TRÖBER, U; MAURER, W; JANSSEN, A; SANDER, T; HUSSENDÖRFER, E; HERTEL, H., 2000: Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland: Gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst und Holz* 55: 403–408.
- KOZMIŃSKI, Cz., MICHALSKA, B., 2001: Atlas klimatycznego ryzyka uprawy roślin w Polsce. (Atlas of climatic risk to crop cultivation in Poland). Uniwersytet Szczeciński, Szczecin.
- KÖLLING, Ch., WALENTOWSKI, H., BORCHERT, H., 2005: Die Buche in Mitteleuropa. *AFZ-DerWald* 60: 696–701.
- LARCHER, W., 1994: *Ökophysiologie der Pflanzen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- LARSEN, J. B., 1978: Frostresistenz der Douglasie. Dissertation, In: Schriften a. d. Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen, Bd. 52.
- LE TACON, F., 1981: Caractérisation edaphique. In: TEISSIER DU CROS, E. La Hêtre. 77–84, INRA, Paris.
- LEUSCHNER, C., 1998: Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 10, 5–18.
- LINDQUIST, B., 1931: Den skandinaviska boksogens biologi. *Svenska Skogsvardsför. Tidskr.* 3: 117–532.
- POIRIER, M., BODET, C., AMEGLIO, T., 2004: Impact of summer conditions of growth (drought, defoliation, ...) on freezing tolerance of trees. In: FVA (Hrsg.): Impacts of the drought and heat in 2003 on forests. *Ber. Freiburger Forstl. Forschung* 57: 64.
- RENNENBERG, H., SEILER, W., MATYSSEK, R., GESSLER, A., KREUZWIESSER, J., 2004: Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 175: 210–224.
- RUBNER, K., REINHOLD, F., 1960: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 5. Aufl. Neumann, Radebeul–Berlin.
- RZEŹNIK, Z., 1976: Badania buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) polskich proveniencji. *Rozprawy Nauk. AR Poznań* 14.
- SCHRAML, C., RENNENBERG, H., 2002: Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. *Forstw. Cbl.* 121, 59–72.
- SZAFER, W. 1910: Nieco o wschodniej granicy buka. *Sylwan* XXVIII. Lwów.
- SZAFER, W., 1932: The beech and the beech forest in Poland. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 8: 168–181.
- SZAFER, W., 1966: The vegetation of Poland. Pergamon Press and Polish Scientific Publishers, Oxford and Warsaw.
- SZAFER, W., ZARZYCKI, K., 1972: Szata roślinna Polski. Tom II, PWN, Warszawa.
- THOMAS, F. M., HARTMANN, G., 1992: Frosthärte des Bastes älterer Traubeneichen auf besonnten und absonnigen Stammseiten. *Forst und Holz* 47: 462–464.
- TARASIUK, S., BELLON, S., SZELIGOWSKI, H., 1998: Dotychczasowe wyniki badań nad zmiennością krajowych proveniencji buka zwyczajnego na powierzchni doświadczalnej w Nadleśnictwie Brzeziny. *Sylwan* 12: 83–92.
- TARASIUK, S., 1999: Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) na obrzeżach zasięgu w Polsce. Fundacja Rozwój SGGW: Warszawa.
- TARASIUK, S., BELLON, S., 2002: Zmienność populacyjna buka w Polsce – wyniki końcowe I etapu badań w doświadczeniu serii GC 2234 1992–1995 na powierzchni porównawczej w Nadleśnictwie Brzeziny. *Sylwan* 2: 35–41.
- TEISSIER DU CROS, E., THIEBAUT, B., DUVAL, H., 1988: Variability in beech: budding, height growth and tree form. *Ann. Sci. For.* 45: 383–398.
- TOGNETTI, R., MICHELOZZI, M., BORGHETTI, M., 1995: The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* 9, 348–354.
- VIŠNJIĆ, C., DOHRENBUSCH, A., 2004: Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 175: 101–108.
- WALTER, H., BRECKLE, S-W., 1986: *Ökologie der Erde*. Bd. 3, Fischer, Stuttgart.
- WUEHLISCH, G. v., KRUSCHE, D., MUHS, H. J., 1995: Variation in temperature sum requirements for flushing of beech provenances. *Silvae Genet.* 44: 343–346.

*Autorenanschriften:*

*Dipl.-Forsting. Univ. Tomasz Czajkowski  
Georg-August-Universität Göttingen  
Institut für Waldbau I:  
Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie  
Büsgenweg 1  
37077 Göttingen  
E-Mail: tczajko@gwdg.de*

*Prof. Dr. Andreas Bolte  
Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft  
Institut für Waldökologie und Waldinventuren  
Alfred-Möller-Straße 1  
16225 Eberswalde  
E-Mail: abolte@bfh-inst7.fh-eberswalde.de*

## 6. Übergreifende Diskussion

Die folgende zusammenfassende Diskussion der Studienergebnisse, die in den vier Artikeln dokumentiert wurden, erfolgt an den in der Einleitung gestellten Fragen:

### 1. *Welche Faktoren bestimmen das Buchenvorkommen am östlichen Rand der Buchenwaldverbreitung?*

Es existiert nach der intensiven Literaturlauswertung weder ein einheitliches Bild zu dem entscheidenden Klimafaktor noch zu dessen eindeutiger kritischer Intensität für die östliche Begrenzung der Buchen- bzw. Buchenwaldverbreitung im nordöstlichen Mitteleuropa. Es spricht vieles dafür, dass eine Kombination von Niederschlagsmangel ( $<500$  mm/a bzw.  $<250$  mm während der Vegetationsperiode), thermischer Kontinentalität mit heißen Sommern (Juli-Mitteltemperatur  $>19^{\circ}\text{C}$ ) und kalten, langen Wintern ( $>141$  Tage mit  $<0^{\circ}\text{C}$  Mitteltemperatur, Januar-Mitteltemperatur  $<-3^{\circ}\text{C}$ ) sowie einer kurzen Wachstumsperiode ( $<217$  Tage  $\geq 7^{\circ}\text{C}$ ) ein langfristiges Buchenvorkommen in der Regel ausschließt. Zusätzlich zu diesen periodisch wirkenden Klimafaktoren sind aber noch zeitlich diskret auftretende Extremeinflüsse in Form von Trocken/Hitze-Perioden, extremer Winterkälte ( $> -35^{\circ}\text{C}$ ) und Spätfrostereignissen zu beachten, die in ihrer Intensität, Dauer und Wiederholung wirken (vgl. Czajkowski et al. 2006). Alle genannten klimatischen Einflüsse wirken verstärkt oder gedämpft durch den Standort mit seinen Elementen Oberflächenform (Kaltluftsenken), Exposition und Hangneigung (Sonn- und Schatthanglagen), lokalklimatischen Bedingungen wie eine erhöhte Luftfeuchte in Tälern, Senken und in Seenähe sowie nicht zuletzt das Bodenwasserregime (AK Standortskartierung 1996). Diesem hygrisch-thermischen Einfluss des Klimas bzw. des Standorts stehen nach den Ergebnissen der Freiland- und Experimentalstudien unterschiedlich angepasste Buchenherkünfte gegenüber, die verschieden auf Wassermangel und Frosteinfluss reagieren (Czajkowski et al. 2005, Czajkowski und Bolte 2006a, Czajkowski und Bolte 2006b). Dies macht deutlich, dass man nicht von einer spezifischen klimatischen Limitierung der Buche als Art sprechen kann, sondern nur von einem lokalen kritischen Klima/Standortseinfluss auf eine lokale Buchenpopulation oder Herkunft bzw. Ökotyp (vgl. auch Schraml und Renneberg 2000, 2002). Dies macht es nötig, die „klimatisch-standörtliche“ Grenze der Buchenverbreitung auf die maximal angepasste Herkunft zu beziehen, wobei sich die Anpassung multifaktoriell auf verschiedene Klimafaktoren (Trockenheit, Frost) beziehen kann. Genau dies wird aber beim Vergleich der Literaturangaben zur Buchenlimitierung, die aus Untersuchungen in ganz unterschiedlichen

Regionen Mitteleuropas entstammen, nicht berücksichtigt. Dadurch erklären sich die unterschiedlichen Meinungen zur klimatischen Limitierung der Buchenverbreitung durch Bezug auf unterschiedlich angepasste Buchenpopulationen. Die Verwendung der schärfsten Kriterien, wie weiter oben erfolgt, ist ein mögliches Mittel, sich der tatsächlichen klimatischen Limitierung der Buche anzunähern.

## ***2. Wie wirken sich Trockenheit, Frost und Altbaumkonkurrenz in möglicher Interaktion auf Wachstum und Vitalität junger Buchen aus?***

Die Ergebnisse sowohl der Freiland- als auch der Laboruntersuchungen zeigen für die Jungbuchen eine deutliche Reaktion auf extreme Trockenheit, die sich allerdings klar zwischen verschiedenen Herkünften und Lokalpopulationen unterscheidet. So schränken die Buchen der zentralpolnischen Herkünfte, die in trockeneren bzw. kontinentaleren Klimaten auftreten, eher die Transpiration ein als die Herkünfte aus weiter westlich liegenden Gebieten mit vergleichsweise humideren Klimaten. Das spätere Erreichen eines kritischen Boden- bzw. Pflanzenwasserstatus spricht für höhere Trockenheitstoleranz der Buchenherkünfte am östlichen Verbreitungsrand der Buchenwälder (Czajkowski und Bolte 2006a). Dieser Befund wird durch die Freilanduntersuchungen zum Pflanzenwasserstatus im „Jahrhundertsommer“ 2003 bestätigt: Auch hier weisen die Buchenverjüngungen am Rand der Buchenwaldverbreitung in Zentralpolen im Schnitt einen höheren Wasserstatus während der lang anhaltenden Trockenperiode auf als die Verjüngungen, die eher im Zentrum des „Baltischen Buchenwaldgebietes“ lagen (Czajkowski et al. 2005). Diese unterschiedliche Reaktion unterstreicht – wie bereits angemerkt - die Notwendigkeit, Buchenherkünfte und –lokalpopulationen in ihrem Reaktionsvermögen und ihrem Anpassungspotenzial differenziert nach dem Motto zu betrachten „Buche ist nicht gleich Buche“ (Bolte 2005). Betrachtet man die Wachstumsreaktion als unspezifisches Vitalitätsmerkmal der Buchen, wird deutlich, dass der Zeitpunkt der Trockenheit einen wichtigen Einfluss auf die Zuwachsreaktion hat. So wirkte sich der besonders trockene Spätsommer 2003 (August) und auch die Simulation einer Spätsommertrockenheit 2004 im Gewächshaus weniger auf die Zuwächse im selben Jahr aus, die ja weitgehend abgeschlossen sind, sondern stärker auf das Wachstum im Folgejahr (Czajkowski et al. 2005, Czajkowski mündl. Mittl.). Dieses Ergebnis wird von einer Reihe von vorhergehenden Untersuchungen an Jungpflanzen bestätigt (Löff und Welander 2000) und trifft auch auf ältere Buchen zu (Anders et al. 2002). Damit wird deutlich, dass bei einem Aufeinanderfolgen von zwei oder mehr extremen Trockenjahren ein

Zusammentreffen der verzögerten Zuwachsreduktion mit sehr ungünstigen Wuchsbedingungen im gleichen Jahr kritisch für Buche sein kann.

Wirkungsinteraktionen zwischen Trockenheit und Frosttoleranz konnten mit den vorliegenden Untersuchungen nicht belegt werden, d.h. eine eindeutige Verminderung der Frosttoleranz durch vorangegangene Trockenheit war nicht festzustellen (Bolte und Czajkowski 2006). Bei diesem Befund muss aber das spezifische, bifaktorielle Experimentaldesign beachtet werden, das nur einen begrenzten Ausschnitt möglicher Wirkungskombinationen zwischen Trockenheit und Frost berücksichtigen kann. Bei den Freilanduntersuchungen war dagegen eine Interaktion der Wirkungen von Trockenheit und Überschirmung (Diffuse Site Factor, DIFFSF) auf das Wachstum der Buchenverjüngung nachweisbar. Dabei ist die Überschirmung als Weiser für die Altbaumkonkurrenz zu werten, die sich aus den Komponenten Beschattung sowie zusätzlicher Wasser- und Nährstoffentzug für die Buchenverjüngung zusammensetzt (Czajkowski et al. 2005).

### ***3. Welches (evolutionäres) Anpassungspotenzial besitzt die Buche an extreme Umweltbedingungen und geänderte klimatische Bedingungen?***

Für die Anpassung der Buche an Umweltbedingungen spielen Änderungen der Morphologie (z.B. Spross/Wurzelverhältnisse) und die Regelung pflanzenphysiologischer Prozesse wie z.B. stomatäre Transpirationskontrolle (Anpassung Trockenheit) oder Steuerung des Austriebsverhaltens (Anpassung Spätfrost) eine wichtige Aufgabe (vgl. Van Hees 1997, Chmura und Rożkowski 2002, Löff et al. 2005). Das Vermögen zur Regelung physiologischer Prozesse scheint zu größerem Anteil genetisch bedingt zu sein, wie das unterschiedliche Verhalten verschiedener Herkünfte in den Experimentalstudien zeigt (Czajkowski und Bolte 2006a, Czajkowski und Bolte 2006b). Damit besitzt die Buche ein erhebliches evolutionäres Anpassungspotenzial an Klimaänderung. Wichtig ist dabei allerdings die Frage, ob die Zeiträume zwischen den Generationswechseln nicht zu lang für eine solche Anpassung sein wird. Geht man von dem ungünstigen Szenario einer Temperaturerhöhung von mehr als 6°C bis zum Ende des 21. Jahrhunderts in Europa aus, falls keinerlei Maßnahmen gegen die weitere Emission von Treibhausgasen stattfinden bzw. diese Maßnahmen keinen Erfolg haben (vgl. EEA 2004), müsste eine Anpassung innerhalb von einer bis zwei Buchengenerationen erfolgen. Dies muss bei aller Unsicherheit der Vorhersagen als kritisch angesehen werden.



#### ***4. Welche waldbaulichen Maßnahmen unterstützen eine klimaangepasste Buchenwirtschaft im nordöstlichen Mitteleuropa?***

Nimmt man die laufende und zukünftige Klimaänderung als gegeben hin, bleiben dem Naturschutz und der Forstwirtschaft im nordöstlichen Mitteleuropa nur Maßnahmen vor Ort, um die Anpassung der Buche an das zukünftige Klima zu unterstützen. Dabei ist grundsätzlich zwischen Maßnahmen bei bestehenden Buchenaltbeständen und neu zu begründenden Buchenbeständen z.B. im Zuge von Waldumbau von Nadelwäldern zu unterscheiden.

##### Bei bestehenden Buchenaltbeständen im östlichen Mitteleuropa:

Hier empfiehlt sich die Naturverjüngung der Altbestände, um das evolutionäre Anpassungspotenzial der lokalen Buchenpopulation zu nutzen. Aus Sicherheitsgründen kann ggf. die Beimischung trockenheitsresistenter und an die lokalen Standortsbedingungen anpassungsfähige Buchen-Herkünfte sowie anderer Baumarten wie einheimische Eichenarten, Winterlinde und Hainbuche erfolgen (Bolte und Czajkowski 2006). Dies würde das Risiko einer klimabedingten Bestandesauflösung weiter vermindern. Als Verjüngungsverfahren empfiehlt sich der Femelhieb, der den Bestandesschirm ungleichartig auflichtet, sowie die zügige Erweiterung der Femellücken. Dieses Vorgehen hält die Konkurrenzwirkung des Altbestandes auf die neue Buchengeneration möglichst gering. Im Zentrum der Lücken findet die Buchen-Naturverjüngung günstige Wuchsbedingungen vor, falls die Ausbreitung und Entfaltung konkurrierende Bodenvegetation kontrolliert wird (Czajkowski et al. 2005).

##### Beim Umbau von Nadelwaldbeständen bzw. Laubwald-Neubegründung auf buchenfähigen Standorten:

Hier kommt der Voranbau bzw. Anbau von trockenheitstoleranten, nicht autochtonen Buchenherkünften in Betracht, die gut an die anderen lokal herrschenden Klimabedingungen angepasst sind. Damit wird einer evolutionären Anpassung der Buche vorgegriffen. Zur Streuung des Risikos sind auch hier die Beimischung anderer Laubbaumarten wie die einheimischen Eichenarten, Winterlinde und Hainbuche zu empfehlen.

### Umfassende Ausweitung von Herkunftsversuchen und Versuchsanbauten

Die zutreffende Beurteilung der klimatischen Anpassung trockenheitstoleranter Buchenherkünfte bei der Verwendung in anderen Regionen des nordöstlichen Mitteleuropas setzt Erkenntnisse aus Herkunftsversuchen und Versuchsanbauten voraus, die weit über das heutige Maß hinaus gehen. Da diese Versuche erst in einigen Jahren verwertbare Ergebnisse liefern, sollten die Versuchsanbauten in die bestehende waldbauliche Planung mit integriert werden und für eine „Evolution der Kenntnisse“ zum adäquaten Einsatz von Fremdherkünften beim klimaangepassten Waldbau genutzt werden.

### **7. Schlussfolgerungen**

Die vorgestellten Untersuchungen zeigen in ihrer Breite, dass weder eine pauschale Abkehr von der Buche noch die nicht hinterfragte Ausweitung des Buchenanbaus im nordöstlichen Mitteleuropa eine geeignete Antwort auf die Frage nach der Zukunft der Buche im Untersuchungsraum darstellen. Vielmehr ist eine genaue Abwägung des heutigen und vor allem zukünftigen Klimarisikos mit dem erheblichen Anpassungspotenzials der Buche an extreme klimatische Bedingungen notwendig. Dementsprechend ist eine pauschale Risikoabschätzung mit klaren geographischen Grenzen des Buchenanbaus anhand der vorliegenden Untersuchungsergebnisse nicht möglich. Allerdings stimmen die Befunde optimistisch, dass die genannten Maßnahmen eines klimaangepassten Waldbaus auch weiterhin den Buchenanbau, z. T. in Mischung, innerhalb der von Tarasiuk (1999) genannten Grenzen ermöglichen.

## 8. Zusammenfassung

Die Kenntnisse zur Verbreitungsgrenze von Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.) und zu den limitierenden klimatischen Faktoren der Buchenexistenz im nordöstlichen Mitteleuropa (Nordostdeutschland, Polen) sind lückenhaft. Dies führt zu großen Unsicherheiten bei der aus Sicht des Naturschutzes und der Forstwirtschaft erwünschten Erhaltung und Ausweitung naturnaher Buchenwälder. Der laufende Klimawandel vergrößert diese Unsicherheiten, da die prognostizierte weitere Temperaturerhöhung und Niederschlagverminderung in der Region möglicherweise eine große Gefahr für die trockenheitsempfindliche Baumart Buche darstellt. In der Phase der Bestandesregeneration sind die jungen Buchenpflanzen wegen den noch nur oberflächlich ausgeprägten Wurzelsystemen und der Konkurrenz von Altbäumen und Bodenvegetation besonders durch Trockenheit gefährdet.

Anhand von Literaturstudien erfolgte eine Analyse des aktuellen Wissensstandes zur Ostgrenze der Buchenwaldverbreitung und deren möglichen Ursachen. In unterschiedlichen Freiland- und Laboruntersuchungen wurde der Einfluss von Trockenheit auf junge Buchenpflanzen sowie die Interaktion zwischen Trockenheits- und Frostwirkung untersucht. Aus den Ergebnissen sollen Hinweise zum Risiko einer Buchenwaldausbreitung im nordöstlichen Mitteleuropa, auch unter dem Gesichtspunkt des Klimawandels, abgeleitet werden.

Die Literaturlauswertung erbrachte, dass sich derzeit die Buche im nordöstlichen Mitteleuropa spontan oder waldbaulich gefördert ausbreitet, z. T. über die Grenzen ihres bisher beschriebenen Areals hinweg. Einiges spricht dafür, dass die Buche ihre geographische sowie klimatisch-standörtliche Ostgrenze nacheiszeitlich durch menschlichen Einfluss noch nicht erreicht hat. Neuere Ansichten, dass sich das Ökogramm der Buche in den trockenen Bereich hinein verschieben lässt, unterstützen diese Meinungen. Die Limitierung des Vorkommens und der Dominanz der Buche in Nordosteuropa wird allgemein nicht einem einzigen Klimafaktor zugeschrieben, sondern einer Kombinationswirkung von Niederschlagsarmut, thermischer Kontinentalität (heiße Sommer, kalte und lange Winter) und einer verkürzten Vegetationsperiode. Ungünstige Witterungsereignisse wie Trockenperioden, Spätfröste oder extreme Winterkälte überprägen langfristige Klimatrends und können sehr einschneidende limitierende Wirkung auf die Buche haben. Eine einfache Korrelation von Buchen(wald)-Verbreitung und Großklima ist nicht möglich, da lokalklimatische Einflüsse wie Seenähe und Orographie die großklimatischen Limitierungseinflüsse dämpfen oder verschärfen. Dementsprechend ist nicht mit einer scharfen Grenze des Buchenareals zu rechnen. Eine

bisher unterschätzte Trockenheitstoleranz der Buche könnte einer Einengung des Buchenareals als Folge einer Klimaerwärmung mit verschärfter Trockenheit entgegenwirken. In Freilanduntersuchungen an Buchennaturverjüngungen wurde im extremen Trockensommer 2003 und im folgenden feuchten Sommer 2004 die Reaktion der Pflanzen auf die Wassermangelsituation unter natürlichen Bedingungen untersucht. Die Aufnahmen wurden auf 8 Versuchsflächen in Nordostdeutschland und Nordpolen entlang eines West-Ost-Gradienten zunehmender klimatischer Kontinentalität durchgeführt. Alle Flächen zeichneten sich durch vergleichbare Standorts- und Bestandesbedingungen aus und lagen in über einhundertjährigen Buchenbeständen mit Naturverjüngung zwischen 2-6 Jahren auf armen, sandigen Podsolen und Braunerden.

Auf Untersuchungspartellen (Fläche 0,12 ha bis 0,25 ha) wurde die gesamte Naturverjüngung ( $BHD < 7$  cm) mit ihrer Anzahl in unterschiedlichen Höhenklassen aufgenommen. Zusätzlich wurden pro Fläche 120 bis 160 Buchenjungepflanzen dauerhaft markiert und detailliert vermessen, um deren Dimensionen (Höhe, Länge, Terminaltrieblänge, Wurzelhalsdurchmesser) in den Jahren 2003 und 2004, die Zuwächse 2003 (nur Länge) und 2004 zu erfassen. Im Zentrum jeder Untersuchungspartelle erfolgte die Schätzung des Diffuse Site Factor (DIFFSF) mit einem Fisheye-Foto-Verfahren und nachfolgender digitaler Bildverarbeitung als Maß für die Schirmwirkung des Altbestandes. Für die Abschätzung des Wasserstatus' der Pflanzen wurde an 17 bis 22 Pflanzen pro Fläche das Predawn-Sprosswasserpotenzial gemessen.

In Laboruntersuchungen wurde in Ergänzung zu den Freilandhebungen die Reaktion von kultivierten 2- und 3-jährigen Buchen auf Trockenheit untersucht. Die Buchenpflanzen von 12 anerkannten deutschen und polnischen Buchenherkünften wurden aus Bucheckern gezogen und im Alter von einem Jahr einzeln in mit Sandsubstrat gefüllte Töpfe (55 cm Höhe, 15 cm Durchmesser) gepflanzt. Die Auswahl der Herkünfte folgte dem bereits beschriebenen West-Ost-Klimagradienten und deckte die Regionen der untersuchten Freilandbestände ab. Eine sommerliche Trockenperiodesimulation im Jahr 2004 wurde im Gewächshaus und eine weitere im Jahr 2005 (Frühjahrs- und Sommerperiode) in Klimakammern unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt. Dazu erfolgte die Trennung des gesamten Pflanzenkollektivs in „Behandlung“ und „Kontrolle“ mit je 15 Pflanzen pro Herkunft. Der Trockenstress wurde durch ein unterschiedliches Bewässerungsregime induziert. Während die Pflanzen der Behandlung keinerlei Wasserzufuhr während des ganzen Untersuchungszeitraums erhielten, wurden die Buchen der Kontrolle weiterhin regelmäßig bewässert.

Die Auswirkung der simulierten Trockenheit wurde mit Hilfe des Bodenwassergehalts in den Töpfen beschrieben. Als Pflanzenreaktion auf die Trockenheit erfolgten Messungen zum Wasserverbrauch (gravimetrisch, als kumulative Evapotranspiration) und zum Wasserstatus der Pflanzen (Predawn- und Mittags-Sprosswasserpotentiale). Zusätzlich wurden der Zuwachs an Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser sowie die Blattfläche ermittelt.

Zur Untersuchung des Einflusses von Trockenheit auf die Frosttoleranz von Jungbuchen wurde im Winter 2005/2006 ein bifaktoreller Frosttoleranztest an sechs ausgewählten Buchenherkünften durchgeführt. Es erfolgte ein siebenstufiger Kältetest, bei dem Buchentriebe von abgehärteten Buchenpflanzen (Kontrolle und Behandlung der Trockenheitssimulation) in 5°C-Stufen bis auf -35°C abgekühlt wurden und im folgenden die Frostschäden erhoben wurden. Anhand der Ergebnisse konnte die letale Temperatur (LT50) für die Buchenknospen bestimmt werden. Zusätzlich wurden zur Bewertung der Spätfrostempfindlichkeit phänologische Beobachtungen zum Blattaustriebverhalten verschiedener Buchenherkünfte im Frühjahr 2004 durchgeführt.

Die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen im Jahrhundertssommer 2003 zeigten klare regionale Differenzierungen in der Reaktion auf die Trockenperiode. Pflanzen aus dem östlichen Rand der Buchenverbreitung in Zentralpolen wiesen im August 2003 einen höheren Wasserstatus (höhere Predawn-Wasserpotenziale = niedrigerer Stress) auf als die aus den mehr westlich liegenden Flächen in Nordostdeutschland. Ein angespannter Pflanzenwasserstatus beeinflusst negativ den Zuwachs, so dass die östlichen Herkünfte unter dem Trockenheitseinfluss einen höheren relativen Zuwachs leisteten. Diese Reaktion zeigte sich im Trockenjahr 2003, noch mehr aber im Folgejahr. Der negative Überschirmungseinfluss auf den Zuwachs nimmt mit dem zunehmenden Trockenstress zu.

Die Ergebnisse der Laborexperimente bestätigten den Trend der Freilanduntersuchungen und gaben Hinweise auf die Ursachen des höheren Wasserstatus' bei Trockenheit: Der Wasserverbrauch der Buchenpflanzen unter Trockenheit (Behandlung) lag bei den Pflanzen aus östlichen Herkunftsgebieten (Zentral-Polen) deutlich unter dem Verbrauch der Buchen nordostdeutscher und westpolnischer Herkunft. Dementsprechend traten die negativen Trockenheitsauswirkungen (z.B. die niedrige Predawn- und Mittags-Wasserpotenziale) bei zentralpolnischen Pflanzen deutlich später auf.

Die Untersuchungen zur Frostresistenz der Buchenknospen zeigen einen geographischen Gradienten. Die winterliche Frosthärte steigt, gemessen am Index LT-50, von West nach Ost.

Es wurde kein eindeutiger Einfluss des Trockenstresses in der Vegetationsperiode auf die Frostresistenz im folgenden Winter nachgewiesen.

Bei der Frühjahrsphänologie sind große zeitliche Unterschiede zwischen den Buchenherkünften ersichtlich. Die Austriebsverzögerung von nord- und zentralpolnischen Herkünften um fast drei Wochen gegenüber einer norddeutschen Herkunft korreliert mit einer erhöhten Spätfrostgefahr und niedrigeren Januartemperaturen.

Die sowohl in den Freiland- als auch Laborstudien aufgetretenen klaren Unterschiede zwischen den Buchenherkünften bzw. -populationen in der Reaktion auf Trockenheit und Frost machen deutlich, dass die Regelung physiologischer Prozesse zum erheblichen Anteil genetisch bedingt sein dürfte. Die im Vergleich zu den westlichen Buchenherkünften deutlich höhere selektionsbedingte Anpassung an Trockenheit und Forstereignisse der zentralpolnischen Herkünfte zeigt das erhebliche evolutionäre Anpassungspotenzial der Buche an Klimaänderung auf. Eine Unterstützung der Klimaanpassung der Buche durch waldbauliche Maßnahmen reicht von der Naturverjüngung autochtoner Buchenbestände und dem passiven Wirkenlassen von Klima und Witterung als natürliche Selektionsfaktoren bis hin zur aktiven Einbringung erwiesener besonders trockenheitstoleranter und lokalklimatisch anpassungsfähiger Fremdherkünfte. Für letztere Maßnahmen ist allerdings noch eine Ausweitung bestehender Herkunftsversuche und Anlage von Versuchsanbauten mit unterschiedlichen trockenheitstoleranten Herkünften dringend erforderlich, um die Anpassungsfähigkeit dieser Herkünfte an andere wichtige Standortbedingungen zu ermitteln.

Weder eine pauschale Abkehr von der Buche noch die nicht hinterfragte Ausweitung des Buchenanbaus scheinen eine geeignete Antwort auf die Frage nach der Zukunft der Buche im nordöstlichen Mitteleuropa zu sein. Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse sprechen gegen eine pauschale Risikoabschätzung des Buchenanbaus mit statischen geographischen Grenzen, da die Dynamik von Klima- und Standortänderung einerseits und dadurch bedingter evolutionärer Anpassung unzureichend berücksichtigt wird. Allerdings stimmen die Befunde optimistisch, dass die genannten Maßnahmen eines klimaangepassten Waldbaus auch weiterhin den Buchenanbau, z. T. in Mischung, innerhalb des heute bekannten Buchenareals grundsätzlich ermöglichen.

## 9. Summary

### The future role of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in natural vegetation – forest ecological studies of beech natural regeneration at its eastern distribution boundary

We still lack the knowledge about the distribution boundary of European beech forests (*Fagus sylvatica* L.) in the northeastern part of Central Europe (North-East Germany and Poland). The same is true for those climatic factors that limit the existence and dominance of beech in this region. This causes uncertainties regarding the preservation and extension of close-to-nature beech forests in Central Europe, which is aimed at by nature conservation and forestry administration. The processes of ongoing climate change enhance these uncertainties, since the predicted increase of temperature and reduction of precipitation could threaten beech that is known to be drought-sensitive. Young beech trees in the phase of natural regeneration are especially affected by drought, due to shallow root systems and strong competition between ground vegetation and overstorey.

A literature review was done in order to analyze the present knowledge about the eastern distribution boundary of beech forests and the governing factors. In various field studies and laboratory experiments, the impact of drought on young beech plants and the interaction between drought and frost was investigated. The results are expected to yield indications for the risks of beech forest expansion in north-eastern Central Europe and the possible implications of climate change.

The review revealed that, at present, European beech is spreading spontaneously or by silvicultural treatments in north-eastern Central Europe, partly beyond its known distribution boundary. There are some indications that beech has not yet reached its postglacial geographical and climatic boundary, due to anthropogenic influence. Recent findings demonstrate that the ecogram of beech can be shifted towards dry zones. The distributional limitations of beech and its dominance in north-eastern Central Europe can commonly not be attributed to one single climatic factor, but rather to a combination of effects; i.e. low amount of precipitation, continental climate with hot summers and long, cold winters as well as short vegetation periods. Unfavorable weather conditions such as drought periods, late frosts or extreme winter coldness interfere with long-term climatic trends and limit beech growth. It is

not possible to establish a simple correlation between beech occurrence and macroclimate since local climatic effects driven e.g. by orography or nearby lakes can either enhance or reduce the limiting effects of macro-climatic conditions.

Therefore, the limit of eastern boundary distribution cannot be assumed to be sharp and defined. An underestimated drought tolerance of beech could counteract the restriction of its areal that is expected as a consequence of climate warming with more frequent and intensified drought periods.

During the extremely dry summer of 2003 and the subsequent humid summer of 2004, the reaction of beech natural regeneration to water stress was examined in field experiments under natural conditions. In north-eastern Germany and northern Poland, data were collected from eight beech (mixed) stands that cover a west-east gradient with increasing continental climate conditions. All stands grow under comparable site and stand conditions on poor, sandy Podzols and acid Cambisols (Brown earths) and consist of over 100-years-old beech stands with natural regeneration (age: 2 to 6 years).

On the plots of 0.12 to 0.25 ha area, all natural regeneration with  $dbh > 7$  cm was measured and classified according to different height classes. Furthermore, 120 to 160 beech seedlings per plot were permanently marked and carefully measured in order to obtain their dimensions (height, length, length of terminal shoot, diameter of root crown), and length increment in 2003 and length and diameter increments in 2004.

In order to determine the canopy effects of the old-growth stand on regeneration, the diffuse site factor (DIFFSF) was estimated in the centre of each plot, applying the fisheye-photo-approach, which was followed by digital image analysis. Measuring the predawn potential in 17 to 22 randomly selected plants per plot assessed the water status of the plants in summer 2003.

Complementary to the field experiments, the reaction of cultivated 2- and 3-year old beech plants to induced drought stress was studied in laboratory experiments. Seedlings of 12 different German and Polish beech provenances were bred, and, at the age of 1, planted individually in sand-filled pots (55 cm height and 15 cm diameter). The provenances were selected according to the above-described west-east climatic gradient and covered the regions where the field plots were situated. Simulations of dry periods for the years 2004 (summer drought) and 2005 (spring and summer drought) were conducted under controlled conditions in the greenhouse and in climate chambers, respectively. For the experiments, the entirety of plants was divided into groups of 15 individuals per provenance of “treated” and “control”



plants. Drought stress was induced through different irrigation regimes. Whereas plants of the “treated” group did not receive any irrigation throughout the treatment period, the “control” plants were regularly watered. The effect of simulated drought was described through soil water content in the pots. In order to determine the plants’ reactions to drought, both plant water consumption and water status were defined by measuring cumulative evapotranspiration and predawn and midday shoot water potential, respectively. In addition, increments in shoot length and root collar diameter were recorded.

In order to determine the influence of drought on the frost tolerance of young beech plants, a bifactorial frost tolerance test was conducted in six selected beech provenances in winter 2005/2006. The frost test consisted of seven phases in which beech shoots of frost-hardened plants from both the “control” and “treated” groups of the drought simulation were cooled down in 5°C-intervals until reaching –35°C. Then, the frost-related damages were determined. According to the results, the lethal temperatures (LT 50) for beech buds were derived. In addition, phenologic observations regarding spring foliation of the different beech provenances were made in spring 2004, in order to assess the plants’ sensitivity to late frosts.

The results of the field studies in summer 2003 showed clear regional differences in reaction to the drought period. In August 2003, plants from the eastern boundary of the distribution area in Central Poland demonstrated a higher water status (higher predawn water potentials = less stress) than plants from more western plots in north-eastern Germany.

A low water status of the beech plants influenced growth negatively, so that the lower drought stress caused the eastern provenances to yield higher relative increments compared to the western provenances. This reaction became obvious in the dry year 2003, but even more in the following year 2004. With increasing drought, the negative influence of overstorey competition on the regeneration increment was enhanced.

The results of the laboratory experiments confirmed these trends of the field studies and gave indications on the causes of different water status under drought conditions: the water consumption of beech plants under dry conditions (“treated” groups) was notably lower for the plants of eastern provenances (Central Poland) than for plants of north-eastern German and western Polish provenances. Accordingly, negative effects of drought stress such as low water potentials occurred much later in the plants from Central Poland.

The results of the frost experiment resistance showed a geographic gradient. The frost resistance in winter, measured by the index LT-50, increased from west to east. However, a clear effect of drought stress during the vegetation period on frost resistance in the subsequent

winter could not be detected. Great differences in spring foliation development have been observed between the beech provenances. North and Central Polish provenances were almost 3 weeks delayed in leaf foliation compared to northern German provenances. This correlated with an enhanced risk of late frosts and lower temperatures in January for these regions.

The clear differences between the reactions of the different beech provenances towards drought and frost, observed in both the field and the laboratory experiments, allow the conclusion, that the regulation of plant physiological processes is to a great extent genetically determined.

The higher adaptation to drought and frost events observed in Central Polish provenances in comparison with western ones exhibits the notable evolutionary adaptation potential of beech to climate change. The climatic adaptation can be supported by silvicultural measures such as natural regeneration of autochthonous beech stands and, more passively, allowing climate and weather to act as natural selection factors for beech, or even by active introduction of especially drought tolerant and adaptive beech provenances from other regions. For this last option, the extension of existing provenance trials and the establishment trials of different, drought tolerant provenances are crucial, in order to determine the adaptation capacity of these provenances to other important site conditions.

It does not appear possible to handle adequately the question of the future role of beech in north-eastern Central Europe by either recommending a withdrawal of beech forest establishment, or an unquestioned expansion of beech cultivation. The present results indicate that it might be wise to refrain from an overall risk assessment of beech cultivation within strict geographical limits, since this does not take into account the dynamics of changes in climate and site conditions and the necessary evolutionary adaptation to these. The results indicate, however, that beech cultivation in pure or mixed stands might be possible within the presently known distribution area, if the above-described silvicultural measures are applied to support the adaptation of beech to climate change.

## 10. Literatur

- AK Standortskartierung (in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung) 1996. Forstliche Standortsaufnahme. 5. Aufl., IHW Verlag, Eching, 1996
- Anders, S.; Beck, W.; Bolte, A.; Hofmann, G.; Jenssen, M.; Krakau, U.; Müller, J. 2002, Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. Verlag Dr. Kessel, Remagen-Ow.
- Backes, K., Leuschner, C. 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. Can. J. Forest Res. 30, 335-346
- BMELV [Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz] 2006. Bundeswaldinventur<sup>2</sup> - alle Ergebnisse und Berichte. Online-Dokument unter <http://www.bundeswaldinventur.de>
- Bohn, U., Neuhäusl, R. 2000-2003. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Teil 1-3. BfN-Schriftenvertrieb im Landwirtschaftsverlag, Münster
- Bolte, A., Wolff, B. 2003. Einfluss von realer und potenzieller Waldbedeckung auf die Tiefenversickerung - eine bundesweite Modellstudie auf BZE-Standorten. Forst und Holz 58, 435-439
- Bolte, A. 2005. Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. Allg. Forstzeitschr. 20, 1077-1078
- Bolte, A., Czajkowski, T. 2006. Die Buche – eine Baumart mit Zukunft im östlichen Mitteleuropa? BfN-Skripten 185, 130-137, Bonn
- Chmura, D., Rożkowski, R. 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. Silvae Genetic. 51, 123-127.
- Czajkowski, T., Kühling, M., Bolte, A. 2005. Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 176, 133-143
- Czajkowski, T., Bolte, A. 2006a. Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 177, 30-40
- Czajkowski, T., Bolte, A. 2006b. Frosttoleranz deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) und ihre Beeinflussung durch Trockenheit. Archiv für Forstwesen und Landschaftökologie 40, 119-126
- Czajkowski, T., Kompa, T., Bolte, A. 2006. Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Forstarchiv 77, 203-216
- European Environmental Agency (EAA) 2004. Impacts of Europe`s changing climate – an indicator-based assessment. EAA-Report 2/2004, Luxembourg
- Ellenberg, H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart
- Frich, P.; Alexander, L. V.; Della-Marta, P.; Gleason, B.; Haylock, M.; Klein Tank, A. M. G.; Peterson, T. 2002: Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. Clim. Res. 19, 193-212
- Fritz, P. (Hrsg.), 2006: Ökologischer Waldumbau in Deutschland. Fragen, Antworten, Perspektiven. Oekom, München.
- Hjelmqvist, H. 1940. Studien über die Abhängigkeit der Baumgrenzen unter besonderer Berücksichtigung der Buche und ihrer Klimarassen. Blom, Lund

- Hofmann, G. 2001. Mitteleuropäische Waldökosysteme in Wort und Bild. CD-Rom AFZ-DerWald Sonderausgabe, 94 S.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2001. Climate change 2001: Synthesis Report, Geneva, Switzerland
- Löf, M., Welander, N.T. 2000. Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. Can. J. For. Res. 30, 468-475.
- Löf, M., Bolte, A., Welander, N.T. 2005. Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* L. seedlings. Scand. J. For. Res. 20, 322-328
- Passarge, H., Hofmann, G. 1968. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. G. Fischer, Jena
- Plachter, H. 1991. Naturschutz, G. Fischer Verlag, Stuttgart
- Rennenberg, H., Seiler, W., Matyssek, R., Gessler, A., Kreuzwieser, J. 2004. Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) - ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? Allg. Forst- u. J.-Ztg. 175, 210-224
- Schär, Ch.; Vidale, P. L.; Lüthi, D.; Frei, Ch.; Häberli, Ch.; Liniger, M. A. und Appenzeller, Ch. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. Nature 427, 332-336
- Schraml, C. und Rennenberg, H. 2000. Sensitivity of different ecotypes of beech trees (*Fagus sylvatica* L.) to drought stress. Forstwiss. Cbl. 119, 51-61
- Schraml, C., Rennenberg, H. 2002. Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. Forstw. Cbl. 121, 59-72
- Szafer, W. 1966. The vegetation of Poland. Pergamon Press and Polish Scientific Publishers, Oxford and Warsaw, 738 pp
- Tarasiuk, S. 1999. Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) na obrzeżach zasięgu w Polsce. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa, 99 pp
- Van Hees, A.F.M. 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. Ann. Sci. For. 54, 9-18

# Lebenslauf



## Persönliche Daten

Name, Vorname: Czajkowski, Tomasz, Marcin  
Geburtsdatum und -ort: 05.04.1975, Koszalin  
Anschrift: Alter Hohlweg 5  
37130 Gleichen-Bremke  
Familienstand: verheiratet  
Staatsangehörigkeit: polnisch

## Schulbildung

1982 - 1990 Grundschule in Świeszyno

1990 - 1995 Technische Fachschule für Förster in Warcino  
Abschluss und Abitur: sehr gut  
Berufsprüfung: sehr gut

## Hochschulstudium

1995 – 2001 Forstwirtschaft an der Landwirtschaftshochschule in  
Warschau  
Abschluss- und Diplomprüfung: sehr gut

03.2003 - 03.2006 Promotionsstudium an der Fakultät für  
Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-  
August-Universität Göttingen als Stipendiat der  
Deutsche Bundesstiftung Umwelt

## Praktika

07. - 08.1998 Forstamt Szklarska Poręba - Nationalpark Riesengebirge

08. - 09.1998 Vogelstation am Gülper See (NABU Brandenburg)

03. - 08.2002 Stipendium der DBU und Nowicki-Stiftung Warschau  
im Niedersächsisches Forstamt Reinhausen

10.2002 - 02.2003 Wissenschaftliche Hilfskraft am Institut für Waldbau  
03. - 06.2006 Abt. I: Waldbau der gemäßigten Zonen und  
Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen