Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie

ZUWACHSPOTENZIALE UND KLIMASENSITIVITÄT EINGEFÜHRTER BAUMARTEN IN NORDRHEIN-WESTFALEN

Ergebnisse aus dem Arboretum Burgholz

DISSERTATION

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

vorgelegt von
M.Sc. Nils Hoffmann
geboren in Hildesheim

Göttingen, Mai 2019

1. Gutachter: Prof. Dr. Christian Ammer
Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
2. Gutachter: Prof. Dr. Dirk Hölscher
Abteilung Waldbau und Waldökologie der Tropen

Tag der mündlichen Prüfung: 07. August 2019

VORWORT

Diese Studie entstand im Rahmen einer Kooperationsvereinbarung zwischen dem Landesbetrieb Wald und Holz NRW und der Georg-August-Universität Göttingen und wurde aus aktuellem Anlass als Teilvorhaben im Projekt „Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten im Klimawandel – unter besonderer Berücksichtigung waldbaulicher, nutzungsorientierter und naturschutzrelevanter Aspekte“ des Landes Nordrhein-Westfalen initiiert. Das Forschungsvorhaben wurde vom Ministerium für Klimaschutz, Umwelt, Landwirtschaft, Natur- und Verbraucherschutz des Landes Nordrhein-Westfalen gefördert und von Dr. Bertram Leder (Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Arnsberg) sowie Prof. Dr. Christian Ammer und Dr. Torsten Vor (Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Göttingen) betreut.

Diese kumulative Arbeit beinhaltet im Untersuchungsteil drei bereits publizierte Veröffentlichungen sowie einen zur Veröffentlichung eingereichten Artikel. Diese fokussieren sich auf das Wachstum eingeführter Baumarten im Arboretum Burgholz Nordrhein-Westfalen, deren spezifische Zuwachs- und Reaktionsmuster zur näheren Beurteilung der klimatischen Anbaueignung herangezogen wurden. Die Studie gliedert sich in fünf Hauptkapitel und zwei Anhänge. Dem Untersuchungsteil sind eine Einführung in die Thematik, eine umfassende Literaturrecherche inkl. Verbreitungskarten und ertragsorientierter Charakteristika über die Untersuchungsbaumarten sowie eine Übersicht der Untersuchungsflächen und Methoden vorangestellt. In der abschließenden Diskussion werden die behandelten Aspekte zur Einstufung der klimatischen Anbaueignung zusammengeführt und eine Schlussfolgerung gezogen. Der Anhang 1 („Anhänge der Kapitel 2, 3 und 5“) beinhaltet weiterführende Informationen über die Merkmale und Zuwachs- und Ertragspotenziale der analysierten Einzelbäume und Baumarten. Der Anhang 2 („Anhänge der Untersuchungen“) ist den Untersuchungen (Kapitel 4) zuzuordnen und enthält zusätzliche Informationen über die untersuchten Waldbestände, das beprobte Material und die durchgeführten Analysen.

„Wenn auch anzunehmen ist, alles sei bereits gesagt,
so darf man doch keinesfalls folgern, daß auch alles gehört und verstanden ist.“

Franz Liszt

INHALT

Vorwort	I
Inhalt	III
Zusammenfassung	V
Abstract	IX
1 Einleitung und Hintergründe	1
1.1 Eingeführte Baumarten im Klimawandel.....	1
1.2 Zuwachsanalysen auf dendroökologischer Grundlage.....	3
1.3 Zielformulierung und Fragestellungen	8
2 Stand des Wissens – Baumartenwahl und potenzielle Anbauwürdigkeit eingeführter Baumarten	11
2.1 Herkunftsgebiet 1: Ostasien.....	13
2.1.1 <i>Betula maximowicziana</i>	14
2.1.2 <i>Cryptomeria japonica</i>	14
2.1.3 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	16
2.2 Herkunftsgebiet 2: Nordamerika.....	17
2.2.1 <i>Abies grandis</i>	17
2.2.2 <i>Acer rubrum</i>	19
2.2.3 <i>Thuja plicata</i>	20
2.2.4 <i>Tsuga heterophylla</i>	21
2.3 Herkunftsgebiet 3: Südeuropa	22
2.3.1 <i>Castanea sativa</i>	22
3 Material und Methoden	25
3.1 Standort und Untersuchungsflächen.....	25
3.1.1 Arboretum Burgholz	25
3.1.2 Untersuchungsbestände.....	28
3.2 Zuwachsdaten	31
3.2.1 Probengewinnung und -aufbereitung	31
3.2.2 Stammanalysen.....	31
3.2.3 Dendrochronologische Analysen	33
3.3 Klimadaten.....	36
3.4 Konkurrenzdaten.....	37
3.5 GIS-Daten.....	37
3.6 Statistischen Auswertungen.....	38
4 Untersuchungen	39
4.1 Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrhein-westfälischen Standort unter Klimaaspekten	41
4.2 Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany	75

4.3 Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach	107
4.4 Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen	143
5 Diskussion	179
5.1 Klimatische Anbaueignung eingeführter Baumarten	180
5.2 Eignung der Datenbasis und der Methoden	190
5.3 Baumartenspezifische Trockenstresstoleranz	194
5.4 Klimatische Wachstumsfaktoren	198
5.5 Schlussfolgerung	203
Verzeichnisse	205
Literaturverzeichnis der Kapitel 1, 2, 3 und 5	206
Abkürzungsverzeichnis	222
Abbildungsverzeichnis	224
Tabellenverzeichnis	226
Anhang 1 - Anhänge der Kapitel 2, 3 und 5	229
Anhang 2 - Anhänge der Untersuchungen (Kapitel 4)	239
Anhang 4.2	240
Anhang 4.3	247
Anhang 4.4	254
Danksagung	262
Einverständniserklärung	263
Publikationsliste	264
Curriculum vitae	265

ZUSAMMENFASSUNG

Vor dem Hintergrund des globalen Wandels sind unsere Wälder sich zunehmend verändernden Klimabedingungen ausgesetzt. Diese Klimaveränderungen, wie etwa die stetige Zunahme der mittleren Jahrestemperaturen, veränderte Niederschlagsverhältnisse oder die Erhöhung der Frequenz und Intensivierung von Witterungsextremen (z. B. Hitzewellen oder langanhaltende Dürreperioden), führen zu neuartigen Umweltbedingungen und damit verbundenen, noch schwer abschätzbaren Risiken für die Waldökosysteme. Vielerorts sind die Klimafolgen für die Wälder bereits heute zu beobachten und reichen von regionalen Produktionsrückgängen und Vitalitätsverlusten über Verschiebungen in der Artenzusammensetzung bis hin zu großflächigen Absterbeereignissen heimischer Baumarten. Vor diesem Hintergrund ist die Anbaueignung vieler zurzeit forstlich relevanter, heimischer Baumarten mit Unsicherheiten behaftet. Die Beimischung und Etablierung nicht heimischer Baumarten zählt heute als bedeutende, aktive Klimaanpassungsstrategie und basiert auf dem Kerngedanken, das waldbauliche Risiko über ein weites Spektrum anpassungsfähiger Baumarten mit unterschiedlicher Störanfälligkeit zu verteilen. Vielerorts fehlen jedoch empirisch angenäherte Anbaueignungen oder generationsüberdauernde Versuchsanbauten, die Auskunft über die klimatische Toleranz sowie die Möglichkeiten einer waldbaulichen Steuerung eingeführter Baumarten geben.

Ziel dieser Arbeit war es deshalb, die Klimasensitivität und Trockenstresstoleranz verschiedener eingeführter Baumarten und ihre Reaktionsweisen auf waldbauliche Maßnahmen zu beurteilen, um somit deren Zuwachspotenziale und Anbaueignung hinsichtlich sich ändernder klimatischer Bedingungen gezielter abschätzen zu können. Demnach wurde ein breitgefächelter Pool aus nicht heimischen Baumarten, die aus unterschiedlichen pflanzengeographischen Regionen der Erde stammen und sich hinsichtlich ihrer ökologischen Amplituden sowie morphologisch-physiologischen Eigenschaften unterscheiden (*Abies grandis* LINDL., *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Cryptomeria japonica* D. DON, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN EX D. DON und *Tsuga heterophylla* SARG), untersucht. Zwei repräsentative heimischen Baumarten (*Fagus sylvatica* L., *Picea abies* H. KARST) wurden diesen Arten als Referenz gegenübergestellt. Die Analysen wurden auf vergleichbaren, gut wasserversorgten Standorten in Versuchsbeständen des Arboretum Burgholz in Nordrhein-Westfalen durchgeführt. Die Arbeit verfolgte einen dendroökologischen und stammanalytischen Ansatz auf Grundlage entnommener Stammscheiben in unterschiedlichen Stammbereichen, mit dessen Hilfe die klimabedingten Wachstums- und Reaktionsmuster in Abhängigkeit von der Baumart, Konkurrenzsituation und Stammhöhenposition retrospektiv analysiert wurden. Die Beurteilung der klimatischen Anbaueignung umfasste nicht ausschließlich die über die Baumartenwahl erzielbare Klimasensitivität und Widerstandsfähigkeit gegenüber spezifischer Witterungsextreme, sondern ebenso die baumartenspezifischen Anpassungs- und Steuerungsmöglichkeiten infolge waldbaulicher Eingriffe.

Auf Basis von trendbereinigten Zuwachsserien wurden durch verschiedene Reaktionsindizes die **TROCKENSTRESSTOLERANZ** der Baumarten in gezielten Trockenjahren sowie die mittlere

Sensitivität als Maß für die Empfindlichkeit gegenüber variierenden Umweltbedingungen untersucht. Dabei zeigten die hochsensitiven Baumarten *C. japonica*, *P. abies* und *A. rubrum* die insgesamt stärksten Einbrüche im Volumenzuwachs (36 %), wohingegen die Zuwachsverluste von *B. maximowicziana*, *F. sylvatica*, *M. glyptostroboides* und *T. plicata* eher mäßig (29 %) ausfielen. Die wenig sensitiven Arten *C. sativa* und *T. heterophylla* zeigten die insgesamt größte Trockenstressresistenz (Zuwachsverluste von 25 %). Für die Erholungspotenziale in den Jahren nach der Trockenheit konnte ein weitestgehend gegenläufiges Reaktionsmuster festgestellt werden, wobei sich die Baumarten mit der geringsten Resistenz am schnellsten von der Stresssituation erholten. Innerhalb der Baumarten wurde zwischen den unterschiedlichen Trockenereignissen eine hohe Variation beobachtet, was darauf hindeutet, dass die Stresstoleranz stark von der Art und Dauer der Trockenheit innerhalb der Vegetationsperiode abhängt. Weiterhin konnte auf Grundlage baumartenspezifischer Reaktionsmodelle dargestellt werden, dass die mittlere Sensitivität und Trockenstressreaktion innerhalb der Bäume mit zunehmender Stammhöhe bei dem Großteil der Baumarten abnahm. Die Berücksichtigung nur einer Stammhöhensektion (z. B. Brusthöhe 1,3 m) kann demnach zu verzerrten Schätzern der baumartenspezifischen Trockenstresstoleranz bei Betrachtung isolierter Stressereignisse führen.

Unter Verwendung von elf mehrfach aggregierter Klimavariablen und der Zuwachschronologien konnte mithilfe detaillierter **KLIMA-ZUWACHSBEZIEHUNGEN** festgestellt werden, dass insbesondere solche Klimavariablen das Baumwachstum bestimmen, die die pflanzenphysiologischen Stressbedingungen der Bäume charakterisieren (Niederschlagsindex, Wasserdampfsättigungsdefizit, Anzahl der Frostage). Für das Untersuchungsgebiet, repräsentativ für mittlere Standorte, wirkten sich demnach milde Winterbedingungen, die die Bildung wassertransporthemmender Winterembolien herabsetzen und die phänologischen Bedingungen der folgenden Wachstumsperiode begünstigen, sowie eine hohe Wasserversorgung in der Vegetationsperiode tendenziell positiv auf die Zuwächse aus. Die Baumarten *B. maximowicziana* und *C. sativa* zeigten dabei die insgesamt geringsten Klima-Zuwachsbeziehungen, die auf kurze Perioden im Sommer (Wasserverfügbarkeit) und Winter (Temperatur und Wasserdampfsättigungsdefizit) beschränkt waren. Demgegenüber stellte sich die Wasserversorgung längerer Zeiträume bei den sensitiven Baumarten *C. japonica* und *P. abies* (April bis Juli) sowie *A. rubrum* (Juli bis September) als deutlich limitierender Faktor heraus. Für *F. sylvatica* und *T. plicata* ließen sich primär positive Effekte von hohen Temperaturen bzw. einem hohen Dampfdefizit des vorhergehenden Jahres auf den laufenden Zuwachs beobachten. Das Wachstum von *T. heterophylla* wurde insbesondere durch die Klimaverhältnisse im Juli des laufenden Jahres (positive Zusammenhänge mit der Wasserverfügbarkeit; negative Beziehungen mit dem Dampfdefizit) beeinflusst, wohingegen *M. glyptostroboides* eine hohe Sensitivität gegenüber Frost zu Beginn des Jahres zeigte (geringe Frost- und Spätfrosttoleranz). Im Gegensatz zur Trockenstressanalyse konnten lediglich marginale Unterschiede in der Zuwachsreaktion zwischen dem Zuwachs in Brusthöhe und dem Volumenzuwachs beobachtet werden, was darauf hindeutet, dass der Brusthöhenzuwachs bei Betrachtung längerer Zeitspannen (1985–2012) ein geeigneter Proxy für die Klimasensitivität des Baumes darstellt.

Anhand räumlicher Konkurrenzindizes konnte festgestellt werden, dass die von benachbarten Bäumen ausgehende Konkurrenz das Baumwachstum negativ und deutlich baumartenspezifisch beeinflusst. In den untersuchten Altersphasen (36–58 Jahre) wirkte sich Konkurrenzdruck bei *T. heterophylla* und *F. sylvatica* am stärksten negativ und bei *A. grandis*, *C. sativa*, *T. plicata* und *M. glyptostrobooides* eher mäßig auf den Volumenzuwachs aus. *A. rubrum*, *B. maximowicziana* und *P. abies* zeigten eine verhältnismäßig geringe **ZUWACHSREAKTION AUF KONKURRENZ**. Der Vergleich der Zuwachsniveaus vor und nach den in den Beständen durchgeführten Freistellungsmaßnahmen bestätigt, dass sich Konkurrenzminderung infolge der waldbaulichen Eingriffe bei den Baumarten *F. sylvatica* und *T. heterophylla* zuwachsfördernd auswirken kann. Klimatisch bedingte Zuwachsverluste lassen sich demnach in mittlerem bis höherem Baumalter bei beiden (allgemein als schattenverträglich eingestuft) Baumarten über waldbauliche Konzepte ausgleichen.

Die Ergebnisse zeigen, dass insbesondere die anisohydrischen Baumarten *C. sativa*, *B. maximowicziana* und *F. sylvatica* von ihrer Fähigkeit profitieren, die lebensnotwendigen Funktionen und somit die Wachstumsprozesse in physiologischen Stresssituationen aufrecht zu erhalten. Weiterhin lässt die hohe Plastizität der Trockenstressreaktionen bei *T. plicata* auf ein reduziertes waldbauliches Risiko gegenüber häufiger Trockenheit unterschiedlichen Ausmaßes schließen. Angesichts des prognostizierten wärmer und trockener werdenden Sommerklimas lassen sich die eingeführten Arten *C. sativa*, *T. plicata* und *B. maximowicziana* aufgrund ihrer geringen Klima-Zuwachsbeziehungen, ihrer geringen mittleren Sensitivität und überwiegend hohen Trockenstressresistenz, wie etwa die ausgeprägte Resistenz gegenüber der Sommerdürre 2003 (*B. maximowicziana*), an mittleren Standorten als anbauwürdig einstufen. In ähnlicher Weise kann die klimatische Anbaueignung der heimischen *F. sylvatica* angesichts ihrer eher geringen Sensitivität gegenüber warm-trockenen Verhältnissen an diesen Standorten sowie erhöhten waldbaulichen Steuerbarkeit als gut eingeordnet werden. Demgegenüber weisen die häufigen und starken Klima-Wachstumsbeziehungen, insbesondere die Abhängigkeit von ausgeglichenen Klimaverhältnissen im Sommer sowie die Sensitivität gegenüber Frühjahrsfrost (*M. glyptostrobooides*), auf eine eher mäßige Klimatoleranz und Anbaueignung der Arten *T. heterophylla* und *M. glyptostrobooides* hin. Klimastressbedingte Zuwachsverluste können bei *T. heterophylla* allerdings über waldbauliche Eingriffe kompensiert werden, die zudem von ihrer allgemein hohen Trockenstressresistenz profitiert. Die Baumarten *A. rubrum*, *C. japonica* und *P. abies* sind aufgrund ihrer geringen Trockenheitsresistenz, ihrer hohen mittleren Sensitivität sowie ihren ausgeprägten Klima-Wachstumsbeziehungen als empfindlich gegenüber klimatische Einflüsse einzustufen. Trotz ihres hohen Erholungspotenzials nach Trockenheit ist davon auszugehen, dass wiederholte aufeinanderfolgende Dürreereignisse ihre Produktivität zunehmend negativ beeinflussen. Die eingeführten Baumarten *A. rubrum* und *C. japonica* stellen an mittleren Standorten demnach keine geeignete Alternative im klimagerechten Waldbau dar. Weiterhin bestätigt die hohe klimatische Sensitivität insbesondere gegenüber ariden Verhältnisse die vielfach beobachtete klimatische Anfälligkeit der heimischen *P. abies* unter zunehmend variablen und trockenen Umweltbedingungen. Aufgrund des geringen klimatischen Informationsgehalts in den Zuwachschronologien

von *A. grandis* konnten im Rahmen dieser Studie dagegen keine eindeutigen Anbauempfehlungen für diese Baumart abgeleitet werden. Neben ihrer klimatischen und waldbaulichen Anbaueignung zeigten die untersuchten eingeführten Baumarten, mit Ausnahme von *A. rubrum*, zum Teil überdurchschnittliche Wachstumsraten, die jene der heimischen Vergleichsbaumarten übertrafen. Weiterhin ließen sich für einige Baumarten hohe Formzahlen (z. B. *A. rubrum*, *B. maximowicziana*, *T. heterophylla*) feststellen, die die Ausbeute teilweise höherwertiger Holzsortimente erhöhen kann. Somit können die eingeführten Baumarten nicht nur zu einer höheren Klimaplastizität der mitteleuropäischen Wälder beitragen, sondern auf geeigneten mittleren Standorten mit den erzielbaren Mehrerträgen (Massen- und Wertleistungspotenziale) auch nachhaltig die Holzproduktion sichern.

ABSTRACT

The ongoing global change with increasing mean annual temperatures, altered conditions in precipitation and a higher expected frequency and magnitude of extreme weather events leads to unpredictable environmental conditions and related climatic risks for forest ecosystems. Effects on forests can already be observed at different spatial scales ranging from regional losses in productivity and vitality to shifting species composition up to largescale cross-regional tree mortality of native tree species. The cultivation of various commercial tree species is therefore subject to a large element of uncertainty facing climate change. One (active) measure in adaptive forest management includes expanding the share of non-native tree species reducing silvicultural risks across a wide spectrum of species potentially better adapted to future climate conditions. However, knowledge about climate sensitivity and the possible management of such species is scarce due to the lack of empirical findings across tree generations.

This study aimed to assess the climate sensitivity, drought tolerance and response patterns to silvicultural measures of various introduced tree species, in order to classify their growth potentials and suitability of cultivation regarding the changing climate conditions. Thus, a variety of non-native tree species originating from different phytogeographical regions around the world and differing in ecological amplitudes as well as in morphological and functional traits (*Abies grandis* LINDL., *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Cryptomeria japonica* D. DON, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN EX D. DON und *Tsuga heterophylla* SARG) were investigated. They were contrasted to two representative native tree species (*Fagus sylvatica* L., *Picea abies* H. KARST). In order to evaluate species' growth performance under comparable site conditions, tree stands of a uniform, mesic forest district (Arboretum Burgholz in North Rhine-Westphalia) with high water supply were chosen. Stem disks of various tree heights were sampled to evaluate growth and response patterns to climate as a function of tree species, competition and stem height using a retrospective dendroecological approach and detailed stem analyses. The assessment of the climatic suitability of cultivation included the general climate sensitivity and tolerance to identified weather extremes as well as the species-specific possibilities of control or management using silvicultural measures.

Based on detrended increment series, different response indices were calculated to evaluate the species-specific **DROUGHT STRESS TOLERANCE** to specific drought years. Furthermore, the mean sensitivity was applied as a measure for the species' sensitivity to interannual fluctuations of environmental conditions. In the drought years 2003, 2006 and 2010/2011, volume increment of the highly sensitive tree species *C. japonica*, *P. abies* and *A. rubrum* decreased most (36 %), while growth reductions of *B. maximowicziana*, *F. sylvatica*, *M. glyptostroboides* and *T. plicata* were rather moderate (29 %). The low sensitive *C. sativa* and *T. heterophylla* were the most drought resistant species (25 % decrease). Recovery after drought showed a mainly reverse pattern and species with lower resistance recovered faster. Across drought events, a high variation in the response of individual trees and between different tree species was observed. This indicates that species' drought sensitivity depends strongly on the type of drought and its duration. Along tree

stems, mean sensitivity and response to drought decreased species-specifically from lower to upper stem section height. Thus, quantifying drought sensitivity based solely on breast height measures may result in biased estimates of production declines regarding isolated event years.

CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS were analyzed by a total of 11 multiscale climatic variables and the species-specific growth chronologies. Across the tree species, the strongest climate signals were found for the used precipitation index, vapor pressure deficit and the number of frost days representing the physiological stress conditions of the plants most accurately. In general, mild winter conditions inhibiting winter embolisms and facilitating phenological conditions of the subsequent growing season, as well as high water supply in the vegetation period promoted tree growth at the mesic forest site. Lowest climate sensitivity, restricted to short-term periods in summer (water availability) and winter (temperature and vapor pressure deficit), was found for *B. maximowicziana* and *C. sativa*. However, water availability during longer time spans strongly affected the growth of the sensitive species *C. japonica* and *P. abies* (April to July) and *A. rubrum* (July to September). Growth of *F. sylvatica* and *T. plicata* was primarily promoted by high temperature and pressure deficits in the previous year. The climate conditions in the current summer (July) were the main growth-limiting factors (positive relationships to water availability, negative relationships to vapor pressure deficit) for *T. heterophylla*, while *M. glyptostroboides* was particularly sensitive to frost in February to April. In contrast to the drought tolerance analyses, the minor discrepancies of climate-growth relationships between breast height and volume increment may confirm the suitability of radial growth at breast height as a good estimate for tree volume response to climate when considering longer time spans (1985–2012).

Using different spatial competition indices, competition-growth relationships indicated a negative and species-specific effect of the competition strength from neighboring trees on volume growth. In total, increment was strongly negatively affected by competition for *T. heterophylla* and *F. sylvatica* and moderately for *A. grandis*, *C. sativa*, *T. plicata* and *M. glyptostroboides*, respectively. Little **RESPONSE TO COMPETITION** was found for *A. rubrum*, *B. maximowicziana* and *P. abies*. Changes in competition due to crown release measures promoted volume growth of *F. sylvatica* and *T. heterophylla* indicating a high phenotypic plasticity or responsiveness in the middle to higher age (47 years). Thus, for these (mainly shade-tolerant) species, climate-induced reductions of growth can be counteracted by silvicultural measures (e.g. increasing the intensity of release).

The results of this study show that particularly more anisohydric species such as *C. sativa*, *B. maximowicziana* and *F. sylvatica* may benefit from their capability to maintain vital functions and related processes of growth during physiological stress conditions. Furthermore, the high plasticity in drought response (low variability between different drought years) of *T. plicata* suggests a reduced silvicultural risk to more frequent and variable drought periods. Due to their low climate-growth relationships, low mean sensitivity and predominantly high drought resistance, such as the pronounced resistance to the summer drought of 2003 (*B. maximowicziana*), the cultivation of the alien species *C. sativa*, *T. plicata* and *B. maximowicziana* can be recommended at

mesic forest sites in view of the predicted warmer and drier summer climate. Similarly, the low sensitivity to warm-dry conditions and high responsiveness to silvicultural interventions indicates a high climatic suitability of cultivation of native *F. sylvatica* at the investigated site conditions. In contrast, the frequent and strong climate-growth relationships, in particular the dependency on temperate summer climate and the strong sensitivity to early-year frost (*M. glyptostroboides*), indicate a moderate climate sensitivity and suitability for cultivation of the species *T. heterophylla* and *M. glyptostroboides*. Nevertheless, climate-induced growth reductions of *T. heterophylla* can be compensated for by silvicultural measures. Furthermore, this species benefits from its general high drought tolerance. *A. rubrum*, *C. japonica* and *P. abies* can be characterized as highly susceptible to climate due to their low drought resistance, high mean sensitivity and pronounced climate-growth relationships. Despite their high ability to recover after drought, repeated successive drought events may have an increasingly negative impact on their productivity in the future. At mesic forest sites, *A. rubrum* and *C. japonica* are no suitable alien tree species to cope with a variable climate in adaptive forest management. Furthermore, the high sensitivity, in particular to arid conditions, confirms the observed climate vulnerability of native *P. abies* in a drier and more variable future climate. However, for *A. grandis* no explicit recommendations for the climatic suitability could be derived from this study due to low climate signals in the growth chronologies. Besides climate-related and silvicultural characteristics, the investigated alien tree species benefit from their high growth rates (all introduced species investigated, except for *A. rubrum*) and related economical yield (form factor and taper, e.g. *A. rubrum*, *B. maximowicziana* and *T. heterophylla*) compared to the native reference species. Thus, the introduced species may improve the climate plasticity of forest ecosystems in Central Europe and ensure the sustainable wood production at suitable mesic forest sites.

1

1 EINLEITUNG UND HINTERGRÜNDE

Mischbestand mit *Acer rubrum* im Arboretum Burgholz (2014)

1.1 Eingeführte Baumarten im Klimawandel

Der Anbau nicht standortheimischer Baumarten wurde aus Gründen der scheinbaren Holzknappeheit im 18. Jahrhundert in Deutschland eingeleitet (Spellmann *et al.* 2015a). Durch zahlreiche Misserfolge und Ausfälle bedingt, wurden ab 1881 systematisch angelegte, forstliche Versuchs- und Beobachtungsflächen zur wissenschaftlichen und praxisorientierten Überprüfung der baumartenspezifischen Anbauwürdigkeit begründet (Ganghofer 1884; Schölch *et al.* 2010a; Nagel *et al.* 2012). Nach heutigen Gesichtspunkten lässt sich die Anbauwürdigkeit nach differenzierbaren ökonomischen und ökologischen Kriterien beurteilen. Während die wachstums- und ertragskundlichen Eigenschaften (Massen- und Wertleistung, Wertholz-Erzeugung) Auskunft über die Produktivität und Marktfähigkeit geben (Kölling 2013), dienen biologische Merkmale der Einstufung ökologischer Potenziale und Zuträglichkeiten (Otto 1993; Spellmann *et al.* 2015a). Neben den generellen Anforderungen von Baumarten an den Standort und deren Anfälligkeit gegenüber biotischen und abiotischen Einflussgrößen (Bolte &

Ibisch 2007), sind dabei gleichermaßen von den Arten ausgehende Wirkungen auf die Umwelt (z. B. Verdrängung heimischer Arten durch Neobiota) von zunehmender Bedeutung (Kowarik & Starfinger 2002; Nehring *et al.* 2013; Schölch 2013). So können einzelne eingeführte Baumarten aus waldbaulicher Sicht zu heterogenen und produktiven Waldstrukturen gesteuert werden, die jedoch die Bodenpfleglichkeit und -qualität von Waldbeständen herabsetzen (Otto 1993) und nach den aktuellen Invasivitätsbewertungen die Entwicklung heimischer Arten beeinträchtigen (Vor *et al.* 2015). Die Anbauwürdigkeit berücksichtigt somit eine Vielzahl der vom Ökosystem Wald ausgehenden Funktionen (z. B. Produktions-, Lebensraum- und Regulationsfunktion) und ist ein geeignetes Maß zur Beurteilung der Leistungsfähigkeit von Baumarten und Waldbeständen sowie deren Verträglichkeit gegenüber der Umwelt.

Seit jüngster Vergangenheit gewinnt die Widerstandsfähigkeit von Baumarten gegenüber den sich schneller ändernden Klimabedingungen bei der Bewertung artspezifischer Leistungspotenziale zunehmend an Relevanz (Jandl *et al.* 2015). Klimaprojektionen zufolge ist von einem Anstieg der globalen Oberflächentemperatur von 1,1–3,1 °C bis zum Ende des 21. Jahrhunderts bezogen auf den Zeitraum 1986–2005 bei bereits mittleren Szenarien (RCP4.5 und RCP6.0; Representative Concentration Pathways [RCP] = Szenarien zur Beschreibung des Ausmaßes der globalen Erwärmung und der Niederschlagssituation) auszugehen (IPCC 2013). Zahlreiche regionale und überregionale Klimamodelle prognostizieren großflächige Niederschlagsrückgänge innerhalb der Vegetationsperiode sowie die Intensivierung und Anhäufung von Extremereignissen wie Dürre- und Hitzeperioden, Starkniederschlägen und Stürmen (Beniston *et al.* 2007; Reif *et al.* 2009; Jacob *et al.* 2012). Dadurch werden neuartige, schwer abschätzbare Standortigenschaften geschaffen, die zu Verschiebungen in den Artenzusammensetzungen sowie in den Konkurrenzbeziehungen zwischen Baumarten führen können (Brang *et al.* 2008). Zudem ist von einer Veränderung im Schaderegime mit einhergehenden Sekundärschäden auszugehen (Borchert 2004; Engesser *et al.* 2008), die vielerorts zu sinkenden Produktivitäts- (Ciais *et al.* 2005) und steigenden Mortalitätsraten (Allen *et al.* 2010; Anderegg *et al.* 2015; Neumann *et al.* 2017) forstlich relevanter heimischer Arten (z. B. Fichte und Buche) führen können. Aufgrund ihrer langen Generationszeiten werden insbesondere Wälder als empfindlich gegenüber dem Klimawandel eingestuft (Lindner *et al.* 2010). Demnach wird angenommen, dass viele Waldpopulationen mit den Arealverschiebungen (wandernden Klimazonen) nicht Schritt halten können und Anpassungsprozesse an die Umweltveränderungen zu langsam ablaufen (Parmesan & Yohe 2003; Delzon *et al.* 2013; Lindner *et al.* 2014). Gegenwärtig nimmt das Wissen über die potentiellen Auswirkungen des Klimawandels auf die Europäischen Wälder stetig zu (Lindner *et al.* 2010; Hlásny *et al.* 2011; Hlásny *et al.* 2014; Spathelf *et al.* 2014) und lässt insbesondere für den südwest- und mitteleuropäischen Raum gravierende Produktionsrückgänge vieler Hauptbaumarten erwarten (Hlásny *et al.* 2011; Reyer *et al.* 2014; Schelhaas *et al.* 2015).

Die gezielte Baumartenwahl und Umgestaltung von Rein- in Mischbestände bietet nicht nur heimischen Nutzholzarten die Option zur Stabilisierung und Anpassung der Wälder (Pretzsch *et al.* 2013; Forrester 2014). Zunehmend geraten eingeführte Baumarten (synonym auch fremdländische oder gebietsfremde Baumarten genannt) in den Fokus des öffentlichen und

forstlichen Interesses und fließen seit Ende der 1990er Jahre intensiv bei der Entwicklung klimaorientierter Waldbaustrategien ein (Brang *et al.* 2008; Spathelf *et al.* 2008; Bolte *et al.* 2009; Schölch *et al.* 2010a). Der Kerngedanke dabei ist, den Anbauerfolg mit solchen Baumarten zu erhöhen, die aus Herkunftsgebieten mit breitgefächelter Klimaamplitude stammen und hohe Anpassungspotenziale an die sich ändernden Umweltbedingungen erwarten lassen (Bachmann *et al.* 2009). Die standortgemäße Baumartenvielfalt und Beimischung resilienter Arten bieten dabei die Chance der waldbaulichen Risikoverteilung und könnten dazu beitragen, die Leistungsfähigkeit und Biodiversität zu erhöhen (Ammer 2008; Schölch *et al.* 2010a; Kölling 2013; Neuner *et al.* 2015). Allerdings erschweren die Unsicherheiten der Klimaprojektionen und unerwünschter Nebenwirkungen auf die Umwelt (Schmiedinger *et al.* 2009) sowie das Fehlen generationsüberdauernder Versuchsanbauten die Auswahl geeigneter fremdländischer Baumarten (Kölling 2013). Zum gegenwärtigen Zeitpunkt konnte noch nicht hinreichend geklärt werden, in welchem Ausmaß die heimischen und eingeführten Baumarten auf die Klimaveränderungen reagieren werden. Allerdings existieren anwenderfreundliche Entscheidungshilfen zur Beurteilung der baumartenspezifischen Klimarisiken (z. B. Klimahüllen, Klimarisikokarten, stratifizierte Filter-Verfahren, Baumartenportraits, Invasivitätsbewertungen), um daraus klimagerechte Anbaueignungen abzuleiten (Kölling 2007; Kölling *et al.* 2009a; Kölling *et al.* 2009b; Schmiedinger *et al.* 2009; Falk *et al.* 2013; Vor *et al.* 2015; Leder 2018). Demnach ist die Abwägung der Chancen und Risiken bei dem Anbau eingeführter Baumarten ein anspruchsvolles Kalkül und stellt die Waldbesitzer und Forstbetriebe vor neue Herausforderungen. Neue quantitative, aber auch qualitative Ergebnisse zur Evaluierung der forstbetrieblichen Leistungsfähigkeit und Anbauwürdigkeit nicht heimischer Baumarten mit Fokus auf den Klimawandel sind daher notwendig.

1.2 Zuwachsanalysen auf dendroökologischer Grundlage

Im zeitgemäßen Waldmanagement stellt die Zuwachsanalyse auf dendrochronologischer Grundlage ein zielgerichtetes und kosteneffizientes Instrument dar (z. B. Bräker & Rigling 2004; Eilmann & Rigling 2012; George *et al.* 2015). Auf Grundlage des jährlichen Baumzuwachses lassen sich sowohl auf Einzelbaum- als auch auf Bestandesebene baumartenspezifische Kennzahlen (z. B. Bestandeszuwachs, Produktivität und Wachstumspotenzial, Formigkeit und Abholzigkeit, Walddynamik- und -entwicklung) sowie funktionale Zusammenhänge (z. B. Reaktionsfähigkeit auf variierende Umweltparameter und waldbauliche Maßnahmen) retrospektiv über die erfasste Jahrringbreite ableiten (Schweingruber 1983, 2007; Speer 2010). Werden die Jahrringmuster mit den ökologischen Bedingungen eines Standortes (z. B. Klima, Konkurrenz, Bodenbedingungen und Topographie; aber auch durch menschlichen Einfluss verursachte Veränderungen des Standortes, z. B. Durchforstung, Immissionen, Düngung und Melioration) in Beziehung gesetzt, wird das Verfahren der Dendroökologie zugeordnet (Kienast 1987; Schweingruber 1993; Speer 2010).

Die **JAHRRINGBILDUNG** unterliegt der Variation der intra- und interannuellen Aktivität des kambialen Wachstumsgewebes (Hinckley & Lassoie 1981; Wagenführ 1999; Schweingruber 2001) und steht dabei in starker Abhängigkeit von variierenden und saisonalen klimatischen (z. B. Niederschlag, Temperatur, Photoperiode, Luftfeuchtigkeit), baumaltersbedingten (ontogenetisch) sowie endogenen (lokale) und exogenen (bestandesweite) Einflüssen (Cook 1990; Riemer 1994; Worbes *et al.* 2003; Ivković *et al.* 2013). Das Zusammenwirken dieser Signale auf die Jahrringbildung wurde von Cook (1990) vereinfacht als lineare Aggregation der einzelnen Komponenten (Klima, Alterstrend, lokale endogene und bestandesweite exogene Störung) dargestellt. Nach Herausrechnung der Komponenten von nachrangigem Interesse eignen sich Jahrringe demnach als Indikatoren für vergangene Klima- und Umweltgegebenheiten und lassen sich retrospektiv zur Informationsgewinnung, Rekonstruktion und Archivierung des Reaktionsvermögens auf umweltbedingte Faktoren (Schweingruber 1993; Zang *et al.* 2011) und auf Veränderungen in der Konkurrenzsituation (Brooks & Mitchell 2011) nutzen. Die in den Zuwachsserien enthaltenen klimatisch bedingten Signale lassen sich dabei über Trendbereinigungsverfahren identifizieren, mit dessen Hilfe der generelle Einfluss spezifischer Klimaparameter auf den Zuwachs für definierte Zeiträume und Perioden (z. B. Jahreszeiten) abgeleitet werden kann (z. B. Lévesque *et al.* 2013; Lévesque *et al.* 2014; Hartl-Meier *et al.* 2015; Zimmermann *et al.* 2015; Dulamsuren *et al.* 2017). Darüber hinaus kann die Zuwachsreaktion auf spezifische Extremereignisse (z. B. Trocken- und Hitzeereignisse) rückwirkend analysiert (z. B. Lloret *et al.* 2011; Pretzsch *et al.* 2013) und bei Verwendung langer Zuwachsserien für zukünftige als wahrscheinlich eingestufte Klimaszenarien modelliert werden (z. B. Bauwe *et al.* 2016; Williams *et al.* 2012).

Bei der Einstufung der forstlichen Klimasensitivität liegt in Europa ein besonderes Augenmerk auf der standort- und baumartenspezifischen **TROCKENSTRESSTOLERANZ** (Dürretoleranz), da im gesamten europäischen Raum signifikante, durch Trockenstress verursachte Wachstumseinbußen und Absterbeprozesse beobachtet wurden und werden (Ciais *et al.* 2005; Bigler *et al.* 2006; Bréda *et al.* 2006; Carnicer *et al.* 2011). Die Empfindlichkeit gegenüber Trockenstress wird insbesondere durch die hydraulische Leitfähigkeit der Wassertransportsystems (Tracheen und Tracheiden des Xylems) der Bäume gesteuert (Tyree & Ewers 1991). Anhaltende Trockenheit kann zu Luft-Embolien (Kavitation) innerhalb der Leitelemente und somit zum Zusammenbrechen des Wassertransportes der Pflanzen führen (Choat *et al.* 2012). Obgleich Waldbäume eine Reihe von anatomischen und physiologischen Anpassungsmechanismen (z. B. Kontrolle der Blattfläche, stomatäre Regulation der Transpiration, Biomasseallokation) zur Minderung derartiger Schäden entwickelt haben (Delucia *et al.* 2000; Le Dantec *et al.* 2000; McDowell *et al.* 2008; Schall *et al.* 2012), scheint Trockenstress in sämtlichen Regionen der Erde einer der Hauptfaktoren für die beobachteten Waldschäden zu sein (Allen *et al.* 2010; Choat *et al.* 2012; Anderegg *et al.* 2015; Norman *et al.* 2016). Die Resistenz gegenüber Kavitation kann dabei zwischen unterschiedlichen Baumarten beträchtlich variieren (Choat *et al.* 2012) und ist zudem mit hohem Messaufwand verbunden (George *et al.* 2015). Da die Aufrechterhaltung der kambialen Aktivität und somit das Ausmaß der Jahrringbildung an die Wasserverfügbarkeit und Kohlenstoffallokation gekoppelt ist (Hinckley *et al.* 1979; Zweifel *et al.* 2006), eignet sich der jährliche

Baumzuwachs als Indikator für die Trockentoleranz. Die Wirkungen von klimatisch bedingten Extremereignissen (wie Trockenheit oder Hitze) auf das Baumwachstum lassen sich unter anderem mit Weiserjhranalysen prüfen (Schweingruber *et al.* 1990a). Dabei werden die Zusammenhänge zwischen ausgeprägten, häufig auftretenden Wuchsanomalien und spezifischen Extremereignissen (Weiserjahren) untersucht (z. B. Schweingruber *et al.* 1990a; Neuwirth *et al.* 2007), wobei das Wachstum im und nach dem Extremjahr Aufschlüsse über die Vitalität eines Baumes gibt (Dobbertin 2005). Kohler *et al.* (2010) und Lloret *et al.* (2011) schlugen erstmalig die Verwendung von Indizes (Reaktionsindizes) auf Grundlage der erfassten Zuwachsserien zur Quantifizierung der Stressreaktion vor. Dabei werden die Zuwächse in Perioden vor und nach einem Trockenereignis sowie dem Zuwachs während der Stresssituation gegliedert. Über die Verhältnisse dieser Perioden zueinander wird die Stressreaktion in drei wesentliche Komponenten zerlegt (Resistenz, Erholungsleistung, Resilienz), mit dessen Hilfe sowohl direkte Zuwachsreaktionen im Trockenjahr als auch mögliche Regenerationsprozesse nach dem Stressereignis erfasst werden können. Während die Trockentoleranz für zahlreiche europäische Hauptbaumarten unter Berücksichtigung der Baumgröße (Zang *et al.* 2012), Konkurrenz und Baumartenmischung (Pretzsch *et al.* 2013; Metz *et al.* 2016), Durchforstung und Veränderung der Bestandesdichte (Sohn *et al.* 2012; Sohn *et al.* 2013; Merlin *et al.* 2015), flächendeckend untersucht wurde (z. B. Zang *et al.* 2011; Zang *et al.* 2014; George *et al.* 2015; Knutzen *et al.* 2017), liegen derzeit nur wenige Studien über eingeführte Baumarten in Zentraleuropa vor (Eilmann & Rigling 2012; Rais *et al.* 2014; Uhl 2017).

Mithilfe von **KLIMA-ZUWACHSANALYSEN** lässt sich der Einfluss spezifischer Klimafaktoren auf das Baumwachstum ableiten (Fritts 1976; Schweingruber 1983). Dabei werden über Korrelationsfunktionen (*correlation functions*) die Beziehungen zwischen unterschiedlichen Klimaparametern in definierten Zeiträumen (üblicherweise Monate) und dem jährlichen Zuwachs ermittelt (Details siehe Hughes *et al.* 1982; Cook & Kairiūkštis 1990. Für Standorte am Rande der klimatischen Verbreitungsgrenzen der Baumarten (z. B. regionale Waldgrenzen aufgrund der Klimazone, Höhenlage, Topographie, Bodeneigenschaften, des geologischen Ausgangsgesteins u. a.; Schweingruber 1983) lässt sich das Baumwachstum mit einzelnen dominierenden Faktoren (z. B. Temperatur innerhalb der Vegetationsperiode in Alpen-Gebirgsregionen; Frank & Esper 2005) erklären (Schweingruber 1983; Riemer 1994; Körner 1998). Mit zunehmender Entfernung zu diesen Grenzsituationen ist es meist nicht mehr möglich, eindeutig limitierende Faktoren zu identifizieren (Riemer 1994). Das Baumwachstum unterliegt in diesen Fällen in zahlreichen Ökosystemen der gemäßigten Zonen einer komplexen Wechselwirkung unterschiedlicher Klimafaktoren (z. B. Friedrichs *et al.* 2009; Hartl-Meier *et al.* 2015), die sich sowohl wachstumsfördernd als auch -hemmend auswirken können (Riemer 1994). Obgleich die Klima-Zuwachsanalysen primär zur Klimarekonstruktion auf Grundlage der nach den Klimaaufzeichnungen kalibrierten Zuwachschronologien entwickelt wurden (Dendroklimatologie, Paläoklimatologie; Zang & Biondi 2015), lassen sich im Umkehrschluss relevante Informationen über die Empfindlichkeit gegenüber spezifischen Klimafaktoren selektieren, mit deren Hilfe die Auswirkungen des Klimawandels auf das Baumwachstum abgeleitet werden können (Fritts 1976). Für die

mitteleuropäischen Hauptbaumarten (Buche, Fichte, Kiefer und Eiche) wurden zum gegenwärtigen Stand zahlreiche Untersuchungen veröffentlicht (Oberhuber & Mayr 1998; Penninckx *et al.* 1999; Frank & Esper 2005; Lebourgeois *et al.* 2005; Koprowski & Zielski 2006; Pichler & Oberhuber 2007; Čufar *et al.* 2008; Friedrichs *et al.* 2009; García-Suárez *et al.* 2009; Lebourgeois *et al.* 2010; Mölder *et al.* 2011; Scharnweber *et al.* 2011; Zang *et al.* 2011; Dittmar *et al.* 2012; Olivar *et al.* 2012; van der Maaten 2012; Zang *et al.* 2012; Weber *et al.* 2013; Hartl-Meier *et al.* 2015; Zimmermann *et al.* 2015; Dulamsuren *et al.* 2017; Knutzen *et al.* 2017; Land *et al.* 2017), wohingegen wenig Erfahrungen mit der Klimasensitivität einzelner eingeführter Baumarten in Zentraleuropa vorliegen (Feliksik & Wilczyński 2009; Lévesque *et al.* 2013; Lévesque *et al.* 2014; Wilczyński *et al.* 2014; Messinger *et al.* 2015; Schlüter *et al.* 2015).

Die Ermittlung der Wachstumsreaktionen auf waldbauliche Eingriffe (hier: Freistellungen) hat im deutschsprachigen Raum eine lange Tradition und wird seit über 130 Jahren auf langfristigen, ertragskundlichen Versuchsflächen (Durchforstungsversuche) gezielt untersucht (Nagel *et al.* 2012; Bartsch & Röhrig 2016). Forstliche Freistellungen wirken sich auf Einzelbaumebene standraumerweiternd aus und führen zu einer Minderung der Konkurrenz und folglich zu einer Erhöhung der Ressourcenverfügbarkeit (z. B. Licht, Wasser und Nährstoffe), die einen unmittelbaren Einfluss auf das Baumwachstum hat (Röhrig *et al.* 2006; Pretzsch 2009; Forrester 2014; Seidel *et al.* 2015). Detaillierte **KONKURRENZ-ZUWACHSANALYSEN** berücksichtigen daher die Konkurrenzverhältnisse der beteiligten Einzelbäume (z. B. Utschig 2000; Canham *et al.* 2004; Castagneri *et al.* 2008; Metz *et al.* 2013), wobei den retrospektiven Zeitreihenanalysen eine zunehmende Bedeutung zur Beschreibung des baumartenspezifischen Konkurrenzverhaltens zukommt (z. B. Bonn 2000; Bolte *et al.* 2010b; Weber *et al.* 2008; Brooks & Mitchell 2011; Ettinger *et al.* 2011; Ettinger & HilleRisLambers 2013). Zur Einschätzung der auf die Einzelindividuen wirkenden Konkurrenz (Konkurrenzsituation) wurden zahlreiche geometrische Konkurrenzindizes entwickelt (siehe z. B. Bachmann 1996; Mäkinen 1997; Bachmann 1998; Pretzsch 2009), die mit unterschiedlichen Messsystemen (z. B. mit ultraschall-basierten oder elektrooptischen Systemen wie terrestrischem Laserscanning) erfasst und über verschiedene Berechnungsverfahren (z. B. Suchkegel-basierte Verfahren, Kronenformmodelle) ermittelt werden. Die Konkurrenzsituation errechnet sich grundsätzlich aus der Raumbesetzung der Ziel- und umgebenden Konkurrenzbaume und lässt sich aus der Dimension und Struktur sowie der Distanz zwischen den Individuen ableiten. Komplexere Verfahren nutzen dabei insbesondere die geometrischen Maße der Baumkronen und -stämme (Größe, Form und Symmetrie), mit deren Hilfe eine höhere strukturelle Auflösung erzielt und der Erklärungsgehalt zur Beschreibung wachstumsrelevanter Parameter erhöht werden kann (z. B. Metz *et al.* 2013; Seidel *et al.* 2015; Seidel 2018). Zahlreiche Untersuchungen konnten für heimische Baumarten belegen, dass der Zuwachs (primär Durchmesserzuwachs) über die durch Freistellung ausgeübte Konkurrenzmindering bzw. über die Durchforstungsstärke erklärt werden kann (z. B. Kramer 1978; Bryndum 1987; Utschig 2000; Utschig & Pretzsch 2001; Guericke 2002). Die Reaktionsfähigkeit hängt dabei nicht ausschließlich von der Baumart und den Standortbedingungen ab, sondern wird ebenso durch die Entwicklungsphase eines Bestandes geprägt und kann sich in Misch- und Reinbeständen

aufgrund der unterschiedlichen Nischenansprüche verschiedener Arten unterscheiden (Bauhus *et al.* 2004; Röhrig *et al.* 2006; Ammer 2008). Wenig ist dagegen über die Reaktion fremdländischer, in Zentraleuropa angebauter Baumarten auf Pflegemaßnahmen bekannt (z. B. Hamilton 1969; Aussenac & Granier 1988; Klädtke *et al.* 2012; Seidel *et al.* 2015).

In der forstangewandten Forschung dienen konventionelle Wachstumsmessungen in 1,3 m Brusthöhe (BHD = Brusthöhendurchmesser) als hilfreiche Prädiktoren, um die Baumdimensionen, Biomasseproduktion, Holzvorräte und Bestandesdichte (z. B. BA = Grundfläche) abzuschätzen. Zahlreiche allometrische Wachstumsmodelle (z. B. Volumen- und Schaftformfunktionen) nutzen dabei die BHD-Maße als Schlüsselvariablen zur Approximation des Baumvolumens, der Schaftform und Formigkeit sowie von Durchmessern in definierten Stammbereichen (siehe z. B. Rojo *et al.* 2005; Kublin *et al.* 2013). Um an die Eigenschaften des weitverbreiteten Proxys anzuknüpfen, basiert der Großteil dendrochronologischer Studien auf Zuwachsbohrungen in 1,3 m Schafthöhe. Die weitestgehend zerstörungsfreie Methodik bietet den Vorteil, dass vergleichsweise lange Zeitserien bei geringem Arbeitseinsatz gewonnen (Schweingruber *et al.* 1990a) und die Jahrringinformationen in länderübergreifenden Datenbanken archiviert werden können (z. B. *International Tree-Ring Data Bank ITRDB*). Bezüglich dendroklimatologischer und -ökologischer Fragestellungen (z. B. Trockenheitstoleranz, Klimasensitivität, Zuwachsreaktion auf Konkurrenz) ist die zugrundeliegende Annahme, dass die Brusthöhen-Zuwächse die Wachstumsmuster und -reaktionen (z. B. auf externe Faktoren wie Klima oder Änderung in der Konkurrenz) des gesamten Baumes unverzerrt widerspiegeln (Chhin *et al.* 2010). So konnten vergleichbare Klima-Zuwachsbeziehungen in Brusthöhe und nahe der Stammbasis (*Pinus cordata*, Chhin & Wang 2005) bzw. für den gesamten Stamm (Volumenzuwachs; *Quercus cerris*, Corona *et al.* 1995; *Populus tremuloides*, Hogg *et al.* 2005) beobachtet werden. Andere Studien mit heimischen Baumarten wie Buche bzw. Tanne und Fichte belegen dagegen, dass der Zuwachs in oberen Stammregionen im Vergleich mit dem Radialzuwachs in Brusthöhe weniger sensitiv auf Trockenheit reagiert (Bouriaud *et al.* 2005; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012). Eine steigende Klimasensitivität mit zunehmender Stammhöhe (*Pinus ponderosa*, Kerhoulas & Kane 2012; *Fagus sylvatica*, Latte *et al.* 2016), höhere Zuwachserholung in den obersten Stammbereichen nach Trockenstress (*Picea abies*, Sohn *et al.* 2012) sowie Inkonsistenzen zwischen oberen und unteren Stammsegmenten bezüglich der Sensitivität gegenüber Temperatur und Trockenheit (*Pinus cordata*, Chhin *et al.* 2010) wurden wiederum in anderen Untersuchungen beobachtet. Auch hinsichtlich der Konkurrenz-Zuwachsanalysen ließen sich vielfach signifikante Abweichungen in der Durchforstungsreaktion mit zunehmender Stammhöhe feststellen (z. B. Abetz 1977; Tasissa & Burkhart 1997; Peltola *et al.* 2002). Die starken Ungleichheiten zwischen den Studien legen nahe, dass die allometrischen Abweichungen und **WACHSTUMSVARIATIONEN ENTLANG DES STAMMES** baumartenspezifisch mitgeprägt sind. Als Folge könnten modellbasierte Wachstumsprognosen auf Grundlage von Zuwachserhebungen in Brusthöhe (z. B. Williams *et al.* 2012; Fernandez-de-Una *et al.* 2015; Bauwe *et al.* 2016) die Reaktionsfähigkeit auf Trockenstress und waldbauliche Eingriffe über- oder unterschätzen. Die Validierung der höhen-

und volumenbezogenen Wachstumsreaktionen ist daher notwendig, um die Baumarteneignung hinsichtlich der klimatischen Stresstoleranz und Produktivität besser beurteilen zu können.

1.3 Zielformulierung und Fragestellungen

Derzeit bestehen viele Unsicherheiten, wie sich die Klimafolgen auf die forstliche Produktivität von heimischen und eingeführten Baumarten in Europa bzw. Deutschland auswirken werden. Die vorliegende Untersuchung soll einen Beitrag dazu leisten, die Klimatoleranz, Anpassungsfähigkeit und waldbauliche Steuerbarkeit eingeführter Baumarten in Zeiten des Klimawandels und somit die klimatische Anbaueignung gezielter abschätzen zu können. Auf Grundlage dendrochronologisch erhobener Zuwachsdaten aus unterschiedlichen Schafthöhen potentiell anbauwürdiger, fremdländischer Baumarten wurden daher vergleichende Analysen zur systematischen Bewertung der Klimasensitivität, Wachstumsreaktion auf Trockenstress und Empfindlichkeit gegenüber Konkurrenz durchgeführt. Weiterhin wurde geprüft, ob die Schafthöhe der ermittelten (Radial-)Zuwächse einen messbaren Einfluss auf die Wachstumsreaktion einer Baumart hat, um somit Rückschlüsse auf allometrische Abhängigkeiten der baumartenspezifischen Reaktionsfähigkeit ziehen zu können. Zur Gegenüberstellung der wachstumskundlichen Vorzüge oder Nachteile gegenüber heimischen Baumarten, wurden die beiden forstlich relevanten und gut dokumentierten, heimischen Hauptwirtschaftsbaumarten Buche, *Fagus sylvatica* L., und Fichte, *Picea abies* (L.) H. KARST, in die Untersuchungen mit aufgenommen. Um die Einflüsse des Standortes (insb. Klima- und Bodenfaktoren) sowie der waldbaulichen Bestandesgeschichte zwischen den Baumarten vergleichbar zu halten, wurden sämtliche Untersuchungen in einem einheitlichen Untersuchungsgebiet (Arboretum Burgholz, Nordrhein-Westfalen) durchgeführt. Im Rahmen dieser Studie wurden neben der klimatischen und konkurrenzbedingten Reaktionsfähigkeit außerdem modellbasierte Kennzahlen (z. B. Schaftfunktionen, Formzahlen, Altersklassen-Zuwachs) zur Einstufung der baumartenspezifischen Wachstumsentwicklung und Wert- und Massenleistungen errechnet und bereitgestellt.

Die entsprechenden Untersuchungen werden im Kapitel 4 (Untersuchungen) detailliert beschrieben. Es gliedert sich in vier Teilstudien mit folgenden Aufgabenschwerpunkten und Fragestellungen:

STUDIE 1: Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrhein-westfälischen Standort unter Klimaaspekten

(Hoffmann *et al.* 2015. *Forstarchiv* 86, 123–138)

Welche methodischen Ansätze eignen sich zur Auswertung der Klimasensitivität und Reaktionsfähigkeit auf Trockenstress? Sind dabei baumartenspezifische Unterschiede sowie Unterschiede zwischen dominanten und unterdrückten Bäumen zu erfassen?

In dieser vorangestellten Studie (Voruntersuchung) wurden die Wachstumsmerkmale und Reaktionsmuster sowie vorbereitende Methoden (z. B. *Crossdating*, *Detrending*) anhand von drei ostasiatischen Baumarten (*Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*) untersucht. Die Analysen beinhalten lediglich die dendrochronologischen Radialzuwächse in 1,3 m Brusthöhe, wobei sowohl dominante als auch unterdrückte Individuen berücksichtigt werden. Die methodischen Ansätze umfassen im Wesentlichen die Auswertung der Wachstumsentwicklung und dendrochronologischer Parameter, die Zuwachsreaktion auf das Trockenjahr 2003 und auf Freistellungen sowie Weiserjahanalysen.

STUDIE 2: Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany

(Hoffmann *et al.* 2018. *Agric. For. Meteorol.* 256–257, 431–444)

Lassen sich baumartenspezifische Unterschiede in der interannuellen Wachstumsvariation sowie in der Zuwachsreaktion auf Trockenstress (*Resistenz*, *Erholung* und *Resilienz*) in unterschiedlichen Trockenjahren zur Einstufung der Trockenstresstoleranz ableiten? Wie unterscheiden sich die Wachstumsvariationen und Trockenheitstoleranzen in Abhängigkeit von der untersuchten Schafthöhe innerhalb der Bäume?

Im direkten Baumartenvergleich (9 Baumarten) wurde die Zuwachsreaktion gegenüber Trockenstress in definierten, unterschiedlichen Trockenjahren und –perioden untersucht, um daraus eine durchschnittliche Trockenheitstoleranz der Baumarten abzuleiten. Zur Abschätzung der generellen Klimasensitivität wurden außerdem die kurzfristigen Zuwachsschwankungen gezielt untersucht. Die Studie berücksichtigt die Zuwachsdaten aus sämtlichen Schafthöhen sowie die über Stammanalysen hergeleiteten Volumenzuwächse (des gesamten Stammes sowie für obere und untere Stammsegmente), um daraus die allometrischen Abhängigkeiten der Trockenstresstoleranz und Klimasensitivität abzuleiten.

STUDIE 3: Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach

(Hoffmann *et al.*, Manuskript eingereicht bei *Eur. J. For. Res.*)

Welche primären, klimatisch bedingten Faktoren bestimmen das Baumwachstum und sind dabei baumartenspezifische Unterschiede zu erkennen? Ist der Zuwachs in Brusthöhe ein geeigneter Proxy zur Ermittlung der Klimasensitivität des gesamten Baumes (Volumenzuwachs)?

In dieser Studie wurde die Zuwachsempfindlichkeit der Untersuchungsbaumarten gegenüber unterschiedlichen Klimavariablen analysiert. Die Klimavariablen wurden dabei drei generellen Kategorien (Wasserverfügbarkeit, Temperatur und Frost) zugeordnet, um daraus Rückschlüsse auf die Sensitivität gegenüber Trockenheit, Hitze und Frost

abzuleiten. Dabei wurden sowohl der Eintrittszeitpunkt als auch die Dauer der Klimaparameter berücksichtigt, um daraus die primären, baumartenspezifischen Klimafaktoren zu selektieren. Zur Aufdeckung Zuwachsanalytischer Unterschiede, basiert die Studie auf dem Kreisflächenzuwachs in Bruthöhe sowie dem Volumenzuwachs.

STUDIE 4: Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen

(Hoffmann *et al.* 2018. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 189, 57–87)

In welchem Ausmaß wird das Wachstum der Baumarten durch Konkurrenz beeinflusst und sind baumartenspezifische Zuwachsreaktionen auf die durch Freistellung ausgeübte Konkurrenzminderung festzustellen?

Mithilfe hergeleiteter und modellierter Konkurrenzindizes zu den Zeitpunkten der Datenaufnahme und der durchgeführten Freistellungsmaßnahmen wurden die Zusammenhänge zwischen dem Volumenzuwachs und der Einzelbaumkonkurrenz untersucht. Zur Überprüfung der Effekte der Freistellung und Eingriffsstärke auf das Baumwachstum wurden dabei modellanalytische Vergleiche der Zuwächse vor und nach den Maßnahmen auf Grundlage der rekonstruierten Konkurrenzsituationen durchgeführt. Die bereitgestellten baumartenspezifischen Funktionsparameter, Alter-Wachstumsmodelle (Durchmesser, Höhe), Höhenkurven und Konkurrenz-Zuwachsmodelle können zur Einstufung der Wachstums- und Reaktionspotenziale fremdländischer und heimischer Baumarten verwendet werden.

2

2 STAND DES WISSENS – BAUMARTENWAHL UND POTENZIELLE ANBAUWÜRDIGKEIT EINGEFÜHRTER BAUMARTEN

Reinbestand aus *Metasequoia glyptostroboides*
im Arboretum Burgholz (2014)

Vor dem Hintergrund der Einflüsse der Klimaveränderung auf das Waldwachstum ist das forstliche Management bestrebt, Strategien zur Anpassung der Waldökosysteme an den Klimawandel zu entwickeln bzw. zu optimieren (Bolte *et al.* 2009). Eine aktive Maßnahme beinhaltet die Erweiterung des Baumartenspektrums und den Anbau nicht heimischer Baumarten. Dadurch kann und soll das klimatisch-bedingte, waldbauliche Risiko auf mehrere Baumarten unterschiedlicher Anpassungspotenziale verteilt werden (Bolte *et al.* 2010a). Der Prüfung der standörtlichen Baumarteneignung ist die quantitative und qualitative Beurteilung der Anbauwürdigkeit vorangestellt. Spätestens seit den Sturmereignissen „Kyrill“ (2007) und „Emma“ (2008) sowie der europaweiten Hitzewelle im Jahr 2003 (Beniston 2004; Beniston *et al.* 2007) sind Waldbesitzer und Fachleute bestrebt, das Wissen über die Anbauerfahrungen mit Baumarten aus pflanzengeographischen Regionen außerhalb ihres Anbaugebietes zusammenzuführen (Schölch *et al.* 2010a). Untermauert wird dieses Bestreben durch das vergangene Jahr 2018, in dem Sturmereignisse (z. B. „Friederike“) und anhaltende Trockenheit zu erheblichen Ausfällen

insbesondere bei der Fichte geführt haben. Die gewonnenen Informationen zu eingeführten Baumarten dienen dabei der ökologischen und waldbaulich-ertragskundlichen Beschreibung von Baumarten und sind ein bedeutendes Merkmal bei der Beurteilung der (aktuellen und zukünftigen) Anbaueignung (Schölch *et al.* 2010b). Nach den Empfehlungen der AG Gastbaumarten, einem Zusammenschluss von Wissenschaftlern der Sektionen Waldbau im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten (DVFFA) zur Dokumentation des Wissens der Anbaueignungen nicht heimischer Baumarten (vgl. Leder 2018), wird zur Beurteilung der Anbauwürdigkeit die Auswahl eines geeigneten Baumartenpools nach den folgenden Kriterien vorgeschlagen:

- **Anfälligkeit** (Anfälligkeit gegenüber biotischen und abiotischen Risiken)
- **Anpassungspotenzial** (Anpassung an Klima und Boden)
- **Massenleistung** (Zuwachs, Wuchsverhalten, Konkurrenzverhalten, Gesamtwuchsleistung)
- **Wertleistung** (Qualität inkl. Formigkeit, Astreinigung, Sortimente; Holzeigenschaften, Wertholztauglichkeit, Vermarktbarkeit)
- **Verjüngung und Ausbreitung** (hohes Verjüngungspotenzial, nicht invasiv)

Auch das generelle Vorhandensein entsprechender Baumarten und Waldbestände mit einer vergleichbaren und reproduzierbaren Bestandesentwicklung bei vergleichbaren Standortbedingungen ist Voraussetzung für eine geeignete Baumartenwahl und deren Anbaubewertung. Zu diesem Zweck bieten sich im Besonderen die Gehölzsammlungen von Arboreten an, da hier viele Baumarten flächig und mit zeitlicher Dokumentation angebaut wurden und werden (Schölch *et al.* 2010b). Die vorliegende Untersuchung wurde daher im Arboretum Burgholz in Nordrhein-Westfalen durchgeführt, dem flächenmäßig größten Anbaugebiet mit eingeführten Baumarten in Deutschland (Landesbetrieb Wald und Holz NRW 2009). Anhand einer Prioritätenliste aus dem Verzeichnis vorhandener Bestände wurden die auf die oben genannten Kriterien abgestimmten Baumarten *Abies grandis* (DOUGLAS EX D.DON) LINDL., *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Cryptomeria japonica* (THUNB. EX L. F.) D. DON, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN EX D. DON und *Tsuga heterophylla* (RAF.) SARG. aus unterschiedlichen pflanzengeographischen Regionen selektiert (natürliche Verbreitungsgebiete siehe Abb. 2.1, 2.2, 2.3 und 2.4). Eine zusammenfassende Darstellung der ertragskundlichen, artspezifischen Merkmale entsprechend der Literaturangaben ist Tabelle 2.a1 des Anhangs zu entnehmen.

Zusätzlich wurden zwei heimische Vergleichsbaumarten in die Untersuchung integriert, die eine zuwachsanalytische Gegenüberstellung aus identischem Wuchsgebiet gewährleisten können (Tab. 2.1). *Fagus sylvatica* L. steht dabei repräsentativ als mitteleuropäische Laubbaumart und *Picea abies* (L.) H. KARST. als häufig vertretene Nadelbaumart (BWI 2017).

Abb. 2.1: Übersicht der natürlichen Verbreitungsgebiete der Untersuchungsbaumarten nach Little (1971), Caudullo *et al.* (2017), Leng *et al.* (2007), Kurata (1971) in Stephan & Liesebach (2011) und Hayashi (1960) in Kimura *et al.* (2014) und Position des Arboretum Burgholz. EPSG: 3857.

Tab. 2.1: Übersicht der untersuchten eingeführten und heimischen Baumarten nach ihrem natürlichen Herkunftsgebiet (vgl. Abb. 2.1)

Natürliches Herkunftsgebiet	Baumart
Ostasien	(Japan)
	(Japan)
	(Zentralchina)
Nordamerika	(westlich)
	(östlich)
	(westlich)
	(westlich)
Südeuropa	(Mittelmeerraum)
Mitteleuropa	(Zentraleuropa)
(Vergleichsbaumarten)	(Zentral- und Nordeuropa)

2.1 Herkunftsgebiet 1: Ostasien

Abb. 2.2: Natürliche Verbreitungsgebiete der ostasiatischen Untersuchungsbaumarten nach Leng *et al.* (2007), Kurata (1971) in Stephan & Liesebach (2000) und Hayashi (1960) in Kimura *et al.* (2014). x = isolierte Populationen, • = Einzelvorkommen. EPSG: 2620.

2.1.1 *Betula maximowicziana*

Die Lindenblättrige Birke, *Betula maximowicziana* REGEL, 1868, hat ihr natürliches Verbreitungsgebiet in der kollinen bis montanen Stufe (200 bis 1750 m ü. NN) des nördlichen Japan (auf Hokkaido und der nördlichen Hälfte von Honshū) sowie den südlichen Kurilen und ist an das kühl-gemäßigte Klima mit mittleren Jahrestemperaturen von 6 bis 13 °C und jährlichen Niederschlägen bis 2500 mm angepasst (Stephan & Liesebach 2000; LÖLF NRW 1986b; Abb. 2.2). Die sommergrüne Laubbaumart gilt als standorttolerant mit mäßigen Ansprüchen an Bodenfrische und Nährstoffgehalt, wobei trockene Standorte sowie moorige und verdichtete Böden gemieden werden (Stephan & Liesebach 2000). Bedingt durch ihre geringe bis mäßige Trockenheitstoleranz (Koike & Sakagami 1985; Ranney *et al.* 1991; Niinemets & Valladares 2006) ist *B. maximowicziana* im globalen Vergleich den eher klimasensitiven Birkenarten zuzuordnen. Verglichen mit den heimischen Birkenarten (*Betula pendula* und *pubescens*) wird sie jedoch als weniger sensitiv gegenüber Sommertrockenheit und Schneedruck eingestuft und gilt zudem als frost- und winterhart (Dautzenberg 2009a; Stephan & Liesebach 2000; Leder & Tennhoff 2014). Somit ist die Klimaamplitude in ihrem Heimatgebiet meist größer als in vergleichbaren Breitengraden in West- und Mitteleuropa, da auch Extremtemperaturen bis -41 °C bzw. +34 °C im Landesinneren der Insel Hokkaido erreicht werden können (Stephan & Liesebach 2000).

Die langlebige Birkenart (bis zu 260 Jahre) besitzt ein überaus rasches Jugendwachstum mit ausgeprägter Astreinigung, wobei außerordentlich gerade, walzenförmige und astfreie Schäfte erzielt werden (Schenck 1939b; Liesebach 2000; Dautzenberg 2009a). Entgegen ihres Charakters als Pionierbaumart ist *B. maximowicziana* tolerant gegenüber nachwachsenden Baumarten und zeigt dabei eine höhere Schattentoleranz als ihre asiatischen Verwandten (*B. platyphylla* var. *japonica* und *B. ermanii*). Ihrer Verträglichkeit gegenüber Schirm- und Seitendruck steht eine erhöhte Gefährdung durch Wurzelkonkurrenz von Überhältern entgegen (Stephan & Liesebach 2000). Ein frühzeitiger waldbaulicher Eingriff kann dabei das Risiko des Kronensterbens verringern (Ohno *et al.* 2010).

Aufgrund der Vollholzigkeit und Astreinheit lässt sich eine hohe Ausbeute an Furnierholz bei der späteren Holzverarbeitung erzielen. Aber auch als Massiv- und Drechslerholz sowie in der Papierindustrie wird *B. maximowicziana* aufgrund ihrer in Japan geschätzten Holzeigenschaften eingesetzt (Stephan & Liesebach 2000). Insgesamt sind die holztechnologischen Merkmale (Rohdichte, E-Module, Festigkeiten, Härte) mit denen der europäischen Birkenarten vergleichbar (Schwab *et al.* 1996).

2.1.2 *Cryptomeria japonica*

Das natürliche Verbreitungsgebiet der Japanischen Sichelanne, *Cryptomeria japonica* (THUNB. EX L. F.) D.DON, in Japan kann nicht mehr exakt nachgewiesen werden, da der schnellwachsende Nadelbaum aufgrund seiner ökonomischen Bedeutung (Hauptwirtschaftsbaumart mit ca. 4,5 Mio. ha in Japan; Matsumoto *et al.* 2006; Forestry Agency Japan 2012) seit Jahrtausenden

angepflanzt und kultiviert wird (Praciak *et al.* 2013). Die natürlichen Vorkommen erstrecken sich großräumig über zwei unterschiedliche Klimazonen: der subtropischen und der gemäßigten Zone (Fischbach 1995; Forestry Agency Japan 2012; Schober & Spellmann 2001; Kimura *et al.* 2014; Abb. 2.2). Der subtropische Waldtyp ist durch die Bestände und Einzelvorkommen der südlich gelegenen Inseln Yakushima, Kyūshū, Shikoku sowie dem südwestlichen Teil der größten Hauptinsel Honshū vertreten. Die Vorkommen des nördlich angrenzenden Gebietes bis zum äußersten Norden Honshūs sind dem gemäßigten Waldtyp zuzuordnen. *C. japonica* ist am häufigsten in den japanischen Bergwäldern in Höhenlagen zwischen 200–1200 m ü. NN (vereinzelt bis 1900 m ü. NN) mit hohen Jahresniederschlägen zwischen 1000–3500 mm und hoher Luftfeuchtigkeit anzutreffen (Schenck 1939a; Tennhoff *et al.* 2018; LÖLF NRW 1986d). Die allgemein hin anpassungsfähige Baumart toleriert entsprechend ihrer ausgedehnten Horizontalverbreitung (von subtropisch bis gemäßigt; Schober 1977) einen weiten Temperaturbereich (Matsumoto *et al.* 2006) und wurde demnach in sehr unterschiedlichen Regionen der Erde angebaut, so z. B. in tropischen Gebieten und weiten Teilen Europas (Praciak *et al.* 2013; Übersicht mit europäischen Anbauten siehe z. B. Thiringer 1967/1968 und Hogrebe 1974). Aufgrund ihres hohen Wasserbedarfs und eher geringen Fähigkeit Wasser aus dem Boden zu transportieren (Matsumoto *et al.* 2006), wird sie insbesondere auf wenig wasserversorgten Standorten mit sommertrockenem Klima als anfällig gegenüber Trockenstress eingestuft (Schenck 1939a; Schober 1978; LÖLF NRW 1986d; Ito *et al.* 2002; Tange *et al.* 2009). Matsumoto *et al.* (2006) konnten auf Grundlage flächendeckender Modellierungen zeigen, dass die Produktionsrückgänge japanischer *Cryptomeria*-Wälder vielerorts auf Trockenstress zurückzuführen sind und dass die Bestände in Regionen mit geringer Wasserkapazität (Wasserhaltevermögen) bzw. hohen Transpirations-Niederschlagsverhältnissen zukünftig am stärksten von Trockenschäden betroffen sein werden.

C. japonica ist durch ihr starkes Jugendwachstum gekennzeichnet, wobei 5-jährige Pflanzen bereits Höhen von 2 m erreichen können (LÖLF NRW 1986d). Auf wärmegeschützten, gut wasserversorgten und nicht frostgefährdeten Standorten (Schober 1978) liefert sie ausgesprochen hohe Zuwacherträge, die etwa denen der Douglasie bei Ertragsklasse I,0 ähneln (Dautzenberg 2009c). Die Halbschatt- (Schober 1978; Praciak *et al.* 2013) bis Lichtbaumart (LÖLF NRW 1986d) verträgt im frühen juvenilen Stadium etwas Beschattung (Tennhoff *et al.* 2018). Aufgrund ihrer Empfindlichkeit gegenüber langjähriger Überschildung, Frost (insb. Spätwinterfrost) und Schneedruck sind die Zeitpunkte einer Lichtung sorgfältig zu beobachten und zu planen (Schober 1978) und sollten zur Unterbindung von stärkeren Wasserreiserbildungen mäßig geführt werden (Hogrebe 1974). Eine zu späte und nicht kontinuierliche Lichtstellung kann die Regenerationsfähigkeit (Hogrebe 1974) sowie positive Zuwachssteigerungen (Stratmann 1988) herabsetzen und die Kronenform irreversibel beeinträchtigen (Hogrebe 1981).

Das leichte (ca. 0,37 g cm⁻³) und geschätzte Nadelholz lässt sich gut bearbeiten (Schober & Spellmann 2001) und hat in Japan vielseitige Einsatzbereiche (Praciak *et al.* 2013), die etwa mit denen der Fichte in Europa zu vergleichen sind (LÖLF NRW 1986d). Neben Bau- und Konstruktionsholz jeglicher Art (insb. im Hausbau) wird es zur Erzeugung von Brettwaren, Möbeln

und Reisweinfässern sowie als wichtiger Grundstoff in der japanischen Papierindustrie eingesetzt (Schenck 1939a; LÖLF NRW 1986d).

2.1.3 *Metasequoia glyptostroboides*

Der Urweltmammutbaum, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, wird zuweilen als „lebendes Fossil“ bezeichnet, da er die einzige überlebende Art der im Tertiär noch weitverbreiteten Gattung *Metasequoia* darstellt (Shen 1994). Das heutige natürliche Areal begrenzt sich auf ein kleines Gebiet (ca. 800–1000 km²) voneinander isolierter Populationen des Verwaltungsgebietes der Stadt Chongqing und der Provinzen Hubei und Hunan in den südzentralgelegenen Bergregionen Chinas (LePage *et al.* 2005; Williams 2005; Leng *et al.* 2007; Abb. 2.2). Dort ist er in Höhenlagen von 750–1500 m ü. NN (400–2000 m ü. NN; Li 1953) in mäßig-feuchten Mischwäldern des warm-humiden Klimas mit jährlichen Niederschlagssummen um 557–1500 mm (Niederschlagsmaxima im Sommer) und jährlichen Mitteltemperaturen von 12–20 °C (maximale Winterkälte von -20 °C) anzutreffen (LÖLF NRW 1986e; Shen 1994; Tang *et al.* 2011). Nach seiner Wiederentdeckung im Jahr 1941 wurde der schnellwachsende Nadelbaum (ab 1947) in zahlreichen Ländern der Erde (darunter in den USA, Europa, Japan, der ehemaligen UdSSR, Kenia, Argentinien, Indonesien sowie weitverbreitet in China) kultiviert und ist heute in Deutschland als Ziergehölz in zahlreichen Grünanlagen zu finden (Burrichter & Schoenwald 1968; Shen 1994). *M. glyptostroboides* wird als klimatolerante Baumart charakterisiert und gedeiht unter einer weiten geographischen und klimatischen Amplitude mit örtlich vorkommenden Klimaextremen (Williams 2005). Ihrer generellen Kältetoleranz steht aufgrund ihres frühen Austriebes eine erhöhte Spätfrostgefährdung gegenüber (Burrichter & Schoenwald 1968; Shen 1994). Insbesondere im Jugendstadium (Burrichter & Schoenwald 1968) wird sie als wenig trockenheitsresistent eingestuft, wobei eine geringe Luftfeuchtigkeit Membranschäden und geringe Wurzelaktivitäten hervorrufen und somit zu Störungen im Wasserhaushalt führen kann (Vann 2005). Demnach scheint das Wachstum in europäischen Anbaugebieten durch die geringe Wasserverfügbarkeit in der Vegetationsperiode begrenzt zu sein, wodurch die Wasserbilanz der Pflanze gestresst wird (Vann 2005). Stark sinkende Transpirationswerte in Situationen des Wassermangels bei insgesamt guter Wasserversorgung (Burrichter & Schoenwald 1968; Shen 1994), aber auch sehr extreme Wintertemperaturen unterhalb -25 °C wirken sich negativ auf die Vitalität aus (Vann 2005). In bewirtschafteten Wäldern gedeiht *M. glyptostroboides* idealerweise dort, wo möglichst viel Niederschlag und hohe Luftfeuchte vorherrschen; besonders an Bachtälern, Flussauen und Seeufern (Dautzenberg 2009d). Dabei bevorzugt sie frische bis feuchte, mindestens mittelgründige Böden, wobei keine Ansprüche an den Nährstoffgehalt und den pH-Wert gestellt werden (LÖLF NRW 1986e), Staunässe aber gemieden werden sollte (Shen 1994).

M. glyptostroboides ist eine ausgesprochene Lichtbaumart, die auf Beschattung mit Verkleinerung der Blattorgane und deutlichen Zuwachsverlusten reagiert (Shen 1994). Mischungen mit anderen Baumarten (z. B. Fichte, Buche, *Thuja*, *Tsuga*) werden daher als problematisch angesehen, denn die schmale Krone wird trotz ihres geringen Platzbedarfs schnell überwachsen (LÖLF

NRW 1986e; Dautzenberg 2009d). Der sommergrüne Nadelbaum ist durch seine Schnellwüchsigkeit im Jugendstadium gekennzeichnet (Burrichter & Schoenwald 1968; Williams 2005). Die Durchmesser- und Höhenentwicklung übertrifft bis ins Alter 25–30 deutlich die Ertragswerte der Fichte (Bonität I,0; LÖLF NRW 1986e), lässt in den folgenden Jahren aber deutlich nach (Williams 2005).

Das der Weißtanne ähnelnde und sehr leichte (ca. $0,33 \text{ g cm}^{-3}$) Nadelholz zeigt ein vergleichsweise geringes Quell- und Schwindverhalten (Kozakiewicz & Monder 2016), unterliegt jedoch in ihren Festigkeitswerten der heimischen Fichte (LÖLF NRW 1986e). Der insgesamt guten Bearbeitbarkeit steht eine geringe Schnittholzausbeute aufgrund verstärkter Spannrückigkeit, Abholzigkeit und einer verbreiterten Stammbasis gegenüber (LÖLF NRW 1986e; Shen 1994). In China wird die Metasequoie nach sehr kurzen Umtriebszeiten von 10–20 Jahren als Bauholz verwendet (LÖLF NRW 1986e). Global scheint das Hauptanwendungsgebiet die Nutzung als Park- und Zierpflanze sowie für botanische Gärten zu sein.

2.2 Herkunftsgebiet 2: Nordamerika

Abb. 2.3: Natürliche Verbreitungsgebiete der nordamerikanischen Untersuchungsbaumarten nach Little (1971). EPSG: 102005.

2.2.1 *Abies grandis*

Die große Küstentanne, *Abies grandis* (DOUGL. EX D. DON) LINDL., 1833, ist entlang der westlichen Pazifikküste Nordamerikas vom südwestlichen British Columbia über die Kaskaden bis zum nördlichen Kalifornien (Küstenform) sowie im Inland Nordamerikas mit Hauptvorkommen in Idaho (Inlandsform) beheimatet (Foiles *et al.* 1990; Abb. 2.3). Im Küstenverbreitungsgebiet besiedelt sie im Küstengebirge Lagen von bis zu 350 m ü. NN und erreicht in Kalifornien Höhen von über 1500 m ü. NN (Ruetz 2011; Spellmann *et al.* 2015a). Im Inlandsverbreitungs-

gebiet östlich der Kaskaden und in den westlichen Rocky Mountains ist sie in Höhenlagen bis maximal 1830 m ü. NN zu finden (Foiles *et al.* 1990; Ruetz 2011). *A. grandis* besitzt eine große ökologische Amplitude mit jährlichen Niederschlägen zwischen 360 mm bis 2540 mm (Praciak *et al.* 2013), dessen Anteil in den Sommermonaten gering (15–25 % und beispielsweise nur 50 mm in Sequim, Washington) ausfallen kann (Ruetz 2011). Die jährlichen Durchschnittstemperaturen liegen zwischen 6 und 10 °C, wobei innerhalb der Küstenregionen der Gefrierpunkt nur selten unterschritten wird, in den Kontinentalgebieten dagegen Minimumtemperaturen von -40 °C (Extrembereich in Idaho) erreicht werden können (Ruetz 2011). In Abhängigkeit des Standortes kann dabei die Wachstumsperiode stark variieren (60 bis 150 Tage), wobei die Frosthärte zum Landesinneren stark zunimmt (Bo Larsen & Ruetz 1980). Auch hinsichtlich pedologischer Eigenschaften zeigt die weitestgehend bodenvage Küstentanne ein weites Spektrum und wächst auf einer Vielzahl von Böden jeglicher Abstammungen (Spellmann *et al.* 2015b). Ihre Wachstumsoptima erzielt sie auf tiefgründigen Lehm Böden tertiären Ursprungs in Talregionen, wobei höhere pH-Bereiche (z. B. kalkhaltige, flachgründige Böden) gemieden werden (Ruetz 2011).

Die Halbschatt- bis Schattbaumart zeigt unter Schirm ein hohes Verjüngungspotenzial und kann aufgrund des späten Austriebes auch auf Freiflächen ausgebracht werden (Foiles *et al.* 1990; Ruetz 2011; Spellmann *et al.* 2015b). In ihrer Heimat zählt sie zu den wuchskräftigsten Baumarten, wobei Baumhöhen von 43–61 m (70 m Maximalhöhe) und Brusthöhendurchmesser von über 1 m (1,50 m maximaler BHD) erreicht werden (Ruetz 2011; Spellmann *et al.* 2015b). *A. grandis* ist durch ihr außerordentlich rasches Jugendwachstum gekennzeichnet, wobei der jährliche Höhenzuwachs nach bereits 15 bis 20 Jahren kulminiert und anschließend verhalten abklingt (Lockow & Lockow 2007). Dementsprechend zeigt die Küstentanne hohe Leistungspotenziale, die insb. die kurzen Umtriebszeiten (40 bis 60 Jahre bei Zielstärken von 60 cm) und die hohe Gesamtwuchsleistung, die bis zum Alter von 60 Jahren 800 Vfm/ha übertreffen kann, umfassen (Schober & Spellmann 2001; Spellmann *et al.* 2010; Spellmann *et al.* 2015b). Aufgrund ihrer hohen Massenleistung wurde die große Küstentanne in Deutschland und weiteren europäischen Ländern erfolgreich vermehrt und angebaut (Zusammenstellung mit Anbau- und Wuchserfahrungen siehe Schenck 1939a und Spellmann *et al.* 2015b). Eine Gefährdung durch Spät- und Frühfrost sowie Schneebruch ist als eher gering einzustufen, was insbesondere bei den Herkünften der kontinentalen Regionen beobachtet wurde (LÖLF NRW 1986a; Liesebach & Weissenbacher 2007). Insbesondere gegenüber Trockenheit hat sich *A. grandis* als außerordentlich unempfindlich erwiesen (Ruetz 2011; Spellmann *et al.* 2015b).

In ihrer Heimat wird das leichte Holz der Küstentanne (Darrdichte $\approx 0,36 \text{ g cm}^{-3}$; Hapla *et al.* 2013) als Bauholz- und Schleifholz genutzt und findet außerdem in speziellen Kulturen mit Douglasie als Christbaum Verwendung (Ruetz 2011). Aktuellere Untersuchungen (z. B. im Rahmen eines BMBF-Verbundprojektes; Näheres siehe HNH 2009) legen vielseitige, ausweitbare Einsatzmöglichkeiten mit *A. grandis* nahe, die sich mit ihrer geringen Abholzigkeit und der damit einhergehenden hohen Schnittholzausbeute, ihren verhältnismäßig guten mechanischen Eigenschaften und ihrer Dimensionsstabilität bei der Schnittholztrocknung begründen lassen (Hapla 2011; Hapla *et al.* 2014).

2.2.2 *Acer rubrum*

Der Rotahorn, *Acer rubrum* LINNÉ, 1735, besitzt ein weites Verbreitungsareal im östlichen Teil Nordamerikas, das sich von Neufundland und Quebec bis Florida (Nord-Süd-Richtung) bzw. von der Küstenregion bis Minnesota und Texas in Ost-West-Richtung erstreckt (Schenck 1939b; Walters & Yawney 1990; Abb. 2.3). Er besiedelt die planare bis submontane Stufe (bis 900 m ü. NN) und ist sowohl in Rein- als auch in Mischbeständen unter einer weiten Palette an Klima- und Standortverhältnissen aufzufinden (Extrembereiche bis -40 °C mittlere minimale Isotherme im Südosten Kanadas; Walters & Yawney 1990; Fekedulegn *et al.* 2003; Niederschläge zwischen 578–2289 mm; Robin-Abbott & Pardo 2017). Die seit dem 20. Jahrhundert zunehmende Abundanz in weiten Teilen Nordostamerikas („Red Maple Paradox“, Abrams 1998) wurde vermutlich mit der Änderung im Störungsregime (von intensiven, hochfrequenten Behandlungen [periodische Waldbrände] zu eher mäßiger Waldbewirtschaftung) durch die europäische Besiedlung eingeleitet (Lorimer 1984; Abrams 1998; Fei & Steiner 2007; Hart *et al.* 2012). Dabei wird angenommen, dass der „Super-Generalist“ (Abrams 1998) *A. rubrum* insbesondere von seinen ökophysiologischen Fähigkeiten (physiologisch, morphologisch und wachstumsbedingt) profitiert unterschiedliche sukzessionale Phasen zu überdauern (von Pionier bis Subklimax oder Klimax) und dabei geringe Ansprüche an den Wasser- Nährstoff- und Lichthaushalt stellt (Abrams 1998). Demnach wird *A. rubrum* als weitestgehend anpassungsfähige (Smith & Dudzik 1997) und klimatolerante Ahorn-Art (Walters & Yawney 1990; Carter 1996; Pszwaro *et al.* 2016) eingestuft, die eine hohe Resistenz gegenüber Trockenheit aufweisen kann (Fekedulegn *et al.* 2003). Dennoch konnte eine generelle Sensitivität gegenüber Temperatur und Niederschlägen nachgewiesen werden (Reed *et al.* 1992; Hart *et al.* 2012; Rollinson *et al.* 2016), wobei eine verminderte Trockenheitstoleranz in Tallagen (überwiegend mittlere Standortbedingungen) und auf Gebirgskämmen (trockene Standortbedingungen) beobachtet wurde (Abrams *et al.* 1998).

Die schattentolerante Laubbaumart zeigt ein rasches Jugendwachstum, das im Stangenholzalter stark abnimmt (Smith & Dudzik 1997). Das Höhenwachstum des kurzlebigen Baumes (ca. 150 Jahre) beginnt dabei relativ früh im Frühling, während der Radialzuwachs verzögert in der Vegetationsperiode einsetzt und dann aber schnell vorangetrieben wird (Walters & Yawney 1990; Smith & Dudzik 1997). Zahlreiche Untersuchungen innerhalb des Herkunftsgebietes konnten zeigen, dass *A. rubrum* auf eine Verringerung der Bestandesdichte deutlich mit steigenden Zuwächsen reagieren kann (z. B. Erdmann *et al.* 1985; Londo *et al.* 1999; Tift & Fajvan 1999; Strong *et al.* 2006; Pszwaro *et al.* 2016), wohingegen wenig Erfahrungen zur Wuchsdynamik im europäischen Raum vorliegen (Schenck 1939b; Smith & Dudzik 1997).

Das im Holzhandel für gewöhnlich als „soft maple“ vermarktete Ahornholz fand in der Vergangenheit eher eingeschränkte Anwendungsbereiche (z. B. im Möbelbau oder als Brennholz), die sich seit einigen Jahren auszuweiten scheinen (z. B. klebgeschichtete Balken). Ein Grund für die Zurückhaltung dürften Kernholzverfärbungen aufgrund auftretender Stammverletzungen sowie die geringe Dauerhaftigkeit sein (Smith & Dudzik 1997).

2.2.3 *Thuja plicata*

Der Riesen-Lebensbaum, *Thuja plicata* DONN EX D. DON, syn. *Thuja gigantea* NUTT., hat sein natürliches Verbreitungsgebiet in zwei Teilarealen im westlichen Nordamerika. Das Küstengebiet erstreckt sich entlang der Gebirge der Pazifikküste von Südostalaska bis Nordkalifornien und das Inlandareal ist im nordwestlichen Teil der Rocky Mountains zu finden (Minore 1990; Praciak *et al.* 2013; Abb. 2.3). *T. plicata* besiedelt Höhenstufen bis 2290 m ü. NN (durchschnittlich 0–1500 m ü. NN, Earle 2015), wobei die vertikale Verbreitung mit der geographischen Breite und Entfernung zur Küste variiert (Wicker 2001). Die Art bevorzugt Lagen des maritimen Klimas mit hoher Feuchtigkeit und hohen Jahresniederschlägen, die je nach Areal zwischen 500 und 5750 mm variieren und im Winter ihr Maximum haben (Wicker 2001). Die wintermilden Standorte des Küstengebietes weisen mittlere Jahrestemperaturen von 7,8–11,1 °C und die Inlandstandorte Temperaturen von 5,6–10,0 °C (LÖLF NRW 1986f) mit Winter-Minima zwischen -10 und -30 °C bzw. -14 und -47 °C (Minore 1990) auf. Der Riesen-Lebensbaum besiedelt bevorzugt dauerfrische, leicht saure Böden (z. B. Verwitterungslehme) mit ausgeglichenem Wasserhaushalt, wobei die Nährstoffversorgung eine untergeordnete Rolle spielt (LÖLF NRW 1986f). Aufgrund ihrer breiten ökologischen Amplitude zählt *T. plicata* zu den stresstoleranten Baumarten (Antos *et al.* 2016). Die allgemeinhin hohe Resistenz gegenüber Trockenheit wird bei den Inlandsherkünften gegenüber den Küstenherkünften höher eingestuft (Fan *et al.* 2008; Grossnickle & Russell 2010).

Das Höhenwachstum der langlebigen (bis zu 1000 Jahre) und leistungsstarken Schattenbaumart (Schenck 1939a; Lembcke 1959; Wicker 2001) kulminiert im Alter von 15–40 Jahren, wobei im Durchmesserzuwachs höhere Werte als bei Fichte der I,0 Bonität erzielt werden (Dautzenberg 2009e). Ihrer Schattenverträglichkeit (besonders als Jungpflanze) steht eine Schneedruckempfindlichkeit im Unterstand gegenüber (Dautzenberg 2009e), der mit rechtzeitigen Läuterungen und Durchforstungen entgegengesteuert werden kann (LÖLF NRW 1986f). Zahlreiche Untersuchungen konnten eine insgesamt gute waldbauliche Steuerbarkeit mittels Freistellungsmaßnahmen belegen (z. B. Harrington & Wierman 1990; Devine & Harrington 2009; Deisenhofer 2010; Harrington & Devine 2011). Aufgrund ihrer sehr guten Wuchsleistungen sowie überwiegend positiven Anbauerfahrungen in Deutschland (siehe z. B. Lembcke 1959; LÖLF NRW 1986f; Panka 2014; Schlüter *et al.* 2015), wird *T. plicata* hierzulande den anbauwürdigen Baumarten zugeordnet.

Das dauerhafte Nadelholz zeigt aufgrund seiner guten Bearbeitbarkeit insbesondere im Außenbereich ein großes Anwendungsspektrum (z. B. Konstruktionsholz, Holzschindeln; Wicker 2001), dem jedoch eine verringerte Formigkeit (Abholzigkeit und Ausbauchungen in unteren Schaftteilen) gegenübersteht (Lembcke 1959).

2.2.4 *Tsuga heterophylla*

Die Westliche Hemlocktanne, *Tsuga heterophylla* (RAF.) SARG, 1898, zählt zu den wichtigsten Wirtschaftsbaumarten im westlichen Nordamerika und ist entlang der Pazifikküste von der Kenai-Halbinsel in Alaska bis Kalifornien beheimatet. Im Landesinneren ist die Art seltener vertreten und kommt hauptsächlich in den nördlichen Rocky Mountains vor (Packee 1990; Abb. 2.3). Verglichen mit *Thuja plicata* ist ihre Nordwest-Ausdehnung innerhalb der Küstengebiete demnach weitreichender. *T. heterophylla* ist an die Bedingungen des feucht-gemäßigten Klimas mit ausgeglichenen Temperaturen und reichlichen Niederschlägen innerhalb der Wachstumsperiode angepasst (Praciak *et al.* 2013; LÖLF NRW 1986g). Ihre klimatischen Ansprüche variieren stark zwischen den beiden Herkunftsformen. Die Jahresmitteltemperaturen liegen zwischen 0,3 und 11,3 °C (Küstengebiet) bzw. 2,2 °C bis 8,2 °C (Inlandgebiet) und die jährlichen Niederschlagsmengen sind mit 380 bis 6650 mm bzw. 560 bis 1730 mm weit beziffert (Hennon 1999). Die Hemlocktanne zeichnet sich durch ihre geringen Ansprüche an die Nährstoffversorgung aus, wohingegen ein hoher Wasserhaushalt (frisch, dauerfrisch) für das gesicherte Wachstum essentiell ist (LÖLF NRW 1986g). Vergleichende Studien mit anderen Baumarten (z. B. *Thuja plicata*, *Pseudotsuga menziesii*) im westlichen Kaskaden-Gebirge konnten eine insgesamt hohe Klimatoleranz von *T. heterophylla* aufzeigen, obgleich eine erhöhte Temperatursensitivität in der Vegetationsperiode beobachtet wurde (Ettinger *et al.* 2011). Hierzulande wird sie als empfindlich gegenüber strenger Winterkälte, Dürre und starker Bestrahlung eingestuft, wobei Frostschäden zu Nadelverlusten führen können (Schenck 1939a; Hennon 1999).

T. heterophylla gilt insbesondere im juvenilen Stadium als sehr schattenverträgliche Baumart, die auch im Unterstand wipfelschäftige, gerade Stämme ausbildet und im mittleren Alter auf Freistellungen günstig reagiert (LÖLF NRW 1986g; Stan & Daniels 2010). Das Naturverjüngungspotenzial ist bei entsprechender Bodenfrische als hoch einzustufen. Sie bildet ausgesprochen vollholzige Schäfte aus, deren Massenproduktion weit über der von Fichte der Ertragsklasse I,0 liegt (Dautzenberg 2009f; Hennon 1999). Die flachwurzelnde Baumart ist in Mischung mit anderen Arten unduldsam und zeigt zudem eine nur schlechte natürliche Astreinigung (Packee 1990; Dautzenberg 2009f).

Aufgrund ihrer guten Bearbeitbarkeit und speziellen Merkmale (Zellstoff- und Festigkeitseigenschaften) zählt *T. heterophylla* in Nordamerika und Übersee zu den wichtigsten Hölzern für die Papier-, Pappe- und Kunstfaserproduktion und wird außerdem als Konstruktionsholz im weitesten Sinne angewandt (Packee 1990; Hennon 1999; Praciak *et al.* 2013).

2.3 Herkunftsgebiet 3: Südeuropa

Abb. 2.4: Natürliches und synanthropes Verbreitungsgebiet von *Castanea sativa* im europäischen Raum nach Caudullo *et al.* (2017). ▲ = Arboretum Burgholz. EPSG: 102031.

2.3.1 *Castanea sativa*

Das natürliche Areal der Edelkastanie, auch Esskastanie, *Castanea sativa* MILLER. 1768, ist nicht mehr eindeutig rekonstruierbar, da der Laubbaum seit dem Altertum in zahlreichen europäischen Ländern in Kultur gehalten wird (Conedera *et al.* 2004; Bottacci 1998). Es wird angenommen, dass das Areal durch mehrere Makroregionen im südeuropäischen Mittelmeerraum (in Portugal und Spanien, Italien bis Frankreich, Griechenland, der Türkei und im Südkaukasus) begrenzt war (Conedera *et al.* 2016; Caudullo *et al.* 2017; Abb. 2.4). Heute ist *C. sativa* von Marokko und Portugal bis Westasien (Nordosttürkei, Georgien, Armenien, Aserbaidschan) und vom Balkan bis Großbritannien verbreitet und nimmt eine Fläche von über 2,5 Mio. ha ein (Heiniger 2001; Conedera *et al.* 2016). Sie ist in Höhenstufen bis zu 1800 m ü. NN anzutreffen (Conedera *et al.* 2016) und trägt in der submontanen Stufe häufig zur Bestandesbildung bei (LÖLF NRW 1986c). Die wärmeliebende Lichtbaumart ist an warm-temperierte, ozeanische Klimabedingungen mit mittleren Jahrestemperaturen von 8–15 °C angepasst, wobei das Temperaturmittel in 6 Monaten mindestens 10 °C betragen sollte (Bottacci 1998; Conedera *et al.* 2016). Obgleich tiefe Wintertemperaturen gut vertragen werden (Schenck 1939b; Dautzenberg 2009b), ist sie dabei anfällig gegenüber Spätfrost (LÖLF NRW 1986c). Als einziger europäischer Vertreter der Gattung *Castanea* lässt die Edelkastanie bei jährlichen Niederschlagssummen zwischen 600 bis 1600 mm eine ungestörte Entwicklung erwarten (Bottacci 1998). Sie besitzt keinen effektiven Mechanismus zum Schutz gegen Übertranspiration bei extrem heißen und trockenen Bedingungen (Conedera *et al.* 2010). Wasser- und Hitzestress scheinen demnach zu den kritischen abiotischen Faktoren zu zählen, die die Anfälligkeit gegenüber biotischen Schädigungen

(insb. Kastanienrindenkrebs, Tintenkrankheit) erhöhen können (Waldboth & Oberhuber 2009; Conedera *et al.* 2010; Gomes-Laranjo *et al.* 2012). Trotz ihres insgesamt mesophilen Charakters (Gomes-Laranjo *et al.* 2012) wird *C. sativa* aufgrund ihrer Bindung an ausreichende Wärmesummen (Tagesmittelwerte) von ca. 3600 °C (Bottacci 1998) sowie ihrer eher eingeschränkten Trockenheitstoleranz (Conedera *et al.* 2010) insgesamt als mäßig klimatolerant eingestuft. Hierzu- lande wird der Edelkastanie aufgrund ihrer Wärmeresistenz zumeist ein hohes Anpassungspotenzial bzw. eine hohe Angepasstheit im Klimawandel zugesprochen (z. B. Kölling 2007; Lang 2007; Mettendorf 2007; Anders 2010; Stratmann 2014; Brundke *et al.* 2018). Bezüglich ihrer Trockenstresstoleranz konnten in aktuellen Studien dagegen keine Unterschiede zu heimischen Arten festgestellt werden (Uhl 2017; Binder *et al.* 2018; Lüpke *et al.* 2018).

Die Halbschatt- bis Lichtbaumart zeigt in der Jugend ein rasches Durchmesser- und Höhenwachstum, wobei hohe Wuchseleistungen erzielt werden (z. B. Stratmann 2014; Wambsganß *et al.* 2014). Nach Kronenschluss (ab etwa 10–15 Jahren) nehmen die enormen Durchmesserzuwächse (bis zu 14 mm Jahr⁻¹) und laufenden Zuwächse (bis zu 18 Vfm ha⁻¹ Jahr⁻¹) schlagartig ab (Baumeister *et al.* 2014; Wambsganß *et al.* 2014). Gleichermäßen nimmt dabei ihre Lichtbedürftigkeit mit zunehmenden Alter sowie mit zunehmender geographischer Breite zu (Bottacci 1998; Wambsganß *et al.* 2014), weshalb Pflegemaßnahmen zum Kronenausbau (Entwicklung der Kronenbreite) sowie zur Erziehung von Stammholz in der frühen Jugendphase (< 20–25 Jahre) erfolgen sollten (Hein *et al.* 2013; Stratmann 2014). Aufgrund des häufigen Auftretens des Kastanienrindenkrebses (eine Pilzerkrankung, die durch den aus Amerika stammenden Erreger *Cryphonectria parasitica* MURR. hervorgerufen wird; Bottacci 1998) wird der Anbau der Edelkastanie in Mischung mit anderen Baumarten empfohlen (Stratmann 2014).

Das ringporige Laubholz besitzt gute physikalisch-mechanische Eigenschaften (z. B. Biege- und Scherfestigkeit, Schlagzähigkeit) für eine vielseitige Bearbeitbarkeit und Verwendung zahlreicher Sortimente (Bottacci 1998). Das Kernholz zählt zu den dauerhaftesten Holzarten Europas, weshalb es geschätzte Einsatzmöglichkeiten für den Außenbereich bietet (Stratmann 2014; Brundke *et al.* 2018). Die auftretende Ringschäle, ein Riss, der sich in tangentialer Richtung entlang eines Jahrringes zieht und durch axialen Spannungsentladungen hervorgerufen wird, kann dabei zu erheblichen Reduktionen in der Schnittholzausbeute führen (Husmann *et al.* 2013; Stratmann 2014). Untersuchungen von Husmann *et al.* (2013) legen es nahe, dass in weniger intensiv bewirtschaftete Edelkastanien-Beständen mit zugelassener Konkurrenz die Ringschäle-Wahrscheinlichkeit infolge verringerter Wachstumsschwankungen in den ersten 25 Jahren reduziert werden kann.

3

3 MATERIAL UND METHODEN

Das Arboretum Burgholz zählt mit ca. 170 Baumarten zu den flächenmäßig größten Anbaugebieten mit nicht heimischen Gehölzen

3.1 Standort und Untersuchungsflächen

3.1.1 Arboretum Burgholz

Die Untersuchungen wurden im Arboretum Burgholz, Nordrhein-Westfalen, im Wuppertaler Stadtgebiet (51°13'7.226" N, 7°7'8.479" E) durchgeführt. Das Arboretum kann eine aus forstwissenschaftlicher Sicht ereignisreiche Entwicklung aufweisen und zählt heute zu den flächenmäßig größten Anbaugebieten mit eingeführten Baumarten in Deutschland (Becker 2009). In der Mitte des 19. Jahrhunderts wurden im Waldgebiet Burgholz zunächst verlichtete Flächen mit einzelnen nicht standortheimischen Baumarten (z. B. Fichte, Kiefer und Lärche) ergänzt und später um 1900 mit dem Anbau von Gehölzen anderer Kontinente (z. B. *Pinus strobus*, *Larix kaempferi*, *Pseudotsuga menziesii*) begonnen. Erst ab 1958 wurden durch den damaligen Revierförster Heinrich Hogrebe großflächige, bestandesweise Kulturen mit fremdländischen Baumarten in Versuchsanbauten angelegt (z. B. *Abies grandis*, *Metasequoia glyptostroboides*,

Cryptomeria japonica, *Thuja plicata* und *Tsuga heterophylla*). In den 70er und 80er Jahren wurde die Baumartensammlung mit Beständen, die planmäßig nach Herkunftsschwerpunkten (Kontinenten) angebaut wurden, systematisch erweitert und mit der Anlage von Anbaubüchern (mit standörtlichen Grundlagen, der Vorgeschichte und Kulturanlage sowie wichtigen Beobachtungen zum Wuchsverhalten) begonnen. Zudem war dies der Startpunkt zur Erzeugung eigenen Pflanzgutes zur Erhaltung und Erprobung forstlichen Genmaterials im eigenen Pflanzcamp und Gewächshaus Burgholz. Viele dieser Waldbestände unterliegen seit 1984 der wissenschaftlichen Betreuung. Im Jahr 1999 wurde schließlich das Arboretum Burgholz eröffnet und verfolgt seitdem, neben dem Art- und Generhalt und seiner Bedeutung für die forstwissenschaftliche Forschung, die Funktion als Lehr- und Anschauungsobjekt für Artenvielfalt von Holzgewächsen. Mittlerweile beherbergt das Arboretum auf insg. 540 ha Fläche ca. 170 heimische und eingeführte Nadel- und Laubbaumarten (Becker 2009), die zu einem großen Anteil als forstwissenschaftliche Versuchsflächen der systematisch-wissenschaftlichen Betreuung dem Lehr- und Versuchsamt Arnsberger Wald NRW unterliegen.

Der Forstbetriebsbezirk Burgholz liegt im Rheinischen Schiefergebirge am Rande der Mittelgebirgsregion Bergisches Land auf einer Höhe von 120–304 m ü. NN, wo schwach geneigte bis sehr steile Hänge den Naturraum prägen (Schulte 2009). Auf dem devonischen Ausgangsgestein mit grauem und rotem Schiefer sowie Schluff- und Sandsteinen (an den Hängen meist Fließenden mit wechselndem Lössanteil) haben sich gering bis mäßig versorgte, frische Braunerden mit stein- und grushaltigem Lehm entwickelt. In tieferen Lagen ist dagegen steinhaltig lehmiger Schluff vorzufinden. Der Oberboden ist überwiegend schwach podsolig mit lockerem Moder, wobei sich in den Siepenhängen hauptsächlich mullartiger Moder entwickelt hat (Details siehe Tab. 3.1). Der pH-Wert ist dabei mit 3,0 bis 3,5 als sehr stark sauer einzustufen, allerdings kann eine gute Durchlüftung und Durchwurzelbarkeit gewährleistet werden (Schulte 2009).

Der Effekt der allgemein geringen Nährstoffversorgung wird durch die deutlich atlantisch getönten Klimaverhältnisse mit hohen Niederschlagsmengen und milden Wintertemperaturen kompensiert, sodass im Arboretum für Waldwachstum weitestgehend günstige Standortbedingungen vorliegen (Schulte 2009). Im Wuchszeitraum der Untersuchungsbäume (1960–2014) wurde eine jährliche Durchschnittstemperatur von 9,8 °C bei einer mittleren Niederschlagssumme von 1131 mm festgestellt (Abb. 3.1, Abb. 3.2a, DWD 2015). Innerhalb der forstlichen Vegetationsperiode (Mai–September) betrug die durchschnittliche Temperatur für diesen Zeitraum 15,5 °C, die mittlere Niederschlagssumme 468 mm. Trotz der allgemein atlantischen Prägung ließen sich anhand der Witterungsverläufe in einzelnen Jahren (z. B. 1975, 1976, 2003, 2014) deutlich reduzierte Niederschlagsverhältnisse bei gleichzeitig überdurchschnittlich hohen Temperaturen feststellen (Abb. 3.1). Am Beispiel des europaweiten Trockenjahres 2003 (Beniston 2004) wird deutlich, dass sich die Niederschlagssummen bereits im Zeitraum Februar–Juli unterhalb und die Monatstemperaturen im Juni und Juli deutlich oberhalb des langjährigen Mittels bewegten, die zusätzlich im August zu den extrem ariden Verhältnissen (Temperatur um 18 % höher bzw. Niederschlag um 252 % geringer im Vergleich zum Zeitraum 1960–2014)

Tab. 3.1: Standortmerkmale der Untersuchungsflächen im Arboretum Burgholz, rekonstruiert anhand der Anbaubücher und Forsteinrichtungsdaten.

Standort	<i>Abies grandis</i>	<i>Acer rubrum</i>	<i>Betula maximowicziana</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Cryptomeria japonica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Thuja plicata</i>	<i>Tsuga heterophylla</i>
Koordinaten	51° 13.414'N, 7° 7.098'E	51° 13.010'N, 7° 5.798'E	51° 13.175'N, 7° 5.919'E	51° 12.296'N, 7° 7.015'E	51° 13.076'N, 7° 6.056'E	51° 13.222'N, 7° 7.242'E	51° 13.084'N, 7° 6.346'E	51° 12.580'N, 7° 6.886'E	51° 13.412'N, 7° 7.409'E	51° 13.875'N, 7° 6.925'E
Höhe ü. NN (m)	231	210	220	225	230	275	130	230	250	265
Flächengröße (ha)	k.A.	0,45	0,55	0,90	2,51	5,65	1,40	0,60	1,25	0,60
Exposition	N-NO	NW-N	NO-SO	NW	NO-SO	W-O	NO-SO	N	W-NW	W-N
Hangneigung	mäßig bis stark	mäßig bis stark	schwach	mäßig	schwach	schwach	mäßig bis stark	schwach	mäßig	schwach
Bodenart	schluffiger Lehm	schwach humoser, lehmiger Schluff	feinsandig, grusig-schluffiger Lehm	schluffiger Lehm	feinsandig, schluffiger bis schwach steiniger Lehm	schluffiger Lehm	feinsandig, schluffiger Lehm	schluffiger Lehm	schluffiger Lehm	schluffiger Lehm
Bodentyp	podsolige Braunerde	Löss, vergleyt	basenarme Braunerde	Braunerde	basenarme Braunerde	podsolige Braunerde	basenarme Braunerde	podsolige Braunerde	podsolige Braunerde	podsolige Braunerde
Humus	Moder	Moder	Moder	k.A.	Moder	Moder	Moder	k.A.	Moder	k.A.
Wasserhaushalt	frisch	sehr frisch	frisch	frisch	frisch	frisch bis mäßig frisch	frisch	frisch	sehr frisch bis frisch	mäßig frisch
Nährstoffversorgung	schwach basenhaltig	mäßig basenhaltig	mäßig	schwach basenhaltig	mäßig	schwach basenhaltig	mäßig	schwach basenhaltig	schwach basenhaltig	schwach basenhaltig
Gründigkeit	tiefgründig	tiefgründig	mittel bis tiefgründig	mittel	tiefgründig	mittel bis tiefgründig	tiefgründig bis sehr tiefgründig	tiefgründig	tiefgründig	tiefgründig

geführt haben (Abb. 3.2). Für den Untersuchungszeitraum konnte ein signifikanter Temperaturanstieg mit der Zeit sowohl bei ganzjähriger Betrachtung (Temperatur = $8,85 + 0,0322x$; $R^2 = 0,382$; $p < 0,001$) als auch innerhalb der Vegetationsperiode (Temperatur = $14,60 + 0,0339x$; $R^2 = 0,332$; $p = 0,001$) berechnet werden (Abb. 3.1). Für die Niederschlagssummen ließen sich keine temporären Trends feststellen (ganzjährlich: $R^2 = 0,0004$; $p = 0,891$ bzw. innerhalb der Vegetationsperiode: $R^2 = 0,00005$; $p = 0,959$).

Abb. 3.1: Mittlere jährliche Lufttemperatur und jährliche Niederschlagssummen im Zeitraum 1960–2014. Der 55-jährige, lineare Temperatur-Trend (regr [Temperatur]) ist durch die gestrichelte Linie gekennzeichnet.

Abb. 3.2: Mittlere monatliche Lufttemperatur und Niederschlagssummen a) im Betrachtungszeitraum 1960-2014 sowie b) im Trockenjahr 2003.

3.1.2 Untersuchungsbestände

Da sich sämtliche Untersuchungsbestände in der Region Burgholz befinden, sind die pedologischen und klimatischen Bedingungen der einzelnen Bestände vergleichbar (Näheres siehe Tab. 3.1, Abb. 3.1, Abb. 3.2). Die nahe beieinander liegenden Versuchsflächen (maximale horizontale Entfernung zwischen den Untersuchungsflächen = 2800 m, *C. sativa* und *T. heterophylla*) eignen

sich demnach insbesondere für vergleichende Analysen nach baumartenspezifischen Kriterien (Abb. 3.3).

Mithilfe der seit den 70er Jahren angelegten Anbaubücher und der aktuellen Forsteinrichtungsblätter wurden die forstlichen Maßnahmen sowie wesentlichen geographische Merkmale dokumentiert (Tab. 3.1; Becker 2009; Wald und Holz NRW 2013). Im Rahmen des Projektes zur „Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten in NRW im Klimawandel“ wurden im Zeitraum 2013 bis 2015 systematisch verteilte Probekreise (Bestandes-Probekreise; Radius 8 m und 12 m) innerhalb der Kernzonen (= Kernflächen mit umgebenden Umfassungstreifen zur Minimierung von Randeffekten) der Bestände angelegt (FreLaBA 2016). Die zur Verfügung gestellten Probekreisparameter wurden zur Rekonstruktion der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischung je Flächeneinheit (ha) genutzt (Tab. 3.2). Für die Bestände ohne vorhandene Bestandes-Probekreise (Abt. 418 D1, *A. grandis*, Abt. 411 A1, *F. sylvatica* und Abt. 407 G, *P. abies*) wurden die eigens angelegten Probekreise der Untersuchungsbaume (Einzelbaum-Probekreise) zur Berechnung der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischungsanteile zum Zeitpunkt der Probennahme herangezogen (Näheres siehe Kapitel 3.4).

streifen zur Minimierung von Randeffekten) der Bestände angelegt (FreLaBA 2016). Die zur Verfügung gestellten Probekreisparameter wurden zur Rekonstruktion der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischung je Flächeneinheit (ha) genutzt (Tab. 3.2). Für die Bestände ohne vorhandene Bestandes-Probekreise (Abt. 418 D1, *A. grandis*, Abt. 411 A1, *F. sylvatica* und Abt. 407 G, *P. abies*) wurden die eigens angelegten Probekreise der Untersuchungsbaume (Einzelbaum-Probekreise) zur Berechnung der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischungsanteile zum Zeitpunkt der Probennahme herangezogen (Näheres siehe Kapitel 3.4).

Abb. 3.3: Lage und Übersicht der Untersuchungsflächen im Arboretum Burgholz.

Mit dem Ziel, eine möglichst heterogene horizontale und vertikale Bestandesstruktur zu erhalten, wurden die Untersuchungsbestände (34- bis 58-jährig) seit ihrer Begründung (Pflanzung) mit Ausnahme des *M. glyptostroboides*-Bestandes regelmäßig waldbaulich gepflegt (insb. Läuterung und vorwiegend Hochdurchforstung; Tab. 3.2). Daraus haben sich vitale mittlere bis starke Baumhölzer entwickelt. Die Bestände differieren hinsichtlich ihrer Durchmischung (Misch- und Reinbestände), wobei die Untersuchungsbaumarten innerhalb der Mischbestände mit einem Grundflächenanteil von mindestens 67 % die Hauptbaumart darstellen. Der *A. grandis*-Bestand wurde unter einem aufgelockerten Schirm aus *F. sylvatica* begründet und über Lichtungshiebe und Durchforstungen freigestellt, wohingegen die übrigen Untersuchungsbestände gleichaltrig strukturiert sind und primär über Läuterungen und Durchforstungen gepflegt wurden. In dem *M. glyptostroboides*-Bestand wurden dagegen bis zum Untersuchungszeitpunkt keine Freistellungsmaßnahmen durchgeführt (Näheres siehe Tab. 3.2).

Tab. 3.2: Bestandesmerkmale der Untersuchungsbaumarten im Arboretum Burgholz, rekonstruiert anhand der Anbaubücher, Forsteinrichtungsdaten, Bestandes-Probekreisdaten des Lehr- und Versuchsforstamtes Arnsberger Wald sowie der Probekreisdaten der Untersuchungsbaume (Erläuterungen siehe Text).

Bestand	<i>Abies grandis</i> Abt. 418 D1	<i>Acer rubrum</i> Abt. 432 H	<i>Betula maximowicziana</i> Abt. 435 G	<i>Castanea sativa</i> Abt. 403 K1	<i>Cryptomeria japonica</i> Abt. 435 E	<i>Fagus sylvatica</i> Abt. 411 A1	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Abt. 434 I	<i>Picea abies</i> Abt. 407 G	<i>Thuja plicata</i> Abt. 417 C	<i>Tsuga heterophylla</i> Abt. 424 A3
Probennahme	Mai 2015	Nov. 2013	Juli 2013	Juli 2014	Juli 2013	März 2015	Nov. 2013	März 2015	Juli 2014	Juli 2014
Alter [Jahre]	39	38	39	38	35–39	51–56	34–37	45	55	58
Mischung (Anteil) ¹	Mischbestand (84 %)*	Mischbestand (67 %)	Reinbestand (100 %)	Reinbestand (100 %)	Mischbestand (66 %)	Mischbestand (88 %)*	Reinbestand (100 %)	Reinbestand (100 %)	Mischbestand (85 %)	Mischbestand (81 %)
Mischbaumarten ²	<i>F. sylvatica</i>	<i>Betula lutea</i>	-	-	<i>Picea abies</i> <i>Betula japonica</i> <i>C. obtusa</i> <i>Larix kaempferi</i>	<i>A. pseudoplatanus</i> <i>Thuja plicata</i>	-	-	<i>Picea omorica</i> <i>C. lawsoniana</i> <i>M. glyptost.</i>	<i>Thuja plicata</i> <i>Larix decidua</i>
Pflanzverband (m ²)	flächig unter Buchenschirm	streifenweise gemischt	1,5 x 1,5	1,0 x 0,8	1,8 x 1,8	1,2 x 1,2	2,0 x 3,0	1,8 x 1,8	weitestgehend streifenweise	weitestgehend truppweise
Stammzahl (n ha ⁻¹)	434*	1167	636	487	495	821*	613	587*	630	409
Grundfläche (m ² ha ⁻¹)	38,2*	26,7	22,6	30,3	42,1	28,9*	47,3	41,2*	75,0	39,2
Forstliche Maßnahmen ³	1973–1977 (P) 1978 (D, <i>Fagus</i>) 1986 (LI, <i>Fagus</i>) 1988 (D, <i>Fagus</i>) 1991 (D, <i>Fagus</i>) 2007 (D, <i>Abies</i>)	1979 (P) 1988 (L) 1995 (L)	1976–1978 (P) 1984 (L) 1986 (L) 1993 (L) 2000 (D)	1977 (P) 1979 (S) 1982 (A) 1984 (L) 2000 (D) 2003 (D) 2009 (D)	1977/1980 (P) 1979 (S) 1986 (L) 1989 (L) 2000 (D)	1961/1962 (P) 1965/1966 (P) 1976 (L) 1993 (D) 2006 (D)	1980–1983 (P) 1993 (A)	1973 (P) 1976 (A) 1985 (L) 1991 (D) 1992 (A) 2004 (D)	1964 (P) 1974 (L+A) 1976 (A) 2000 (D)	1958–1960 (P) 1975 (L+A) 1980 (A) 1981 (L) 1987 (D) 1996 (A) 2003 (D)

A. pseudoplatanus = *Acer pseudoplatanus*, *C. lawsoniana* = *Chamaecyparis lawsoniana*, *C. obtusa* = *Chamaecyparis obtusa*, *F. sylvatica* = *Fagus sylvatica*, *M. glyptost.* = *Metasequoia glyptostroboides*

* berechnet auf Grundlage der Probekreisdaten der Untersuchungsbaume

¹ Grundflächenanteil der Untersuchungsbaumart

² Baumarten mit einem Mischungsanteil $\geq 5\%$

³ Pflanzung (P), mechanische Läuterung (L), Durchforstung (D), Schirmschlag/Lichtungshieb (LI), Wertastung, mechanische Kulturflege oder Pflegeschnitt (A), Schädlingsbekämpfung oder Düngung (S)

3.2 Zuwachsdaten

3.2.1 Probengewinnung und -aufbereitung

Die Probebäume wurden entlang eines Gradienten zunehmender Konkurrenz entsprechend der Baumklassen nach Kraft (1884) ausgewählt. Innerhalb der Kernzonen der Untersuchungsflächen wurde dabei eine gleichmäßige Verteilung mit jeweils vier vitalen, unbeschädigten Individuen über die Kraft'schen Klassen (Kraft) 1 (vorherrschend) bis 4 (unterdrückt) für jede Baumart angestrebt (Basisdaten der Untersuchungsbäume siehe Tab. 3.a1). Für Kennwert- und Zuwachsvergleiche wurden vorherrschende und herrschende Bäume zu dominanten Kollektiven (Kraft 1+2) und mitherrschende und beherrschte Individuen (Kraft 3+4) zu unterdrückten Untersuchungseinheiten je Baumart zusammengefasst. Für die Zuwachsanalysen wurden am liegenden Stamm in den Schafthöhen 0,5 m, 1,3 m und anschließend alle 2 m bis zur vollen Baumlänge (max.: 29,3 m) Stammscheiben entnommen und die Nordrichtung auf jeder Scheibe markiert (Abb. 3.4). Anschließend wurden die getrockneten (50–60 °C bis zum Erreichen der 24-stündigen Gewichtskonstanz) Stammscheiben stufenweise feingeschliffen (40K bis 1000K). Unter Zuhilfenahme der Nordmarkierungen wurden acht Radien entlang der Himmelsrichtungen auf den geschliffenen Flächen eingezeichnet und die präparierten Stammscheiben mit einer Auflösung von 1200 dpi eingescannt (Flachbettscanner A3 2400S, Mustek).

3.2.2 Stammanalysen

Die Vermessung des jährlichen Radialzuwachses (*radial increment* = RI) erfolgte entlang der radialen Messpfade (vier Haupthimmelsrichtungen N–O–S–W) vom Mark ausgehend zur Waldkante (= der zuletzt gebildete Jahrring) in einer Auflösung von 0,01 mm (Rinn 2006) mithilfe der Software LignoVision (Version 1.38e, Rinntech e.K., Heidelberg, Deutschland; Abb. 3.4). Die Verwendung unterschiedlicher Radialrichtungen sorgte dafür, Unregelmäßigkeiten im Jahrringbild (z. B. Spannrückigkeit, Ovalität, Exzentrizität), die baumartenspezifisch geprägt sind oder über Ausgleichsreaktionen des Baumes (z. B. aufgrund der Hangneigung; Reaktionsholz) hervorgerufen werden können, auszugleichen (Smaltschinski 1986; Gärtner *et al.* 2004). Des Weiteren dienten sie der Auffindung weiterer holzanatomischer Wuchsanomalien in der Jahrringfolge (z. B. Weiserjahre, auskeilende Jahrringe, Scheinjahrringe), die für die spätere Datierung von Relevanz waren (z. B. Schweingruber 1980, 1983; Wagenführ 1999; Schweingruber 2007). Traten entlang eines Messpfades wachstumsbeeinträchtigende Holzmerkmale (z. B. Äste, Ringschäle, Risse oder sonstige Einwüchse) im Holzquerschnitt auf, wurde der Radialzuwachs entlang der nächstgelegenen, eingezeichneten Himmelsrichtung (NO–SO–SW–NW) vermessen (Abb. 3.4).

Mithilfe der ermittelten Radialzuwächse wurden die jährlichen Kreisflächenzuwächse (*basal area increment* = BAI) im Jahr i für jeden Radius (R) generiert (Formel 3.1). Sie spiegeln gegenüber den linearen Messverfahren das oberirdische Wachstum exakter wider (Biondi & Qeadan 2008; Kohler *et al.* 2010; Weber *et al.* 2013).

$$BAI_i = \pi R_i^2 - \pi R_{i-1}^2 \quad (3.1)$$

Unter Anwendung der Funktion `StemAnalysis` des Paketes *treeglia* der Statistik-Software R (Version 3.2.5, R Development Core Team 2016) wurden außerdem die jährlichen Volumenzuwächse berechnet, wobei die Radialzuwächse sämtlicher Höhensektionen berücksichtigt wurden (Bascietto & Scarascia-Mugnozza 2004; R Core Team 2016). Die zurückliegenden Höhenzuwächse (*height increment* = HI) wurden dabei mithilfe des Algorithmus nach Carmean (1972) interpoliert, der in vergleichenden Untersuchungen als zuverlässige Interpolationsmethode eingestuft wurde (z. B. Dyer & Bailey 1987; Lappi 2006; Machado *et al.* 2010). Die Volumenberechnung erfolgte für die unteren Stammsegmente auf Grundlage der Formel von Smalian (Volumen eines Paraboloid-Stumpfes) und für die Baumspitze mithilfe des Kegelvolumens (Bascietto & Scarascia-Mugnozza 2004). Zur Differenzierung zwischen den Volumenzuwächsen unterer und oberer Stammbereiche wurden die Anzahl der Jahrringe und die Radialzuwächse an der gemessenen Kronenansatzhöhe (H_{CB} , Ansatzhöhe des ersten grünen Astes bei Laubbaumarten bzw. des ersten Astquirls mit mindestens drei grünen Ästen bei Nadelbaumarten) linear interpoliert. Die interpolierten Messwerte dienten schließlich der Ermittlung des Volumenzuwachses von drei Stammsektionen: gesamtes oberirdisches Stammvolumen (*volume increment of total stem*, VI_{TS}), Stammvolumen unterhalb H_{CB} (*volume increment of lower stem*, VI_{LS}) und Stammvolumen oberhalb H_{CB} (*volume increment of upper stem*, VI_{US} ; Abb. 3.4).

Abb. 3.4: (a) Vermessung des Radialzuwachses (RI) und (b) schematische Darstellung der Höhensektionen des Volumen- und Kreisflächenzuwachses (VI und BAI). Zur Beurteilung der Effekte der Stammhöhe auf die *mittlere Sensitivität* und Trockenstresstoleranz wurden die Verläufe der Zuwachsreaktionen der unteren acht Höhensektionen des Kreisflächenzuwachses für die Periode mit gemeinsamer Überlappungslänge (Zeitraum 1998–2012) modelliert (*shape modeling*; Näheres siehe Kapitel 4.2).

Für die Analyse der artspezifischen **Zuwachsleistungen** wurden die mittleren Durchmesser- und Kreisflächenzuwächse in Bruthöhe ($DI_{1.3} = RI_{1.3} \times 2$, $BAI_{1.3}$) sowie die Volumenzuwächse (VI_{TS}) gemeinsamer Kraft'scher Klassen sowie der gepoolten Kollektive (Kraft 1+2 und Kraft 3+4) für die Altersklassen I (1–20 Jahre) und II (21–40 Jahre) berechnet (Abb. 3.a1, a2). Die Unterschiede zwischen den Baumarten wurden mithilfe des Kruskal-Wallis Test und anschließend Dunn Test (posthoc) geprüft (Dinno 2016).

Weiterhin wurden die baumartenspezifischen **Schaftformfunktionen** mithilfe des R-Paketes *TapeR* modelliert (Kublin *et al.* 2013). Das zugrundeliegende semi-parametrische linear gemischte Modell (*mixed effect regression taper model*) basiert auf der Anpassung von B-Spline-Funktionen (Basis-Splines) bei nur geringer Anzahl von Stützstellen. Die B-Spline-Koeffizienten der Grundgesamtheit werden dabei als *fixed effects* behandelt, während die Koeffizienten der Einzelindividuen als *random effects* hergeleitet werden (Kublin *et al.* 2013). Die Anpassung der Schaftformmodelle erfolgte auf Grundlage der kumulierten Durchmesser- und Höhenzuwächse DI und HI der Bäume der Kraft'schen Klasse 1–3 im Alter der Stammscheibenentnahme (Abb. 3.a3). Aufgrund starker Formabweichungen der unterständigen Bäume (Kraft 4) wurden diese bei der Modelanpassung ausgeklammert. Mithilfe der Schaftformfunktionen ließen sich die erwarteten Stammhöhen von Derbholzgrenzen ($D = 7$ cm) sowie Durchmesser und Volumen für definierte Stammhöhen ausgeben. Auf diese Weise wurden unter anderem die Durchmesserwerte in 10 % der Höhe der Derbholzgrenze zur Herleitung der echten Formzahlen (Schaftderbholz) nach Hohenadl genutzt und die Formquotienten berechnet (Abb. 3.a4; Kramer & Akça 2002). Für die Evaluierung der **Voll- oder Abholzigkeit** mit Veränderung der Stammhöhe, wurden die Durchmesserabnahmen je laufender Meter Schaftlänge als Differenz der Durchmesser in den Stammhöhen (ΔD) über die Schaftformfunktionen hergeleitet (Abb. 3.a5). Ein Stamm wird dabei als abholzig definiert, wenn seine Durchmesseränderung je laufendem Meter mehr als 1 cm beträgt ($\Delta D > 1$).

3.2.3 Dendrochronologische Analysen

Die Überprüfung der Synchronisation und Datierung der Zuwachsserien (**crossdating**) innerhalb einzelner Bäume und Baumarten wurde auf Grundlage der Radialzuwächse der Stammscheiben aus den unterschiedlichen Höhensektionen durchgeführt. Die *visuelle Datierung* erfolgte ausgehend von der Waldkante mit bekanntem Wuchsjahr zum Fällungszeitpunkt. Dabei wurden für die einzelnen Baumarten gemeinsame Weiserjahre (Wuchsanomalien bzw. Ereignisjahre mit auffällig ausgeprägten Zuwächsen) lokalisiert. Auf diese Weise konnten die (für den Standort) baumartentypischen Kurvenverläufe identifiziert und zur Synchronisation kritischer Zuwachsserien, d. h. Zuwachsserien mit auskeilenden oder fehlenden Jahrringen (insbesondere bei unterständigen Individuen) bzw. Scheinjahrringen mit intraannuellen Dichteschwankungen, verwendet werden (Yamaguchi 1991). Die *statistische Synchronitätsprüfung* wurde für jede Baumart und getrennt nach dominanten (Kraft 1 und 2) und unterdrückten (Kraft 3 und 4) Kollektiven mithilfe der TSAP-Software (TSAP-Win professional 4.68e Rinntech e.K., Heidelberg,

Deutschland) durchgeführt. Unter Anwendung des *leave-one-out* - Prinzips, d. h. die arithmetische Mittelung der jeweils übrigen Zuwachsreihen unter Ausschluss der zu untersuchenden Serie, wurden Referenzkurven (Masterchronologien) gebildet (Bunn 2008), mit deren Hilfe die Synchronität schrittweise geprüft wurde. Im ersten Schritt wurden die radialen Einzelserien einer Stammscheibe auf ihre Übereinstimmung getestet (Vergleich der Radialrichtungen innerhalb einer Stammscheibe) und anschließend zu Stammscheibenmittelkurven (Mittelkurven) zusammengefasst. Im zweiten Schritt wurde die Synchronität innerhalb eines Baumes anhand der Mittelkurven unterschiedlicher Stammhöhen überprüft (Vergleich der Stammhöhen bzw. Höhensektionen innerhalb eines Baumes). Im letzten Schritt erfolgte das *crossdating* zwischen den Einzelindividuen mithilfe der repräsentativen Mittelkurven in 1,3 m Schafthöhe (Vergleich der Einzelbäume innerhalb einer Baumart). Für die Verifizierung der Synchronität wurden die statistischen Prüfparameter *Gleichläufigkeit* (*Glk*), *Signaturgleichläufigkeit* (*SGlk*), *t*-Wert sowie der *Cross-Date-Index* (*CDI*) herangezogen (Eckstein & Bauch 1969; Baillie & Pilcher 1973; Rinn 2005). Eine Probe galt dann als ausreichend synchronisiert, wenn die *Glk* ≥ 60 %, der *t*-Wert $\geq 3,0$ und der *CDI* ≥ 20 aufwiesen und die *Signaturgleichläufigkeit* gegeben war (Näheres zu den genutzten Prüfparametern und Schwellenwerten siehe Kapitel 4.1 sowie z. B. Eckstein & Bauch 1969; Cook & Kairiūkštis 1990; Kaennel & Schweingruber 1995; Grundmann 2009; Dulamsuren *et al.* 2010; Speer 2010).

Um die klimatisch-bedingten Signale in den Jahrringen bzw. Radialzuwachsen zu erhöhen, wurden für die Analysen der Klima-Zuwachsbeziehungen (Kapitel 4.1–4.3) die niederfrequenten Schwankungen aus den Zuwachsreihen entfernt (Cook 1990; Campelo *et al.* 2007). Diese drücken sich in den Serien als langwellige Zuwachstrends aus, die primär durch biologische Alterungsprozesse in den Bäumen oder bestandesdynamische Prozesse hervorgerufen werden (Fritts 1976; Zang *et al.* 2012). Das **detrending** erfolgte anhand der Einzelserien der Radial-, Kreisflächen- und Volumenzuwächse innerhalb der Kollektive und wurde schrittweise mithilfe der R-Pakete *detrendR* (Campelo *et al.* 2012) und *dplR* (Bunn 2008) durchgeführt. Aus einer Reihe unterschiedlicher Standardisierungsverfahren (z. B. negativ exponentiell, kubische Splines, Kernel Methode, gleitende Mittelwerte) erwiesen sich gleitende Mittelwerte und flexible Splines als geeignete Methoden für vergleichende Analysen der baumartenspezifischen Wachstumstrends. Demnach wurden die Einzelserien mithilfe eines 5-jährigen gleitenden Mittelwerts (Kapitel 4.1) bzw. kubischen Splines mit 67 % der Serienlänge bei Frequenzschwellen von 50 % (Kapitel 4.2 und 4.3) normiert, indem die erfassten Zuwachswerte durch die kalkulierten Werte dividiert wurden (z. B. Dulamsuren *et al.* 2010; Campelo *et al.* 2012; Zang *et al.* 2012; Metz *et al.* 2016; Knutzen *et al.* 2017; Land *et al.* 2017). Im Ergebnis entstand ein dimensionsloser Indexwert (Zuwachs-Index), der um 1,0 schwankt und eine starke Varianzhomogenität zeigt (Cook & Peters 1997). Um jahrringübergreifende Einflüsse zu minimieren, wurde im zweiten Schritt mittels autoregressiver Modellierung die zeitliche Autokorrelation erster Ordnung auf Grundlage des Akaikes Informationskriteriums (AIC) aus den Einzelserien entfernt.

Schließlich wurden die rohen und standardisierten Zuwachsserien der unterschiedlichen Höhensektionen ($RI_{0,5} \dots RI_{29,3}$; $BAI_{0,5} \dots BAI_{29,3}$; VI_{TS} , VI_{LS} , VI_{US}) für dominante (Kraft 1+2) und

unterdrückte (Kraft 3+4) Individuen zu **baumartenspezifischen Standortchronologien** zusammengefasst (Tab. 3.3). Zur Mittelung der rohen Zuwachskurven wurde der arithmetische Mittelwert angewandt. Die Mittelung der standardisierten Residualserien erfolgte nach dem Verfahren des beidseitig gewichteten Mittels, das die Effekte von Ausreißern relativ zu ihrer Lage abgewichtet (Zang *et al.* 2011).

Tab. 3.3: Übersicht der erstellten Standortchronologien (n = 390 gesamt)

Baumart	Kraft	Zuwachsvariable und Höensektion		Chronologie (CRN)
<i>A. grandis</i>	Kraft 1+2	Radialzuwachs	RI _{0,5} ...RI _{29,3}	RAW
...	Kraft 3+4	Kreisflächenzuwachs	BAI _{0,5} ...BAI _{29,3}	RES
<i>T. heterophylla</i>		Volumenzuwachs	VI _{TS} , VI _{LS} , VI _{US}	
n	10	2	3	2

Kraft = soziale Stellung nach Kraft (1884), RAW = rohe Standortchronologie, RES = standardisierte Residualchronologie, n = Anzahl der untersuchten Gruppen

Zur **statistischen Charakterisierung der Chronologien** wurden die Prüfparameter *mean interseries correlation* (R_{bt} , arithmetischer Mittelwert aller Korrelationskoeffizienten zwischen unterschiedlichen Bäumen), das *effective chronology signal* (es , mit R_{wt} = arith. Mittelwert der Korrelationskoeffizienten innerhalb der Bäume und n_e = effektive Anzahl der Radialmessungen; Formel 3.2) und das Bestandessignal *expressed population signal* (eps , mit N = mittlere Anzahl der Bäume, Formel 3.3) für den Zeitraum 1985–2012 (Kapitel 4.1 und 4.3) bzw. 1998–2012 (Kapitel 4.2) mit einem gemeinsamen Zeitfenster der Einzelserien herangezogen. Der Parameter es ist ein Schätzwert zur Quantifizierung der gemeinsamen Signalstärke zwischen unterschiedlichen Individuen, wobei eine zulässige Stärke ab dem Schwellenwert 0,5 angegeben ist (Wigley *et al.* 1984; Brice *et al.* 2013; Buras 2017). Das eps kennzeichnet wie gut eine endliche Stichprobe von Zuwachsdaten die hypothetische Chronologie der Population (Grundgesamtheit) repräsentiert und wird zur Abschätzung der Zuverlässigkeit der Klimasignalstärke einer Chronologie aufgeführt. Bei Erreichen des Schwellenwertes von 0,85 wird von einer ausreichenden statistischen Qualität zur Analyse von Klimasignalen ausgegangen (Waldboth & Oberhuber 2009; Brice *et al.* 2013; Land *et al.* 2017). Zusätzlich wurde die *mittlere Sensitivität* (ms , mit y = Zuwachswert im Jahr i , Formel 3.4) als Maß zur Charakterisierung der Empfindlichkeit gegenüber externen Umwelteinflüssen (Fritts 1976) berechnet. Die ms erklärt die Stärke der Änderung zweier aufeinander folgender Zuwachswerte und beschreibt somit die interannuelle Variabilität innerhalb einer Chronologie (Fritts 1976; Beck 2007, 2011; Metz *et al.* 2016). Die Zusammenhänge zwischen den Zuwächsen aus unterschiedlichen Höensektionen wurden schließlich mithilfe des Pearson's Korrelationskoeffizienten berechnet (Chhin *et al.* 2010).

$$es = \frac{R_{bt}}{\left(\frac{R_{wt} + (1 - R_{wt})}{n_e} \right)} \quad (3.2)$$

$$eps = \frac{N \times es}{((N - 1) \times es + 1)} \quad (3.3)$$

$$ms = \frac{2}{n-1} \sum_{i=2}^i \frac{|y_i - y_{i-1}|}{y_i + y_{i-1}} \quad (3.4)$$

3.3 Klimadaten

Die in dieser Arbeit verwendeten Klimadaten stammen von der Klimastation „Wuppertal-Buchenhofen“ (Stations-ID 5717; 51°13' 28.02" N, 7°6' 15.84" E; 130 m ü. NN) des Deutschen Wetterdienstes (DWD 2015). Die Station befindet sich im Zentrum des Arboretums (maximale horizontale Entfernung zu den Untersuchungsflächen = 2300 m, vgl. Abb. 3.3) und spiegelt demnach die klimatischen Bedingungen der Untersuchungsbestände mit hoher Genauigkeit wider, sodass auf die Verwendung interpolierter Grid-Datensätze des DWD verzichtet wurde. Die klimatologischen Ausgangsdaten setzten sich aus den Klimaelementen mittlere, minimale und maximale Lufttemperatur, Niederschlagshöhe und Dampfdruck zusammen (DWD 2015). Sie standen in täglicher und monatlicher Auflösung als lückenlose Zeitserien für den gesamten Betrachtungszeitraum 1960–2014 am Standort Burgholz zur Verfügung und wurden zur Herleitung von insgesamt 11 Prädiktoren für den Zuwachs verwendet (Tab. 3.4; Näheres siehe Kapitel 4.2 und 4.3). Die Klima-Prädiktoren wurden für die Analyse der Trockenstresstoleranz und für die Klima-Zuwachsanalysen in 1- bis 6-monatige Zeitspannen aggregiert und umfassten die Zeitpunkte April bis Dezember des Vorjahres sowie Januar bis September des laufenden Wuchsjahres. Auf diese Weise konnte der monatliche und saisonale Klimaeinfluss zurückliegender Zeitpunkte auf den laufenden Baumzuwachs berücksichtigt werden. Zur Einstufung der baumartenspezifischen Empfindlichkeit gegenüber Trockenheit, Hitze und Frost wurden die Klima-Prädiktoren entsprechend ihres klimatologischen Ursprungs den Kriterien für Wasserverfügbarkeit, Hitze (hohe Temperatur) und Kälte (geringe Temperatur) zugeordnet (Tab. 3.4).

Tab. 3.4: Aufbereitete Klimadaten für die Klima-Zuwachsanalysen

Kategorie	Indikator für:	Bezeichnung	Prädiktor und Erklärung
<i>Wasserverfügbarkeit</i>	Trockenheitstoleranz und Wasserbedarf	prec dmi spei	Niederschlagssumme (mm) de Martonne Index standardisierter Evapotranspirations-Niederschlagsindex
<i>Temperatur</i>	Hitzetoleranz und Wärmebedarf	tavg tmax pet vpd sum _{Δt05} sum _{Δt10}	mittlere Temperatur (°C) maximale Temperatur (°C) potenzielle Evapotranspiration Wasserdampfsättigungsdefizit (hPa) Wärmesumme (> 5 °C) Wärmesumme (> 10 °C)
<i>Frost</i>	Kältetoleranz, Spätfrost-toleranz und Kältebedarf	nfr tmin	Anzahl Frostage (Tage mit tmin < 0° C) minimale Temperatur (°C)

3.4 Konkurrenzdaten

Bedingt durch die eingeschränkte Ressourcenverfügbarkeit für ein optimales Baumwachstum innerhalb eines Bestandes stehen einzelne Baumindividuen in gegenseitiger Konkurrenz (Pretzsch 2009). Mithilfe vorhandener Baum- und Bestandesvariablen konkurrierender Bäume lassen sich Maßzahlen (Konkurrenzindizes) zur Charakterisierung der Ressourcenverfügbarkeit und damit der Wuchsbedingungen des betrachteten Einzelbaumes herleiten (Pretzsch 2009). In der vorliegenden Studie wurden **positionsabhängige Konkurrenzindizes** berechnet, die die Entfernung zu den im Wettbewerb um Ressourcen stehenden Bäumen berücksichtigen. Zur Erfassung der einzelbaumorientierten Konkurrenzsituation wurden Probekreise mit einem Radius von 10 m um die entstandenen Baumstubben der gefälltten Untersuchungsbäume angelegt (Pretzsch 2009, Abb. 3.5). Als Konkurrenten galten dabei alle Bäume, deren Standpunkte (mit vollem Brusthöhendurchmesser, BHD) innerhalb der Probekreise lagen. Mit dem Felddaten-Erfassungssystem Field-Map (Field-Map Data Collector, Armor X10, Tschechien) und Vertex IV (Haglöf, Schweden) wurden die Parameter Baumart, BHD, Baumhöhe (Höhe) sowie Durchmesser und Entstehungszeitpunkt der Baumstubben (Zeitpunkte der Freistellungsmaßnahmen) der erfassten Konkurrenten aufgenommen. Die zeitliche Zuordnung der Baumstubben zu den unterschiedlichen Freistellungsmaßnahmen richtete sich dabei nach den aufgezeichneten Läu-terungs- und Durchforstungszeitpunkten der Anbaubücher (Näheres siehe Tab. 3.2) und wurde nach den Kriterien Zersetzungsgrad und Oberflächenbeschaffenheit (Suanjak 2008; Wozniowski & Diekmann 2009) beurteilt. Zusätzlich wurden die dreidimensionalen Stammfußkoordinaten der Ziel- und Konkurrenz-bäume (inkl. Baumstubben) erfasst, aus denen sich die Entfernung des Konkurrenten zum Zielbaum ableiten ließ. Die Aufnahme der Konkurrenzsituation erfolgte unmittelbar nach bzw. bis zu 10 Monate nach der Stammscheibenentnahme (Näheres siehe Tab. 4.4.a1).

Abb. 3.5: Schematische Darstellung der Probekreise zur Erfassung der Konkurrenzsituation. R = Probekreisradius.

3.5 GIS-Daten

Um die in den Untersuchungen (Kapitel 4) erörterten, baumartenspezifischen Reaktionspotenziale mit den wesentlichen geographischen und ökologischen Charakteristika der Baumarten in Beziehung setzen zu können, wurden GIS-basierte Daten zur Herleitung der Verbreitungs-

gebiete und ökologischen Amplituden verwendet. Für die Aufbereitung der **natürlichen Verbreitungsgebiete** der Untersuchungsbaumarten wurden die (chorologischen) Verbreitungskarten nach Little (1971, nordamerikanische Baumarten) und Caudullo *et al.* (2017, europäische Baumarten) verwendet (Abb. 2.3, 2.4). Die natürlichen Areale der ostasiatischen Baumarten wurden nach Leng *et al.* (2007), Kurata (1971) in Stephan & Liesebach (2000) und Hayashi (1960) in Kimura *et al.* (2014) mithilfe der GIS-Software QGIS (Version 2.18.25, QGIS Development Team 2018) georeferenziert (Abb. 2.2). Dabei wurden sowohl die Polygone als auch Einzelstandorte (*points*) von Einzelvorkommen und isolierten Einzelpopulationen einbezogen.

Die Berechnung der **ökologischen Amplituden** der Baumarten innerhalb der Verbreitungsgebiete erfolgte auf Grundlage der Geodaten der Bewaldungsfläche (Defries *et al.* 2000), des Topographiedatensatzes ETOP01 (Amante & Eakins 2009) sowie des Weltklimadatensatzes WorldClim (Version 2, Periode 1970–2000, Fick & Hijmans 2017). Nicht bewaldete Gebiete (*non-vegetated treecover*) wurden unter Zuordnung des generellen Blatt-Typs (*broadleaf*, *needleleaf*) aus den entsprechenden Verbreitungskarten herausgerechnet. Als Höhengrenze wurde die maximale Höhenverbreitung einer Baumart entsprechend der Literaturquellen angegeben (vgl. Kapitel 2). Die jährlichen mittleren Temperaturen und Niederschlagssummen (1970–2000) sowie die Topographiewerte wurden für die auf diese Weise zugeschnittenen Verbreitungskarten mithilfe des R-Paketes *raster* (Hijmans 2016) extrahiert (Abb. 5.3).

3.6 Statistischen Auswertungen

Die statistischen Methoden der einzelnen Untersuchungen umfassten im Wesentlichen Korrelations- und Regressionsanalysen, Varianzanalysen und Zeitreihenanalysen. Für die methodischen Details sei auf die entsprechende Studie (Kapitel 4.1–4.4) verwiesen. Die vorbereitende STUDIE 1 beschränkte sich auf die drei ostasiatischen Baumarten *B. maximowicziana*, *C. japonica* und *M. glyptostroboides* und diente der Evaluierung der methodischen Ansätze bei der Auswertung baumartenspezifischer Reaktionsmuster. Aufgrund unzureichender Klimasignale in den Zuwachsdaten (*eps*; Näheres siehe Kapitel 5.1, 5.2) und kurzer Zeitreihen in den oberen Stammsektionen, wurde der *A. grandis*-Bestand von den Untersuchungen der Trockenheitstoleranz (STUDIE 2) und Klima-Zuwachsanalysen (STUDIE 3) ausgeklammert. Da sich die Baumstubben in dem *C. japonica*-Mischbestand nicht eindeutig der Baumart zuordnen ließen, wurde *C. japonica* von den Untersuchungen der Konkurrenz-Zuwachsreaktion (STUDIE 4) ausgeschlossen.

4

4 UNTERSUCHUNGEN

ÜBERSICHT DER STUDIEN:

- 4.1 STUDIE 1: Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrhein-westfälischen Standort unter Klimaaspekten; *Forstarchiv* (2015) **86**, 123–138
- 4.2 STUDIE 2: Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany; *Agricultural and Forest Meteorology* (2018), **256–257**, 431–444
- 4.3 STUDIE 3: Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach; *European Journal of Forest Research* (submitted)
- 4.4 STUDIE 4: Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen; *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* (2018), **189**(3/4), 57–87

species	avg Rs	cv
ts	0.77	0.19
ca	0.74	0.08
th	0.72	0.01
fa	0.72	0.17
me	0.70	0.07
be	0.69	0.13
ee	0.65	0.10

4.1 Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrhein-westfälischen Standort unter Klimaaspekten

Hoffmann N, Leder B, Vor T¹

Forstarchiv (2015) **86**, 123–138, doi: 10.4432/0300-4112-86-123

HIGHLIGHTS DER STUDIE 1:

- **Hohe Zuwachspotenziale** (Ertragsleistungen) der ostasiatischen Baumarten
- *B. maximowicziana* und *M. glyptostroboides* weisen eine **hohe Resistenz** gegenüber Trockenstress im Jahr 2003 auf; *C. japonica* zeigt die **höchste Erholungskraft** und Resilienz
- **Unterständige Bäume** weisen eine **geringere Trockenstressreaktion** im Vergleich mit dominanten Individuen auf
- Geringer Informationsgewinn mithilfe der **Weiserjahanalysen**
- Die Verlinkung zur Konkurrenzsituation ist notwendig, um **Freistellungsreaktionen** zu evaluieren

¹ Nils Hoffmann war für die Erarbeitung des Studiendesigns, die Datenaufnahme und -auswertung, Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Bertram Leder lieferte zusätzliche standort- und bestandesspezifische Informationen. Torsten Vor unterstützte die Datenauswertung, Interpretation der Ergebnisse und die Manuskripterstellung.

Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf nordrhein-westfälischem Standort unter Klimaaspekten

Nils Hoffmann¹, Bertram Leder² und Torsten Vor¹

¹ Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Deutschland

² Schwerpunkt Waldbau und Forstvermehrungsgut, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Obereimer 13, 59821 Arnsberg, Deutschland

Korrespondenzadresse: nhoffma@gwdg.de

Kurzfassung

In jüngster Vergangenheit wurde die Diskussion um die Etablierung und Eignung nichtheimischer Baumarten zur Minderung des forstbetrieblichen Risikos aufgrund der Klimaveränderungen neu entfacht. Vielerorts erschwert das Fehlen generationsüberdauernder Versuchsanbauten die Selektion geeigneter fremdländischer Baumarten und stellt die Forstbetriebe und Waldbesitzer vor neue Herausforderungen. Um die Anpassungsfähigkeit an extremer werdende Witterungsereignisse besser beurteilen zu können, wurde auf Basis dendrochronologischer Zuwachsanalysen das Wachstum der Baumarten *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* aus dem ostasiatischen Raum auf Versuchsflächen des Arboretums Burgholz in Nordrhein-Westfalen untersucht. Anhand entnommener Stammscheiben der 34- bis 39-jährigen Bäume wurden in Abhängigkeit von der sozialen Stellung die jährlichen Radial- und Grundflächenzuwächse ermittelt und baumartenspezifische Standortchronologien erstellt. Weiterhin wurde mithilfe hergeleiteter Indizes die Zuwachsreaktion auf Trockenheit analysiert und das kurzfristige Wuchsverhalten auf Freistellungen beurteilt. Den Zuwachsverläufen zufolge konnten die Baumarten unter den derzeitigen klimatischen Verhältnissen auf den untersuchten Standorten als außerordentlich schnellwachsend und wuchskräftig eingestuft werden. *B. maximowicziana* und *C. japonica* zeigten eine frühe Zuwachskulmination innerhalb der ersten 5 bis 15 Jahre, während *M. glyptostroboides* zeitlich verzögert nach etwa 20 bis 25 Jahren die absolut stärksten jährlichen Zuwächse aufwies. Den Arten konnte ein mäßiges bis hohes Resilienz-Vermögen gegenüber der Sommertrockenheit 2003 zugeschrieben werden, wobei baumartenspezifische, signifikant unterschiedliche Reaktionsmuster festgestellt wurden. Während *B. maximowicziana* und *M. glyptostroboides* eine hohe Resistenz gegenüber Trockenstress aufzeigten, ließ sich für *C. japonica* eine überdurchschnittlich hohe Erholungsreaktion beobachten. Unter Berücksichtigung des abnehmenden altersbedingten Wuchstrends wurde das anfängliche Wuchsniveau nach dem Trockenstress bereits nach ein (*C. japonica*, *B. maximowicziana*) oder zwei (*M. glyptostroboides*) Jahren wieder erreicht. Tendenziell konnte an den dominanten Individuen von *C. japonica* und *M. glyptostroboides* eine höhere Sensitivität auf sich jährlich ändernde Umweltbedingungen als bei unterständigen Bäumen beobachtet werden, wohingegen dominante Maximowicz-Birken weniger empfindlich reagierten. Weiserjhranalysen konnten darüber hinaus belegen, dass das

Zuwachsverhalten stark baumartenspezifisch geprägt ist und *B. maximowicziana* und *C. japonica* unterschiedlich auf Freistellungen reagieren. Den betrachteten Baumarten können insgesamt eine ertrags- und wertsteigernde Bedeutung sowie erhöhte Klimatoleranz zugeschrieben werden.

Schlüsselwörter: Fremdländische Baumarten, *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, Dendrochronologie, Zuwachsanalysen

Abstract

In view of reducing possible risks in forests related to the anthropogenic climate change, the establishment and suitability of non-native tree species for German forests has been an ongoing discussion. Since experimental studies over more than one tree generation are lacking in many regions the selection of appropriate species is complicated. This poses a problem for forest owners, managers and companies. In order to evaluate the adaptability of non-native species to more frequent extreme weather conditions, dendrochronological analyses were applied to identify growth patterns of *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, and *Metasequoia glyptostroboides* (with natural range in eastern Asia) at experimental sites in the Arboretum Burgholz in North Rhine-Westphalia. Based on stem discs of the 34 to 39 year old trees, species-specific site chronologies were derived and annual radial and basal area increments were analyzed as a function of the social stand position. Deduced response indices were applied to determine growth response to drought and short-term response to tending measures. Increment curves revealed the markedly fast growth and high yield of the tree species under the current site and climatic conditions. The curves indicated an early growth culmination between the first 5 to 15 years for *B. maximowicziana* and *C. japonica*, while *M. glyptostroboides* showed the absolute highest radial increments after 20 to 25 years. The resilience to the drought year 2003 could be classified as moderate to semi high and species-specific, significant response patterns were detected. For *B. maximowicziana* and *M. glyptostroboides* a high resistance to drought could be observed. In contrast, *C. japonica* showed a fast recovery after a strong growth decline in the drought year. The initial increment levels were regained after one (*B. maximowicziana*, *C. japonica*) or two (*M. glyptostroboides*) years, considering age-related growth reductions. Dominant individuals of the species *C. japonica* and *M. glyptostroboides* generally showed a higher sensitivity to varying environmental conditions, when compared with suppressed trees. In contrast, lower sensitivity was observed at dominant individuals of *B. maximowicziana*. In addition, analysis of pointer years and years after tending measures could reveal tree species-specific growth behavior. We conclude that the considered tree species are potentially adequately profitable, valuable and climate tolerant in our study region.

Key words: Exotic tree species, *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, dendrochronology, growth analysis

Einleitung

Die Forstwirtschaft erfährt seit jüngster Vergangenheit neue Impulse zur Evaluierung von Anpassungsstrategien, um den ökonomischen und ökologischen Folgen des Klimawandels gerecht zu werden (z. B. Schölch et al. 2010b, Kölling 2013). Neuesten Klimaprojektionen zufolge ist von einem Anstieg der globalen Oberflächentemperatur von 1,1–3,1 °C bis zum Ende des 21. Jahrhunderts bezogen auf den Zeitraum 1986–2005 bei bereits mittleren Szenarien (RCP4.5 und RCP6.0; *Representative Concentration Pathways* (RCP) = Szenarien zur Beschreibung des Ausmaßes der globalen Erwärmung und der Niederschlagssituation) auszugehen (IPCC 2013). Auf bundes- und landesweiter Ebene prognostizieren hoch auflösende, regionale Klimamodelle (z. B. WETTREG, REMO oder STAR) großflächige Niederschlagsrückgänge innerhalb der Vegetationsperiode sowie die Häufung und Intensivierung von Extremereignissen wie Dürreperioden, Starkniederschläge und Stürme (Roeckner et al. 2006, Jacob et al. 2008, Reif et al. 2009), wodurch neuartige, schwer abschätzbare Standorteigenschaften und Konkurrenzbedingungen zwischen verschiedenen Baumarten geschaffen werden (Bolte und Ibisch 2007, Brang et al. 2008). Insgesamt ist von einer Veränderung biotischer und abiotischer Schad- und Resistenzpotenziale mit eintretenden Sekundärschäden auszugehen (Otto 1993, Borchert 2004, Engesser et al. 2008), die für forstwirtschaftlich bedeutsame Baumarten (z. B. Fichte, Buche) eine Erhöhung des Anbaurisikos aufgrund steigender Mortalitätsraten mit sich bringen kann (Schmiedinger et al. 2009, Allen et al. 2010).

Die gezielte Baumartenmischung und Umgestaltung von Rein- in Mischbestände bietet nicht nur für heimische Nutzholzarten vielversprechende Optionen zur Stabilisierung und Anpassung der Wälder. Zunehmend geraten fremdländische Baumarten in den Fokus und fließen seit Ende der 1990er Jahre intensiv in die Entwicklung klimaorientierter Waldbaustrategien ein (Brang et al. 2008, Spathelf et al. 2008, Schölch et al. 2010b). Der Kerngedanke dabei ist, den Anbauerfolg mit solchen Baumarten zu erhöhen, die bereits an die zu erwartenden Umweltveränderungen angepasst sind und in entsprechenden Klimabereichen der Erde positive Eigenschaften (z. B. Trockenheitsresistenz, Anpassung an Extremstandorte) gezeigt haben (Bachmann et al. 2009). Die standortgemäße Baumartenvielfalt bietet einerseits die Chance der waldbaulichen Risikostreuung (Bolte et al. 2008), zum anderen lassen sich die Zuwachspotenziale der Wälder (Volumen- und Biomasseproduktion, Wert- und Ertragsleistungen) steigern (Kölling 2013) und unter Umständen die Biodiversität in den eher artenarmen europäischen Wäldern erhöhen (Schölch et al. 2010b). Allerdings erschweren die Unsicherheiten der Klimaprojektionen und unerwünschter Nebenwirkungen auf die Umwelt (Schmiedinger et al. 2009) sowie das Fehlen generationsüberdauernder Versuchsanbauten die Auswahl geeigneter fremdländischer Baumarten und stellen die Forstbetriebe und Waldbesitzer vor neue Herausforderungen (Brang et al. 2008, Bachmann et al. 2009). Außerdem sind einige Anbauoptionen auch hinsichtlich möglicher Invasivitätserscheinungen (Verdrängung heimischer Arten durch Neobiota) mit Risiken behaftet (Kowarik und Starfinger 2002, Nehring et al. 2013, Schölch 2013), was die Etablierungsmöglichkeiten bzw. Baumartenwahl zu einem anspruchsvollen Kalkül machen. Neue quantitative,

aber auch qualitative Ergebnisse zur Evaluierung der forstbetrieblichen Leistungsfähigkeit und Anbauwürdigkeit fremdländischer Baumarten sind daher notwendig (z. B. Schölch et al. 2010a).

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt konnte noch nicht hinreichend geklärt werden, in welchem Ausmaß die heimischen und fremdländischen Baumarten auf die raschen Klimaveränderungen reagieren werden (Biermayer 2008, Kölling et al. 2009c). Allerdings existieren anwenderfreundliche, baumartenspezifische Abschätzungen der Klimarisiken (z. B. Klimahüllenanalysen, Klimarisikokarten, stratifizierte Drei-Filter-Verfahren), um daraus klimagerechte Anbaueignungen abzuleiten (Kölling et al. 2009a, Kölling et al. 2009b, Schmiedinger et al. 2009).

Ein zielgerichtetes und kosteneffizientes Instrument im zeitgemäßen Waldmanagement ist die Zuwachsanalyse auf dendrochronologischer Grundlage (Bräker und Rigling 2004). Auf Basis von Jahrringbreiten lassen sich sowohl auf Einzelbaum- als auch auf Bestandesebene baumartenspezifische Kennwerte und funktionale Zusammenhänge zur Beschreibung der Stammqualität, Produktivität, Altersstruktur, Bestandesstabilität, Walddynamik und -entwicklung sowie der Reaktionsfähigkeit auf variierende Umweltparameter und waldbauliche Maßnahmen ableiten (Schweingruber 1983, 2007, Speer 2010). Die Jahrringbildung erfolgt aufgrund der Variationen der intra- und interannuellen Aktivität des kambialen Wuchsgewebes (Hinckley und Lassoie 1981, Wagenführ 1999, Schweingruber 2001) und steht dabei in starker Abhängigkeit von variierenden und saisonalen klimatischen (Niederschlag, Temperatur, Photoperiode, Luftfeuchtigkeit), baumaltersbedingten sowie endogenen und exogenen Einflüssen (Riemer 1994, Worbes et al. 2003, Ivković et al. 2013). Jahrringe eignen sich demnach als Indikatoren für vergangene Klima- und Umweltgegebenheiten und lassen sich retrospektiv zur Informationsgewinnung, Rekonstruktion und Archivierung des Reaktionsvermögens auf umweltbedingte Stressfaktoren nutzen (Schweingruber 1993, Zang et al. 2011). Aus waldbaulicher Sicht verfolgt die Analyse des jährlichen Radial- und Durchmesser- bzw. Grundflächenzuwachs das Ziel, Entscheidungshilfen für forstliche Behandlungsmaßnahmen zu entwickeln (Bräker und Rigling 2004, Speer 2010). Das Verfahren eignet sich daher zur Erarbeitung von Baumartenempfehlungen unter variablen Umweltgegebenheiten. Auf diese Art konnten bereits altersabhängige, baumarten- und konkurrenzspezifische Gefährdungs- und Anpassungspotenziale für zukünftige Klimazustände (z. B. Resistenz und Resilienz gegenüber Sommertrockenheit) entwickelt werden, die sich die Zusammenhänge zwischen Baumwachstum und Klima zunutze machten (z. B. Lloret et al. 2011, Zang et al. 2011, Sohn et al. 2012, Pretzsch et al. 2013).

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung soll eine zuwachsanalytische Bewertung ausgewählter fremdländischer Baumarten mit ähnlichem Herkunftsgebiet anhand dendrochronologischer Methoden abgegeben werden. Nach den Empfehlungen der AG Gastbaumarten, einem Zusammenschluss von Wissenschaftlern der Sektion Waldbau im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten (DVFFA) zur Dokumentation des Wissens der Anbaueignungen fremdländischer Baumarten (vgl. www.waldwissen.net), wird die Auswahl eines geeigneten Baumartenpools nach folgenden Kriterien vorgeschlagen: Massenleistung, Wertleistung, Anpassungspotenzial, Anfälligkeit, Verjüngung und Ausbreitung. Für die analytische Gegenüberstellung

wurden die darauf abgestimmten Baumarten *Betula maximowicziana* REGEL (Lindenblättrige Birke), *Cryptomeria japonica* (THUNB. EX L. F.) D.DON (Japanische Sichelanne) und *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG (Urweltmammutbaum) gewählt, die einheitlich dem ostasiatischen Raum entstammen (Hayashi 1951, Stephan und Liesebach 2000, LePage et al. 2005).

Gegenwärtig existieren nur wenige dendrochronologische Untersuchungen zu den genannten Arten oder sie begrenzen sich auf Gebiete nahe ihrer Herkunftsregionen. Auch fehlt es im deutschsprachigen Raum vielerorts an geeigneten Versuchsanbauten, aus denen das Zuwachsverhalten auf witterungsbedingte Faktoren abgeleitet werden kann. Allen untersuchten Arten wird ein starkes Jugendwachstum mit entsprechend hoher Durchmesser- und Höhenentwicklung unterstellt (LÖLF NRW 1986, Liesebach 2000, Williams 2005).

In den nordrhein-westfälischen Anbauten zeigt sich die Lindenblättrige Birke (*B. maximowicziana*) als frosthart und relativ schattenverträglich. Sie ist verglichen mit heimischen Birken unempfindlicher gegenüber Trockenheit und Schneedruck (LÖLF NRW 1983, Faust 2011, Leder und Tennhoff 2015), wodurch eine große Klimaamplitude erreicht werden kann (Stephan und Liesebach 2000). In ihrem Heimatland wurde allerdings eine nur mäßige Toleranz gegenüber Trockenheit festgestellt (Koike und Sakagami 1985 in Ohno et al. 2009, Ranney et al. 1991). Nach dem derzeitigen Sachstand liegen keine dendrochronologischen Studien zu *B. maximowicziana* vor.

Im Gegensatz dazu wurde in Japan bereits Ende der 1920er Jahre begonnen, die Jahrringbreitenabfolgen der langlebigen Sichelanne (*C. japonica*) zu dokumentieren (Kojo 1987). Die dendroklimatologisch-ausgerichteten Studien liegen allerdings häufig nur in japanischer oder koreanischer Sprache vor. Einige Untersuchungen beschreiben *C. japonica* als wuchskräftige und, in Abhängigkeit des Standortes, überwiegend klimasensitive Baumart (z. B. Minato et al. 1989, Luong et al. 2013, Dobner et al. 2014, Son et al. 2014). Dürreschäden traten in Japan als Folge von Frostdrockenheit im Spätwinter auf, wohingegen Sommertrockenheit gut überstanden wurde (LÖLF NRW 1986). Auch in den Versuchsanbauten Nordrhein-Westfalens zeichnet sich die feuchtigkeitsliebende Lichtbaumart durch ihre hohe Anpassungsfähigkeit gegenüber variierenden Klimafaktoren aus (Landesbetrieb Wald und Holz NRW 2009).

Der sommergrüne Urweltmammutbaum (*M. glyptostroboides*) wird physiologischen Erhebungen zufolge als insgesamt klimatolerante Baumart charakterisiert (Vann 2005), wobei außerhalb seines natürlichen Areals stark unterschiedliche Niederschlags- und Temperaturbereiche besiedelt werden (Shen 1994). Die limitierenden Faktoren scheinen in europäischen Anbaugebieten zum einen die Wasserverfügbarkeit innerhalb der Vegetationsperiode (Williams 2005), und zum anderen die Frostempfindlichkeit im Frühjahr zu sein (Shen 1994). In der dendrochronologischen Studie von Wilczyński et al. (2014) konnten für einen Standort in Südpolen an 40-jährigen Metasequoien hohe und homogene Zuwachsraten festgestellt und hoch signifikante Sensitivitäten gegenüber Temperatur und Niederschlag im Frühling und Herbst ermittelt werden.

Mit der vorliegenden Untersuchung soll ein wesentlicher Beitrag dazu geleistet werden, das generelle Wachstumsverhalten und die Reaktionsfähigkeit auf Trockenheit und Freistellungen der

ausgewählten fremdländischen Baumarten mit potentieller Anbauwürdigkeit (AG Gastbaumarten) auf einem Standort in Nordrhein-Westfalen durch dendrochronologische Jahrringanalysen zu evaluieren. Folgende Fragestellungen stehen dabei im Vordergrund:

- Wie unterscheiden sich die Baumarten *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* grundsätzlich in ihrem Radial- und Grundflächenzuwachs-verlauf hinsichtlich Entwicklung, Kulmination und Ausprägungsstärke?
- Wie reagieren die Baumarten auf Trockenheit und Freistellungen; sind dabei baumartentypische Reaktionsmuster auf Trockenstress hinsichtlich Resistenz, Resilienz und Erholung zu erkennen?
- Wie und in welchem Ausmaß wirkt sich die soziale Stellung im Bestand auf den Zuwachsverlauf, die Sensitivität und Reaktionsfähigkeit auf Witterungseinflüsse aus; sind dabei baumartenspezifische Unterschiede zu erkennen?

Material und Methoden

Standort und Untersuchungsbestände

Die Untersuchungen wurden im Arboretum Burgholz im Wuppertaler Stadtgebiet des Rheinischen Schiefergebirges in Nordrhein-Westfalen durchgeführt. Der Standort ist geprägt durch frische Braunerden mit mäßiger Nährstoffversorgung und feinsandig-schluffigem (*B. maximowicziana*, *M. glyptostroboides*) bis schwach steinigem (*C. japonica*) Lehm, auf denen sich moderartige Auflagehorizonte gebildet haben. Als Teil des Staatsforstes Burgholz (Regionalforstamt Rhein-Sieg-Erft, Forstbetriebsbezirk Großgrimberg) zeichnet sich das Arboretum mit jährlichen Durchschnittstemperaturen von 8,5 bis 9 °C und hohen Niederschlagssummen (1100–1200 mm pro Jahr) durch ein deutlich atlantisches Klima aus. Die milden Wintertemperaturen (1,3 °C) und langen, niederschlagsreichen Vegetationszeiten (160 Tage) betonen die für Waldwachstum insgesamt günstigen Klimaverhältnisse (Landesbetrieb Wald und Holz NRW 2009).

Insgesamt weisen alle untersuchten Bestände vergleichbare Standorteigenschaften auf und liegen mit einer maximalen horizontalen Entfernung von 530 m unmittelbar nebeneinander. In den Jahren 1984, 1986, 1993 und 2000 wurden im *Betula*-Bestand forstliche Eingriffe (Läuterungen bzw. Durchforstung) durchgeführt. Im Mischbestand von *C. japonica* wurden in den Jahren 1986, 1989 und 2000 forstliche Maßnahmen vorgenommen. Weitere Bestandesmerkmale sind Tabelle 4.1.1 zu entnehmen.

Die Klimadaten stammen von der dem Arboretum Burgholz nächstgelegenen Klimastation Wuppertal-Buchenhofen des Deutschen Wetterdienstes (DWD, 51° 13.467'N, 7° 6.264'E, 130 m ü. NN, Entfernung zu den Untersuchungsflächen maximal 760 m) (Abb. 4.1.1, DWD 2014). Anhand der Witterungsverläufe des Wuchszeitraumes konnten für das Jahr 2003 deutlich reduzierte Niederschlagsverhältnisse bei gleichzeitig überdurchschnittlich erhöhten Temperaturen in der Vegetationszeit (April bis September) festgestellt werden.

Tab. 4.1.1: Basisdaten der Untersuchungsbestände (Stand: 2013)
General Information of the study stands (Date: 2013)

	<i>B. maximowicziana</i>	<i>C. japonica</i>	<i>M. glyptostroboides</i>
Koordinaten	51° 13.175'N, 7° 5.919'E	51° 13.076'N, 7° 6.056'E	51° 13.084'N, 7° 6.346'E
Flächengröße [ha]	0,55	2,51	1,40
Höhe ü. NN [m]	220	230	130
Exposition	NO–O	NO–SO	O–NO
Alter/Durchmischung	39-j. Reinbestand	35–39-j Mischbestand ¹	34–37-j. Reinbestand
Pflanzverband [m ²]	1,5 x 1,5	1,8 x 1,8	2,0 x 3,0
Stammzahl [n ha ⁻¹]	607	459	613
Grundfläche [m ² ha ⁻¹]	22,6	33,3	47,3
Forstliche Maßnahmen ²	1984 (L), 1986 (L), 1993 (L), 2000 (D)	1986 (L), 1989 (L), 2000 (D)	-

¹ Mischbestand aus *Picea abies*, *Betula japonica* und *Chamaecyparis obtusa* unter zum Teil lichtem Schirm von 70-jähriger *Larix kaempferi*. Durchmischungsanteil *C. japonica* > 60 %

² Forstliche Eingriffe in Form mechanischer Lässerungen (L) bzw. Durchforstungen (D)

Abb. 4.1.1: Niederschlagssummen (Balken) und mittlere Lufttemperatur (Dreiecke) innerhalb der Vegetationsperiode im Zeitraum 1977–2012. Das 36-jährige Mittel im April bis September ist durch die gepunktete (Niederschlagssumme) bzw. gestrichelte (Lufttemperatur) Linie gekennzeichnet. Das Sonnensymbol markiert das Trockenjahr 2003.

Precipitation sums (bars) and mean air temperature (triangles) during the growing season for the period 1977–2012. The 36-year average in April to September is reflected by the dotted (precipitation sum) resp. dashed (air temperature) line. The sun symbol marks the drought year 2003.

Datenaufnahme und Probenaufbereitung

Die Auswahl der Probestämme erfolgte an vitalen, unbeschädigten Individuen aus 4 unterschiedlichen sozialen Stellungen (Kraft'sche Klassen [Kraft], Kraft 1884). Entsprechend eines Gradienten zunehmender Konkurrenz wurden je Baumart herrschende und mitherrschende (Kraft 1 und 2) Bäume als „dominantes“ Kollektiv zusammengefasst, zwischenständige und unterdrückte (Kraft 3 und 4) Individuen bildeten die „beherrschte“ Untersuchungseinheit (Tab.

4.1.2). Die Stammscheibenentnahme erfolgte in 1,3 m Schafthöhe am liegenden Stamm und wurde bei *B. maximowicziana* bzw. *C. japonica* am 30.07.–01.08.2013 und bei *M. glyptostroboides* in dem Zeitraum 19.11.–20.11.2013 durchgeführt. Die getrockneten Stammscheiben wurden auf ihrer stammfußausgerichteten Querschnittsfläche bis zu einer Feinheit von 1000K (Korngröße) plan- und feingeschliffen und mit einer Auflösung von 1200 dpi eingescannt (Flachbettscanner A3 2400S, Mustek). Die Vermessung des jährlichen Radialzuwachses erfolgte mithilfe der Software LignoVision (Version 1.38e, Rinntech e.K., Heidelberg, Deutschland) entlang der radialen Messpfade (4 Haupthimmelsrichtungen N–O–S–W) vom Mark ausgehend auf eine Genauigkeit von 0,01 mm (Rinn 2006). Traten entlang eines Pfades messungsbeeinflussende Wuchsmerkmale wie Äste, Risse und Spannrückigkeit im Holzquerschnitt zum Vorschein, wurde der Radius versetzt neben diesen Holzfehlern angelegt bzw. einheitlich im Uhrzeigersinn die nächstgelegene, eingezeichnete Himmelsrichtung (NO–SO–SW–NW) vermessen.

Tab. 4.1.2: Basisdaten der Untersuchungsbäume
General information of the study trees

Baumart	Kraft	n	BHD [cm]			Höhe [m]		
			min	<i>mw</i>	max	min	<i>mw</i>	max
<i>Betula maximowicziana</i>	1+2	6	22,3	25,3 ± 1,9	26,9	21,3	23,7 ± 1,6	26,0
	3+4	7	10,7	15,9 ± 2,9	19,3	16,5	20,6 ± 2,0	22,3
<i>Cryptomeria japonica</i>	1+2	8	24,9	32,4 ± 4,4	38,9	19,2	21,6 ± 1,8	24,5
	3+4	6	9,5	19,3 ± 7,5	25,3	9,8	16,0 ± 4,8	20,5
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	1+2	9	28,0	33,9 ± 5,3	42,8	21,3	22,8 ± 1,3	25,4
	3+4	6	9,0	15,3 ± 4,6	20,5	11,4	16,5 ± 3,9	22,0

Kraft = Kraft'sche Klasse, n = Anzahl der Bäume, BHD = Brusthöhendurchmesser, min = Minimum, max = Maximum, *mw* = Mittelwert und Standardabweichung

Bei der Zuwachsvermessung wurden differenzierbare holzanatomische Merkmale aufgedeckt, die als Zuwachsreaktion infolge kambialer Aktivitätsschwankungen innerhalb eines oder mehrerer Jahre sichtbar wurden. Sie äußerten sich in ihrer Ausprägung und Häufigkeit stark baumartenspezifisch, wobei fehlende und falsche Jahrringe (Scheinjahrringe) in zunehmender Anzahl mit Abnahme der sozialen Stellung auftraten. Auskeilende Jahrringe und Überwallungsbereiche konnten häufig in den Jahren 2010 und 2011 infolge eines Waldbrandes (Bodenfeuer) im *Cryptomeria*-Bestand beobachtet werden.

Synchronisation der Jahrringdaten und Bildung von Standortchronologien

Die Synchronisation und Datierung der Zuwachszeitreihen (= Crossdating) wurde auf Grundlage der statistischen Prüfparameter Gleichläufigkeit (*G/k*), *t*-Wert und Cross-Date-Index (*CDI*) mithilfe der TSAP-Software (TSAP-Win professional 4.68e Rinntech e.K., Heidelberg, Deutschland) durchgeführt (Eckstein und Bauch 1969, Baillie und Pilcher 1973, Rinn 2012). Die Gleichläufigkeit beschreibt, wie häufig ein Intervall zweier aufeinander folgender Jahre (*i* und *j*) die gleiche Tendenz (zunehmend, abnehmend oder gleichbleibend) zwischen zwei Jahrringmessreihen (Einzelmesswerte *x* und *y*) aufweist (Eckstein und Bauch 1969, Schweingruber 1983). Der verteilungsbasierte *t*-Wert nach Baillie und Pilcher überprüft die Signifikanz der

Korrelationskoeffizienten (r) zwischen zwei Messreihen (= Kreuzkorrelation), die zuvor mit dem 5-jährigen Mittelwert geglättet und logarithmiert wurden (Baillie und Pilcher, 1973). Ein hoher t -Wert erklärt eine hohe Korrelation des Kurvenpaars, wobei n die Anzahl der überlappenden Jahre beschreibt. Mit dem Cross-Date-Index werden die Eigenschaften der Gleichläufigkeit und des t -Wertes verknüpft und liefern somit einen aussagekräftigen Datierungsindex. G beschreibt einen kombinierten Wert auf Grundlage der Gleichläufigkeitsberechnungen, während T die t -Werte nach Baillie und Pilcher bzw. nach Holstein miteinander vereint (Rinn 2012):

$$Glk = \sum (x_{ij} = y_{ij}) [\%] \quad (4.1.1)$$

$$t - \text{Wert} = \frac{r \sqrt{n-2}}{\sqrt{(1-r)^2}} \quad (4.1.2)$$

$$CDI = \frac{\left(G - 50 + 50 \times \sqrt{\frac{\text{Überlappung}}{\text{max. Überlappung}}} \right) \times T}{10} \quad (4.1.3)$$

Um exzentrisches Wachstum oder starke Spannrückigkeit innerhalb einer Baumscheibe auszugleichen, wurden die Einzelserien zu einer Stammscheibenmittelkurve (Mittelkurve) zusammengeführt und die Markbereiche sowie die ersten nicht voll ausgebildeten Jahrringe einer Kurve eliminiert. Da eine hinreichend unabhängige Referenzchronologie (Masterchronologie) der zu untersuchten Baumarten des Standortes nicht zur Verfügung stand, wurden eigene Referenzkurven nach dem *leave-one-out* – Prinzip, d. h. die arithmetische Mittelung der jeweils übrigen Jahrringfolgen unter Ausschluss der zu untersuchenden Serie, gebildet (Bunn 2010). Die statistische Synchronitätsprüfung erfolgte anschließend anhand der Einzelserie bzw. Mittelkurve und der entsprechenden Referenzkurve. Eine Probe galt dann als ausreichend synchronisiert, wenn die $Glk \geq 65 \%$, der t -Wert $\geq 3,5$ und der CDI mindestens 20 aufwiesen (Kaennel und Schweingruber 1995, Dulamsuren et al. 2010, Mölder et al. 2011). Auf diese Weise wurde zunächst die Synchronität innerhalb einer Stammscheibe (Vergleich der Radialrichtungen) und anschließend zwischen den Individuen einer Baumart (Vergleich der Einzelbäume) überprüft. Nach Erfüllung der Prüfkriterien wurden die Mittelkurven über den arithmetischen Mittelwert zu den Standortchronologien entsprechend der Kraft'schen Klassen zusammengeführt.

Nach einer statistischen Kontrolle des Flächenberechnungsverfahrens in Abhängigkeit von der radialen Messrichtung und dem Mittelungsverfahren (arithmetisch, geometrisch, quadratisch) (Smaltschinski 1986), wurde der jährliche Grundflächenzuwachs (FZ_i) im Jahr i auf der gängigen Berechnungsgrundlage mit dem arithmetischen Mittelwert der 4 Radian (R) entlang der Haupthimmelsrichtungen errechnet (Worbes et al. 1995):

$$FZ_i = \pi R_i^2 - \pi R_{i-1}^2 \quad (4.1.4)$$

Die Radial- und Grundflächenzuwächse der Standortchronologien wurden mithilfe der 2-faktoriellen Two-Way ANOVA auf ihre Varianzunterschiede hinsichtlich der Faktoren Baumart

und Kraft'schen Klasse unter Zuhilfenahme der Statistiksoftware SigmaPlot (Version 12.0, Systat Software, Inc., 2014) überprüft.

Standardisierung der Jahrringdaten

Um die klimatisch-bedingten Signale in den Jahrringen zu erhöhen, wurden die niederfrequenten Schwankungen aus den Zuwachsreihen entfernt (Cook 1990, Campelo et al. 2007). Diese drücken sich in den Serien als langwellige Zuwachstrends aus, die primär durch biologische Alterungsprozesse in den Bäumen oder bestandesdynamische Prozesse hervorgerufen werden (Oberhuber und Mayr 1998, Zang et al. 2012). Die Standardisierung erfolgte anhand der Einzelserien der Grundflächenzuwächse innerhalb der Kollektive und wurde schrittweise mithilfe der Packages *detrendeR* (Campelo et al. 2012) und *dp/R* (Bunn 2008) der Statistik-Software R (Version 3.1.2, R Development Core Team, 2014) sowie TSAP (Rinn 2012) durchgeführt. Im ersten Schritt wurden die Einzelserien mit einem 5-jährigen gleitenden Mittelwert normiert, indem die erfassten Zuwachswerte durch die kalkulierten Werte der Mittelwertfunktion dividiert wurden (Dulamsuren et al. 2010, Campelo et al. 2012, Anchukaitis et al. 2013). Im Ergebnis entstand ein dimensionsloser Indexwert (Zuwachs-Index I_{std}), der um 1,0 schwankt und eine starke Varianzhomogenität zeigt (Cook und Peters 1997). Um jahrringübergreifende Einflüsse zu minimieren, wurde im zweiten Schritt mittels autoregressiver Modellierung die zeitliche Autokorrelation erster und zweiter Ordnung aus den Einzelmessreihen entfernt (Zuwachs-Index I_{res}). Die Güte der Standardisierung und Klimasignalstärke wurde mithilfe des Bestandessignals *EPS* (*Expressed Population Signal*) für den Zeitraum 1985–2012 mit gemeinsamer Überlappungslänge der Einzelserien überprüft (Wigley et al. 1984). Das *EPS* kennzeichnet auf Bestandesebene die Relation der durchschnittlichen Streuung der Einzelserien zur Gesamtvarianz der gesamten Chronologie (Gillner 2012), wobei nach Wigley et al. 1984 ein Schwellenwert von 0,85 für eine ausreichende statistische Qualität des Klimasignals angegeben ist (Campelo et al. 2007, García-Suárez et al. 2009). Im letzten Schritt wurden die Einzelmessreihen der Kollektive zu baumübergreifenden Chronologien (Standardchronologie *STD* mit standardisierten Indizes und Residualchronologie *RES* mit standardisierten Indizes ohne Autokorrelation) mithilfe eines robusten, zweiseitig-gewichteten Mittelwertes zusammengefasst. Die Untersuchungen der Zuwachsreaktion auf Trockenheit wurden auf Grundlage der Mittelkurven der standardisierten Zuwachs-Indices I_{res} durchgeführt.

Die statistische Beschreibung der standardisierten Chronologien erfolgte anhand der Parameter Sensitivität und Autokorrelation und wurde mit *detrendeR* berechnet. Die jährliche Sensitivität (S) erklärt dabei die Stärke der Änderung zweier aufeinander folgender Jahreswerte (hier Zuwachswert x) und drückt somit die Empfindlichkeit eines Baumes gegenüber Umwelteinflüssen aus (Fritts 1976). Die Autokorrelation ist ein Ähnlichkeitsmaß zur Beschreibung des Zusammenhangs eines Zeitreihenwertes und des um n Jahre verschobenen Wertes innerhalb einer Zeitreihe. Physiologisch betrachtet sind Bäume in der Lage, Speicherstoffe anzulegen, auf die sie in den folgenden Jahren zurückgreifen können, so dass der Zuwachs von vorhergehenden Jahren geprägt wird (Fritts 1976). Die Autokorrelation erster Ordnung (Ar_1) errechnet sich für

eine Messreihe M mit einem Start- ($t = 1$) und Endzeitpunkt ($t = u$) mithilfe des Mittelwertes mw und der Standardabweichung s (Grundmann 2009) entsprechend der angegebenen Formel Ar_1 :

$$S_i = \frac{2 \times (x_i - x_{i-1})}{(x_i + x_{i-1})} \quad (4.1.5)$$

$$Ar_1 = \frac{\sum_{t=2}^{t=u} (M_t - mw_M) \times (M_{t-1} - mw_M)}{(s - 1) \times s_M} \quad (4.1.6)$$

Untersuchungen der Zuwachsreaktion auf Trockenheit

Die Quantifizierung der Zuwachsreaktion auf Trockenheit wurde auf Basis der hergeleiteten Indices Resistenz (R_s), Erholung (Eh) und Resilienz (Rl) nach Lloret et al. (2011) und Pretzsch et al. (2013) vorgenommen. Dabei wurde der Betrachtungszeitraum in Referenzperioden vor bzw. nach dem Trockenjahr 2003 eingeteilt, um einerseits Zuwachsrückgänge während der Stresssituation als auch mögliche Erholungsreaktionen nach der Trockenheit zu erfassen (Zang et al. 2011, Pretzsch et al. 2013). Die Reaktionsindices wurden auf Grundlage der trendbereinigten Grundflächenzuwächse (I_{res}) berechnet und sind als Relationen der Zuwachs-Indices (I) im Jahr 2003 und den Perioden vor (2002 bzw. der 5-jährige Mittelwert mw 1998–2002) bzw. nach (2004 bzw. der 5-jährige Mittelwert mw 2004–2008) dem Stressereignis angegeben.

$$R_{S1} = \frac{I_{2003}}{I_{2002}} \quad (4.1.7)$$

$$R_{S2} = \frac{I_{2003}}{I_{mw \ 1998-2002}} \quad (4.1.8)$$

$$Eh_1 = \frac{I_{2004}}{I_{2003}} \quad (4.1.9)$$

$$Eh_2 = \frac{I_{mw \ 2004-2008}}{I_{2003}} \quad (4.1.10)$$

$$Rl = \frac{I_{mw \ 2004-2008}}{I_{mw \ 1998-2002}} \quad (4.1.11)$$

Die Resistenz beschreibt dabei die Stärke der Zuwachsreduktion aufgrund der Trockenheit, während die Erholung beziffert, ob und inwiefern zusätzliche Abnahmen nach dem Trockenereignis stattfanden. Die Resilienz charakterisiert die Fähigkeit eines Baumes in seine anfängliche Zuwachssituation zurückzukehren. Die Reaktionsindices wurden auf Grundlage der *Two-Way* ANOVA mittels SigmaPlot auf ihre Varianzunterschiede zwischen den Baumarten und Kraft'schen Klassen getestet.

Um den Einfluss der Trockenheit im Jahr 2003 auf den Entwicklungsfortgang im Zuwachs zu identifizieren, wurden auf Grundlage der standardisierten Grundflächenzuwächse (I_{res}) relative jährliche Zuwachswerte generiert, indem die Jahreszuwächse mit dem 5-jährigen Mittelwert (Bezugsmittelwert) des Intervalls vor der Trockenheit als Referenzperiode in Beziehung gesetzt

wurden (Beck 2011). Auf diese Weise sollte erörtert werden, in welchem Zeitraum die Kollektive ihr Ausgangsniveau, unabhängig von dem Alterstrend, im Flächenzuwachs nach Trockenereignissen zurückerlangen.

Untersuchungen der Zuwachsreaktion auf Freistellung

Die kurzfristige Zuwachsreaktion auf Freistellung wurde anhand der drei zuletzt erfolgten forstlichen Eingriffe in den Beständen von *B. maximowicziana* (Läuterung 1986, 1993, Durchforstung 2000) und *C. japonica* (Läuterung 1986, 1989 und Durchforstung 2000) überprüft. Um die Zuwachsentwicklung zu quantifizieren, wurden auf Basis der absoluten Grundflächenzuwächse (FZ) der dominanten und beherrschten Kollektive (Kraft 1 + 2 und Kraft 3 + 4) zwei Zuwachsperioden extrahiert, die jeweils 2 Jahre (2-jähriger Mittelwert $2mw$) vor bzw. nach dem Eingriff umfassten. Die Zuwächse wurden anhand gepaarter t -Tests mit SigmaPlot auf ihre Unterschiede überprüft. Zusätzlich wurden die Zuwachsdifferenzen (ΔFZ) von dem 2-jährigen Mittelwert nach der Maßnahme ($nachDf$) und dem Behandlungsjahr (Df) errechnet.

$$\Delta FZ_{Df} = FZ_{2mw \text{ nachDf}} - FZ_{Df} \quad (4.1.12)$$

Weiserjahanalysen

In Abhängigkeit von witterungsbedingten Gegebenheiten sind anhand der Jahrringmuster interannuelle Zuwachsänderungen stärkerer Ausprägung zu erkennen, die sich als auffällig breite oder schmale Jahrringe (Wuchsanomalien) äußern (Neuwirth 2010, Gillner und Roloff 2011). Treten diese sogenannten Ereignisjahre bei einer Vielzahl von Individuen einer Untersuchungseinheit auf, werden sie als positive oder negative Weiserjahre bezeichnet (Schweingruber 1983, Schweingruber et al. 1990). In der hier abgewandelten Weiserjahanalyse von Cropper (1979) wurden die Werte der Jahrringserien (Radialzuwachs RZ) mit dem 5-jährigen gleitenden Mittelwert in Beziehung gesetzt (Cropper 1979, Esper et al. 2002, Weber et al. 2013). Die resultierenden Indexwerte wurden nach der Methodik von Neuwirth et al. (2007) in eine Standardnormalverteilung mit dem Erwartungswert $\mu = 0$ und der Standardabweichung $C = 1$ transformiert (Gillner 2012, Neuwirth et al. 2007). Die Entscheidung, ob ein Weiserjahr innerhalb einer Reihe ausgewiesen werden konnte, wurde auf Basis der Wahrscheinlichkeiten vorhandener Extremwerte anhand des Überschreitens definierter Schwellenwerte der z -transformierten Daten innerhalb eines Zeitintervalls getroffen (Neuwirth et al. 2007). Dabei wurden drei Kategorien von positiven und negativen Weiserjahren in Abhängigkeit von der Varianz der Standardabweichung (C) um den Mittelwert (μ) festgelegt: „Extremes“ Weiserjahr bei $|C| > 1,645$, „starkes“ Weiserjahr bei $|C| > 1,28$ und „schwaches“ Weiserjahr bei $|C| > 1$ (Neuwirth 2010). Die Analyse wurde für jede Baumart innerhalb des Betrachtungszeitraumes 1985–2012 mit gemeinsamer Überlappungslänge der Mittelkurven durchgeführt.

Ergebnisse

Radial- und Grundflächenzuwachs

Mithilfe des Crossdatings wurden insgesamt 6 von 48 Stammscheibenmittelkurven aufgedeckt, die mit der entsprechenden Referenzkurve nicht synchronisiert werden konnten. Sie fanden bei den anschließenden Untersuchungen keine Berücksichtigung (Tab. 4.1.3). Die sich ergebenden Standortchronologien zeigten innerhalb eines Kollektivs große Synchronisationswerte, die zu baumartenspezifischen Kurvenverläufen des jährlichen Radial- und Grundflächenzuwachs führten (Abb. 4.1.2).

Tab. 4.1.3: Statistiken der Standortchronologien von *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides* der Kraft'schen Klassen 1 + 2 und 3 + 4 und *Two-Way* ANOVA (Holm-Sidak Methode) des Radial- und Grundflächenzuwachs auf Grundlage der Stammscheibenmittelkurven. Kleine Buchstaben: Vergleich des Faktors *Kraft* innerhalb der Baumart. Große Buchstaben: Vergleich des Faktors *BA* innerhalb der Kraft'schen Klasse. $p < 0,01$.

Statistics of the site chronologies of *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides* as a function of the Kraft classes 1 + 2 and 3 + 4 and *Two-Way* ANOVA (Holm-Sidak method) of the radial and basal area increment based on the mean curves. Small letters: Comparisons for the factor *Kraft* within the considered tree species. Big letters: Comparisons of the factor *BA* within the considered Kraft class. $p < 0.01$.

Baumart	Kraft	n (n _t)	Alter [Jahre]	Crossdating			RZ [mm a ⁻¹]	FZ [cm ² a ⁻¹]
				CDI	t-Wert	Glk		
<i>Betula maximowicziana</i>	1+2	6 (6)	35 ± 1	53,0	6,7	78,3	3,4 ± 2,0 ^{aA}	12,7 ± 6,0 ^{aA}
	3+4	7 (8)	34 ± 1	48,4	5,7	82,7	2,1 ± 2,0 ^{bA}	5,2 ± 2,8 ^{bA}
<i>Cryptomeria japonica</i>	1+2	8 (10)	34 ± 1	72,6	9,5	76,0	4,6 ± 2,4 ^{aB}	23,6 ± 12,4 ^{aB}
	3+4	6 (7)	30 ± 3	41,7	5,7	71,8	3,0 ± 1,9 ^{bB}	9,7 ± 5,4 ^{bB}
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	1+2	9 (9)	30 ± 3	69,3	7,6	78,1	5,1 ± 2,8 ^{aB}	24,8 ± 17,7 ^{aB}
	3+4	6 (8)	28 ± 3	46,5	5,6	71,7	2,4 ± 1,5 ^{bA}	5,4 ± 3,9 ^{bA}

Kraft = Kraft'sche Klasse, n = Anzahl der Stammscheibenmittelkurven, n_t = Anzahl der Mittelkurven einschließlich der nicht synchronisierbaren und entfernten Kurven, Alter = Kambialalter in Brusthöhe und Standardabweichung, Crossdating = mittlere Synchronisationswerte im Vergleich mit der Referenzkurve, CDI = *Cross-Date-Index*, t-Wert = t-Wert nach Baillie und Pilcher (1973), Glk = Gleichläufigkeit, RZ/FZ = mittlerer Radial-/Grundflächenzuwachs und Standardabweichung

Zwischen den dominanten (Kraft 1 + 2) und beherrschten (Kraft 3 + 4) Individuen einer Baumart konnten sowohl für den Radial- als auch für den Grundflächenzuwachs signifikante Unterschiede festgestellt werden (Tab. 4.1.3). Die größten Zuwächse wurden von *M. glyptostroboides* der herrschenden Baumschicht erzielt (5,1 mm a⁻¹ bzw. 24,8 cm² a⁻¹), die sich nur wenig und nicht signifikant von *C. japonica* der Kraft'schen Klassen 1 und 2 (4,6 mm a⁻¹ bzw. 23,6 cm² a⁻¹) unterschieden. Die dominanten Maximowicz-Birken zeigten dagegen deutlich geringere Zuwächse (3,4 mm a⁻¹ bzw. 12,7 cm² a⁻¹) gegenüber den Vergleichsbaumarten ($p < 0,01$). Innerhalb der beherrschten Kollektive konnten bei Gegenüberstellung der Baumarten signifikante Abweichungen zwischen *B. maximowicziana* (2,1 mm a⁻¹ bzw. 5,1 cm² a⁻¹) bzw. *M. glyptostroboides* (2,4 mm a⁻¹ bzw. 5,4 cm² a⁻¹) und *C. japonica* (3,0 mm a⁻¹ bzw. 9,7 cm² a⁻¹) im Radial- und Flächenzuwachs beobachtet werden. *B. maximowicziana* und *M. glyptostroboides* zeigten untereinander dagegen eine eher vergleichbare Wachstumsstärke.

Das Wachstum von *B. maximowicziana* fällt insgesamt durch die frühe Kulmination des Radialzuwachses in den ersten 5 bis 10 Jahren auf, die rasch wieder nachlässt und allmählich abfällt

(Abb. 4.1.2). Der Radialzuwachs nimmt dabei einen negativ-exponentiellen Trend an und verläuft bei beiden Kollektiven (Kraft 1 + 2 und Kraft 3 + 4) synchron, wobei hohe Kreuzkorrelationen und Gleichläufigkeiten zwischen den Standortchronologien ($r = 0,95$, $G/k = 78 \%$) ermittelt wurden. Bei Betrachtung der jährlichen Grundflächenzuwächse zeigt sich die zuvor festgestellte frühe Zuwachsentwicklung bis in die Anfänge der 1980er-Jahre. Bereits von diesem Zeitpunkt an nehmen die beiden Chronologien über den gesamten Betrachtungszeitraum unterschiedliche Entwicklungsrichtungen an. Während die dominanten Bäume (Kraft 1 + 2) ein weitestgehend gleichbleibendes Zuwachsniveau halten (1982–2012: $y = 0,0529x + 12,776$; $R^2 = 0,03$), zeigen die beherrschten Individuen (Kraft 3 + 4) eine stetige und signifikante Abnahme im Wachstum (1982–2012: $y = -0,1866x + 8,3206$; $R^2 = 0,77$). Zum Zeitpunkt der forstlichen Eingriffe sind in den Jahren 1986 und 2000 insbesondere innerhalb des dominanten Kollektivs abrupte Zuwachseinbrüche zu erkennen. In den ein bis zwei anschließenden Jahren reagierten die Bäume mit Wachstumszunahmen, die anhand der Grundflächenzuwächse des herrschenden Kollektivs auch nach den Maßnahmen der Jahre 1983 und 1993 festzustellen sind.

C. japonica zeichnet sich durch ein gleichermaßen frühes und rasches Jugendwachstum aus (Abb. 4.1.2). Allerdings setzen die Wachstumsrückgänge bei Gegenüberstellung mit *B. maximowicziana* verzögert und moderater ein. Diese Abnahmen fallen bei den unterdrückten Bäumen (Kraft 3 + 4) ab Anfang der 1990er Jahre stärker ins Gewicht und führen bis ins Jahr 2009 zu steigenden Unterschieden zwischen den sozialen Stellungen. Anhand der großen, jährlichen Standardabweichungen sind die individuellen, variablen Kurvenverläufe einzelner Individuen innerhalb eines Kollektivs zu erkennen. Dementsprechend fallen die Kreuzkorrelationen der Chronologien unterschiedlicher Stellungen geringer aus ($r = 0,87$; $G/k = 73 \%$). Die große Zuwachsamplitude zwischen dem dominanten und beherrschten Kollektiv wird besonders bei Betrachtung der Grundflächenzuwächse deutlich. Der signifikante Mittelwertunterschied beträgt für den gesamten Betrachtungszeitraum $13,7 \text{ mm}^2 \text{ a}^{-1}$ (Tab. 4.1.3). In den Lässerungs- und Durchforstungsjahren (1986, 1989 und 2000) sind in beiden Kollektiven starke Wachstumsrückgänge zu verzeichnen, denen eine ein- bis dreijährige Phase mit zunehmenden Grundflächenzuwächsen anschließt.

M. glyptostroboides unterscheidet sich im Radialzuwachsverlauf deutlich von den Vergleichsbaumarten (Abb. 4.1.2). Die Zuwächse kulminieren im Kambialalter von 20 bis 25 Jahren wesentlich später, wobei der allgemeine Kurventrend einen der Normalverteilung ähnlichen Verlauf annimmt. Die Synchronität zwischen den radialen Zuwachskurven der unterschiedlichen sozialen Stellungen ist als vergleichsweise gering einzustufen ($r = 0,78$; $G/k = 77 \%$). Diese Wachstumsunterschiede in Abhängigkeit von der Kraft'schen Klasse spiegeln sich deutlich in den Verläufen der jährlichen Grundflächenzuwächse wider. Die Kurven driften ab Mitte der 1980er bis ins Jahr 2000 zunehmend auseinander, um im Jahr 1999 die maximale Differenz von $39,6 \text{ mm}^2 \text{ a}^{-1}$ aufzuzeigen. Von diesem Zeitpunkt an sind insbesondere bei dem dominanten Kollektiv drastische, anhaltende Zuwachsrückgänge (2000–2012: $y = -1,73x + 41,641$; $R^2 = 0,57$) zu verzeichnen. Der Mittelwertunterschied im gesamten Betrachtungszeitraum ist mit $19,4 \text{ mm}^2 \text{ a}^{-1}$ als hoch einzustufen (Tab. 4.1.3).

Abb. 4.1.2: Standortchronologien von *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* der Kraft'schen Klassen (Kraft) 1 + 2 und 3 + 4. Links: Jährlicher Radialzuwachs, rechts: jährlicher Grundflächenzuwachs. Die Pfeile kennzeichnen die Zeitpunkte der Lägerungen und Durchforstungen (2000). n = Anzahl der Bäume.

Site chronologies of *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* and *Metasequoia glyptostroboides* as a function of the social position (Kraft). Left: Annual radial increment, right: annual basal area increment. The arrows point the thinning events, n = number of trees.

Standardisierter Grundflächenzuwachs

Als Maß zur Überprüfung der Qualität der standardisierten Chronologien (Grundflächenzuwachs) werden die Parameter Sensitivität, Autokorrelation und *EPS* aufgeführt (Tab. 4.1.4). Die Residualchronologien des Grundflächenzuwachses sind mit dem mittleren 9-jährigen gleitenden Mittelwert je Baumart in Abb. 4.1.3 dargestellt.

Anhand der mittleren Sensitivität (*MS*) der Standardchronologien (*STD*) ist zu erkennen, dass die soziale Stellung im Baumbestand einen Einfluss auf die Reaktionsfähigkeit im Grundflächenzuwachs gegenüber exogenen Faktoren ausübt (Tab. 4.1.4). Die Intensität des Zuwachswechsels von Jahr-zu-Jahr fällt bei den dominanten Individuen (Kraft 1 + 2) von *C. japonica* und *M. glyptostroboides* um 0,05 bzw. 0,03 höher aus, während bei *B. maximowicziana* die beherrschten Bäume um 0,03 höhere Werte erzielen. Bei interspezifischer Betrachtung zeigt *C. japonica* die

durchschnittlich höchste Empfindlichkeit gegenüber sich jährlich ändernden Umweltbedingungen ($MS = 0,315$) bei gleichzeitig stärkster Differenzierung zwischen den Kraft'schen Klassen. Die interannuelle Variation ist bei *M. glyptostroboides* weniger stark ausgeprägt ($MS = 0,285$), während *B. maximowicziana* insgesamt die geringsten Werte ($MS = 0,275$) erreicht.

Tab. 4.1.4: Statistiken der standardisierten Standortchronologien (*STD* und *RES*) der Grundflächenzuwächse von *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* der Kraft'schen Klassen 1 + 2 und 3 + 4.

Statistics of the standardized site chronologies (*STD* and *RES*) based on the basal area increment of *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* and *Metasequoia glyptostroboides* as a function of the Kraft classes 1 + 2 and 3 + 4.

Baumart	Kraft	Standardchronologie (<i>STD</i>)		Residualchronologie (<i>RES</i>)			
		<i>MS</i>	Ar_1	<i>MS</i>	Ar_1	r_{bt}	<i>EPS</i>
<i>Betula</i>	1+2	0,26	0,50	0,27	0,38	0,368	0,894
<i>maximowicziana</i>	3+4	0,29	0,47	0,29	0,37	0,311	0,886
<i>Cryptomeria</i>	1+2	0,34	0,45	0,33	0,33	0,521	0,944
<i>japonica</i>	3+4	0,29	0,50	0,30	0,36	0,368	0,845
<i>Metasequoia</i>	1+2	0,30	0,67	0,29	0,18	0,445	0,904
<i>glyptostroboides</i>	3+4	0,27	0,45	0,26	0,34	0,424	0,801

Kraft = Kraft'sche Klasse, *MS* = Mittlere Sensitivität [%], Ar_1 = Autokorrelation des ersten Grades, r_{bt} = Korrelation zwischen den Bäumen (1985–2012), *EPS* = Expressed Population Signal (1985–2012)

Abb. 4.1.3: Residualchronologien (Grundflächenzuwachs) von *Betula maximowicziana* (*Bet*), *Cryptomeria japonica* (*Cry*) und *Metasequoia glyptostroboides* (*Met*) der Kraft'schen Klassen (Kraft) 1 + 2 und 3 + 4 sowie der mittlere 9-jährige gleitende Mittelwert.

Residual chronologies (basal area increment) of *Betula maximowicziana* (*Bet*), *Cryptomeria japonica* (*Cry*) and *Metasequoia glyptostroboides* (*Met*) as a function of the Kraft classes (Kraft) 1 + 2 and 3 + 4 and the mean 9-year moving average.

Das Ausmaß des Einflusses des Vorjahres auf den laufenden Zuwachs wurde mithilfe der Autokorrelation ersten Grades (Ar_1) getestet (*STD*, Tab. 4.1.4). Zwischen den sozialen Stellungen konnten bei *M. glyptostroboides* und *B. maximowicziana* ein erhöhtes Niveau an Autokorrelation im herrschenden Kollektiv errechnet werden. Dagegen zeichnete sich bei *C. japonica* das

entgegengesetzte Muster ab, so dass die dominanten Bäume gegenüber den beherrschten Individuen höhere Werte erzielten. Auf Baumartenebene kann im Falle der Urweltmammutbäume ein großer Anteil des Flächenzuwachses durch die Umweltbedingungen des Vorjahres erklärt werden (mittlere $Ar_1 = 0,56$). *B. maximowicziana* und *C. japonica* zeigen ein geringeres und insgesamt vergleichbares Niveau an Autokorrelation ($Ar_1 = 0,485$ bzw. $0,475$).

In den Residualchronologien (*RES*) sind gegenüber der Standardchronologien (*STD*) weitestgehend vergleichbare Werte und Relationen zwischen den Baumarten und Kraft'schen Klassen hinsichtlich der mittleren Sensitivität zu erkennen (Tab. 4.1.4). Mithilfe der Autoregressiven Modellierung konnte die Autokorrelation in den Residualchronologien (*RES*) nicht vollständig entfernt werden, allerdings ist eine deutliche Abnahme der Ar_1 um 0,10 bis 0,49 gegenüber der Standardchronologien zu verzeichnen. Die Kreuzkorrelationen zwischen den Individuen eines Kollektivs (r_{bt}) variieren zwischen 0,311 und 0,521 und zeigen insbesondere bei *B. maximowicziana* und den unterdrückten Sichteichen erhöhte Schwankungen. Anhand des *EPS* mit einer gemeinsamen Überlappungslänge der Einzelserien im Zeitraum 1985–2012 ist der Grad des Klimasignals innerhalb der Residualchronologien wiedergegeben. Für die beherrschten Individuen von *C. japonica* und *M. glyptostroboides* konnte der Schwellenwert von 0,85 nicht erreicht werden, so dass der klimatisch-bedingte Informationsgehalt dieser Kollektive gering ist.

Zuwachsreaktion auf Trockenheit im Jahr 2003

Auf Grundlage der standardisierten Grundflächenzuwächse (I_{res}) konnten baumartenspezifische Reaktionsmuster auf trockene Witterungseinflüsse im Jahr 2003 festgestellt werden, die als Indizes für Resistenz, Erholung und Resilienz errechnet wurden (Tab. 4.1.5).

Insgesamt zeichneten sich bei *M. glyptostroboides* die geringsten Zuwachseinbußen im Jahr der Trockenheit ab, wenn sich das Wachstum auf das Jahr direkt vor der Stresssituation bezieht (R_{r1}). Beherrschte Bäume (0,97) zeigen gegenüber dominanten Individuen (0,91) leicht erhöhte Resistenzen, die sich jedoch nicht von denen der Maximowicz-Birken (0,99) unterscheiden ($p = 0,87$). Im Falle der herrschenden Kollektive ist dagegen eine Überlegenheit der Urweltmammutbäume zu erkennen. Werden 5 Jahre vor der Stresssituation mitberücksichtigt (R_{r2}), erreichen dominante Bäume von *B. maximowicziana* (0,82) vergleichbare Resistenzen mit *M. glyptostroboides* (0,81), wohingegen an den beherrschten Urweltmammutbäumen signifikant stärkere Einbrüche zu verzeichnen sind. *C. japonica* reagiert dagegen mit deutlich höheren Zuwachsverlusten (Rs_1 und Rs_2), was gleichermaßen für die dominanten (0,39 bzw. 0,52) und beherrschten (0,48 bzw. 0,58) Bäume der Fall ist. In den Perioden nach der Stresssituation ist allerdings eine deutlich höhere kurzfristige (Eh_1) und längerfristige (Eh_2) Erholungsreaktion auf Trockenstress von *C. japonica* (1,96–2,48) gegenüber den Vergleichsbaumarten zu erkennen. Die signifikant schwächeren, aber immer noch erkennbaren Zuwachserholungen ($Eh > 1$) von *B. maximowicziana* (1,00–1,39) und *M. glyptostroboides* (1,01–1,25) differenzieren sich untereinander dagegen sowohl bei dominanten und beherrschten Individuen nur wenig. Die Werte der Resilienz (R_l) liegen bei den dominanten Bäumen der unterschiedlichen Arten eng beisammen (*B. maximowicziana* = 1,00; *C.*

japonica = 1,09; *M. glyptostroboides* = 1,00) und lassen keine signifikanten Abweichungen erkennen. Bei den Individuen der Kraft'schen Klassen 3 und 4 konnte im Falle von *C. japonica* (1,09) eine signifikant höhere Resilienz gegenüber *M. glyptostroboides* (0,94) festgestellt werden, wohingegen *B. maximowicziana* (1,06) und *C. japonica* sowie *B. maximowicziana* und *M. glyptostroboides* keine Unterschiede in der Stresstoleranz zeigen.

Innerhalb der Arten konnten für *B. maximowicziana* signifikante Unterschiede in der Resistenz (R_{s1} und R_{s2}) und für *C. japonica* in der kurzfristigen Erholung (Eh_1) in Abhängigkeit von der sozialen Stellung im Bestand beobachtet werden (Tab. 4.1.5). Beherrschte Maximowicz-Birken zeigen demnach geringere Zuwachseinbrüche im Jahr der Stresssituation. Dominante Sichteichen erholen sich in ihrem Zuwachs nach der Trockenheit deutlich besser.

Zusammenfassend lässt sich Resistenz (R_{s1} und R_{s2}) gegenüber Trockenstress sowohl für die dominanten als auch für die beherrschten Bäume in der Rangordnung $Met \geq Bet > Cry$ darstellen, die in ihrer Erholung (Eh_1 und Eh_2) weitestgehend entgegengesetzt verläuft ($Cry > Met = Bet$). Die Resilienzen (Rl) sind zwischen den Baumarten eher als vergleichbar einzustufen ($Bet = Cry = Met$).

Tab. 4.1.5: Zuwachsreaktion (standardisierter Grundflächenzuwachs I_{res}) auf das Trockenjahr 2003 von *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* der Kraft'schen Klassen 1 + 2 und 3 + 4. Dargestellt sind die Ergebnisse der Two-Way ANOVA (Holm-Sidak Methode). Kleine Buchstaben: Vergleich des Faktors *Kraft* innerhalb der Baumart. Große Buchstaben: Vergleich des Faktors *Baumart* innerhalb der Kraft'schen Klasse. $p < 0,01$.

Growth response (standardized basal area increment I_{res}) to the drought year 2003 of *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* and *Metasequoia glyptostroboides* as a function of the Kraft classes 1 + 2 and 3 + 4. The results of the Two-Way ANOVA (Holm-Sidak method) are presented. Small letters: Comparisons for the factor *Kraft* within the considered tree species. Big letters: Comparisons of the factor *Baumart* within the considered Kraft class. $p < 0.01$.

Baumart	Kraft	R_{s1}	R_{s2}	Eh_1	Eh_2	Rl
<i>Betula maximowicziana</i>	1 + 2	0,72 aA	0,82 aA	1,39 aA	1,23 aA	1,00 aA
<i>Cryptomeria japonica</i>	1 + 2	0,39 aB	0,48 aB	2,48 aB	2,30 aB	1,09 aA
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	1 + 2	0,91 aC	0,81 aA	1,19 aA	1,25 aA	1,00 aA
<i>Betula maximowicziana</i>	3 + 4	0,99 bA	1,06 bA	1,00 bA	1,03 aA	1,06 aAB
<i>Cryptomeria japonica</i>	3 + 4	0,48 aB	0,57 aB	1,96 bB	2,12 aB	1,09 aA
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	3 + 4	0,97 aA	0,86 aC	1,01 aA	1,10 aA	0,94 aB

Kraft = Kraft'sche Klasse, I = Grundflächenzuwachs-Index (I_{res}), mw = Mittelwert, Resistenz ($R_{s1} = I_{2003} / I_{2002}$, $R_{s2} = I_{2003} / I_{mw\ 1998-2002}$), Erholung ($Eh_1 = I_{2004} / I_{2003}$, $Eh_2 = I_{mw\ 2004-2008} / I_{2003}$), Resilienz ($Rl = I_{mw\ 2004-2008} / I_{mw\ 1998-2002}$).

Anhand der mit dem 5-jährigen Referenzintervall (1998–2002) relativierten, standardisierten Grundflächenzuwächse lässt sich die baumartenspezifische Zuwachsentwicklung nach der Stresssituation nachvollziehen (Abb. 4.1.4). Innerhalb einer Baumart sind dabei zwischen den Kollektiven große Ähnlichkeiten als Kreuzkorrelationen (r) für den Zeitraum 1998–2012 zu erkennen (*C. japonica*: $r = 0,95$; *M. glyptostroboides*: $r = 0,88$), wobei *B. maximowicziana* ($r = 0,73$) die bereits festgestellten größten Abweichungen aufzeigt (Tab. 4.1.5). Die Zuwachsverluste fallen hier bei den beherrschten Individuen deutlich moderater aus, wobei das 5-jährige Anfangsniveau ($mw = 1$) nicht unterschritten wird (1,06). Allerdings sind weitere Wachstumseinbußen im anschließenden Jahr 2004 zu beobachten. Die dominanten Maximowicz-Birken lassen im

Jahr 2003 stärkere Zuwachsreduktionen von 18 % und eine direkte anschließende Erholung erkennen. Die starken Wachstumseinbrüche von *C. japonica* (Kraft 1 + 2 = 52 %; Kraft 3 + 4 = 47 %) wurden ebenso im Folgejahr vollständig kompensiert, so dass das 5-jährige Zuwachsniveau beider Kollektive übertroffen wurde. Dagegen fielen die Zuwachseinbußen von *M. glyptostroboides* (Kraft 1 + 2 = 19 %; Kraft 3 + 4 = 13 %) moderater aus und zeigen auch hier am beherrschten Kollektiv die fortwährende negative Auswirkung bis ins Jahr 2004. Das anfängliche Zuwachsniveau ist bei beiden Kollektiven nach zwei Jahren wieder erreicht.

Im weiteren Verlauf zeichneten sich erneute drastische, baumartenübergreifende Zuwachseinbußen in den Jahren 2006 (um bis zu 38 %, *Met* Kraft 1 + 2) und 2010 (bis 45 %, *Met* Kraft 1 + 2) bzw. 2011 (bis 50 %, *Cry* Kraft 1 + 2) ab. Deutliche Wachstumssteigerungen lassen sich in den Jahren 2008 (*C. japonica* und *M. glyptostroboides*) und 2009 (*B. maximowicziana*) beobachten.

Abb. 4.1.4: Relativer Zuwachs-Index (standardisierter Grundflächenzuwachs I_{res}) von *Betula maximowicziana* (*Bet*), *Cryptomeria japonica* (*Cry*) und *Metasequoia glyptostroboides* (*Met*) der dominanten (Kraft 1 + 2) und beherrschten (Kraft 3 + 4) Bäume.

Relative growth index (standardized basal area increment I_{res}) of *Betula maximowicziana* (*Bet*), *Cryptomeria japonica* (*Cry*) and *Metasequoia glyptostroboides* (*Met*) of dominant (Kraft 1 + 2) and dominated (Kraft 3 + 4) trees.

Zuwachsreaktion auf Freistellungen

Anhand der gepaarten t -Tests ist zu erkennen, dass die Freistellungsmaßnahmen im Jahr 1993 bei den beherrschten Kollektiven von *B. maximowicziana* zu signifikant höheren, absoluten Grundflächenzuwächsen führten (Tab. 4.1.6). In den übrigen Jahren konnten für die Maximowicz-Birken nur geringe Zuwachsgewinne erzielt werden ($p > 0,05$). Im Falle von *C. japonica* sind dagegen im Jahr 1986 in beiden Kollektiven (Kraft 1 + 2 und 3 + 4) signifikante Zunahmen im Grundflächenzuwachs zu beobachten. Im Durchforstungsjahr 2000 sind bei den dominanten Bäumen signifikante Rückgänge zu verzeichnen, wobei die Abnahmen innerhalb des beherrschten Kollektivs als eher gering einzustufen sind. Anhand der Zuwachsdifferenzen (ΔFZ_{Df})

ist allerdings zu erkennen, dass seit dem Zuwachseinbruch im Jahr 2000 dennoch starke Steigerungen im Grundflächenzuwachs von 9,50 und 5,13 cm² zu verzeichnen waren.

Insgesamt variieren die Differenzen von dem Zuwachs der 2-jährigen Periode nach den Freistellung und dem Zuwachs zum Zeitpunkt des Eingriffs zwischen 0,3 (*B. maximowicziana*) und 10,1 (*C. japonica*) und fallen bei *C. japonica* deutlich höher aus.

Tab. 4.1.6: Mittlerer Grundflächenzuwachs (2-jähriger Mittelwert) von *Betula maximowicziana* und *Cryptomeria japonica* der Kraft'schen Klassen 1 + 2 und 3 + 4 vor und nach den Freistellungen in den Jahren 1986, 1993 (*Betula*) bzw. 1989 (*Cryptomeria*) und 2000 sowie die Differenz aus dem mittleren Grundflächenzuwachs nach den Freistellungen (2-jähriger Mittelwert) und dem Zuwachs im Jahr der Freistellung. Statistische Signifikanzen der Zuwächse vor und nach den Freistellungen sind mit einem Stern gekennzeichnet (gepaarter *t*-Test). $p < 0,05$.

Mean basal area increment (2 year average) of *Betula maximowicziana* and *Cryptomeria japonica* as a function of the Kraft classes 1 + 2 and 3 + 4 before and after the tending measures in the years 1986, 1993 (*Betula*) resp. 1989 (*Cryptomeria*) and 2000 and the difference of the mean basal area increment after the thinning events and the increment in the year of thinning. Statistical significance of the increments before and after the thinning event is pointed with a star (paired *t*-test). $p < 0.05$.

Baumart	Kraft	1986			1993 1989			2000		
		vor Df	nach Df	ΔFZ_{Df}	vor Df	nach Df	ΔFZ_{Df}	vor Df	nach Df	ΔFZ_{Df}
<i>Betula maximowicziana</i>	1 + 2	12,5	12,8	2,5	12,7	15,6	1,3	15,7	18,1	7,5
	3 + 4	7,1	7,4	0,3	5,2	7,0 *	0,8	5,0	5,6	1,8
<i>Cryptomeria japonica</i>	1 + 2	21,7	24,7 *	10,1	24,7	26,1	6,1	35,0	32,5 *	9,5
	3 + 4	8,8	13,2 *	4,7	13,2	17,7	4,3	12,2	10,9	5,2

Kraft = Kraft'sche Klasse, vor Durchforstung (Df) / nach Df = mittlerer Grundflächenzuwachs [cm² a⁻¹] vor / nach der Freistellung (2-jähriger Mittelwert), ΔFZ_{Df} = Differenz des mittleren Grundflächenzuwachs nach der Freistellung (2-jähriger Mittelwert) und dem Zuwachs im Jahr der Freistellung [cm² a⁻¹].

Weiserjahre

Mithilfe der mehrstufigen Weiserjahranalyse konnten individuelle, überwiegend artenspezifische Weiserjahre aufgedeckt werden (Tab. 4.1.7). Demnach ließen sich in den Wachstumsverläufen für *B. maximowicziana* 7, *C. japonica* 5 und für *M. glyptostroboides* insgesamt 4 Weiserjahre identifizieren. Die positiven Weiserjahre 1997 (*B. maximowicziana*) und 1992 (*B. maximowicziana*) folgten dabei direkt einem negativen Weiserjahr. Eine vollständige Übereinstimmung zwischen den Baumarten bestand lediglich im Jahr 2010, die sich als drastische Zuwachsdepression äußerte. In den Jahren 2000 und 2011 ließen sich wenigstens bei *B. maximowicziana* und *C. japonica* gleichgerichtete Zuwachsverläufe ermitteln. Für die übrigen Weiserjahre konnte keine interspezifische Übereinstimmung festgestellt werden.

Diskussion

Für die Baumarten *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* konnten individuelle und art-charakteristische Wachstumsmuster im Radial- und Grundflächenzuwachs beobachtet werden. Dies gilt für die Ausprägungsstärke, den Entwicklungsfortgang sowie für reaktive Verhaltensweisen auf witterungsbedingte Einflüsse und Freistellungsmaßnahmen.

Tab. 4.1.7: Baumartenspezifische Weiserjahre von *Betula maximowicziana* (*Betula*), *Cryptomeria japonica* (*Cryptomeria*) und *Metasequoia glyptostroboides* (*Metasequoia*) im Betrachtungszeitraum 1985–2012. Negative Weiserjahre (rot): --- extrem, -- stark, - schwach; positive Weiserjahre (grün): +++ extrem, ++ stark, + schwach.

Tree species specific pointer years of *Betula maximowicziana* (*Betula*), *Cryptomeria japonica* (*Cryptomeria*) and *Metasequoia glyptostroboides* (*Metasequoia*) in the period 1985–2012. Negative pointer years (red): --- extreme, -- strong, - weak; positive pointer year (green): +++ extreme, ++ strong, + weak.

Jahr	<i>Betula</i>	<i>Cryptomeria</i>	<i>Metasequoia</i>
1986		-	
1991			---
1992			+
1994	+		
1996	-		
1997	+		
2000	-	-	
2003		--	
2006			-
2008		+++	
2009	+		
2010	-	-	--
2011	---	---	

Zuwachspotenziale

Insgesamt konnten für die Untersuchungsbaumarten überdurchschnittliche Zuwachsleistungen (BHD, Radialzuwachs, Grundflächenzuwachs) im Vergleich mit heimischen Arten ähnlichen Baumalters festgestellt werden (Abb. 4.1.2, Tab. 4.1.2, Tab. 4.1.3). In einer im Jahr 2010 erfolgten Vollaufnahme der Abteilung 435 G (*B. maximowicziana*) und 435 E (*C. japonica*) konnte gezeigt werden, dass *B. maximowicziana* um 30 % größere Brusthöhendurchmesser (arithmetischer Mittelwert) gegenüber heimischen Birkenarten der Ertragsklasse 1 nach den Ertragstafelwerten nach Schober (1995) erzielt (Vor, unveröffentlicht). Im Vergleich mit einer 39-jährigen Rotbuche der ersten Ertragsklasse bei mäßiger Durchforstung werden sogar bis zu 160 % stärkere BHDs erzielt. *C. japonica* zeigt gegenüber Fichte und Douglasie im vergleichbaren Alter (Ertragsklasse 1, starke Durchforstung) ca. 90 % (Fichte) bzw. 10 % (Douglasie) größere Durchmesserwerte (Schober 1995). Beide Baumarten (*B. maximowicziana* und *C. japonica*) erreichen ihr starkes Dickenwachstum in der frühen Kulminationsphase (Abb. 4.1.2), das bei *B. maximowicziana* schnell wieder abfällt. Der vergleichsweise langanhaltende Radialzuwachs von *C. japonica* führte zu signifikant höheren mittleren Zuwachswerten gegenüber *B. maximowicziana* (37,4 % bei den dominanten Kollektiven; 41,1 % bei den beherrschten Kollektiven; Tab. 4.1.3). Im Gegensatz dazu kulminiert *M. glyptostroboides* deutlich verzögert und zeigt im dominanten Kollektiv gegenüber *C. japonica* eine geringe aber nicht signifikante Wachstumsüberlegenheit von 7,7 %, wohingegen unterständige und zwischenständige Bäume signifikant geringere Zuwächse zeigten. Vermutlich führte der starke Konkurrenzdruck durch Adlerfarn in den 1980er Jahren zu anfänglichen Einbußen im Zuwachs der Metasequoien (Landesbetrieb Wald und Holz NRW 1997).

Zuwachsreaktion auf Trockenheit

Die Resistenz-, Erholungs- und Resilienzpotenziale gegenüber Witterungsextremen wurden anhand des Trockenjahres 2003 überprüft (Tab. 4.1.5). Aktuelle Modellsimulationen bestätigen, dass das Ereignis im Jahr 2003 repräsentativ für zukünftig zunehmende Sommertrockenheit in Europa steht und analog für zukünftige Sommer in den kommenden Jahrzehnten in Klimastudien genutzt werden kann (Beniston 2004, Zang et al. 2011).

Es konnte nachgewiesen werden, dass artspezifische Reaktionsweisen zu vergleichbaren Resilienzen führen können (Tab. 4.1.5). *M. glyptostroboides* und *B. maximowicziana* zeigten eine weitestgehend vergleichbare und hohe Resistenz (R_{s1} und R_{s2}) gegenüber Trockenstress, während an *C. japonica* die signifikant schnellere Erholungsreaktion (Eh_1 und Eh_2) beobachtet wurde. Die daraus folgenden Resilienzen (R) fielen in ihrer Höhe überwiegend vergleichbar aus, allerdings konnten für die beherrschten Bäume (Kraft 3 + 4) von *C. japonica* signifikant höhere Resilienzen gegenüber unterständigen Metasequoien festgestellt werden.

Der Großteil der vorliegenden Studien bezüglich Zuwachsreaktionen auf Trockenstress konzentriert sich primär auf die Grundflächenzuwächse in BHD-Höhe (z. B. Kohler et al. 2010, Lloret et al. 2011), denen im Vergleich mit den Radialzuwächsen eine erhöhte Repräsentanz für den gesamten Stamm zugesprochen wird (Kohler et al. 2010). Die erhöhte Stressempfänglichkeit in BHD-Höhe und auch die Eigenschaft die Biomasseallokation von Spross- auf Wurzelwachstum umzuverteilen sollte aber nicht dazu führen, von den Reaktionsweisen der Flächenzuwächse auf die Reaktionsfähigkeit des gesamten Baumes zu schließen (Pretzsch et al. 2013).

In den Untersuchungen von Kohler et al. (2010) und Sohn et al. (2012) wurde in 60-jährigen Fichten-Reinbeständen eine erhöhte Trockenheitsresilienz in Abhängigkeit von der Durchforstungsstärke und damit des (oberirdischen) Wuchsraumes bzw. der Konkurrenz in den Jahren 1992 und 2003 beobachtet. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Gebhardt et al. (2014). Demnach führten Durchforstungsmaßnahmen in einem 26-jährigen Fichten-Reinbestand zu Erhöhungen des pflanzenverfügbaren Bodenwassers infolge reduzierter Interzeption und Transpirationsraten. Somit wird von einem verringerten Risiko gegenüber Trockenheit des verbleibenden Bestandes ausgegangen (Gebhardt et al. 2014). Gemessen an der sozialen Stellung im Bestand (Kraft 1 + 2 bzw. 3 + 4) konnten für die stärker konkurrierenden, unterständigen Individuen von *B. maximowicziana* und *C. japonica* signifikant verringerte Erholungsreaktionen (Eh_1) festgestellt werden (Tab. 4.1.5). Es ist anzunehmen, dass die beherrschten Bäume infolge erhöhter Wurzelkonkurrenz empfindlicher auf Wasserstress reagierten, wohingegen die dominanten Individuen Bodenwasservorräte effizienter ausschöpfen konnten (Whitehead et al. 1984, Kohler et al. 2010, Zang et al. 2012). Insbesondere bei den Flachwurzlern *B. maximowicziana*, die empfindlich auf Wurzelkonkurrenz reagieren (Leder und Tennhoff 2015), und *C. japonica* (Shen 1999, Stephan und Liesebach 2000) wird diese wachstumslimitierende Eigenschaft zwischen den Kraft'schen Klassen wesentlich stärker ausgeprägt sein. Das tiefreichende extensive Wurzelsystem von *M. glyptostroboides* (Shen 1994) könnte in diesem Zusammenhang erklären, warum die herrschenden und unterdrückten Metasequoien ähnlich auf Trockenheit reagieren (Eh_1 und

*Eh*₂). Auch die stärker bedrängten Bäume haben demnach in hinreichender Bodentiefe ausreichend Wurzelmasse aufgebaut, um das Wasserreservoir auch in Zeiten der Trockenheit effizienter ausnutzen zu können. Allerdings lässt sich damit nicht erklären, warum die unterständigen gegenüber herrschenden Maximowicz-Birken signifikant höhere Resistenzen (R_{s1} und R_{s2}) zeigten.

In den Untersuchungen von Pretzsch et al. (2013) beziehen sich die Zuwachsreaktionen auf die 3-jährigen Referenzperioden vor und nach den Trockenjahren 1976 und 2003 und wurden auf Basis der (nicht trendbereinigten) Grundflächenzuwächse in Rein- und Mischbeständen von dominanten Fichten, Buchen und Traubeneichen erhoben. Die Resilienzen für das Jahr 2003 bezifferten sich im Falle der Reinbestände auf 0,78 (Fi), 0,80 (Bu) und 0,96 (TEi) und konnten für die Buchen infolge Mischungen mit Eiche um ca. 10 % gesteigert werden (Pretzsch et al. 2013). Bei Gegenüberstellung mit den Untersuchungsbaumarten (Resilienzen auf Grundlage der nicht trendbereinigten Grundflächenzuwächse der dominanten Bäume bei 3-jähriger Mittelwertbetrachtung: *B. maximowicziana* = 0,93, *C. japonica* = 1,03, *M. glyptostroboides* = 0,68) wird die erhöhte Stresstoleranz der Japanischen Sichelanne und Maximowicz-Birke deutlich, wohingegen das Reaktionsvermögen der Urweltmammutbäume unterhalb der Fichte liegt. Allerdings darf bei der 3-jährigen Mittelwertbildung der Referenzperioden nicht übersehen werden, dass die tendenziell zuwachsschwachen Jahre 2000 (*B. maximowicziana*, *C. japonica*) und 2006 (*B. maximowicziana*, *C. japonica*, *M. glyptostroboides*) eine Verzerrung in stressbedingten Reaktionen hervorgerufen haben könnten. Bei Betrachtung einer 2-jährigen Referenzperiode und Ausklammerung dieser Ausreißerjahre sind bei *B. maximowicziana* (R_l = 0,91) und *C. japonica* (R_l = 0,95) Rückgänge und bei *M. glyptostroboides* (R_l = 0,86) Zunahmen in der Resilienz zu verzeichnen. Anhand der relativen, alterstrendbereinigten Zuwachsverläufe konnte dargestellt werden, dass sich die Untersuchungsbaumarten rasch von der Trockenheit erholen konnten (Abb. 4.1.4). Die dominanten Sichelannen (Eh = 2,49) und Maximowicz-Birken (Eh = 1,39) erreichten ihren anfänglichen Zuwachswert bereits ein Jahr nach dem Trockenereignis bezüglich der 5-jährigen Referenzperiode (1998–2002), die Urweltmammutbäume (Eh = 1,26) benötigten ein weiteres Jahr. Inwiefern sich die Durchmischung auf die Stresstoleranz auswirkt, kann an dieser Stelle nicht untersucht werden. Auffällig ist jedoch die erhöhte längerfristige Trockenstresstoleranz bei 5-jähriger Mittelwertbetrachtung (Resilienz: *B. maximowicziana* = 1,00; *C. japonica* = 1,09; *M. glyptostroboides* = 1,00; Tab. 4.1.5). *B. maximowicziana* und *M. glyptostroboides* wären im Reinbestand nach dieser einfachen Gegenüberstellung am ehesten mit der Eiche vergleichbar, die nach derzeitigen Befunden als trockenstress-tolerante Baumart eingeordnet wird (Niinemets und Valladares 2006, Kölling 2007, Zang et al. 2011, Pretzsch et al. 2013). Tatsächlich lässt sich diese Annahme aber nur sehr eingeschränkt bestätigen, denn neben den Abweichungen der Berechnungsgrundlagen (Referenzperioden und statistische Auswertung) und der sozialen Stellung im Bestand prägen Standortunterschiede, Baumalter und Durchforstungsstärke die Reaktionsfähigkeit auf Trockenstress (Lloret et al. 2011, Pretzsch et al. 2013). Nach dem derzeitigen Wissensstand ist *B. maximowicziana* als „nicht tolerant“ bis „mäßig tolerant“ (etwa vergleichbar mit *B. pendula*, *B. pubescens* und *Picea abies*), *C. japonica* als „mäßig tolerant“ bis „tolerant“ (etwa

vergleichbar mit *Quercus rubra* und *Carpinus betulus*) und *M. glyptostroboides* als „mäßig tolerant“ bis „tolerant“ (vergleichbar mit *Fagus sylvatica*) gegenüber Trockenstress einzustufen (Ninemets und Valladares 2006).

Zuwachsreaktion auf Freistellung

Anhand der Untersuchungskollektive konnte gezeigt werden, dass junge Maximowicz-Birken und Sichel-tannen mit steigenden Grundflächenzuwächsen auf Freistellungen reagieren können (Abb. 4.1.2, Tab. 4.1.6). Dabei ließen sich zwei wesentliche Merkmale beobachten. Zum einen waren bei einem Großteil der Individuen abrupte Zuwachseinbrüche im Jahr der Läuterung bzw. Durchforstung zu erkennen, die bei *C. japonica* stärker ausgeprägt waren. Vermutlich reagierten die Bäume sensibel auf die Eingriffe, wobei die plötzliche Freistellung, Fäll- und Ruckschäden sowie mögliche Bodenverdichtungen zu Stresssituationen geführt haben könnten. Zum anderen sind unmittelbar nach den Eingriffen kurzfristige (ein bis zwei Jahre) Zuwachssteigerungen zu beobachten. Dabei reagierten die dominanten Bäume gegenüber den beherrschten Individuen mit absolut größeren Zunahmen.

Die häufigen Freistellungsmaßnahmen führten bei *B. maximowicziana* zu geringeren Unterschieden in der dominanten und beherrschten Baumschicht. Die unterständigen und mitherrschenden Bäume (Kraft 3 + 4) konnten die entstandenen Lücken schnell schließen, so dass die Abweichungen im Zuwachs eher gering ausfielen (Abb. 4.1.2). Auch LÖLF NRW (1983) beschreibt *B. maximowicziana* als rasch besiedelnde Baumart (z. B. Kahl- und Brandflächen), die aufgrund ihrer Schattenverträglichkeit auch unter Schirm und Seitendruck erhöhte Zuwächse leisten kann. Als Grund für das Auseinanderdriften der beiden Zuwachsverläufe (Grundflächenzuwachs) lässt sich der Zeitpunkt der beginnenden Läuterungsmaßnahmen nennen. Ab dem Jahr 1983 (erste Läuterung) zeigen die besser freigestellten, dominanten Bäume leichte Zunahmen im Zuwachsverlauf, wohingegen bei den weniger von der Freistellung profitierenden unterständigen Bäumen stetige Zuwachsrückgänge zu erkennen sind (Abb. 4.1.2).

Dagegen zeichnen sich bei *C. japonica* größere Abweichungen im Zuwachs zwischen herrschenden und beherrschten Bäumen ab. Anhand der insgesamt höheren mittleren Sensitivität ist zu erkennen, dass die Sichel-tannen stärker auf die Veränderungen im Bestand reagieren (Tab. 4.1.4). Demnach fallen die abrupten Wachstumsrückgänge und anschließende Erholungen nach den Durchforstungsmaßnahmen schwerer ins Gewicht (absolute Werte). Entsprechende forstliche Eingriffe sind in dem *Cryptomeria*-Bestand demnach von größerer Auswirkung im Vergleich mit *B. maximowicziana* (Abb. 4.1.2). Aufgrund ihrer erhöhten Lichtbedürftigkeit (LÖLF NRW 1986) sollte die Sichel-tanne spätestens ab dem späten juvenilen Stadium stetig freigestellt werden. Dadurch lassen sich die Bestandesstabilität und die Zuwachserwartung erhöhen und die Risiken gegenüber Schneedruck senken (Landesbetrieb Wald und Holz NRW 2009).

Auch bei *M. glyptostroboides* konnte eine erhöhte Selbstdifferenzierung (Unterschiede zwischen den Kraft'schen Klassen 1 + 2 und 3 + 4) festgestellt werden. Die ausbleibende Durchforstung führte dazu, dass die Zuwachsamplitude zwischen dominanten und unterdrückten Bäumen

stetig angewachsen ist (Abb. 4.1.2). Die Erfahrungen mit Plantagenbäumen beschreiben *M. glyptostroboides* als besonders lichtbedürftige Baumart, deren Bestandesschluss in Reinbeständen früh nach 10 bis 14 Jahren erreicht ist (Williams 2005). Als Folge der geringen Lichtintensitäten unter dem intakten Kronendach ist bei den unterständigen Bäumen mit starken Zuwachseinbußen zu rechnen (Shen 1994), was sich anhand des beherrschten Kollektivs (Kraft 3 + 4) beobachten ließ (Abb. 4.1.2). *M. glyptostroboides* ist dabei nicht, wie beispielsweise *Sequoia sempervirens*, in der Lage ihr Wachstum nach einer langen Phase im Unterstand nach Freistellung wieder zu beschleunigen. Einmal unterdrückt, scheint *M. glyptostroboides* nicht mit steigenden Zuwächsen auf steigende Lichtverhältnisse zu reagieren (Williams 2005), was sich auch auf Grundlage der geringen Sensitivität bei gleichzeitig geringer Autokorrelation feststellen lässt (Tab. 4.1.4).

Der Zuwachsvergleich vor und nach den forstlichen Eingriffen legt nahe, dass die Zu- und Abnahmen stark von dem genetisch bedingten Alterstrend abhängen (Tab. 4.1.6, Cook 1990). Die sensitiven, dominanten Sichteichen zeigten nach der Durchforstung im Jahr 2000 einen signifikant geringeren Zuwachs gegenüber der Vorperiode. Da die Zuwachskulmination (Grundflächenzuwachs) bereits im Jahr 1997 erreicht und ab diesem Zeitpunkt ein stetiger Abfall im Wachstumsverlauf zu verzeichnen ist, scheint die Abnahme primär im langjährigen Trend begründet zu sein. In gleicher Weise trifft das für die überwiegend positiven Zuwachsentwicklungen der Jahre 1986, 1989 und 1993 zu.

Baumartenspezifische Weiserjahre

Die Weiserjahranalyse konnte zeigen, dass ähnliche Klima- und Witterungsbedingungen in benachbarten Beständen (< 530 m Entfernung) zu baumartenspezifischen Weiserjahren führen (Tab. 4.1.7). Diese Abhängigkeit von der Baumart wurde gleichermaßen bei heimische Arten (z. B. Buche, Fichte, Kiefer) beobachtet (Neuwirth et al. 2007, Grundmann 2009, Gillner 2012). Bijak (2008) kritisiert an der Methode die subjektive Definierbarkeit der Filterlänge im Normalisierungsprozess (üblicherweise 5 [Cropper 1979] – 13 Jahre [Neuwirth et al. 2007]), die zu unterschiedlichen Ergebnissen führen kann (Näheres siehe Schweingruber et al. 1990 und Bijak 2008). Auf diese Weise konnten beispielsweise im Falle von *B. maximowicziana* bei Verwendung des 8-jährigen anstelle des 5-jährigen gleitenden Mittelwertes zwei Weiserjahre weniger gefunden werden.

Auf Grundlage der in den Weiserjahren berechneten Klimaparameter (Temperatur, Niederschlag, Frost-, Spätfrost- und Sommertage, Ariditätsindex; jährlich sowie innerhalb der Vegetationsperiode [DWD 2014]) ließen sich keine gleichgerichteten Abweichungen von dem langjährigen Mittelwert feststellen (nicht dargestellt). Die Methode der Weiserjahreanalyse eignet sich demnach für den (mathematischen) Nachweis der entsprechend ihrer Wahrscheinlichkeitsdichte erörterten Extremwerte im Radialzuwachs, allerdings konnten auf diese Weise keine direkten Zusammenhänge zwischen Witterungsparametern und dem Zuwachs abgeleitet werden. In den ausstehenden Untersuchungen sollen diese Abhängigkeiten anhand von *Bootstrapping Response Functions* erarbeitet werden (z. B. Biondi und Waikul 2004, Zang und Biondi 2013).

Wachstumslimitierende Faktoren

Die gleichgerichteten Kurvenverläufe und hohen Kreuzkorrelationen zwischen den Kraft'schen Klassen innerhalb einer Baumart bestätigen, dass Waldbäume unterschiedlicher sozialer Stellung, also unabhängig von ihrer Dominanz und Wuchskraft, in ähnlicher Weise auf klimatische Faktoren reagieren können (Abb. 4.1.2, Tab. 4.1.3, Bräker und Rigling 2004). Als Maß für die interannuelle Empfindlichkeit gegenüber Umweltfaktoren (Fritts 1976, Schweingruber 1983) konnten jedoch Abweichungen in der mittleren Sensitivität zwischen den Baumklassen festgestellt werden (Tab. 4.1.4). Die höheren Sensitivitäten der unterständigen Maximowicz-Birken könnten die insgesamt geringen Abweichungen der Zuwachsverläufe zu den dominanten Individuen erklären (Abb. 4.1.2). Aufgrund ihrer Schattenverträglichkeit (Stephan und Liesebach 2000) sind die Bäume dazu befähigt, auf externe Veränderungen im Bestand zu reagieren. Auf diese Weise ist auch die vergleichsweise monotone horizontale Bestandstruktur (geringe jährliche Standardabweichungen innerhalb der Kollektive) zu erklären. Die verhältnismäßig hohen Differenzen in der Sensitivität zwischen dominanten und beherrschten Sichteichen verdeutlichen dagegen die eher heterogenen Wachstumsbedingungen des Bestandes (Beck 2007), die zum einen durch die Freistellungsmaßnahmen und zum anderen durch die Baumartenmischung geschaffen wurden. Anhand der vergleichsweise hohen Empfindlichkeit wuchskräftiger Bäume (Kraft 1 + 2) gegenüber unterständigen Individuen lässt sich die große Zuwachsamplitude zwischen den Kraft'schen Klassen erklären (Abb. 4.1.2). Die geringeren Sensitivitäten unterdrückter Urweltmammutbäume legen es nahe, dass das Anpassungspotenzial auf Veränderungen im Lichtmilieu innerhalb des Bestandes (z. B. infolge von Freistellungen) eher eingeschränkt ist (Williams 2005). Die dem Licht ausgesetzten dominanten Bäume reagieren dagegen sensibler auf variierende Umweltbedingungen. Zugleich wird an der geringen Sensitivität unterdrückter Bäume auch gezeigt, dass sich die untere Baumschicht unter weitestgehend ausgeglichenen Wachstumsbedingungen befindet (Abb. 4.1.2, Beck 2011).

Da das Alter der Bäume einen wichtigen Einfluss auf die Sensitivität und somit auch auf das Reaktionsvermögen gegenüber forstlicher Maßnahmen und klimatischer Faktoren ausübt (Beck 2007), wurden die Bestände mit vergleichbarem Baumalter (*B. maximowicziana* = 39 Jahre, *C. japonica* = 35–39 Jahre, *M. glyptostrobooides* = 34–37) ausgewählt. Das erreichbare Lebensalter der Baumarten reicht von 260 (*B. maximowicziana*, Stephan und Liesebach 2000) über 420 (*M. glyptostrobooides*, Shen 1994) bis über 1000 (*C. japonica*, Shen 1999) Jahre und erklärt die notwendige Standardisierung bei den vergleichenden Analysen (Cook 1990). In ähnlicher Form ist die Herkunft des Saatgutes bei der Interpretation der Ergebnisse von Wichtigkeit, die im Falle der untersuchten Maximowicz-Birken nicht bekannt ist. Die Sichteichen und Urweltmammutbäume entstammen einem über Vegetativvermehrung standorteigenen Klongemisch (Landesbetrieb Wald und Holz 1997), dessen ursprüngliche Provenienzen nicht in Erfahrung gebracht werden konnten.

Die geringen *EPS*-Signale ($< 0,85$) in den Residualchronologien der beherrschten Kollektive von *C. japonica* und *M. glyptostrobooides* legen nahe, dass primär individuelle, einzelbaumbasierte

Bedingungen (z. B. Konkurrenz) das Wachstum der Bäume geprägt haben (Tab. 4.1.4). Somit ist nicht auszuschließen, dass die Trockenstressreaktionen durch witterungsunabhängige Faktoren in den Kollektiven hervorgerufen wurden (Oberhuber und Mayr 1998). In der zeitfensterbezogenen *EPS*-Analyse (Intervalllänge 11 Jahre) konnte in dem relevanten Zeitraum 1998–2008 des *Cryptomeria*-Kollektivs allerdings eine ausreichende Signalstärke ($EPS = 0,888$) für die Untersuchungen auf Trockenheit festgestellt werden.

Die Verwendung längerer Referenzperioden birgt bei den relativen Zuwachsvergleichen die Gefahr, dass die möglichen Effekte von Trockenstresssituationen oder Freistellungen auf das Wachstum durch zeitnahe markante, klimatisch bedingte Jahre oder auch zurückliegende forstliche Maßnahmen überlagert werden. In ähnlicher Weise spielen Bestandesparameter wie die Durchforstungsintensität, Stammzahl- und Grundflächenhaltung, der ursprüngliche Pflanzverband sowie erfolgte Mastjahre (Sohn et al. 2013) eine entscheidende Rolle bei der Deutung der Ergebnisse, worauf in dieser Untersuchung nicht näher eingegangen werden konnte. In den auf dieser Studie aufbauenden Untersuchungen sollen insbesondere die einzelbaum-orientierten Parameter (z. B. Standraum, Konkurrenz, stammhöhenabhängiges Wachstum) zur Beschreibung der Zuwachsreaktionen tiefergehend analysiert werden.

Fazit

Die untersuchten Baumarten *Betula maximowicziana*, *Cryptomeria japonica* und *Metasequoia glyptostroboides* zeigen auf dem nordrhein-westfälischen Standort Burgholz ein starkes Wachstum, das in seinem Zuwachsverlauf individuell geprägt ist. Die witterungsbedingte Trockenstresstoleranz kann nach dem derzeitigen Sachstand auf dem Standort als mäßig bis hoch eingestuft werden. Vergleichende Untersuchungen mit heimischen Baumarten unter Berücksichtigung einzelbaum-orientierter Parameter sind jedoch notwendig, um die Einstufung sicher zu quantifizieren. Unter den derzeitigen Witterungsbedingungen sind die Baumarten als forstwirtschaftlich leistungsfähig anzusehen.

Danksagung

Die Untersuchung ist Teilprojekt des „Fremdländer-Konzeptes Nordrhein-Westfalen“ (Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten im Klimawandel – unter besonderer Berücksichtigung waldbaulicher, nutzungsorientierter und naturschutzrelevanter Aspekte). Die Autoren danken Norbert Tennhoff (Schwerpunktaufgabe Waldbau und Forstvermehrungsgut, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Arnsberg) und Wolfgang Müller (Regionalforstamt Rhein-Sieg-Erft, Solingen) für die planerische und logistische Unterstützung in den Versuchsflächen des Arboretums Burgholz. Weiterer Dank geht an Ulrike Westphal, Michael Unger und Andreas Parth (Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Göttingen) sowie Dirk Böttger (Zentrum für Biodiversität und Nachhaltige Landnutzung, Göttingen) für die tatkräftige Unterstützung bei der Stammscheibengewinnung und Datenaufnahme im Bestand sowie bei der Probenaufbereitung in der Holzwerkstatt.

Literatur

- Allen C.D. et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684
- Anchukaitis K.J., Taylor M.J., Martin-Fernandez J., Pons D., Dell M., Chopp C., Castellanos E.J. 2013. Annual chronology and climate response in *Abies guatemalensis* Rehder (Pinaceae) in Central America. *The Holocene* 23, 270–277
- Bachmann M., Konnert M., Schmiedinger A. 2009. Vielfalt schaffen, Risiko verringern – Gastbaumarten als Alternativen zur Fichte. *LWF Wissen* 63, 22–30
- Baillie, M. G. L., Pilcher J.R. 1973. A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33, 7–14
- Beck W. 2007. Sensitivität und Autokorrelation in Jahrring-Zeitreihen von Fichten und Buchen. In: Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft (Hrsg.) 2007. BFH Nachrichten 45. Hamburg. 27–29
- Beck W. 2011. Wachstumsablauf und witterungssensitive Zuwachsreaktionen in ostdeutschen Douglasienbeständen. In: Nagel J. (Hrsg.) 2011. Tagungsband der Sektion Ertragskunde. Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen. 109–119
- Beniston M. 2004. The 2003 heat wave in Europe: A shape of things to come? An analysis based on Swiss climatological data and model simulations. *Geophys. Res. Lett.* 31, 2022–2026
- Biermayer, G. 2008: Quo vadis – Forstwirtschaft im Zeichen des Klimawandels. *AFZ-Der Wald* 63, 808–810
- Bijak S. 2008. Various factors influencing the pointer year analysis. In: Elferts D., Brumelis G., Gärtner H., Helle G., Schleser G. (Hrsg.) 2008. TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. GFZ Potsdam, Scientific Technical Report STR 08/05, Potsdam. 77–82
- Biondi, F., Waikul K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences* 30, 303–311
- Bolte A., Ibisch P.L. 2007. Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. *AFZ-DerWald* 62, 572–576
- Bolte A., Ibisch P.L., Menzel A., Rothe A. 2008. Was Klimahüllen uns verschweigen. Anpassung der Wälder an den Klimawandel. *AFZ-DerWald* 63, 800–803
- Borchert H. 2004. Ökonomische Folgen des Trockenjahres 2003 und Kosten des Waldumbaus. *LWF aktuell* 43, 31–32
- Bräker O.U., Rigling A. 2004. Waldnutzung und Jahrringe. *Schweiz. Z. Forstwes.* 155, 169–177
- Brang P., Bugmann H., Bürgi A., Mühlethaler U., Rigling A., Schwitter R. 2008. Klimawandel als waldbauliche Herausforderung. *Schweiz. Z. Forstwes.* 159, 362–373
- Bunn A.G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124
- Bunn A.G. 2010. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28, 251–258
- Campelo F., Nabais C., Freitas H., Gutiérrez E. 2007. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Ann. For. Sci.* 64, 229–238
- Campelo F., García-González I., Nabais C. 2012. detrendeR – A Graphical User Interface to process and visualize tree-ring data using R. *Dendrochronologia* 30, 57–60
- Cook E.R. 1990. A conceptual linear aggregate model for tree rings. In: Cook E.R., Kairiūkštis L.A. (Hrsg.) 1990. *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 98–104
- Cook E.R., Peters K. 1997. Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. *The Holocene* 7, 361–370
- Cropper J.P. 1979. Tree-Ring Skeleton Plotting by Computer. *Tree-Ring Bulletin* 39, 47–60
- Dobner Júnior M., Trazzi P.A., Higa A.R. 2014. [Dendroökologie eines 25-jährigen *Cryptomeira japonica* (L. F.) Don. Bestandes in Südbrasilien]. *Ci. Fl.* 24, 413–420 [in Portugiesisch]
- Dulamsuren C., Hauck M., Leuschner C. 2010. Recent drought stress leads to growth reductions in *Larix sibirica* in the western Khentey, Mongolia. *Global Change Biology* 16, 3024–3035
- DWD (2014). Deutscher Wetterdienst. Wetter und Klima aus einer Hand. <http://www.dwd.de/>; ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations_germany/climate/. 09.12.2014.
- Eckstein D., Bauch J. 1969. Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstw. Cbl.* 88, 230–250

- Engesser R., Forster B., Meier F., Wermelinger B. 2008. Forstliche Schadorganismen im Zeichen des Klimawandels. Schweiz. Z. Forstwes. 159, 344–351
- Esper J., Schweingruber F.H., Winiger M. 2002. 1300 years of climatic history for Western Central Asia inferred from tree-rings. The Holocene 12, 267–277
- Faust K. 2011. Japanische Maximowicz-Birken im Anbauversuch. Vom Schatten ins Licht. LWF aktuell 80, 28
- Fritts H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London
- García-Suárez A.M., Butler C.J., Baillie M. 2009. Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: A multi-species approach. Dendrochronologia 27, 183–198
- Gebhardt T., Häberle K.-H., Matussek R., Schulz C., Ammer C. 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning. Agricultural and Forest Meteorology 197, 235–243
- Gillner S. 2012. Stadtbäume im Klimawandel - Dendrochronologische und physiologische Untersuchungen zur Identifikation der Trockenstressempfindlichkeit häufig verwendeter Stadtbaumarten in Dresden. Dissertation. Technische Universität Dresden, Dresden
- Gillner S., Roloff A. 2011. Anpassungsbedarf für den Stadtbaumbestand - Dendrochronologische und ökophysiologische Ergebnisse. Projektbericht TP 3.1.2 – Grün- und Freiflächen, städtebauliche Strukturen, biometeorologische Effekte. REGKLAM, Dresden
- Grundmann B.M. 2009. Dendroklimatologische und dendroökologische Untersuchungen des Zuwachsverhaltens von Buche und Fichte in naturnahen Mischwäldern. Dissertation. Technische Universität Dresden, Dresden
- Hayashi Y. 1951. The natural distribution of important trees, indigenous to Japan. Conifers report I. Bull. Gov. For. Exp. Station 48, 1–240
- Hinckley T.M., Lassoie J.P. (Hrsg.) 1981. Radial growth in coniferous and deciduous trees: A comparison. Mitteil. der Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien 142/1, 17–56
- IPCC 2013. Summary for Policymakers. In: Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. (Hrsg.) 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge und New York
- Ivković M., Gapare W., Wu H., Espinoza S., Rozenberg P. 2013. Influence of cambial age and climate on ring width and wood density in *Pinus radiata* families. Ann. For. Sci. 70, 525–534
- Jacob D., Göttel H., Kotlarski S., Lorenz P., Sieck K. 2008. Klimaauswirkungen und Anpassung in Deutschland. Phase 1: Erstellung regionaler Klimaszenarien für Deutschland. Report Number 11/08. Max-Planck-Institut für Meteorologie (MPI-M), Hamburg. Umweltbundesamt (Hrsg.), Dessau-Roßlau
- Kaennel M., Schweingruber F.H. 1995. Multilingual glossary of dendrochronology. Terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. P. Haupt, Bern
- Kohler M., Sohn J., Nägele G., Bauhus J. 2010. Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? Eur. J. Forest. Res. 129, 1109–1118
- Koike T., Sakagami Y. 1985. Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. Can. J. For. Res. 15, 631–635
- Kojo Y. 1987. A Dendrochronological Study of *Cryptomeria Japonica* in Japan. Tree-Ring Bulletin 47, 1–21
- Kölling C. 2007. Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. AFZ-DerWald 62, 1242–1245
- Kölling C. 2013. Nichtheimische Baumarten – Alternativen im klimagerechten Waldumbau? Von der Herkulesaufgabe, die richtige Baumart zu finden. LWF aktuell 96, 4–11
- Kölling C., Bachmann M., Falk W., Grünert S., Schaller R., Tretter S., Wilhelm G. 2009a. Klima-Risikokarten für heute und morgen. Der klimagerechte Waldumbau bekommt vorläufige Planungsunterlagen. AFZ-DerWald 64, 806–810
- Kölling C., Dietz E., Falk W., Mellert K.-H. 2009b. Provisorische Klima-Risikokarten als Planungshilfe für den klimagerechten Waldumbau in Bayern. Forst und Holz 64, 40–47
- Kölling C., Knoke T., Schall P., Ammer C. 2009c. Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. Forstarchiv 80, 42–54
- Kowarik I., Starfinger U. 2002. Biologische Invasionen. Eine Herausforderung zum Handeln? Ziele und Ergebnisse der ersten Berliner NEOBIOTA-Tagung. In: Kowarik I., Starfinger U. (Hrsg.) 2002. Biologische Invasionen. Herausforderung zum Handeln? NEOBIOTA 1, 1–4
- Kraft G. 1884. Beiträge zur Lehre: Von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. 147 S. Klindworth, Hannover

- Landesbetrieb Wald und Holz NRW 1997. Anbaubücher des Forstbetriebsbezirkes Burgholz. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Arnsberg
- Landesbetrieb Wald und Holz NRW 2009. Burgholz. Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster
- Leder B., Tennhoff N. 2015. Kurzportrait Lindenblättrige Birke (*Betula maximowicziana*). <http://www.waldwissen.net>. 05.03.15
- LePage B.A., Yang H., Matsumoto M. 2005. The Evolution and Biogeographic History of *Metasequoia*. In: LePage B.A., Williams C.J., Yang H. (Hrsg.) 2005. The geobiology and ecology of *Metasequoia*. Springer, Dordrecht. 3–94
- Liesebach M. 2000. Anbauversuche mit fremdländischen Birken. Beiträge zur Sandbirke. LWF Wissen 28, 71–81
- Lloret F., Keeling E.G., Sala A. 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 1909–1920
- LÖLF NRW 1983. *Betula maximowicziana* REGEL. In: Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen (Hrsg.). Merkblatt über fremdländische Baumarten, Recklinghausen
- LÖLF NRW 1986. *Cryptomeria japonica* D. Don. - Sichterlanne. In: Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen (Hrsg.). Merkblatt über fremdländische Baumarten, Recklinghausen
- Luong T.-H., Jang K.-S., Lim H.-W., Choi W.-J., Lee K.-H. 2013. Correlation of tree ring growths of four major species with climate changes in South Korea. *Forest Science and Technology* 9, 180–186
- Minato K., Ujii M., Hishinuma Y. 1989. Growth and Wood Quality of Sugi and Hinoki Trees in the Plantations of the Wakayama Experiment Forest. *Research Bulletins of the College Experiment Forests Hokkaido University* 46, 223–247
- Mölder I., Leuschner C., Leuschner H.H. 2011. $\delta^{13}\text{C}$ signature of tree rings and radial increment of *Fagus sylvatica* trees as dependent on tree neighborhood and climate. *Trees* 25, 215–229
- Nehring S., Kowarik I., Rabitsch W., Essl F. 2013. Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. BfN-Skripten 352. Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Neuwirth B. 2010. Interannuelle Klima-Wachstums-Beziehungen zentraleuropäischer Bäume von AD 1901 bis 1971. E. Ferger, Bergisch Gladbach
- Neuwirth B., Schweingruber F.H., Winiger M. 2007. Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia* 24, 79–89
- Niinemets Ü., Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought, waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76, 521–547
- Oberhuber W., Mayr S. 1998. Dendroklimatologische Untersuchung von Kiefernbeständen (*Pinus sylvestris* L.) auf Schuttmateriel des Tschirgant-Bergsturzes (Tirol). *Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck* 85, 35–45
- Ohno Y., Umeki K., Watanabe I., Takiya M., Terazawa K., Yasaka M., Matsuki S. 2009. Basal area growth and mortality of *Betula maximowicziana* affected by crown dieback in a secondary forest in Hokkaido, northern Japan. *J. For. Res.* 14, 37–43
- Otto H.J. 1993. Fremdländische Baumarten in der Waldbauplanung - dargestellt am Beispiel der niedersächsischen Landesforstverwaltung. *Forst und Holz* 48, 454–456
- Pretzsch H., Schütze G., Uhl E. 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol. (Stuttg)* 15, 483–495
- Ranney T.G., Bir R.E., Skroch W.A. 1991. Comparative drought resistance among six species of birch (*Betula*): influence of mild water stress on water relations and leaf gas exchange. *Tree Physiology* 8, 351–360
- Reif A., Brucker U., Kratzer R., Schmiedinger A., Bauhus J. 2009. Waldbau und Baumartenwahl in Zeiten des Klimawandels aus Sicht des Naturschutzes. Abschlussbericht eines F+E-Vorhabens im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz, FKZ 3508 84 0200. Universität Freiburg, Freiburg
- Riemer T. 1994. Über die Varianz von Jahrringbreiten: statistische Methoden für die Auswertung der jährlichen Dickenzuwächse von Bäumen unter sich ändernden Lebensbedingungen. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A*, Bd.121
- Rinn F. 2006. Lignovision™. Scanning of wood and tree-ring recognition. Version 1.37 for Microsoft Windows 98, 2000, XP. User Reference. Rinntech®, Heidelberg
- Rinn F. 2012. TSAP-Win™ Professional. Zeitreihenanalyse und Präsentation für Dendrochronologie und verwandte Anwendungen. Version 4.5 für Microsoft Windows. Benutzerhandbuch. Rinntech®, Heidelberg

- Roeckner E., Brasseur H.P., Giorgetta M., Jacob D., Jungclaus J., Reick C., Sillmann S. 2006. Klimaprojektionen für das 21. Jahrhundert. Max-Planck-Institut für Meteorologie, Hamburg
- Schmiedinger A., Bachmann M., Kölling C., Schirmer R. 2009. Verfahren zur Auswahl von Baumarten für Anbauversuche vor dem Hintergrund des Klimawandels. Forstarchiv 80, 15–22
- Schober R. 1995. Ertragstafeln wichtiger Baumarten bei verschiedener Durchforstung. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main
- Schölch M. 2013. Gastbaumarten. Bei der Einführung fremdländischer Baumarten ist solides Wissen gefragt. LWF aktuell 96, 15–17
- Schölch M. et al. 2010a. Was wissen wir über Gastbaumarten? AFZ-DerWald 65, 4-5
- Schölch M. et al. 2010b. Anbauerfahrungen mit fremdländischen Baumarten bündeln – ein Beitrag zur richtigen Baumartenwahl. Forst und Holz 65, 22–26
- Schweingruber F.H. 1983. Der Jahrring. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. P. Haupt, Bern
- Schweingruber F.H. 1993. Jahrringe und Umwelt: Dendroökologie. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf
- Schweingruber F.H. 2001. Dendroökologische Holzanatomie. Anatomische Grundlagen der Dendrochronologie. P. Haupt, Bern
- Schweingruber F.H. 2007. Wood structure and environment. Springer, Berlin
- Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräker O.U. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia 8, 9–38
- Shen Z. 1994. *Metasequoia glyptostroboides*. In: Roloff A., Schütt P., Lang U.M., Stimm B. (Hrsg.). Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Wiley-VCH, Weinheim. 1–10
- Shen, Z. 1999: *Cryptomeria fortunei*. In: Roloff A., Schütt P., Lang U.M., Stimm B. (Hrsg.): Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Wiley-VCH, Weinheim. 1–6
- Smaltschinski T. 1986. Fehler bei Stammscheiben- und Bohrsplatanalysen. Forstw. Cbl. 105, 163–171
- Sohn J.A., Kohler M., Gessler A., Bauhus J. 2012. Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). Tree Physiology 32, 1199–1213
- Son H.-J., Kim Y.-S., Kim N.-Y., Lee H.-B., Park W.-G. 2014. A Consideration of the Possibility of Planting *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* on the East Sea Area in Gangwon-Province by Tree Ring Dating and Climatic Factor Analysis. Journal of Forest and Environmental Science 30, 36–44
- Spathelf P., Bilke G., Bolte A., Foos E., Höppner K., Ibisch P.L. 2008. Eberswalder Erklärung. Waldmanagement im Klimastress. AFZ-DerWald 63, 1254–1255
- Speer J.H. 2010. Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press, Tucson
- Stephan B.R., Liesebach M. 2000. *Betula maximowicziana*. In: Roloff A., Schütt P., Lang U.M., Stimm B. (Hrsg.). Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Wiley-VCH, Weinheim. 1–12
- Vann D.R. 2005. Physiological Ecology of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. In: LePage B.A., Williams C.J., Yang H. (Hrsg.) 2005. The geobiology and ecology of *Metasequoia*. Springer, Dordrecht. 305–330
- Wagenführ R. 1999. Anatomie des Holzes. Strukturanalytik, Identifizierung, Nomenklatur, Mikrotechnologie. DRW-Verlag, Leinfelden-Echterdingen
- Weber P., Bugmann H., Pluess A.R., Walthert L., Rigling A. 2013. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. Trees 27, 171–181
- Whitehead D., Jarvis P.G., Waring R.H. 1984. Stomatal conductance, transpiration, and resistance to water uptake in a Pinussylvestris spacing experiment. Can. J. For. Res. 14, 692–700
- Wigley T., Briffa K.R., Jones P.D. 1984. On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. J. Climate Appl. Meteor. 23, 201–213
- Williams C.J. 2005. Ecological Characteristics of *Metasequoia glyptostroboides*. In: LePage B.A., Williams C.J., Yang H., (Hrsg.) 2005. The geobiology and ecology of *Metasequoia*. Springer, Dordrecht. 285–302
- Worbes M., Bonn S., Riemer T. 1995. Methoden zur Erfassung von Zuwachsverlusten und mögliche Einflußfaktoren auf das Jahresringbild von Bäumen in geschädigten Waldbeständen. Forstw. Cbl. 114, 313–325
- Worbes M., Staschel R., Roloff A., Junk W. 2003. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. Forest Ecology and Management 173, 105–123
- Wilczyński S., Muter E., Wertz B. 2014. The application of the tree-ring chronologies in assessing ecological requirements of *Metasequoia glyptostroboides* growing in southern Poland. Geochronometria 41, 129–135

- Zang C., Bolte A., Weis W., Pretzsch H. 2011. Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 182, 98–112
- Zang C., Pretzsch H., Rothe A. 2012. Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. Trees 26, 557–569
- Zang C., Biondi F. 2013. Dendroclimatic calibration in R: The *bootRes* package for response and correlation function analysis. Dendrochronologia 31, 68–74

4.2 Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany

Hoffmann N, Schall P, Ammer C, Leder B, Vor T¹
Agricultural and Forest Meteorology (2018), **256–257**, 431–444,
doi: 10.1016/j.agrformet.2018.03.008

HIGHLIGHTS DER STUDIE 2:

- Große **Zusammenhänge** zwischen der *mittleren Sensitivität* und der **Trockenstresstoleranz**
- Die sensiblen Baumarten *C. japonica*, *P. abies* und *A. rubrum* zeigen die **geringste Resistenz**, profitieren derzeit aber von ihrer hohen Erholungskraft
- Die wenig sensiblen Arten *T. heterophylla* und *C. sativa* weisen die **höchste Resistenz** auf, zeigen aber eine geringe Erholung
- Zwischen den Stressjahren besteht eine **hohe Variabilität der Trockenstressreaktionen**: *T. plicata* und *C. sativa* zeigen die höchste Wachstumsstabilität bei unterschiedlichen Stressereignissen (potenziell anpassungsfähig gegenüber variierenden Stressbedingungen)
- Abnehmende Sensitivität und Trockenstressreaktion mit zunehmender Stammhöhe (**basipetale Kohlenstoffallokation**)

¹ Nils Hoffmann war für die Erarbeitung des Studiendesigns, die Datenaufnahme und -auswertung, Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Peter Schall und Christian Ammer unterstützten die Datenauswertung und Manuskripterstellung und Bertram Leder lieferte zusätzliche standort- und bestandesspezifische Informationen. Torsten Vor betreute die Datenauswertung, Interpretation der Ergebnisse und die Manuskripterstellung.

Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany

Nils Hoffmann^{a,*}, Peter Schall^a, Christian Ammer^a, Bertram Leder^b, Torsten Vor^a

^a Department of Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology, University of Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen, Germany

^b Centre of Silviculture and Forest Propagation Consulting, Training and Test Forestry Office Arnsberg, State Forestry and Wood Commission of Nordrhein-Westfalen, Obereimer 2a, D-59821 Arnsberg, Germany

* Corresponding author. E-mail address: nils.hoffmann@forst.uni-goettingen.de (N. Hoffmann).

Keywords: Exotic tree species, drought response, resistance, climate sensitivity, total ring width, stem analysis

Abstract

Many non-native tree species have been introduced to Europe to improve forest productivity. It is assumed that some of these species are better able than native species to mitigate negative effects of climate change. A high growth-related tolerance to climatic extremes is essential to qualify a tree species' suitability for cultivation and must be quantified before initiating adaptation measures. This study investigated basal area and volume increment (BAI and VI) data at various stem height positions to evaluate inter-annual growth variation (mean sensitivity) and drought tolerance of seven alien tree species (*Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL, *Cryptomeria japonica* D., *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN and *Tsuga heterophylla* SARG.) which are considered stress tolerant, and two native species (*Fagus sylvatica* L., *Picea abies* H. KARST.) in the Arboretum Burgholz in West Germany. We found that mean sensitivity and response to drought (*resistance*, *recovery*, *resilience*) were related; i.e., sensitive species exhibited greater drought response than less sensitive species. In the drought years 2003, 2006 and 2010/2011, VI of the highly sensitive species *C. japonica* and *P. abies* and rather moderate sensitive *A. rubrum* decreased most strongly (36 %), while less sensitive *C. sativa* and *T. heterophylla* were the most resistant tree species (25 % decrease). *B. maximowicziana*, *F. sylvatica*, *M. glyptostroboides* and *T. plicata* were moderately sensitive to drought events (growth depression by 29 %). *Recovery* after drought showed mainly a reverse response pattern; species with lower *resistance* recovered faster, but this trade-off was not uniform among species. Across drought events, we observed high variation in the response of individual trees and between different tree species. This finding indicates that species' drought sensitivity depends strongly on the drought's onset, duration and frequency. Along tree stems, mean sensitivity and response to drought in 2003 decreased species-specifically from lower to upper stem section height. Thus, quantifying drought sensitivity based solely on breast height measures may result in biased estimates of production declines.

Introduction

Increases in temperature and climate variability (IPCC, 2013) are associated with increases in the future frequency, magnitude and duration of extreme weather events in Europe (Beniston et al., 2007; Smith, 2011). These climatic extremes, i.e. storms, heat waves and severe drought periods (Dai, 2011) have become important drivers of long-term forest ecosystem dynamics (Bréda et al., 2006; Pretzsch et al., 2013). They may modify pathogen and pest regimes and increase the vulnerability of trees to altered site conditions (Bolte et al., 2009). Declines in forest productivity (Ciais et al., 2005) and higher tree mortality (Allen et al., 2010; Carnicer et al., 2011) entail hazards to cultivation of a number of economically relevant native tree species. As a result, adaptive forest management may be obliged to consider exotic tree species and the establishment of mixed forests to reduce risk (Jandl et al., 2015; Neuner et al., 2015). In this context, exotic tree species that seem to be adapted to the expected environmental conditions due to their wide natural and climatological ranges are of special importance (Bolte et al., 2009; Kölling et al., 2009). Properties such as drought tolerance or adaptability to extreme weather conditions in general are of special interest (Choat et al., 2012; Niinemets and Valladares, 2006).

To counteract climatic stress, tree species have developed various anatomical and physiological strategies (George et al., 2015); for example, leaf area control (Le Dantec et al., 2000), stomatal regulation of transpiration (McDowell et al., 2008), or biomass allocation to belowground plant compartments (Delucia et al., 2000; Schall et al., 2012). A tree's drought sensitivity depends in particular on the limitations of its vascular wooden tissue's hydraulic architecture (xylem; Tyree and Ewers, 1991). Cavitation-induced emboli inhibit xylem conductivity and reduce water transport potentials from lower parts of the tree to the sites of photosynthesis (Choat et al., 2012). While direct assessment of embolism resistance is challenging (George et al., 2015), tree growth performance, typically captured by retrospective tree ring analyses, can be used as an indicator of drought susceptibility with less effort. Annual ring formation is coupled with tree water availability and carbon allocation for cambial activity (Hinckley et al., 1979; Zweifel et al., 2006). The growth response to climatic stress conditions can be assessed by tolerance components such as *resistance* (R_s), *recovery* (R_c), and *resilience* (R_l) according to Lloret et al. (2011). These attributes quantify changes in growth patterns during and after climatic disturbances and indicate the capacity of a tree (i) to withstand disturbances, (ii) to recover after drought, and (iii) to regain pre-disturbance growth performance (Lloret et al., 2011). *Resistance*, *resilience*, and *recovery* of major European tree species have been investigated in numerous studies (e.g. George et al., 2015; Knutzen et al., 2017; Zang et al., 2011, 2014). Further investigations have dealt with the effects of tree age and size (Lloret et al., 2011; Zang et al., 2012), competition status and species composition (Carnwath et al., 2016; Merlin et al., 2015; Metz et al., 2016; Pretzsch et al., 2013), thinning and changes in stand density (e.g. Gebhardt et al., 2014; Kohler et al., 2010; Sohn et al., 2012) and interactions of growth responses with site, tree, and stand characteristics (Rais et al., 2014; for an overview see Ammer, 2017). However, to date few investigations have taken into account the drought sensitivity of alternative, alien tree species (Eilmann and Rigling, 2012) that are potentially well adapted to changing climate conditions.

Growth measurements at breast height (diameter = DBH and basal area = BA) are conventionally applied in forest research as useful predictors for approximation of tree dimension, biomass production and stand density. Several allometric models use DBH as the key variable to predict tree volume, stem form or diameter at an arbitrary stem location (Kublin et al., 2013). The majority of dendrochronological studies have been based on increment core sampling at breast height (Chhin et al., 2010), taking advantage of relatively long time series (Schweingruber et al., 1990). The underlying assumption is that increment measurements at breast height do not bias whole stem growth patterns or responses to external factors (Latte et al., 2016; Sohn et al., 2012). Hence, growth measures at breast height or stem base (Chhin and Wang, 2005) and volume increment (Corona et al., 1995; Hogg et al., 2005) have shown comparable climate-growth relationships. However, increment changes in upper stem sections were found to be less sensitive to drought (for trees of lower altitude; < 430 m a.s.l.) when compared with diameter increment at breast height (Bouriaud et al., 2005; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud, 2012). Increasing climate sensitivity with tree height (Kerhoulas and Kane, 2012; Latte et al., 2016), higher growth recovery for topmost heights after drought stress (Sohn et al., 2012), and inconsistencies in the responses of lower and upper stem segments to temperature and climate moisture have been reported (Chhin et al., 2010). Due to allometric discrepancies, model-based growth projections acquired by breast height measures (e.g. Bauwe et al., 2016; Fernandez-de-Una et al., 2015; Williams et al., 2012) may therefore over- or under-estimate drought tolerance. Validation of height- and volume-related growth responses is needed to better assess tree species' suitability in terms of climatic stress tolerance and productivity.

Here we analysed the growth sensitivity of two native tree species and seven alien tree species introduced to Europe, and the growth response of trees to drought at various tree heights in order to capture intra-tree variability. The aims of this study were to (1) quantify and characterize tree species-specific inter-annual growth variability, to (2) determine *resistance* during, and *recovery* and *resilience* after heat and drought, and to (3) examine species-specific growth variation at various stem height positions.

Material and Methods

Species selection and study site

The following tree species not native to Europe were selected: *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Cryptomeria japonica* D. DON, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN and *Tsuga heterophylla* (RAF.) SARG. Besides economic criteria (high growth rates, low management risks), all referred species are characterized by a wide range of climatic amplitudes (e.g. Burns and Honkala, 1990; Praciak, 2013; Roloff et al., 2011; SRC NRW, 1986; Walters and Yawney, 1990). Two of the economically most important European native tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* H. KARST.), one representing a deciduous and the other a coniferous tree species, were included as reference species. In the following, species will be denoted by genus only (for example *Thuja plicata* = *Thuja*).

In order to evaluate species growth performance under comparable site conditions, a uniform forest district was chosen. Stands of the tree species mentioned above are located in the Arboretum Burgholz near Wuppertal in North Rhine-Westphalia (West Germany). This Arboretum is characterized by a podzolic Cambisol with poor to moderate nutrient supply, a silty loam soil texture, good soil water supply and a mor humus layer (Wald und Holz NRW, 2013). In addition to similar soil and climatic conditions, all stands were evenly aged (34–58 years) and had undergone the same silvicultural treatment (thinning from above). However, some of the stands were mixed (but dominated by the target species and selected since no alternative monocultures for these rare species exist nearby) while others were monospecific (see Tab. 4.2.a1 for details). For the period 1960–2014, annual temperature was 9.8 °C and annual total precipitation sum was 1131 mm. The values for the vegetation period (May–September) were 15.5 °C with 468 mm (DWD, 2015).

Tree sampling, preparation and analysis of stem disks

Six to ten vital and dominant or co-dominant (according to Kraft, 1884) individuals per tree species were selected for stem analysis. Cross-sectional disks were cut along the main stem of the felled target trees at 0.5 m, 1.3 m and subsequently every 2 m to the top (29.3 m for the highest trees, Abb. 4.2.1). The dried stem disks were planed, polished with progressively fine grit sandpaper, and scanned at 1200 dpi resolution (A3 scanner 2400S, Mustek). To minimize eccentric growth effects, tree ring width was measured along four radii at the main cardinal direction using the semiautomatic image analysis software LignoVision™ (version 1.38e, Rinntech e. K., Heidelberg, Germany) with a precision of 0.01 mm (Rinn, 2006). The obtained radial series were post-edited using the TSAP software (TSAP-Win professional version 4.68e Rinntech e. K., Heidelberg, Germany) to verify the synchronicity within each tree and species. After visual crossdating according to the list method (Yamaguchi, 1991) the series were statistically crossdated in a stepwise procedure using averaged reference series according to the “leave-one-out principle” (Bunn, 2010). In the first step we examined the radial series within a stem disk (comparison of radial directions). We then tested the synchronicity within a tree (comparison of height sections). Finally, we checked the simultaneity among the trees using the mean series at 1.3 m stem height (comparison of individuals). The synchronicities were verified using the statistical parameters *Gleichläufigkeit* (Eckstein and Bauch, 1969), *Gleichläufigkeit*-Significance (Rinn, 2005) and *t*-value (Baillie and Pilcher, 1973). A total of 75 trees and 903 stem disks met these criteria and were included in further analyses (Tab. 4.2.a2).

Computation of basal area and volume increment (stem analysis)

Annual radial increment (RI) was converted into basal area increment (BAI, for each height section $BAI_{0.5}$, $BAI_{1.3}$ to $BAI_{29.3}$) since this variable is more representative of whole stem growth when compared with linear measurements (Biondi and Qeadan, 2008; Kohler et al., 2010; Weber et al., 2013). The computation of annual volume increment (VI) was provided by the package

treeglia using the function StemAnalysis (Bascietto and Scarascia-Mugnozza, 2004) of the software R (version 3.2.3, R Core Team 2016). The application uses Carmean's algorithm (Carmean, 1972) to interpolate annual stem heights by estimating inter-annual height increments between examined cross-sections. Under a number of height interpolation methods, Carmean's approach was determined to be the most appropriate with respect to accuracy (e.g. Dyer and Bailey, 1987; Machado et al., 2010). StemAnalysis calculates annual volume increments according to Smalian's formula for the computation of a trapezium's volume for the lower stem portions (calculated as sums) and the cone formula for the terminal section's volume (Bascietto and Scarascia-Mugnozza, 2004).

To distinguish between below- and above-crown increments, we linearly interpolated tree ring counts and radial increments (interpolated sampling height) at the measured crown base height (H_{CB} , height at the lowest green branch of deciduous and the lowest fork with three green branches of coniferous trees). Finally, by application of StemAnalysis, volume increments of the following three stem sections were computed: total aboveground stem volume (VI_{TS}), volume of the stem section below H_{CB} (VI_{LS}), and volume of the upper stem section above H_{CB} (VI_{US} ; Abb. 4.2.1). In order to reduce effects of eccentricity, fluting and ovality, species-specific mean series were derived arithmetically from individual height (BAI) and volume (VI) section series.

Abb. 4.2.1: Schematic illustration of volume and basal area increment height sections; partially adopted and adjusted from Latte et al. (2016). In order to determine the effect of stem height to climate mean sensitivity, *resistance*, *recovery* and *resilience*, response shapes were modelled for the lower eight BAI sections for the common period with corresponding time series length (1998–2012).

Chronologies and period selection

For each height and volume section we calculated BAI and VI site chronologies as arithmetic means of the raw series using the R package *dp/R* (Bunn, 2008). To account for naturally occurring long- and medium-term variations such as age or diameter related trends (Cook et al., 1990; Fritts, 1976), all series were fitted by a cubic smoothing spline with 50 % frequency cutoff at 67 % of the series length (e.g. Zang et al. 2012; Metz et al., 2016; Land et al., 2017). The detrending procedure preserves high-frequency variability (climate induced signals) within the series resulting in a dimensionless growth index (I) by calculating the ratio of the raw and predicted increment values (Cook et al., 1990). We used autoregressive modelling of the standardized series to remove first order autocorrelation, expressed as the relationship between the current and previous year values, using the Akaike's Information Criterion (AIC). The resulting residual series from each sample category were averaged to chronologies using a robust biweight mean that reduced effects of outliers relative to their position (Bunn, 2008; Zang et al., 2011).

The common growth period from 1998–2012 was selected for subsequent statistical analysis. For this period, a total of 8 height sections, except for *Metasequoia* (7 sections only), and all three volume sectional chronologies were available for each tree species.

For the description of the overall chronology quality we calculated the effective chronology signal (*es*) and the expressed population signal (*eps*, Wigley et al., 1984) for the common period using *dp/R* (Bunn, 2008). *es* is an estimator used to quantify the signal strength for a common chronology signal between trees, while *eps* determines how well a finite sample of series data represents the hypothetical population chronology (Buras 2017). To be able to compare data information with former studies, a threshold of $eps > 0.85$ was considered as an acceptable level for a hypothetical noise-free chronology quality (e.g. Brice et al., 2013; Land et al., 2017; Waldboth and Oberhuber, 2009). Additionally, the mean sensitivity (*ms*) was computed for mean series and chronologies to characterize growth dependency from external environmental factors and to evaluate inter-annual variability within the chronologies (Fritts, 1976; Metz et al., 2016). Finally, we calculated Pearson's correlation coefficients for chronologies to estimate relationships between BAI and VI at different height sections.

Climate data and identification of stress events

All climate data (mean and maximum temperature and precipitation sum), which included daily and monthly data for the lifespan of our target trees (1960–2014), were taken from the weather station “Wuppertal-Buchenhofen” (ID 5717, 51° 13.488'N, 7° 6.318'E, 130 m a.s.l.) of the German National Meteorological Service “Deutscher Wetterdienst” (DWD, 2015). The station is located in the centre of the Arboretum with a horizontal distance of 2.3 km to the furthestmost stand (*Castanea*, comp. 403 K1). To identify heat-related drought events in the period 1960–2014, three meteorological variables were considered with respect to divergences from the long-term average during the growing season (May–September): vapour pressure deficit (*vpd*), degree day sums ($sum_{\Delta t20}$), and the standardized precipitation evapotranspiration index (*spei*). Based on

the formula of Magnus (Junzeng et al., 2012; Equation 4.2.a1), vpd was calculated as the difference between saturation- and actual-vapour pressure (Equation 4.2.a2). It is an important measure for evaluating transpiration processes and stomatal conductance in plants (Junzeng et al., 2012). The $sum_{>20}$ (in °C), which should reflect hot periods, was calculated as the sum of the differences between daily mean temperatures > 20 °C and 20 °C. For vpd and $sum_{>20}$, values above 95th percentile were defined as stress events. The novel drought index $spei$ was used to identify deficits in precipitation taking into account the effect of temperature on drought development through a basic water balance calculation (Vicente-Serrano et al., 2010). It is an extension of the standardized precipitation index (spi , McKee et al., 1993) and can be determined for varying timescales (moving averaging windows) over previous months. Hence, $spei$ allows the identification of and differentiation between long- and short-term drought occurrence for a given climatic time series. It is based on the accumulated water deficit or surplus (water balance), calculated by the difference of the monthly precipitation sum and monthly potential evapotranspiration. In order to identify short- and medium-term drought-intensities with physiological importance for water-shortage in trees and a high probability of occurrence in Central Europe (George et al., 2015), we used one- and three-month intervals. As recommended by McKee et al. (1993), drought severity was classified into categories by the $spei$ value as: moderate drought (-1.00 to -1.50), severe drought (-1.50 to -1.99) and extreme drought (≤ -2.00). The potential evapotranspiration according to Thornthwaite (1948) and $spei$ were calculated with the R package *SPEI* (Beguería and Vicente-Serrano, 2013) based on monthly mean temperature and monthly precipitation sums.

Response indices

Resistance (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_l), were calculated to quantify species' growth responses to identified drought events (Lloret et al., 2011). *Resistance* determines the intensity of growth depression during the corresponding stress year (DY) in relation to the period before drought (preDY). It characterizes the ability of the tree to revoke the stress situation. *Recovery* reflects the extent of growth increase, or, if $R_c < 1$, persistent decrease after the drought event (postDY) and is calculated as the ratio: $R_c = \text{postDY}/\text{DY}$. *Resilience* is defined as the ratio between postDY/preDY. A *resilience* of 1 indicates the ability of a tree to reach a pre-drought growth level. In order to adequately represent a species growth level before and after stress, and to avoid any interference of previous and/or subsequent DYs, we chose a consistent pre- and post-drought period of 2 years (e.g. Knutzen et al., 2017). The response indices were calculated as the ratios of the detrended increment mean series (growth index I of $BAI_{0.5}$ to $BAI_{13.3}$ and VI_{TS} , VI_{LS} , VI_{US}) since raw data are usually strongly affected by natural age-related growth trends and variations in tree dimension (Fekedulegn et al., 2003; Kohler et al., 2010; Lloret et al., 2011; Metz et al., 2016; Sohn et al., 2012).

$$R_s = \frac{I_{DY}}{\text{mean}_{I_{2 \text{ pre DY}}}}$$

$$R_c = \frac{\text{mean}_{I_{2 \text{ post DY}}}}{I_{DY}}$$

$$R_l = \frac{\text{mean}_{I_{2 \text{ post DY}}}}{\text{mean}_{I_{2 \text{ pre DY}}}}$$

Statistical analyses

The analyses of growth indices and climate attributes ms (1998–2012), R_s , R_c and R_l were done with R software. We used linear regressions to account for growth variability with increasing stem height. Differences between tree species within height or volume sections as well as between drought years were assessed by analyses of variance (ANOVA) and the non-parametric Kruskal-Wallis test by rank, since homogeneity of variance of residuals or normal distribution of the values were not given for ms , R_s , R_c , and R_l . Post hoc analyses were conducted by Dunn's multiple comparison test with Holm-Šidák adjustment (R package *dunn.test*; Dinno, 2016). Assuming that total stem volume increment (VI_{TS}) represents the aboveground stem wood production most accurately, we used VI_{TS} measures as a reference for all attributes (such as ms , R_s , R_c and R_l) for species description. Due to mutual dependencies of different height and volume sections extracted from identical trees, paired t -tests and Wilcoxon tests were performed to detect differences between $BAI_{1.3}$ and VI_{TS} as well as VI_{LS} and VI_{US} , respectively.

The variability in ms , R_s , R_c and R_l with stem height was quantified separately by a set of univariate regression analyses according to Allan et al. (2014) (see also Abb. 4.2.1). A total of six basic models were fitted individually in order to derive species-specific response shapes (Tab. 4.2.a3). We used tree number as a fixed effect on the intercept, and subsequently averaged intercepts for each species. The applied functions included a null model, without response dependencies from tree height (or with the sole effect of tree number); polynomial models up to second order, representing linear and quadratic (one turning point) relationships; and three additional nonlinear models: negative exponential, asymptotic exponential and power law regression models (Crawley, 2013). For evaluation of the goodness-of-fit and model selection, we compared different models based on AICc (Akaike's Information Criterion, corrected for small sample sizes) according to Burnham and Anderson (2010). Furthermore, pseudo- R^2 was calculated using the square of Pearson's correlation coefficient between observed values and predicted estimators fitted by the model. Shape modelling and computations were performed using the R packages *nlme* (Pinheiro et al., 2016), *nlx2* (Grothendieck, 2013) and *pgirmess* (Giraudoux, 2016).

Results

Dendrometric growth characteristics

We found distinct differences in annual increments and growth patterns (culmination and growth trend) amongst the tree species (Abb. 4.2.2). Mean radial increment (referring to the life span of individual species) at breast height ($RI_{1.3}$) varied significantly from 2.7 mm (*Fagus*), 3.1 mm (*Acer*), 3.3 mm (*Betula*) and 3.9 mm (*Picea*, *Tsuga*) to 4.2 mm (*Thuja*), 4.3 mm (*Castanea*), 4.9 mm (*Cryptomeria*) and 5.0 mm (*Metasequoia*; $p < 0.001$, Tab. 4.2.a2). Basal area increment at breast height ($BAI_{1.3}$) as well as height and volume increment (HI_{TS} and VI_{TS}) differed strongly among tree species ($p < 0.001$, Tab. 4.2.a2). Across different height sections, an early culmination of BAI values was observed for the species *Acer*, *Betula*, *Castanea* and *Metasequoia* (and to some

extent *Picea*) after around 20 to 25 years. However, BAI of *Fagus*, *Thuja* and *Tsuga* reached their maxima markedly later, indicating a strong dependency of age-related growth trends on species, and underlining the importance of detrending.

Abb. 4.2.2: Species-specific basal area increment (BAI) chronologies at different sampling heights (0.5 to 29.3 m). The coloured lines indicate chronologies at breast height ($BAI_{1.3}$) and at the nearest mean crown base height (BAI_{CB}). N = number of trees, n = number of stem disks.

Stress events and chronology characteristics

For the common period 1998–2012, we identified three years with pronounced high vpd and degree day sums significantly above the 15-year average during the growing season (95 % quantile $vpd = 7.96$ hPa; 95 % quantile $sum_{J20} = 31.78$ °C) signifying high transpiration and heat accumulations in August of 2003 and July of 2006 and 2010 (Abb. 4.2.3a). Simultaneously, the same years and additionally the year 2011 reflected severe and extreme water deficits, as shown by low $spei$ values (below -1.5 and -2.0, Abb. 4.2.3b). 2003, 2010 and 2011 were characterized by a) abrupt drought in single month (August 2003, June 2010 and May 2011) and b) persistent 3-month drought (June–August and July–September 2003, April–June 2010 and March–May 2011). However, fluctuating short-term (1-month) conditions with strong water deficits (June, July and September) and high water supply (May and August) dominated the year 2006.

The stress events of 2003, 2006, and 2010 corresponded with growth depressions for all tree species (except for *Picea* in 2010, Abb. 4.2.4). In contrast to the majority of species, no additional decline could be found in the growth indices of *Acer*, *Castanea*, *Metasequoia* and *Tsuga* trees during

Abb. 4.2.3: (a) Vapour pressure deficit (vpd), degree day sum ($sum_{\Delta t20}$), given as sum of the differences in temperatures > 20 °C and 20 °C and (b) standardized precipitation evapotranspiration index (spei) for the growing season (May–September) from 1998 to 2012, calculated for 1-month and 3-month (spanning from two previous to current month) timescales (ts, black and red lines). Asterisks indicate years with high levels in vpd and $sum_{\Delta t20}$, points mark severe (spei < -1.5) and extreme (spei < -2.0) drought events.

Abb. 4.2.4: Standardized basal area and volume increment (BAI and VI) chronologies at different height (BAI_{0.5} to BAI_{13.3}) and volume (VI_{TS}, VI_{LS}, VI_{US}) sections. Asterisks indicate stress events corresponding to high vpd and $sum_{\Delta t20}$ and low spei values simultaneously. 0.5 to 13.3 = 0.5 m to 13.3 m stem height; TS = total stem, LS = lower stem section below crown base height, US = upper stem section above crown base height.

2011. Furthermore, slight increases in the lower BAI indices (BAI_{0.5} and/or BAI_{1.3}) were found for *Betula*, *Cryptomeria*, *Fagus* and *Thuja* in 2011. To take the successive droughts spanning the years 2010 and 2011 into account, growth was averaged for these two years for further analysis of *resistance* (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_l). Here, R_c and R_l indices referred to 1-year post-drought period (2012) as stem disks of *Betula* and *Cryptomeria* were sampled in summer 2013 (annual increment not completed in 2013; cf. Tab. 4.2.a1).

The statistical attributes es (effective chronology signal) and eps (expressed population signal) exceeded threshold values for all height chronologies (overall range: $es = 0.431$ to 0.846 , $eps = 0.857$ to 0.982) indicating reliable and noise-free chronology quality concerning the comparability with numerous former studies (shown for BAI_{1.3}, VI_{TS}, VI_{LS} and VI_{US} in Tab. 4.2.a4). Within species, individual height chronologies were strongly and positively correlated with each other (data not shown). However, both BAI and VI variables' correlation with increasing distance between stem heights decreased (Abb. 4.2.5). Linear regressions revealed that BAI_{1.3} measures explained 48 % (*Tsuga*) to 95 % (*Cryptomeria*) of VI_{TS} variance and 61 % (*Tsuga*) to 97 % (*Cryptomeria*) of VI_{LS} variance, respectively ($p < 0.05$). For *Thuja* trees, upper stem VI_{US} and BAI_{13.3} variance (15 % and 21 %) could not be explained by BAI_{1.3}.

Abb. 4.2.5: Relationships between standardized BAI1.3 (dashed line) and BAI or VI chronologies of various height sections for the period 1998–2012 (R^2 ; except for *Thuja* BAI13.3 and VIUS, all $p < 0.05$; $N = 6–10$). BAI = basal area increment, VI = volume increment, 0.5 to 13.3 = 0.5 m to 13.3 m stem height; TS = total stem, LS = lower stem, US = upper stem, ac = *Acer*, be = *Betula*, ca = *Castanea*, cr = *Cryptomeria*, fa = *Fagus*, me = *Metasquoia*, pi = *Picea*, th = *Thuja*, ts = *Tsuga*.

Mean sensitivity and variation with stem height

Mean sensitivity (ms), calculated as year-to-year variation in individual trees, was strongly affected by tree species for the growth variables BAI_{1.3}, VI_{TS}, VI_{LS} and VI_{US} ($p < 0.01$, Tab. 4.2.1). Highest ms was found for *Cryptomeria* and *Picea* trees, indicating that the growth of these species was strongly controlled by climatic factors. We determined low sensitivity for *Castanea*, *Thuja* and *Tsuga*, whereas *Acer*, *Betula*, *Fagus* and *Metasequoia* could be considered as moderately sensitive to external impacts. However, the number of significant differences between species (n_{sign}) varied among growth variables (Dunn test, $p < 0.05$). The comparably fewer differences in BAI_{1.3} variables indicate that sensitivities at breast height were more similar among species when compared with volume increment variables (VI_{TS}, VI_{LS}, VI_{US}).

Within species, ms differed strongly as a function of stem height and growth variable (BAI and VI; Tab. 4.2.1). For all species, BAI_{1.3} sensitivity exceeded VI_{TS} measures by 0.2–56.2 % and significant differences were calculated for six of the nine species (paired t -test and Wilcoxon test, $p < 0.05$). Comparisons between lower and upper VI portions showed a more homogeneous pattern, which was significantly different for only three species.

Tab. 4.2.1: Mean sensitivity (ms) of tree species for different growth variables and height sections (BAI_{1.3}, VITS, VILS, VIUS) within the period 1998–2012. Letters indicate significant differences between tree species within a considered section, calculated with Dunn’s multiple comparison test and Holm-Šidák adjustment (Dunn, $p < 0.05$, $df = 5–9$). Kruskal-Wallis tests resulted in significant effects of the factor tree species on ms for all variables ($df = 8$). Paired t -tests and Wilcoxon-tests were implemented for comparison of sensitivities of BAI_{1.3} with VITS as well as of VILS with VIUS ($p < 0.001$ ***, $p < 0.01$ **, $p < 0.05$ *).

species	BAI _{1.3}	VI _{TS}	BAI _{1.3} vs VI _{TS}	VI _{LS}	VI _{US}	VI _{LS} vs VI _{US}
	Dunn	Dunn	paired	Dunn	Dunn	paired
<i>Acer rubrum</i>	0.33 ^{ab}	0.33 ^{bc}		0.35 ^{cd}	0.28 ^{abcd}	***
<i>Betula maximowicziana</i>	0.34 ^{ab}	0.27 ^{abc}	*	0.30 ^{abcd}	0.31 ^{abc}	
<i>Castanea sativa</i>	0.23 ^a	0.21 ^a	*	0.22 ^a	0.20 ^{ad}	
<i>Cryptomeria japonica</i>	0.40 ^b	0.36 ^b	*	0.39 ^c	0.37 ^b	
<i>Fagus sylvatica</i>	0.32 ^{ab}	0.26 ^{abc}	*	0.25 ^{abcd}	0.29 ^{abc}	
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	0.30 ^{ab}	0.30 ^{abc}		0.32 ^{bcd}	0.28 ^{abcd}	
<i>Picea abies</i>	0.37 ^b	0.36 ^b		0.39 ^c	0.32 ^{bc}	**
<i>Thuja plicata</i>	0.32 ^{ab}	0.21 ^a	***	0.23 ^{ab}	0.17 ^d	**
<i>Tsuga heterophylla</i>	0.30 ^{ab}	0.22 ^{ac}	*	0.23 ^{abd}	0.24 ^{acd}	
total (n_{sign})	2	8	6	9	7	3
Kruskal-Wallis						
χ^2	23.8	41.2		43.2	41.5	
p -value	0.002	< 0.001		< 0.001	< 0.001	

BAI = basal area increment, VI = volume increment, 1.3 = 1.3 m stem height, TS = total stem, LS = lower stem, US = upper stem, n_{sign} = number of significant differences.

Our analyses of height-sensitivity relationships (0.5 m to 13.3 m) indicated species-specific responses of ms to stem height (Abb. 4.2.6). For all species, inter-annual variation followed a decreasing trend with increasing tree height, with reduction in ms by 7.2 % (*Picea*) to 48.7 % (*Thuja*). While *Acer*, *Castanea*, *Cryptomeria*, *Metasequoia*, *Picea* and *Tsuga* showed a uniform decline, ms reduction was even more pronounced in the lower sections of *Betula*, *Fagus* and *Thuja* when considered longitudinally.

Abb. 4.2.6: Response of tree species' mean sensitivity (m_s) to stem height for the period 1998–2012. M_s was calculated on the base of detrended basal area increment (BAI) series of the 8 lower height sections (BAI_{0.5} to BAI_{13.3}), except *Metasequoia* with 7 height sections (BAI_{0.5} to BAI_{11.3}). For each species, prediction of the best-fitted model (null, linear, quadratic, neg.exp., asym.exp., power law; solid coloured line) according to AICc are shown. Grey dashed lines indicate first model fits of single trees with only different intercepts. Changes in m_s were calculated as the difference between m_s at lowest (0.5 m) and highest (13.3 m or 11.3 m) stem height, both predicted by the first model, and are shown in brackets. Additionally, m_s values of the BAI height chronologies are marked by linked points. R^2 = pseudo- R^2 , neg.exp. = negative exponential, asym.exp. = asymptotic exponential. $N = 6$ –10.

Response to heat-related drought

An overview for species-specific responsiveness to stress events is presented for the total stem volume increment VI_{TS} since this variable incorporated several tree height sections and, thus, representing trees growth reaction most reliable (a summary of the drought response indices for the major growth variables BAI_{1.3}, VI_{TS} , VI_{LS} and VI_{US} is provided in Tab. 4.2.a5). We found significant differences among tree species for all tolerance components and drought years ($p < 0.001$, Abb. 4.2.7a, Tab. 4.2.2). The highest variation between years in *resistance* (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_l) based on VI_{TS} was identified for *Cryptomeria* (coefficient of variation, $cv = 0.31$ for R_s , $cv = 0.28$ for R_c , difference between stress events ΔDY : $p < 0.001$) and *Tsuga* ($cv = 0.20$ for R_l , ΔDY : $p < 0.001$, Abb. 4.2.7b, Tab. 4.2.2). Accordingly, *Cryptomeria* yielded the highest m_s values (confer Tab. 4.2.1). The lowest variations between drought years were found for *Thuja* trees for all tolerance indices ($cv = 0.01$ – 0.02). Concerning R_s , growth depressions ranged from 12 % (*Betula*) to 46 % (*Cryptomeria*) in 2003, 14 % (*Cryptomeria*, *Fagus*) to 41 % (*Acer*) in 2006 and 7 % (*Tsuga*) to 50 % (*Cryptomeria*) in 2010/11. Looking at pooled R_s across stress events (*avg* R_s),

Tsuga and *Castanea* exhibited lowest growth reduction, while high declines were found for *Cryptomeria*, *Picea* and *Acer* (Abb. 4.2.7b). In contrast, R_c values of *Picea* and *Cryptomeria* were highest across drought years ($avg R_c$). Here, low increment values of *Castanea*, *Thuja* and *Tsuga* in the two-year period after droughts reflected a minor recovery on average. Values of R_I ranged from -21 % (*Fagus*) to 3 % (*Cryptomeria* and *Picea*) in 2003, -13 % (*Tsuga*) to 18 % (*Metasequoia*) in 2006 and -14 % (*Acer*) to 30 % (*Tsuga*) in 2010/11. As a result, $avg R_I$ across drought years was highest for *Picea* and *Tsuga* and lowest for *Betula*, *Castanea*, *Acer* and *Thuja*. For the pooled response indices R_s and R_c of individual trees ($avg R_s$ [tree] and $avg R_c$ [tree]), we found close relationships between mean sensitivity (1998–2012) and drought tolerance components ($p < 0.001$) indicating a lower R_s and higher R_c of more sensitive species and an opposite pattern for less sensitive species (Abb. 4.2.7c). Lower relationships were found for $avg R_I$ (tree) and ms ($p = 0.045$).

Abb. 4.2.7: (a) Drought response indices *resistance* (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_I) of detrended volume increment (VI_{TS}) for the stress events in 2003, 2006 and 2010/11, calculated as means of N=6–10 trees per species. Kruskal-Wallis tests resulted in significant differences between tree species ($p < 0.001$, $df = 8$). Values above points indicate numbers of significant differences (n_{sign}) between species for the given observation unit (Dunn's multiple comparison test and Holm-Šidák adjustment, $p < 0.05$). Lines between different stress events highlight the variability in responses within each deciduous (dashed line) and coniferous (solid line) tree species. (b) Pooled average indices ($avg R_s$, $avg R_c$ and $avg R_I$; presented in descending order) and coefficient of variation (cv) across the event years (N=3). (c) Linear relationships of pooled average indices across the stress events ($avg R_s$ [tree], $avg R_c$ [tree] and $avg R_I$ [tree]) and mean sensitivity (1998–2012) for individual trees (N = 6–10). ac = *Acer*, be = *Betula*, ca = *Castanea*, cr = *Cryptomeria*, fa = *Fagus*, me = *Metasequoia*, pi = *Picea*, th = *Thuja*, ts = *Tsuga*.

Tab. 4.2.2: Significant differences in the response indices *resistance* (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_l) between tree species (Dunn test and Holm-Šidák adjustment, $p < 0.05$, $df = 5-9$) and between the stress events in 2003, 2006 and 2010/11 (ΔDY ; Kruskal-Wallis test, $p < 0.001$ ***, $p < 0.01$ **, $p < 0.05$ *, $df = 2$), calculated for the detrended volume increment (VI_{TS}) and presented in ascending order of p -value.

Index	Stress event (DY)			ΔDY	
	2003	2006	2010/11		
R_s	be > cr, pi	cr > ac, me, be	ts > cr, pi, be, fa	***	cr, ts
	th > cr	fa > ac, me	ca > cr	**	fa
	me > cr		me > cr	*	be
			th > cr		
R_c	cr > be, fa, ca, th, me	me > cr, ts, fa	pi > ac, me, th, ca, ts	***	cr, me, pi, fa
	pi > be, fa, ca	ac > cr, ts	cr > ac, me, th, ca, ts	**	ts, ac
	ts > be, fa		fa > ac, me	*	be
R_l	ts > fa, ca, be	me > ts, th, cr	ts > me, ac, th, cr, be	***	ts, me
	cr > fa, ca	ac > ts	pi > me, ac, be	**	fa, ac
	pi > fa, ca		fa > ac, me	*	pi, ca
	th > fa				
	me > fa				

ac = *Acer*, be = *Betula*, ca = *Castanea*, cr = *Cryptomeria*, fa = *Fagus*, me = *Metasequoia*, pi = *Picea*, th = *Thuja*, ts = *Tsuga*.

Relationships between stem height and drought response in 2003 (shape modelling)

Within tree species, we identified differing shapes of drought response with varying stem height that differed among stress events. To analyse intra-species variability, tree shapes are shown for the extraordinary trans-European heatwave in 2003 (Beniston, 2004; Ciais et al., 2005; for differences in the years 2006 and 2010/11 see Tab. 4.2.a5). Here, growth response to drought in terms of $BAI_{1.3}$ reflected the reaction of VI_{TS} for several species (Abb. 4.2.8a). However, for the majority of species, $BAI_{1.3}$ led to tendentially lower R_s and higher R_c or higher R_l when compared with VI_{TS} values. Pairwise comparisons resulted in significantly lower R_s indices of $BAI_{1.3}$ for *Castanea* but higher R_s values of $BAI_{1.3}$ for *Metasequoia*. Contrasting patterns were found for R_c indices, indicating a significantly higher R_c at breast height for *Betula*, *Castanea* and *Thuja*. Likewise, less distinct differences could be found for R_l indices, and *Picea* proved to be less resilient and the species *Thuja* and *Tsuga* more resilient at $BAI_{1.3}$ level when compared with VI_{TS} .

Regression analysis of BAI measurements revealed a positive response of R_s with increasing stem height for most tree species (Abb. 4.2.8b). *Betula*, *Fagus* and *Picea* appeared to be strongly affected by the drought at lowest height sections, while R_s of *Acer*, *Castanea*, and *Thuja* increased more constantly. The greatest changes in R_s , calculated as the ratio of R_s (ΔR_s), predicted by the model at the uppermost stem height (13.3 m) and the minimum height (0.5 m), were found for *Betula* ($\Delta R_s = 37\%$), *Castanea* and *Fagus* ($\Delta R_s = 29\%$, Tab. 4.2.a6). However, no such trend was found for *Metasequoia* and *Tsuga* trees. In contrast, R_c indices decreased with increasing height (by on average 27 %) except in the case of *Picea* and *Metasequoia*. R_l values decreased with increasing height sections for *Acer*, *Betula*, *Castanea*, *Fagus*, *Thuja* and *Tsuga* (by on average 13 %), whereas the resilience of the other species was constant (*Cryptomeria*) or increasing (*Metasequoia*, *Picea*) with greater stem heights.

Abb. 4.2.8: Relationships between growth variable or stem height and drought response indices *resistance* (R_s [2003]), *recovery* (R_c [2003]) and *resilience* (R_I [2003]) for the stress event in 2003. (a) Comparison of response indices based on detrended basal area increment at breast height ($BAI_{1.3}$) and detrended volume increment ($VI_{1.3}$). Asterisks indicate significant differences between growth variable $BAI_{1.3}$ and $VI_{1.3}$ within considered species, implemented by paired t -tests and Wilcoxon tests ($p < 0.01$ **, $p < 0.05$ *; $N = 6-10$). *ac* = *Acer*, *be* = *Betula*, *ca* = *Castanea*, *cr* = *Cryptomeria*, *fa* = *Fagus*, *me* = *Metasequoia*, *pi* = *Picea*, *th* = *Thuja*, *ts* = *Tsuga*. (b) Best model fits of response of R_s , R_c and R_I to stem height. Drought response indices were calculated on the basis of detrended basal area increment (BAI) series of the lower 8 height sections ($BAI_{0.5}$ to $BAI_{13.3}$), except for *Metasequoia* with 7 height sections ($BAI_{0.5}$ to $BAI_{11.3}$). Model predictions of the best-fitted models (null, linear, quadratic, negative exponential, asymptotic exponential, power law) according to AICc ($\Delta AICc < 2$) are provided for each species.

Discussion

Our analyses of growth variation confirmed that annual wood formation by alien and native tree species differed species-specifically under the same site conditions, that are favourable for forest growth (due to high precipitation and moderate winter temperatures). All species exhibited simultaneous declines in basal area and volume increment during drought and heat events, but the magnitude in growth depression strongly differed among tree species. Furthermore, inconsistencies in the growth responses of the different tree species across dry years indicate that the growth response of a species depends on the type and intensity of a drought event.

Quantification of drought conditions

Our findings suggest that a) different temporal scales of climate variables and b) both precipitation- and temperature-driven predictors should be considered when identifying and quantifying drought stress.

To evaluate drought events, most growth studies have focused on longer periods of water shortage (spanning three months at least; Mette et al., 2011). However, our study confirmed the findings of George et al. (2015) who pointed out the importance of short-term variability (e.g. 1 month) for tree growth dynamics. The low (raw and detrended) growth values in the year 2006 of all investigation species emphasize that frequent and intensive temporary water deficits across the vegetation period (in June, July and September) affect patterns of annual increment of both sensitive and less sensitive tree species. The high water supply (in May and August of 2006) was not sufficient to facilitate species recovery in the same year. Besides short-term events, an intensive and long-lasting summer drought in 2003 and persisting dryness in springs of 2010 and 2011 also impacted tree growth species-specifically. In comparison, a lower resistance to short-term drought (2006) could be observed for *Acer* and *Metasequoia*, and *Cryptomeria*, *Fagus* and *Picea* were found to be less resistant to persistent drought (2003, 2010/11; Abb. 4.2.7a).

The exceptionally high *vpd* and *sum_Jr20* values in August (2003) and July (2006 and 2010) indicated strong summer heat inducing physiological stress caused by high evaporative water demand (Bouriaud et al., 2005; Will et al., 2013). In contrast, the more balanced *vpd* in 2011 suggested that trees may have maintained stomatal conductance. We found that *vpd* was largely controlled by the maximum temperature (linear regression: $R^2 = 0.58$, $p < 0.001$), the primary trigger of persistent drought and suitable for predicting drought tolerance (Williams et al., 2012). We therefore conclude that the additional consideration of mainly temperature-driven predictors (such as *vpd* and heat sums) may improve the capabilities to derive species-specific growth responses to drought conditions.

In total, as reported by Bhuyan et al. (2017), the selection of *spei* at a 1- and 3-month timescale seems to be an appropriate choice at Burgholz site since tree growth of temperate forests is expected to be primarily sensitive to short- and medium-term drought. However, this study focuses on drought conditions during the current growing season, and responses to previous dry periods were not considered. To account for the direct impact of individual climate predictors at defined (stationary and moving) periods for the whole lifespan of the investigation trees, further growth-climate correlation analyses are required.

Species-specific differences in drought response and implications for alien and native species

In this study, we applied the growth indices *resistance*, *recovery* and *resilience* of the whole stem (VI_{TS}) for defined drought events giving the most general (concerning the variation along the stem) and comparable (concerning growth traits during and after drought) insight of species' drought tolerance at our study site. *Cryptomeria*, *Picea* and *Acer* were least resistant and *Tsuga* and *Castanea* showed highest resistance; *Thuja*, *Fagus*, *Metasequoia* and *Betula* were in an intermediate position. In contrast, *Castanea* and *Thuja* recovered slowly while *Picea* and *Cryptomeria* indicated highest, and *Acer*, *Metasequoia*, *Fagus*, *Betula* and *Tsuga* moderate recovery after drought (Abb. 4.2.7b). Hence, trade-offs between resistance and recovery or resilience were not uniform among tree species, i.e. species with high growth reduction did not necessarily reveal a greater

recovery. For a general ranking of drought tolerance, R_s seems to be the most expressive variable as highly resistant species have no need to recover or to be resilient as much as species of lower R_s (Kunz et al., 2018). Across stress events, this growth susceptibility to drought was highly correlated to species' inter-annual growth variation (specified by ms) indicating a stronger drought response of highly sensitive species (Abb. 4.2.7c). Hence, ms is a useful measure for quantifying tolerances to diverging drought disturbances and should be considered for ranking of drought sensitivity at homogenous site conditions (Feliksik and Wilczyński, 2009; Wilczyński et al., 2014). Here, *Cryptomeria* and *Picea* revealed highest, and *Castanea*, *Thuja* and *Tsuga* lowest ms . The variation of drought responses between the species and drought years indicate species-specific tolerance to drought events of varying intensity or different timing during the growing season (Abb. 4.2.7a).

These differences may result from specific demands (for soil and climate) and **long-term adaptation** due to the climatic conditions of their natural distribution (Bolte et al., 2009; Millar et al. 2007). For *Cryptomeria japonica*, originating from isolated areas of the cool-temperate, humid climate in Japan (Shen, 1999), a strong sensitivity to atmospheric water deficits (Tange et al., 2009) is well known. The comparable low resistance (2003, 2010/11) could be related to its demand for constantly high humidity of the (sub-)montane zone, where long-lasting periods of dryness are lacking (Shen 1999). Likewise, native *Picea abies* prefers high precipitation sums at higher altitude and has been classified as a European species vulnerable to presumed climatic impacts such as spring or summer drought (e.g. Kölling et al., 2009; Lebourgeois et al., 2010; Lévesque et al., 2013; Pretzsch et al., 2013; Vitali et al., 2017). Interestingly, both species, *Picea* and *Cryptomeria*, are characterized by shallow root systems (Konôpka et al., 2006; Schmid and Kazda, 2002) and in our study exhibited remarkably similar growth and response characteristics (Abb. 4.2.4, 4.2.6 and 4.2.7a). In contrast, the western North American *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* are distributed under (largely comparable) broad ecological amplitudes with maritime influence (e.g. Antos et al., 2016; Burns and Honkala, 1990). Additionally, for both species, a great abundance on moist and nutrient-poor sites (Antos et al., 2016) is largely consistent to the conditions of the study site (cf. chapter *Species selection and study site*). This may explain the observed high R_s for the individual drought events at favourable site conditions for study trees (Abb. 4.2.7a, b). For *Thuja*, high stress tolerance under a wide ecological range (high survival rates on productive sites and persistence under adverse conditions; Antos et al., 2016), especially a high resistance to summer drought (Grossnickle and Russell, 2010), has been reported. The weak sensitivity of *Tsuga* to climatic fluctuations is in line with the findings of Ettinger et al. (2011). For European native *Fagus sylvatica*, with wide distribution in Central and Western Europe of the temperate and warm-temperate zones, conditions of the study site Burgholz seem to be favourable with respect to climatic (mild temperature and high precipitation amount) and soil properties (e.g. Felbermeier and Mosandl, 2002). The comparable high R_s of study trees may therefore indicate a higher adaptive potential. With respect to drought sensitivity, several studies have been published (for an overview see, for example, Knutzen et al., 2017). Hence, *Fagus* has been found to be moderately sensitive (van der Werf et al., 2007; Zang et al., 2014) or

vulnerable to droughts (e.g. Bréda et al., 2006; Dulamsuren et al., 2017; Weber et al., 2013; Zimmermann et al., 2015). For the remaining species, no relationships between drought response of study trees and its origin characteristics could be found. This in particular applies for the eastern North American generalist *Acer rubrum* (Abrams 1998). Its huge ecological amplitude (with highest climate tolerance within the genus *Acer*; Walters and Yawney, 1990), low resource requirements and high adaptive (physiological and morphological) potentials (Abrams 1998; Hart et al., 2012) could have been expected to reveal lower drought response. In fact, a low R_s and, additional, rather moderate R_c of the study trees does not coincide with generalist characteristics (Abb. 4.2.7a, b).

Another explanation for the differences in drought response between the tree species could be linked to **physiological strategies** to regulate water stress during drought (McDowell et al., 2008). For summary, two general mechanisms for water regulation have been described: isohydric and anisohydric. According to recent literature the species *Acer* (Thomsen et al., 2013), *Cryptomeria* (Kumagai et al., 2009), *Metasequoia* (Brodribb et al., 2014; Chen et al., 2012), *Picea* (e.g. Hartl-Meier et al., 2015; Klein and Niu, 2014; Zang et al., 2014), *Thuja* (McCulloh et al., 2014; Warren et al., 2003) and *Tsuga* (McCulloh et al., 2014) were classified to follow isohydric hydraulic behaviour. For this species, stomatal closure in early stages of water stress results in carbon starvation and lower wood productivity (low R_s), especially during persistent drought periods (Gebhardt et al., 2014; Hartmann, 2011; McDowell et al., 2008). On the other hand, these species are able to prevent damage to essential organs (leaves and fine roots) and hence, growth can be resumed quickly (high R_c ; Pretzsch et al. 2013). For the intensive, long-lasting (2003) and successive (2010/11) droughts this particularly holds for *Cryptomeria* and *Picea* given by strong growth declines during ($R_s = 0.50\text{--}0.61$) and high recovery in the years after drought ($R_c = 1.76\text{--}2.16$; Abb. 4.2.7a). For the widely cultivated Chinese *Metasequoia glyptostroboides* (Williams, 2005), and also for *Acer*, the isohydric character might explain the stress reaction in 2006: during drought, growth ceased quickly ($R_s = 0.59$ and 0.65) and the stored resources could be used for faster recovery after stress ($R_c = 1.87$ and 1.85). In contrast to our findings (moderate drought-tolerant, given by intermediate R_s and R_c for individual drought events; Abb. 4.2.7a, b), *Metasequoia* has been classified as a sensitive (Wilczyński et al., 2014) and drought-intolerant species (Vann, 2005). The second group, the anisohydric species *Betula* (Ishii et al., 2013), *Castanea* (Fardusi et al., 2016; Gomes-Laranjo et al., 2012) and *Fagus* (Hartl-Meier et al., 2015; Pretzsch et al., 2013; Zang et al., 2014) are classified to follow water-spending strategies (Fardusi et al., 2016). During drought, these species maintain negative water potentials and continue transpiration and biomass production (Woodruff et al., 2016). For the year 2003, a relatively high resistance ($R_s = 0.66\text{--}0.78$) and low recovery ($R_c = 1.12\text{--}1.30$) could therefore be attributed to sustained stomatal conductance for these three species (Abb. 4.2.7a). Additionally, the low growth depressions ($R_s = 0.78$ and 0.86) and low recovery ($R_c = 1.30$ and 1.29) of *Castanea* and *Fagus* in 2006 as well as in 2010/11 for *Castanea* ($R_s = 0.75$, $R_c = 1.36$) might be caused by spending strategy. In particular, the mesophilic South European *Castanea sativa* (Gomes-Laranjo et al., 2012) seems to profit from anisohydric character suggesting high adaptive potential (high

R_s for individual stress events). Nevertheless, growth of *Castanea* was found to be limited by water availability in winter, or continuous heat during spring and summer, leading to over-transpiration and synergic damages (e.g. blight and ink disease; Conedera et al., 2010; Waldböth and Oberhuber, 2009). The Japanese *Betula maximowicziana* is largely characterized as a drought-intolerant species (Koike and Sakagami, 1985; Niinemets and Valladares, 2006; Ranney et al., 1991). However, among the genus *Betula*, *B. maximowicziana* is considered to be one of the more resistant birches (Leder and Tennhoff, 2014; Shaw et al., 2014). In this study, *Betula* trees benefited from high growth stability during long-lasting summer drought in 2003 (highest $R_s = 0.78$) related to anisohydric strategy.

We conclude that both, long-term adaptations due to origin and physiological mechanisms, may cause species-specific drought response behaviour. For *Cryptomeria* and *Picea*, the isohydric behavior and less favourable site conditions may explain the low drought resistance. However, both species benefit from high responsiveness after disturbance at our study site. As long as changes in climatic conditions do not result in long-lasting water shortages, both species may actually profit from their strong ability to recover. Nevertheless, repeated successive drought events may have an increasingly negative impact on their productivity in the future (cf. 2010 and 2011). Accumulated growth declines may not be compensated for, and ongoing stress can lead to problems related to deficits in defensive mechanisms (e.g. bark beetles; Anderegg et al., 2015). This is likely to be of special importance on dry sites. In contrast, the low sensitivity of species such as *Castanea*, *Thuja* and *Tsuga* seems to promote high plasticity to more frequent and variable drought periods (short- and long-term drought). *Thuja* and *Tsuga* may benefit from wide ecological amplitudes, while the growth of *Castanea* is promoted by water-spending, anisohydric physiology. As a result, cultivation with such species may reduce silvicultural risks to stress events of different magnitudes (Bolte et al., 2009). *Betula* and *Fagus* seem to profit from high growth stability during the major drought in 2003 or short-term drought periods in 2006, respectively. In comparison to *Betula*, *Fagus* trees are more adaptable to changing aridity as resistance, recovery and resilience across different stress events is higher. For both species, moderate to high drought tolerances may be related to an anisohydric strategy and, in the case of *Fagus*, to favourable site conditions. *Acer* and *Metasequoia* are characterized by greater sensitivity to and higher recovery from short-term summer drought (2006) that may be associated with isohydric behavior in early stages of water shortage. However, the ability to recover from long-lasting rainfall deficits (2003 and 2010/11) is comparatively low for these species. As summarized by rather intermediate growth stability across the analysed drought events, *Metasequoia* can be classified as moderate drought-tolerant. However, the general low resistance and resilience and rather moderate recovery lead to characterize *Acer* as the least drought-tolerant species at Burgholz site.

Growth variations along the stem

Significant correlations between growth chronologies of different height sections and of various growth variables (BAI and VI) for the majority of species indicate that increment indices at breast height ($RI_{1.3}$, $BAI_{1.3}$) are useful estimators for annual volume production. This finding corresponds to results of other studies (e.g. LeBlanc, 1990; Metsaranta and Bhatti, 2016; Rais et al., 2014). Nevertheless, with strong tapering and consequently increasing diameter-height ratios, the explanatory power of $BAI_{1.3}$ values decreased with increasing longitudinal distance to breast height (e.g. *Thuja* and *Tsuga*; Abb. 4.2.5). For the majority of species, mean sensitivity and drought response were inconsistent along the stem. We found that inter-annual variation at breast height ($BAI_{1.3}$) systematically overestimated ms of the aboveground stem production (VI_{TS}) for six out of the nine tree species (by 19.6 % on average across these species; Tab. 4.2.1). This finding is in line with other studies that have observed comparable breast height-to-whole stem discrepancies in ms for lodgepole pine, silver fir and European beech (Chhin et al., 2010; Latte et al., 2016; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud, 2012). The proportionality of ms between $BAI_{1.3}$ and VI_{TS} is partly evident in drought response indices, suggesting an overall greater response to drought (stronger decline during and stronger recovery after drought) of $BAI_{1.3}$ when compared with VI_{TS} for the event year 2003 (Abb. 4.2.8a).

Within main trunks of up to 13.3 m tree height, we found little (*Picea*, *Cryptomeria*) to strong (*Betula*, *Thuja*) variation in ms and drought index values (Abb. 4.2.6, Abb. 4.2.8b). The lower ms and less pronounced drought response with increasing stem height in most species may result from disproportionally higher carbon (C) allocation at the treetop and time lags of C transport from regions close to the organs of photosynthesis (foliage) to lower stem sections (Gower et al., 1995; Sevanto et al., 2003). During drought occurrence, reduced C assimilates are allocated primarily to upper stem parts (Woodruff and Meinzer, 2011). As a consequence, the basipetal (top-down) transport of carbohydrates is reduced, resulting in relatively low growth rates at lower bole sections, which in turn may lead to stronger growth reductions during drought stress (Chhin et al., 2010; Larson, 1963; Sohn et al., 2012).

However, several authors have proposed the theory of hydraulic and gravitational limitations inhibiting water availability at the tops of tall trees (e.g. Ishii et al., 2008; Koch et al., 2004; McDowell et al., 2002). Therefore, increasing climate sensitivity is assumed to increase at high stem positions (Kerhoulas and Kane, 2012). Supporting this, Bouriaud et al. (2005) and Latte et al. (2016) reported slight decreases in ms along the main bole, which gradually changed resulting in highest sensitivity at the topmost section within the crown. In conclusion, both mechanisms (carbon allocation and hydraulic limitations) are expected to interact, but their impacts on tree growth are not universal (Ryan et al., 2006; Ryan and Yoder, 1997). In fact, the drought responses of most of our study trees seem to be largely controlled by basipetal carbon allocation.

Limitations and methodical considerations

Similar to further studies, combining dendroecological methods and stem analyses, this approach refers to a small spatial scale (one study site; e.g. Latte et al., 2016; Sohn et al., 2012). Hence, implications regarding species-specific responses are limited to regions with comparable site (including climatic) conditions and does not necessarily reflect general species behaviour. However, this fact should not preponderate since this study is, so far, the first analysis with joint data of these poorly considered rare tree species for this geographical region in Europe.

The small sample size (6–10 trees) affects the statistical evidence concerning the climatic signal strength of the growth chronologies. In this study, we used the expressed population signal (ϵps , with a threshold level of $\epsilon ps = 0.85$) that has been (mistakenly) widely used to verify climatic evidences of chronologies (Buras 2017). Indeed, the ϵps is a helpful means for evaluation the representation of the population signal, and will likely but not necessarily reflect the power of reconstructed climatic signal (Buras 2017). Hence, disturbances by the noise of other factors (e.g. endogen factors or human activity) cannot be excluded with statistical certainty (Bhuyan et al., 2017).

Furthermore, some controversy exists with respect to the ambiguous interpretation of the mean sensitivity (ms ; e.g. Biondi and Qeadan, 2008; Bunn et al., 2013). Bunn et al. (2013) indicated that the varying impact of growth-limiting factors cannot be deduced from ms while the dependency of ms upon the variance of this factor is neglected. However, findings from Wright et al. (2016) pointed out a strong similarity between the regression results (tree growth and environmental influences) using ms and the recommended substitute statistics, standard deviation (Bunn et al., 2013) and Gini coefficient (Biondi and Qeadan, 2008). Accordingly, we found strong relationships between ms and the suggested measures standard deviation and Gini coefficient ($R = 0.84–0.95$ and $R = 0.83–0.95$, respectively, for individual species series), with almost identical results concerning species-specific and stem-height related differences (data not shown; cf. Tab. 4.2.1). We strictly emphasize that the usage of the measure ms in our study focus on the general description of inter-annual growth variation to highlight differences in growth dynamics among and within species. The assessment of dependencies of tree growth upon selected climate predictors (for different timescales) is planned for subsequent analyses.

Conclusions

Our study emphasises that drought tolerance and mean sensitivity were not uniform among tree species and drought events. Furthermore, growth responses decreased species-specifically with stem height, indicating a bias when using breast-height measurements to predict whole-tree volume response. We conclude that the tree species studied here follow individual strategies to mitigate drought stress. In addition, depending on the onset and duration of drought events, the species differ in their ability to withstand growth decline and to maintain vitality. Our study suggests that some alien species may exceed the tolerance levels of native species. More

precisely, western hemlock (*Tsuga heterophylla*), sweet chestnut (*Castanea sativa*) and western red cedar (*Thuja plicata*) were most tolerant to variable drought stress; whereas Norway spruce (*Picea abies*), Japanese red-cedar (*Cryptomeria japonica*) and red maple (*Acer rubrum*) were the most sensitive tree species. The variation in growth response with tree heights indicates under- or overestimation of drought sensitivity if an investigation takes only one tree height section into account. Our study emphasizes the need for multi-species comparisons at equivalent site conditions and the consideration of whole stem increment attributes in order to provide reliable indices for an appropriate classification of the climate adaptability of tree species.

Acknowledgement

This study is part of the project “Documentation and evaluation of alien tree species in North Rhine-Westphalia under climate change” and was funded by the Ministry for Climate Protection, Environment, Agriculture, Conservation and Consumer Protection of the State of North Rhine-Westphalia. The authors are grateful to Norbert Tennhoff, Wolfgang Müller and Herbert Dautzenberg for supplemental site data and active participation at site logistics in Burgholz. We further thank Ulrike Westphal, Michael Unger and Dirk Böttger for their helpful technical assistance and Alexander Land, Frank Rinn, Nicolas Latte and Thomas Beisch for support at data processing.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.03.008>.

References

- Allan, E., et al., 2014. Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (1), 308–313.
- Allen, C.D., et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol. Manag.* 259, 660–684.
- Ammer, C., 2017. Unraveling the importance of inter- and intraspecific competition for the adaptation of forests to climate change, in: Cánovas, F.M., Lüttge, U., Matyssek, R. (Eds.), *Progress in Botany Vol. 78*. Springer International Publishing; Imprint: Springer, Cham, pp. 345–367.
- Anderegg, W.R.L., et al., 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208 (3), 674–683.
- Antos, J.A., Filipescu, C.N., Negrave, R.W., 2016. Ecology of western redcedar (*Thuja plicata*): Implications for management of a high-value multiple-use resource. *Forest Ecol. Manag.* 375, 211–222.
- Baillie, M., Pilcher, J.R., 1973. A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33 (33), 7–14.
- Bascietto, M., Scarascia-Mugnozza, G., 2004. A collection of functions to determine annual tree carbon increment via stem-analysis. *Ann. For. Sci.* 61 (4), 597–602.
- Bauwe, A., Jurasinski, G., Scharnweber, T., Schröder, C., Lennartz, B., 2016. Impact of climate change on tree-ring growth of Scots pine, common beech and pedunculate oak in northeastern Germany. *iForest* 9 (1), 1–11.
- Beguéría, S., Vicente-Serrano, S.M., 2013. SPEI: Calculation of the standardised precipitation-evapotranspiration index. R package version 1.6. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>. Accessed 27 November 2017.

- Beniston, M., 2004. The 2003 heat wave in Europe: A shape of things to come? An analysis based on Swiss climatological data and model simulations. *Geophys. Res. Lett.* 31 (2), 2022–2026.
- Beniston, M., et al., 2007. Future extreme events in European climate: An exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81 (S1), 71–95.
- Bhuyan, U., Zang, C., Menzel, A., 2017. Different responses of multispecies tree ring growth to various drought indices across Europe. *Dendrochronologia* 44, 1–8.
- Biondi, F., Qeadan, F., 2008. A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64 (2), 81–96.
- Bolte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G.-J., Schall, P., Spathelf, P., Rock, J., 2009. Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scand. J. For. Res.* 24 (6), 473–482.
- Bouriaud, O., Bréda, N., Dupouey, J.-L., Granier, A., 2005. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can. J. For. Res.* 35 (12), 2920–2933.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63 (6), 625–644.
- Brice, B., et al., 2013. Signal strength in sub-annual tree-ring chronologies from *Pinus ponderosa* in Northern New Mexico. *Tree-Ring Research* 69 (2), 81–86.
- Brodribb, T.J., McAdam, S.A.M., Jordan, G.J., Martins, S.C.V., 2014. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (40), 14489–14493.
- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26 (2), 115–124.
- Bunn, A.G., 2010. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28 (4), 251–258.
- Bunn, A.G., Jansma, E., Korpela, M., Westfall, R.D., Baldwin, J., 2013. Using simulations and data to evaluate mean sensitivity ($\bar{s}$) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia* 31 (3), 250–254.
- Buras, A., 2017. A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia* 44, 130–132.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2010. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach, 2. ed., Springer, New York, pp. 488.
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. Silvics of North America: 1. Conifers. Agriculture Handbook 654. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., pp. 675.
- Carmean, W.H., 1972. Site index curves for upland oaks in the central states. *Forest Science* 18 (2), 109–120.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., Penuelas, J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 (4), 1474–1478.
- Carnwath, G.C., Nelson, C.R., Zhou, S., 2016. The effect of competition on responses to drought and interannual climate variability of a dominant conifer tree of western North America. *J. Ecol.* 104 (5), 1421–1431.
- Chen, L., Zhang, Z., Ewers, B.E., 2012. Urban tree species show the same hydraulic response to vapor pressure deficit across varying tree size and environmental conditions. *PloS one* 7 (10), e47882, 1–10.
- Chhin, S., Hogg, E.H., Ted, Lieffers, V.J., Huang, S., 2010. Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiology* 30 (3), 335–345.
- Chhin, S., Wang, G.G., 2005. The effect of sampling height on dendroclimatic analysis. *Dendrochronologia* 23 (1), 47–55.
- Choat, B., et al., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491 (7426), 752–755.
- Ciais, P., et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437 (7058), 529–533.
- Conedera, M., Barthold, F., Torriani, D., Pezzatti, G.B., 2010. Drought sensitivity of *Castanea sativa*: Case study of summer 2003 in the southern Alps. *Acta Hort.* (866), 297–302.
- Cook, E.R., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., 1990. Tree-ring standardization and growth-trend estimation, in: Cook, E.R., Kairiūkštis, L.A. (Eds.), *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 104–123.
- Corona, P., Romagnoli, M., Torrini, L., 1995. Stem annual increments as ecobiological indicators in Turkey oak (*Quercus cerris* L.). *Trees* 10 (1), 13–19.
- Crawley, M.J., 2013. The R book, 2. ed., Wiley, Chichester, 960 pp.

- Dai, A., 2011. Drought under global warming: A review. *WIREs Climate Change* 2 (1), 45–65.
- Delucia, E.H., Maherali, H., Carey, E.V., 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology* 6 (5), 587–593.
- Dinno, A., 2016. dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.2. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>. Accessed 17 July 2016.
- Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., Leuschner, C., 2017. European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees* 31 (2), 673–686.
- DWD, 2015. Deutscher Wetterdienst: Wetter und Klima aus einer Hand. <http://www.dwd.de/>. Accessed 10 June 2015.
- Dyer, M.E., Bailey, R.L., 1987. A Test of Six Methods for Estimating True Heights from Stem Analysis Data. *Forest Science* 33 (1), 3–13.
- Eckstein, D., Bauch, J., 1969. Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstw Cbl* 88 (1), 230–250.
- Eilmann, B., Rigling, A., 2012. Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology* 32 (2), 178–187.
- Ettinger, A.K., Ford, K.R., HilleRisLambers, J., 2011. Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology* 92 (6), 1323–1331.
- Fardusi, M.J., Ferrio, J.P., Comas, C., Voltas, J., Resco de Dios, V., Serrano, L., 2016. Intra-specific association between carbon isotope composition and productivity in woody plants: A meta-analysis. *Plant Science* 251, 110–118.
- Fekedulegn, D., Hicks, R.R., Colbert, J., 2003. Influence of topographic aspect, precipitation and drought on radial growth of four major tree species in an Appalachian watershed. *Forest Ecol. Manag.* 177 (1-3), 409–425.
- Felbermeier, B., Mosandl, R., 2002. *Fagus sylvatica* LINNÉ, in: Roloff, A., Schütt, P., Lang, U.M., Stimm, B. (Eds.), *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie*, 27. Erg.Lfg 03/2002. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 1–20.
- Feliksik, E., Wilczyński, S., 2009. The effect of climate on tree-ring chronologies of native and nonnative tree species growing under homogenous site conditions. *Geochronometria* 33 (1), 49–57.
- Fernandez-de-Una, L., Canellas, I., Gea-Izquierdo, G., 2015. Stand competition determines how different tree species will cope with a warming climate. *PloS one* 10 (3), e0122255.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London, 567 pp.
- Gebhardt, T., Häberle, K.-H., Matyssek, R., Schulz, C., Ammer, C., 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning. *Agric. For. Meteorol.* 197, 235–243.
- George, J.-P., Schueler, S., Karanitsch-Ackerl, S., Mayer, K., Klumpp, R.T., Grabner, M., 2015. Inter- and intra-specific variation in drought sensitivity in *Abies* spec. and its relation to wood density and growth traits. *Agric. For. Meteorol.* 214–215, 430–443.
- Giraudoux, P., 2016. pgirmess: Data Analysis in Ecology. R package version 1.6.4. <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>. Accessed 16 August 2016.
- Gomes-Laranjo, J., et al., 2012. Characterization of chestnut behavior with photosynthetic traits, in: Najafpour, M. (Ed.), *Applied Photosynthesis*. InTech, pp. 47–80.
- Gower, S.T., Isebrands, J.G., Sheriff, D.W., 1995. Carbon allocation and accumulation in conifers, in: Smith, W.K., Hinckley, T.M., Roy, J. (Eds.), *Resource physiology of conifers. Acquisition, allocation, and utilization*. Elsevier Science, Burlington, pp. 217–254.
- Grossnickle, S.C., Russell, J.H., 2010. Ecophysiological processes of western redcedar (*Thuja plicata*) and yellow-cedar (*Callitropsis nootkatensis*), in: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828, Portland, pp. 33–36.
- Grothendieck, G., 2013. nls2: Non-linear regression with brute force. R package version 0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=nls2>. Accessed 14 November 2016.
- Hart, J.L., Buchanan, M.L., Clark, S.L., Torreano, S.J., 2012. Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum*. *Forest Ecol. Manag.* 282, 124–132.
- Hartl-Meier, C., Zang, C., Büntgen, U., Esper, J., Rothe, A., Gottlein, A., Dirnbock, T., Treydte, K., 2015. Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest. *Tree Physiology* 35 (1), 4–15.

- Hartmann, H., 2011. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biology* 17 (1), 642–655.
- Hinckley, T.M., Dougherty, P.M., Lassoie, J.P., Roberts, J.E., Teskey, R.O., 1979. A severe drought: Impact on tree growth, phenology, net photosynthetic rate and water relations. *American Midland Naturalist* 102 (2), 307–316.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Kochtubajda, B., 2005. Factors affecting interannual variation in growth of western Canadian aspen forests during 1951–2000. *Can. J. For. Res.* 35 (3), 610–622.
- IPCC, 2013. Summary for Policymakers. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- Ishii, H., Azuma, W., Nabeshima, E., 2013. The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecol Res* 28 (2), 191–198.
- Ishii, H.T., Jennings, G.M., Sillett, S.C., Koch, G.W., 2008. Hydrostatic constraints on morphological exploitation of light in tall *Sequoia sempervirens* trees. *Oecologia* 156 (4), 751–763.
- Jandl, R., Bauhus, J., Bolte, A., Schindlbacher, A., Schüller, S., 2015. Effect of climate-adapted forest management on carbon pools and greenhouse gas emissions. *Curr. Forestry Rep.* 1 (1), 1–7.
- Junzeng, X.U., Qi, W.E., Shizhang, P., Yanmei, Y.U., 2012. Error of saturation vapor pressure calculated by different formulas and its effect on calculation of reference evapotranspiration in high latitude cold region. *Procedia Engineering* 28, 43–48.
- Kerhoulas, L.P., Kane, J.M., 2012. Sensitivity of ring growth and carbon allocation to climatic variation vary within ponderosa pine trees. *Tree Physiology* 32 (1), 14–23.
- Klein, T., Niu, S., 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct. Ecol.* 28 (6), 1313–1320.
- Knutzen, F., Dulamsuren, C., Meier, I.C., Leuschner, C., 2017. Recent Climate Warming-Related Growth Decline Impairs European Beech in the Center of Its Distribution Range. *Ecosystems* 259, 1494–1511.
- Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M., Davis, S.D., 2004. The limits to tree height. *Nature* 428 (6985), 851–854.
- Kohler, M., Sohn, J., Nägele, G., Bauhus, J., 2010. Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *Eur. J. Forest. Res.* 129 (6), 1109–1118.
- Koike, T., Sakagami, Y., 1985. Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. *Can. J. For. Res.* 15 (4), 631–635.
- Kölling, C., Knoke, T., Schall, P., Ammer, C., 2009. Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv* 80 (2), 42–54.
- Konôpka, B., Noguchi, K., Sakata, T., Takahashi, M., Konôpková, Z., 2006. Fine root dynamics in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. *Forest Ecol. Manag.* 225 (1–3), 278–286.
- Kraft, G., 1884. Beiträge zur Lehre: Von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Klindworth, Hannover, pp. 147.
- Kublin, E., Breidenbach, J., Kändler, G., 2013. A flexible stem taper and volume prediction method based on mixed-effects B-spline regression. *Eur. J. Forest Res.* 132 (5–6), 983–997.
- Kumagai, T., Aoki, S., Otsuki, K., Utsumi, Y., 2009. Impact of stem water storage on diurnal estimates of whole-tree transpiration and canopy conductance from sap flow measurements in Japanese cedar and Japanese cypress trees. *Hydrol. Process.* 23 (16), 2335–2344.
- Kunz, J., Löffler, G., Bauhus, J., 2018. Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management* 414, 15–27.
- Land, A., Remmele, S., Schönbein, J., Küppers, M., Zimmermann, R., 2017. Climate-growth analysis using long-term daily-resolved station records with focus on the effect of heavy precipitation events. *Dendrochronologia* 45, 156–164.
- Larson, P.R., 1963. Stem form development of forest trees. *Forest science, Monograph* 5, pp. 42.
- Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H., 2016. Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees* 30 (1), 189–201.
- Le Dantec, V., Dufrêne, E., Saugier, B., 2000. Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecol. Manag.* 134 (1–3), 71–81.
- LeBlanc, D.C., 1990. Relationships between breast-height and whole-stem growth indices for red spruce on Whiteface Mountain, New York. *Can. J. For. Res.* 20 (9), 1399–1407.

- Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B., Ulrich, E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science* 21 (2), 364–376.
- Leder, B., Tennhoff, N., 2014. Kurzportrait Lindenblättrige Birke (*Betula maximowicziana*). <http://www.waldwissen.net>. Accessed 23 March 2017.
- Lévesque, M., Saurer, M., Siegwolf, R., Eilmann, B., Brang, P., Bugmann, H., Rigling, A., 2013. Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology* 19 (10), 3184–3199.
- Lloret, F., Keeling, E.G., Sala, A., 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120 (12), 1909–1920.
- Machado, S.D.A., Silva, Luis César Rodrigues da, Figura, M.A., Téó, S.J., Nascimento, Rodrigo Geroni Mendes, 2010. Comparison of methods for estimating heights from complete stem analysis data for *Pinus taeda*. *Ciênc. Florest.* 20 (1), 45–55.
- McCulloh, K.A., Johnson, D.M., Meinzer, F.C., Woodruff, D.R., 2014. The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant Cell Environ.* 37 (5), 1171–1183.
- McDowell, N., et al., 2002. The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia* 132 (1), 12–20.
- McDowell, N., et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178 (4), 719–739.
- McKee, T.B., Doesken, N.J., Kleist, J., 1993. The relationship of drought frequency and duration to time scales, in: American Meteorological Society (Ed.) *Proceedings of the 8th Conference on Applied Climatology*. Anaheim, California, pp. 179–183.
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., Vallet, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecol. Manag.* 339, 22–33.
- Metsaranta, J., Bhatti, J., 2016. Evaluation of whole tree growth increment derived from tree-ring series for use in assessments of changes in forest productivity across various spatial scales. *Forests* 7 (12), 303, 1–11.
- Mette, T., Rötzer, T., Pretzsch, H., 2011. Ein Dürre-Index für die Forstwirtschaft? *LWF aktuell* 85, 19–21.
- Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.-D., Ammer, C., 2016. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology* 22 (2), 903–920.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L., Stephens, S.L., 2007. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* 17 (8), 2145–2151.
- Neuner, S., et al., 2015. Survival of Norway spruce remains higher in mixed stands under a dryer and warmer climate. *Global Change Biology* 21 (2), 935–946.
- Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76 (4), 521–547.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2016. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models [R package version 3.1-128]. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>. Accessed 4 May 2016.
- Praciak, A., 2013. The CABI encyclopedia of forest trees. CABI, Wallingford, pp. 523.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* 15 (3), 483–495.
- Rais, A., van de Kuilen, J.-W.G., Pretzsch, H., 2014. Growth reaction patterns of tree height, diameter, and volume of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) under acute drought stress in Southern Germany. *Eur. J. Forest Res.* 133 (6), 1043–1056.
- Ranney, T.G., Bir, R.E., Skroch, W.A., 1991. Comparative drought resistance among six species of birch (*Betula*): influence of mild water stress on water relations and leaf gas exchange. *Tree Physiology* 8 (4), 351–360.
- Rinn, F., 2005. TSAP-Win™ - Time series analysis and presentation for Dendrochronology and related applications: User reference, Heidelberg, pp. 91.
- Rinn, F., 2006. Lignovision™ - Scanning of wood and tree-ring recognition. User Reference, Heidelberg, pp. 24.
- Roloff, A., Schütt, P., Lang, U.M., Stimm, B. (Eds.), 2011. *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie*. Wiley-VCH, Weinheim.
- Ryan, M.G., Phillips, N., Bond, B.J., 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell Environ.* 29 (3), 367–381.
- Ryan, M.G., Yoder, B.J., 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47 (4), 235–242.

- Schall, P., Lödige, C., Beck, M., Ammer, C., 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecol. Manag.* 266, 246–253.
- Schmid, I., Kazda, M., 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *Forest Ecol. Manag.* 159 (1–2), 37–47.
- Schweingruber, F.H., Eckstein, D., Serre-Bachet, F., Bräker, O.U., 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8 (8), 9–38.
- Sevanto, S., Vesala, T., Perämäki, M., Nikinmaa, E., 2003. Sugar transport together with environmental conditions controls time lags between xylem and stem diameter changes. *Plant Cell Environ* 26 (8), 1257–1265.
- Shaw, K., Roy, S., Wilson, B., 2014. *Betula maximowicziana*: The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/194578/0>. Accessed 4 February 2017.
- Shen, Z., 1999. *Cryptomeria fortunei* HOOIBRENN EX OTTO ET DIETR., in: Roloff, A., Schütt, P., Lang, U.M., Stimm, B. (Eds.), *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie*, 18. Erg.Lfg. 12/1999. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 1–6.
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: A synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology* 99 (3), 656–663.
- Sohn, J.A., Kohler, M., Gessler, A., Bauhus, J., 2012. Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology* 32, 1199–1213.
- SRC NRW, 1986. State Research Center for ecology, landscape development and forestry planning North Rhine-Westphalia: Leaflets of nonnative tree species. *Thuja plicata* Donn. ex D. Don. (1981), *Metasequoia glyptostroboides* Hu and Cheng (1982), *Betula maximowicziana* Regel (1983), *Tsuga heterophylla* Sarg. (1983), *Castanea sativa* Mill. (1986), *Cryptomeria japonica* D. Don. (1986), Recklinghausen.
- Tange, T., Yanaga, K., Osawa, H., Masumori, M., 2009. Effects of evening and nighttime leaf wetting on stomatal behavior of *Cryptomeria japonica* growing in dry soil. *Photosynthetica* 47 (2), 313–316.
- Thomsen, J., Bohrer, G., Matheny, A., Ivanov, V., He, L., Renninger, H., Schäfer, K., 2013. Contrasting hydraulic strategies during dry soil Conditions in *Quercus rubra* and *Acer rubrum* in a sandy site in Michigan. *Forests* 4 (4), 1106–1120.
- Thorntwaite, C.W., 1948. An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review* 38 (1), 55–94.
- Tyree, M.T., Ewers, F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119 (3), 345–360.
- van der Maaten-Theunissen, M., Bouriaud, O., 2012. Climate–growth relationships at different stem heights in silver fir and Norway spruce. *Can. J. For. Res.* 42 (5), 958–969.
- van der Werf, G.W., Sass-Klaassen, U.G., Mohren, G., 2007. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25 (2), 103–112.
- Vann, D.R., 2005. Physiological Ecology of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, in: LePage, B.A., Williams, C.J., Yang, H. (Eds.), *The geobiology and ecology of Metasequoia*, Chapter 10. Springer, Dordrecht, pp. 305–330.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I., 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index. *J. Climate* 23 (7), 1696–1718.
- Vitali, V., Büntgen, U., Bauhus, J., 2017. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology* 23 (12), 5108–5119.
- Wald und Holz NRW, 2013. Recordings of cultivations of the forest district Burgholz. State Forestry and Timber Agency North Rhine-Westfalia.
- Waldboth, M., Oberhuber, W., 2009. Synergistic effect of drought and chestnut blight (*Cryphonectria parasitica*) on growth decline of European chestnut (*Castanea sativa*). *Forest Pathology* 39 (1), 43–55.
- Walters, R.S., Yawney, H.W., 1990. *Acer rubrum*, in: R.M. Burns and B.H. Honkala (Eds.): *Silvics of North America*, U.S. Department of Agriculture, pp. 60–69.
- Warren, C.R., Livingston, N.J., Turpin, D.H., 2003. Responses of gas exchange to reversible changes in whole-plant transpiration rate in two conifer species. *Tree Physiology* 23 (12), 793–803.
- Weber, P., Bugmann, H., Pluess, A.R., Walthert, L., Rigling, A., 2013. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees* 27 (1), 171–181.
- Wigley, T., Briffa, K.R., Jones, P.D., 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Climate Appl. Meteor.* 23 (2), 201–213.

- Wilczyński, S., Muter, E., Wertz, B., 2014. The application of the tree-ring chronologies in assessing ecological requirements of *Metasequoia glyptostroboides* growing in southern Poland. *Geochronometria* 41 (2), 129–135.
- Will, R.E., Wilson, S.M., Zou, C.B., Hennessey, T.C., 2013. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *New Phytologist* 200 (2), 366–374.
- Williams, A.P., et al., 2012. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* 3 (3), 292–297.
- Williams, C.J., 2005. Ecological Characteristics of *Metasequoia glyptostroboides*, in: LePage, B.A., Williams, C.J., Yang, H. (Eds.), *The geobiology and ecology of Metasequoia*, Chapter 9. Springer, Dordrecht, pp. 285–302.
- Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2011. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant Cell Environ.* 34 (11), 1920–1930.
- Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., 2016. Forest Canopy Hydraulics, in: Hikosaka, K., Nünemets, Ü., Anten, N.P. (Eds.), *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*, vol. 42. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 187–217.
- Wright, W.E., Baisan, C., Streck, M., Wright, W.W., Szejner, P., 2016. Dendrochronology and middle Miocene petrified oak: Modern counterparts and interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 445, 38–49.
- Yamaguchi, D.K., 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.* 21 (3), 414–416.
- Zang, C., Bolte, A., Weis, W., Pretzsch, H., 2011. Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 182 (5/6), 98–112.
- Zang, C., Pretzsch, H., Rothe, A., 2012. Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees* 26 (2), 557–569.
- Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., Menzel, A., 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology* 20 (12), 3767–3779.
- Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., Leuschner, C., 2015. Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in Central European mixed forests. *Ecosystems* 18 (4), 560–572.
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of experimental botany* 57 (6), 1445–1459.

4.3 Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach

Hoffmann N, Heinrichs S, Schall P, Vor T¹

European Journal of Forest Research (submitted)

HIGHLIGHTS DER STUDIE 3:

- Der standardisierte Evapotranspiration Niederschlagsindex, das Wasserdampf-sättigungsdefizit und die Anzahl der Frostage sind die zuverlässigsten **baumartenübergreifenden Klimafaktoren**, die das Baumwachstum steuern
- Das Wachstum der meisten Baumartarten wird primär durch **milde Winter** und einer **hohen Wasserverfügbar in den Vegetationsperioden** gefördert
- *B. maximowicziana* und *C. sativa* weisen die **geringste Sensitivität** gegenüber trockene und variable Klimabedingungen auf
- Die hoch **sensitiven** *A. rubrum* und *C. japonica* zeigen die insgesamt größte Klimasensitivität und können **starke Zuwachsverluste** erleiden, wenn das Klima variabler wird
- Das Wachstum in Brusthöhe ist ein guter Indikator für die Klimasensitivität des gesamten Baumes (Volumenzuwachs)

¹ Nils Hoffmann war für die Erarbeitung des Studiendesigns, die Datenaufnahme und -auswertung, Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Steffi Heinrichs betreute die Konzeption des Studiendesigns, Datenauswertung, Interpretation der Ergebnisse und die Manuskript-erstellung. Peter Schall und Torsten Vor betreuten Datenauswertung und die Manuskripterstellung.

Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach

Nils Hoffmann¹✉, Steffi Heinrichs¹, Peter Schall¹ and Torsten Vor¹

¹ Department of Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology, University of Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen, Germany

✉ Corresponding author. E-mail address: nhoffma@posteo.de (N. Hoffmann).

Keywords: Non-native tree species, Climate sensitivity, Stem analysis, Dendroecology, Global warming, Tree-ring analysis

Abstract

The mitigation of increasing climatic risks may involve expanding the share of non-native tree species with various ecological and functional traits in European forests. We analyzed the growth sensitivity to climate of seven alien (*Acer rubrum*, *Betula maximowicziana*, *Castanea sativa*, *Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla*) compared to two native (*Fagus sylvatica*, *Picea abies*) tree species on a productive forest site in western Germany in order to assess their potential suitability in light of climate change. Retrospective basal area increment at breast height (BAI) and total stem volume increment (VI) were statistically related to a total of 11 multiscale climatic variables showing minor discrepancies between BAI and VI in climatic sensitivity. Across the tree species, the strongest climate signals were found for the standardized precipitation evapotranspiration index (spei), vapor pressure deficit (vpd) and the number of frost days (nfr) representing water availability, heat and coldness. Growth of most species was positively affected by mild winters, and growing season water availability (spei). Importance of the investigated variables differed among tree species with e.g. *C. sativa* and *T. plicata* being mainly driven by winter vpd and *A. rubrum*, *C. japonica* and *P. abies* by water availability in the growing seasons. We conclude that particularly more anisohydric species (e.g. *C. sativa*) may profit from their low sensitivity to drier conditions. Highly sensitive and isohydric species (e.g. *A. rubrum*) will undergo significant growth reductions when climate becomes more variable.

Introduction

Climate is one of the major factors controlling tree growth, affecting tree vitality and survival in European forests (Hlásny *et al.* 2011; Neumann *et al.* 2017) and on a global scale (Allen *et al.* 2010). The ongoing climate change comprising climatic extremes (i.e. heat, drought and frost periods; IPCC 2013) is likely to increase environmental risks of European forest ecosystems (Bolte *et al.* 2010) such as declines in biodiversity (Archaux & Wolters 2006; Anderegg *et al.* 2013), shifting species composition and distribution (Parmesan & Yohe 2003; Lindner *et al.*

2010; Delzon *et al.* 2013; Hanewinkel *et al.* 2013; Dyderski *et al.* 2018) and increasing tree mortality (Anderegg *et al.* 2015; Neumann *et al.* 2017). Research of climate impacts on European forests is steadily expanding (e.g. Lindner *et al.* 2014; Spathelf *et al.* 2014), suggesting losses in forest productivity of numerous economically relevant native tree species in Southern and Central Europe (Hlásny *et al.* 2011; Reyer *et al.* 2014; Schelhaas *et al.* 2015) or European-wide (Ciais *et al.* 2005; Hanewinkel *et al.* 2013). Over the last two decades adaptive forest management increasingly focuses on strategies to mitigate such impacts (Thurm *et al.* 2018). One (active) measure includes the introduction and cultivation of non-native tree species potentially better adapted to future climate conditions (Bolte *et al.* 2010). In this context, species originating from areas with wide natural and climatological ranges (Kölling *et al.* 2009; Kölling 2013) or exhibiting favorable morphological and functional traits regarding climate stress conditions (Maherali *et al.* 2004; Bréda *et al.* 2006; Markewitz *et al.* 2010; Aubin *et al.* 2018) are of special importance (see Tab. 4.3.1 for detail). Thereby, the need for fulfilling multiple forest ecosystem services (e.g. economic yield, silvicultural integration, non-invasiveness) should be taken into account (Bolte *et al.* 2010; Eilmann & Rigling 2012).

Climate impacts on tree growth can be determined by retrospective analyses of increment data. Annual wood formation is strongly controlled by environmental conditions (e.g. water status and temperature) and internal factors (e.g. position along the stem) regulating carbon allocation for cambial activity (Hinckley & Lassoie 1981). External stress situations (e.g. drought, heat, frost) may cause either cavitation-induced xylem-disfunctions or a progressive depletion of stored carbohydrates, which both affect variation in stem growth (Choat *et al.* 2012; Eilmann & Rigling 2012). Besides classical climate variables (i.e. precipitation and temperature), it is therefore helpful to explore a variety of parameters regarding physiological stress conditions such as drought indicators or indices (WMO & GWP 2016) and evaporative demand to quantify growth reactions to climate events (Friedrichs *et al.* 2009).

Growth of tree species close to their climatic distributional edge is often limited by a single dominating factor (e.g. low temperature at higher elevations; Frank & Esper 2005). In contrast, increment of trees growing in low-elevation temperate ecosystems is controlled by a complex interrelation of various environmental factors (Friedrichs *et al.* 2009; Scharnweber *et al.* 2011). Additionally, the climate impact strongly depends on the temporal scale at which the climatic phenomena affect tree growth. So far, few climate-growth analyses have dealt with multiscale (monthly, cumulative *and* seasonal) climatic effects (e.g. Chhin *et al.* 2010; Pasho *et al.* 2011; Lévesque *et al.* 2013; Latte *et al.* 2016; Stojanović *et al.* 2018), or the analyses were restricted to few timescales in the growing season such as 3- and 6-month periods. Information about both, dominant temporal scales and pervasive climatic parameters, may be crucial factors to derive complex relationships between climate variability and species-specific response patterns (Friedrichs *et al.* 2009; Lévesque *et al.* 2013).

In dendroecological studies, annual increment records (typically tree-ring width) are usually captured near breast height (1.3 m stem height) as the easiest way to acquire relatively long and

complete time series by using increment corers (Schweingruber *et al.* 1990; Schweingruber 1993; Chhin & Wang 2005). Breast height series data can be related to DBH and BA (diameter and basal area at breast height) measurements acting as useful predictors for approximating tree and stand characteristics (e.g. biomass production and stand density) in conventional forestry (Latte *et al.* 2016). In addition, several allometric models confirmed that tree taper stabilizes around breast height resulting in balanced and homogeneous growth (Chhin & Wang 2005; Kublin *et al.* 2013). As a consequence, climate-related interpretations in dendroecological research underly the assumption that breast height series approximately reflect the whole stem growth pattern or response to external factors (Chhin *et al.* 2010; Latte *et al.* 2016; Hoffmann *et al.* 2018). However, a small number of comparative studies tested this hypothesis for European (Corona *et al.* 1995; Bouriaud *et al.* 2005a; Sohn *et al.* 2012; Latte *et al.* 2016; Hoffmann *et al.* 2018) or North American (Chhin *et al.* 2010) forest stands. Both, similarities (Bouriaud *et al.* 2005a; Corona *et al.* 1995; Latte *et al.* 2016) as well as differences (time shifts, Chhin *et al.* 2010) in climate-growth relationships between radial growth at breast height and tree volume increment have been reported. However, for the purpose of quantifying the stem volume growth response to isolated extreme events (generally drought periods) increment at breast height turned out to be no reliable indicator (Bouriaud *et al.* 2005a; Sohn *et al.* 2012; Latte *et al.* 2016; Hoffmann *et al.* 2018). Studies comparing growth reactions of radial increment to climate events along the tree stem revealed inconsistent results, i.e. a decreasing (Bouriaud *et al.* 2005b; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012), increasing (Kerhoulas & Kane 2012) or similar (Chhin & Wang 2005) climate sensitivity with increasing tree height. Due to allometric discrepancies, additional measures connecting climatic impacts to volume-related tree growth are needed to better understand the species-specific climate sensitivity.

In our study, we analyzed the climate sensitivity of seven alien tree species and two native European tree species on a productive forest site in Western Germany. Detailed stem analyses were applied to generate whole stem volume increment from stem disks at various tree heights. We hypothesized that climate sensitivity of tree growth is related to at least one of the following species-specific criteria: (1) ecological amplitude in the native range, (2) physiological traits and/or (3) morphological (external and internal) traits. Thus, a variety of species differing in these criteria was selected (see Tab. 4.3.1 for detail). For example, species distributed under broad ecological amplitudes such as *Acer rubrum*, *Thuja plicata* or *Tsuga heterophylla* are expected to possess large adaptive capacity to variable climate conditions (e.g. Hennon 1999; Hart *et al.* 2012; Antos *et al.* 2016). On the other hand, ring-porous, anisohydric and deep-rooting species such as *Castanea sativa* may profit from less stomatal sensitivity and ongoing wood formation during drought events (Gomes-Laranjo *et al.* 2012). The objectives were to (1) identify most important climate factors controlling growth across tree species that can help evaluate the sensitivity of species to climate change, to (2) detect dominant climatic temporal scales triggering species-specific growth, and to (3) evaluate whether climate-growth responses at breast height are good estimators for the whole stem responsiveness.

Tab. 4.3.1: Species-specific properties and traits potentially related to climate sensitivity according to literature.

Species	native range	ecological amplitudes			physiological traits			morphological traits			ref.	
		precipitation (mm)	temperature (°C)	altitude (m a. s. l.)	water-use		physiological tolerance*		leaf	root		wood**
					strategy		drought	waterlogging				
<i>Acer rubrum</i>	eastern & central North America	578–2289	"wide range"	0–900	isohydric		1.84±0.16	3.08±0.28	deciduous broadleaf	shallow	diffuse porous	1)
<i>Betula maximowicziana</i>	Japan	<2500	6–13	200–1750	anisohydric		1.57	1.25±0.25	deciduous broadleaf	heart (surface-near, extensive)	diffuse porous	2)
<i>Castanea sativa</i>	southern Europe	600–1600	8–15	0–1800	anisohydric		3.46±0.18	1.32±0.28	deciduous broadleaf	tap (stout)	ring porous	3)
<i>Cryptomeria japonica</i>	Japan	1000–3500	14–19	200–1200	isohydric		2.75±0.25	2±1	evergreen conifer	shallow	coniferous	4)
<i>Fagus sylvatica</i>	Europe (large central area)	480–2000	4–14	0–1500	anisohydric		2.4±0.43	1.02±0.01	deciduous broadleaf	heart	diffuse porous	5)
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	south-central China	557–1500	12–20	100–1500	isohydric		2.38±0.38	1.52±0.48	deciduous conifer	extensive, deep	coniferous	6)
<i>Picea abies</i>	northern, central & eastern Europe	550–1200	–3–12	0–2400	isohydric		1.75±0.41	1.22±0.12	evergreen conifer	shallow	coniferous	7)
<i>Thuja plicata</i>	western North America	500–5750	5–11	0–1500	isohydric		2.23±0.25	1.01±0.04	evergreen conifer	shallow***, extensive	coniferous	8)
<i>Tsuga heterophylla</i>	western North America	380–6650	0.3–11.3	0–2130	isohydric		1.17±0.17	0.95±0.05	evergreen conifer	shallow, extensive	coniferous	9)

*standardized rankings according to Niinemets & Valladares (2006): very intolerant, 1; intolerant, 2; moderately tolerant, 3; tolerant, 4; very tolerant, 5

**according to Wagenführ (1999)

***deeper than *T. heterophylla*'s root (Bennett *et al.* 2002)

selected references (ref.):

- 1) Haag *et al.* (1989), Abrams (1998), Walters & Yawney (1990), Smith & Dudzik (1997), Hart *et al.* (2012), Thomsen *et al.* (2013), Robin-Abbott & Pardo (2017)
- 2) LÖLF NRW (1986a), Noack (1993), Stephan & Liesebach (2000), Koike *et al.* (2003), Ishii *et al.* (2013)
- 3) Bottacci (1998), Gomes-Laranjo *et al.* (2012), Concedera *et al.* (2016), Thurm *et al.* (2018)
- 4) LÖLF NRW (1986b), Shen (1999), Schöber & Spellmann (2001), Nagakura *et al.* (2004), Konôpka *et al.* (2006), Matsumoto *et al.* (2006), Kumagai *et al.* (2009)
- 5) Michiels *et al.* (2009), Kölling *et al.* (2005), Felbermeier & Mosandl (2011), Pretzsch *et al.* (2013), Zang *et al.* (2014), Hartl-Meier *et al.* (2015)
- 6) Burrichter & Schoenwald (1968), LÖLF NRW (1986c), Shen (1994), Williams (2005), Vann (2005), Leng *et al.* (2007), Chen *et al.* (2012), Brodribb *et al.* (2014)
- 7) Schmidt (2011), Pâques (2013), Brodribb *et al.* (2014), Caudullo *et al.* (2016), Thurm *et al.* (2018)
- 8) Minore (1990), Wicker (2001), Warren *et al.* (2003), Grossnickle & Russell (2010), Praciak *et al.* (2013), McCulloh *et al.* (2014), Antos *et al.* (2016)
- 9) Schenck (1939b), Packee (1990), Henmon (1999), Bennett *et al.* (2002), Gavin & Hu (2006), Praciak *et al.* (2013), McCulloh *et al.* (2014)

Material and methods

Study site and species selection

The study was carried out in the Arboretum Burgholz in North Rhine-Westphalia in Western Germany (51°13'7.226" N, 7°7'8.479" E). In this forest district different native and alien tree species have been cultivated under comparable site conditions since the late 19th century (Becker 2009). The Arboretum is characterized by advantageous climatic conditions (oceanic influence) for tree growth with high annual precipitation sums and a mild annual temperature average (1131 mm and 9.8 °C for the period 1960–2014, Abb. 4.3.1; DWD 2015). For the considered total growth period of the study trees (1960–2014) a clear warming trend during the last five decades was observed (Abb. 4.3.a1). We further expect pronounced growth responses of the cultivated tree species adapted to the generally good water supply to specific drought events in recent years. The forest soil in the Arboretum can be classified as a podzolic Cambisol, characterized by a poor to moderate nutrient supply, silty loam, good water supply and a mor humus layer.

Abb. 4.3.1: (a) Location of the Arboretum Burgholz (blue cross), (b) distribution of the study stands in the Arboretum and (c) mean monthly precipitation sum ($\pm$ standard error) and mean monthly temperature (maximum, mean, minimum) for the period 1985–2012 (DWD 2015).

For this study, the alien tree species *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Cryptomeria japonica* D. DON, *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN

and *Tsuga heterophylla* (RAF.) SARG. were selected due to their favorable economic criteria, and to their purported high climatic tolerances (e.g. Schenck 1939a; Burns & Honkala 1990a, 1990b; Roloff *et al.* 2011; Praciak *et al.* 2013) as a function of their ecological properties and functional traits (see Tab. 4.3.1 for detail). Additionally, two economically important native species, *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* H. KARST, were chosen as reference species. Within the Arboretum, the different tree species were mainly established as monospecific to mixed stands (dominated by the target tree) of 23 to 75 m² ha⁻¹ in basal area (Tab. 4.3.a1). Due to homogenous (soil and climatic) site conditions and the proximity of the selected stands (Abb. 4.3.1), the tree species grow under comparable environmental conditions. All stands were evenly aged (34–58 years) and had undergone the same silvicultural treatment (planting, thinning from above). The species names will be abbreviated by their genus name in the following (e.g. *Castanea sativa* = *Castanea*).

Growth data

We selected six to ten dominant or co-dominant (Kraft classes 1 and 2, Kraft 1884) trees per species. Cross-sectional stem disks were cut along the felled trees at 0.5 m, 1.3 m and subsequently every 2 m up to the tree top (max. height = 29.3 m). A total of 922 dried stem disks were progressively polished and scanned at 1200 dpi resolution (A3 scanner 2400S, Mustek). Annual radial increments were measured to the nearest 0.01 mm (Rinn 2006) along four radii at the main cardinal directions using LignoVisionTM software (version 1.38e, Rinntech e. K., Heidelberg, Germany). Crossdating accuracy was checked visually and statistically by the parameters *Gleichläufigkeit* (Eckstein & Bauch 1969), *t*-value (Baillie & Pilcher 1973) and *Gleichläufigkeit*-significance (Rinn 2005) in a stepwise approach considering radial directions within a stem disk, different heights within a tree and different individuals per tree species (see Hoffmann *et al.* 2018 for details) using TSAP software (TSAP-Win professional version 4.68e Rinntech e. K., Heidelberg, Germany). Trees and stem disks that did not meet the statistical criteria were omitted from analyses.

Radial increment data were converted into basal area increment (BAI) to increase representation of whole stem growth using more-dimensional units (Hinckley & Lassoie 1981; Biondi & Qeadan 2008). Furthermore, total stem volume increment (VI) was calculated by the package *treeglia* using the function “StemAnalysis” (Bascietto & Scarascia-Mugnozza 2004) from the open source software R (version 3.2.5, R Core Team 2016). Considering all height sections (stem heights) of individual trees, the application firstly interpolated annual stem heights (Carmean 1972). Annual volume increment was then computed according to both, Smalian’s and cone’s formulas (Bascietto & Scarascia-Mugnozza 2004). For comparative analyses we restricted BAI series data to measurements at standard breast height (1.3 m, in the following denoted by BAI). Additionally, VI data was used as a reference for the total stem growth (Tab. 4.3.3).

The individual BAI and VI series were detrended and standardized using a cubic-smoothing spline (Cook & Peters 1981) with a 50 % frequency cut-off at 67 % of the series length (e.g. Zang *et al.* 2012; Restaino *et al.* 2016). We performed autoregressive modelling of the

standardized series to remove first order autocorrelation validated by Akaike's Information Criterion (AIC). The resulting residual series of each increment variable and tree species were averaged to site chronologies by a robust biweight mean (Cook 1985). Thus, a total of 18 chronologies for two increment variables and 9 tree species were constructed (see Abb. 4.3.2 for example chronologies of VI). The common growth period from 1985–2012 was selected for statistical climate-growth analyses. The chronologies were finally evaluated and compared using the descriptive statistics *mean sensitivity* (ms, a measure to quantify chronologies' interannual variation; Fritts 1976), *effective chronology signal* (es, an estimator to quantify signal strength between and within trees; Cook & Pederson 2011), *expressed population signal* (eps, that determines the representation of the theoretical population by the chronology; Buras 2017) and *Pearson correlation coefficient* between VI and BAI chronologies (R_{VI}).

Climate data

All climate data were accessed from the closest meteorological station “Wuppertal-Buchenhofen” (ID 5717, 51° 13.488'N, 7° 6.318'E, 130 m a.s.l.; National Meteorological Service of Germany, DWD 2015), located in the center of the Arboretum Burgholz (approximately 2.3 km distance to the furthestmost study stand, Abb. 4.3.1). The climate records from 1960–2014 included daily average, maximum and minimum temperatures (tavg, tmax and tmin in °C), precipitation sums (prec in mm) and vapor pressure (vp in hpa). tavg, tmax and tmin were averaged to monthly values for climate-growth analyses. Additionally, the following physiological important monthly variables were computed: potential evapotranspiration (pet), vapor pressure deficit (vpd in hPa), degree day sum (> 5 °C and > 10 °C, sum_{Δt05} and sum_{Δt10}), number of frost days (nfr), de Martonne aridity index (dmi) and the standardized precipitation evapotranspiration index (spei; Tab. 4.3.2).

The potential evapotranspiration (pet), a measure of the environmental demand for the transfer of water to the atmosphere (Kuttler 2009), was calculated using the Thornthwaite method (Thornthwaite 1948) as a function of mean monthly temperature and latitude. Based on the formula of Magnus (Eq. 4.3.1, with e_s = saturation vapor pressure), we computed the vapor pressure deficit (vpd) as the difference between saturation and actual vapor pressure (Junzeng *et al.* 2012). This measure provides information on stomatal conductance and transpiration processes in plants (Junzeng *et al.* 2012).

$$e_s = 0.611 \times 10^{\frac{7.45t_{avg}}{(237.3+t_{avg})}} \quad (4.3.1)$$

The degree day sum provides information on common thresholds for the activity of plant metabolism (Thomas 2018) and was calculated as the sum of the differences between daily mean temperatures > 5 °C and 5 °C (sum_{Δt05}) as well as > 10 °C and 10 °C (sum_{Δt10}), respectively. The number of frost days included all days during a month with minimum temperatures < 0 °C (nfr; DWD 2015). De Martonne aridity index (dmi, de Martonne 1926), a degree of regional drought, was calculated by the monthly values of prec and tavg (Eq. 4.3.2; Baltas 2007).

$$dmi = \frac{prec}{(tavg + 10)} \quad (4.3.2)$$

A further drought index, the standardized precipitation evapotranspiration index (spei, Vicente-Serrano *et al.* 2010) identifies deficits (or surpluses) in precipitation taking into account the effect of temperature on drought development through a water balance calculation based on the difference of monthly prec and monthly pet sums (see Hoffmann *et al.* 2018 for details).

In addition to the monthly timescale, 2- to 6-months seasonal periods of climate variables were considered by averaging tavg, tmax, tmin, pet, vpd and dmi values, and summing prec, sum_{Δt05}, sum_{Δt10}, spei and nfr data ranging from April of the previous growth year to September of the current year. To account for potential vulnerability to coldness and (late) frost, tmin and nfr variables were restricted to the cold months from October of the previous year to April of the current year. Here, we excluded May data since solely two years (1996 and 2012) with one frost day each were detected. In total, 11 climate variables summing up to 1011 single- and multi-month possible predictor variables were obtained for climate-growth analyses.

The 11 climate variables were assigned to one of three general categories according to its climatic origin and relevance for climate compatibility or vulnerability: 1) *water availability* (indicator for drought tolerance or demand), 2) *temperature* (indicator for heat tolerance or demand) and 3) *frost* (indicator for cold and [late] frost tolerance or demand; Tab. 4.3.2).

Tab. 4.3.2: Climatic categories and variables used for climate-growth analyses.

category	indicator for	variable-code	variable name and explanation
<i>water availability</i>	drought tolerance or water demand	prec	precipitation sums (mm)
		dmi	de Martonne index
		spei	standardized precipitation evapotranspiration index
<i>temperature</i>	heat tolerance or demand	tavg	mean temperature (°C)
		tmax	maximum temperature (°C)
		pet	potential evapotranspiration
		vpd	vapor pressure deficit (hPa)
		sum _{Δt05}	degree day sum (> 5 °C)
		sum _{Δt10}	degree day sum (> 10 °C)
<i>frost</i>	cold and (late) frost tolerance or demand	nfr	number of frost days (days with < 0° C)
		tmin	minimum temperature (°C)

Climate-growth analyses

Climate-growth relationships between the species-specific BAI and VI chronologies and *single* monthly and seasonal climate variables were assessed using classical correlation functions. Bootstrapped correlation coefficients (bcc) according to Biondi & Waikul (2004) with a 95 % confidence interval were quantified by the R package *treeclim* (Zang & Biondi 2015) for the common period 1985–2012. To identify the most contributing climate factors across tree species, we firstly extracted lowest negative and highest positive bcc by species and growth variable. The highest total frequency of a climate variable (among species and increment variable) within each category (*water availability*, *temperature* or *frost*) was then assumed to be most appropriate to explain tree growth across species.

Relationships between the growth chronologies (BAI and VI) and *multiple* climate variables were modeled using multiple stepwise regression analyses with forward selection for the same period 1985–2012. For this analyses, we used standardized climate variables (except for *nfr*) where the mean = 0 and standard deviation = 1 (Latte *et al.* 2016). The standardization enhanced the comparability of individual regression terms. The initial linear regression with growth data was performed using the “dredge”-function of the R package *MuMIn* (Barton 2016) for each climate variable and timescale (single- to six-month) to preselect best-fit combinations of months (model selection of best-fit months of individual timescales). Here, the maximum number of regression terms in a single model was set to 4 and the regression model was selected by minimum AICc (Akaike’s information criterion, corrected for small sample sizes; Burnham & Anderson 2010). The best-fit predictor variables (months of individual timescales) were secondly merged for all timescales of individual climate variables (months of all timescales) used for subsequent linear regression with growth data. The regression models were determined by the same abovementioned analyses with selection (“dredge”, maximum number of terms = 4) of variable sets by minimizing the value of AICc (model selection of best-fit months of all timescales we will name *subset*). We thirdly applied the function “selMod” (R package *pgirmess*; Giraudoux 2017) to compare the selected subset models of different climate variables within the predefined categories (*water availability*, *temperature* and *frost*; *model selection of best-fit climate variable*). Similar to correlation functions, the climate variable with highest frequency within a category was assumed to be the best explaining climate variable across the tree species. *Final regression models* were determined by combining the pool of significant variables of the three categories using the “dredge”-function (maximum number of terms = 9). To identify and, consequently, reduce multicollinearity in models, we used stepwise variance inflation factor VIF selection (Zuur *et al.* 2007). Here, climate variables with highest VIF values were removed stepwise. The selection was repeated until all VIF values fell below the defined threshold of VIF = 1.5. The relative importance of an individual predictor variable (RIV) in each regression model was calculated by the function “calc.relimp” of the package *relaimpo* (Grömping 2006) using the “lmj”-method (i.e. R^2 contribution averaged over orderings among the regressors, e.g. Chevan & Sutherland 1991).

Results

Growth chronologies

The annual increment in the period 1985–2012 is exemplarily shown for VI chronologies of the nine tree species (Abb. 4.3.2). For this period, mean VI differed significantly from 10.9 (*Acer*) to 59.9 (*Tsuga*) $\text{dm}^3 \text{a}^{-1}$ (Tab. 4.3.3; all $p < 0.001$), and mean BAI varied significantly from 12.2 (*Acer*) to 34.7 (*Thuja*) $\text{cm}^2 \text{a}^{-1}$ amongst species. The overall mean correlation across species’ (detrended) VI chronologies (1985–2012: $R = 0.52$) increased from $R = 0.28$ (1985–1997) to $R = 0.64$ (1998–2012), indicating a higher synchronicity and growth response to similar climatic factors with increasing tree age (see Hoffmann *et al.* 2018 for detailed analyses for the period 1998–2012).

Abb. 4.3.2: Growth chronologies of (a) raw and (b) detrended volume increment (VI) of the coniferous (solid lines, blank symbols) and deciduous (dashed lines, filled symbols) tree species.

Tab. 4.3.3: Tree characteristics at the point of disk sampling, and chronology statistics of raw* (BAI, VI) and detrended (ms, es, eps, R_{VI}) series for the common period 1985–2012 (all data shown refer to data after crossdating and omitting trees and stem disks).

species	N	tree characteristics		chronology statistics						
		dbh (cm)	height (m)	incr	n	BAI ($\text{cm}^2 \text{a}^{-1}$)* VI ($\text{dm}^3 \text{a}^{-1}$)*	ms	es	eps	R_{VI}
<i>Acer</i>	8	22.6 ± 5.5	21.8 ± 1.1	BAI	8	12.2 ± 3.9	0.264	0.476	0.879	0.906
				VI	88	10.9 ± 5.4	0.289	0.564	0.912	1
<i>Betula</i>	6	25.3 ± 1.9	23.7 ± 1.6	BAI	6	14.1 ± 3.0	0.259	0.562	0.885	0.882
				VI	70	15.0 ± 4.4	0.211	0.582	0.893	1
<i>Castanea</i>	8	30.9 ± 4.3	20.3 ± 1.2	BAI	8	22.1 ± 5.7	0.184	0.578	0.916	0.938
				VI	86	18.5 ± 7.3	0.199	0.664	0.941	1
<i>Cryptomeria</i>	10	34.7 ± 6.3	21.7 ± 1.7	BAI	10	30.3 ± 8.4	0.255	0.614	0.941	0.960
				VI	113	27.0 ± 11.9	0.244	0.663	0.952	1
<i>Fagus</i>	8	29.0 ± 4.7	22.7 ± 1.2	BAI	8	15.9 ± 4.9	0.204	0.573	0.915	0.853
				VI	86	17.6 ± 7.4	0.173	0.658	0.939	1
<i>Metasequoia</i>	8	34.5 ± 5.4	23.0 ± 1.4	BAI	8	26.8 ± 13.0	0.245	0.620	0.929	0.878
				VI	97	24.8 ± 17.1	0.292	0.814	0.972	1
<i>Picea</i>	8	31.2 ± 4.1	23.2 ± 1.4	BAI	8	20.6 ± 6.2	0.269	0.713	0.952	0.936
				VI	94	23.3 ± 10.0	0.254	0.796	0.969	1
<i>Thuja</i>	10	40.5 ± 6.1	27.6 ± 1.4	BAI	10	34.7 ± 14.5	0.208	0.524	0.917	0.829
				VI	133	33.2 ± 12.6	0.155	0.745	0.967	1
<i>Tsuga</i>	9	43.4 ± 5.8	30.1 ± 1.7	BAI	9	31.2 ± 5.9	0.227	0.568	0.913	0.774
				VI	136	59.9 ± 18.0	0.173	0.720	0.959	1

N = number of trees, n = number of stem disks, incr = increment variable, BAI = basal area at breast height, VI = total stem volume increment

Tree characteristics: mean and standard deviation: dbh = diameter at breast height, height = tree height

*Raw chronologies: mean and standard deviation: BAI, VI

Detrended chronologies: ms = mean sensitivity, es = effective chronology signal, eps = expressed population signal, R_{VI} = correlation coefficient with VI chronologies (all $p < 0.001$)

The eps values of the detrended series ranged between 0.88 and 0.97 and, thus, exceeded the conventionally applied threshold of 0.85 indicating a reliable theoretically noise-free chronology quality and strong common signals (Tab. 4.3.3; e.g. Brice *et al.* 2013). The es values (≥ 0.48) indicated a strong within- and between-tree correlation. Mean sensitivity varied between the investigated species, with highest ms for BAI measures for six of the nine tree species. VI chronologies highly corresponded to BAI series presenting high correlation coefficients within individual species ($R_{VI} = 0.77\text{--}0.96$, $p < 0.001$).

Climate characteristics

For the period 1985–2012, the high water availability (mean annual precipitation = 1130 mm) and rather mild temperature conditions (mean annual temperature = 10.1 °C) emphasize the mesic character of the study site (Abb. 4.3.3). Water deficits ($\text{spei} < -1.5$ and < -2.0) as well as high amounts in vapor pressure deficits were detected frequently, but not restricted to the vegetation period. As expected, low tmin in association with a high number of frost days were frequently related to the winter months December–February.

The 11 climatic parameters were cross-correlated with particularly strong relationships between parameters of the same climatic category (*water availability*, *temperature* and *frost*, Tab. 4.3.a2). The highest correlations were observed between prec and spei ($R = 0.94$), between both degree day measures ($\text{sum}_{\Delta t05}$ and $\text{sum}_{\Delta t10}$, $R = 0.99$) and between tmin and nfr ($R = 0.85$). Between climatic categories the interdependencies were weaker and varied with timescale (Tab. 4.3.4, shown for best explaining climate variables; see chapter *Climate-growth relationships*). Strong relationships were found for vpd and nfr with the highest correlation for 3-month periods ($R = 0.61$). Correlations between spei and vpd ranged between -0.34 and -0.48, and no relationships were found for spei and nfr. Regarding cold months from previous year October to current year April, interdependencies between the climate parameters significantly decreased.

Climate-growth relationships

Climate factors across tree species

Bootstrapped correlation functions in association with multiple linear regressions revealed species-specific differences for correlation and response patterns of the growth indices (BAI and VI) to climatic variables. Thus, growth was specifically driven by individual climate variables at individual month(s) and timescales (see Tab. 4.3.a3 for detail as an example for the correlation functions). Across the tree species and increment variables (BAI, VI), climate-growth analyses identified the standardized precipitation evapotranspiration index (spei) to be most important within the category *water availability* (including also prec and dmi) showing the largest number of highest bootstrapped correlation coefficients (bcc) and of best explaining variables, respectively (Tab. 4.3.5). For the six primarily *temperature*-controlled variables (tavg, tmax, pet, vpd, $\text{sum}_{\Delta t05}$,

Abb. 4.3.3: Climatic characteristics in terms of *water availability* (a), *temperature* (b), and *frost occurrence* (c) of the study site for the period 1985–2012. (a) Annual precipitation sums and monthly standardized precipitation evapotranspiration index (spei, spei from 2.0 to -2.0 indicate extreme wetness to extreme drought), (b) annual mean temperature (tavg) and monthly vapor pressure deficit (vpd), and (c) mean minimum temperature (tmin) and number of frost days with monthly standard deviation in the cold months period (from October of the previous year to April of the current year). Note that tmin and nfr of 1985 include the months October–December of the previous year 1984.

Tab. 4.3.4: Correlations between monthly (ts = 1) or seasonal (ts = 3 and 6) spei, vpd and nfr over the period 1985–2012. Significant correlation coefficients are highlighted in bold ($p < 0.001$). ts = timescale (month).

ts		spei	vpd	nfr
1	spei		-0.34	-0.05
	vpd	-0.28¹		-0.58
	nfr	-0.17 ¹	-0.47¹	
3	spei		-0.36	0.02
	vpd	-0.21 ¹		-0.61
	nfr	-0.24 ¹	-0.38¹	
6	spei		-0.48	-0.01
	vpd	-0.30 ¹		-0.43
	nfr	-0.29 ¹	-0.38 ¹	

¹Correlation between spei, vpd and nfr in the cold months from October of the previous year to April of the current growth year

sum_{Δt10}), the most frequently and strongest relationships with tree growth were found for the vapor pressure deficit (vpd). Within the climatic category *frost* (nfr, tmin), which was restricted to the cold months period (October–April), we found highest positive correlations for minimum temperature (tmin), and most common negative relationships for the number of frost days

(nfr). To ensure comparability, the results of the correlation functions are presented for nfr in the following since linear models detected nfr as an overall reliable *frost*-indicator (Tab. 4.3.5).

Tab. 4.3.5: Overall frequency of highest positive (pos) and lowest negative (neg) bootstrapped correlation coefficients (bcc) and, of the best explaining variables of the linear models within the climatic categories *water availability*, *temperature* and *frost* across the tree species and increment variables at the month and timescale of the year at which the highest correlation or lowest AICc was reached. Null model indicates that none of the used climatic variables improved the model (AICc).

category	variable	correlation functions			linear regression
		number of highest and lowest bcc			number of most explanatory variables
		bcc _{pos}	bcc _{neg}	bcc _{sum}	
<i>water availability</i>	prec	5	4	9	1
	dmi	1	9	10	4
	spei	12	5	17	13
	null model	-	-	-	0
<i>temperature</i>	tavg	2	1	3	1
	tmax	0	3	3	0
	pet	3	1	4	4
	vpd	11	5	16	10
	sum _{Δt05}	0	2	2	1
	sum _{Δt10}	2	6	8	2
	null model	-	-	-	0
<i>frost</i>	nfr	0	18	18	8
	tmin	18	0	18	7
	null model	-	-	-	3

See Tab. 4.3.2 for abbreviations of climate variables

Species-specific response to single climate variables (correlation functions)

Clear differences in climate-growth relationships between the tree species were revealed by the selected climatic variables spei, vpd and nfr (Abb. 4.3.4, Tab. 4.3.a4). In total, (significant) Pearson's correlation coefficients were characterized by slightly lower correlations with monthly and seasonal climate in the previous year when compared with spei, vpd or nfr of the current year (see also Abb. 4.3.a2). The basal area and volume increment was frequently promoted by spring and summer spei sums of the current year, as well as winter to early spring vpd of the current year. Thereby, the anisohydric, heart- or tap-rooting species *Betula*, *Castanea* and *Fagus* were found to be less sensitive to spei when compared with the remaining species. Except for *Castanea*, *Cryptomeria* and *Thuja*, nfr during October to April inhibited at least one of the considered increment variables (BAI or VI) at specific month(s) and timescales.

The climate-growth behavior of *Acer* was characterized by strong positive correlations of increment with summer spei (June–September) of the current year and with high vpd from autumn to spring (December up to May; Abb. 4.3.4). The overall strong sensitivity of this species was confirmed by the additional negative growth response to nfr in January to April. The growth of *Betula* was promoted by high vpd values in the preceding cold seasons (autumn and winter). Furthermore, spei in November–December in association with a high number of frost days in November–April inhibited BAI. However, wet conditions in August of the current year of ring formation reduced volume growth (VI). For *Castanea*, we found positive correlations of growth with summer spei (BAI, VI) in combination with a negative dependency on spei in May (BAI)

Abb. 4.3.4: Species-specific correlation coefficients between increment variables (basal area increment, BAI, and volume increment, VI) and monthly (timescale = 1) or seasonal (timescale = 2–6) standardized precipitation evapotranspiration index (spei), vapor pressure deficit (vpd), and the number of frost days (nfr) for the period 1985–2012 ($p < 0.05$). Lower case abbreviations (a–d) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (J–S) indicate months of the current year (January–September). The month(s) and timescale at which the highest correlation was reached per species, increment variable and climate variable is framed in black. In the case of seasonal overlapping time windows, the respective subsequent correlation coefficients are indicated.

of the current year. High values of vpd in December–January positively affected both increment variables. The response of *Cryptomeria* and *Picea* differed slightly, and vpd in the early growing season (April–July) was less important for *Picea* trees ($R = -0.33$ [BAI] and $R = -0.30$ [VI] in comparison to *Cryptomeria* with $R = -0.51$ [BAI] and $R = -0.44$ [VI], Tab. 4.3.a4). Regarding water availability (spei), highest correlations were comparable for these species during the current vegetation period ($R \approx 0.46$). However, a slightly higher sensitivity to spei in the preceding growing season was found for *Picea* trees (BAI); growth of *Cryptomeria* was negatively affected by spei in cold months (October–January; Abb. 4.3.4). Additionally, VI of *Picea* was facilitated strongest by 5-month vpd in the previous September–January. The growth of *Fagus* and *Thuja* trees was mainly positively correlated with temperature-based vpd lasting from the preceding growing season up to March (*Thuja*) or April (*Fagus*) with less frequent dependencies to early climate conditions of *Thuja* (in particular VI). For *Fagus*, mainly spei in May of the year prior to wood formation reduced BAI and the number of frost days in the current March–April negatively influenced both, BAI and VI. However, we found positive effects of spei in the previous summer (August–September, BAI) and during the current February–July period on the growth (VI) of *Thuja* trees. The annual increment of *Metasequoia* was strongly and persistently limited by the number of frost days (in particular February–April). Additionally, a high water availability (spei) in the end of the preceding growth period (August–October) and high vpd in the early growing season (April–May) of the current year simultaneously promoted BAI and VI. Growth of *Tsuga* was clearly influenced by climate conditions in June–July (in particular July) of the current year. Positive correlations with spei in association with a negative dependency on vpd were observed for this point in time. However, conditions in July of the previous year induced a reverse pattern (negative correlation with spei, positive correlation with vpd) regarding BAI. Both increment variables were negatively affected by early-year nfr.

Multiple climate-growth relationships

Taking into account combinations and the partial contributions of the three selected climatic variables (spei, vpd, nfr), multiple regression models demonstrated significant coefficients of all predictor variables ($p < 0.05$) after variance inflation factor (VIF) selection (Tab. 4.3.6). With respect to variable ranking in each model, relative importance of predictor variables (RIV, Tab. 4.3.a5) strongly corresponded to the absolute p -values of the single regression terms (for all regression terms: $R = -0.74$, $p < 0.001$; data not shown).

Overall, multiple regression analyses identified two predictor variables predominantly promoting growth across the tree species: winter vpd in preceding December and January, and summer spei in the current (in particular July) and previous vegetation periods (Abb. 4.3.5). In all stands except for *Metasequoia*, high monthly (*Cryptomeria*, *Tsuga*) to seasonal (*Acer*, *Betula*, *Castanea*, *Fagus*, *Picea*, *Thuja*) values of vpd in previous winter positively influenced at least one of the considered increment variables (BAI or VI). Likewise, short-term (*Betula*, *Castanea*, *Fagus*) and multi-month (*Acer*, *Cryptomeria*, *Metasequoia*, *Picea*, *Thuja*) water availability (spei) during both or either growing seasons affected annual wood formation.

Tab. 4.3.6: Summary of the linear regression models relating species-specific increment variables (incr) to the best explaining climate variables (v1, v2, v3) at the month(s) and timescale of the year at which the lowest AICc was reached. For each model, coefficients (estimates, and p-values in brackets) of the intercept, climatic predictor variable (spei, vpd, nfr) and abbreviation of the month and timescale of the regression term as well as multiple R^2 and p -values of the whole model are shown. Lower case abbreviations (apr–dec) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (JAN–SEP) indicate months of the current year (January–September). The regression terms are listed in descending order according to its relative importance of the predictor variables (RIV).

species	incr	intercept	climate variable (descending RIV →)			model	
			v1	v2	v3	R^2	p
<i>Acer rubrum</i>	BAI	0.983 (< 0.001)	spei.JUL-SEP 0.086 (0.004)	vpd.MAY 0.085 (0.004)		0.492	< 0.001
	VI	0.913 (< 0.001)	spei.JUL 0.092 (0.001)	nfr.JAN -0.065 (0.020)	vpd.nov-JAN 0.055 (0.045)	0.542	< 0.001
<i>Betula maxmowicziana</i>	BAI	0.989 (< 0.001)	spei.dec -0.104 (0.002)	nfr.MAR-APR -0.082 (0.011)	spei.AUG -0.074 (0.020)	0.475	0.001
	VI	0.984 (< 0.001)	spei.AUG -0.072 (0.015)	vpd.dec-JAN 0.072 (0.015)		0.385	0.002
<i>Castanea sativa</i>	BAI	0.991 (< 0.001)	vpd.dec-JAN 0.063 (0.029)	spei.JUL 0.063 (0.031)		0.298	0.012
	VI	0.947 (< 0.001)	vpd.dec-JAN 0.073 (0.007)	spei.JUL 0.058 (0.026)		0.363	0.004
<i>Cryptomeria japonica</i>	BAI	0.992 (< 0.001)	spei.FEB-JUL 0.116 (0.002)	vpd.JAN 0.079 (0.024)	vpd.apr-may 0.073 (0.041)	0.493	< 0.001
	VI	0.969 (< 0.001)	spei.FEB-JUL 0.109 (0.001)	vpd.JAN 0.069 (0.032)	vpd.apr-may 0.076 (0.023)	0.505	< 0.001
<i>Fagus sylvatica</i>	BAI	0.996 (< 0.001)	vpd.may 0.128 (< 0.001)	vpd.dec 0.064 (0.014)	spei.JUL 0.055 (0.031)	0.643	< 0.001
	VI	0.973 (< 0.001)	vpd.may-jun 0.102 (< 0.001)	vpd.dec-JAN 0.097 (0.001)		0.575	< 0.001
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	BAI	0.932 (< 0.001)	nfr.FEB-APR -0.094 (0.004)	spei.jul-oct 0.098 (0.003)	spei.JUL 0.083 (0.010)	0.537	< 0.001
	VI	0.831 (< 0.001)	nfr.FEB-APR -0.092 (0.002)	spei.aug-sep 0.088 (0.003)	spei.JUL-AUG 0.068 (0.015)	0.589	< 0.001
<i>Picea abies</i>	BAI	0.980 (< 0.001)	spei.may-sep 0.113 (0.009)	vpd.oct-JAN 0.096 (0.023)		0.307	0.010
	VI	0.947 (< 0.001)	spei.APR-JUL 0.086 (0.019)	vpd.oct-JAN 0.074 (0.042)	spei.aug-sep 0.071 (0.044)	0.425	0.004
<i>Thuja plicata</i>	BAI	0.972 (< 0.001)	spei.aug-sep 0.095 (0.003)	vpd.aug-JAN 0.082 (0.010)		0.388	0.002
	VI	0.953 (< 0.001)	vpd.JAN 0.052 (0.008)	vpd.apr-may 0.049 (0.016)	spei.MAR-JUL 0.044 (0.027)	0.474	0.001
<i>Tsuga heterophylla</i>	BAI	0.992 (< 0.001)	vpd.JUL -0.072 (0.008)	spei.JUL-AUG 0.065 (0.015)		0.529	< 0.001
	VI	0.959 (< 0.001)	vpd.JUL -0.076 (< 0.001)	spei.FEB 0.047 (0.021)	vpd.JAN 0.040 (0.045)	0.554	< 0.001

BAI = basal area increment at breast height, VI = total stem volume increment, spei = standardized precipitation evapotranspiration index, vpd = vapor pressure deficit, nfr = number of frost days (< 0 °C).

In case of *Castanea*, the **temperature-based vpd** in December to January was the most influential factor according to the ranking of RIV (Tab. 4.3.6, Abb. 4.3.5). In addition, with positive effects of spei in current July on BAI and VI, climate variables explained the lowest variance in growth (29 % and 36 % for BAI and VI, respectively) when compared with the other tree species. Besides *Castanea*, VI of *Thuja* trees was predominantly facilitated by high winter vpd (January), followed by vpd in April–May of the previous and spei in spring (March–July) of the current year. However, BAI was most positively affected by spei in preceding summer (August–September). vpd ranging from previous September to January of the current year were of secondary importance. As demonstrated by the single correlation functions (Abb. 4.3.4), vpd prior

		category														
		water availability						temperature						frost		
species	incr	previous year			current year			previous year			current year			cold months		R^2
		a	m	j	a	s	o	a	m	j	a	s	o	n	d	
<i>Acer rubrum</i>	BAI															0.492***
	VI															0.542***
<i>Betula maximowicziana</i>	BAI															0.475***
	VI															0.385**
<i>Castanea sativa</i>	BAI															0.298*
	VI															0.363**
<i>Cryptomeria japonica</i>	BAI															0.493***
	VI															0.505***
<i>Fagus sylvatica</i>	BAI															0.643***
	VI															0.575***
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	BAI															0.537***
	VI															0.589***
<i>Picea abies</i>	BAI															0.307**
	VI															0.425**
<i>Thuja plicata</i>	BAI															0.388**
	VI															0.474***
<i>Tsuga heterophylla</i>	BAI															0.529***
	VI															0.554***

color scale for the RIV

negative relationship positive relationship

≥ 0.3 0.2 0.1 0 0.1 0.2 ≥ 0.3

1, 2, 3 descending RIV (rank)

Abb. 4.3.5: Graphical illustration of the linear regression models relating species-specific increment variables (incr) to the best explaining climate variables (spei, vpd, nfr) at the month(s) and timescale of the year at which the lowest AICc was reached. For each model, climate variables promoting growth (positive relationships) are presented in blue, variables inhibiting growth (negative relationships) are highlighted in red. The numerals (1, 2, 3) indicate the hierarchical importance of the climate variable as a function of its listed relative importance of the predictor variable (RIV) in each regression model in descending order (1 = highest RIV, 3 = lowest RIV, all $p < 0.05$). Lower case abbreviations (a–d) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (J–S) indicate months of the current year (January–September). R^2 = multiple R^2 . Significance levels of the models: $p < 0.001^{***}$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^*$.

In contrast, growth of *Acer*, *Betula*, *Cryptomeria* and *Picea* was triggered more dominantly by **water availability** (i.e. values of **spei**, Abb. 4.3.5, Tab. 4.3.6). **spei** in late summer of the current growth year promoted BAI (July–September) and VI (July) of *Acer* trees. In combination with a negative response of growth to **nfr** in January, VI positively responded to high **vpd** in the non-growing season (November–January, $R^2 = 0.54$ in total). However, the additional positive effect on BAI was limited to short-term **vpd** in May ($R^2 = 0.49$). Climate response patterns of *Betula* were most different to the other tree species. High water availability (**spei**) in the current August (primarily VI and subordinately BAI) as well as in preceding December (BAI) negatively affected growth.

Furthermore, the number of frost days (nfr) in early spring (March–April) reduced BAI and high vpd in November–January facilitated VI. Growth of *Cryptomeria* was predominantly related to 6-month water availability (spei) in February–July in the year of tree ring formation. The additional climate factor vpd in January and April–May of the previous year were of lower importance for tree growth. Quite similar climate-growth relationships were found for native *Picea*. Annual increment was limited by spei during growing seasons in the prior (BAI and VI) and current year (VI) as well as vpd in the preceding November to January.

Multiple regression analyses of *Metasequoia* confirmed the observed vulnerability of growth to the **number of frost days** in February–April (Abb. 4.3.5). Furthermore, summer spei in both, previous and current year, positively influenced the annual increment.

Differences between breast height and stem increment in response to climate

Climate sensitivity slightly varied between annual breast height (BAI) and total stem (VI) increment depending on the tree species (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). However, across tree species no clear trend in growth response to climate regarding the considered increment variables was found. VI slightly differed in terms of the greater impact of temperature (vpd) in the spring and winter season prior to the year of wood formation (*Acer*, *Betula*, *Castanea*, *Fagus*, *Metasequoia*, *Picea*, *Thuja*, *Tsuga*). Furthermore, VI appeared to be marginally more sensitive to water availability (spei) in the growing season of the current year (*Acer*, *Betula*, *Metasequoia*, *Picea*, *Thuja*). However, less or no sensitivity of VI to current year summer spei was demonstrated for *Castanea* and *Fagus* trees. Basal area increment at breast height (BAI) tended to be more affected by water availability (spei) in the growing season of the preceding year (*Metasequoia*, *Fagus*, *Picea*, *Thuja*, *Tsuga*; Abb. 4.3.4) when compared with VI. Regarding the number of frost days (nfr), BAI of *Betula* and *Picea* and VI of *Fagus*, *Metasequoia* and *Tsuga* appeared to be more affected.

The overall strongest discrepancies in climate sensitivity between BAI and VI were found for *Betula*, *Picea* and *Thuja* trees ($\Delta R^2 = 0.09$, 0.12 and 0.09 , respectively, Abb. 4.3.5) due to differences in growth response to spei in the growing season of the preceding year (*Picea*, *Thuja*) and of the current year (*Betula*, *Thuja*) as well as previous year winter spei (*Betula*, see also Abb. 4.3.4). The lowest discrepancies in response to climate between BAI and VI were observed for *Cryptomeria* ($\Delta R^2 = 0.01$) and *Tsuga* ($\Delta R^2 = 0.02$) trees (Abb. 4.3.5).

Discussion

Our approach is to our knowledge the first study connecting stem analyses and detailed climate-growth relationships for both alien and native tree species in Central Europa. The need to investigate a wider spectrum of tree species to estimate the current and future response of trees to climate variability coincides with recommended strategies to mitigate climatic risks (Bolte *et al.* 2009; Bolte *et al.* 2010). This comparative analysis therefore contributes to an increased understanding of climatic impacts on productivity of seven alien tree species in comparison to two

important native species in Europe. We consider our results to be representative for mesic forest sites with a strong oceanic influence as represented by our Arboretum site. Implications regarding a general growth behavior of the tree species should be limited to comparable site conditions. Further physiological mechanisms difficult to reconstruct such as fruit production and defense mechanisms can influence and superimpose growth responses to climate (Hacket-Pain *et al.* 2015; Hacket-Pain *et al.* 2018). Our analysis confirmed that growth was significantly driven by climatic factors that function at different timescales. Temperature-controlled vapor pressure deficit (vpd) in preceding cold periods tended to be the most important driver across the tree species for current growth. Additionally, water availability represented by the standardized precipitation evapotranspiration index (spei) in the growing seasons (prior and current to the year of wood formation) strongly affected tree growth.

Effects of climate factors on tree growth

Our findings underline the effects of vapor pressure deficits (vpd) on tree growth observed by different authors. Williams *et al.* (2012) and Restaino *et al.* (2016) reported a consistent and strong impact of growing season deficits on the growth of coniferous tree species throughout western US forests. In contrast to temperature that limits growth as a function of decreasing photosynthesis at given thresholds of leaf temperature, vpd is linked to stomatal closure which ultimately reduces growth due to prevented CO₂ uptake (Restaino *et al.* 2016). Thus, growing season vpd seems to be a reliable indicator for physiological plant stress that is more directly associated with tree productivity. However, the inverse and positive effects of vpd in non-growing season do not reflect the stress-related evaporative demand, particularly astonishing for deciduous species ceasing photosynthesis in winter. For the coniferous evergreen species, the lower saturation pressure in winter months (in comparison to growing season) and consequently weaker deficit might be sufficient to induce transpiration processes without drought damage due to available water supply at the study site. Thereby, vpd might be as low to prevent stomatal closure. A further generalized explanation might be the strong sensitivity of vpd to air temperature (tavg; Abb. 4.3.a3). The importance of winter temperatures and temperature-related variables to tree growth had been reported for various tree species in Central (e.g. Lebourgeois *et al.* 2005; Lebourgeois *et al.* 2010; Feliksik & Wilczyński 2009; van der Maaten 2012; Land *et al.* 2017) and Southern Europe (e.g. Granda *et al.* 2013; Martin-Benito *et al.* 2013; Żywiec *et al.* 2017). The general positive growth response to winter vpd might be related to decreasing winter embolism with increasing temperature in cold months (Lebourgeois *et al.* 2010; van der Maaten 2012). The risk of cavitation restraining water transport processes is of larger importance for ring-porous tree species with large vessels (Améglio *et al.* 2002) such as *Castanea sativa*. In diffuse-porous species the number of embolized xylem conduits can either increase (e.g. in *Acer* or *Fagus* trees) or decrease during winter while coniferous species are less vulnerable to winter embolism (Améglio *et al.* 2002). A warm winter may further encourage soil warming and mycorrhizal root growth as well as promote bud burst phenology and needle and shoot maturation, and thus prolonging the growing season of the following year (Lebourgeois *et al.* 2010). As supported by

the findings of Restaino *et al.* (2016), the lagged impact of temperature-driven variables such as vpd in non-growing seasons is higher for regions where water is less limiting. Thus, the relatively high dependence of tree growth on previous vpd may be related to the general high water supply of our study site.

An increasing number of comparative dendroecological studies of various tree species recently confirmed that water availability and drought stress during the growing season rank among the dominant climatic factors driving growth of European forests (e.g. Zang *et al.* 2014; Bhuyan *et al.* 2017; Vitali *et al.* 2017; Hoffmann *et al.* 2018; Kunz *et al.* 2018; Stojanović *et al.* 2018). The use of extended drought indices considering such physiological stress conditions has greatly increased. The applied standardized precipitation evapotranspiration index (spei) benefits from the involvement of a water balance giving thresholds for regional water shortage or surplus for a given climate record (Vicente-Serrano *et al.* 2010). In this study, the response to spei particularly differed between tree species with respect to the temporal scale of water availability or shortage, respectively (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). When water becomes low, xylem water potentials decrease, and leaf stomata closure cause a rapid cessation of photosynthetic CO₂ assimilation (Choat *et al.* 2018). As a consequence, carbon storage and wood formation are inhibited. Over longer drought periods, low photosynthesis rates in association with cavitation-induced gas emboli throughout the xylem reduce hydraulic conductance and water transport, and carbohydrate pools can be depleted (Choat *et al.* 2018). Since strategies to avoid water stress (e.g. anisohydric or isohydric) strongly differ among tree species (e.g. Thomsen *et al.* 2013; Fardusi *et al.* 2016) as a function of drought duration, this in particular emphasizes the need for considering cumulative effects of water availability. As reported by Bhuyan *et al.* (2017), spei of short- and intermediate-term scales seem to be appropriate to capture drought signals of tree growth in temperate forests.

In dendroecology research, the rare application of the number of frost days (nfr) may be linked to the fact that this meteorological parameter simplifies the absolute values of (minimum) temperature records. Furthermore, calibration (of frost day signals in growth series) over summer months is impaired due to lack of days below freezing point. However, our analyses demonstrated that the cumulative occurrence of frost can have significant impacts on tree growth when restricted to cold month including spring data (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). As frost events are expected to become more frequent in earlier starting and longer lasting growing seasons, especially in Europe (Liu *et al.* 2018), this variable will gain increasing importance in the future when evaluating tree response to climate.

In total, interactions of climate parameters considering water- and temperature-related (including frost occurrence) conditions seem to play a major role in species-specific growth dynamics (Tab. 4.3.6, Abb. 4.3.5). The combination of high vpd in preceding winter periods with high water availability during growth periods was the most significant complex of factors in the growth variation across the tree species. On the other hand, the multiple approach demonstrated individualistic climate response of species to a unique set of climate parameters.

Species-specific response to climate factors

The climate-growth analyses revealed species-specific patterns with respect to growth dominating climatic parameters and timescales. Tree growth of *Castanea*, *Thuja* and *Fagus* was mainly affected by vpd in winter or spring (*Fagus*) with slightly lower dependency on spei. For *Acer*, *Cryptomeria* and *Picea*, water availability during growing seasons was the dominant factor facilitating tree growth. High vpd in current July reduced growth of *Tsuga*, and *Betula* was negatively affected by high water availability in current August. Growth of *Metasequoia* was strongly limited to frost occurrence in the beginning of a year. These climate-growth patterns may result from specific ecological properties or morphological and functional traits. The species' water-use strategy seem to be a crucial factor regarding the sensitivity to water availability and drought. Thus, anisohydric and water spending species such as *Betula*, *Castanea* and *Fagus* were generally less affected by spei in comparison to the isohydric species. This effect can be supported by morphological traits such as the development of deep root systems facilitating the exploitation of water resources. The long-term adaption due to the ecological amplitudes might additionally control the species-specific climate sensitivity, e.g. when the mesic conditions of the study site coincide with optimum climate conditions of a species' range (e.g. *Fagus*). On the other hand, if the study site represents the ecological distributional edge of a species (e.g. in terms of temperature), a higher sensitivity was found (e.g. sensitivity to frost of *Metasequoia*). As the individual characteristics may specifically trigger climate sensitivity, all criteria should be considered. For a comprehensive assessment of species' climate vulnerability, we further suggest the incorporation of all three analyzed climatic aspects weighted in the following order: water availability (spei), temperature (vpd), frost (nfr).

The mesophilic South European *Castanea sativa* (Bottacci 1998) follows a water spending strategy (anisohydric) and continues with transpiration and wood formation when water resources become scarce (Gomes-Laranjo *et al.* 2012). This results in a general higher drought tolerance (Niinemets & Valladares 2006; Brundke *et al.* 2018; Hoffmann *et al.* 2018) and adaptive potential to new climatic conditions (Gomes-Laranjo *et al.* 2012). However, above a critical value (e.g. extreme drought at low soil moisture storage, Gallardo-Lancho 2001), *Castanea* tends to over-transpiration with increasing synergic risks (Conedera *et al.* 2010). Our analyses shows a positive effect of water availability on *Castanea* growth only in late summer, while the positive effect of winter vpd was stronger (Abb. 4.3.5). Due to its affinity on high summer temperatures (22–30 °C, Gomes-Laranjo *et al.* 2012) or degree days (Bottacci 1998), *Castanea* is expected to shift northwards to Central Europe where future conditions will become more favorable e.g. in terms of milder winters (Broadmeadow *et al.* 2005; Thurm *et al.* 2018). In total, *Castanea* trees provided the lowest sensitivity to multiple climate factors.

For a further anisohydric species (Ishii *et al.* 2013), *Betula maximowicziana*, originating from Northern Japan (Kurata 1971), water availability even affected tree growth negatively (Abb. 4.3.5). At mesic sites where water is less limiting such as the study site Burgholz, oversupply of precipitation and waterlogging can cause oxygen deprivation inhibiting root functioning and

growth with negative feedbacks on transpiration and photosynthesis, leading to potential growth losses (Repo *et al.* 2016). The high sensitivity to waterlogging of *Betula* species such as *Betula pendula* (Wang *et al.* 2016) and, in particular, *Betula maximowicziana* (Näinemets & Valladares 2006) may be linked to our observed negative impact of spei in August. This, in turn, indicates a lower demand for water and coincides with the reported high resistance to extreme summer drought in 2003 with particularly low precipitation amounts in August (Hoffmann *et al.* 2018).

Additionally, the European native *Fagus sylvatica* seems to benefit from its water spending (an-isohydric) behavior (e.g. Pretzsch *et al.* 2013) resulting in a low growth response to water availability (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). In contrast, temperature and vpd in the preceding year strongly triggered tree growth. These (first-order) lags between temperature and growth response of *Fagus* had been observed in several studies. Thus, temperature in months of the preceding summer to autumn (e.g. Dittmar *et al.* 2003; Čufar *et al.* 2008; Castagneri *et al.* 2014; Dulamsuren *et al.* 2017) or winter (e.g. Lebourgeois *et al.* 2005; van der Maaten 2012; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012) positively influenced *Fagus* growth at different European forest sites. However, no further analyses supporting such (positive) ongoing heating effects were found. We hypothesize, that the mesic study site with high precipitation amounts reflect nearly optimal climate conditions for *Fagus* trees where additional heat and transpiration do not limit (stress) but will facilitate photosynthesis and wood formation in the future.

Trees of the western North American *Thuja plicata* close their stomata at early stages of water stress leading to carbon starvation and lower tree growth in the year of wood formation (isohydric strategy, McCulloh *et al.* 2014). With this strategy though, this stress tolerant species can grow under a wide ecological range (Antos *et al.* 2016) and can resist against summer drought (Grossnickle & Russell 2010) and shadowing (Minore 1990). In our analysis, water availability was of lower importance for tree growth with little response of volume increment. Comparable to the growth reaction of *Fagus*, the greater importance of vpd in the previous year may be related to the favorable mesic conditions of the study site facilitating ongoing transpiration and photosynthesis. As reported by Schaberg *et al.* (2010), root sensitivity to frost damages due to a limited cold tolerance and shallow rooting may further explain the positive effect of vpd in winter months.

The widely cultivated Chinese *Metasequoia glyptostroboides* is characterized as a climate tolerant and isohydric tree species prospering in many geographic and climatic regions of the world (Shen 1994). Our findings suggest a strong limitation of annual increment in response to frost occurrence in January to April of the current growth year (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). Thus, the reported risk to late frost damage due to early bud break (Burrichter & Schoenwald 1968) could be partially confirmed. The reduced drought tolerance (Vann 2005) is furthermore reflected by the growth response to spei in the previous growing season. However, negative effects of (too) strong transpiration (indicated by high vpd) on tree growth (Burrichter & Schoenwald 1968) were not found and may be explained by the general good water supply (Abb. 4.3.1).

The isohydric western North American *Tsuga heterophylla* (McCulloh *et al.* 2014) is distributed under broad ecological amplitudes (Burns & Honkala 1990a) and therefore classified as a rather climate tolerant species (Ettinger *et al.* 2011). Our findings confirmed the frequently observed strong sensitivity (negative influence) to growing season temperature (Ettinger *et al.* 2011) and vpd (Hoffmann *et al.* 2018) with highest impact in July (Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). Heat-induced evaporative demand and subsequently early stomatal closure (isohydric) seem to be of special importance for the growth of *Tsuga* trees. Furthermore, water availability (spei) in the current growth year with focus on the vegetation period is a further climatic factor limiting annual tree growth.

The response patterns of European native *Picea abies* to climate parameters largely corresponded with those of *Cryptomeria* trees (Abb. 4.3.4). This isohydric species has widely been classified as susceptible to water stress during drought in European forests (e.g. Pretzsch *et al.* 2013; Zang *et al.* 2014; Vitali *et al.* 2017). Our analysis suggests that accumulated water availability (long-term spei) during the growing season is the dominant factor driving tree growth, even for sites with a favorable water supply (Abb. 4.3.5). However, short-term (monthly) variation of spei is of lower importance (Abb. 4.3.4). The subsidiary requirements to high vpd are restricted to cold months prior to the year of wood formation.

The strong sensitivity to water availability during growing seasons (Abb. 4.3.5) of the isohydric Japanese *Cryptomeria japonica* (Kumagai *et al.* 2009) corresponds with findings (or classifications) of various studies and expert assessments (e.g. Schenck 1939b; Schober 1978; Matsumoto *et al.* 2006; Tange *et al.* 2009). Due to its high water demand, but low ability to transport water from the soil according to its large hydraulic resistance, *Cryptomeria* is characterized as vulnerable to drought stress (Matsumoto *et al.* 2006). Thus, in particular for dry areas with low water capacity, declines in productivity are expected to accelerate if drought occurs more frequently (Matsumoto *et al.* 2006). For *Cryptomeria* trees, high values of vpd in the current growing season may induce physiological stress caused by high evaporative demand (Abb. 4.3.4). However, mild conditions in the preceding winter positively influenced growth, which may be related to reduced winter embolisms or prolonged vegetation periods.

The “super-generalist” (Abrams 1998) *Acer rubrum* is one of the most abundant and widespread tree species in eastern North America occurring under a huge ecological amplitude (Walters & Yawney 1990). It has been characterized as an adaptable and climate tolerant species with low edaphic (water, nutrients) and light requirements and high adaptive potentials (physiological, morphological and growth-related). Surprisingly, in our analysis trees of *Acer* tended to be very sensitive to all investigated climatic parameters (spei, vpd and nfr, Abb. 4.3.4, Abb. 4.3.5). Growth was strongly driven by water availability in summer that may be related to the early cease of transpiration by stomatal closure when water becomes short (isohydric, Thomsen *et al.* 2013). vpd in winter largely promoted growth, whereas the occurrence of frost had a negative effect. This resulted in a complex interaction of climatic conditions indicating uncertainty in estimates of growth response. Our findings strongly differ from results of Teets *et al.* (2018)

concluding *Acer* to exhibit a greater plasticity to fluctuating climate conditions due to the lack of significant climate-growth relationships in the most northeastern USA (Maine). However, findings of Hart *et al.* (2012) in the more central eastern USA (Tennessee) indicate some accordance with our results as the authors found a positive growth response to temperature in winter and to precipitation in spring but negative correlations with summer temperature.

Comparison of breast height and stem volume response to climate factors

Comparing basal area increment at breast height (BAI) and total stem volume increment (VI) as response variables to climate events we could show that both variables responded similarly in the way that climate sensitivity only marginally and species-specifically differed within the trees. We found no universal response pattern that would give indications for growth allocation in relation to climate factors. VI appeared to be marginally more sensitive to temperature-driven vpd in spring or winter of the previous year and to water availability (spei) in the current year growing season. BAI tended to be slightly more sensitive to spei in the previous year growing season. Considering that VI represents growth response in upper stem segments stronger when compared with BAI (as VI incorporates a relatively higher amount of increment measurements above breast height), two general mechanisms may explain growth allocation (e.g. Gower *et al.* 1995; Sevanto *et al.* 2003; Ryan *et al.* 2006): 1) carbon allocation and 2) hydraulic limitations:

During unfavorable growth conditions (e.g. drought), reduced carbon assimilates are used for respiration first, and remaining assimilates are exploited for wood formation. Upper stem parts, close to the organs of photosynthesis (foliage), profit most (allocation at tree tops), and the basipetal (top-down) transport of carbohydrates is reduced (Gower *et al.* 1995; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012). Consequently, relatively low growth rates at lower stem sections lead to higher growth variations under more variable and unfavorable conditions. The lagged growth response at breast height to spei may be related to a reduced availability of carbohydrate reserves and limited allocation to the lower stem. On the other hand, during favorable conditions represented by mild winter and spring (high vpd), the maximum growth shifts downwards resulting in a relative increase in increment on the lower bole (Larson 1963) or, in turn, in a higher sensitivity of upper stem represented by VI.

In contrast, hydraulic and gravitational limitations are proposed as a potential mechanism reducing water availability at the top of tall trees (Ryan *et al.* 2006; Kerhoulas & Kane 2012; Latte *et al.* 2016). Thus, climate sensitivity is expected to increase with stem height (Kerhoulas & Kane 2012) and may explain the observed stronger sensitivity of species' VI to current year spei.

Our findings suggest, that mechanisms (carbon allocation and hydraulic limitation) driving growth allocation are not uniform across tree species and may interact (Ryan & Yoder 1997). Allocations may be further influenced by other factors such as microclimate, fruit production and cambial reactivation and cessation (Chhin *et al.* 2010; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012; Latte *et al.* 2016). The general strong allometric relationships between increment at breast height and of the whole stem support the overall similarity of growth response to

climate parameters for BAI and VI (corresponding with Corona *et al.* 1995; Latte *et al.* 2016). In spite of marginal species-specific differences in climate sensitivity between BAI and VI, radial growth at breast height seems to be a reliable estimate for tree sensitivity.

Conclusion and implications for alien tree species

The parameters *spei*, *vpd* and *nfr* were the most important climatic variables explaining growth patterns across seven alien and two native tree species at a productive study site in western Germany. By finding universal variables for describing climate sensitivity, tree responses to climate can be compared between species. We could show that mild winter conditions strongly promote tree growth of several species at mesic forest sites where water availability is less limiting. However, in particular cumulative water shortage in the growing seasons may negatively affect tree growth.

Despite its dependency on mild winter conditions, *Castanea sativa* seems to benefit from general low sensitivity to water availability restricted to short-term summer periods in a warmer and drier future climate. Additionally, *Betula maximowicziana* may profit from stable growth under varying moisture conditions. Its negative response to high water availability in late August may also suggest an advantage of this species when climate becomes drier. Extreme aridity such as the European summer drought in 2003 are likely to be compensated for by species such as *B. maximowicziana*. For both species, growth is promoted by water-spending, anisohydric physiology during drought. Similarly, *Fagus sylvatica* seems to benefit from a relatively low vulnerability to variations in water availability and its anisohydric character. However, high temperatures and *vpd* in the previous year, in particular in the previous spring, are of strong importance (positive effect) for the growth of *F. sylvatica* trees. Likewise, growth of *Thuja plicata* is limited by previous year *vpd*; but water availability during growing seasons is a second-order crucial factor. Trees of *Metasequoia glyptostroboides* are strongly sensitive to frost in the beginning of the year of wood formation. Furthermore, increasing risks to drought-related conditions can be linked to the sensitivity to the growing season water availability. For *Picea abies*, low tolerance to ongoing water shortage can be confirmed for mesic forest sites such as ours. Thus, trees may undergo severe growth declines if long-lasting droughts during vegetation periods become more frequent. In contrast, growth of *Tsuga heterophylla* is strongly limited by short-term heat periods in summer, and in addition, trees are negatively affected by extreme, brief summer drought. The highly sensitive *Cryptomeria japonica* is particularly vulnerable to persistent drought and heat in the current growing season. Furthermore, *Acer rubrum* can be characterized as a low drought tolerant species. Frost occurrence in winter and spring is likely to reduce growth, emphasizing the strong sensitivity to complex climate conditions.

In summary, the species *Castanea sativa* and *Betula maximowicziana* may exceed climate tolerance levels of native species and show great potentials to future wood production facing climate change. Due to their strong vulnerability to variable climate conditions, *Cryptomeria japonica* and *Acer rubrum* are least suitable species among those that we investigated to mitigate climate risks.

Acknowledgement

This study is part of the project “Documentation and evaluation of alien tree species in North Rhine-Westphalia under climate change” and was funded by the Ministry for Climate Protection, Environment, Agriculture, Conservation and Consumer Protection of the State of North Rhine-Westphalia. The authors are grateful to Christian Ammer and Bertram Leder for supervision the project part. We would like to thank Norbert Tennhoff, Wolfgang Müller and Herbert Dautzenberg for supplemental site data and active participation at site logistics in Burgholz. We are further grateful Ulrike Westphal, Michael Unger, Dirk Böttger and Ray Wollenzien for their helpful technical assistance in the forest stands, workshop and laboratory.

References

- Abrams MD (1998) The Red Maple Paradox. *BioScience*, **48**, 355–364.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H *et al.* (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Améglio T, Bodet C, Lacointe A, Cochard H (2002) Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology*, **22**, 1211–1220.
- Anderegg WR, Hicke JA, Fisher RA *et al.* (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *The New phytologist*, **208**, 674–683.
- Anderegg WR, Kane JM, Anderegg LD (2013) Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, **3**, 30–36.
- Antos JA, Filipescu CN, Negrave RW (2016) Ecology of western redcedar (*Thuja plicata*). Implications for management of a high-value multiple-use resource. *Forest Ecology and Management*, **375**, 211–222.
- Archaux F, Wolters V (2006) Impact of summer drought on forest biodiversity. What do we know? *Annals of Forest Science*, **63**, 645–652.
- Aubin I, Boisvert-Marsh L, Kebli H *et al.* (2018) Tree vulnerability to climate change. Improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity. *Ecosphere*, **9**, e02108.
- Baillie MGL, Pilcher JR (1973) A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin*, **33**, 7–14.
- Baltas E (2007) Spatial distribution of climatic indices in northern Greece. *Meteorological Applications*, **14**, 69–78.
- Barton K (2016) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. Available via <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Accessed 30 Aug 2018.
- Bascietto M, Scarascia-Mugnozza G (2004) A collection of functions to determine annual tree carbon increment via stem-analysis. *Annals of Forest Science*, **61**, 597–602.
- Becker A (2009) Wie es zum Anbau der fremdländischen Baumarten in Burgholz kam. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), pp 13–16. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Bennett JN, Andrew B, Prescott CE (2002) Vertical fine root distributions of western redcedar, western hemlock, and salal in old-growth cedar–hemlock forests on northern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 1208–1216.
- Bhuyan U, Zang C, Menzel A (2017) Different responses of multispecies tree ring growth to various drought indices across Europe. *Dendrochronologia*, **44**, 1–8.
- Biondi F, Qeadan F (2008) A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. *Tree-Ring Research*, **64**, 81–96.
- Biondi F, Waikul K (2004) DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, **30**, 303–311.
- Bolte A, Ammer C, Löf M, Madsen P, Nabuurs G-J, Schall P, Spathelf P, Rock J (2009) Adaptive forest management in central Europe. Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **24**, 473–482.

- Bolte A, Ammer C, Löf M, Nabuurs G-J, Schall P, Spathelf P (2010) Adaptive Forest Management. A Prerequisite for Sustainable Forestry in the Face of Climate Change. In: *Sustainable forest management in a changing world. A European perspective* (ed Spathelf P), pp 115–139. Springer, Dordrecht.
- Bottacci A (1998) *Castanea sativa* Miller. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie* (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–9. Wiley-VCH, Weinheim.
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey J-L, Granier A (2005a) Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2920–2933.
- Bouriaud O, Leban J-M, Bert D, Deleuze C (2005b) Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, **25**, 651–660.
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought. A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625–644.
- Brice B, Lorion KK, Griffin D *et al.* (2013) Signal Strength In Sub-Annual Tree-Ring Chronologies from *Pinus ponderosa* In Northern New Mexico. *Tree-Ring Research*, **69**, 81–86.
- Broadmeadow MSJ, Ray D, Samuel CJA (2005) Climate change and the future for broadleaved tree species in Britain. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, **78**, 145–161.
- Brodribb TJ, McAdam SA, Jordan GJ, Martins SC (2014) Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 14489–14493.
- Brundke F, Heitz R, Lüpke M, Hübner C (2018) Kurzportrait Edelkastanie (*Castanea sativa*). Available via https://www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_edelkastanie/index_DE. Accessed 27 Oct 2018.
- Buras A (2017) A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia*, **44**, 130–132.
- Burnham KP, Anderson DR (2010) Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Springer, New York, NY, 488 pp.
- Burns, RM, Honkala, BH (Eds.) (1990a) Silvics of North America. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Burns, RM, Honkala, BH (Eds.) (1990b) Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Burrlicher E, Schoenwald W (1968) Forstliche Anbauversuche mit der *Metasequoia glyptostroboides* im Raum Westfalen. VS Verlag für Sozialwissenschaften, Wiesbaden, 38 pp.
- Carmean WH (1972) Site Index Curves for Upland Oaks in the Central States. *Forest Science*, **18**, 109–120.
- Castagneri D, Nola P, Motta R, Carrer M (2014) Summer climate variability over the last 250years differently affected tree species radial growth in a mesic Fagus–Abies–Picea old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, **320**, 21–29.
- Caudullo G, Tinner W, Rigo D de (2016) *Picea abies* in Europe. distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (eds San-Miguel-Ayanz J, Rigo Dd, Caudullo G, Durrant TH, Mauri A), pp 114–116. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Chen L, Zhang Z, Ewers BE (2012) Urban tree species show the same hydraulic response to vapor pressure deficit across varying tree size and environmental conditions. *PloS one*, **7**, e47882.
- Chevan A, Sutherland M (1991) Hierarchical Partitioning. *The American Statistician*, **45**, 90–96.
- Chhin S, Hogg, E H Ted, Lieffers VJ, Huang S (2010) Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiology*, **30**, 335–345.
- Chhin S, Wang GG (2005) The effect of sampling height on dendroclimatic analysis. *Dendrochronologia*, **23**, 47–55.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, **558**, 531–539.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ *et al.* (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, **491**, 752–755.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N *et al.* (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529–533.
- Conedera M, Barthold F, Torriani D, Pezzatti GB (2010) Drought sensitivity of *Castanea sativa*: Case study of summer 2003 in the southern Alps. *Acta Horticulturae*, 297–302.
- Conedera M, Tinner W, Krebs P, Rigo D de, Caudullo G (2016) *Castanea sativa* in Europe. distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (eds San-Miguel-Ayanz J, Rigo Dd, Caudullo G, Durrant TH, Mauri A), 78–79. Publication Office of the European Union, Luxembourg.

- Cook ER (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. Dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Cook ER, Pederson N (2011) Uncertainty, Emergence, and Statistics in Dendrochronology. In: *Dendroclimatology. Progress and prospects* (eds Diaz HF, Hughes MK, Swetnam TW), pp 77–112. Springer, Dordrecht, London.
- Cook ER, Peters K (1981) The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, **41**, 45–53.
- Corona P, Romagnoli M, Torrini L (1995) Stem annual increments as ecobiological indicators in Turkey oak (*Quercus cerris* L.). *Trees*, **10**.
- Čufar K, Prislan P, Luis M de, Gričar J (2008) Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. *Trees*, **22**, 749–758.
- De Martonne E (1926) Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité. *La Meteorologie*, 449–458.
- Delzon S, Urli M, Samalens J-C, Lamy J-B, Lischke H, Sin F, Zimmermann NE, Porté AJ (2013) Field evidence of colonisation by Holm Oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period. *PLoS one*, **8**, e80443.
- Dittmar C, Zech W, Elling W (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, **173**, 63–78.
- Dulamsuren C, Hauck M, Kopp G, Ruff M, Leuschner C (2017) European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees*, **31**, 673–686.
- DWD (2015) Deutscher Wetterdienst. Wetter und Klima aus einer Hand. Available via http://www.dwd.de/ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations_germany/climate/. Accessed 10 Jun 2015.
- Dyderski MK, Paž S, Frelich LE, Jagodziński AM (2018) How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, **24**, 1150–1163.
- Eckstein D, Bauch J (1969) Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **88**, 230–250.
- Eilmann B, Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology*, **32**, 178–187.
- Ettinger AK, Ford KR, HilleRisLambers J (2011) Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology*, **92**, 1323–1331.
- Fardusi MJ, Ferrio JP, Comas C, Voltas J, Resco de Dios V, Serrano L (2016) Intra-specific association between carbon isotope composition and productivity in woody plants: A meta-analysis. *Plant science*, **251**, 110–118.
- Felbermeier B, Mosandl R (2011) *Fagus sylvatica*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie* (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–20. Wiley-VCH, Weinheim.
- Feliksik E, Wilczyński S (2009) The effect of climate on tree-ring chronologies of native and nonnative tree species growing under homogenous site conditions. *Geochronometria*, **33**, 49–57.
- Frank D, Esper J (2005) Characterization and climate response patterns of a high-elevation, multi-species tree-ring network in the European Alps. *Dendrochronologia*, **22**, 107–121.
- Friedrichs DA, Büntgen U, Frank DC, Esper J, Neuwirth B, Löffler J (2009) Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. *Tree Physiology*, **29**, 39–51.
- Fritts HC (1976) Tree rings and climate. Academic Press, London, 567 pp.
- Gallardo-Lancho JF (2001) Distribution of chestnut (*Castanea sativa* Mill.) forests in Spain: possible ecological criteria for quality and management (focusing on timber coppices). *Forest Snow and Landscape Research*, **79**, 477–481.
- Gavin DG, Hu FS (2006) Spatial variation of climatic and non-climatic controls on species distribution. The range limit of *Tsuga heterophylla*. *Journal of Biogeography*, **33**, 1384–1396.
- Giraudeau P (2017) pgirmess: Data Analysis in Ecology. R package version 1.6.7. Available via <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>. Accessed 16 Aug 2018.
- Gomes-Laranjo J, Dinis L-T, Martins L *et al.* (2012) Characterization of Chestnut Behavior with Photosynthetic Traits. In: *Applied Photosynthesis* (ed Najafpour M), pp 47–80. InTech.
- Gower ST, Isebrands JG, Sheriff DW (1995) Carbon allocation and accumulation in conifers. In: *Resource Physiology of Conifers. Acquisition, Allocation, and Utilization* (eds Smith WK, Hinckley TM, Roy J), pp 217–254. Elsevier Science, Burlington.

- Granda E, Camarero JJ, Gimeno TE, Martínez-Fernández J, Valladares F (2013) Intensity and timing of warming and drought differentially affect growth patterns of co-occurring Mediterranean tree species. *European Journal of Forest Research*, **132**, 469–480.
- Grömping U (2006) Relative Importance for Linear Regression in R. The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, **17**.
- Grossnickle SC, Russell JH (2010) Ecophysiological processes of western redcedar (*Thuja plicata*) and yellow-cedar (*Callitropsis nootkatensis*). In: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828 (ed Harrington, C. A. (tech. coord.)), pp 33–36.
- Haag CL, Johnson JE, Erdmann GG (1989) Rooting Depths of Red Maple (*Acer Rubrum* L.) on Various Sites in the Lake States. Research Note NC-347. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Hacket-Pain AJ, Ascoli D, Vacchiano G *et al.* (2018) Climatically controlled reproduction drives interannual growth variability in a temperate tree species. *Ecology letters*, **21**, 1833–1844.
- Hacket-Pain AJ, Friend AD, Lageard JG, Thomas PA (2015) The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiology*, **35**, 319–330.
- Hanewinkel M, Cullmann DA, Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Zimmermann NE (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, **3**, 203–207.
- Hart JL, Buchanan ML, Clark SL, Torreano SJ (2012) Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum*. *Forest Ecology and Management*, **282**, 124–132.
- Hartl-Meier C, Zang C, Buntgen U, Esper J, Rothe A, Gottlein A, Dirnbock T, Treydte K (2015) Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest. *Tree Physiology*, **35**, 4–15.
- Hennon PE (1999) *Tsuga heterophylla*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–8. Wiley-VCH, Weinheim.
- Hinckley, TM, Lassoie, JP (Eds.) (1981) Radial growth in coniferous and deciduous trees: A comparison. *Mitteil. der Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien*, 142/1: 17–56, Wien.
- Hlásny T, Barcza Z, Fabrika M, Balázs B, Churkina G, Pajtík J, Sedmák R, Turcáni M (2011) Climate change impacts on growth and carbon -balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, **47**, 219–236.
- Hoffmann N, Schall P, Ammer C, Leder B, Vor T (2018) Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, **256–257**, 431–444.
- IPCC (2013) Summary for Policymakers. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Ishii H, Azuma W, Nabeshima E (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, **28**, 191–198.
- Junzeng XU, Qi WEI, Shizhang P, Yanmei YU (2012) Error of Saturation Vapor Pressure Calculated by Different Formulas and Its Effect on Calculation of Reference Evapotranspiration in High Latitude Cold Region. *Procedia Engineering*, **28**, 43–48.
- Kerhoulas LP, Kane JM (2012) Sensitivity of ring growth and carbon allocation to climatic variation vary within ponderosa pine trees. *Tree Physiology*, **32**, 14–23.
- Koike T, Kitao M, Quoreshi AM, Matsuura Y (2003) Growth characteristics of root-shoot relations of three birch seedlings raised under different water regimes. *Plant and Soil*, **255**, 303–310.
- Kölling C (2013) Nichtheimische Baumarten – Alternativen im klimagerechten Waldumbau? *LWF aktuell*, **96**, 4–11.
- Kölling C, Knoke T, Schall P, Ammer C (2009) Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv*, **80**, 42–54.
- Kölling C, Walentowski H, Borchert H (2005) Die Buche in Mitteleuropa. *AFZ-DerWald*, **60**, 696–701.
- Konôpka B, Noguchi K, Sakata T, Takahashi M, Konôpková Z (2006) Fine root dynamics in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. *Forest Ecology and Management*, **225**, 278–286.
- Kraft G (1884) Beiträge zur Lehre: Von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Klindworth, Hannover, 147 pp.
- Kublin E, Breidenbach J, Kändler G (2013) A flexible stem taper and volume prediction method based on mixed-effects B-spline regression. *European Journal of Forest Research*, **132**, 983–997.

- Kumagai T^o, Aoki S, Otsuki K, Utsumi Y (2009) Impact of stem water storage on diurnal estimates of whole-tree transpiration and canopy conductance from sap flow measurements in Japanese cedar and Japanese cypress trees. *Hydrological Processes*, **23**, 2335–2344.
- Kunz J, Löffler G, Bauhus J (2018) Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, **414**, 15–27.
- Kurata S (1971) Illustrated important forest trees of Japan. Vols. 1 and 2. Chikyu Shuppan.
- Kuttler W (2009) Klimatologie. Schöningh, Paderborn, München, Wien, Zürich, 260 pp.
- Land A, Remmele S, Schönbein J, Küppers M, Zimmermann R (2017) Climate-growth analysis using long-term daily-resolved station records with focus on the effect of heavy precipitation events. *Dendrochronologia*, **45**, 156–164.
- Larson PR (1963) Stem form development of forest trees. Forest science, Monograph 5, 42 pp.
- Latte N, Lebourgeois F, Claessens H (2016) Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees*, **30**, 189–201.
- Lebourgeois F, Bréda N, Ulrich E, Granier A (2005) Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19**, 385–401.
- Lebourgeois F, Rathgeber CBK, Ulrich E (2010) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, **21**, 364–376.
- Leng Q, Fan S-h, Wang L *et al.* (2007) Database of Native *Metasequoia glyptostroboides* Trees in China Based on New Census Surveys and Expeditions. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **48**, 185–233.
- Lévesque M, Saurer M, Siegwolf R, Eilmann B, Brang P, Bugmann H, Rigling A (2013) Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology*, **19**, 3184–3199.
- Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE *et al.* (2014) Climate change and European forests. What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of environmental management*, **146**, 69–83.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S *et al.* (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **259**, 698–709.
- Liu Q, Piao S, Janssens IA *et al.* (2018) Extension of the growing season increases vegetation exposure to frost. *Nature communications*, **9**, 426.
- LÖLF NRW (1986a) *Betula maximowicziana* Regel - Lindenblättrige Birke (1983). In: *Merckblätter über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen.
- LÖLF NRW (1986b) *Cryptomeria japonica* D. Don. - Sichertanne (1986). In: *Merckblätter über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen.
- LÖLF NRW (1986c) *Metasequoia glyptostroboides* Hu & Cheng (1982). In: *Merckblätter über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, **85**, 2184–2199.
- Markewitz D, Devine S, Davidson EA, Brando P, Nepstad DC (2010) Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon. Impacts on deep root uptake. *The New phytologist*, **187**, 592–607.
- Martin-Benito D, Beeckman H, Cañellas I (2013) Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest. *European Journal of Forest Research*, **132**, 33–45.
- Matsumoto Y, Shigenaga H, Miura S, Nagakura J., Taoda H (2006) Mapping of Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*) Forests Vulnerable to Global Warming in Japan. *Global Environmental Research*, **10**, 181–188.
- McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR (2014) The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, cell & environment*, **37**, 1171–1183.
- Michiels H-G, Aydin C-T, Bolte A, Hein S, Hussendörfer E, Mühlethaler U, Reif A, Schmidt W (2009) Ökologischer Steckbrief und waldbauliche Bewertung der Buche. *Forst und Holz*, **64**, 18–21.
- Minore D (1990) *Thuja plicata* Donn ex D. Don, Western Redcedar. In: *Silvics of North America*. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 590–600. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.

- Nagakura J, Shigenaga H, Akama A, Takahashi M (2004) Growth and transpiration of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) seedlings in response to soil water content. *Tree Physiology*, **24**, 1203–1208.
- Neumann M, Mues V, Moreno A, Hasenauer H, Seidl R (2017) Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*, **23**, 4788–4797.
- Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- Noack H (1993) Das Portrait: *Betula maximowicziana* Regel, Maximowicz's Birke, Lindenblättrige Birke. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft*, **81**, 135–137.
- Packee EC (1990) *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., Western Hemlock. In: *Silvics of North America*. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 613–622. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Pâques, LE (Ed.) (2013) Forest tree breeding in Europe. Current state-of-the-art and perspectives. Springer, Dordrecht, New York.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Pasho E, Camarero JJ, Luis M de, Vicente-Serrano SM (2011) Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 1800–1811.
- Praciak A, Pasiecznik N, Sheil D *et al.* (2013) The CABI encyclopedia of forest trees. CABI, Wallingford, 523 pp.
- Pretzsch H, Schütze G, Uhl E (2013) Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol. (Stuttg) (Plant biology (Stuttgart, Germany))*, **15**, 483–495. 23062025.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Repo T, Launiainen S, Lehto T *et al.* (2016) The responses of Scots pine seedlings to waterlogging during the growing season. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 1439–1450.
- Restaino CM, Peterson DL, Littell J (2016) Increased water deficit decreases Douglas fir growth throughout western US forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 9557–9562.
- Reyer C, Lasch-Born P, Suckow F, Gutsch M, Murawski A, Pilz T (2014) Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Annals of Forest Science*, **71**, 211–225.
- Rinn F TSAP-Win™ - Time series analysis and presentation for Dendrochronology and related applications. User reference, Heidelberg.
- Rinn F Lignovision™- Scanning of wood and tree-ring recognition. User reference, Heidelberg.
- Robin-Abbott MJ, Pardo LH (2017) How climatic conditions, site, and soil characteristics affect tree growth and critical loads of nitrogen for northeastern tree species. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, Newtown Square, PA.
- Roloff, A, Schütt, P, Lang, UM, Stimm, B (Eds.) (2011) Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Wiley-VCH, Weinheim.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, cell & environment*, **29**, 367–381.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic Limits to Tree Height and Tree Growth. *BioScience*, **47**, 235–242.
- Schaberg PG, Hennon PE, D'Amore DV, Halman JM (2010) Comparisons of the cold tolerance and rooting depth of yellow-cedar, western redcedar, western hemlock, mountain hemlock and sitka spruce growing together in Ketchikan, Alaska. In: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828 (ed Harrington, C. A. (tech. coord.)), p 76.
- Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C, Wilmking M (2011) Drought matters – Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, **262**, 947–961.
- Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Hengeveld G, Reyer C, Hanewinkel M, Zimmermann NE, Cullmann D (2015) Alternative forest management strategies to account for climate change-induced productivity and species suitability changes in Europe. *Regional Environmental Change*, **15**, 1581–1594.
- Schenck CA (1939a) Fremdländische Wald- und Parkbäume. Ein Buch für alle Forstwirte und Dendrologen. Parey, Berlin.

- Schenck CA (1939b) Fremdländische Wald- und Parkbäume. Bd. 2: Die Nadelhölzer. Ein Buch für alle Forstwirte und Dendrologen. Parey, Berlin, 645 pp.
- Schmidt PA (2011) *Picea abies*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–18. Wiley-VCH, Weinheim.
- Schober R (1978) Erste Ergebnisse von Anbauversuchen mit Tannen und anderen Koniferen aus Japan im Vergleich mit nordamerikanischen und europäischen Nadelhölzern. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **149**.
- Schober R, Spellmann H (2001) Von Anbauversuchen mit Tannen und anderen Koniferen aus Japan, Nordamerika und Europa. Sauerländer, Frankfurt am Main, 178 pp.
- Schweingruber FH (1993) Jahrringe und Umwelt: Dendroökologie. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf, 474 pp.
- Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F, Bräker OU (1990) Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, **8**, 9–38.
- Sevanto S, Vesala T, Perämäki M, Nikinmaa E (2003) Sugar transport together with environmental conditions controls time lags between xylem and stem diameter changes. *Plant, Cell and Environment*, **26**, 1257–1265.
- Shen Z (1994) *Metasequoia glyptostroboides*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–10. Wiley-VCH, Weinheim.
- Shen Z (1999) *Cryptomeria fortunei*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–6. Wiley-VCH, Weinheim.
- Smith KT, Dudzik KR (1997) *Acer rubrum*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–9. Wiley-VCH, Weinheim.
- Sohn JA, Kohler M, Gessler A, Bauhus J (2012) Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, **32**, 1199–1213.
- Spathelf P, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen M, Campioli M, Dobrowolska D (2014) Climate change impacts in European forests. The expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, **71**, 131–137.
- Stephan BR, Liesebach M (2000) *Betula maximowicziana*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–12. Wiley-VCH, Weinheim.
- Stojanović DB, Levanič T, Matović B, Stjepanović S, Orlović S (2018) Growth response of different tree species (oaks, beech and pine) from SE Europe to precipitation over time. *Dendrobiology*, **79**, 97–110.
- Tange T, Yanaga K, Osawa H, Masumori M (2009) Effects of evening and nighttime leaf wetting on stomatal behavior of *Cryptomeria japonica* growing in dry soil. *Photosynthetica*, **47**, 313–316.
- Teets A, Fraver S, Weiskittel AR, Hollinger DY (2018) Quantifying climate-growth relationships at the stand level in a mature mixed-species conifer forest. *Global Change Biology*, **24**, 3587–3602.
- Thomas F (2018) Grundzüge der Pflanzenökologie. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 63 pp.
- Thomsen J, Bohrer G, Matheny A, Ivanov V, He L, Renninger H, Schäfer K (2013) Contrasting Hydraulic Strategies during Dry Soil Conditions in *Quercus rubra* and *Acer rubrum* in a Sandy Site in Michigan. *Forests*, **4**, 1106–1120.
- Thorntwaite CW (1948) An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review*, **38**, 55.
- Thurm EA, Hernandez L, Baltensweiler A *et al.* (2018) Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, **430**, 485–497.
- van der Maaten E (2012) Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees*, **26**, 777–788.
- van der Maaten-Theunissen M, Bouriaud O (2012) Climate–growth relationships at different stem heights in silver fir and Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, **42**, 958–969.
- Vann DR (2005) Physiological Ecology of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 305–330. Springer, Dordrecht.
- Vicente-Serrano SM, Beguería S, López-Moreno JI (2010) A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming. The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate*, **23**, 1696–1718.
- Vitali V, Büntgen U, Bauhus J (2017) Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, **23**, 5108–5119.
- Wagenführ R (1999) Anatomie des Holzes. Strukturanalytik, Identifizierung, Nomenklatur, Mikrotechnologie. DRW-Verlag, Leinfelden-Echterdingen, 188 pp.
- Walters RS, Yawney HW (1990) *Acer rubrum* L., Red Maple. In: *Silvics of North America*. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 60–69. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.

- Wang A-F, Roitto M, Sutinen S, Lehto T, Heinonen J, Zhang G, Repo T (2016) Waterlogging in late dormancy and the early growth phase affected root and leaf morphology in *Betula pendula* and *Betula pubescens* seedlings. *Tree Physiology*, **36**, 86–98.
- Warren CR, Livingston NJ, Turpin DH (2003) Responses of gas exchange to reversible changes in whole-plant transpiration rate in two conifer species. *Tree Physiology*, **23**, 793–803.
- Wicker EF (2001) *Thuja plicata*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–8. Wiley-VCH, Weinheim.
- Williams AP, Allen CD, Macalady AK *et al.* (2012) Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, **3**, 292–297.
- Williams CJ (2005) Ecological Characteristics of *Metasequoia ghytostroboides*. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 285–302. Springer, Dordrecht.
- WMO, GWP (2016) Handbook of Drought Indicators and Indices (M. Svoboda and B.A. Fuchs), 45. http://www.droughtmanagement.info/literature/GWP_Handbook_of_Drought_Indicators_and_Indices_2016.pdf. Accessed 03 Feb 2018.
- Zang C, Biondi F (2015) treeclim. An R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, **38**, 431–436.
- Zang C, Hartl-Meier C, Dittmar C, Rothe A, Menzel A (2014) Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, **20**, 3767–3779.
- Zang C, Pretzsch H, Rothe A (2012) Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees*, **26**, 557–569.
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007) *Analysing ecological data*. Springer, New York, NY.
- Żywiec M, Muter E, Zielonka T, Delibes M, Calvo G, Fedriani JM (2017) Long-term effect of temperature and precipitation on radial growth in a threatened thermo-Mediterranean tree population. *Trees*, **31**, 491–501.

4.4 Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen

Hoffmann N, Seidel D, Ammer C, Leder B, Vor T¹

Allgemeine Forst- und Jagdzeitung (2018), **189**(3/4), 57–87, doi: 10.23765/afjz0002021

HIGHLIGHTS DER STUDIE 4:

- Die untersuchten **Konkurrenzindizes** ähneln in ihrer Eigenschaft zur Beschreibung des Volumenzuwachses
- Sowohl der **Konkurrenzdruck** als auch die **Ausgangsgröße** sind **wichtige Faktoren** zur Bestimmung des Baumwachstums
- **Konkurrenz** wirkt sich bei *T. heterophylla* und *F. sylvatica* stark, bei *A. grandis*, *C. sativa*, *T. plicata* und *M. glyptostroboides* mäßig und bei *A. rubrum*, *B. maximowicziana* und *P. abies* gering auf den Volumenzuwachs aus
- Dominante Bäume von *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* zeigen nach den **Freistellungsmaßnahmen** erhöhte Volumenzuwächse
- Die **waldbauliche Eingriffsstärke** wirkt sich lediglich bei *T. heterophylla* und *F. sylvatica* zuwachsfördernd aus

¹ Nils Hoffmann war für die Datenaufnahme und -auswertung, Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Bertram Leder lieferte zusätzliche standort- und bestandesspezifische Informationen. Dominik Seidel, Christian Ammer und Torsten Vor betreuten die Konzeption des Studiendesigns, die Datenauswertung, Interpretation der Ergebnisse und die Manuskripterstellung.

Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen

NILS HOFFMANN^{1), *)}, DOMINIK SEIDEL¹⁾, CHRISTIAN AMMER¹⁾, BERTRAM LEDER²⁾ und TORSTEN VOR¹⁾

¹⁾ Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Deutschland

²⁾ Schwerpunkt Waldbau und Forstvermehrungsgut, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Obereimer 13, 59821 Arnsberg, Deutschland

*) Korrespondierender Autor. NILS HOFFMANN. E-Mail: nils.hoffmann@forst.uni-goettingen.de

Schlagwörter – Keywords

Eingeführte Baumarten; Konkurrenzindizes; Durchforstungsreaktion; *Abies grandis*; *Acer rubrum*; *Betula maximowicziana*; *Castanea sativa*; *Metasequoia ghyptostroboides*; *Thuja plicata*; *Tsuga heterophylla*

Introduced tree species; competition indices; growth response to thinning; *Abies grandis*; *Acer rubrum*; *Betula maximowicziana*; *Castanea sativa*; *Metasequoia ghyptostroboides*; *Thuja plicata*; *Tsuga heterophylla*

Einleitung

Vor dem Hintergrund des Klimawandels gewinnt in Deutschland die Diskussion um die Anpassungsfähigkeit heimischer Baumarten zunehmend an Relevanz. Zur Kompensation klimatisch bedingter Vitalitäts- und Produktionsrückgänge (CIAIS et al., 2005; ANDEREGG et al., 2015) wird der Anbau potenziell anpassungsfähiger, fremdländischer Baumarten aus Herkunftsgebieten mit breitgefächerter Klimaamplitude stetig intensiviert (BOLTE et al., 2009; SCHÖLCH et al., 2010). Ziel ist es, solche Baumarten zu fördern, die bereits an die zu erwartenden Umweltveränderungen angepasst sind und eine hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber Witterungsextremen aufweisen (VOR et al., 2015). Die standortgemäße Baumartenvielfalt und Beimischung resilienter Arten bieten dabei die Chance der waldbaulichen Risikoverteilung und könnten dazu beitragen, die Leistungsfähigkeit (Volumen- und Wertleistung) und Stabilität der Wälder zu erhöhen (AMMER, 2008; BACHMANN et al., 2009). Neben der physiologischen und genetischen Anpassungsfähigkeit (REIF et al., 2009) unterscheiden sich die Baumarten hinsichtlich ihrer Konkurrenzstärke und weiterer Faktoren, die einen unmittelbaren Einfluss auf die forstliche Produktivität nehmen (FORRESTER, 2014; SEIDEL et al., 2015).

Zahlreiche Untersuchungen konnten für heimische Baumarten belegen, dass der Zuwachs (primär Durchmesserzuwachs) zu einem großen Anteil über die durch Freistellung ausgeübte Konkurrenzminderung erklärt werden kann (z. B. KRAMER, 1978; BRYNDUM, 1987; UTSCHIG, 2000; UTSCHIG und PRETZSCH, 2001; GUERICKE, 2002). Die Reaktionsfähigkeit hängt dabei nicht ausschließlich von der Baumart und den Standortbedingungen ab, sondern wird ebenso durch

die Entwicklungsphase des Baumes bzw. des Bestandes geprägt und kann sich in Misch- und Reinbeständen aufgrund der unterschiedlichen Nischenansprüche verschiedener Arten unterscheiden (BAUHUS et al., 2004; RÖHRIG et al., 2006; AMMER, 2008). Wenig ist jedoch über die Reaktion fremdländischer, in Europa angebauter Baumarten auf Freistellungen bekannt. In vielen Fällen basieren die Konkurrenz-Zuwachs-Modelle zudem auf Zuwachsvariablen in nur einer Schafthöhe (z. B. Brusthöhendurchmesser BHD), obgleich Abweichungen in der Reaktion mit zunehmender Stammhöhe bekannt sind (ABETZ, 1977; TASISSA und BURKHART, 1997; PELTOLA et al., 2002). Zur Vermeidung höhenabhängiger Verzerrungen sollten für die Evaluierung volumetrischer Zuwachsreaktionen, die das Zuwachsverhalten des Ganzbaumes exakter widerspiegeln, unterschiedliche Schafthöhen in Betracht gezogen werden.

In der vorliegenden Studie wurden auf Grundlage von Zuwachsdaten aus unterschiedlichen Schafthöhen Volumenzuwächse ermittelt und die Wachstumsreaktionen von insgesamt sieben fremdländischen und zwei repräsentativen heimischen Baumarten auf Konkurrenzveränderungen analysiert. Im Einzelnen wurden dabei auf Baumebene folgende Fragestellungen überprüft:

- In welchem Ausmaß wird das Wachstum der untersuchten Baumarten durch Konkurrenz beeinflusst? Sind dabei baumartenspezifische Unterschiede zu erkennen?
- Zeigen die untersuchten Baumarten Zuwachsreaktionen auf Freistellungen und lassen sich baumartenspezifische Muster ableiten?

Material und Methoden

Standort, Baumartenwahl und Untersuchungsbestände

Die vorliegende Untersuchung wurde im Arboretum Burgholz, Nordrhein-Westfalen, im Wuppertaler Stadtgebiet (51°13'7.226" N, 7°7'8.479" E) durchgeführt. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wurde der Fremdländeranbau im Arboretum stetig erweitert, wobei zahlreiche Bestände systematisch als forstwissenschaftliche Versuchsflächen zur Bewertung der Anbauwürdigkeit und waldbaulichen Eigenschaften nicht heimischer Baumarten ausgewiesen wurden (BECKER, 2009). Der Forstbetriebsbezirk Burgholz liegt im Rheinischen Schiefergebirge auf einer Höhe von 120–280 m ü. NN und ist durch gering bis mäßig versorgte, frische Braunerden mit stein- und grushaltigem Lehm über devonischen Ausgangsgesteinen geprägt. Der Effekt der allgemein geringen Nährstoffversorgung wird durch die deutlich atlantisch getönten Klimaverhältnisse mit hohen Niederschlagsmengen und milden Wintertemperaturen kompensiert, sodass im Arboretum für Waldwachstum weitestgehend günstige Standortbedingungen vorliegen (SCHULTE, 2009). Im Wuchszeitraum der Untersuchungsbäume (1960–2014) wurde eine jährliche Durchschnittstemperatur von 9,8 °C bei einer mittleren Niederschlagssumme von 1131 mm festgestellt (Klimastation „Wuppertal-Buchenhofen“; 51°13' 28.02" N, 7°6' 15.84" E; DWD, 2015).

Die Baumartenwahl erfolgte auf Grundlage der Kriterien Volumenleistung, Wertleistung, Anpassungsfähigkeit und Klimatoleranz (LEDER, 2014; HOFFMANN et al., 2015). Für die Untersuchung wurden demnach solche fremdländischen Baumarten in Betracht gezogen, die neben

hohen ökonomischen Potenzialen eine weite Klimaamplitude (innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes) aufweisen und als weitestgehend klimaresistent eingestuft wurden (z. B. SCHENCK 1939; LÖLF 1986; BURNS und HONKALA, 1990; ROLOFF et al., 2011; PRACIAK et al., 2013; HOFFMANN et al., 2018). Im Einzelnen wurden die Arten *Abies grandis* (DOUGLAS EX D.DON) LINDL., *Acer rubrum* L., *Betula maximowicziana* REGEL, *Castanea sativa* MILL., *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, *Thuja plicata* DONN EX D. DON und *Tsuga heterophylla* (RAF.) SARG., die natürlicherweise in der nördlichen Hemisphäre vorkommen, ausgewählt. Zusätzlich wurden die heimischen Baumarten *Fagus sylvatica* L. und *Picea abies* (L.) H. KARST mit Verbreitungsschwerpunkten in Mitteleuropa als Referenzbaumarten in die Untersuchung aufgenommen.

Da sich sämtliche Untersuchungsbestände in der Region Burgholz befinden, herrschen vergleichbare pedologische und klimatische Bedingungen der einzelnen Bestände vor. Mit dem Ziel, eine möglichst heterogene horizontale und vertikale Bestandesstruktur zu erhalten, wurden sämtliche Untersuchungsbestände (34- bis 58-jährig) seit ihrer Begründung (Pflanzung) mit Ausnahme des *M. glyptostroboides*-Bestandes regelmäßig waldbaulich gepflegt (insb. Läuterung und vorwiegend Hochdurchforstung; Tab. 4.4.1). Daraus haben sich vitale mittlere bis starke Baumhölzer entwickelt. Die Bestände differieren hinsichtlich ihrer Durchmischung (Misch- und Reinbestände), wobei die Untersuchungsbaumarten innerhalb der Mischbestände mit einem Grundflächenanteil von mindestens 67 % die Hauptbaumart darstellen. Der *A. grandis*-Bestand wurde unter einem aufgelockerten Schirm aus *F. sylvatica* begründet und über Lichtungshiebe und Durchforstungen freigestellt, wohingegen die übrigen Untersuchungsbestände gleichaltrig strukturiert sind und primär über Läuterungen und Durchforstungen gepflegt wurden. In dem *M. glyptostroboides*-Bestand wurden dagegen bis zum Untersuchungszeitpunkt keine Freistellungsmaßnahmen durchgeführt (Näheres siehe Tab. 4.4.1).

Mithilfe der seit den 70er Jahren angelegten Anbaubücher und der aktuellen Forsteinrichtungsblätter wurden die forstlichen Maßnahmen (hier nur Pflanzung, Läuterung und Durchforstung dargestellt) sowie wesentlichen geographischen Merkmale dokumentiert (Tab. 4.4.1; Wald und Holz NRW, 2013). Im Rahmen des durch das Land NRW geförderten Projektes zur „Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten in NRW im Klimawandel“ wurden im Zeitraum 2013 bis 2015 systematisch verteilte Probekreise (Bestandes-Probekreise; Radius 8 m und 12 m) innerhalb der Kernzonen der Bestände angelegt (FRELABA 2016). Die zur Verfügung gestellten Probekreisparameter wurden zur Rekonstruktion der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischung je Flächeneinheit (ha) genutzt (Tab. 4.4.1). Für die Bestände ohne vorhandene Bestandes-Probekreise (Abt. 418 D1, *A. grandis*, Abt. 411 A1, *F. sylvatica* und Abt. 407 G, *P. abies*) wurden die eigens angelegten Probekreise der Untersuchungsbäume (Einzelbaum-Probekreise) zur Berechnung der Stammzahl, Grundfläche und Durchmischungsanteile zum Zeitpunkt der Probennahme herangezogen (Näheres siehe Kapitel *Aufnahme der Konkurrenten*).

Tab. 4.4.1: Bestandesmerkmale der Untersuchungsbaumarten im Arboretum Burgholz, rekonstruiert anhand der Anbaubücher, Forsteinrichtungsdaten, Bestandes-Probekreisdaten des Lehr- und Versuchsforstamtes Arnsberger Wald sowie der Probekreisdaten der Untersuchungsbäume (Erläuterungen siehe Text).

Site characteristics of the study trees in the Arboretum Burgholz, reconstructed from the records of cultivation and data from stand inventories as well as sample plot data of the Training and Test Office of the Forestry Administration of Arnsberg.

Merkmal	<i>Abies grandis</i>	<i>Acer rubrum</i>	<i>Betula max.</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Metasequoia ghy.</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Thuja plicata</i>	<i>Tsuga heterophylla</i>
Abteilung	418 D1	432 H	435 G	493 K1	411 A1	434 I	407 G	417 C	424 A3
Breitengrad 'N	51°13'24.84	51°13'0.57	51°13'10.53	51°12'17.77	51°13'13.31	51°13'5.03	51°12'34.90	51°13'24.69	51°13'52.49
Längengrad 'E	7°7'5.88	7°5'47.87	7°5'55.15	7°7'0.88	7°7'14.52	7°6'20.79	7°6'53.16	7°7'24.57	7°6'55.48
Höhe ü. NN [m]	231	210	220	225	275	130	230	250	265
Flächengröße [ha]	k.A.	0,45	0,55	0,90	5,65	1,40	0,60	1,25	0,60
Probennahme	Mai 2015	Nov. 2013	Juli 2013	Juli 2014	März 2015	Nov. 2013	März 2015	Juli 2014	Juli 2014
Alter [Jahre]	39	38	39	38	51–56	34–37	45	55	58
Mischung (Anteil) ¹	Mischbestand (84 %)*	Mischbestand (67 %)	Reinbestand (100 %)	Reinbestand (100 %)	Mischbestand (88 %)*	Reinbestand (100 %)	Reinbestand (100 %)	Mischbestand (85 %)	Mischbestand (81 %)
Mischbaumarten ²	<i>F. sylvatica</i> (172–192-j. Überhälter)	<i>B. lutea</i>	-	-	<i>A. pseudo.</i> <i>T. plicata</i>	-	-	<i>P. omorica</i> <i>C. lawson.</i> <i>M. ghyptostr.</i>	<i>T. plicata</i> <i>L. decidua</i>
Stammzahl [n ha ⁻¹]	434*	1167	636	487	821*	613	587*	630	409
Grundfläche [m ² ha ⁻¹]	38,2*	26,7	22,6	30,3	28,9*	47,3	41,2*	75,0	39,2
Forstliche Maßnahmen ³	1973–77 (P) 1978 (D, <i>Fagus</i>) 1986 (LI, <i>Fagus</i>) 1988 (D, <i>Fagus</i>) 1991 (D, <i>Fagus</i>) 2007 (D, <i>Abies</i>)	1979 (P) 1988 (L) 1995 (L)	1976–78 (P) 1984 (L) 1986 (L) 1993 (L) 2000 (D)	1977 (P) 1984 (L) 2000 (D) 2003 (D) 2009 (D)	1961/62 (P) 1965/66 (P) 1976 (L) 1993 (D) 2006 (D)	1980–83 (P)	1973 (P) 1985 (L) 1991 (D) 2004 (D)	1964 (P) 1974 (L) 2000 (D)	1958–60 (P) 1975 (L) 1981 (L) 1987 (D) 2003 (D)

A. pseudo. = *Acer pseudoplatanus*, *B. lutea* = *Betula lutea*, *Betula max.* = *Betula maximowicziana*, *C. lawson.* = *Chamaecyparis lawsoniana*, *F. sylvatica* = *Fagus sylvatica*, *L. decidua* = *Larix decidua*, *M. ghyptostr./Metasequoia ghy.* = *Metasequoia ghyptostroboides*, *P. omorica* = *Picea omorica*

* berechnet auf Grundlage der Probekreisdaten der Untersuchungsbäume

¹ Grundflächenanteil der Untersuchungsbaumart

² Baumarten mit einem Mischungsanteil $\geq 5\%$

³ Pflanzung (P), mechanische Läuterung (L), Durchforstung (D), Schirmschlag Lichtungshieb (LI)

Auswahl der Probebäume und Erfassung der Zuwächse (Stammanalysen)

Die Probebäume wurden entlang eines Gradienten zunehmender Konkurrenz entsprechend der Baumklassen nach KRAFT (1884) ausgewählt. Dabei wurde eine gleichmäßige Verteilung mit jeweils vier vitalen, unbeschädigten Individuen über die Kraft'schen Klassen (Kraft) 1 (vorherrschend) bis 4 (unterdrückt) für jede Baumart angestrebt. Für Kennwert- und Zuwachsvergleiche wurden vorherrschende und herrschende Bäume zu dominanten Kollektiven (Kraft 1+2) und mitherrschende und beherrschte Individuen (Kraft 3+4) zu unterdrückten Untersuchungseinheiten je Baumart zusammengefasst (Tab. 4.4.2). Die Stammscheibenentnahme erfolgte in den Schafthöhen 0,5 m, 1,3 m und anschließend alle 2 m bis zur vollen Baumlänge (max.: 29,3 m) am liegenden Stamm. Die getrockneten und feingeschliffenen Stammscheiben wurden mit einer Auflösung von 1200 dpi eingescannt (Flachbettscanner A3 2400S, Mustek). Unter Zuhilfenahme der Software LignoVision (Version 1.38e, Rinntech e.K., Heidelberg, Deutschland) wurde der jährliche Radialzuwachs (ir) entlang der vier Himmelsrichtungen auf eine Genauigkeit von 0,01 mm (RINN, 2006) vermessen. Die anschließende visuelle und statistische Synchronisation und Datierung der Zuwachsreihen (*crossdating*) wurde bestandesweise und getrennt nach dominanten (Kraft 1+2) und unterdrückten (Kraft 3+4) Kollektiven mithilfe der TSAP-Software (TSAP-Win professional 4.68e Rinntech e.K., Heidelberg, Deutschland) durchgeführt. Unter Anwen-

derung des *leave-one-out* – Prinzips, d. h. die arithmetische Mittelung der Zuwachsreihen unter Ausschluss der zu untersuchenden Serie, wurden Referenzkurven (Masterchronologien) gebildet (BUNN, 2008; RINN, 2015), mit deren Hilfe die Synchronität schrittweise geprüft wurde (Näheres siehe HOFFMANN et al., 2018). Für die Verifizierung der Synchronität wurden die statistischen Prüfparameter Gleichläufigkeit (G/k), Signaturgleichläufigkeit (SG/k) und t -Wert herangezogen (ECKSTEIN und BAUCH, 1969; BAILLIE und PILCHER, 1973; RINN, 2005; HOFFMANN et al., 2015). Die Prüfkriterien wurden auf diese Art für insgesamt 126 von 147 Bäumen (1419 von 1563 Stammscheiben) erfüllt, die bei den anschließenden Analysen berücksichtigt werden konnten (Tab. 4.4.2). Die Berechnung der Volumenzuwächse (iv) wurde mithilfe der Funktion *StemAnalysis* des Paketes *treeglia* der Statistik-Software R (Version 3.2.5, R Development Core Team 2016) durchgeführt, wobei die Radialzuwächse sämtlicher Höhensektionen berücksichtigt wurden (BASCIETTO und SCARASCIA-MUGNOZZA, 2004; R Core Team, 2016). Die jährlichen, zurückliegenden Höhenzuwächse (ih) wurden dabei mithilfe des Algorithmus nach CARMEAN (1972) interpoliert, der in vergleichenden Untersuchungen als zuverlässige Interpolationsmethode eingestuft wurde (z. B. DYER und BAILEY 1987, LAPPI 2006, MACHADO et al., 2010). Die Volumenberechnung erfolgte für die unteren Stammsegmente auf Grundlage der Formel von Smalian (Volumen eines Paraboloid-Stumpfes) und für die Baumspitze mithilfe des Kegelvolumens (BASCIETTO und SCARASCIA-MUGNOZZA, 2004). Schließlich wurden die unterschiedlichen Zuwachsserien (Durchmesserzuwachs in Brusthöhe id = Radialzuwachs ir in Brusthöhe $\times 2$; Höhenzuwachs ih ; Volumenzuwachs iv) über den arithmetischen Mittelwert zu Mittelkurven zusammengefasst.

Tab. 4.4.2: Kennwerte der Untersuchungsbäume
General information of the study trees

Baumart	Kraft 1+2				Kraft 3+4			
	N (N)	n (n)	BHD [cm]	Höhe [m]	N (N)	n (n)	BHD [cm]	Höhe [m]
<i>Abies</i>	8 (8)	111 (111)	40,9 $\pm$ 6,6	28,0 $\pm$ 2,5	6 (8)	62 (80)	17,9 $\pm$ 3,8	20,3 $\pm$ 3,2
<i>Acer</i>	9 (9)	97 (97)	22,2 $\pm$ 5,3	21,4 $\pm$ 1,6	4 (9)	40 (74)	11,4 $\pm$ 1,0	19,2 $\pm$ 0,8
<i>Betula</i>	6 (6)	70 (70)	25,3 $\pm$ 1,9	23,7 $\pm$ 1,6	7 (8)	71 (77)	15,9 $\pm$ 2,9	20,6 $\pm$ 2,0
<i>Castanea</i>	8 (8)	86 (86)	30,9 $\pm$ 4,3	20,3 $\pm$ 1,2	6 (8)	58 (69)	21,5 $\pm$ 4,0	17,8 $\pm$ 0,7
<i>Fagus</i>	8 (8)	86 (86)	29,0 $\pm$ 4,7	22,7 $\pm$ 1,2	5 (8)	45 (65)	15,8 $\pm$ 3,2	19,0 $\pm$ 2,5
<i>Metasequoia</i>	9 (9)	107 (107)	33,9 $\pm$ 5,3	22,9 $\pm$ 1,4	7 (8)	58 (67)	14,6 $\pm$ 4,6	16,0 $\pm$ 3,7
<i>Picea</i>	8 (8)	93 (93)	31,2 $\pm$ 4,1	23,2 $\pm$ 1,4	7 (8)	67 (73)	19,8 $\pm$ 5,7	17,9 $\pm$ 2,1
<i>Thuja</i>	10 (10)	133 (133)	40,5 $\pm$ 6,1	27,6 $\pm$ 1,4	3 (7)	31 (58)	20,9 $\pm$ 1,5	22,7 $\pm$ 0,9
<i>Tsuga</i>	9 (9)	136 (136)	43,4 $\pm$ 5,8	30,1 $\pm$ 1,7	6 (8)	68 (81)	23,8 $\pm$ 9,2	22,1 $\pm$ 6,4

Kraft = Kraft'sche Klasse, N = Anzahl der Bäume (Anzahl der Bäume vor dem *crossdating*), n = Anzahl der Stammscheiben (Anzahl der Stammscheiben vor dem *crossdating*), BHD = mittlerer Brusthöhendurchmesser $\pm$ Standardabweichung, Höhe = mittlere Baumhöhe $\pm$ Standardabweichung; *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. glyptodendroides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Aufnahme der Konkurrenten

Zur Erfassung der positionsabhängigen, einzelbaumorientierten Konkurrenzsituation wurden innerhalb der Kernzonen der Bestände Probekreise mit einem Radius von 10 m um die entstandenen Baumstubben der gefälltten Untersuchungsbäume angelegt (PRETZSCH, 2009). Als Konkurrenten galten dabei alle Bäume, deren Standpunkte (mit vollem Brusthöhendurchmesser, BHD) innerhalb der Probekreise lagen. Mit dem Felddaten-Erfassungssystem Field-Map

(Field-Map Data Collector, Armor X10, Tschechien) und Vertex IV (Haglöf, Schweden) wurden die Parameter Baumart, BHD, Baumhöhe (Höhe) sowie Durchmesser und Entstehungszeitpunkt der Baumstubben (Zeitpunkte der Freistellungsmaßnahmen) der erfassten Konkurrenten aufgenommen. Die zeitliche Zuordnung der Baumstubben zu den unterschiedlichen Freistellungsmaßnahmen richtete sich dabei nach den aufgezeichneten Lässerungs- und Durchforstungszeitpunkten der Anbaubücher und wurde nach den Kriterien Zersetzungsgrad und Oberflächenbeschaffenheit (SUANJAK, 2008; WOZNIEWSKI und DIEKMANN, 2009) beurteilt. Zusätzlich wurden die dreidimensionalen Stammfußkoordinaten der Ziel- und Konkurrenz-bäume (inkl. Baumstubben) erfasst, aus denen sich die Entfernung des Konkurrenten (j) zum Zielbaum (i) ableiten ließ. Die Aufnahme der Konkurrenzsituation erfolgte unmittelbar nach bzw. bis zu 10 Monate nach der Stammscheibenentnahme (*st*; Tab. 4.4.a1).

Rekonstruktion der Konkurrenzsituation und Baumparameter

Für die Rekonstruktion der Bruthöhendurchmesser bereits entnommener Bäume anhand der Baumstubbendurchmesser (**Stubben-BHD-Beziehungen**) wurden im August 2016 pro Bestand und Baumart 20 Individuen mit einer möglichst breitgefächerten Durchmesser- und Höhenverteilung gewählt und ihre Durchmesser in den Stammhöhen 0,25 m (mittlere Stubbenhöhe) und 1,3 m (Bruthöhe) vermessen. Aufgrund der linearen Zusammenhänge zwischen beiden Parametern pro Untersuchungseinheit wurden einfache lineare Regressionen durchgeführt. Die Funktionsparameter dienten anschließend der Berechnung der Bruthöhendurchmesser aus den Durchmessern der vorhandenen Stubben im Probekreis.

Die **Höhenkurven** wurden auf Grundlage der baumartenspezifischen BHD-Höhen-Beziehungen aller Bäume innerhalb der Probekreise eines Bestandes erstellt und dienten der Ermittlung der Baumhöhen aus den rekonstruierten Durchmessern anhand der Stubben-BHD-Regressionen. Zu diesem Zweck wurden die von SCHMIDT (1968) und PRETZSCH (2009) vorgeschlagenen Modelle (nach Assmann, Petterson, Korsun, Freese und Michailoff sowie semi-logarithmisch) zur Beschreibung der Höhenkurven verwendet (Tab. 4.4.a2). Die mögliche altersbedingte Verlagerung der Höhenkurven musste in dieser Untersuchung aufgrund fehlender Wiederholungsmessungen in der Vergangenheit vernachlässigt werden.

Grundlage der Durchmesser (BHD)- und Höhenentwicklung (**Alter-Wachstumsbeziehungen**) war der regressionsanalytische Ausgleich der kumulierten Zuwachswerte (*id*, *ih*) der Untersuchungsbäume über dem Baumalter unter Anwendung der Chapman-Richards Funktion (PRETZSCH, 2009; Formel 4.4.1). Die Parametrisierung wurde separat für einzelne Baumarten eines Bestandes sowie für einzelne Kraft'sche Klassen (Kraft 1–4) mit der R-Funktion „*nls*“ durchgeführt. Die Anpassungsgüte der nichtlinearen Wachstumskurven wurde dabei anhand des R^2_{pseudo} über den quadrierten Korrelationskoeffizienten (Pearson) zwischen den beobachteten (gemessenen) Werten und den vorhergesagten (errechneten) Schätzern beurteilt (ALLAN et al., 2014).

$$y = b_0(1 - e^{b_1 x})^{b_2} \quad (4.4.1)$$

mit y = BHD [cm] oder Höhe [m], x = Alter; jeweils berechnet für die Baumart und Kraft'sche Klasse.

Mithilfe der ermittelten Ausgleichsfunktionen wurden (über Einsetzen des Baumalters) die Baumdimensionen (BHD und Höhe) separat für die einzelnen Untersuchungseinheiten (Baumart und Kraft'sche Klasse) zum Zeitpunkt der Konkurrenzaufnahme sowie der zuletzt im Bestand erfolgten Freistellungsmaßnahme fr (mit bekanntem Alter aus den Anbaubüchern) ermittelt. Anschließend wurde die mittlere Differenz der Dimensionen zwischen den beiden Zeitpunkten errechnet. Diese Differenzbeträge wurden schließlich zur Rückrechnung der Baumgrößen der einzelnen Konkurrenten zum Freistellungszeitpunkt genutzt. Aufgrund enger Zusammenhänge zwischen der Baumdimension und der sozialen Stellung wurden die Konkurrenten dabei über die BHD- und Höhengrenzen den entsprechenden Kraft'schen Klassen zugeordnet (Tab. 4.4.a3). Somit konnte der Einfluss der sozialen Stellung im Bestand auf die individuelle Wachstumsentwicklung berücksichtigt werden.

Zuwachsperioden und freistellungsbedingte Zuwachsindizes

Für die Konkurrenz-Zuwachsanalysen wurden die Volumenzuwächse in mittlere 3-jährige Zuwachsperioden *vor* den Untersuchungszeitpunkten *st* (Stammscheibenentnahme) und *fr* (Freistellung) zusammengefasst (iv_{pre1-3}). Für die Analyse der Freistellungsreaktion verwendeten wir außerdem die mittleren 3-jährigen Zuwächse *nach* der Freistellung *fr* ($iv_{post1-3}$ und $iv_{post4-6}$). Die Quantifizierung des möglichen Zuwachsanstiegs nach der Freistellung erfolgte mithilfe hergeleiteter, freistellungsbedingter Zuwachsindizes (fri), die aus den Relationen der Zuwächse *nach* und *vor* der Freistellung berechnet wurden. fri_{1-3} beschreibt dabei die Zuwachsreaktion in den ersten drei Jahren unmittelbar nach der Freistellungsmaßnahme (Formel 4.4.2), wobei fri_{4-6} die Reaktionen der daran anschließenden drei Jahre quantifiziert (Formel 4.4.3).

$$fri_{1-3} = \frac{iv_{post1-3}}{iv_{pre1-3}} \quad (4.4.2)$$

$$fri_{4-6} = \frac{iv_{post4-6}}{iv_{pre1-3}} \quad (4.4.3)$$

Quantifizierung der Konkurrenz

Als Maß für die Konkurrenzstärke zu den Zeitpunkten *st* und *fr* wurden vier unterschiedliche Konkurrenzindizes berechnet und verglichen. Aus einer Vielzahl unterschiedlicher Indizes (Übersichten siehe z. B. AMMER et al., 2005; PRETZSCH, 2009) wurden vier Konkurrenzindizes, die ausschließlich BHD, Höhe und Entfernung der Zielbäume und Konkurrenten berücksichtigen, analysiert (Tab. 4.4.3, Formel 4.4.4–7). Für die Berechnung der Konkurrenzindizes nach ELLIOT und VOSE (1995) wurde dabei eine geländedingte Korrektur der Höhe der Konkurrenten (Hangkorrektur) durchgeführt, um die Umgebungsbedingungen bei der Quantifizierung des

Konkurrenzdrucks realitätsnäher zu erfassen (BACHMANN, 1998). Dabei wurde die Baumhöhe der Konkurrenten entsprechend ihrer absoluten Höhenlage der Stammposition (ü. NN) in Bezug zur Hangposition des Zielbaumes (höher bzw. niedriger ü. NN gelegen) über die Differenz angeglichen.

Tab. 4.4.3: Positionsabhängige Konkurrenzindizes zur Beschreibung der Konkurrenzstärke
Position-dependent competition indices for characterization of competition strength

$CI_i = \sum_{j=1}^n \left(\frac{d_j}{d_i} \cdot \frac{1}{dist_{ij}} \right)$	Index nach HEGYI (1974)	(4.4.4)
$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{d_j}{d_i} \cdot e^{-\left[\frac{16 \cdot dist_{ij}}{(d_i + d_j)} \right]}$	Index nach MARTIN und EK (1984)	(4.4.5)
$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{h_i}{d_i} \cdot \frac{d_j}{dist_{ij}}$	A-Wert nach JOHANN (1982)	(4.4.6)
$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{h_j}{d_i \cdot dist_{ij}}$	Index nach ELLIOTT und VOSE (1995)	(4.4.7)

CI = Konkurrenzindex, dist = Distanz zwischen dem Untersuchungs- und Konkurrenzbaum [m], d = BHD [cm],
h = Baumhöhe [m], n = Anzahl der Konkurrenz bäume, i = Zielbaum, j = Konkurrenzbaum

Die freistellungsbedingte Veränderung der Konkurrenzsituation wurde als relative Veränderung der Konkurrenzindizes (rel.ΔCI) zum Zeitpunkt der Freistellung *mit* (CI_{fr}) und *ohne* Entnahmebäume ($CI_{fr,0}$) als Maß für die relative Konkurrenzentlastung berechnet (Formel 4.4.8). Die rekonstruierten Baumparameter der datierten Stubben gingen dabei als simulierte Bäume bei der Berechnung der Konkurrenzindizes *mit* Entnahmebäumen (CI_{fr}) ein. CI_{fr} beschreibt somit die Konkurrenzsituation vor der Freistellung, wohingegen $CI_{fr,0}$ die Konkurrenz nach den durchgeführten Maßnahmen darstellt.

$$rel.\Delta CI = \frac{(CI_{fr} - CI_{fr,0})}{CI_{fr}} \quad (4.4.8)$$

mit y = BHD [cm] oder Höhe [m], x = Alter; jeweils berechnet für die Baumart und Kraft'sche Klasse.

Statistische Analysen

Konkurrenz-Zuwachsanalysen

Zur Beschreibung der baumartenspezifischen Konkurrenzwirkungen auf den Volumenzuwachs (v_{pre1-3}) zu den Untersuchungszeitpunkten *st* und *fr* wurden zunächst einfache Regressionsanalysen durchgeführt (Formel 4.4.9). Hierbei wurde für jede Baumart (BA) und jeden Konkurrenzindex (CI) geprüft, welcher Anteil der Variation des Zuwachses durch die Einzelbaumkonkurrenz erklärt werden kann. Um den Einfluss der Ausgangsgröße (v_{pre3} , Volumen 3 Jahre vor den Untersuchungszeitpunkten) auf den Zuwachs zu quantifizieren, wurden weiterhin multiple Regressionsanalysen mit CI und v_{pre3} als unabhängige Erklärungsvariablen durchgeführt (Formel

4.4.10). Aufgrund der exponentiellen Beziehungen mit (überwiegend) nicht-normalverteilten Fehlertermen, was im Vorfeld mithilfe unterschiedlicher Regressionsverfahren (z. B. lineare, exponentielle, asymptotische und generalisiert additive Modelle) verifiziert werden konnte (nicht dargestellt), wurden generalisierte lineare Modelle (GLM) angewandt (DORMANN und KÜHN 2012; CRAWLEY, 2013; HÖWLER et al., 2017). Das GLM ist eine Erweiterung des klassischen Regressionsansatzes im linearen Modell, wobei die Zielvariable jedoch auch eine Verteilung aus der Klasse der Exponentialfamilien besitzen kann. Bei dem GLM wurde das Ergebnis einer auf dem Erwartungswert angewandten logarithmierten Transformation mithilfe der sogenannten Linkfunktion modelliert (DORMANN und KÜHN 2012). Anhand der Datenstruktur wurde eine Gammaverteilung angenommen (CRAWLEY, 2013; HÖWLER et al., 2017). Zur Prüfung, ob die Ausgangsgröße v_{pre3} die Güte der Parameterschätzung erhöht, wurden die Modelle (einfache und multiple Regression) je Baumart und Zeitpunkt auf Grundlage des Akaike Information Criterium (AICc; maximale Toleranz bei $\Delta AICc < 2$ des jeweils einfachen Modell gegenüber dem multiplen Modell) nach BURNHAM und ANDERSON (2010) verglichen. Unter Verwendung des GLM wurden schließlich die Effekte der Kovariablen CI (Konkurrenzindex) und v_{pre3} (Ausgangsvolumen) sowie des Faktors BA (Baumart, $n = 9$) für die einzelnen Zeitpunkte st und fr über sämtliche Baumarten mithilfe einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) getestet (Formel 4.4.11). Aufgrund der nicht normal-verteilten Datenstruktur wurden zusätzlich die Korrelationskoeffizienten nach Spearman zwischen den unterschiedlichen Konkurrenzindizes berechnet.

$$GLM: iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 CI_Z \quad (4.4.9)$$

$$GLM: iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 CI_Z + b_2 v_{pre3,Z} \quad (4.4.10)$$

$$GLM: iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 CI_Z \cdot BA + b_2 v_{pre3,Z} \cdot BA \text{ (ANCOVA)} \quad (4.4.11)$$

mit iv_{pre1-3} = mittlerer 3-jähriger Zuwachs vor Z ; b_0, b_1, b_2 = Regressionskoeffizienten; CI = Konkurrenzindex; v_{pre3} = Volumen 3 Jahre vor Z ; Z = Zeitpunkt st oder fr ; BA = Baumart

Vereinfachte, allgemeine Formulierung des generalisierten linearen Modells (GLM):

$$g(\mu) = bx \text{ und } E(\mu) = g^{-1}(bx)$$

mit g = Linkfunktion: $\log(\mu)$, μ = Erwartungswert $E(y)$, $y = iv_{pre1-3}$

Analyse der Zuwachsreaktion auf Freistellung

Die Untersuchung der Zuwachsreaktionen auf Freistellung erfolgte in Form mehrfacher t -Tests, wobei die Kollektive dominanter (Kraft 1+2) und unterdrückter (K3+4) Individuen separat betrachtet wurden. Zur Bestimmung des Zuwachsanstieges nach der Freistellung wurde mithilfe von Einstichprobentests geprüft, ob die freistellungsbedingten Zuwachsindizes (fr_{1-3} und fr_{4-6}) der einzelnen Kollektive signifikant von 1 abweichen. Werte > 1 kennzeichnen Zuwachsanstiege im Vergleich zu dem Zuwachsniveau vor der Freistellung, während Werte < 1 Zuwachseinbrüche beschreiben. Für die Vergleiche der (i.d.R. stärker freigestellten) dominanten und

nicht explizit geförderten zwischen- und unterständigen Bäume wurden Zweistichprobentests durchgeführt. Bei nicht-normalverteilten Kollektiven wurde der Mann-Whitney-Test und bei Kollektiven mit Varianzheterogenität der Residuen der Welch-Test als nichtparametrische Testverfahren angewandt. Für die Überprüfung baumartenspezifischer Unterschiede innerhalb der dominanten oder unterdrückten Kollektive wurde aufgrund der Abweichungen der Normalverteilung oder Varianzhomogenität der Kruskal-Wallis-Test verwendet. Der unbehandelte *M. gypstrobooides*-Bestand wurde von dieser Untersuchung ausgeschlossen.

Zur Quantifizierung der Freistellungsintensität auf die Zuwachsveränderung wurde für jede Baumart der Einfluss der relativen Konkurrenzlastung ($rel.\Delta CI$) auf die Zuwachsindizes (fri_{1-3} und fri_{4-6}) mit linearen Regressionsanalysen getestet (Formel 4.4.12). Weiterhin wurden mithilfe einer ANCOVA die Effekte der Variable $rel.\Delta CI$ sowie des Faktors BA (Baumart, $n = 8$) auf die Zuwachsänderung (fri_{1-3} und fri_{4-6}) im Gesamtmodell getestet (Formel 4.4.13). Sämtliche Analysen wurden mit R durchgeführt.

$$fri = b_0 + b_1 rel.\Delta CI \quad (4.4.12)$$

$$fri = b_0 + b_1 rel.\Delta CI \cdot BA \text{ (ANCOVA)} \quad (4.4.13)$$

mit $fri = fri_{1-3}$ oder fri_{4-6} ; b_0, b_1 = Regressionskoeffizienten; $rel.\Delta CI$ = relative Konkurrenzänderung; BA = Baumart.

Ergebnisse

Wachstumsentwicklung und Datenrekonstruktion

Für den Untersuchungszeitraum konnten signifikante Unterschiede im mittleren Volumenzuwachs (iv) zwischen den Baumarten sowie zwischen den Kraft'schen Klassen innerhalb einer Baumart festgestellt werden (Abb. 4.4.1, Kruskal-Wallis Test, $p < 0,001$, Daten nicht gezeigt). Dominante Bäume von *T. heterophylla* und *A. grandis* zeigten die durchschnittlich größten Zuwächse ($38,8$ bzw. $33,0 \text{ dm}^3\text{a}^{-1}$), die bei *A. rubrum* und *F. sylvatica* am geringsten ausfielen ($8,4$ bzw. $11,8 \text{ dm}^3\text{a}^{-1}$).

Sowohl für den Stubben-BHD- und Höhen-BHD-Ausgleich, als auch für die Alter-Wachstumsbeziehungen (Höhe, BHD) konnten hohe Bestimmtheitsmaße (R^2_{pseudo}) und signifikante Zusammenhänge ermittelt werden (Tab. 4.4.a4–a7). Ein Beispiel sind die Höhenkurven, die für die Untersuchungsbaumarten mithilfe spezifischer Ausgleichsfunktionen hergeleitet wurden (Abb. 4.4.2, Tab. 4.4.a5). Hinsichtlich der altersabhängigen Höhen- und Durchmesserentwicklung zeigten die Licht- bis Halbschattbaumarten *B. maximowicziana* und *C. sativa*, wie erwartet, eine frühe Kulmination, wohingegen die Schattbaumarten (*F. sylvatica*, *T. plicata*, *T. heterophylla*) ihren Zuwachs verzögert maximierten, ein hohes Zuwachsniveau aber über längere Zeit aufrecht hielten als die Lichtbaumarten (Abb. 4.4.3).

Abb. 4.4.1: Mittlerer Volumenzuwachs (iv) der dominanten (K1+2) und beherrschten (K3+4) Untersuchungsbäume. Die grauen Flächen markieren die Standardabweichung eines Kollektivs. Die Pfeile kennzeichnen die Zeitpunkte der durchgeführten Freistellungsmaßnahmen. Die Berechnungen der Freistellungsreaktion erfolgten auf Grundlage des letzten Eingriffs in einem Bestand (schwarze Pfeile). Mean volume increment (iv) of the dominant (K1+2) and dominated (K3+4) study trees. The gray areas indicate the standard deviation of a sample unit. The arrows indicate the times of crown releases. The response to releases was always calculated for the last thinning event of a stand (black arrows).

Abb. 4.4.2: Höhenkurven der untersuchten Baumarten zur Bestimmung der Baumhöhe (Höhe) aus dem Brusthöhendurchmesser (BHD). Die verwendeten Regressionsmodelle sind Tab. 4.4.a5 zu entnehmen (Modellauswahl nach RSE und R^2_{pseudo}). *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. glyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Height curves of the tree species for determination of the tree height (Höhe) from the diameter at breast height (BHD). The regression models are provided in Tab. 4.4.a5.

Abb. 4.4.3: (a) BHD-Entwicklung und (b) Höhen-Entwicklung über dem Alter in Abhängigkeit von der Kraft'schen Klasse (Kraft). Die grauen Punkte kennzeichnen die kulminierte Einzelbaummessungen des BHD- und Höhenzuwachses. Regressionsgleichung: $y = b_0 (1 - e^{-b_1 x})^{b_2}$; $y = \text{BHD oder Höhe}$, $x = \text{Alter}$

(a) Development of DBH and (b) height as a function of social positions according to KRAFT (1984, Kraft). The grey points indicate the culminated single tree measurements of the DBH and height increment.

Zuwachsreaktion auf Konkurrenz

Bei Gegenüberstellung der unterschiedlichen Konkurrenzindizes konnte gezeigt werden, dass keiner der geprüften Indizes den Erklärungsgehalt durch die entsprechenden Regressionsmodelle eindeutig erhöht (Tab. 4.4.a8–a9). Die signifikanten Korrelationen zwischen den einzelnen Konkurrenzindizes über alle Baumarten ($R = 0,34\text{--}0,96$, $p < 0,001$, Tab. 4.4.a8) sowie die geringen Abweichungen zwischen den geschätzten, mittleren Bestimmtheitsmaßen innerhalb der Baumarten (mittleres $R^2_{\text{pseudo}} = 0,06$ [Zeitraum *st*] bzw. $0,05$ [Zeitpunkt *fr*] im Beispiel des multiplen Regressionsansatzes zur Erklärung des Volumenzuwachses) bestätigen die Ähnlichkeit der geprüften Indizes. Insgesamt führte der Konkurrenzindex nach Hegyi (1974) zu der durchschnittlich höchsten Anpassungsgüte (AICc, Tab. 4.4.a9, dargestellt am Beispiel der multiplen Regressionsmodelle) und wird im Folgenden als Referenzindex verwendet.

Mithilfe der Kovarianzanalyse (ANCOVA) konnte für beide Zeiträume *st* (Stammscheibenentnahme) und *fr* (Freistellung) über sämtliche Baumarten (Gesamtmodell) gezeigt werden, dass sowohl die Konkurrenzstärke (Hegyi) als auch das Ausgangsvolumen ($v_{\text{pre}3}$) und die Baumart (BA) einen signifikanten Einfluss ($p < 0,001$) auf den mittleren Volumenzuwachs ($iv_{\text{pre}1-3}$) nahmen (Tab. 4.4.4). Erwartungsgemäß ließen sich dabei relevante Unterschiede zwischen den Baumarten in der Konkurrenzwirkung auf den Zuwachs feststellen (Interaktion, $p < 0,001$). Das Ausgangsvolumen erwies sich zum Zeitpunkt der Stammscheibenentnahme (*st*) für die einzelnen Baumarten als signifikanter Einflussfaktor (Interaktion, $p < 0,013$), wohingegen zur Zeit der Freistellung die baumartenspezifischen Abweichungen im Volumenzuwachs nicht durch das Ausgangsvolumen erklärt werden konnten ($p = 0,066$).

Tab. 4.4.4: Ergebnisse der Kovarianzanalyse (ANCOVA, Gesamtmodell) zur Prüfung der Effekte des Hegyi-Index (Hegyi), des Ausgangsvolumens ($v_{\text{pre}3}$) und der Baumart (BA) sowie deren Interaktion auf den mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs ($iv_{\text{pre}1-3}$) zum Zeitpunkt der Stammscheibenentnahme (*st*) bzw. der Freistellung (*fr*). Regressionsgleichung (4.4.11): GLM: $iv_{\text{pre}1-3} = b_0 + b_1 \text{ Hegyi} \cdot \text{BA} + b_2 v_{\text{pre}3} \cdot \text{BA}$ (ANCOVA)

Results of the Analysis of Covariance (ANCOVA, overall model) for determination of the effects of competition index according to Hegyi (1974; Hegyi), initial volume ($v_{\text{pre}3}$) and the tree species (BA) as well as their interactions on the 3-year average volume increment at the time of stem disk sampling (*st*) and crown release (*fr*).

Zeitpunkt	Variable	df	F-Wert	p-Wert
<i>st</i>	Hegyi	1	525,01	< 0,001
	$v_{\text{pre}3}$	1	67,54	< 0,001
	BA	8	16,57	< 0,001
	Hegyi x BA	8	5,42	< 0,001
	$v_{\text{pre}3}$ x BA	8	2,59	0,013
<i>fr</i>	Hegyi	1	595,32	< 0,001
	$v_{\text{pre}3}$	1	56,79	< 0,001
	BA	7	40,72	< 0,001
	Hegyi x BA	7	5,17	< 0,001
	$v_{\text{pre}3}$ x BA	7	1,99	0,066

df = Freiheitsgrade

Auf Baumartenebene konnte in den einfachen Regressionsmodellen für beide Zeiträume und alle Baumarten nachgewiesen werden, dass sich die Variation der Volumenzuwächse bis zu

79 % aus der Konkurrenzstärke (Hegyi) erklären ließ (Abb. 4.4.4, Tab. 4.4.5). Die Baumarten *A. grandis*, *F. sylvatica* und *T. heterophylla* zeigten in Bereichen schwächerer Konkurrenz (Hegyi = 1–4) die deutlich größten und über dem gesamten Spektrum heterogensten Zuwachsabnahmen mit zunehmender Konkurrenz, wohingegen *A. rubrum* und *B. maximowicziana* deutlich schwächer und gleichförmiger reagierten (Abb. 4.4.4).

Abb. 4.4.4: Zusammenhänge zwischen dem mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs vor den Untersuchungszeitpunkten *st* (Stammscheibenentnahme, schwarz) und *fr* (Freistellung, blau; iv_{pre1-3}) und der auf Grundlage des Hegyi-Index hergeleiteten Konkurrenz (Hegyi) nach dem generalisierten linearen Modell. Die Bestimmtheitsmaße (R^2_{pseudo}) und Parameter des Hegyi-Index (Hegyi) sind zur besseren Vergleichbarkeit der Zuwachsreaktion zwischen den Baumarten (Steigung und Krümmung der Ausgleichskurven) angegeben. K1+2 = Kraft'sche Klassen 1 und 2 (Dreiecke), K3+4 = Kraft'sche Klassen 3 und 4 (Kreise); Signifikanzniveaus: $p < 0,001^{***}$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,05^*$. Regressionsgleichung (4.4.9): GLM: $iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 \text{ Hegyi}$

Relationships between 3-year average volume increment before *st* (stem disc sampling, black) and *fr* (crown release, blue; iv_{pre1-3}) and competition determined by the index according to HEGYI (1974; Hegyi) with the generalized linear model. Coefficients of determination (R^2_{pseudo}) and coefficients of the Hegyi-Index (Hegyi) were computed to increase comparability of growth reactions between tree species (slope and curvature of regression lines). K1+2 = Kraft classes 1 and 2 (triangles), K3+4 = Kraft classes 3 and 4 (circles); significance level: $p < 0.001^{***}$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^*$.

Unter Einbeziehung des Ausgangsvolumens in den Regressionsmodellen konnten zum Zeitpunkt der Stammscheibenentnahme *st* für sechs der neun Baumarten signifikante Effekte der Konkurrenzstärke beobachtet werden (Tab. 4.4.5; Abb. 4.4.5, dargestellt am Beispiel des Zeitpunktes *st*). Dabei führte der zusätzliche Effekt der Ausgangsgröße der Einzelindividuen von *A. grandis*, *M. glyptostroboides* und *T. plicata* zu einer Erhöhung der Anpassungsgüte der geschätzten Modelle. Demgegenüber war das Ausgangsvolumen bei *C. sativa*, *F. sylvatica* und *T. heterophylla*

Tab. 4.4.5: Vergleich der generalisierten linearen Modelle (GLM) zur Beschreibung des baumartenspezifischen, mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs (iv_{pre1-3}) aus dem Hegyi-Index (Variable: Hegyi; einfache Regression) bzw. aus dem Hegyi-Index und dem Ausgangsvolumen (Variablen: Hegyi + v_{pre3} ; multiple Regression) nach dem informationstheoretischen AICc-Ansatz. Die Vergleiche wurden separat für die einzelnen Untersuchungszeitpunkte *st* (Stammscheibenentnahme) und *fr* (Freistellung) sowie für die individuellen Baumarten durchgeführt. Die Modelle mit der höchsten Anpassungsgüte (quantifiziert nach dem kleinsten AICc bzw. $\Delta AICc < 2$ des jeweils einfachen Modells) sind für die einzelnen Zeitpunkte und Baumarten hervorgehoben (fett). Signifikanzniveaus: $p < 0,001^{***}$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,05^{*}$; Freiheitsgrade $df = 10-13$. Regressionsgleichung (4.4.9; Variable: Hegyi): GLM: $iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 \text{ Hegyi}$; Regressionsgleichung [10; Variable: Hegyi + v_{pre3}]: GLM: $iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 \text{ Hegyi} + b_2 v_{pre3}$.

Tab. 4.4.5: Comparison of generalized linear models (GLM) for determination of the tree species-specific, 3-year average volume increment from the Hegyi-Index (variable: Hegyi; simple regression) or from the Hegyi-Index and initial volume (variables: Hegyi + v_{pre3} ; multiple regression) using the information-theoretic AICc-approach. All comparisons were conducted separately for the individual points in time *st* (stem disk sampling) and *fr* (crown release) as well as for individual tree species. Best model fits (quantified by lowest AICc and $\Delta AICc < 2$ for simple regression) are highlighted (bold) for each point in time and tree species. Significance levels: $p < 0.001^{***}$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^{*}$; degrees of freedom $df = 10-13$.

Zeitpunkt	Variable	Baumart	Funktionsparameter b_0, b_1, b_2			R^2_{pseudo}	AICc	$\Delta AICc$
			Intercept	Hegyi	v_{pre3}			
<i>st</i>	Hegyi	<i>Abies</i>	5,10***	-0,60***		0,47	128,36	3,71
		<i>Acer</i>	4,15***	-0,34***		0,73	76,91	0
		<i>Betula</i>	3,48***	-0,48***		0,74	56,69	4,56
		<i>Castanea</i>	4,18***	-0,50***		0,44	90,46	0
		<i>Fagus</i>	5,46***	-0,77***		0,63	68,7	0
		<i>Metasequoia</i>	4,31***	-0,28***		0,53	119,39	13,20
		<i>Picea</i>	4,10***	-0,44***		0,43	101,79	2,61
		<i>Thuja</i>	4,61***	-0,34***		0,71	93,88	7,29
		<i>Tsuga</i>	5,83***	-0,88***		0,73	134,95	0
	Hegyi + v_{pre3}	<i>Abies</i>	2,90**	-0,31*	0,0019*	0,73	124,65	0
		<i>Acer</i>	2,59	-0,22	0,0035	0,85	80,36	3,45
		<i>Betula</i>	0,11	-0,05	0,0063*	0,85	52,13	0
		<i>Castanea</i>	3,97***	-0,46*	0,0003	0,45	94,42	3,95
		<i>Fagus</i>	5,67***	-0,80***	-0,0003	0,61	72,7	4,00
		<i>Metasequoia</i>	2,68***	-0,14***	0,0023***	0,84	106,19	0
		<i>Picea</i>	1,13	-0,09	0,0032**	0,77	99,18	0
		<i>Thuja</i>	3,21***	-0,16**	0,0010**	0,87	86,59	0
		<i>Tsuga</i>	4,37***	-0,59**	0,0006	0,86	135,85	0,89
<i>fr</i>	Hegyi	<i>Abies</i>	4,75***	-0,29***		0,68	116,91	2,25
		<i>Acer</i>	3,00***	-0,19***		0,57	59,11	0
		<i>Betula</i>	4,02***	-0,39***		0,79	71,42	0,96
		<i>Castanea</i>	4,46***	-0,47***		0,77	82,8	0
		<i>Fagus</i>	4,97***	-0,48***		0,73	78,83	0
		<i>Picea</i>	4,43***	-0,35***		0,56	108,39	0
		<i>Thuja</i>	4,82***	-0,25***		0,73	92,15	0,95
		<i>Tsuga</i>	6,61***	-0,73***		0,76	120,9	0
	Hegyi + v_{pre3}	<i>Abies</i>	3,26***	-0,14	0,0024*	0,81	114,66	0
		<i>Acer</i>	1,34	-0,05	0,0241	0,7	59,98	0,87
		<i>Betula</i>	2,32*	-0,22*	0,0068	0,89	70,47	0
		<i>Castanea</i>	4,59***	-0,49**	-0,0002	0,76	86,8	4
		<i>Fagus</i>	5,20***	-0,50***	-0,0004	0,7	83,01	4,18
		<i>Picea</i>	3,23***	-0,22*	0,0023	0,76	108,72	0,33
		<i>Thuja</i>	3,15**	-0,11	0,0022*	0,88	91,2	0
		<i>Tsuga</i>	5,53***	-0,59***	0,0006	0,83	122,42	1,52

AICc = Akaike Informationskriteriums für kleine Stichproben, *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. glyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

la von geringer Bedeutung, wobei die Zuwachsvariation ausschließlich durch die Konkurrenzwirkung erklärt werden konnte. Bei *B. maximowicziana* und *P. abies* ließ sich kein nachweisbarer Einfluss der Konkurrenzstärke beobachten, sodass der Zuwachs primär durch die Ausgangsgröße der Bäume gesteuert wurde. Für *A. rubrum* konnte im multiplen Regressionsmodell keine

Zusammenhänge zwischen dem Volumenzuwachs und dem Konkurrenzindex oder des Ausgangsvolumens festgestellt werden. Zum Zeitpunkt der Freistellung *fr* erwies sich in den multiplen Regressionsmodellen bei fünf von insgesamt acht Baumarten die von den Nachbarbäumen ausgeübte Konkurrenz als signifikanter Einflussfaktor zur Erklärung des Volumenzuwachses (Tab. 4.4.5, Abb. 4.4.a1). Lediglich für *A. grandis*, *A. rubrum* und *T. plicata* konnte keine Zusammenhänge zwischen der Konkurrenzstärke und dem Zuwachs festgestellt werden. *A. grandis* und *T. plicata* waren zu diesem Zeitpunkt die einzigen Baumarten, dessen Ausgangsvolumen einen signifikanten Einfluss auf den Volumenzuwachs ausübte.

Abb. 4.4.5: Zusammenhänge zwischen dem mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs vor dem Untersuchungszeitpunkt *st* (Stammscheibentnahme) und der auf Grundlage des Hegyi-Index hergeleiteten Konkurrenz (Hegyi) sowie dem Ausgangsvolumen (v_{pre3}) nach dem generalisierten linearen Modell. Die roten Linien kennzeichnen den Zusammenhang bei dem maximalen Ausgangsvolumen einer Baumart, die schwarzen und blauen Linien markieren die Beziehungen bei mittlerem bzw. minimalem Volumen einer Baumart. Die Bestimmtheitsmaße (R^2_{pseudo}) und Parameter des Hegyi-Index (Hegyi) sowie des Ausgangsvolumens (v_{pre3}) sind zur besseren Vergleichbarkeit der baumartenspezifischen Zuwachsreaktionen angegeben. K1+2 = Kraft'sche Klassen 1 und 2 (Dreiecke), K3+4 = Kraft'sche Klassen 3 und 4 (Kreise); Signifikanzniveaus: $p < 0,001^{***}$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,05^*$. Regressionsgleichung (4.4.10): $GLM: iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 \text{Hegyi} + b_2 v_{pre3}$

Relationships between 3-year average volume increment before *st* (stem disc sampling) and the competition-index according to HEGYI (1974; Hegyi) as well as the initial volume (v_{pre3}) according to the generalized linear model. The red-dashed lines indicate the relations at the maximum initial volume of individual tree species, the black-solid and blue-dotted lines marks the relationships at mean or minimal volume of individual species. Coefficients of determination (R^2_{pseudo}) and coefficients of the Hegyi-Index (Hegyi) and initial volume (v_{pre3}) are provided to increase the comparability of growth response between tree species. K1+2 = Kraft classes 1 and 2 (triangles), K3+4 = Kraft classes 3 and 4 (circles); significance level: $p < 0.001^{***}$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^*$.

Zuwachsreaktion auf Freistellungen

Durch die letzten Freistellungsmaßnahmen wurden 4 % (*A. rubrum*) bis 58 % (*T. plicata*) der Anzahl vorhandener Bäume pro Bestand und Hektar entnommen (Abb. 4.4.6). Das entspricht einem Grundflächenanteil von 3 % (*A. rubrum*) bis 29 % (*T. plicata*, *T. heterophylla*), wobei der Bestand von *T. plicata* sowohl vor als auch nach der Freistellung die höchste Dichte aufwies. Auffällig ist die geringe Stammzahl- und Grundflächenminderung im *A. rubrum*-Bestand, bei dem im frühen Alter (20 Jahre) lediglich eine Läuterung durchgeführt wurde.

Abb. 4.4.6: Stammzahl (N) und Grundfläche (G) der Untersuchungsbestände vor und nach der zuletzt durchgeführten Freistellungsmaßnahme, errechnet auf Grundlage der Probekreise der Untersuchungsbäume. ab = *Abies grandis*, ac = *Acer rubrum*, be = *Betula maximowicziana*, ca = *Castanea sativa*, fa = *Fagus sylvatica*, pi = *Picea abies*, th = *Thuja plicata*, ts = *Tsuga heterophylla*.

Number of stems (N) and basal area (G) of the study stands before and after the last crown release, calculated on the base of the sample plots of the study trees.

Mithilfe der freistellungsbedingten Zuwachsindizes (fri), die das Volumenzuwachsniveau nach und vor der Freistellungsmaßnahme in Beziehung setzen, konnten innerhalb der dominanten Kollektive (K1+2) für die Baumarten *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* signifikante Zuwachsgewinne nachgewiesen werden (Tab. 4.4.6). *A. rubrum* und *T. plicata* zeigten in der anschließenden 3-jährigen Periode in den Jahren 4-6 nach der Durchforstung (post4-6) fortwährend steigende Volumenzuwächse. Im Gegensatz zu den dominanten Bäumen, für die tendenziell Zuwachsindizes größer 1 beobachten wurden ($MW_{post1-3} = 1,19$ bzw. $MW_{post4-6} = 1,22$), ließen sich für die unterständigen Individuen (K3+4) mehrheitlich $fri < 1$ feststellen, die bei *A. grandis*, *P. abies* (post4-6) und *T. heterophylla* (post1-3) zu relevanten Zuwachsverlusten führten ($p < 0,05$). Die Verhältnisse spiegeln sich in den Abweichungen zwischen den herrschenden und unterdrückten Kollektiven (Δfri_{Kraft}) wider, sodass dominante Individuen von *A. grandis*, *A. rubrum*, (post4-6), *P. abies* und *T. plicata* (post1-3) signifikant höhere Volumenzuwächse gegenüber den unterständigen Bäumen erzielten. Für alle Kollektive und Reaktionszeiträume konnten baumartenspezifische Unterschiede in den Zuwachsindizes nachgewiesen werden (Kruskal-Wallis Test, $p < 0,05$).

Tab. 4.4.6: Freistellungsbedingte Zuwachsindizes (fri) zur Quantifizierung des Volumen-zuwachsniveaus nach und vor der Freistellung sowie die mittleren Unterschiede zwischen dominanten (K1+2) und unterdrückten (K3+4) Individuen (Δfri_{Kraft}). Indizes, die signifikant von 1 abweichen ($fri \neq 1$) kennzeichnen Zuwachszunahmen (> 1) oder Zuwachsabnahmen (< 1 ; Einstichproben-test, $p < 0,05$). Die Abweichungen zwischen dominanten und unterdrückten Bäumen wurde mithilfe von Zweistichproben-tests getestet ($p < 0,05$). Der Kruskal-Wallis Test wurde zur Prüfung baumartenspezifischer Unterschiede durchgeführt.

Release-induced growth indices (fri) for quantification of the volume increment after and before the crown releases as well as the mean differences between dominant (K1+2) and dominated (K3+4) trees (Δfri_{Kraft}). When significant differences to 1 were observed ($fri \neq 1$), indices above 1 indicate growth recovery and values below 1 reveal growth depressions after treatment. The differences between dominant and dominated trees were verified using two-sample t -tests ($p < 0.05$), species specific differences were analyzed by Kruskal-Wallis test.

Zeitraum	Baumart	fri_{K1+2}		fri_{K3+4}		Δfri_{Kraft}	$p (\Delta fri_{Kraft})$
		MW	$p (fri \neq 1)$	MW	$p (fri \neq 1)$		
post1-3	<i>Abies</i>	1,23 $\pm$ 0,44	0,1850	0,69 $\pm$ 0,27	0,0380	0,54	0,0220
	<i>Acer</i>	1,36 $\pm$ 0,38	0,0078	0,95 $\pm$ 0,12	0,4625	0,41	0,0620
	<i>Betula</i>	1,21 $\pm$ 0,31	0,1616	1,40 $\pm$ 0,76	0,2188	-0,19	0,8357
	<i>Castanea</i>	1,00 $\pm$ 0,24	0,9835	1,32 $\pm$ 0,36	0,0795	-0,33	0,0916
	<i>Fagus</i>	1,24 $\pm$ 0,31	0,0631	0,92 $\pm$ 0,38	0,6588	0,32	0,1219
	<i>Picea</i>	1,14 $\pm$ 0,14	0,0240	0,90 $\pm$ 0,22	0,2585	0,24	0,0213
	<i>Thuja</i>	1,36 $\pm$ 0,27	0,0020	1,05 $\pm$ 0,14	1,0000	0,31	0,0280
	<i>Tsuga</i>	0,97 $\pm$ 0,12	0,1641	0,82 $\pm$ 0,16	0,0367	0,16	0,0695
MW $\pm$ SD		1,19 $\pm$ 0,27		1,01 $\pm$ 0,30		0,18	
Kruskal-Wallis		χ^2	p	χ^2	p		
(df = 7)		15,10	0,0347	17,22	0,0161		
post4-6	<i>Abies</i>	1,38 $\pm$ 0,60	0,1120	0,50 $\pm$ 0,39	0,0248	0,88	0,0084
	<i>Acer</i>	1,84 $\pm$ 0,46	0,0039	1,09 $\pm$ 0,22	0,4570	0,74	0,0028
	<i>Betula</i>	0,96 $\pm$ 0,31	1,0000	0,98 $\pm$ 0,53	0,9386	-0,02	0,7308
	<i>Fagus</i>	0,99 $\pm$ 0,25	0,8997	0,68 $\pm$ 0,35	0,1073	0,31	0,0868
	<i>Picea</i>	0,91 $\pm$ 0,25	0,3396	0,61 $\pm$ 0,29	0,0116	0,30	0,0490
	<i>Thuja</i>	1,52 $\pm$ 0,35	0,0011	1,39 $\pm$ 0,21	0,0814	0,12	0,5730
	<i>Tsuga</i>	0,95 $\pm$ 0,22	0,5051	1,08 $\pm$ 0,44	0,6678	-0,13	0,4495
MW $\pm$ SD		1,22 $\pm$ 0,34		0,91 $\pm$ 0,35		0,31	
Kruskal-Wallis		χ^2	p	χ^2	p		
(df = 6)		30,38	< 0,0001	15,28	0,0182		

$fri = iv_{post1-3}/iv_{pre1-3}$ bzw. $iv_{post4-6}/iv_{pre1-3}$, $iv_{post1-3}$ bzw. $iv_{post4-6}$ = mittlerer 3-jähriger Volumenzuwachs in den Jahren 1-3 bzw. 4-6 nach der Freistellung, iv_{pre1-3} = mittlerer 3-jähriger Volumenzuwachs vor der Freistellung, Kraft (K) = Kraft'sche Klasse, MW $\pm$ SD = Mittelwert und Standardabweichung, $p = p$ -Wert, df = Freiheitsgrade. *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Unter Einbeziehung der relativen Veränderung der Konkurrenz ($rel.\Delta Hegyi$), die infolge der Freistellungsmaßnahmen bei den Untersuchungsbäumen hervorgerufen wurde, konnten lediglich für *F. sylvatica* (post4-6) und *T. heterophylla* (post1-3) signifikante Zusammenhänge mit den freistellungsbedingten Zuwachsindizes ($p = 0,0363$ bzw. $p = 0,0071$) festgestellt werden (Abb. 4.4.7). Für die übrigen Bestände und Reaktionszeiträume ließen sich keine statistisch gesicherten Effekte von der Stärke der Konkurrenzentlastung auf die Zuwachsänderung (fri) nachweisen. Im zeitlichen Verlauf scheinen sich die Effekte bei *F. sylvatica* zu verzögern, sodass im Beobachtungszeitraum 4-6 Jahre nach der Freistellung die größten Zuwachsreaktionen (große Steigung) zu beobachten sind. Generell wurde die Konkurrenz, gemessen an der relativen Änderung der Konkurrenzindizes ($rel.\Delta Hegyi$), bei den ältesten Untersuchungsbeständen (*T. plicata*, *T. heterophylla*) im Verhältnis zur Ausgangskonkurrenzsituation am stärksten verringert (Abszisse, Abb. 4.4.7). Im Ahorn-Bestand (*A. rubrum*) hat die Läuterung im noch juvenilen Stadium die geringste Konkurrenzentlastung bewirkt.

Abb. 4.4.7: Freistellungsbedingte Zuwachsindizes (fri) in Abhängigkeit von der relativen Konkurrenz-entlastung als Folge der Freistellungsmaßnahmen am Beispiel des Konkurrenzindex nach HEGYI (1974; $rel.\Delta Hegyi$). Die fri wurden über die Verhältnisse der mittleren 3-jährigen Zuwachsperioden nach ($iv_{post1-3}$ in den Jahren 1-3 in schwarz bzw. $iv_{post4-6}$ in den Jahren 4-6 in rot dargestellt) und vor (iv_{pre1-3}) der Freistellung berechnet. Die gestrichelten Linien markieren Bereiche, bei denen das Zuwachsniveau vor und nach der Freistellung identisch ist. Die Ergebnisse der Kovarianzanalysen (ANCOVA) zeigen den signifikanten Einfluss der relativen Konkurrenzentlastung ($rel.\Delta Hegyi$), der Baumart (BA) sowie deren Interaktion ($rel.\Delta Hegyi \times BA$) in den Gesamtmodellen für beide Zeiträume. K1+2 = Kraft'sche Klassen 1 und 2 (Dreiecke), K3+4 = Kraft'schen Klassen 3+4 (Kreise), R^2 = Bestimmtheitsmaß, Signifikanzniveaus: $p < 0,05^*$, $p < 0,01^{**}$, df = Freiheitsgrade, F = F-Wert, p = p -Wert. Regressionsgleichung (4.4.12): $fri = b_0 + b_1 rel.\Delta Hegyi$; ANCOVA [13]: $fri = b_0 + b_1 rel.\Delta Hegyi \cdot BA$

Release-induced growth indices (fri) as a function of the relative competition relief as a result of the crown release using the competition index according to HEGYI (1974; $rel.\Delta Hegyi$). The fri were calculated by the ratios of the 3-year average growth periods after ($iv_{post1-3}$ in the years 1-3 shown in black, $iv_{post4-6}$ in the years 4-6 in red) and prior (iv_{pre1-3}) the thinning event. The results of the Analysis of variance (ANCOVA, whole model) indicate significant effects of the factors relative competition relief (Hegyi), tree species (BA) and as well as their interactions on the fri for both points of investigation. K1+2 = Kraft classes 1 and 2 (triangles), K3+4 = Kraft classes 3 and 4 (circles), R^2 = coefficient of determination, significance level: $p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$, df = Degrees of freedom, F = F-value, p = p -value.

Diskussion

Zusammenhänge zwischen Baumwachstum und Konkurrenzfaktoren

Die Konkurrenz-Zuwachsanalysen konnten zeigen, dass sich der 3-jährige Volumenzuwachs bei dem Großteil der Untersuchungsbaumarten durch die über Indizes quantifizierte Konkurrenzstärke erklären lässt (Abb. 4.4.4, Tab. 4.4.5). In Abhängigkeit von der Baumart untermauert dabei der hohe Anteil der erklärten Varianz des Ausgangsvolumens die Bedeutung des Ausgangswertes (Dimension der Bäume) für das Baumwachstum (HOLMES und REED, 1991; SEIDEL et al., 2015).

Das Wachstum konkurrierender Bäume hängt zum einen von ihrer Fähigkeit ab, eine geringe Ressourcenverfügbarkeit (z. B. Licht, Wasser, Nährstoffe) für lange Zeiträume zu tolerieren (z. B. Schattentoleranz) und andererseits plötzlich in höherem Maße zur Verfügung stehende Ressourcen (z. B. höhere Lichtverfügbarkeit infolge durchgeführter Freistellungen) effizient nutzen zu können (DELAGRANGE et al., 2004). Diese Fähigkeiten sind baumartenspezifisch und resultieren aus einer artabhängigen phänotypischen und physiologischen Plastizität (CALLAWAY et al., 2003). Das Reaktionsvermögen kann dabei ontogenetisch variieren und wird demnach von dem Entwicklungsstadium beeinflusst (DELAGRANGE et al., 2004; AMMER, 2008; AMMER et al., 2008). Die mit dem Bestandesalter veränderten Konkurrenzbeziehungen spiegeln sich in den Ergebnissen der Regressionsanalysen für den Großteil der Untersuchungsbaumarten wider. So konnten innerhalb einzelner Baumarten Abweichungen in der Konkurrenzwirkung zwischen beiden Untersuchungszeitpunkten (st und fr) festgestellt werden (Tab. 4.4.5), wobei die Konkurrenzreaktion lediglich bei *B. maximowicziana*, *C. sativa* und *P. abies* mit zunehmendem Alter abnahm (multiple Regression).

Aufgrund des gemeinsamen Standorts Burgholz waren die untersuchten Baumarten in der Vergangenheit vergleichbaren Umweltbedingungen ausgesetzt, wobei sämtliche Umweltfaktoren (z. B. Klima und Witterung) zur gleichen Zeit und in vergleichbarer Ausprägung auf das Wachstum wirkten. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass diese Faktoren den Alterstrend und somit die Konkurrenzwirkung baumartenspezifisch beeinflusst haben. Es ist anzunehmen, dass klimasensitive Arten mit engem ökologischen Toleranzbereich in den betrachteten Zuwachspérioden (vor und nach der Freistellung) im Vergleich mit weniger sensiblen Arten überproportional stark auf Klimafaktoren reagieren, was einen unmittelbaren Einfluss auf die Konkurrenzbeziehungen nimmt. Im Umkehrschluss konnten jüngste Untersuchungen beispielsweise zeigen, dass Freistellungen die Klimaresistenz (z. B. gegenüber Trockenheit) erhöhen kann (SOHN et al., 2012; SOHN et al., 2013) bzw. dass Konkurrenz die Klimasensitivität in feuchten Jahren verändern kann (CARNWATH et al., 2016). In der vorliegenden Untersuchung ließen sich für *A. grandis* und *C. sativa* (pre1-3 – post1-3) bzw. *P. abies* (pre1-3 – post4-6) zwischen den betrachteten Zuwachspérioden (vor und nach der Freistellung) Unterschiede in der monatlichen Durchschnittstemperatur bei Betrachtung des gesamten Jahres feststellen (gepaarter t -Test und Mann-Whitney-Test, $p < 0,05$, nicht dargestellt). Für die Vegetationsperiode (April bis September) konnten für *A. grandis* weiterhin Abweichungen in den monatlichen Niederschlagssummen vor (pre1-3) und nach der Freistellungsmaßnahme (post1-3) beobachtet werden ($p = 0,007$), die zu Veränderungen in der Konkurrenzwirkung geführt haben könnten. Für die übrigen Baumarten ließen sich keine signifikanten, klimatischen Unterschiede zwischen den Untersuchungsperióden feststellen.

Konkurrenzwirkungen können in Mischbeständen und Reinbeständen unterschiedlich verlaufen (RÖHRIG et al., 2006; FORRESTER, 2014). Dabei lassen sich Aussagen zu Konkurrenz-Zuwachsbeziehungen innerhalb von Reinbeständen eher generalisieren, da interspezifische Wirkungen in Mischbeständen (z. B. unterschiedliche Wuchsdynamiken) die Zuwachsreaktion mitprägen (AMMER, 2008; FORRESTER, 2014; PRETZSCH, 2014). Eine gezielte Überprüfung des

Einflusses der Durchmischung war aufgrund fehlender Vergleichsbestände für die einzelnen Untersuchungsbaumarten nicht möglich.

Zahlreiche Untersuchungen konnten den Durchmesser- und Radialzuwachs als sensitiven Weiser für Konkurrenzdruck herausstellen, wohingegen das Höhenwachstum kaum beeinflusst wird (z. B. MÄKINEN, 1997; AMMER et al., 2005; SIMARD und ZIMONICK, 2005). Volumenbasierte Zuwachsreaktionen, die die Gesamtproduktivität genauer erfassen, wurden dagegen seltener dokumentiert (z. B. MUGASHA, 1989; MÄKINEN et al., 2002; WANG et al., 2012). Unsere Daten zeigen, dass die Volumenzuwächse im Vergleich mit dem Durchmesser- und Kreisflächenzuwachs (in Brusthöhe) die insgesamt stärksten Zusammenhänge mit den Konkurrenzindizes besitzen, sich hinsichtlich ihrer Ausrichtung und Form (Verlauf der Regressionskurven) von diesen jedoch nur marginal unterschieden (nicht dargestellt). Die dargestellten Ergebnisse (Beziehungen zwischen dem Zuwachs und Konkurrenz) lassen sich also auf jene des Durchmesser- und Kreisflächenwachstums übertragen, wobei der Volumenzuwachs die Reaktionsfähigkeit des gesamten Baumes exakter repräsentiert.

Beurteilung der Konkurrenzindizes

Bei den verwendeten Konkurrenzindizes wird davon ausgegangen, dass sich die Konkurrenzsituation eines Individuums über die Häufigkeit, Größe und Nähe der Nachbarbäume beschreiben lässt. Die zum Teil nicht signifikanten Konkurrenzreaktionen könnten auf die Unschärfe in der Erfassung der tatsächlichen Raumbesetzung durch die Indizes zurückzuführen sein, da weder Kronenparameter (Größe, Form und Symmetrie) noch unterirdische Einflussgrößen berücksichtigt wurden (CHRISTY, 1986; PRETZSCH, 2009). Untersuchungen zur Eignung unterschiedlicher Konkurrenzmaße konnten zeigen, dass jene Indizes, die mit höherer struktureller Auflösung erfasst wurden (z. B. mit terrestrischem Laserscanning, Suchkegel-basierte Verfahren, Kronenformmodelle), den Erklärungsgehalt zur Beschreibung wachstumsrelevanter Parameter erhöhen können (BACHMANN, 1996; METZ et al., 2013; SEIDEL et al., 2015). Erstaunlicherweise ließ sich in der vorliegenden Studie die erklärte Varianz der Volumenzuwächse durch keinen der verwendeten Konkurrenzindizes merklich erhöhen. Am Beispiel der multiplen Regressionsanalysen wurde deutlich, dass die Höhe des Zielbaumes (A-Wert) bzw. der Konkurrenten (EV-Index) baumartenübergreifend von nachrangiger Bedeutung zu sein scheint (Tab. 4.4.a9). Im Einzelfall konnten allerdings große Unterschiede zwischen den Indizes bezüglich ihres Erklärungsgehalts für einzelne Baumarten festgestellt werden. Da es sich um eine vergleichende Betrachtung der Konkurrenzwirkung zwischen unterschiedlichen Baumarten handelt, eignen sich generell alle hier verwendeten Indizes, die keine baumartenspezifische Komponente (z. B. modellierte Kronenformparameter) implizit verwenden (AMMER et al., 2005).

Wirkung von Konkurrenzminderung durch Freistellung

Die Vergleiche der Zuwächse nach und vor den Freistellungsmaßnahmen (ausgedrückt über die freistellungsbedingten Zuwachsindizes fri) verdeutlichen, dass die Entnahme von Konkurrenten

für den Großteil der Baumarten nicht zu den erwarteten Zuwachsanstiegen geführt hat. Lediglich für *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* konnte ein signifikant erhöhtes Wachstum innerhalb der beiden 3-jährigen Perioden nach der Freistellung festgestellt werden. Die starke Reaktion von *A. rubrum* im 20-jährigen Mischbestand auf die Läuterung bei nur geringer Reduzierung der Bestandesdichte (Abb. 4.4.6) ist wenig verwunderlich und lässt sich mit der frühen Altersphase (d. h. ontogenetisch) begründen (RÖHRIG et al., 2006). Die ausgeprägte Reaktion auf frühe Eingriffe im Hinblick auf den Durchmesserzuwachs ist bekannt (vgl. z. B. MOSANDL et al., 1991; AMMER et al., 2005) und lässt sich in der vorliegenden Untersuchung für den Volumenzuwachs bestätigen (Tab. 4.4.6). Für den Durchmesserzuwachs konnten dagegen lediglich bei dominanten Bäumen von *T. plicata* positive Reaktionen auf die Freistellung festgestellt werden, wohingegen *A. rubrum*, *C. sativa*, *P. abies* und *T. heterophylla* geringere Zuwächse nach den waldbaulichen Eingriffen aufwiesen (Abb. 4.4.a2). Dabei ist nicht auszuschließen, dass die Reaktionen von alterstrend-bedingten oder auch klimatischen Faktoren überlagert wurden (HOFFMANN et al., 2015). Im Vergleich mit den dominanten Bäumen ist jedoch zu erkennen, dass die Durchmesserzuwachsrückgänge bei den unterständigen Individuen (Kraft 3+4) stärker ins Gewicht fielen (Abb. 4.4.a2).

Die Bedeutung der Eingriffsstärke für die Einzelbäume konnte über die Änderung der (modellierten) Konkurrenzindizes auf Grundlage der vorhandenen Baumstubben innerhalb der Probekreise gewährleistet werden. Das plastische Verhalten von *F. sylvatica* in fortgeschrittenem Alter wurde hinreichend belegt (z. B. NICKEL et al., 2007), womit sich die verzögerte Zuwachsreaktion (nach morphologischer und physiologischer Anpassung) erklären lässt (Abb. 4.4.7). Auffällig sind die deutlich geringeren Veränderungen im Zuwachsniveau der Nadelbaumarten *P. abies* und *T. plicata*. Eine zunehmende Eingriffsstärke scheint in der hier betrachteten Bestandesphase keinen merklichen Effekt auf den Volumenzuwachs zu haben (wenig plastisches Verhalten). Die vielfach fehlenden Zusammenhänge zwischen dem freistellungsbedingten Zuwachssindex (fz) und der relativen Konkurrenzentlastung ($rel.\Delta CI$) könnten ihren Ursprung in der geringen Stichprobenbelegung ($n = 13-15$) sowie dem, trotz heterogener Dominanzverteilung (Kraft'sche Klassen 1-4), zum Teil geringen Spektrum an Konkurrenzwerten haben.

In der vorliegenden Studie ließen sich die im fortgeschrittenen Stadium der Zersetzung befindlichen Baumstubben teilweise nicht eindeutig der Baumart oder dem Durchforstungsjahr zuordnen. Zudem konnte der Masseabbau (im vorliegenden Beispiel der Stubbendurchmesser) über den variierenden Zersetzungsgrad bei der Datenaufnahme (Stubbenvermessung) nicht berücksichtigt werden. Es ist demnach nicht auszuschließen, dass die fehlenden Zusammenhänge (Signifikanzen) weiterhin auf die subjektive Erfassung mit kleinstandörtlich variierendem Zersetzungsgrad, d. h. die möglicherweise fehlerhafte Datierung der vorhandenen Baumstubben, zurückzuführen ist. Zudem besteht die Möglichkeit, dass Baumstubben gänzlich übersehen wurden, was zu einer systematischen Unterschätzung der Konkurrenz mit steigendem Zeitabstand führen würde.

Baumartenspezifische Zuwachsreaktionen

Die Analysen der Konkurrenzreaktionen konnten zeigen, dass die untersuchten Baumarten stark in ihren Zuwachsreaktionen auf Konkurrenzdruck und Konkurrenzminderung divergieren.

Die ausgesprochen wuchskräftige *Abies grandis* wird hinsichtlich des Standorts als anpassungsfähige, schattentolerante und mischungsverträgliche Halbschattbaumart beschrieben (z. B. FERGUSON et al., 1986; OTTO, 1993; LOCKOW, 2002; RUETZ, 2011; SPELLMANN et al., 2011; HEIN et al., 2014), die bei geringer Konkurrenz außerordentlich breite Jahrringe ausbilden kann (SPELLMANN et al., 2011). So konnten für die dominanten Küstentannen (Kraft 1+2) die insgesamt größten Volumenzuwächse festgestellt werden, die bei zunehmender Konkurrenz allerdings verhältnismäßig rapide abnahmen (Abb. 4.4.1, Abb. 4.4.4, Abb. 4.4.5). Die stärkere Zuwachsreaktion könnte auf die Konkurrenzstärke der Mischbaumart Buche zurückgeführt werden, die als Schattenbaumart in ihrer Kronenarchitektur bis ins hohe Alter sehr variabel auf Licht reagiert und andere Baumarten ausdunkeln kann (VAN DE PEER et al., 2017). Andere Untersuchungen bestätigen, dass sich Freistellungen bei dominanten Küstentannen in Abhängigkeit von der vorherigen Konkurrenzstärke begünstigend auf den Durchmesserzuwachs auswirken (FERGUSON und ADAMS, 1980; SEIDEL, 1980).

Der schattentolerante und anpassungsfähige Generalist *Acer rubrum* kann aufgrund seines geringen Lichtkompensationspunkts viele Jahre im Unterstand überdauern (WALTERS und YAWNEY, 1990; ABRAMS, 1998; HART et al., 2012; PSZWARO et al., 2016). Die Konkurrenz-Zuwachsbeziehungen fielen außerordentlich gering aus (Abb. 4.4.4, Abb. 4.4.5, Tab. 4.4.5), es ist aber bekannt, dass *A. rubrum* nach mehrjähriger Überschirmung bei Auflockerung der Krone abrupt mit steigenden Durchmesserzuwächsen reagieren kann (WALTERS und YAWNEY, 1990; HART et al., 2012). Diese starke Reaktionsfähigkeit konnte für die untersuchten Bäume als Folge der Läuterung im 20-jährigen Bestand beobachtet werden (Tab. 4.4.6). Auffällig ist dabei, dass dominante Bäume in der anschließenden Periode 4-6 Jahre nach der Läuterung überproportional von der Freistellung profitierten. ERDMANN et al., (1985) konnten in diesem Zusammenhang zeigen, dass eine stärkere Freistellung bis zu 7 Jahre das Durchmesserwachstum förderte. Die häufig beobachtete starke Reaktionsfähigkeit zwischenständiger Individuen im Vergleich mit dominanten Bäumen (ERDMANN et al., 1985; STRONG et al., 2006; HART et al., 2012) konnte dagegen nicht bestätigt werden (Tab. 4.4.6).

Das rasche Wachstum von *Betula maximowicziana* ist nicht nur von ertragskundlicher Bedeutung (LEDER und TENNHOF, 2014; METTENDORF, 2016, Abb. 4.4.3), es begünstigt zudem zeitnah entstehendes Alt- und Totholz (Erhöhung der Biodiversität; BEDBUR et al., 2010). Im Untersuchungsbestand konnte eine eher mäßige Reaktion auf Konkurrenz beobachtet werden, die sich über die Untersuchungsperioden nur unwesentlich änderte (Periode 1-3 bzw. 4-6 Jahre nach der Durchforstung; Abb. 4.4.7). Die durch Freistellung entstandene Konkurrenzentlastung begünstigte dabei den Volumenzuwachs und kann bei frühzeitigem Eingriff das Risiko des Kronensterbens mildern (OHNO et al., 2010). Aufgrund ihrer im Vergleich mit heimischen Birkenarten

hohen Toleranz gegenüber Seitendruck und Überschirmung liegt ein großes Anbaupotenzial in mittelgroßen Bestandeslücken (trupp- bis gruppenweise), die schnell geschlossen werden, sowie als Vorwald für in Eichen- und Buchenkulturen (STEPHAN und LIESEBACH, 2011; LEDER und TENNHOF, 2014). Eine mögliche Hybridisierung mit einheimischen Birkenarten sollte vermieden werden.

Die Halbschattbaumart *Castanea sativa* verliert mit zunehmenden Alter ihre Schattenverträglichkeit (LÖLF NRW, 1986; ECKER et al., 2006), wodurch sich die Dominanzverhältnisse in Mischung mit anderen Baumarten während der Bestandesentwicklung verschieben können. In einem schweizerischen Niederwaldbestand konnte mithilfe jahrringbasierter Konkurrenzindizes nachgewiesen werden, dass die Wuchsdominanz von *C. sativa* im frühen Entwicklungsstadium später, d. h. im Alter 30 bis 35 Jahren von den Mischbaumarten *Fagus sylvatica* und *Quercus cerris* übernommen wurde (FONTI et al., 2006). Vergleichende Untersuchungen in Reinbeständen liegen nicht vor. Die Ergebnisse der vorliegenden Analyse konnten eine mäßige bis starke Empfindlichkeit gegenüber intraspezifischer Konkurrenz zeigen, wobei die Zuwachsreaktion zum späteren Zeitpunkt *st* (Alter 38) leicht abnahm (Tab. 4.4.5). Aufgrund ihrer zunehmenden Lichtbedürftigkeit erleidet *C. sativa* unter Schirm vergleichsweise hohe Zuwachsverluste (ZLATANOV et al., 2013) und sollte aufgrund ihrer frühen Zuwachskulmination (Abb. 4.4.3) zügig und kontinuierlich freigestellt werden (HEIN et al., 2013). Die verhältnismäßig geringe Durchforstungsreaktion im Alter 33 (Tab. 4.4.6, Abb. 4.4.7) könnte daher darauf zurückzuführen sein, dass die Durchforstungsmaßnahmen zu spät erfolgten. Lediglich die initiale Läuterungsmaßnahme fand vor der Oberhöhe von 12 m statt (HEIN et al., 2013), wohingegen im direkten Anschluss die konsequent anhaltende Förderung von Z-Bäumen ausblieb.

Aufgrund ihrer mäßigen bis geringen Schattentoleranz ist für *Metasequoia glyptostroboides* eine hohe Empfindlichkeit gegenüber Konkurrenzdruck zu erwarten (SHEN, 2011; VANN, 2005; EQUIZA et al., 2006). Im untersuchten Reinbestand konnten allerdings eher schwache bis mäßige Beziehungen zwischen dem Volumenzuwachs und den Konkurrenzindizes festgestellt werden (Abb. 4.4.4, Tab. 4.4.5). Durch die geringe Lichtverfügbarkeit unter dem sich früh schließenden Schirm (nach 10–14 Jahren) wird die Mischung mit anderen schnellwachsenden, schattenintoleranten Baumarten sowie die Entwicklung einer intakten Naturverjüngung als kritisch betrachtet (WILLIAMS, 2005).

Die hohe ökologische Stresstoleranz und Schattenverträglichkeit von *Thuja plicata* (KLINKA und BRISCO, 2009; ANTOS et al., 2016) spiegelt sich in der eher geringen bis mäßigen Konkurrenzwirkung auf den Volumenzuwachs der Untersuchungsbäume im Mischbestand wider (multiple Regression, Abb. 4.4.5, Tab. 4.4.5). Die Stärke der Konkurrenz hatte demnach im Vergleich mit den übrigen Vergleichsbaumarten einen eher geringen Einfluss auf den Volumenzuwachs der drei vorausgehenden Jahre. Dagegen konnte nachgewiesen werden, dass Nachbarbäume das Wachstum in dichten Beständen konkurrenzbedingt reduzieren (SIMARD und SACHS, 2004; DEVINE und HARRINGTON, 2009). Aus der Vielzahl nordamerikanischer Durchforstungsversuche konnten mehrheitlich signifikante Zuwachssteigerungen (Durchmesser-, Kreisflächen- oder

teilweise Höhenzuwachs) der freigestellten Thujen nachgewiesen werden (z. B. HARRINGTON und WIERMAN, 1990; DEISENHOFER, 2010; BRODIE und HARRINGTON, 2010), wobei der Durchforstungseffekt bis zu 25 Jahre nach der Freistellungsmaßnahme nachweisbar war (DEVINE und HARRINGTON, 2009; HARRINGTON und DEVINE, 2011). Diese Reaktionsfähigkeit war im vorliegenden Untersuchungsbestand im fortgeschritten Zeitraum (4-6 Jahre nach der Durchforstung) ebenfalls deutlich, sodass die Individuen längerfristig von der Maßnahme profitierten (Tab. 4.4.6).

Die als sehr schattentolerant eingestufte *Tsuga heterophylla* (NIINEMETS und VALLADARES, 2006) kann aufgrund ihrer hohen morphologischen Plastizität das Höhenwachstum sowie die Nadel- und Wurzelbiomasse an die vorhandenen Lichtverhältnisse langfristig anpassen (MITCHELL und ARNOTT, 1995; MAILLY und KIMMINS, 1997). Dennoch ließen sich im untersuchten Mischbestand mit *T. plicata* deutliche Konkurrenzwirkungen auf den Volumenzuwachs feststellen (Abb. 4.4.4, Abb. 4.4.5, Tab. 4.4.5). CHRISTY (1986) konnte nachweisen, dass sich bei dieser Baumart die vorhandene Wurzelkonkurrenz gegenüber der oberirdischen Konkurrenz im Kronenraum stärker auf den Holzzuwachs (Durchmesser, Höhen- und Astlängenzuwachs) auswirkt. *T. heterophylla* wird als reaktionsfähige Baumart beschrieben, die auf Freistellungen nach langen Zeiträumen im Unterstand mit steigenden Zuwächsen reagieren kann (z. B. LÖLF NRW, 1986; PACKEE, 1990; STAN und DANIELS, 2010). Der verhältnismäßig starke Eingriff in dem Mischbestand mit *T. plicata* führte dagegen zu keiner relevanten Veränderung des Zuwachsniveaus (Tab. 4.4.6).

Fazit

Die geprüften Konkurrenzindizes (nach HEGYI, MARTIN und EK, JOHANN und ELLIOT und VOSE) ähneln sich auf Einzelbaumebene in ihrer Eigenschaft und Erklärungskraft zur Beschreibung des periodischen Volumenzuwachses. Sowohl der Konkurrenzdruck als auch die Ausgangsgröße der Bäume sind wichtige Faktoren zur Bestimmung des Zuwachses, die sich baumarten- und altersspezifisch auf das Baumwachstum auswirken. In den untersuchten Altersphasen wirkt sich Konkurrenzdruck bei *Tsuga heterophylla* und *Fagus sylvatica* tendenziell stark und bei *Abies grandis*, *Castanea sativa*, *Thuja plicata* und *Metasequoia glyptostroboides* eher mäßig auf den Volumenzuwachs aus. *Acer rubrum*, *Betula maximowicziana* und *Picea abies* zeigen eine verhältnismäßig geringe Zuwachsreaktion auf Konkurrenzdruck. Dominante Bäume von *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* reagieren auf Konkurrenzminderung infolge durchgeführter Freistellungsmaßnahmen mit steigenden Volumenzuwächsen, wohingegen die übrigen Baumarten nur leichte und oder keine (*T. heterophylla*) Zuwachsanstiege zeigen. Unterständige Individuen reagieren generell wenig auf Freistellung. Die waldbauliche Eingriffsstärke wirkt sich lediglich bei den Baumarten *F. sylvatica* und *T. heterophylla* zuwachs-fördernd aus. Bei den übrigen Baumarten lassen sich keine Zusammenhänge zwischen der Eingriffsstärke und der Zuwachsreaktion feststellen.

Zusammenfassung

Gesicherte Erkenntnisse über die artspezifische Reaktionsweise eingeführter Baumarten auf Konkurrenzveränderungen infolge waldbaulicher Eingriffe fehlen bislang weitestgehend. Auf Grundlage dendrochronologisch erhobener Zuwachsdaten aus unterschiedlichen Schafthöhen wurden die jährlichen Volumenzuwächse und die Wachstumsreaktionen auf Konkurrenzveränderungen von insgesamt sieben fremdländischen und zwei repräsentativen heimischen Baumarten (*Fagus sylvatica*, *Picea abies*) in Versuchsanbauten des Arboretums Burgholz in Nordrhein-Westfalen analysiert. Zur Erfassung der einzelbaumorientierten Konkurrenzsituation wurden vier unterschiedliche Konkurrenzindizes berechnet und verglichen, wobei keiner der getesteten Indizes den Erklärungsgehalt zur Beschreibung des Baumzuwachses deutlich erhöhte. Wie sich zeigte, konnte der 3-jährige Volumenzuwachs vor dem Zeitpunkt der Stammementnahme (Probenahme) bei den Baumarten *Acer rubrum*, *Castanea sativa*, *F. sylvatica* und *Tsuga heterophylla* primär durch die Konkurrenzsituation und bei *Betula maximowicziana* und *P. abies* durch die Ausgangsgröße (tatsächliches Gesamtvolumen) der Einzelbäume erklärt werden. Für *Abies grandis*, *Metasequoia glyptostroboides* und *Thuja plicata* konnte nachgewiesen werden, dass ein hoher Anteil der erklärten Varianz des Volumenzuwachses sowohl auf die Konkurrenz als auch die Ausgangsgröße zurückzuführen war. Zu einem zweiten Zeitpunkt, dem der Freistellung, erwies sich mit Ausnahme von *A. grandis*, die von den Nachbarbäumen wirkende Konkurrenz bei sämtlichen Baumarten als signifikanter Einflussfaktor zur Erklärung des Volumenzuwachses. Zusammenfassend wirkte sich in den untersuchten Altersphasen Konkurrenz bei den Baumarten *T. heterophylla* und *F. sylvatica* tendenziell stark und bei *A. grandis*, *C. sativa*, *T. plicata* und *M. glyptostroboides* eher mäßig auf den 3-jährigen Volumenzuwachs aus. *A. rubrum*, *B. maximowicziana* und *P. abies* zeigten eine tendenziell geringe Zuwachsreaktion auf Konkurrenz. Dominante Bäume von *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* reagierten eindeutig mit steigenden Volumenzuwächsen auf die durchgeführten Freistellungsmaßnahmen, wohingegen die übrigen Baumarten lediglich leichte und oder keine (*T. heterophylla*) Zuwachsreaktionen zeigten. Für unterständige Individuen sämtlicher Baumarten konnte dagegen kein positiver Effekt der Freistellung auf den Volumenzuwachs festgestellt werden. Zunehmende waldbauliche Eingriffsstärke wirkte sich lediglich bei *F. sylvatica* und *T. heterophylla* zuwachsfördernd aus, was für eine erhöhte Reaktionsfähigkeit dieser Baumarten auf Freistellungen im mittleren bis höheren Alter (47 Jahre) spricht. Bei den übrigen Baumarten konnten keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Zuwachsreaktion und der Eingriffsstärke festgestellt werden. Die bereitgestellten, baumartenspezifischen Funktionsparameter, Alter-Wachstumsmodelle (Durchmesser, Höhe), Höhenkurven und Konkurrenz-Zuwachsmodelle können zur Einstufung der Wachstums- und Reaktionspotenziale fremdländischer Baumarten in Nordrhein-Westfalen verwendet werden.

Summary

Title of the paper: *Growth response to competition and release measures of alien tree species in Western Germany*

Deep knowledge of the species-specific response of alien tree species to changes in competition due to silvicultural activities is mostly lacking so far. Based on dendrochronological records (stem disk samples) at various heights along the stem, we analyzed the annual volume increment and growth response to changes in competition of seven alien and two native tree species (*Fagus sylvatica*, *Picea abies*) at experimental tree stands in the Arboretum Burgholz, Wuppertal, in Western Germany. To compute target tree competition, four different competition indices were calculated. Comparisons indicated that none of the tested indices significantly increased the explanatory power for the description of tree growth. Before tree harvest, the 3-year average volume increment of the tree species *Acer rubrum*, *Castanea sativa*, *F. sylvatica* and *Tsuga heterophylla* could be primarily explained by the strength of competition. However, the increment of *Betula maximowicziana* und *P. abies* was triggered by the initial size (total tree volume) of individual target trees. For *Abies grandis*, *Metasequoia glyptostroboides* und *Thuja plicata* a high proportion of the explained variance of the volume growth was due to both, competition and initial tree size. Before the time of crown release, except for *A. grandis*, strong relationships between the volume increment and the strength of competition were found for all species. In total, volume increment was strongly affected by competition for *T. heterophylla* and *F. sylvatica* and moderately for *A. grandis*, *C. sativa*, *T. plicata* and *M. glyptostroboides*, respectively. Little response to competition was found for *A. rubrum*, *B. maximowicziana* and *P. abies*. Growth of dominant *A. rubrum*, *P. abies* and *T. plicata* trees was significantly affected by crown release measures resulting in an increased volume increment after treatment. The remaining tree species only indicated little or no (*T. heterophylla*) growth increase due to release events. Dominated trees of all species showed no response to reduced competition. Increasing forestry impact (intensity of release) promoted volume growth of *F. sylvatica* and *T. heterophylla* indicating a high phenotypic plasticity or responsiveness in the middle to higher age (47 years). No relationships between release intensity and growth recovery were found for the remaining species. We provided species-specific functional coefficients, age growth models (diameter, height), height curves and competition growth models for classifying the growth and response potentials of various alien tree species in Western Germany.

Danksagung

Die Untersuchung ist Teilprojekt des „Fremdländer-Konzeptes Nordrhein-Westfalen“ (Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten im Klimawandel – unter besonderer Berücksichtigung waldbaulicher, nutzungsorientierter und naturschutzrelevanter Aspekte). Die Autoren danken Ulrike Westphal, Andreas Parth und Michael Unger (Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Göttingen) sowie Felix Hackelbörger für die Unterstützung bei der Feldaufnahme und Datenaufbereitung. Besonderer Dank geht an Norbert

Tennhoff (Schwerpunktaufgabe Waldbau und Forstvermehrungsgut, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Arnsberg) und Wolfgang Müller (Regionalforstamt Rhein-Sieg-Erft, Solingen) für die planerisch-logistische Unterstützung in den Versuchsflächen des Arboretums Burgholz sowie Thomas Beisch und Herbert Dautzenberg für die Bereitstellung zusätzlicher Bestandesdaten.

Literaturverzeichnis

- ABETZ, P. (1977): Zuwachsveränderungen in verschiedenen Schafthöhen. *In*: Bundesforschungszentrum für Wald (Hrsg.), Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien 120, 11–23.
- ABRAMS, M. D. (1998): The red maple paradox. *BioScience* 48, 355–364.
- ALLAN, E., et al. (2014): Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111(1), 308–313.
- AMMER, C. (2008): Konkurrenzsteuerung – Anmerkungen zu einer Kernaufgabe des Waldbaus beim Aufbau vielfältiger Wälder. *In*: Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz (MLUV) des Landes Brandenburg und Landesforstanstalt Eberswalde (Hrsg.), Eberswalder Forstliche Schriftenreihe Band 36: Biologische Vielfalt - Lebensversicherung des Waldes, Jahrestagung in Rangsdorf, 24. April 2008, 21–26.
- AMMER, C., B. STIMM und R. MOSANDL (2008): Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology* 28(5), 721–728.
- AMMER, C., C. ZIEGLER und T. KNOKE (2005): Zur Beurteilung von intra- und interspezifischer Konkurrenz von Laubbaumbeständen im Dickungsstadium. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 176, 85–94.
- ANDEREGG, W. R. L., et al. (2015): Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *The New phytologist* 208(3), 674–683.
- ANTOS, J. A., C. N. FILIPESCU und R. W. NEGRAVE (2016): Ecology of western redcedar (*Thuja plicata*): Implications for management of a high-value multiple-use resource. *Forest Ecology and Management* 375, 211–222.
- BACHMANN, M. (1996): Indizes zur Erfassung der Konkurrenz im Bergmischwald - eine Methodenstudie. *In*: Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde (Hrsg.), Beiträge zur Jahrestagung 1996 in Neresheim, 20.-22. Mai 1996, 249–266.
- BACHMANN, M. (1998): Indizes zur Erfassung der Konkurrenz von Einzelbäumen: Methodische Untersuchung in Bergmischwäldern, Frank, München.
- BACHMANN, M., M. KONNERT und A. SCHMIEDINGER (2009): Vielfalt schaffen, Risiko verringern – Gastbaumarten als Alternativen zur Fichte. *LWF Wissen* 63, 22–30.
- BAILLIE, M.G.L. und J. R. PILCHER (1973): A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33(33), 7–14.
- BASCIETTO, M. und G. SCARASCIA-MUGNOZZA (2004): A collection of functions to determine annual tree carbon increment via stem-analysis. *Annals of Forest Science* 61(4), 597–602.
- BAUHUS, J., A. P. VAN WINDEN und A. B. NICOTRA (2004): Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Canadian Journal of Forest Research* 34(3), 686–694.
- BECKER, A. (2009): Wie es zum Anbau der fremdländischen Baumarten in Burgholz kam. *In*: Landesbetrieb Wald und Holz NRW (Hrsg.), Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels, 2009. Aufl., Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster, 13–16.
- BEDBUR, I., U. MATTHES und W. KONOLD (2010): Pionierbaumarten – Chancen, Verbreitung und Potenziale im Klimawandel in Rheinland-Pfalz. *Forst und Holz* 65(7/8), 20–27.
- BOLTE, A., C. AMMER, M. LÖF, P. MADSEN, G.-J. NABUURS, P. SCHALL, P. SPATHELF und J. ROCK (2009): Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24(6), 473–482.
- BRODIE, L. C. und C. A. HARRINGTON (2010): Response of western redcedar to release and fertilization in a mixed-species stand. *In*: Harrington, C. A. (Hrsg.), A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828, Portland, 139–144.
- BRYNDUM, H. (1987): Buchen-Durchforstungsversuche in Dänemark. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 158, 115–122.

- BUNN, A. G. (2008): A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26(2), 115–124.
- BURNHAM, K. P. und D. R. ANDERSON (2010): Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. 2. Aufl., Springer, New York, NY.
- BURNS, R. M. und B. H. HONKALA (Hrsg.) (1990a): Silvics of North America: Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- CALLAWAY, R. M., S. C. PENNINGS und C. L. RICHARDS (2003): Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84(5), 1115–1128.
- CARMEAN, W. H. (1972): Site Index Curves for Upland Oaks in the Central States. *Forest Science* 18(2), 109–120.
- CARNWATH, G. C., C. R. NELSON und S. ZHOU (2016): The effect of competition on responses to drought and interannual climate variability of a dominant conifer tree of western North America. *Journal of Ecology* 104(5), 1421–1431.
- CHRISTY, E. J. (1986): Effect of root competition and shading on growth of suppressed western hemlock (*Tsuga heterophylla*). *Vegetatio* 65(1), 21–28.
- CIAIS, P., et al. (2005): Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437(7058), 529–533.
- CRAWLEY, M. J. (2013): The R book. 2. Aufl., Wiley, Chichester.
- DEISENHOFER, F. (2010): Western redcedar (*Thuja plicata*) advanced regeneration response to variable retention harvesting in southwest Washington. In: Harrington, C. A. (Hrsg.), A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828, Portland, 157.
- DELAGRANGE, S., C. MESSIER, M. J. LECHOWICZ und P. DIZENGREMEL (2004): Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24(7), 775–784.
- DEVINE, W. D. und C. A. HARRINGTON (2009): Western redcedar response to precommercial thinning and fertilization through 25 years posttreatment. *Canadian Journal of Forest Research* 39(3), 619–628.
- DORMANN, C. F. und I. KÜHN (2012): Angewandte Statistik für die biologischen Wissenschaften. Helmholtz Zentrum für Umweltforschung-UFZ.
- DWD (2015): Deutscher Wetterdienst: Wetter und Klima aus einer Hand. URL: <http://www.dwd.de/>; ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations_germany/climate/. (abgerufen am: 10.6.2015).
- DYER, M. E. und R. L. BAILEY (1987): A Test of Six Methods for Estimating True Heights from Stem Analysis Data. *Forest Science* 33(1), 3–13.
- ECKER, H., U. GERHOLD, J. KLEMENT, M. KLUG, T. RÜHMER, J. SCHANTL und P. STRALLHOFFER (2006): Edelkastanie. Waldbaum und Obstgehölz. Sorten, Anbau, Pflege, Pflanzenschutz, Verarbeitung, Zoppelberg Buchverlag, Ehrenhausen.
- ECKSTEIN, D. und J. BAUCH (1969): Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 88(1), 230–250.
- ELLIOTT, K. J. und J. M. VOSE (1995): Evaluation of the Competitive Environment for White Pine (*Pinus strobus* L.) Seedlings Planted on Prescribed Burn Sites in the Southern Appalachians. *Forest Science* 41(3), 513–530.
- EQUIZA, M. A., M. E. DAY und R. JAGELS (2006): Physiological responses of three deciduous conifers (*Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium distichum* and *Larix laricina*) to continuous light: adaptive implications for the early Tertiary polar summer. *Tree Physiology* 26(3), 353–364.
- ERDMANN, G. G., R. M. PETERSON JR. und R. R. OBERG (1985): Crown releasing of red maple poles to shorten high-quality sawlog rotations. *Canadian Journal of Forest Research* 15(4), 694–700.
- FERGUSON, D. E. und D. L. ADAMS (1980): Response of Advance Grand Fir Regeneration to Overstory Removal in Northern Idaho. *Forest Science* 26(4), 537–545.
- FERGUSON, D. E., A. R. STAGE und R. J. BOYD (1986): Predicting Regeneration in the Grand Fir-Cedar-Hemlock Ecosystem of the Northern Rocky Mountains. *Forest Science* 32(1), 1–39.
- FONTI, P., P. CHERUBINI, A. RIGLING, P. WEBER und G. BIGING (2006): Tree rings show competition dynamics in abandoned *Castanea sativa* coppices after land-use changes. *Journal of Vegetation Science* 17(1), 103–112.
- FORRESTER, D. I. (2014): The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312, 282–292.
- FRELABA (2016): FREmdLAendischeBaumArten: Datenbanksystem zur Verwaltung fremdländischer Baumarten im Auftrag des Landesbetriebes Wald und Holz NRW, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Arnsberg.

- GUERICKE, M. (2002): Untersuchungen zur Wuchsdynamik der Buche. Waldwachstumskundliche Beobachtungen und waldbauliche Konsequenzen auf Grundlage langfristig beobachteter Durchforstungsversuche. Forst und Holz 57, 331–337.
- HARRINGTON, C. A. und W. D. DEVINE (2011): Stand development following precommercial thinning and fertilization treatments in a western redcedar (*Thuja plicata*) dominated forest. Canadian Journal of Forest Research 41(1), 151–164.
- HARRINGTON, C. A. und C. A. WIERMAN (1990): Growth and foliar nutrient response to fertilization and precommercial thinning in a coastal western red cedar stand. Canadian Journal of Forest Research 20(6), 764–773.
- HART, J. L., M. L. BUCHANAN, S. L. CLARK und S. J. TORREANO (2012): Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum*. Forest Ecology and Management 282, 124–132.
- HEGYI, F. (1974): A simulation model for managing Jack-pine stands. In: Fries, J. (Hrsg.), Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden, 74–90.
- HEIN, S., A. EHRLING, A. WIELAND und M. HÜTTINGER (2013): Zur Wachstumssteuerung der Edelkastanie. FVA-einblick 3, 11–13.
- HEIN, S., T. B. JAUMANN und U. KOHNLE (2014): Zum Höhenwachstum von *Abies grandis* in Baden-Württemberg. AFZ-DerWald 69(3), 16–17.
- HOFFMANN, N., B. LEDER und T. VOR (2015): Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrheinwestfälischen Standort unter Klimaaspekten. Forstarchiv 86, 123–138.
- HOFFMANN, N., P. SCHALL, C. AMMER, B. LEDER und T. VOR (2018): Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany. Agricultural and Forest Meteorology 256–257, 431–444.
- HOLMES, M. J. und D. D. REED (1991): Competition indices for mixed species northern hardwoods. Forest Science 37(5), 1338–1349.
- HÖWLER, K., P. ANNIGHÖFER, C. AMMER und D. SEIDEL (2017): Competition improves quality-related external stem characteristics of *Fagus sylvatica*. Canadian Journal of Forest Research 47(12), 1603–1613.
- JOHANN, K. (1982): Der “A-Wert” – ein objektiver Parameter zur Bestimmung der Freistellungsstärke von Zentralbaumen. In: Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde (Hrsg.), Beiträge zur Jahrestagung 1982 in Weibersbrunn, 1982, 146–158.
- KLINKA, K. und D. BRISCO (2009): Silvics and silviculture of coastal western redcedar: a literature review. SPEC. REP. SER. 11, Victoria, B.C. URL: www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/Srs/Srs11.htm. (abgerufen am: 7.6.2017).
- KRAFT, G. (1884): Beiträge zur Lehre: Von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben, Klindworth, Hannover.
- KRAMER, H. (1978): Der Bowmont-Durchforstungsversuch. Ein Beitrag zur Diskussion über Fichtendurchforstung. Forstw. Cbl. (Forstwissenschaftliches Centralblatt) 97, 131–141.
- LAPPI, J. (2006): Smooth height/age curves from stem analysis with linear programming. Silva Fennica 40(2), 291–301.
- LEDER, B. (2014): Die AG Gastbaumarten im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten. <http://www.waldwissen.net>. (abgerufen am: 18.4.2018).
- LEDER, B. und N. TENNHOF (2014): Kurzportrait Lindenblättrige Birke (*Betula maximowicziana*). <http://www.waldwissen.net>. (abgerufen am: 18.4.2018).
- LOCKOW, K.-W. (2002): Ergebnisse der Anbauversuche mit amerikanischen und japanischen Baumarten. In: Landesforstanstalt Eberswalde (Hrsg.), Ausländische Baumarten in Brandenburgs Wäldern, Ministerium für Landwirtschaft, Umweltschutz und Raumordnung des Landes Brandenburg; Landesforstanstalt Eberswalde, Potsdam, Eberswalde, 41–101.
- LÖLF NRW (1986): Merkblätter über fremdländische Baumarten, Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen, Recklinghausen.
- MACHADO, S. D. A., L. C. R. DA SILVA, M. A. FIGURA, S. J. TÉO und R. G. M. NASCIMENTO (2010): Comparison of methods for estimating heights from complete stem analysis data for *Pinus taeda*. Ciência Florestal 20(1), 45–55.
- MAILLY, D. und J. P. KIMMINS (1997): Growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings along a light gradient: Resource allocation and morphological acclimation. Canadian Journal of Botany 75(9), 1424–1435.
- MÄKINEN, H. (1997): Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families. Silva Fennica 31(1), 43–52.

- MÄKINEN, H., P. NÖJD und A. ISOMÄKI (2002): Radial, Height and Volume Increment Variation in *Picea abies* (L.) Karst. Stands with Varying Thinning Intensities. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17(4), 304–316.
- MARTIN, G. L. und A. R. EK (1984): A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science* 30(3), 731–743.
- METTENDORF, B. (2016): Eingeführte Baumarten als Alternative zur Esche. *AFZ-DerWald* 81(8), 13–17.
- METZ, J., D. SEIDEL, P. SCHALL, D. SCHEFFER, E.-D. SCHULZE und C. AMMER (2013): Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management* 310, 275–288.
- MITCHELL, A. K. und J. T. ARNOTT (1995): Effects of shade on the morphology and physiology of amabilis fir and western hemlock seedlings. *New Forests* 10, 79–98.
- MOSANDL, R., H. KATEB und J. ECKER (1991): Untersuchungen zur Behandlung von jungen Eichenbeständen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 110(1), 358–370.
- MUGASHA, A. G. (1989): Evaluation of simple competition indices for the prediction of volume increment of young jack pine and trembling aspen trees. *Forest Ecology and Management* 26(3), 227–235.
- NICKEL, M., H.-J. KLEMMT und H. PRETZSCH (2007): Durchforstungsreaktionen der Buche. *AFZ-DerWald* 62(13), 676–679.
- NIINEMETS, Ü. und F. VALLADARES (2006): Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs* 76(4), 521–547.
- OHNO, Y., K. UMEKI, K. TERAZAWA, M. YASAKA, I. WATANABE und M. TAKIYA (2010): Competition as a predisposing factor of crown dieback in a secondary forest of *Betula maximowicziana* in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Forest Research* 15(3), 161–168.
- OTTO, H. J. (1993): Fremdländische Baumarten in der Waldbauplanung - dargestellt am Beispiel der niedersächsischen Landesforstverwaltung. *Forst und Holz* 48(16), 454–456.
- PACKEE, E. C. (1990): *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., Western Hemlock. In: Burns, R. M. und B. H. Honkala (Hrsg.), *Silvics of North America: Volume 1, Conifers*. Agriculture Handbook 654, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., 613–622.
- PELTOLA, H., J. MIINA, I. ROUVINEN und S. KELLOMÄKI (2002): Effect of early thinning on the diameter growth distribution along the stem of Scots pine. *Silva Fennica* 36(4), 813–825.
- PRACIAK, A., N. PASIECZNIK, D. SHEIL, M. VAN HEIST, M. SASSEN, C. S. CORREIA, C. DIXON, G. FYSON, K. RUSHFORD und C. TEELING (2013): *The CABI encyclopedia of forest trees*, CABI, Wallingford.
- PRETZSCH, H. (2009): *Forest dynamics, growth and yield: From measurement to model*, Springer, Berlin, London.
- PRETZSCH, H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management* 327, 251–264.
- PSZWARO, J. L., A. W. D'AMATO, T. E. BURK, M. B. RUSSELL, B. J. PALIK und T. F. STRONG (2016): Analysis of stand basal area development of thinned and unthinned *Acer rubrum* forests in the upper Great Lakes region, USA. *Canadian Journal of Forest Research* 46(5), 645–655.
- R CORE TEAM (2016): *R: A language and environment for statistical computing*: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REIF, A., U. BRUCKER, R. KRATZER, A. SCHMIEDINGER und J. BAUHUS (2009): *Waldbau und Baumartenwahl in Zeiten des Klimawandels aus Sicht des Naturschutzes: Abschlussbericht eines F+E-Vorhabens im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz*, FKZ 3508 84 0200.
- RINN, F. (2005): *TSAP-Win™ - Time series analysis and presentation for Dendrochronology and related applications: User reference*. Heidelberg.
- RINN, F. (2006): *Lignovision™- Scanning of wood and tree-ring recognition: User reference*. Heidelberg.
- RINN, F. (2015): *Crossdating und Standardisierung von Zeitreihen*. Mündliche Mitteilung am 25.11.2015.
- RÖHRIG, E., N. BARTSCH, B. V. LÜPKE und A. DENGLER (2006): *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. 7. Aufl., UTB, Stuttgart.
- ROLOFF, A., P. SCHÜTT, U. M. LANG und B. STIMM (Hrsg.) (2011): *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie*, Wiley-VCH, Weinheim.
- RUETZ, W. (2011): *Abies grandis*. In: Roloff, A., P. Schütt, U. M. Lang und B. Stimm (Hrsg.), *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie*, Wiley-VCH, Weinheim, 1–10.
- SCHENCK, C. A. (1939): *Fremdländische Wald- und Parkbäume*: Bd. 3: Die Laubhölzer. Ein Buch für alle Forstwirte und Dendrologen, Parey, Berlin.

- SCHMIDT, A. (1968): Der rechnerische Ausgleich von Bestandeshöhenkurven. Forstwissenschaftliches Centralblatt 86(6), 370–382.
- SCHÖLCH, M., W. AHRENHÖVEL, N. FRISCHBIER, B. LEDER, B. METTENDORF, A. SCHMIEDINGER, B. STIMM, T. VOR und G. AAS (2010): Anbauerfahrungen mit fremdländischen Baumarten bündeln – ein Beitrag zur richtigen Baumartenwahl. Forst und Holz 65(3), 22–26.
- SCHULTE, U. (2009): Der Wuchsraum Burgholz. In: Landesbetrieb Wald und Holz NRW (Hrsg.), Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels, 2009. Aufl., Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster, 22–23.
- SEIDEL, D., N. HOFFMANN, M. EHBRECHT, J. JUCHHEIM und C. AMMER (2015): How neighborhood affects tree diameter increment – New insights from terrestrial laser scanning and some methodical considerations. Forest Ecology and Management 336, 119–128.
- SEIDEL, K. W. (1980): Diameter and height growth of suppressed grand fir saplings after overstory removal: US Department of Agriculture, Forest Service Research Paper, PNW-RP-275, 1–16.
- SHEN, Z. (2011): *Metasequoia glyptostroboides*. In: Roloff, A., P. Schütt, U. M. Lang und B. Stimm (Hrsg.), Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie, Wiley-VCH, Weinheim, 1–10.
- SIMARD, S. W. und D. L. SACHS (2004): Assessment of interspecific competition using relative height and distance indices in an age sequence of seral interior cedar–hemlock forests in British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 34(6), 1228–1240.
- SIMARD, S. W. und B. J. ZIMONICK (2005): Neighborhood size effects on mortality, growth and crown morphology of paper birch. Forest Ecology and Management 214(1–3), 251–265.
- SOHN, J. A., M. KOHLER, A. GESSLER und J. BAUHUS (2012): Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). Tree Physiology 32, 1199–1213.
- SOHN, J. A., T. GEBHARDT, C. AMMER, J. BAUHUS, K.-H. HÄBERLE, R. MATYSSEK und T. E.E. GRAMS (2013): Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). Forest Ecology and Management 308, 188–197.
- SPELLMANN, H., M. GEB, J. NAGEL, R. NAGEL und M. SCHMIDT (2011): Verwendungsorientierte Managementstrategien für Buchen-Küstentannen-Mischbestände. LWF Wissen 66, 63–73.
- STAN, A. B. und L. D. DANIELS (2010): Growth releases of three shade-tolerant species following canopy gap formation in old-growth forests. Journal of Vegetation Science 21(1), 74–87.
- STEPHAN, B. R. und M. LIESEBACH (2011): *Betula maximowicziana*. In: Roloff, A., P. Schütt, U. M. Lang und B. Stimm (Hrsg.), Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie, Wiley-VCH, Weinheim, 1–12.
- STRONG, T. F., A. E. HUBBELL, A. H. WEISE und G. G. ERDMANN (2006): Effects of crown release on growth and quality of even-aged red maple stands. Northern Journal of Applied Forestry 23(4), 229–233.
- SUANJAK, M. (2008): Moosvegetation auf Totholz im Nationalpark Gesäuse. Bericht im Auftrag der Nationalpark Gesäuse GmbH, Nestelbach bei Graz.
- TASSISA, G. und H. E. BURKHART (1997): Modeling thinning effects on ring width distribution in loblolly pine (*Pinus taeda*). Canadian Journal of Forest Research 27(8), 1291–1301.
- UTSCHIG, H. (2000): Wachstum vorherrschender Buchen in Abhängigkeit von Standort und Behandlung. Forst und Holz 55, 44–50.
- UTSCHIG, H. und H. PRETZSCH (2001): Der Eichen-Durchforstungsversuch Waldleiningen 88. Auswirkungen unterschiedlicher Eingriffsstärken nach 65 Jahren Beobachtung. Forstw. Cbl. (Forstwissenschaftliches Centralblatt) 120, 90–113.
- VAN DE PEER, T., K. VERHEYEN, V. KINT, E. VAN CLEEMPUT und B. MUYS (2017): Plasticity of tree architecture through interspecific and intraspecific competition in a young experimental plantation. Forest Ecology and Management 385, 1–9.
- VANN, D. R. (2005): Physiological Ecology of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. In: LePage, B. A., C. J. Williams und H. Yang (Hrsg.), The geobiology and ecology of *Metasequoia*, Springer, Dordrecht, 305–330.
- VOR, T., H. SPELLMANN, A. BOLTE und C. AMMER (Hrsg.) (2015): Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten: Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung, Universitätsverlag Göttingen, Göttingen.
- WALD UND HOLZ NRW (2013): Anbaubücher des Forstbetriebsbezirkes Burgholz. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Arnsberg.

- WALTERS, R. S. und H. W. YAWNEY (1990): *Acer rubrum* L., Red Maple. In: Burns, R. M. und B. H. Honkala (Hrsg.), Silvics of North America: Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., 60–69.
- WANG, D.-H., S.-C. TANG, H.-C. HSIEH, C.-H. CHUNG und C.-Y. LIN (2012): Distance-dependent competition measures for individual tree growth on a Taiwan plantation in the Liuguei area. *Taiwan J For Sci* 27(3), 215–227.
- WILLIAMS, C. J. (2005): Ecological Characteristics of *Metasequoia glyptostroboides*. In: LePage, B. A., C. J. Williams und H. Yang (Hrsg.), The geobiology and ecology of *Metasequoia*, Springer, Dordrecht, 285–302.
- WOZNIEWSKI, R. und M. DIEKMANN (2009): Die Moosvegetation auf Fichtentotholz nach Windwurf. *Forstarchiv* 80(5), 173–180.
- ZLATANOV, T., P. SCHLEPPI, I. VELICHKOV, G. HINKOV, M. GEORGIEVA, O. EGGERTSSON, M. ZLATANOVA und H. VACIK (2013): Structural diversity of abandoned chestnut (*Castanea sativa* Mill.) dominated forests: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 291, 326–335.

5

5 DISKUSSION

Mischbestand mit *Cryptomeria japonica*
im Arboretum Burgholz (2014)

Die Eignung eingeführter Baumarten unter künftig geänderten Klimabedingungen ist aufgrund der beobachteten Produktionsrückgänge heimischer Arten in Deutschland und europaweit von besonderem forstlichen Interesse. Die Erweiterung der vorhandenen Baumpalette kann insbesondere in Zeiten unsicherer Klimaprognosen dazu beitragen die Stabilität und Vitalität von Waldbeständen zu erhöhen und die klimabedingten Risiken zu verteilen. In der vorliegenden Studie wurde aus diesem Grund ein breitgefächelter Pool nicht heimischer Baumarten aus unterschiedlichen pflanzengeographischen Regionen der Erde (Abb. 2.1) untersucht, die aufgrund ihrer weiten ökologischen Amplituden (Abb. 5.3) oder physiologisch-morphologischen Eigenschaften eine hohe Anpassungsfähigkeit oder Angepasstheit erwarten lassen. Um den Einfluss des Standortes (pedologische und klimatische Bedingungen) vergleichbar zu halten, wurden die Untersuchungen in Versuchsbeständen eines einheitlichen Wuchsgebietes (Arboretum Burgholz) mit mittleren Standortbedingungen durchgeführt. Mithilfe der retrospektiven Zuwachsanalysen konnten deutliche spezifische Unterschiede zwischen den eingeführten Baumarten sowie im Vergleich mit den heimischen Referenzbaumarten hinsichtlich

ihrer Klimasensitivität, Trockenstresstoleranz und waldbaulichen Steuerbarkeit herausgestellt werden.

In dieser abschließenden Diskussion werden sämtliche behandelten Aspekte zur Einstufung der klimatischen Anbaueignung an mittleren Standorten zusammengeführt und die Hauptergebnisse baumartenübergreifend mit weiteren Studien verglichen. Weiterhin werden die verwendete Datenbasis sowie die angewandten Methoden kritisch beleuchtet und die klimatischen Wachstumsfaktoren und Stresstoleranzen unter Berücksichtigung baumartenspezifischer Merkmale gezielt behandelt. Zusammenfassend möchte ich ein abschließendes Fazit geben.

5.1 Klimatische Anbaueignung eingeführter Baumarten

Die Ergebnisse der Untersuchungen verdeutlichen, dass bezüglich der Klimasensitivität, Trockenstresstoleranz sowie dem Konkurrenzverhalten keine konstante Über- oder Unterlegenheit einzelner Baumarten gegenüber anderen Arten gegeben ist. Daher schlage ich für die gesamtgesellschaftliche Bewertung der Anbaueignung die Integration verschiedener Beurteilungskriterien vor, die entsprechend ihrer Relevanz für die klimatische Anbauwürdigkeit hierarchisch gewichtet werden (Tab. 5.1).

Aufgrund der Unsicherheiten der Klimaprojektionen und zunehmenden Klimavariabilität in den gemäßigten Breiten (IPCC 2013), sind dabei im Sinne einer breitgefächerten Risikoverteilung insbesondere solche Baumarten zu fördern, die gegenüber vielfältige Klimafaktoren und deren Zusammenwirken wenig anfällig sind. Die „**multiple Klimasensitivität**“ wurde demnach als Kriterium höchster Priorität zur Einstufung der Anbaueignung bewertet und beschreibt die Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen unter Berücksichtigung additiver Effekte unterschiedlicher Klimavariablen auf den Zuwachs (Tab. 5.1). Bei Berücksichtigung einzelner spezifischer Klimafaktoren („**spezifische Klimasensitivität**“) wurde aufgrund ihrer abnehmenden Bedeutung für die baumphysiologische Aktivität (und somit für die Steuerung von Wachstumsprozessen, z. B. Hinckley & Lassoie 1981) die Sensitivität gegenüber der Wasserverfügbarkeit, Temperatur/Hitze und Frost mit abnehmender Relevanz beurteilt. Unter der als wahrscheinlich eingestuften Annahme, dass witterungsbedingte Extremereignisse wie Hitzewellen und Trockenperioden in Häufigkeit, Intensität und Dauer zunehmen werden (IPCC 2013), ist auch die Toleranz gegenüber spezifischen Extremereignissen (*Resistenz*, *Erholung*, *Resilienz*) ein bedeutendes Bewertungskriterium für die Anbauwürdigkeit. Hier habe ich mich auf die „**Trockenstresstoleranz**“ konzentriert. Dabei wurde das direkte Widerstandsvermögen (*Resistenz*) im Trockenjahr gegenüber dem Erholungspotenzial und der daraus schließenden *Resilienz* höher gewichtet (Näheres siehe 5.3), da für besonders resistente Arten geringerer Bedarf besteht, sich von den Stressereignissen zu erholen (Kunz *et al.* 2018). Eine hohe Stabilität gegenüber häufiger Trockenheit unterschiedlichen Ausmaßes kann Aufschlüsse über die Plastizität der baumartenspezifischen Trockenstressreaktionen geben. Zusammen mit der *mittleren Sensitivität* lassen sich somit die Anpassungsfähigkeit gegenüber variierenden Witterungsextremen und

Umweltbedingungen ableiten und Aussagen über die „**Zuwachsstabilität**“ treffen. Weiterhin ist die generelle „**Wuchsleistung**“ mit der erzielbaren Massen- und Wertleistung ein entscheidendes Kriterium zur Einstufung der Anbaueignung. Insofern die Zuwachseleistungen auch in klimatisch-bedingten Stressjahren über jene der Vergleichsbaumarten liegen und dabei keine Vitalitätsrückgänge zu beobachten sind, ist von einer erhöhten Produktivität (Massenleistung) auszugehen. Lassen sich dabei hohe Wertleistungen (z. B. hohe Schnittholzausbeute und Holzqualität) erzielen, können Absatzchancen erhöht werden. Schließlich kann die Reaktionsfähigkeit auf die Veränderung der Konkurrenzsituation („**Waldbauliche Steuerbarkeit**“) zur Bewertung der Reaktionspotenziale auf waldbauliche Eingriffe verwendet werden, um stressbedingte Zuwachsverluste aktiv über Pflegemaßnahmen zu kompensieren.

Tab. 5.1: Kriterien und Gewichtung zur Einstufung der klimatischen Anbaueignung

Bewertungskriterien der klimatischen Anbaueignung	Gewichtung	
Multiple Klimasensitivität¹	1,0	
Spezifische Klimasensitivität²	0,9	
Wasserverfügbarkeit	0,45	
Temperatur/Hitze	0,30	
Frost	0,15	
Trockenstresstoleranz³	0,8	
<i>Resistenz</i>	0,60	
<i>Erholung/Resilienz</i>	0,20	
Zuwachsstabilität	0,7	
Variationskoeffizient ⁴	0,35	
<i>mittlere Sensitivität</i>	0,35	
Wuchsleistung	0,6	
Massenleistung	0,30	
Wertleistung	0,30	
Waldbauliche Steuerbarkeit	0,5	
		Klimatische Anbaueignung

abnehmende Wichtigkeit

¹ Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber multiplen Klimafaktoren

² Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber einzelnen Klimafaktoren

³ Mittlere Toleranz gegenüber spezifischen Extremereignissen (2003, 2006, 2010/11)

⁴ Variationskoeffizient der Trockenstressreaktionen unterschiedlicher Extremereignisse

Sämtliche Einstufungen beziehen sich primär auf die Zuwachsmuster des Volumenzuwachses (VI_{TS}), die die Reaktionsfähigkeit der Bäume am genauesten repräsentieren. Die Bewertungen der Massen- und Wertleistung beschränken sich auf die für die untersuchten Bäume ermittelten durchschnittlichen Zuwachswerte und die Schaftformigkeit (Abb. 3.a1, a2, a5) sowie ergänzend auf die Literaturwerte (Tab. 2.a1). Im Folgenden wird die klimatische Anbaueignung der Untersuchungsbaumarten entsprechend der Kriterien auf Grundlage der Ergebnisse in hierarchischer Abfolge beschrieben und mit den Befunden anderer Studien verglichen:

Unter allen Untersuchungsbaumarten zeigt *Castanea sativa* die insgesamt geringste Klimasensitivität, ausgedrückt durch die (in Häufigkeit und Ausprägung) geringsten Klima-Zuwachsbeziehungen, die sich auf kurze Perioden im Sommer und Winter beschränken. Trockenstress wirkt sich verhältnismäßig gering auf das Wachstum aus, wobei Trockenjahre unterschiedlichen

Ausmaßes (Eintrittszeitpunkt und Dauer) zu vergleichbaren und geringen Zuwachseinbußen führen, die die Klimaplastizität der Baumart am Untersuchungsstandort unterstreichen. Aus der Vielzahl sehr unterschiedlicher Studien (z. B. klimatische Verbreitungsmodelle [z. B. Kölling 2007; Thurm *et al.* 2018], dendroökologische [z. B. Uhl 2017] und ökophysiologische Studien [z. B. Barthold *et al.* 2004; Conedera *et al.* 2010; Gomes-Laranjo *et al.* 2012] sowie Expertenschätzungen [z. B. Niinemets & Valladares 2006]) zeigt sich eine eher differenzierte Klassifizierung der Trockenstresstoleranz, die von wenig tolerant bis tolerant reicht. Eine erhöhte Anfälligkeit für Dürrestress wurde dabei insbesondere an Extremstandorten, so z. B. flachgründigen Standorten oder Böden mit schlechter Wasserspeicherkapazität, beobachtet, die als Folge der außergewöhnlichen Sommerdürre 2003 zu Wachstumsreduktionen und Welkesymptomen geführt haben und eine Prädisposition gegenüber dem Erreger des Kastanienrindenkrebses sowie der Tintenkrankheit hervorgerufen hat (Barthold *et al.* 2004; Conedera *et al.* 2010). Thurm & Heitz (2018) bestätigen in ihren für Deutschland durchgeführten Vorkommens- und Wachstumsmodellierungen die wachstumsfördernde Wirkung einer generell guten Wasserversorgung sowie die hohe Wärmetoleranz der Baumart, wobei für weite Teile Nordrhein-Westfalens einschließlich des Untersuchungsgebietes eine gute bis sehr gute klimatischen Anbaueignung postuliert wird. Entsprechend ihrer deutlich anisohydrischen Eigenschaft ist *C. sativa* in Lage lebensnotwendige Funktionen auch in Situationen physiologischen Stresses aufrecht zu erhalten (Gomes-Laranjo *et al.* 2012). Ein weiterer Faktor für die generell hohe Trockenresistenz ist das tiefreichende Wurzelsystem der Edelkastanie, das eine effiziente Wasseraufnahme aus tieferen Bodenschichten ermöglicht (Gomes-Laranjo *et al.* 2012; Brundke *et al.* 2018). Aufgrund unzureichender Schutzmechanismen (z. B. Regulierung der Spaltöffnungen, frühzeitiger Blattabwurf) gegen übermäßigen Wasserverlust bei extrem heißen und trockenen Verhältnissen, ist sie an Extremstandorten jedoch anfällig gegenüber Dürrestress (Barthold *et al.* 2004; Roloff & Grundmann 2008; Conedera *et al.* 2010). Ihrer erhöhten Abholzigkeit steht die für Laubbaumarten enorme Zuwachsleistung insbesondere in der Jugendphase gegenüber, die die ertragreiche Produktion von dauerhaftem Wertholz ermöglicht (Brundke *et al.* 2018). Angesichts ihres mesophilen Charakters (Bottacci 1998) sowie ihrer in dieser Studie beobachteten geringen Klimasensitivität, hohen Trockenstresstoleranz und hohen Ertragsleistungen insbesondere im juvenilen Stadium ist die klimatische Anbaueignung von *C. sativa* für mittlere Standorte auch bei kritischen Klimakonstellationen und variablen Klimaverhältnissen als hoch einzustufen. Dabei kann die Edelkastanie von ihrer Wärmetoleranz und -präferenz unter künftig wärmeren Klimabedingungen profitieren.

Unter den analysierten Nadelbaumarten lässt sich *Thuja plicata* als die am wenigsten klimaanfällige Art charakterisieren. Aus den insgesamt schwächeren Klima-Zuwachskorrelationen im Vergleich zu den übrigen Baumarten lassen sich primär positive Effekte von hohen Temperaturen bzw. einem hohen Wasserdampfsättigungsdefizit des vorhergehenden Jahres auf den laufenden Zuwachs ableiten, wohingegen die Wasserverfügbarkeit von geringerer Bedeutung ist. Demnach wirkt sich Trockenstress eher mäßig bis gering auf das Wachstum aus, wobei die ausgesprochen hohe Plastizität der Trockenstressreaktionen auf ein reduziertes waldbauliches

Risiko gegenüber sich wiederholender Trockenheit unterschiedlichen Ausmaßes schließen lässt. In Übereinstimmung mit Antos *et al.* (2016) wird *T. plicata* als allgemein stresstolerante Baumart beschrieben, die sowohl auf produktiven als auch armen Standorten mit widrigen Bedingungen wächst und eine hohe Resistenz gegenüber Sommertrockenheit aufweist (Grossnickle & Russell 2010). Demnach ist sie in einer weiten ökologischen Amplitude aufzufinden, wobei sie eine hohe Abundanz auf feuchten und auch nährstoffarmen Standorten aufweist (Minore 1990; Vor 2015), was mit den Bedingungen des Untersuchungsgebietes übereinstimmt. Die geringe Klimasensitivität lässt sich somit zum einen über die generelle Stresstoleranz und zum anderen über für *T. plicata* günstige Standortbedingungen des Untersuchungsgebietes begründen. Neben ihren außerordentlichen Zuwachspotenzialen (insb. Grundflächenzuwachs, Abb. 4.2.2) und ihrer ausgesprochenen Schattentoleranz (z. B. Klinka & Brisco 2009), scheint *T. plicata* auch im mittleren Alter Potenziale zur Reaktionsfähigkeit auf wachstumsfördernde Maßnahmen zu besitzen (Tab. 4.4.6, z. B. Harrington & Wierman 1990; Deisenhofer 2010; Brodie & Harrington 2010). Diese fördernde Wirkung konnte in der vorliegenden Untersuchung (höhere Zuwächse nach der Freistellungsmaßnahme) jedoch nicht direkt mit der durchgeführten Durchforstungsstärke verknüpft werden (Abb. 4.4.7), so dass die hohe waldbauliche Steuerbarkeit nicht eindeutig bestätigt werden kann. Aufgrund der geringen Klimasensitivität und interannuellen Wachstumsvariationen (*mittlere Sensitivität*), hohen Plastizität in der Trockenstresstoleranz, hohen (Standort-)Anpassungsfähigkeit mit Präferenz zu feuchten und armen Standorten, hohen Massenleistung und der potenziell erhöhten waldbaulichen Steuerbarkeit, lässt sich die klimatische Anbaueignung von *T. plicata* für mittlere Standorte in Nordrhein-Westfalen als hoch einstufen.

Betula maximowicziana zeichnet sich durch ihre allgemein geringe Empfindlichkeit gegenüber unterschiedlichen Klimafaktoren aus und zeigt eine überdurchschnittliche Resistenz gegenüber der Sommerdürre 2003. Unter der Annahme, dass sich derartige langanhaltende, aride Sommerverhältnisse akkumulieren werden (Beniston 2004; Beniston *et al.* 2007), kann die Baumart von der negativen Korrelation zwischen dem Baumzuwachs und der Höhe der August-Niederschläge und folglich von ihrem geringeren Wasserbedarf im Sommer profitieren. Gleichermassen kann die Negativ-Korrelation auch als Indiz für die mehrfach beobachtete Staunässeempfindlichkeit sein (Niinemets & Valladares 2006; Mettendorf 2016), die bei übermäßigem Wasserangebot durch Sauerstoffentzug und gehemmter Wurzelfunktion und somit eingeschränkter Transpiration und Photosynthese verursacht wird (Repo *et al.* 2016). Demnach kann von einer erhöhten Anfälligkeit gegenüber Starkregenereignissen im Sommer ausgegangen werden. Ihrem Charakter als anisohydrische, d. h. wasserverbrauchende, Baumart (Ishii *et al.* 2013) wird *B. maximowicziana* während der anderen analysierten Stressereignisse jedoch eher eingeschränkt gerecht, was sich in der eher mäßigen Trockenresistenz und -resilienz auf aufeinanderfolgende Trockenjahre (2010/11) äußert. Dies ist vermutlich auch der Grund dafür, dass der Pionierbaum allgemein hin als eher trockenstresssensitive Baumart charakterisiert wird (Koike & Sakagami 1985; Ranney *et al.* 1991; Niinemets & Valladares 2006), wohingegen sie innerhalb der Gattung *Betula* als resistente Birkenart gilt (Leder & Tennhoff 2014; Shaw *et al.* 2014). Das früh kulminierende und rasche Wachstum ist nicht nur von ertragskundlicher Bedeutung (z. B.

Abb. 4.1.2), es begünstigt zudem zeitnah entstehendes Alt- und Totholz (Erhöhung der Biodiversität, Bedbur *et al.* 2010). Aus den Ergebnissen lässt sich die mehrfach beobachtete Vollholzigkeit und gute Formigkeit (z. B. Liesebach 2000) zumindest für untere Stammsegmente (2–9 m, Abb. 3.a5) bestätigen, wodurch die Schnittholzausbeute des holztechnologisch wertvollen Kernholzes (Mettendorf 2016) erhöht werden kann. Aufgrund ihrer geringen Klimasensitivität, hohen Resistenz gegenüber langanhaltender Sommerdürre und vorteilhaften Wertholzpotezialen lässt sich für *B. maximowicziana* auch für unterschiedliche Klimaszenarien eine erhöhte klimatische Anbaueignung ableiten. Dabei sollte jedoch das potenzielle Hybridisierungsrisiko mit heimischen Birkenarten berücksichtigt werden, was einem weitreichenden Anbau von *B. maximowicziana* entgegensteht.

Für *Tsuga heterophylla* lässt sich ein eher differenziertes Bild hinsichtlich der klimatischen Zuwachsmuster feststellen. Auf der einen Seite zeigt sie im Vergleich mit den übrigen Baumarten die durchschnittlich höchste Trockenstresstoleranz, was sich in der deutlich höchsten *Resistenz* und zugleich hohen *Resilienz* niederschlägt. Obgleich dabei deutliche Schwankungen in der Stressreaktion zwischen den untersuchten Trockenjahren zu beobachten sind, spricht die vergleichsweise geringe *mittlere Sensitivität* für eine generell geringe Empfindlichkeit gegenüber sich jährlich ändernden Umweltbedingungen. Auf der anderen Seite deuten die starken Klima-Zuwachsbeziehungen in der aktuellen Vegetationsperiode auf eine erhöhte Klimasensitivität von *T. heterophylla* hin. Demnach wird das Wachstum deutlich durch die Wasserverfügbarkeit und ein hohes Dampfdruckdefizit im Juli des laufenden Wuchsjahres begrenzt. Entsprechend ihrer weiten ökologischen Amplitude (Packee 1990), die etwa mit jener von *T. plicata* vergleichbar ist (Abb. 5.3), wird die Hemlocktanne allgemein hin den eher klimatoleranten Baumarten zugeordnet (Ettinger *et al.* 2011). Dennoch wird in Abhängigkeit von dem Bodenwasserhaushalt von einer deutlich abnehmenden Zuwachsleistung auf dauerfrischen über wechselfeuchten zu xerischen Standorten berichtet (LÖLF NRW 1986g; Packee 1990), wobei Dürreereignisse auf trockenen Standorten häufig zum Absterben der Kronenspitzen führen (Packee 1990). Trotz ihrer Sensitivität gegenüber den Klimabedingungen im Juli, zeichnet sich *T. heterophylla* durch ihre enormen Gesamtwuchsleistungen (Tab. 2.a1) und weite gerade, vollholzige Stammabschnitte (2–15 m, Abb. 3.a5) aus. Klimatisch bedingte Wachstumsverluste lassen sich zudem aktiv über eingeleitete Durchforstungsmaßnahmen, die zu signifikant höheren Zuwachsleistungen führen, ausgleichen. Für *T. heterophylla* lässt sich angesichts ihrer hohen Stresstoleranz in spezifischen Trockenjahren, außerordentlichen Zuwachsleistungen und Schaftqualitäten sowie guten waldbaulichen Steuerbarkeit, bei einer jedoch zugleich erhöhten Klimasensitivität eine eher eingeschränkte (gute bis mäßige) klimatische Anbaueignung ableiten.

Metasequoia glyptostroboides zeichnet sich in ihrem dendroökologischen Profil durch ihre erhöhte Sensitivität gegenüber multiple Klimafaktoren aus. Dabei wird das Wachstum primär durch das Aufkommen von Frost im Frühjahr (Januar bis April) begrenzt, was auf eine geringe Frostresistenz und erhöhte Spätfrostgefährdung infolge frühen Austriebs (Burrichter & Schoenwald 1968) hindeutet. Weiterhin wirken sich eine hohe Wasserversorgung in der vorjährigen Vegetationsperiode sowie hohe Temperaturen bzw. ein hohes Dampfdruckdefizit zu Beginn

des Jahres tendenziell positiv auf den Zuwachs aus, was die Präferenz für ein warm-humides Klima in ihrem Heimatgebiet (Abb. 5.3) unterstreicht (Williams 2005; Shen 1994). Bezüglich der *mittleren Sensitivität* und Trockenstresstoleranz nimmt *M. glyptostroboides* unter den analysierten Baumarten sowohl in ihrem Widerstandsvermögen (*Resistenz*) als auch Erholungspotenzial die Mittelstellung ein. Kurzzeitige und intensive Trockenstressbedingungen innerhalb der Vegetationsperiode, wie sie durch das Stressjahr 2006 charakterisiert sind, wirken sich dabei besonders stark auf den Zuwachs aus, was durch die isohydrische Regulierung des Wasserpotenzials (Chen *et al.* 2012; Brodribb *et al.* 2014), d. h. einem früh initiierten Stomataschluss in Zeiten der Wasserknappheit erklärt werden kann (McDowell *et al.* 2008). In dem untersuchten über lange Zeit (Ø 37 Jahre) dichtgehaltenen, unbehandelten Reinbestand konnten, entgegen häufiger Beobachtungen (z. B. Burrichter & Schoenwald 1968; LÖLF NRW 1986e), wenigstens für die mittleren 3–9 m Stammsegmente verhältnismäßig vollholzige und gänzlich gerade Schäfte produziert werden (Abb. 3.a5). Dagegen dürfte die sehr häufig auftretende Spannrückigkeit in den unteren Stammbereichen (Höhensektion 0,5, 1,3 und 3,3 m) die Ausbeute an Brettware deutlich verringern. Das vielfach beobachtete starke Jugendwachstum setzt in dem Untersuchungsbestand verzögert ein (Kulmination des Durchmesserzuwachses nach ca. 20 Jahren), wobei gemeinsam mit *Cryptomeria japonica* und *Abies grandis* die durchschnittlich höchsten Durchmesserzuwächse erzielt werden (Altersklasse 1 und 2). Aufgrund der bis zum Untersuchungszeitpunkt ausgebliebenen Freistellungsmaßnahmen, lassen sich aus dieser Studie nur sehr eingeschränkte Rückschlüsse auf die waldbauliche Steuerbarkeit von *M. glyptostroboides* ziehen. Die mäßige Konkurrenz-Zuwachsbeziehung lässt demnach eine eher mäßige Reaktionsfähigkeit auf Freistellungen erwarten. Aufgrund der erhöhten Frost- und Spätfrostanfälligkeit, Gebundenheit an warm-humide Klimaverhältnisse, mäßigen Trockenstresstoleranz und eher eingeschränkten Wertholztauglichkeit ist *M. glyptostroboides* als mäßig anbauwürdig einzustufen.

Die hochsensitive *Cryptomeria japonica* zeigt eine deutliche Anfälligkeit für aride, warmtrockene Klimaverhältnisse. Sowohl die starken Klima-Zuwachsbeziehungen als auch die geringe Trockenstressresistenz weisen darauf hin, dass das Wachstum der japanischen Nadelbaumart durch die Wasserverfügbarkeit und ein hohes temperaturabhängiges Wasserdampfsättigungsdefizit in der aktuellen Vegetationsperiode limitiert wird. In Übereinstimmung mit einer ausgesprochen hohen *mittleren Sensitivität* und Variabilität in der Stressreaktion unterschiedlicher Trockenjahre, zeichnet sich *C. japonica* durch ihr ausgesprochen schnelles Reaktionsvermögen aus, was ihrem Charakter als isohydrische Baumart (Kumagai *et al.* 2009) gerecht wird. Demnach besitzt sie die Fähigkeit ihre Spaltöffnungen in frühen Phasen des Wasserstresses zu schließen, um eine übermäßige Transpiration zu vermeiden (McDowell *et al.* 2008). Die nachfolgend erhöhte Kohlenstoffnachfrage und verringerte Holzproduktion führen zu deutlichen Zuwachseinbußen (geringe *Resistenz*) in den Jahren der Trockenheit. Schädigungen lebensnotwendiger Organe (insb. Blattabwurf und Verlust an Feinwurzeln) können jedoch auf diese Weise verringert werden (Pretzsch *et al.* 2013). Aufgrund des geringeren Wasser- und Nährstoffverbrauchs bei Stomataschluss können außerdem die im Wurzelraum in erhöhtem Maße zur Verfügung stehenden Ressourcen in der Nachperiode für Wachstumsprozesse effizienter genutzt werden

(hohe *Erholung*, Pretzsch 2012). Die vielfach beobachtete Trockenstresssensitivität der Baumart (z. B. Schenck 1939a; Schober 1978; Tange *et al.* 2009) kann mit ihrem prinzipiell hohen Wasserbedarf und gleichzeitig ihrer geringen Fähigkeit Wasser aus dem Boden zu transportieren (hoher hydraulischer Widerstand) zusammenhängen (Matsumoto *et al.* 2006). Demnach ist sie an konstant humide Verhältnisse der (sub)montanen Zone (Shen 1999) ohne anhaltende Trockenphasen angepasst und reagiert empfindlich auf Änderungen im Wasserregime. Trotz ihrer hohen Reaktionsfähigkeit sich von Trockenstressbedingungen zu erholen, ist insb. aufgrund der hohen Sensitivität gegenüber aufeinanderfolgender Trockenheit (2010/11) von einem erhöhtem Anbaurisiko von *C. japonica* unter einem zukünftig trockeneren Klima auszugehen. Ihrer außerordentlichen Massenleistung (rasches Jugendwachstum) steht die enorme Abholzigkeit (Abb. 3.a5) gegenüber, die die Ausbeute des ansonsten vielseitig nutzbaren Nadelholzes verringert. Die klimatische Anbaueignung von *C. japonica* ist aufgrund ihrer hohen Anfälligkeit für Trockenstress, hohen Empfindlichkeit gegenüber variablen Umweltbedingungen und einer wertmindernden Schafftformigkeit am Untersuchungsstandort als gering einzustufen.

Acer rubrum zeichnet durch seine starken und komplexen Klima-Zuwachsbeziehungen mit sämtlichen Klimaparametern aus, die auf eine hohe Zuwachssensitivität gegenüber diversen Klimakonstellationen schließen lässt. Dabei stellt sich die Wasserverfügbarkeit im Sommer als deutlich limitierender Faktor heraus, wobei sich hohe Wasserdampfsättigungsdefizite im Juli zusätzlich wuchshemmend auswirken können. Dementsprechend zeigt *A. rubrum* in spezifischen Trockenstressereignissen eine geringe *Resistenz* bei gleichzeitig eher mäßigem Erholungsvermögen. Angesichts der hohen Negativ-Korrelationen zwischen dem Zuwachs und der Anzahl der Frosttage in der Vegetationsruhe bis in den April ist weiterhin von einer erhöhten Frost- und Spätfrostgefährdung auszugehen. Im Umkehrschluss wirken sich warme und milde Winterbedingungen zuwachsfördernd aus. Entsprechend seiner weiten Verbreitung unter einer breiten ökologischen Amplitude (Abb. 5.3) im östlichen Nordamerika, seiner geringen Ressourcenanforderungen und hohen physiologischen und morphologischen Anpassungspotenziale (Abrams 1998; Hart *et al.* 2012), wird *A. rubrum* den klimatoleranten und -plastischen Baumarten zugeordnet (z. B. Walters & Yawney 1990; Pszwaro *et al.* 2016; Teets *et al.* 2018). Diese Zuordnung lässt sich auf Grundlage der Befunde der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigen. Als mögliche Ursachen können der isohydrische Charakter (Thomsen *et al.* 2013) sowie das oberflächennahe Wurzelsystem (Smith & Dudzik 1997) herangezogen werden, die die effiziente Wasseraufnahme und Holzproduktion in physiologischen Stresssituationen verringern. Dennoch deutet die geringe Abholzigkeit (Abb. 3.a5) der eher mäßig wuchskräftige Laubbaumart am Untersuchungsstandort auf ein gute Formigkeit des Schaftholzes hin, dessen Verwertbarkeit aufgrund der weitestgehend negativen Holzeigenschaften allerdings als eher eingeschränkt anzusehen ist. Angesichts seiner komplexen Klimasensitivität, geringen Trockenstresstoleranz, geringeren Zuwachsleistungen im Vergleich zu den anderen Baumarten und den lediglich mäßigen bis schwachen Wertleistungen ist die klimatische Anbaueignung von *A. rubrum* unter den analysierten Baumarten als am geringsten einzustufen.

Die nähere Untersuchung der Klimasensitivität und Trockenstresstoleranz war in dieser Studie aufgrund des geringen klimatischen Informationsgehaltes in den Zuwachschronologien von *A-bies grandis* nicht zulässig. Die schwachen Klimasignale der Population (*eps*, *expressed population signal*; im Referenzzeitraum 1985–2012 für den trendbereinigten Kreisflächenzuwachs in Brusthöhe bzw. Stammvolumenzuwachs: $eps = 0,76$ [BAI_{1.3}] bzw. $0,83$ [VI_{TS}]; vgl. Tab. x) deuten darauf hin, dass die klimatischen Anteile in den Standortchronologien von anderen äußeren, nicht eindeutig zuordnbaren Störfaktoren überlagert werden (Bhuyan *et al.* 2017). Demnach wird die Population (der Baumbestand) bezüglich der höherfrequenten (jährlichen) Wachstumsänderungen, die sich primär über kurzfristige Klimaeinwirkungen erklären lassen, nicht hinreichend durch die Chronologie repräsentiert (Buras 2017). Aufgrund der langanhaltenden Überschirmung durch den Buchenaltbestand ist anzunehmen, dass insbesondere die waldbauliche Bewirtschaftungsform (Pflanzung unter aufgelockertem Buchenschirm mit anschließenden Lichtungshieben) und die seit Beginn der Bestandesbegründung wirkende Einzelbaumkonkurrenz die klimatische Effekte überdurchschnittlich abschwächen und auch im untersuchten Alter eine Dominanz der Konkurrenzwirkung hervorrufen. Dementsprechend wirkt sich Konkurrenzdruck in dem Untersuchungsbestand eher stark bis mäßig auf den Volumenzuwachs von *A. grandis* aus, wobei jedoch keine eindeutige Reaktion auf die Konkurrenzänderung infolge aktiver Freistellungsmaßnahmen festzustellen ist. Trotz der langanhaltenden Überschirmung zeichnet sich *A. grandis* durch ihre außergewöhnlichen Zuwachsleistungen aus (Abb. 3.a2), was zudem ihre Mischungsverträglichkeit mit anderen Baumarten wie Buche unterstreicht (z. B. Spellmann *et al.* 2011). In dem untersuchten Bestand ist jedoch eine erhöhte Abformigkeit festzustellen (Abb. 3.a4, a5), die eine wertleistungsmindernde Holzverwendbarkeit (Holzausbeute) mit sich bringt. Ungeachtet dessen ist aufgrund der tendenziell geringen *mittleren Sensitivität* im Beobachtungszeitraum ($ms = 0,165$ [BAI_{1.3}] bzw. $0,161$ [VI_{TS}]) von einer potenziell geringen Anfälligkeit gegenüber klimatischen Faktoren auszugehen, was sich beispielsweise mit der häufig beobachteten hohen Trockenstresstoleranz (z. B. Ruetz 2011; Spellmann *et al.* 2015b) decken würde. Angesichts der genannten schwachen Klimasignalstärke darf dieser Befund jedoch nicht in die Beurteilung der klimatischen Anbaueignung einfließen, so dass anhand dieser Studie keine eindeutigen Empfehlungen abgeleitet werden können.

Im **VERGLEICH MIT DEN HEIMISCHEN REFERENZBAUMARTEN** (*Fagus sylvatica* und *Picea abies*) ist festzustellen, dass einige eingeführte Arten die Klimatoleranz von heimischen Arten an mittleren Standorten in Nordrhein-Westfalen übertreffen können. Die Resultate zeigen, dass insbesondere *Castanea sativa*, *Thuja plicata* und *Betula maximowicziana* gute Zuwachspotenziale haben, um mit den prognostizierten klimatischen Veränderungen zurecht zu kommen. Demgegenüber spricht die hohe Klimasensitivität von *Cryptomeria japonica* und *Acer rubrum* für eine geringe Anpassungsfähigkeit an den Klimawandel. Die klimatische Anbaueignung von *T. heterophylla* und *M. ghyptostroboides* ist als mäßig einzustufen, wobei sich die Anbauwürdigkeit von *A. grandis* nicht eindeutig zuordnen lässt.

Fagus sylvatica scheint, vergleichbar mit *C. sativa* und *B. maximowicziana*, von ihrer anisohydri-schen Eigenschaft und geringen Anfälligkeit für Schwankungen in der Wasserverfügbarkeit zu profitieren, wobei sie auch extreme Trockenereignisse vergleichsweise gut bis mäßig toleriert. An dem Standort mit generell guter Wasserversorgung wirken sich hohe Temperaturen und Dampfdruckdefizite im Vorjahr generell positiv auf das Wachstum aus. Angesichts ihrer eher geringen Klimasensitivität gegenüber warm-trockenen Verhältnissen, positiven Formeigen-schaften (Formzahl und Schaftform, Abb. 3.a4), guten Holzverwertbarkeit bei jedoch eher ge-ringen Zuwachseleistungen sowie ihrem hohem Potenzial, klimastressbedingte Zuwachsverluste über waldbauliche Maßnahmen auszugleichen, ist die klimatische Anbaueignung von *F. sylvatica*, vergleichbar mit *C. sativa*, *T. plicata* und *B. maximowicziana*, als gut einzustufen.

Demgegenüber zeichnet sich ***Picea abies*** durch ihre hohe Empfindlichkeit gegenüber ariden Klimaverhältnissen aus und lässt sich in ihren klimatischen Reaktions- und Zuwachsmustern mit *C. japonica* vergleichen. Trotz ihrer hohen Erholungspotenziale nach trockenstressbedingten Extremereignissen, lässt die geringe Trockenresistenz gegenüber aufeinanderfolgender Tro-ckenheit eine reduzierte Produktivität und somit ein erhöhtes waldbauliches Risiko unter zu-nehmend variablen und trockenen Klimaverhältnissen erwarten. Die an dem Vergleichsstandort eher mäßige Schaftformigkeit und Massenleistung, erhöhte Klimasensitivität und geringe Tro-ckenstresstoleranz weisen auf eine geringe klimatische Anbaueignung von *P. abies* hin, die am ehesten mit jener von *C. japonica* und *A. rubrum* vergleichbar ist.

Die Bewertungen der klimatischen Anbaueignung aller untersuchten Baumarten sind entspre-chend der beobachteten Kriterien in Form einer zusammenfassenden Übersicht in der folgen-den Tabelle 5.2 dargestellt (detaillierte Übersicht und Beispielrechnung siehe Tab. 5.a1 und Tab. 5.a2).

Tab. 5.2: Zusammenfassende Übersicht der klimatischen Anbaueignung auf Grundlage der erfassten Bewertungskriterien (in Anlehnung an Vor *et al.* 2015)

Baumart	Bewertungskriterien (Gewichtungsfaktor)					Klimatische Anbaueignung (ungewichtet)	Klimatische Anbaueignung (gewichtet)
	geringe multiple Klimasensitivität ¹ (1,0)	geringe spezifische Klimasensitivität ² (0,9)	hohe Trockenstresstoleranz ³ (0,8)	hohe Zuwachsstabilität ⁴ (0,7)	hohe Wuchsleistung ⁵ (0,6)	gute waldbauliche Steuerbarkeit ⁶ (0,5)	
<i>Castanea sativa</i>	1,0	1,3	1,5	1,0	1,5	2,0	1,38
<i>Thuja plicata</i>	2,0	1,4	1,8	1,0	1,8	1,5	1,57
<i>Betula maximowicziana</i>	1,5	1,4	2,1	2,0	1,5	2,5	1,84
<i>Fagus sylvatica</i>	2,5	1,5	1,6	2,3	2,3	1,0	1,85
<i>Tsuga heterophylla</i>	3,0	2,8	1,3	1,8	1,5	1,0	1,88
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	3,0	2,3	1,9	2,0	1,8	2,0	2,15
<i>Picea abies</i>	2,5	2,5	2,5	2,8	2,0	2,5	2,45
<i>Cryptomeria japonica</i>	2,5	2,6	2,6	3,0	1,8	-	2,50
<i>Acer rubrum</i>	3,0	2,7	2,8	2,5	2,8	2,5	2,70
<i>Abies grandis</i>	-	-	-	-	1,5	2,0	-

¹ Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber multiplen Klimafaktoren (Wasserverfügbarkeit + Temperatur/Hitze + Frost)

² Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber einzelnen Klimafaktoren (Wasserverfügbarkeit > Temperatur/Hitze > Frost)

³ Mittlere Toleranz gegenüber spezifischen Extremereignissen (2003, 2006, 2010/11)

⁴ Variationskoeffizient der Trockenstresseffekten unterschiedlicher Extremereignisse und *mittlere Sensitivität*

⁵ Massen- und Wertleistung: Mittlere Zuwachswerte (Altersklasse I+II) und Formigkeit sowie Gesamtzuwachsleistung und Wertholztauglichkeit nach Literatur

⁶ Konkurrenzverhalten und Freistellungsreaktionsfähigkeit im untersuchten mittleren bis hohen Baumalter

Bewertungskriterien:

- 1 trifft zu
- 2 trifft bedingt zu
- 3 trifft nicht zu

Klimatische Anbaueignung:

-
- sehr gut (minimaler Wert)
 - gut
 - mäßig (50 % Quantil)
 - gering
 - sehr gering (maximaler Wert)

5.2 Eignung der Datenbasis und der Methoden

Sämtliche Analysen dieser Studie beschränken sich auf einen Standort. Aufgrund der **RÄUMLICHEN EINGRENZUNG** sind die Ergebnisse der baumartenspezifischen Reaktionsmuster auf Regionen mit vergleichbaren Standortbedingungen einzuschränken. Demnach sind auch Prognosen und generalisierbare Interpretationen hinsichtlich der klimatischen Anbaueignung deutlich einzugrenzen, wodurch es beispielsweise nicht möglich ist, standortübergreifende Grenzwerte für die Klimasensitivität einzelner Baumarten abzuleiten. Der Großteil dendroökologischer Studien implementiert standortbezogene Gradienten (häufig unterschiedliche Standorte mit abnehmender Wasserversorgung oder abnehmenden Höhenstufen, z. B. Ettinger *et al.* 2011; Vanoni *et al.* 2016; Dulamsuren *et al.* 2017), mit deren Hilfe klimatologische Standorteignungen und -amplituden abgeleitet werden können. Demzufolge ist beispielsweise bekannt, dass insbesondere *F. sylvatica* in Abhängigkeit vom Standort ein weites Spektrum an möglichen Trockenstressreaktionen aufweisen kann (z. B. Zang 2011), wodurch ihre klimatische Anbaueignung kontrovers diskutiert wird (z. B. Rennenberg *et al.* 2004; Ammer *et al.* 2005). Generell lässt sich das Arboretum Burgholz aufgrund seiner deutlich atlantischen Prägung (hohe Niederschläge und tendenziell milde Winter) sowie seiner tiefgründigen aber allgemein nährstoffarmen Böden als einen für Waldwachstum weitestgehend produktiven Standort mit mittleren Bedingungen charakterisieren. Entsprechend ihrer spezifischen Anforderungen sind für viele Untersuchungsbaumarten somit gute Grundvoraussetzungen für eine weitgehend gesicherte Wachstumsentwicklung vorangestellt. Angesichts der vergleichbaren Bedingungen kann im Sinne einer komparativen Studie der Einfluss des Standortes stärker vernachlässigt werden, wodurch sich der Effekt der Baumart auf das Wachstum direkter formulieren und systematisch quantifizieren lässt. Aufgrund der deutschlandweit (und NRW-weit) geringen Anzahl von geeigneten Waldbeständen mit unterschiedlichen fremdländischen Baumarten auf einheitlichem Standort (und mit vergleichbarer Struktur und Bestandesgeschichte) sind standortübergreifende Analysen generell deutlich eingeschränkt. Gemäß des vorangestellten Zieles dieser Studie, möglichst viele eingeführte Baumarten hinsichtlich ihrer klimatischen Anbaueignung zu beurteilen, war der Einbezug weiterer Standorte im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich.

Bei dendroökologischen Fragestellungen ist eine hohe Stichprobenzahl eine elementare Kenngröße, um stabile Signale der untersuchten Populationen zu erhalten (Gillner 2012). Die empfohlene Mindestanzahl beprobter Bäume (10–15 Individuen, Schweingruber 1983) konnte, unter Berücksichtigung dominanter (Kraft 1+2) und unterdrückter (Kraft 3+4) Kollektive, nicht immer erfüllt werden und ist primär auf die Tatsache zurückzuführen, dass arbeitsintensive Stammscheibenentnahmen aus unterschiedlichen Höhensektionen der Bäume erfolgten. Auf Kosten der Stichprobenbelegung ließen sich somit detaillierte Informationen über allometrische Abhängigkeiten in der Zuwachsreaktion ableiten (Näheres siehe Kapitel 5.3). Gemessen an dem Populationssignal *eps* (*expressed population signal*), das als Qualitätskriterium bzw. Proxy für die Zuverlässigkeit und **QUALITÄT DER CHRONOLOGIEN** zur Analyse von Klimasignalen verwendet werden kann (Zang 2011; Buras 2017), konnte für sämtliche dominante Kollektive trotz

teilweise geringem Stichprobenumfang ($N = 6$, *B. maximowicziana*) ein hoher klimatischer Informationsgehalt ($\epsilon ps > 0,85$) festgestellt werden. Demnach kann von einer hypothetisch rauschfreien Chronologie-Qualität, d. h. einem geringen Anteil ontogenetischen bzw. nichtklimatischen Ursprungs in den Zuwachsserien ausgegangen werden (z. B. Brice *et al.* 2013; Land *et al.* 2017). Weiterhin bestätigen die hohen Kreuzkorrelationen zwischen den Einzelbaum-Zuwachsserien (inkl. *Gleichläufigkeit* und *t*-Wert gemäß des *crossdatings*), dass unterschiedliche Individuen eines Kollektivs in ähnlicher Weise auf endogene Einflüsse reagieren. Demgegenüber ließen sich baumartenübergreifend für unterständige Bäume (sowie für beide Kollektive - dominante und unterständige Bäume - des *A. grandis*-Bestandes) deutlich geringere und häufig unzulässige Populationssignale ($\epsilon ps < 0,85$) sowie teilweise sehr individuell reagierende Zuwachsverläufe einzelner Individuen beobachten. Daraus lässt sich eine eher **INGESCHRÄNKTE EIGNUNG UNTERSTÄNDIGER BÄUME FÜR DIE BEWERTUNG DER KLIMASENSITIVITÄT** herleiten. Wie in der STUDIE 1 nachgewiesen werden konnte, führten die schwächeren Klimasignale zu erwartungsgemäß geringeren Trockenstressreaktionen (2003) im Vergleich mit den dominanten Bäumen, was auf überlagernde Konkurrenzeffekte zurückzuführen sein könnte (Näheres siehe Kapitel 5.3). Die entsprechenden Kollektive wurden demnach von den Analysen der Trockenstresstoleranz (STUDIE 2) und Klima-Zuwachsbeziehungen (STUDIE 3) ausgeschlossen.

Die eingehend getesteten **DETRENDING-VERFAHREN** verdeutlichten, dass die Methodik der Trendbereinigung bei der Eliminierung der langfristigen Wachstumstrends (hervorgehoben durch biologische Alterungsprozesse und bestandesdynamische Prozesse; Cook *et al.* 1990) die Ergebnisse ungleichförmig beeinflussen können. Aufgrund der baumartenspezifischen Wachstumskulmination, die zusätzlich zwischen den Höhensektionen (Länge der Zuwachsserien) und Zuwachsparemetern (BAI und VI) variiert, wurden gleitende Mittelwerte (STUDIE 1) und flexible Ausgleichsfunktionen durch Anpassung kubischer Splines bei 2/3 der Kurvenlänge (STUDIE 2, 3) verwendet. Somit konnten trendbedingte Verzerrungen mithilfe einheitlicher Verfahren unter Berücksichtigung der individuellen Serienlänge weitgehend vermieden werden. Ein großer Nachteil dieser Methoden besteht darin, dass die Varianz des Zuwachses bei größeren Zeiträumen beseitigt wird (Zang 2011). Mit dem in dieser Arbeit verfolgten Ansatz ist es demnach nicht möglich langfristige Auswirkungen des Klimas auf das Baumwachstum zu untersuchen.

Mithilfe der **WEISERJAHRANALYSEN** konnte in der vorangestellten STUDIE 1 gezeigt werden, dass die Jahre mit unter- oder überdurchschnittlichen Radialzuwachsen stark zwischen den Baumarten abweichen (Tab. 4.1.7). Gleichgerichtete Zuwachsdepressionen (negative Weiserjahre) ließen sich auf Grundlage der Wahrscheinlichkeitsdichte lediglich für das Weiserjahr 2010 beobachten. Bezogen auf den gesamten Betrachtungszeitraum konnten in den anschließenden Einzeljahranalysen keine klimatischen Abweichungen der Weiserjahre vom langjährigen Mittelwert (jährlich und innerhalb der Vegetationsperiode) festgestellt werden, die weiterführende Aufschlüsse über die Zuwachsreaktionen in den Weiserjahren geben würden. Weiterhin ließen sich keine signifikanten Gleichläufigkeiten zwischen den Klima- und Zuwachsdaten ermitteln. Aufgrund der fehlenden Kausalitäten und der hohen Anzahl abweichender Weiserjahre bei

einem verhältnismäßig kurzen Betrachtungszeitraum waren anschließende überlagerte Zeitraumanalysen (*Superposed Epoch Analysis*, z. B. Hartl-Meier *et al.* 2015; Perkins *et al.* 2018) für die identifizierten negativen Weiserjahre demnach wenig aufschlussreich. Tendenziell spiegeln sich die Anteile negativer Weiserjahre in der *mittleren Sensitivität* (*ms*) und Trockenstressreaktion (2003) wider, sodass beispielsweise *C. japonica* als Baumart mit den häufigsten Weiserjahren die durchschnittlich höchste *ms* und geringste Trockenstressresistenz aufweist. Der Informationsgewinn aus den Weisjahranalysen bleibt in dieser Untersuchung demnach eher gering. Für die Evaluierung der Reaktionsfähigkeit auf klimatische Extremereignisse (**Trockenstresstoleranz**) wurden daher vergleichbare und über Schwellenwerte vordefinierte Stressjahre (Trocken- und Hitzestress) näher betrachtet und mit der **mittleren Sensitivität** in Bezug gesetzt (STUDIE 1 und 2, Näheres siehe Kapitel 5.3). Für die Identifizierung dominanter, baumartenspezifischer Klimafaktoren zeigten Korrelations- und Regressionsanalysen mit einem erweiterten Pool an Klimavariablen in höherer zeitlicher Auflösung und Skalierung (**Klima-Zuwachsanalysen**) den größten Informationsgehalt (STUDIE 3, Näheres siehe Kapitel 5.4).

Angesichts der beobachteten baumartenspezifischen **VARIATION DER TROCKENSTRESSREAKTION ENTLANG DES STAMMES** ist festzustellen, dass Probennahmen in unterschiedlichen Stammhöhen die Vergleichbarkeit der Trockenstresstoleranz zwischen Baumarten verzerren können. Am Beispiel des Trockenjahres 2003 konnte gezeigt werden, dass die Stressreaktion bei dem Großteil der Laub- und Nadelbaumarten mit zunehmender Stammhöhe abnimmt, sodass untere Stammbereiche stärker von Trockenstress betroffen sind (größere Zuwachsverluste und Erholung). Noch deutlicher konnte anhand der *mittleren Sensitivität* demonstriert werden, dass die Bruthöhenzuwächse insb. in Zeiträumen, in denen Trockenereignisse häufig auftreten (1998–2012), die Empfindlichkeit der gesamten oberirdischen Volumenzuwächse und somit des ganzheitlich besser repräsentierten Baumes systematisch überschätzen. Sollten derartige Trockenperioden in Häufigkeit und Ausmaß zunehmen, ist bei Berücksichtigung nur einer Stammhöhensektion von einer konsequenten Über- oder Unterschätzung der Trockenstresstoleranz auszugehen. Für die Beurteilung der Stresstoleranz in spezifischen Extremereignissen wäre demnach ein erweitertes Spektrum von zu beprobenden Stammhöhen (Erhöhung der Repräsentanz), zumindest aber eine einheitliche Vergleichshöhe (Wahrung der Vergleichbarkeit) zu empfehlen. Demgegenüber konnte bei Betrachtung längerer Zeiträume (1985–2012) kein allgemeines, generalisierbares Reaktionsmuster gefunden werden, das Anhaltspunkte für die Wachstumszuteilung in Bezug auf die Klimasensitivität geben könnte. Somit ließen sich für einzelne Baumarten beim Vergleich des Bruthöhenzuwachses ($BAI_{1,3}$) und des Stammvolumenzuwachses (VI_{TS}) als Antwortvariablen eher vergleichbare Zuwachsbeziehungen mit unterschiedlichen Klimavariablen feststellen (**VERGLEICHBARE KLIMASENSITIVITÄT DES BRUTHÖHEN- UND VOLUMENZUWACHSES BEI LÄNGEREN ZEITRÄUMEN**). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Latte *et al.* (2016), die lediglich in isolierten Jahren (spezifische Extremereignisse), nicht aber für längere Perioden (Klima-Zuwachsbeziehungen) signifikante Unterschiede in der Zuwachsreaktion zwischen dem Bruthöhen- und Stammvolumenzuwachs in einem 98-jährigen Buchenreinbestand in Belgien (ozeanisches Klima) beobachtet haben. Zusammenfassend scheint der

Brusthöhenzuwachs ($BAI_{1.3}$) ein geeigneter Proxy zur Beurteilung der generellen Klimasensitivität von Bäumen zu sein. Bei Betrachtung spezifischer Stressereignisse ist der Stammvolumenzuwachs (VI_{TS}) aufgrund der höhenabhängigen Abweichungen zur Bewertung der Trockenstresstoleranz zu bevorzugen.

Die verwendeten **KONKURRENZINDIZES** spiegeln nur in eingeschränktem Maße die tatsächliche Konkurrenzsituation von Bäumen wider. Wesentliche oberirdische Strukturparameter (z. B. Kronengröße, -form und -symmetrie) wie auch unterirdische Einflussgrößen (z. B. Wurzelkonkurrenz) werden bei der Erfassung der von Nachbarbäumen auf Einzelindividuen wirkenden Konkurrenz vernachlässigt (Christy 1986; Pretzsch 2009). Dies deutet auf eine Unschärfe in der Beschreibung der tatsächlichen Raumbesetzung und somit auf eine Ungenauigkeit der auf die Individuen wirkenden Konkurrenz um begrenzte Ressourcen (z. B. Licht, Wasser, Nährstoffe) hin. Erweiterte Indizes, die mit höherer struktureller Auflösung erfasst werden (z. B. mit terrestrischem Laserscanning, Suchkegel-basierte Verfahren, Kronenformmodelle) können dabei den Erklärungsgehalt zur Beschreibung wachstumsrelevanter Parameter erhöhen (Bachmann 1996; Metz *et al.* 2013; Seidel *et al.* 2015). Erstaunlicherweise ließ sich in der vorliegenden STUDIE 4 die erklärte Varianz des Volumenzuwachses auch mit jenen Indizes, die die Höhe der Bäume berücksichtigen (A-Wert und EV-Index) und demnach die Konkurrenzbedingungen genauer beschreiben, nicht merklich erhöhen. Es ist anzunehmen, dass der mit der Baumhöhe stark korrelierende Durchmesser der Individuen (BHD) ein ausreichendes Maß zur Beschreibung der Baumdimensionen und der daraus resultierenden Konkurrenzbedingungen darstellt, was die Bedeutung des forstlich relevanten Proxy auch für räumliche Analysen untermauert (z. B. Holmes & Reed 1991; Seidel *et al.* 2015). Ungeachtet dessen konnte mithilfe der **KONKURRENZ-ZUWACHSANALYSEN** gezeigt werden, dass sich das Baumwachstum über die quantifizierte Konkurrenzstärke erklären lässt. Die Konkurrenzbeziehungen spiegeln bei vielen Baumarten nicht die erwarteten Reaktionsweisen auf Grundlage erprobter baumartenspezifischer Merkmale (insb. Schattentoleranz) wider. Beispielsweise wäre zu erwarten, dass eine zunehmende oberirdische Konkurrenz, die sich in einer abnehmenden Lichtverfügbarkeit äußert, einen großen Effekt auf das Wachstum der als schattenintolerant klassifizierten Baumart *B. maximowicziana* (Niinemets & Valladares 2006) hat. Da das Reaktionsvermögen ontogenetisch variieren kann, ist außerdem anzunehmen, dass das Entwicklungsstadium (Alter) der Bäume die Konkurrenzreaktion deutlich mitprägen (Delagrange *et al.* 2004; Ammer *et al.* 2008). Die Zuwachsvergleiche nach und vor den Freistellungsmaßnahmen (ohne Zuweisung der Konkurrenzsituation) weisen jedoch lediglich bei den dominanten Bäumen von *A. rubrum*, *P. abies* und *T. plicata* auf eine potenzielle Freistellungsreaktion hin. Allerdings bleibt bei diesem Ansatz der Einfluss der Konkurrenz gänzlich unberücksichtigt, so dass überlagernde alterstrend-bedingte Effekte nicht ausgeschlossen werden können. Unter Berücksichtigung der waldbaulichen Eingriffsstärke, ausgedrückt über die Änderung der Konkurrenz, konnten lediglich für die Schattbaumarten *F. sylvatica* und *T. heterophylla* signifikante **ZUWACHSREAKTIONEN AUF FREISTELLUNGEN** beobachtet werden. Bei dieser regressionsanalytischen Rekonstruktion der zurückliegenden (simulierten) Konkurrenzsituation über Baumstubben-Merkmale lässt sich nicht ausschließen, dass sowohl

interspezifische Effekte (Baumstubben ließen nicht immer eindeutig der Baumart zuordnen) als auch systematische Fehler (fehlerhafte Stubbendatierung aufgrund kleinstandörtlich variierender Zersetzungsgrade; sowie überwachsene, nicht auffindbare Stubben) die Ergebnisse merklich verzerrten. Zur Prüfung der waldbaulichen Steuerbarkeit als aktive Maßnahme zur Förderung klimagefährdeter Waldbestände sollten langfristige Beobachtungsflächen mit höhenfrequentierten Wiederholungsmessungen vermehrt eingeführte Baumarten mit einbeziehen.

5.3 Baumartenspezifische Trockenstresstoleranz

Zur Bewertung der Trockenstresstoleranz wurden die Reaktionsindizes *Resistance*, *Recovery* und *Resilience* (Lloret *et al.* 2011) in Abhängigkeit von der Stammhöhensektion bestimmt. Im Allgemeinen können die Indizes als Komponenten für die Fähigkeit von Arten angesehen werden, Stress zu tolerieren (Pimm 1984). Dabei wird Toleranz als Potenzial einzelner Arten oder ganzer Ökosysteme definiert, Stress zu widerstehen sowie in einen stabilen Zustand nach der Stressexposition ohne Wechsel in ein neues System zurückzukehren (Peterson *et al.* 1998; Kunz *et al.* 2018). Die **BAUMARTENSPEZIFISCHEN TROCKENSTRESSREAKTIONEN** sind durch eine große Streuung zwischen den identifizierten Trockenjahren (2003, 2006, 2010/11) gekennzeichnet (Abb. 4.2.7a), die **keine allgemeingültige, andauernde Über- oder Unterlegenheit einzelner Baumarten** in der Trockenheitstoleranz anzeigen. Tendenziell zeigen Baumarten mit einer geringen *Resistenz* das insgesamt größte Erholungspotenzial, allerdings war dieser *trade-off* baumartenübergreifend nicht einheitlich, was die Einstufung der Stresstoleranz erschwerte. So ließen sich beispielsweise für *A. rubrum* deutliche Zuwachseinbrüche (geringe *Resistenz*) bei einer dennoch eher geringen bis mäßigen *Erholung* und *Resilienz* beobachten. Die in Anlehnung an Kunz *et al.* (2018) höhere Gewichtung der *Resistenz* gegenüber der *Erholung* und *Resilienz* (siehe Kapitel 5.1, Abb. 5.1) beruht auf der Annahme, dass die Notwendigkeit, sich von Stresssituationen zu erholen, bei allgemein resistenten Arten im Vergleich mit wenig resistenten Arten geringer ist, sodass für wenig von der Trockenheit betroffene Arten ein tendenziell geringerer Erholungsbedarf besteht. Aufgrund der Tatsache, dass die Indizes redundant sind und sich der Parameter *Resilienz* über die *Resistenz* und *Erholung* herleiten lässt (Pretzsch *et al.* 2013; Uhl *et al.* 2013), werde ich mich neben der *Resistenz* schwerpunktmäßig auf die *Erholung* konzentrieren. Beide Parameter zeigen die Reaktionspotenziale unmittelbar nach dem Stressereignis und mögliche Folgeeffekte deutlicher auf als die *Resilienz* (vergleichbar mit anderen Studien, z. B. Sohn *et al.* 2012; Sohn *et al.* 2016). Aufgrund der erörterten Unterschiede in der Stressreaktion mit zunehmender Stammhöhe, scheint insbesondere der Volumenzuwachs, der sämtliche Höhensektionen berücksichtigt, der geeignetste Schätzer für das Reaktionsvermögen zu sein. Weiterhin sollte aufgrund der zum Teil enormen Abweichungen zwischen den untersuchten Stressereignissen ein besonderes Augenmerk auf der Trockenjahr-übergreifenden, mittleren Reaktionsfähigkeit (total) liegen. Der Variationskoeffizient (cv) bietet dabei eine erweiterte Möglichkeit zur Beurteilung der Stabilität der Zuwachsreaktionen über Trockenereignisse unterschiedlichen Ausmaßes hinweg. Dennoch möchte ich für die gesamtheitliche Bewertung gezielt auf die Stressreaktion gegenüber der

europaweiten Sommerdürre 2003 hinweisen, die in zahlreichen Studien untersucht wurde (z. B. Vitali *et al.* 2017; Zang *et al.* 2014) und als repräsentatives Synonym für zukünftig häufig auftretende Dürreereignisse (z. B. die Trockenheit in 2015 und 2018) verwendet werden kann (Beniston 2004).

T. heterophylla ist durch ihre durchschnittlich hohe *Resistenz* (und *Resilienz*) bei nur mäßiger (und nicht geringer) Erholungskraft gekennzeichnet und demnach an dem Untersuchungsstandort als potenziell trockentolerant einzustufen (Abb. 5.1). Der Variationskoeffizient der Zuwachsreaktion über die Stressereignisse (cv) fällt insb. bei *T. plicata* und auch *C. sativa* gering aus (geringe Unterschiede zwischen den Trockenjahren, $p > 0,05$, siehe auch Tab. 4.2.2). In Kombination mit ihrer allgemein hohen Widerstandsfähigkeit während der Trockenjahre (hohe mittlere *Resistenz*) zeigen diese Baumarten hohe Potenziale um die klimabedingten Risiken gegenüber variierenden Trockenheitsbedingungen zu reduzieren. Demgegenüber stehen die stressanfälligen *C. japonica*, *P. abies* und *A. rubrum*, die sich durch ihre überdurchschnittlich geringe *Resistenz* gegenüber und hohe *Erholung* nach Trockenstress auszeichnen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt scheinen diese Baumarten von ihrem Erholungspotenzial zu profitieren. Allerdings ist davon auszugehen, dass langanhaltende und jahresübergreifende Trockenheit in der Vegetationsperiode insb. bei den hochsensitiven *C. japonica* und *P. abies* zu akkumulierten Produktionsrückgängen führt, die mittel- bis langfristig nicht kompensiert werden können. *B. maximowicziana* scheint insb. von ihrer außerordentlichen Widerstandsfähigkeit gegenüber der fortwährenden, europaweiten Sommerdürre 2003 (hohe *Resistenz*) zu profitieren (Abb. 5.1). Aufgrund ihrer insgesamt mäßigen *Erholung* und daraus resultierenden geringen *Resilienz* ist derzeit von einer deutlichen Einschränkung der Produktivität bei variierenden Trockenheitsverhältnissen auszugehen. *F. sylvatica* und *M. glyptostroboides* lassen sich als Baumarten mäßiger Trockentoleranz klassifizieren, wobei die Buchen durch ihre hohe *Resistenz* und die Metasequoien durch ihre leicht überdurchschnittliche Erholungsfähigkeit charakterisiert sind. Als mögliche Auslöser, die zu solchen baumartenspezifischen Reaktionsmustern führen, werden sowohl pflanzenphysiologische und -morphologische Strategien als auch Langzeitanpassungen entsprechend der ökologischen Amplituden aufgeführt und sind im anschließenden Kapitel 5.4 näher diskutiert.

In dem Untersuchungszeitraum 1998–2012 konnte im Rahmen der STUDIE 2 ein großer Zusammenhang zwischen der **MITTLEREN SENSITIVITÄT** (*ms*) und der Zuwachsreaktion in den Trockenjahren 2003, 2006 und 2010/11 über die Untersuchungsbaumarten festgestellt werden (Abb. 4.2.7c), woraus sich eine allgemein **hohe Trockenstressreaktion sensibler Baumarten** ableiten lässt. Demnach zeigen die sensitiven (hohe *ms*) Arten *C. japonica*, *P. abies* und *A. rubrum* die durchschnittlich stärksten Zuwachseinbrüche während, und höchsten Erholungsleistungen nach den Stressereignissen. Für die Baumarten geringer *ms* ist in den Jahren erhöhter Trockenheit die größte Wachstumsstabilität (hohe *Resistenz*, geringe *Erholung*) zu beobachten (*T. heterophylla*, *C. sativa*, *T. plicata*). Obgleich sich der direkte Einfluss wachstumslimitierender Faktoren nicht unmittelbar aus der *ms* ableiten lässt (Biondi & Qeadan 2008; Bunn 2008) und eine Erfassung bzw. Separierung klimatischer und nicht-klimatischer Varianzanteile im Baumzuwachs nicht möglich ist, repräsentiert die *ms* die Stärke der interannuellen Zuwachsänderung infolge der sich

jährlich ändernden Umwelteinflüsse (Grundmann 2009). Die Ähnlichkeit zwischen der *ms* und den empfohlenen Ersatzgrößen *Standardabweichung* (Bunn *et al.* 2013) und *Gini-Koeffizient* (Biondi & Qeadan 2008), die zu nahezu identischen Ergebnissen hinsichtlich der baumartenspezifischen und höhenabhängigen Unterschiede führte, untermauert die beobachtete Eignung der *ms* zur Beschreibung der allgemeinen Reaktionsfähigkeit von Bäumen gegenüber exogene Faktoren (Grundmann 2009; Wright *et al.* 2016). Weitere Untersuchungen bestätigen die allgemein großen Zusammenhänge zwischen der *ms* und beobachteten Klimaschwankungen bzw. Klima-Zuwachsbeziehungen (z. B. Scharnweber *et al.* 2011; Wilczyński *et al.* 2014; Zang *et al.* 2014).

Abb. 5.1: Zusammenfassende Übersicht der Trockenstressreaktionen im Jahr 2003 sowie die mittlere Reaktion in den Stressereignissen 2003, 2006 und 2010/11 (total); (a) Resistenz, (b) Erholung. Die Whisker der mittleren Reaktionen (total) kennzeichnen den Variationskoeffizienten zwischen den Stressereignissen (cv). BAI = Kreisflächenzuwachs, VI = Stammvolumenzuwachs

Die geringere mittlere Sensitivität und **WENIGER AUSGEPRÄGTE TROCKENSTRESSREAKTION MIT ZUNEHMENDER STAMMHÖHE** (Abb. 5.1) lässt sich am ehesten über die basipetale (von oben nach unten gerichtete) Kohlenstoffallokation und Zeitverzögerung des Kohlenstofftransports zu den unteren Stammabschnitten erklären. Bei ungünstigen Wachstumsbedingungen (z. B. Trockenheit) werden die reduzierten Kohlenstoffassimilate zunächst auf die oberen Stammbereiche nahe der fotosynthetisch aktiven Organe (Blätter → Krone) verteilt (überproportionale Allokation in den oberen Bereichen; Gower *et al.* 1995; van der Maaten-Theunissen & Bouriaud 2012). Infolgedessen wird der basipetale Transport gehemmt, was zu relativ niedrigeren Wachstumsraten in den unteren Stammabschnitten führt. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass

hydraulische und gravimetrische Beeinträchtigungen den Wassertransport in obere Pflanzenbereiche hemmen, was die Stresstoleranz in den oberen Stammabschnitten herabsetzen würde (Ryan *et al.* 2006; Kerhoulas & Kane 2012). Zusammenfassend ist davon auszugehen, dass beide Mechanismen (Kohlenstoffallokation und hydraulische Limitierungen) bei der Wachstumszuteilung interagieren können, sodass kein universeller Einfluss auf das Wachstum der Baumarten herzuleiten ist (Ryan & Yoder 1997; Ryan *et al.* 2006).

Die in der methodischen STUDIE 1 festgestellte allgemein **GERINGERE TROCKENSTRESSREAKTION UNTERSTÄNDIGER BÄUME** (hohe *Resistenz* = geringe Zuwachseinbrüche, geringe *Erholung*) im Vergleich mit dominanten Individuen kann auf zwei grundsätzliche Mechanismen zurückgeführt werden. Auf der einen Seite gibt die geringe Erholungsreaktion Hinweise auf die baumartenspezifische Empfindlichkeit gegenüber unterirdischer Konkurrenz, die bei den oberflächennah bzw. deutlich flachwurzelnenden Baumarten *B. maximowicziana* (Koike *et al.* 2003) und *C. japonica* (Konôpka *et al.* 2006) zu signifikanten Unterschieden zwischen den Kraft'schen Klassen geführt hat. Die stärker konkurrierenden beherrschten Bäume können infolge erhöhter Wurzelkonkurrenz die zur Verfügung stehenden Bodenwasservorräte nach der Trockenheit weniger effizient ausschöpfen (Kohler *et al.* 2010; Zang *et al.* 2012), was sich als geringere Zuwachsgewinne niederschlägt. Das tiefreichende, extensive Wurzelsystem von *M. glyptostroboides* (Shen 1994) erklärt in diesem Kontext die vergleichbar hohe Erholungsreaktion der unterständigen Metasequoien. Auch die stärker bedrängten Bäume haben demnach in hinreichender Bodentiefe ausreichend Wurzelmasse aufgebaut, um das Wasserreservoir nach der Trockenheit ausnutzen zu können.

Auf der anderen Seite postuliert die *Limitation-Caused Matter Partitioning* (LCMP) Hypothese (z. B. Pretzsch & Biber 2010), dass die (wachstumsbestimmende) Ressourcenverteilung auf die einzelnen Bäume davon abhängt, ob das Wachstum eher durch bodengebundene Verhältnisse (Wasser, Nährstoffe) oder durch Licht limitiert wird (Biber *et al.* 2012). Neue Untersuchungen verdeutlichen, dass in Jahren mit Wasserknappheit das Wachstum kleinerer Bäume auf Kosten der sozial dominierenden Nachbarn begünstigt werden kann, was zu einer eher symmetrischen Wachstumsverteilung im Bestand führt (Pretzsch *et al.* 2018, Abb. 5.2). Dementsprechend konnten in der vorliegenden Studie für unterständige Individuen signifikant geringere Zuwachseinbußen (höhere Resistenz; *B. maximowicziana*) und Erholungsreaktionen (*B. maximowicziana*, *C. japonica*) beobachtet werden ($p < 0,01$), die bei *M. glyptostroboides* eher vergleichbar mit dominanten Individuen ausfielen (Tab. 4.1.5). Pretzsch *et al.* (2018) vermuten, dass die Reaktionsmuster baumartenspezifisch geprägt sind und dass eine Begünstigung unterständiger Bäume bei isohydrischen Baumarten wie *Picea abies* unter trockenen Bedingungen stärker ausgeprägt ist. In diesem Fall reagieren große Bäume, die der Sonneneinstrahlung und Hitze stärker ausgesetzt sind, mit frühem Stomataschluss und verringerten Transpirations- und Wachstumsraten (McDowell *et al.* 2008), wohingegen die kleineren Nachbarn von ihrem Schatten und reduzierten Wasserverbrauch profitieren (Pretzsch *et al.* 2018). Bei anisohydrischen Baumarten wie *Fagus sylvatica* werden die Transpirations- und Wachstumsprozesse unter trockenen Bedingungen über längere Zeit in beiden Bestandesschichten (dominant und unterständig) aufrechterhalten

(McDowell *et al.* 2008), sodass die Wachstumsunterschiede zwischen kleinen und großen Bäumen geringer ausfallen können (Pretzsch *et al.* 2018). Für *C. japonica* lassen sich die Unterschiede in der Trockenstressreaktion zwischen den Kraft'schen Klassen mit ihrem isohydrischen Charakter (Kumagai *et al.* 2009) erklären. Die eher marginalen Unterschiede der isohydrischen *M. ghyptostroboides* (Brodribb *et al.* 2014) bzw. starken Unterschiede der anisohydrischen *B. maximowicziana* (Ishii *et al.* 2013) lassen sich dagegen weniger mit den physiologischen Eigenschaften in Verbindung bringen.

Neben der tendenziell schwächeren Trockenheitsreaktion bestätigt die geringe mittlere Sensitivität (*ms*, interannuelle Zuwachsvariation), dass die unterständigen Bäume weniger sensitiv auf kurzfristige (jährliche) Umwelteinflüsse reagieren. Kleinere Bäume werden stärker durch bestandesdynamische Prozesse wie kleinräumige Störungen (z. B. Bedrängung, Lücken und Übershattung) beeinflusst (Pretzsch & Biber 2010; Zang *et al.* 2011), was sich durch größere Signalanteile ontogenetischen bzw. nichtklimatischen Ursprungs in den Zuwachsserien äußert (Zang *et al.* 2012). Dementsprechend ließen sich baumartenübergreifend geringere Populations-signale (*eps*, *expressed population signal*) im Vergleich mit den dominanten Bäumen beobachten (Tab. 4.1.4). Die Vergleichsanalyse dominanter und unterständiger Kollektive bestätigt die Grundannahme für Probennahmen in dendroökologischen Studien, wonach ein höherer klimatischer Informationsgehalt auf verringerte Konkurrenz bei dominanten Bäumen zurückzuführen ist (Schweingruber *et al.* 1990b). Aus diesem Grund wurden für die anschließenden klimatischen Studien (STUDIE 2, 3) die herrschenden Kollektive verwendet.

Abb. 5.2: Wachstumszuteilung für Bäume aus unterschiedlichen sozialen Stellungen im Bestand in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit nach Pretzsch *et al.* (2018). (a) In feuchten Jahren profitieren dominante Bäume von ihrem bevorzugten Zugang zu Licht und können im Vergleich zu den kleineren Nachbarn überproportionale Wachstumsraten erzielen. (b) Trockenheit begünstigt das Wachstum unterständiger Bäume auf Kosten der sozial dominierenden Nachbarn. (c) Der Zusammenhang zwischen der Baumgröße (*size*) und dem Wachstum (*growth*) kann steil sein und eine asymmetrische Dominanz großer Bäume in feuchten Jahren widerspiegeln. Ein flacher Zusammenhang spiegelt eine symmetrischere Wachstumszuteilung in trockenen Jahren wider. Die hellgrünen Umrandungen der schematischen Baumkronen repräsentieren die individuellen Wachstumsraten der Bäume.

5.4 Klimatische Wachstumsfaktoren

Die Befunde dieser Arbeit zeigen, dass individuelle Faktoren das Wachstum unterschiedlicher Baumarten steuern. Angesichts der Vielfältigkeit vorhandener Einflussvariablen und komplexen Wechselwirkungen zwischen endogenen und exogenen Faktoren, wurden die hochfrequenten

Signalanteile in den Zuwachsreihen verstärkt, die sich primär über kurzzeitige oder periodisch auftretenden Wetter- und Klimaereignisse erklären lassen. Der in dieser Untersuchung verwendete Forschungsansatz beruht auf der Annahme, dass der ermittelte **RADIALZUWACHS ALS SENSITIVER INDIKATOR FÜR** derartige **UMWELTFAKTOREN** und darauf aufbauend für den Vitalitätszustand der Bäume (Dobbertin 2005) genutzt werden kann. Zur Aufrechterhaltung lebensnotwendiger Funktionen werden die aufgenommen Ressourcen allerdings auch anderen Kompartimenten und Aufgaben wie der Frucht- und Blütenbildung, dem Höhen- und Wurzelwachstum sowie der Anlage von Reservestoffen zugeteilt (Scharnweber 2014). Neben klimatischen Wirkungen wird der Radialzuwachs demnach auch von anderen kurzzeitigen Mechanismen beeinflusst. Es ist bekannt, dass insbesondere in Mastjahren Wachstumsprozesse zugunsten der Fruktifikation deutlich eingedämmt werden (z. B. Sohn *et al.* 2012; Hacket-Pain *et al.* 2015), wodurch die Fruchtbildung bzw. Reproduktion als Schlüsselmechanismus für klimatisch bedingte Zuwachsverluste angesehen wird (Hacket-Pain *et al.* 2018). Aufgrund fehlender Aufzeichnungen über Mastjahre konnten diese Effekte nicht explizit berücksichtigt werden. Derzeit ist nicht eindeutig geklärt, ob der Höhenzuwachs gegenüber dem Radialwachstum ein sensibler Weiser für die Klimasensitivität ist (Mäkinen 1998; Mäkinen *et al.* 2002; Rais *et al.* 2014). Über die Radialmessungen in unterschiedlichen Stammhöhensektionen konnte der Höhenzuwachs in der vorliegenden Untersuchung allerdings interpoliert werden und ist in dem verwendeten Volumenzuwachs mittelbar integriert. Angesichts des hohen Kosten- und Messaufwandes bzw. der Schwierigkeiten im Monitoring (Scharnweber 2014) sind direkte physiologische (z. B. Xylemleitfähigkeit unter Trockenstress) oder anderweitige morphologische Messungen (z. B. Triebblängen- und Wurzelwachstum) häufig (zu) anspruchsvoll in der Durchführung (George *et al.* 2015). Mittlerweile hat sich daher der Radialzuwachs als verhältnismäßig einfach zu erfassender, retrospektiver und integrativer Schätzer für das Verhalten von Bäumen bewährt (Scharnweber 2014).

Mit dem Ziel baumartenübergreifende, **UNIVERSELLE KLIMAFAKTOREN** an dem Untersuchungsstandort zu identifizieren, konnte gezeigt werden, dass insbesondere solche Klimaparameter, die pflanzenphysiologische Stressbedingungen charakterisieren oder, im Umkehrschluss, Klimabedingungen, die potenziellen Stress verringern, das Wachstum der Bäume steuern. Durch Zuordnung zu drei wesentlichen Kategorien als Indikatoren für die Sensitivität gegenüber der (oder den Bedarf an) **Wasserverfügbarkeit, Temperatur und Hitze** sowie gegenüber **Frost** konnten aus einer Vielzahl von elf Klimavariablen, der standardisierte Evapotranspiration Niederschlagsindex, das Wasserdampfsättigungsdefizit sowie die Anzahl der Frosttage als artübergreifende Treiber für das Baumwachstum identifiziert werden.

Beim Großteil der Baumarten wirken sich (erwartungsgemäß) hohe Niederschlagssummen sowie eine über längere Zeiträume ausgewogene Wasserbalance, die in dem **Niederschlagsindex** integriert ist, **in der Vegetationsperiode** positiv auf das Wachstum aus. Eine hohe Wasserversorgung ist für Pflanzen essentiell, um fotosynthetische Prozesse aufrecht zu erhalten. Bei Wasserknappheit nimmt das Xylem-Wasserpotential in den Bäumen ab und durch den anschließenden Verschluss der Blattstomata wird die fotosynthetische CO₂-Assimilation rasch herabgesetzt

und infolgedessen die Holzbildung gehemmt (Choat *et al.* 2018). Langanhaltende Dürreperioden führen zur Bildung von kavitationsinduzierten Gasembolien im Xylem, wodurch der Wassertransport langfristig gehemmt und, in Kombination mit geringen Fotosyntheseraten, der Kohlenhydratpool aufgebraucht wird (Choat *et al.* 2018).

Weiterhin wirken sich **milde Winterbedingungen** artübergreifend zuwachsfordert aus. Die Tatsache, dass eine hohe Wasserdampfdrucknachfrage der Luft („Dampfhunger“, Kuttler 2009) das Wachstum der Bäume positiv beeinflusst, könnte auf zwei mögliche Ursachen zurückzuführen sein: Bei den immergrünen Nadelbaumarten kann ein erhöhtes **Wasserdampfsättigungsdefizit in den Wintermonaten** einerseits Transpirationsprozesse induzieren und die Fotosynthese antreiben ohne dabei jedoch Trockenschäden (Frosttrocknis) entsprechend der generell hohen Wasserversorgung des Untersuchungsstandortes zu verursachen. Das Dampfdruckdefizit könnte dabei ausreichend gering sein, um das Schließen der Spaltöffnungen zu verhindern. Eine weitere allgemeinere Erklärung könnte die starke Abhängigkeit des Dampfdruckdefizits von der Lufttemperatur sein, wobei die positive Wachstumsreaktion auf den Rückgang wassertransporthemmender Winter-Embolien mit steigenden Temperaturen in den Wintermonaten zurückzuführen wäre (Lebourgeois *et al.* 2010; van der Maaten 2012). Ein warmer Winter kann zudem die Bodenerwärmung und folglich das Wurzel- und Mykorrhizawachstum unterstützen. Derartige Bedingungen fördern die Knospenphänologie und die Nadel- und Triebreifung, wodurch die Frühholzbildung in der anschließenden Vegetationsphase frühzeitiger eingeleitet werden kann (Verlängerung der Vegetationsperiode, Lebourgeois *et al.* 2010). Basierend auf den großräumigen Untersuchungen von Restaino *et al.* (2016) ist der verzögerte Einfluss des Dampfdruckdefizites in der Ruheperiode insb. in solchen Regionen höher, in denen die Wasserverfügbarkeit in der Vergangenheit weniger begrenzend war. Demnach scheint der relativ große Effekt des Winter-Dampfdefizites mit dem generell hohen Wasserhaushalt des Untersuchungsstandortes zusammenzuhängen.

Analog zu dem positiven Einfluss milder Winterbedingungen wirken sich **kumulierende Frosttage** bis in den Frühling bei vielen Untersuchungsbaumarten negativ auf das Baumwachstum aus. Sollten derartige Frostereignisse in einer früher startenden und länger andauernden Vegetationsperiode häufiger auftreten, wie durch aktuelle Untersuchungen insbesondere für Europa prognostiziert (Liu *et al.* 2018), können Frost- und Spätfrostschäden die Vitalität und Produktivität von Waldökosystemen zunehmend beeinträchtigen (Kreyling *et al.* 2015).

Die Klima-Zuwachsanalysen konnten zeigen, dass die Bedeutung (Dominanz) der untersuchten Klimavariablen in Abhängigkeit von den Wirkungszeiträumen zwischen den Baumarten stark variieren kann. Darüber hinaus ließen sich bei diesen **BAUMARTENSPEZIFISCHEN KLIMAFAKTOREN UND ZEITRÄUMEN** additive Effekte der unterschiedlichen Klimavariablen auf das Baumwachstum feststellen. Das Wachstum von *C. sativa*, *F. sylvatica* und *T. plicata* wird demnach primär durch hohe Dampfdruckdefizite im Winter sowie im Frühjahr des vorhergehenden Jahres (*F. sylvatica*) beeinflusst, wobei die Wasserversorgung von nachrangiger Bedeutung ist. Demgegenüber stellte sich bei *A. rubrum*, *C. japonica* und *P. abies* die Wasserverfügbarkeit in den

Vegetationsperioden (des vorigen und aktuellen Jahres) als dominierender Faktor für das Wachstum heraus. Der Zuwachs von *T. heterophylla* wird insb. durch trocken-aride Klimaverhältnisse (geringe Wasserversorgung, hohes Dampfdruckdefizit) im Juli gehemmt, wogegen primär hohe Niederschläge im August das Wachstum von *B. maximowicziana* negativ beeinflussen. *M. ghyptostroboides* zeigt angesichts ihrer starken Beziehungen mit der Anzahl der Frosttage eine erhöhte Sensitivität gegenüber Frost- und Spätfrost. Unter Berücksichtigung der zu erwartenden Klimaverhältnisse und deren Relevanz für das künftige Baumwachstum wurde mithilfe der Stärke und Häufigkeit der spezifischen Klima-Zuwachsbeziehungen die Klimasensitivität der einzelnen Baumarten hierarchisch einstuft (Näheres siehe Kapitel 5.1).

Als mögliche Ursachen für die spezifische Klimasensitivität können unterschiedliche **BAUMARTENMERKMALE (traits)** herangezogen werden, die sowohl die (evolutionäre) Langzeitanpassung entsprechend ihrer **ökologischen Amplituden** im natürlichen Verbreitungsgebiet (Abb. 5.3) als auch **physiologische und morphologische Eigenschaften** (Tab. 4.3.1) umfassen können.

Artverbreitungsmodelle basieren auf der Grundannahme, dass anhand von Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Baumart in bestimmten Regionen die ökologische Nische der Art repräsentiert wird (Thurm & Heitz 2018). Befindet sich eine Baumart innerhalb ihrer ökologischen Nische, wird von guten klimatischen (und bodenkundlichen) Bedingungen zur Existenz ausgegangen. Diese Zusammenhänge zwischen dem Vorkommen (oder Nichtvorkommen) und den **ökologischen Amplituden** können somit zur Herleitung der Klimaansprüche (Thurm & Heitz 2018) und darauf aufbauend zur Beurteilung der Klimasensitivität genutzt werden. Decken Baumarten aufgrund ihrer vielgestalteten Herkunftsgebiete eine breite Amplitude von klimatischen Verhältnissen ab, ist dabei von einer geringen Klimaanfälligkeit bzw. hohen Klimaplastizität auszugehen. In der vorliegenden Untersuchung konnten prinzipiell keine Beziehungen zwischen der Klimasensitivität und den übergeordneten Herkunftsgebieten (Ostasien, Nordamerika, Südeuropa und Mitteleuropa) festgestellt werden (Abb. 2.2), was aufgrund der großen räumlichen Skala mit zahlreichen nichtbesiedelten Klimaregionen wenig verwunderlich ist. Weiterhin deuten die ökologischen Amplituden darauf hin, dass sich die Sensitivität lediglich näherungsweise für einige Baumarten mit dem Klima der Verbreitungsgebiete erklären lässt (Abb. 5.3). Beispielsweise könnten die hohen Niederschläge in den natürlichen Wuchsregionen von *C. japonica* auf einen hohen Wasserbedarf hinweisen, der die beobachtete geringe Trockenstresstoleranz mit sich bringt. Die hohen Temperaturbereiche von *M. ghyptostroboides* könnten auf einen erhöhten Wärmebedarf hindeuten und folglich die erhöhte Frostanfälligkeit der Baumart erklären. Weiterhin ließe sich die ausgesprochen weite Niederschlagsamplitude mit der erhöhten Trockentoleranz von *T. plicata* und *T. heterophylla* in Verbindung bringen. Insgesamt erschweren jedoch die häufig fehlenden Zusammenhänge (z. B. weite Temperaturamplitude und hohe Temperaturanfälligkeit von *A. rubrum*, schmaler Niederschlagsbereich bei geringen Zuwachsbeziehungen mit der Wasserverfügbarkeit bei *B. maximowicziana*) die Zuordnung der Klimatoleranz zu den ökologischen Amplituden.

Abb. 5.3: Ökologische Amplituden (Höhenausdehnung sowie jährliche Niederschlagssummen und jährliche mittlere Temperatur im Zeitraum 1970–2000) der Untersuchungsbaumarten in den natürlichen Verbreitungsgebieten nach Little (1971), Caudullo *et al.* (2017), Leng *et al.* (2007), Kurata (1971) in Stephan & Liesebach (2000) und Hayashi (1960) in Kimura *et al.* (2014). Die Daten repräsentieren die Vorkommen der Baumarten für die bewaldeten Flächen (Defries *et al.* 2000) mit der jeweils maximalen Höhenverbreitung entsprechend der Literaturangabe. Die Klimadaten wurden von dem WoldClim 2.0 Datensatz (Fick & Hijmans 2017) entnommen. Die Punkte markieren die äußersten minimalen und maximalen Ausreißer.

Deutlicher scheinen dagegen die **physiologischen und morphologischen Anpassungsstrategien** an variable Klimaverhältnisse (insbesondere an Trockenstress) die baumartenspezifischen Klima-Zuwachsbeziehungen zu prägen. So konnte gezeigt werden, dass die hydrolabilen (**anisohydrischen**) Baumarten *B. maximowicziana*, *C. sativa* und *F. sylvatica* (Gomes-Laranjo *et al.* 2012; Ishii *et al.* 2013; Hartl-Meier *et al.* 2015) tendenziell weniger sensitiv auf Schwankungen im Wasserhaushalt reagieren (Abb. 4.3.4). Bei einsetzender Trockenheit entziehen sie dem Boden sämtliches Wasser und speichern es, sodass die Fotosyntheseaktivität aufrechterhalten und Transpirations- und Wachstumsprozesse fortgeführt werden können (Woodruff *et al.* 2016) und bei anhaltender Trockenheit auf eine zusätzliche Wasseraufnahme verzichtet werden kann. Die länger andauernde physiologische Aktivität ist auf den späten Stomataschluss und den anhaltenden, konstanten Transpirationsstrom und Xylemsaftfluss der Baumarten zurückzuführen (Scherrer *et al.* 2011) und wurde in artvergleichenden Studien insb. bei ringporigen Baumarten beobachtet (Leuzinger *et al.* 2005; Zweifel *et al.* 2007; Scherrer *et al.* 2011). Durch ihre weitlumigen Gefäße (Tracheen) können knapper werdende Wasserressourcen von ringporigen Arten wie *C. sativa* schneller und effizienter ausgenutzt werden (Nultsch 2001). Diese **holzanatomische Struktur** erhöht jedoch die Anfälligkeit für frost- und trockenstressinduzierte Embolien (Gillner 2012), sodass eine übermäßige Transpiration ohne fehlenden Transpirationsschutz (Conedera *et al.* 2010) irreversible Schädigungen der Leitungsbahnen hervorrufen kann (Tyree & Cochard 1996). Das tieferreichende **Wurzelsystem** (herz- und pfahlwurzelähnlich) von *B. maximowicziana*, *C. sativa* und *F. sylvatica* trägt weiterhin dazu bei, die Wasseraufnahme aus tieferen Bodenschichten zu ermöglichen. In Kombination mit ihrer hohen physiologischen Aktivität können trockenstressbedingte Wasserdefizite durch die erhöhte vertikale Durchwurzelung des Bodens vermieden werden (Arend *et al.* 2016).

Im Gegensatz dazu werden die Blattstomata der hydrostabilen (**isohydrischen**) Baumarten bei einsetzender Trockenheit frühzeitig geschlossen, sodass die Fotosyntheseaktivität eingeschränkt und das Wachstum der Bäume rasch reduziert wird (McDowell *et al.* 2008). Für die isohydrischen und überwiegend flachwurzelnden Baumarten *A. rubrum*, *C. japonica*, *M. glyptostroboides*, *P. abies*, *T. plicata* und *T. heterophylla* ließen sich folglich vorwiegend vielfältige und ausgeprägte Klima-Zuwachsreaktionen beobachten. Obgleich *M. glyptostroboides* eher den Flachwurzlern (Langlois 2005) mit extensivem Wurzelsystem (Shen 1994) zugeordnet wird, können ihre Wurzeln eine beträchtliche Bodentiefe erreichen (Shen 1994), was die leicht überdurchschnittliche Trockenstresstoleranz erklären könnte.

Im Hinblick auf ein zukünftig durch häufige aride Verhältnisse geprägtes Klima scheinen die anisohydrischen Baumarten von ihrer Eigenschaft zu profitieren, limitierte Wasserreserven effizienter ausnutzen zu können. Es ist anzunehmen, dass dieser Vorteil am Untersuchungsstandort durch das ausgeprägte Wurzelwerk dieser Baumarten gefördert wird. Die erhöhte Trockenstresstoleranz der nordamerikanischen Baumarten *T. plicata* und *T. heterophylla* lässt sich nur bedingt mit ihren physiologisch-morphologischen Strategien in Verbindung bringen. Für diese Arten könnte die evolutionäre Anpassung entsprechend einer weit besiedelten, ökologischen Amplitude der Schlüsselfaktor für die eingeschränkte Klimasensitivität sein. Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass sowohl evolutionär-bedingte als auch physiologisch-morphologische Anpassungsstrategien die Klimaplastizität der Baumarten steuern und die komplexen Klima-Wachstumsbeziehungen erklären können.

5.5 Schlussfolgerung

Die Ergebnisse dieser komparativen Studie zeigen, dass eingeführte Baumarten die Zuwachspotenziale und Klimatoleranz von heimischen Arten an mittleren Standorten in Nordrhein-Westfalen übertreffen können. Angesichts der Unsicherheiten der Klimaprojektionen sind insbesondere solche Baumarten als anbauwürdig einzustufen, die wenig sensitiv auf vielfältige Klimafaktoren reagieren und eine geringe Anfälligkeit für unterschiedliche klimabedingte Stressereignisse (z. B. Trockenheit unterschiedlichen Ausmaßes) aufweisen. Im Sinne einer praxistauglichen Anpassungsstrategie sollten dabei solche Baumarten gefördert werden, die eine nachhaltige Holzproduktion höherwertiger Sortimente sicherstellen und die sich zum Ausgleich klimabedingter Wachstumsverluste über waldbauliche Maßnahmen aktiv steuern lassen. Bei der Evaluierung der klimatischen Anbaueignung sollte die Abwägung eines *Für* oder *Widers* entsprechend eines multikriteriellen Ansatzes erfolgen, wobei neben standörtlichen Voraussetzungen sämtliche artspezifischen Eigenschaften berücksichtigt werden. Die in dieser Studie angewandten Analysen beschränken sich auf nur einen Standort und beruhen auf der Prämisse, dass der jährliche Baumzuwachs die Vitalität sowie Sensitivität gegenüber exogene Faktoren repräsentiert. Demnach sind Prognosen und generalisierbare Interpretationen zur klimatischen Anbaueignung auf vergleichbare Standorte mit einer generell hohen Wasser- und geringen Nährstoffversorgung einzugrenzen und (Zuwachs-)Reaktionsmuster als integrative Schätzer für physiologisch-morphologische Reaktionspotenziale anzuwenden.

Aufgrund ihrer Fähigkeit, die lebensnotwendigen Funktionen und somit die Wachstumsprozesse in physiologischen Stresssituationen aufrecht zu erhalten, scheinen insbesondere die Baumarten *Castanea sativa*, *Betula maximowicziana* und *Fagus sylvatica* von ihrem anisohydrischen Verhalten zu profitieren. Weiterhin lässt die hohe Plastizität der Trockenstressreaktionen sowie die weite ökologische Amplitude bei *Thuja plicata* auf ein reduziertes waldbauliches Risiko gegenüber häufiger Trockenheit unterschiedlichen Ausmaßes schließen. Angesichts eines wärmer und trockener werdenden Sommerklimas, sind die eingeführten Baumarten *C. sativa*, *T. plicata* und *B. maximowicziana* aufgrund ihrer geringen Klima-Zuwachsbeziehungen, ihrer geringen mittleren Sensitivität und überwiegend hohen Trockenstressresistenz als anbauwürdig an mittleren Standorten einzustufen.

Tsuga heterophylla und *Metasequoia glyptostroboides* lassen aufgrund der häufigen und starken Klima-Wachstumsbeziehungen, insbesondere die Abhängigkeit von ausgeglichenen Klimaverhältnissen im Sommer sowie die Sensitivität gegenüber Frühjahrsfrost (*M. glyptostroboides*), auf eine eher mäßige Klimatoleranz und Anbaueignung schließen. Klimastressbedingte Zuwachsverluste können bei *T. heterophylla* allerdings über waldbauliche Eingriffe kompensiert werden, die zudem von ihrer allgemein hohen Trockenstresstoleranz profitiert. Beide Arten zeigen zudem große Zuwachspotenziale (Massenleistung), die eine sichere Holzproduktion gewährleisten können.

Die Baumarten *Acer rubrum*, *Cryptomeria japonica* und *Picea abies* sind aufgrund ihrer geringen Trockenstressresistenz, ihrer hohen *mittleren Sensitivität* sowie ihren ausgeprägten Klima-Wachstumsbeziehungen als anfällig gegenüber klimatische Einflüsse einzustufen. Insbesondere ihre hohe Sensitivität gegenüber ariden Verhältnissen in der Wachstumsperiode, die als Indikator für zukünftig häufige Klimakonstellationen angesehen werden, lassen auf eine verringerte Klimaplastizität schließen. Derzeit scheinen die isohydrischen Arten von ihrem ausgesprochen schnellen Reaktionsvermögen, sich von trockenstressbedingten Extremereignissen zu erholen, zu profitieren. Es ist allerdings anzunehmen, dass sich wiederholende und aufeinanderfolgende Dürreereignisse zunehmend negativ auf die Vitalität der Bäume auswirkt und Produktionsrückgänge nicht kompensiert werden können. Die eingeführten Baumarten *A. rubrum* und *C. japonica* stellen an mittleren Standorten demnach keine geeignete vertretbare Alternative im klimagerechten Waldbau dar.

Insgesamt bleibt festzuhalten, dass entsprechend der Grundsätze der naturgemäßen Waldwirtschaft der Anbau und die Förderung standortheimischer Baumarten an vorrangiger Position stehen sollte. In Abhängigkeit von den standörtlichen Gegebenheiten und betriebsinternen Produktionszielen kann jedoch die Beteiligung von eingeführten Baumarten wie *C. sativa*, *B. maximowicziana* und *T. plicata* am Waldaufbau in bemessenem Umfang mit strengen Maßstäben zur Stabilisierung und Anpassung im Klimawandel beitragen (Thurm & Heitz 2018). Angesichts der Unsicherheiten in den Klimaprognosen und teilweise nur schwer generalisierbaren Klima-Wirkungsbeziehungen sollte im Rahmen der Klimaanpassungsstrategien das waldbauliche Ziel die **Förderung strukturreicher Mischwälder** sein, die vielseitige Entwicklungspfade offen lassen und die klimabedingten Risiken auf unterschiedliche Baumarten verteilen.

VERZEICHNISSE

Castanea sativa (2014)

Reinbestände im
Arboretum Burgholz

Betula maximowicziana (2013)

Literaturverzeichnis der Kapitel 1, 2, 3 und 5

- Abetz P (1977) Zuwachsveränderungen in verschiedenen Schafthöhen. In: *Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien 120* (ed Bundesforschungszentrum für Wald), pp 11–23.
- Abrams MD (1998) The Red Maple Paradox. *BioScience*, **48**, 355–364.
- Abrams MD, Ruffner CM, Morgan TA (1998) Tree-Ring Responses to Drought Across Species and Contrasting Sites in the Ridge and Valley of Central Pennsylvania. *Forest Science*, **44**, 550–558.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H *et al.* (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Amante C, Eakins BW ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model. Procedures, Data Sources and Analysis. NOAA Technical Memorandum NESDIS NGDC 24, 19 pp., National Geophysical Data Center, Marine Geology and Geophysics Division, Boulder, Colorado.
- Ammer C (2008) Konkurrenzsteuerung – Anmerkungen zu einer Kernaufgabe des Waldbaus beim Aufbau vielfältiger Wälder. In: *Eberswalder Forstliche Schriftenreihe Band 36*. Biologische Vielfalt - Lebensversicherung des Waldes (eds Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz (MLUV) des Landes Brandenburg, Landesforstanstalt Eberswalde), pp 21–26, Eberswalde.
- Ammer C, Albrecht L, Borchert H *et al.* (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.
- Ammer C, Stimm B, Mosandl R (2008) Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology*, **28**, 721–728.
- Anderegg WR, Hicke JA, Fisher RA *et al.* (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *The New phytologist*, **208**, 674–683.
- Anders J (2010) Wuchsleistung der Edelkastanie (*Castanea sativa* Mill.) als klimaplastische Baumart in ausgewählten Beständen Ostdeutschlands. Diplomarbeit, Technische Universität Dresden, Tharandt, 126 pp.
- Antos JA, Filipescu CN, Negrave RW (2016) Ecology of western redcedar (*Thuja plicata*). Implications for management of a high-value multiple-use resource. *Forest Ecology and Management*, **375**, 211–222.
- Arend M, Braun S, Buttler A, Siegwolf RWT, Signarbieux C, Körner C (2016) Ökophysiologie: Reaktionen von Waldbäumen auf Klimaänderungen. In: *Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien*. (eds Pluess AR, Augustin S, Brang P), pp 77–91. Haupt, Bern, Stuttgart, Wien.
- Aussenac G, Granier A (1988) Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, **18**, 100–105.
- Bachmann M (1996) Indizes zur Erfassung der Konkurrenz im Bergmischwald - eine Methodenstudie. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*, Neresheim, 1996 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 249–266.
- Bachmann M (1998) Neue Algorithmen zur Quantifizierung von Konkurrenzverhältnissen. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*. Kevelaer, 1998 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 184–193.
- Bachmann M, Konnert M, Schmiedinger A (2009) Vielfalt schaffen, Risiko verringern – Gastbaumarten als Alternativen zur Fichte. *LWF Wissen*, **63**, 22–30.
- Baillie MGL, Pilcher JR (1973) A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin*, **33**, 7–14.
- Barthold F, Conedera M, Torriani D, Spinedi F (2004) Welkesymptome an Edelkastanien im Sommer 2003 auf der Alpensüdseite der Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **155**, 392–399.
- Bartsch N, Röhrig E (2016) Waldökologie. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 417 pp.
- Bascietto M, Scarascia-Mugnozza G (2004) A collection of functions to determine annual tree carbon increment via stem-analysis. *Annals of Forest Science*, **61**, 597–602.
- Bauhus J, van Winden AP, Nicotra AB (2004) Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 686–694.
- Baumeister M, Bouchheid T, Hodapp R, Segatz E, Rose B, Wambsganß W, Edinger J, Mettendorf B Die Edelkastanie, vom Brennholz zum Wertholz. Waldbaummerkblatt der Landesforsten Rheinland-Pfalz, des Amtes für Waldwirtschaft des Ortenaukreises und dem Centre Régional de la Propriété Forestière de Lorraine-Alsace, 27 pp.

- Bauwe A, Jurasinski G, Scharnweber T, Schröder C, Lennartz B (2016) Impact of climate change on tree-ring growth of Scots pine, common beech and pedunculate oak in northeastern Germany. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, **9**, 1–11.
- Beck W (2007) Sensitivität und Autokorrelation in Jahrring-Zeitreihen von Fichten und Buchen. *BFH Nachrichten*, **2**, 27–29.
- Beck W (2011) Wachstumsablauf und witterungssensitive Zuwachsreaktionen in ostdeutschen Douglasienbeständen. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*, Tharandt, 2011 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 109–119.
- Becker A (2009) Wie es zum Anbau der fremdländischen Baumarten in Burgholz kam. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), pp 13–16. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Bedbur I, Matthes U, Konold W (2010) Pionierbaumarten – Chancen, Verbreitung und Potenziale im Klimawandel in Rheinland-Pfalz. *Forst und Holz*, **65**, 20–27.
- Beniston M (2004) The 2003 heat wave in Europe. A shape of things to come? An analysis based on Swiss climatological data and model simulations. *Geophysical Research Letters*, **31**, 1–4.
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB *et al.* (2007) Future extreme events in European climate. An exploration of regional climate model projections. *Climatic Change*, **81**, 71–95.
- Bhuyan U, Zang C, Menzel A (2017) Different responses of multispecies tree ring growth to various drought indices across Europe. *Dendrochronologia*, **44**, 1–8.
- Biber P, Huber C, Ankerst D, Weis W (2012) Reaktion von Konkurrenzmodus und Zuwachs auf Kalkung und Beregnung. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*. Ottenstein, 2012 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 41–52.
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, **9**, 330–343.
- Binder F, Pfatrish M, Fricker C, Stimm B (2018) Zuwachs bei Bergahorn und Edelkastanie im Trockenjahr 2003, *AFZ-DerWald* **73**, 44–47.
- Biondi F, Qeadan F (2008) A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. *Tree-Ring Research*, **64**, 81–96.
- Bo Larsen J, Ruetz WF (1980) Frostresistenz verschiedener Herkünfte der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und der Küstentanne (*Abies grandis*) entlang des 44. Breitengrades in Mittel Oregon. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **99**, 222–233.
- Bolte A, Ammer C, Löf M, Madsen P, Nabuurs G-J, Schall P, Spathelf P, Rock J (2009) Adaptive forest management in central Europe. Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **24**, 473–482.
- Bolte A, Ammer C, Löf M, Nabuurs G-J, Schall P, Spathelf P (2010a) Adaptive Forest Management. A Prerequisite for Sustainable Forestry in the Face of Climate Change. In: *Sustainable forest management in a changing world. A European perspective* (ed Spathelf P), pp 115–139. Springer, Dordrecht.
- Bolte A, Hilbrig L, Grundmann B, Kampf F, Brunet J, Roloff A (2010b) Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*, **129**, 261–276.
- Bolte A, Ibisch PL (2007) Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. *AFZ-DerWald*, **62**, 572–576.
- Bonn S (2000) Konkurrenzdynamik in Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen durch Klimaänderungen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **171**, 81–88.
- Borchert H (2004) Ökonomische Folgen des Trockenjahres 2003 und Kosten des Waldumbaus. *LWF aktuell*, **43**, 31–32.
- Bottacci A (1998) *Castanea sativa* Miller. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–9. Wiley-VCH, Weinheim.
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey J-L, Granier A (2005) Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2920–2933.
- Bräker OU, Rigling A (2004) Waldnutzung und Jahrringe. *Schweiz. Z. Forstwes.*, **155**, 169–177.
- Brang P, Bugmann H, Bürgi A, Mühlethaler U, Rigling A, Schwitter R (2008) Klimawandel als waldbauliche Herausforderung. *Schweiz. Z. Forstwes.*, **159**, 362–373.

- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought. A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625–644.
- Brice B, Lorion KK, Griffin D *et al.* (2013) Signal Strength In Sub-Annual Tree-Ring Chronologies from *Pinus ponderosa* In Northern New Mexico. *Tree-Ring Research*, **69**, 81–86.
- Brodie LC, Harrington CA (2010) Response of western redcedar to release and fertilization in a mixed-species stand. In: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828 (ed Harrington CA), pp 139–144.
- Brodribb TJ, McAdam SA, Jordan GJ, Martins SC (2014) Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 14489–14493.
- Brooks JR, Mitchell AK (2011) Interpreting tree responses to thinning and fertilization using tree-ring stable isotopes. *The New phytologist*, **190**, 770–782.
- Brundke F, Heitz R, Lüpke M, Hübner C (2018) Kurzportrait Edelkastanie (*Castanea sativa*). URL: https://www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_edelkastanie/index_DE. (abgerufen am 27.10.2018).
- Bryndum H (1987) Buchen-Durchforstungsversuche in Dänemark. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **158**, 115–122.
- Bunn AG (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, **26**, 115–124.
- Bunn AG, Jansma E, Korpela M, Westfall RD, Baldwin J (2013) Using simulations and data to evaluate mean sensitivity ($\bar{s}$) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia*, **31**, 250–254.
- Buras A (2017) A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia*, **44**, 130–132.
- Burrlicher E, Schoenwald W (1968) Forstliche Anbauversuche mit der *Metasequoia glyptostroboides* im Raum Westfalen. VS Verlag für Sozialwissenschaften, Wiesbaden, 38 pp.
- BWI (2017) Dritte Bundeswaldinventur 2012 - Ergebnisdatenbank. 77Z1JI_L235of_2012_bi. URL: <https://bwi.info>. (abgerufen am 27.03.2017).
- Campelo F, García-González I, Nabais C (2012) detrendeR – A Graphical User Interface to process and visualize tree-ring data using R. *Dendrochronologia*, **30**, 57–60.
- Campelo F, Nabais C, Freitas H, Gutiérrez E (2007) Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science*, **64**, 229–238.
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition. Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 778–787.
- Carmean WH (1972) Site Index Curves for Upland Oaks in the Central States. *Forest Science*, **18**, 109–120.
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sanchez G, Penuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 1474–1478.
- Carter KK (1996) Provenance tests as Indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1089–1095.
- Castagneri D, Vacchiano G, Lingua E, Motta R (2008) Analysis of intraspecific competition in two subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (Trento, Italy). *Forest Ecology and Management*, **255**, 651–659.
- Caudullo G, Welk E, San-Miguel-Ayán J (2017) Chorological maps for the main European woody species. *Data in brief*, **12**, 662–666.
- Chen L, Zhang Z, Ewers BE (2012) Urban tree species show the same hydraulic response to vapor pressure deficit across varying tree size and environmental conditions. *PloS one*, **7**, e47882.
- Chhin S, Hogg, E H Ted, Lieffers VJ, Huang S (2010) Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiology*, **30**, 335–345.
- Chhin S, Wang GG (2005) The effect of sampling height on dendroclimatic analysis. *Dendrochronologia*, **23**, 47–55.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, **558**, 531–539.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ *et al.* (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, **491**, 752–755.
- Christy EJ (1986) Effect of root competition and shading on growth of suppressed western hemlock (*Tsuga heterophylla*). *Vegetatio*, **65**, 21–28.

- Ciais P, Reichstein M, Viovy N *et al.* (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529–533.
- Conedera M, Krebs P, Tinner W, Pradella M, Torriani D (2004) The cultivation of *Castanea sativa* (Mill.) in Europe, from its origin to its diffusion on a continental scale. *Vegetation History and Archaeobotany*, **13**, 161–179.
- Conedera M, Barthold F, Torriani D, Pezzatti GB (2010) Drought sensitivity of *Castanea sativa*: Case study of summer 2003 in the southern Alps. *Acta Horticulturae*, **866**, 297–302.
- Conedera M, Tinner W, Krebs P, Rigo D de, Caudullo G (2016) *Castanea sativa* in Europe. distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (eds San-Miguel-Ayanz J, Rigo Dd, Caudullo G, Durrant TH, Mauri A), pp. 78–79. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Cook ER (1990) A conceptual linear aggregate model for tree rings. In: *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science* (eds Cook ER, Kairiūkštis LA), pp 98–104. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Cook ER, Briffa K, Shiyatov S, Mazepa V (1990) Tree-ring standardization and growth-trend estimation. In: *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science* (eds Cook ER, Kairiūkštis LA), pp 104–123. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Cook, ER, Kairiūkštis, LA (Eds.) (1990) *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 394 pp.
- Cook ER, Peters K (1997) Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. *The Holocene*, **7**, 361–370.
- Corona P, Romagnoli M, Torrini L (1995) Stem annual increments as ecobiological indicators in Turkey oak (*Quercus cerris* L.). *Trees*, **10**, 13–19.
- Čufar K, Prislan P, Luis M de, Gričar J (2008) Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. *Trees*, **22**, 749–758.
- Dautzenberg H (2009a) *Betula maximowicziana* - Die Lindenblättrige Birke. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), pp 30–31. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Dautzenberg H (2009b) *Castanea sativa* - Die Edelkastanie. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), p 33. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Dautzenberg H (2009c) *Cryptomeria japonica*. Die Japanische Sichelanne. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), pp 35–36. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Dautzenberg H (2009d) *Metasequoia ghyostroboides* - Der Urweltmammutbaum, Chinesisches Rotholz, Wasserlärche. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), p 37. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Dautzenberg H (2009e) *Thuja plicata* - Der Riesen-Lebensbaum. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), p 45. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Dautzenberg H (2009f) *Tsuga heterophylla*. Die Westliche Hemlocktanne, Schierlingstanne. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), p 46. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Defries RS, Hansen MC, Townshend JR, Janetos AC, Loveland TR (2000) A new global 1-km dataset of percentage tree cover derived from remote sensing. *Global Change Biology*, **6**, 247–254.
- Deisenhofer F (2010) Western redcedar (*Thuja plicata*) advanced regeneration response to variable retention harvesting in southwest Washington. In: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828 (ed Harrington, CA), p 157.
- Delagrange S, Messier C, Lechowicz MJ, Dizengremel P (2004) Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, **24**, 775–784.
- Delucia EH, Maherali H, Carey EV (2000) Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology*, **6**, 587–593.
- Delzon S, Urli M, Samalens J-C, Lamy J-B, Lischke H, Sin F, Zimmermann NE, Porté AJ (2013) Field evidence of colonisation by Holm Oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period. *PLoS one*, **8**, e80443.
- Devine WD, Harrington CA (2009) Western redcedar response to precommercial thinning and fertilization through 25 years posttreatment. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 619–628.

- Dinno A (2016) dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.2. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>. (abgerufen am 17.07.2016).
- Dittmar C, Eißing T, Rothe A (2012) Elevation-specific tree-ring chronologies of Norway spruce and Silver fir in Southern Germany. *Dendrochronologia*, **30**, 73–83.
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress. A review. *European Journal of Forest Research*, **124**, 319–333.
- Dulamsuren C, Hauck M, Kopp G, Ruff M, Leuschner C (2017) European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees*, **31**, 673–686.
- Dulamsuren C, Hauck M, Leuschner C (2010) Recent drought stress leads to growth reductions in *Larix sibirica* in the western Khentey, Mongolia. *Global Change Biology*, **16**, 3024–3035.
- DWD (2015) Deutscher Wetterdienst. Wetter und Klima aus einer Hand. URL: <http://www.dwd.de/>; ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations_germany/climate/. (abgerufen am 10.06.2015).
- Dyer ME, Bailey RL (1987) A Test of Six Methods for Estimating True Heights from Stem Analysis Data. *Forest Science*, **33**, 3–13.
- Earle CJ (2015) *Thuja plicata*. The Gymnosperm Database. URL: http://www.conifers.org/cu/Thuja_plicata.php. (abgerufen am 27.06.2017).
- Eckstein D, Bauch J (1969) Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **88**, 230–250.
- Eilmann B, Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology*, **32**, 178–187.
- Engesser R, Forster B, Meier F, Wermelinger B (2008) Forstliche Schadorganismen im Zeichen des Klimawandels. *Schweiz. Z. Forstwes.*, **159**, 344–351.
- Erdmann GG, Peterson Jr. RM, Oberg RR (1985) Crown releasing of red maple poles to shorten high-quality sawlog rotations. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 694–700.
- Ettinger AK, Ford KR, HilleRisLambers J (2011) Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology*, **92**, 1323–1331.
- Ettinger AK, HilleRisLambers J (2013) Climate isn't everything: competitive interactions and variation by life stage will also affect range shifts in a warming world. *American journal of botany*, **100**, 1344–1355.
- Falk W, Bachmann-Gigl U, Kölling C (2013) Bäume für die Zukunft: Baumartenwahl auf wissenschaftlicher Grundlage. *LWF aktuell*, **94**, 8–11.
- Fan S, Grossnickle SC, Russell JH (2008) Morphological and physiological variation in western redcedar (*Thuja plicata*) populations under contrasting soil water conditions. *Trees*, **22**, 671–683.
- Fei S, Steiner KC (2007) Evidence for Increasing Red Maple Abundance in the Eastern United States. *Forest Science*, **53**, 473–477.
- Fekedulegn D, Hicks RR, Colbert JJ (2003) Influence of topographic aspect, precipitation and drought on radial growth of four major tree species in an Appalachian watershed. *Forest Ecology and Management*, **177**, 409–425.
- Feliksik E, Wilczyński S (2009) The effect of climate on tree-ring chronologies of native and nonnative tree species growing under homogenous site conditions. *Geochronometria*, **33**, 49–57.
- Fernandez-de-Una L, Canellas I, Gea-Izquierdo G (2015) Stand competition determines how different tree species will cope with a warming climate. *PLoS one*, **10**, e0122255.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2. New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**, 4302–4315.
- Fischbach J (1995) Vergleichende ertragskundliche Untersuchungen in einem 19,5-jährigen *Cryptomeria japonica*-Jungbestand im Forstamt Lahnstein. Diplomarbeit, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, 108 pp.
- Foiles MW, Graham RT, Olson DF, JR. (1990) *Abies grandis* (Dougl. ex D. Don) Lindl., Grand fir. In: *Silvics of North America*. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 52–59. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Forestry Agency Japan (2012) The State of Forest Genetic Resources in Japan. Country Reports for The State of the World's Forest Genetic Resources. URL: <http://www.fao.org/3/a-i3825e/i3825e36.pdf>. (abgerufen am 11.03.2018).
- Forrester DI (2014) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests. From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, **312**, 282–292.

- Frank D, Esper J (2005) Characterization and climate response patterns of a high-elevation, multi-species tree-ring network in the European Alps. *Dendrochronologia*, **22**, 107–121.
- FreLaBA (2016) FREmdLAendischeBaumArten: Datenbanksystem zur Verwaltung fremdländischer Baumarten im Auftrag des Landesbetriebes Wald und Holz NRW, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Arnsberg.
- Friedrichs DA, Büntgen U, Frank DC, Esper J, Neuwirth B, Löffler J (2009) Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. *Tree Physiology*, **29**, 39–51.
- Fritts HC (1976) Tree rings and climate. Academic Press, London, 567 pp.
- Ganghofer A (1884) Das forstliche Versuchswesen. Bd II. Schmid'sche Buchhandlung, Augsburg, 532 pp.
- García-Suárez AM, Butler CJ, Baillie MGL (2009) Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: A multi-species approach. *Dendrochronologia*, **27**, 183–198.
- Gärtner H, Esper J, Treydte K (2004) Geomorphologie und Jahrringe – Feldmethoden in der Dendrogeomorphologie. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **155**, 198–207.
- George J-P, Schueler S, Karanitsch-Ackerl S, Mayer K, Klumpp RT, Grabner M (2015) Inter- and intra-specific variation in drought sensitivity in *Abies spec.* and its relation to wood density and growth traits. *Agricultural and Forest Meteorology*, **214–215**, 430–443.
- Gillner S (2012) Stadtbäume im Klimawandel - Dendrochronologische und physiologische Untersuchungen zur Identifikation der Trockenstressempfindlichkeit häufig verwendeter Stadtbaumarten in Dresden. Dissertation, Technische Universität Dresden, Dresden, 229 pp.
- Gomes-Laranjo J, Dinis L-T, Martins L *et al.* (2012) Characterization of Chestnut Behavior with Photosynthetic Traits. In: *Applied Photosynthesis* (ed Najafpour M), pp 47–80. InTech.
- Gower ST, Isebrands JG, Sheriff DW (1995) Carbon allocation and accumulation in conifers. In: *Resource Physiology of Conifers. Acquisition, Allocation, and Utilization* (eds Smith WK, Hinckley TM, Roy J), pp 217–254. Elsevier Science, Burlington.
- Grossnickle SC, Russell JH (2010) Ecophysiological processes of western redcedar (*Thuja plicata*) and yellow-cedar (*Callitropsis nootkatensis*). In: *A Tale of Two Cedars: International Symposium on Western Redcedar and Yellow-Cedar*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-828 (ed Harrington, CA), pp 33–36.
- Grundmann BM (2009) Dendroklimatologische und dendroökologische Untersuchungen des Zuwachsverhaltens von Buche und Fichte in naturnahen Mischwäldern. Dissertation, Technische Universität Dresden, Dresden, 195 pp.
- Guericke M (2002) Untersuchungen zur Wuchsdynamik der Buche. Waldwachstumskundliche Beobachtungen und waldbauliche Konsequenzen auf Grundlage langfristig beobachteter Durchforstungsversuche. *Forst und Holz*, **57**, 331–337.
- Hacket-Pain AJ, Ascoli D, Vacchiano G *et al.* (2018) Climatically controlled reproduction drives interannual growth variability in a temperate tree species. *Ecology letters*, **21**, 1833–1844.
- Hacket-Pain AJ, Friend AD, Lagueard JG, Thomas PA (2015) The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiology*, **35**, 319–330.
- Hamilton GJ (1969) The Dependence of Volume Increment of Individual Trees on Dominance, Crown Dimensions, and Competition. *Forestry*, **42**, 133–144.
- Hapla F (2011) Verwendungsmöglichkeiten für Küstentannen-Schnittholz. *LWF Wissen*, **66**, 74–75.
- Hapla F, Kubalek S, Bak M, Németh R (2013) Timber grade oriented analysis of *Abies grandis* trees' oven-dry density with different growth rates. Part I: Experimental design. *Wood Research*, **58**, 361–368.
- Hapla F, Kubalek S, Bak M, Németh R (2014) Timber grade oriented analysis of *Abies grandis* trees' oven-dry density with different growth rates. Part II.: Effect of the trees' social position in the forest on the variability of oven-dry density. *Wood Research*, **59**, 273–282.
- Harrington CA, Devine WD (2011) Stand development following precommercial thinning and fertilization treatments in a western redcedar (*Thuja plicata*) dominated forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **41**, 151–164.
- Harrington CA, Wierman CA (1990) Growth and foliar nutrient response to fertilization and precommercial thinning in a coastal western red cedar stand. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**, 764–773.
- Hart JL, Buchanan ML, Clark SL, Torreano SJ (2012) Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum*. *Forest Ecology and Management*, **282**, 124–132.
- Hartl-Meier C (2015) Dendroökologische Untersuchungen zum Einfluss der Klimaänderung auf Bergwälder der Nördlichen Kalkalpen. Dissertation, Technische Universität München, München, 173 pp.

- Hartl-Meier C, Zang C, Buntgen U, Esper J, Rothe A, Gottlein A, Dirnbock T, Treydte K (2015) Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest. *Tree Physiology*, **35**, 4–15.
- Hayashi Y (1960) Taxonomical and phytogeographical study of Japanese conifers. (In japanisch). Norin-Shuppan, Tokyo, 460 pp.
- Hein S, Ehrling A, Wieland A, Hüttinger M (2013) Zur Wachstumssteuerung der Edelkastanie. *FVA-einblick*, **3**, 11–13.
- Heiniger U (2001) *Castanea sativa*: pathology, genetic resources, ecology and silviculture, **76**, 327–517.
- Hennon PE (1999) *Tsuga heterophylla*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–8. Wiley-VCH, Weinheim.
- HNH (2009) Das Buche-Küstentanne-Projekt - “Verwertungsorientierte Untersuchungen an Buche und Küstentanne aus nachhaltig bewirtschafteten Mischbeständen zur Herstellung innovativer zukunftsfähiger Holzprodukte und Holzwerkstoffe”. Abschlussberichte der Teilprojekte TP 1 bis TP 9, Kompetenznetz für Nachhaltige Holznutzung (NHN) e. V., Göttingen. URL: <http://www.kompetenznetz-holz.de/bukueta>. (abgerufen am 08.08.2018).
- Hijmans RJ (2016) raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8. URL <https://CRAN.R-project.org/package=raster>. (abgerufen am 12.12.2018).
- Hinckley TM, Dougherty PM, Lassoie JP, Roberts JE, Teskey RO (1979) A severe drought: Impact on tree growth, phenology, net photosynthetic rate and water relations. *American Midland Naturalist*, **102**, 307–316.
- Hinckley, TM, Lassoie, JP (Eds.) (1981) Radial growth in coniferous and deciduous trees: A comparison. *Mitteil. der Forstl. Bundesversuchsanstalt*, Wien, 142, 17–56.
- Hlásny T, Barcza Z, Fabrika M, Balázs B, Churkina G, Pajtík J, Sedmák R, Turcáni M (2011) Climate change impacts on growth and carbon -balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, **47**, 219–236.
- Hlásny T, Mátyás C, Seidl R *et al.* (2014) Climate change increases the drought risk in Central European forests. What are the options for adaptation? *Forestry Journal*, **60**.
- Hogg EH, Brandt JP, Kochtubajda B (2005) Factors affecting interannual variation in growth of western Canadian aspen forests during 1951–2000. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 610–622.
- Hogrebe H (1974) Ist *Cryptomeria japonica* in Mitteleuropa anbauwürdig? *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft*, **67**, 73–83.
- Hogrebe H (1981) Japanische Baumarten aus forstlicher und dendrologischer Sicht. *AFZ-DerWald*, **32**, 810–812.
- Holmes MJ, Reed DD (1991) Competition indices for mixed species northern hardwoods. *Forest Science*, **37**, 1338–1349.
- Hughes MK, Kelly PM, Pilcher JR, LaMarche VCJ (1982) Climate from tree rings. Cambridge Univ. Press; Cambridge University Press, Cambridge, 223 pp.
- Husmann K, Saborowski J, Hapla F (2013) Ursachenanalyse der Ringschäle bei Edelkastanie (*Castanea sativa* [Mill.]) in Rheinland-Pfalz. *Forstarchiv*, **84**, 107–118.
- IPCC (2013) Summary for Policymakers. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 28 pp.
- Ishii H, Azuma W, Nabeshima E (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, **28**, 191–198.
- Ito E, Yoshinaga S, Ohnuki Y, Shichi K, Matsumoto Y, Taoda H (2002) Soil factors affecting the decline of *Cryptomeria japonica* forest in Kanto Plains, Japan. *Japanese Journal of Forest Environment*, **44**, 37–43.
- Ivković M, Gapare W, Wu H, Espinoza S, Rozenberg P (2013) Influence of cambial age and climate on ring width and wood density in *Pinus radiata* families. *Annals of Forest Science*, **70**, 525–534.
- Jacob D, Bülow K, Kotova L, Moseley C, Petersen J, Rechid D (2012) Regionale Klimaprojektionen für Europa und Deutschland: Ensemble Simulationen für die Klimafolgenforschung. CSC Report 6, Climate Service Center, Hamburg, 51 pp.
- Jandl R, Bauhus J, Bolte A, Schindlbacher A, Schüler S (2015) Effect of Climate-Adapted Forest Management on Carbon Pools and Greenhouse Gas Emissions. *Current Forestry Reports*, **1**, 1–7.
- Kaennel M, Schweingruber FH (1995) Multilingual glossary of dendrochronology. Terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. Paul Haupt Publishers, Bern, 467 pp.
- Kerhoulas LP, Kane JM (2012) Sensitivity of ring growth and carbon allocation to climatic variation vary within ponderosa pine trees. *Tree Physiology*, **32**, 14–23.

- Kienast F (1987) Jahrringe als ökologische Datenträger. Report No. 292, Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, 49 pp.
- Kimura MK, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, San Jose-Maldia L, Tsumura Y (2014) Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany*, **114**, 1687–1700.
- Klädtke J, Kohnle U, Kublin E, Ehring A, Pretzsch H, Uhl E, Spellmann H, Weller A (2012) Wachstum und Wertleistung der Douglasie in Abhängigkeit von der Standraumgestaltung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **163**, 96–104.
- Klinka K, Brisco D (2009) Silvics and silviculture of coastal western redcedar: a literature review. Ministry of Forests and Range, Victoria, B.C., 105 pp.
- Knutzen F, Dulamsuren C, Meier IC, Leuschner C (2017) Recent Climate Warming-Related Growth Decline Impairs European Beech in the Center of Its Distribution Range. *Ecosystems*, **259**, 660.
- Kohler M, Sohn J, Nägele G, Bauhus J (2010) Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *Eur. J. Forest. Res. (European Journal of Forest Research)*, **129**, 1109–1118.
- Koike T, Kitao M, Quoreshi AM, Matsuura Y (2003) Growth characteristics of root-shoot relations of three birch seedlings raised under different water regimes. *Plant and Soil*, **255**, 303–310.
- Koike T, Sakagami Y (1985) Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 631–635.
- Kölling C (2007) Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. *AFZ-DerWald*, **62**, 1242–1245.
- Kölling C (2013) Nichtheimische Baumarten – Alternativen im klimagerechten Waldumbau? *LWF aktuell*, **96**, 4–11.
- Kölling C, Dietz E, Falk W, Mellert K-H (2009a) Provisorische Klima-Risikokarten als Planungshilfe für den klimagerechten Waldumbau in Bayern. *Forst und Holz*, **64**, 40–47.
- Kölling C, Knoke T, Schall P, Ammer C (2009b) Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv*, **80**, 42–54.
- Konôpka B, Noguchi K, Sakata T, Takahashi M, Konôpková Z (2006) Fine root dynamics in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. *Forest Ecology and Management*, **225**, 278–286.
- Koprowski M, Zielski A (2006) Dendrochronology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from two range centres in lowland Poland. *Trees*, **20**, 383–390.
- Körner C (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, **115**, 445–459.
- Kowarik I, Starfinger U (2002) Biologische Invasionen. Eine Herausforderung zum Handeln? Ziele und Ergebnisse der ersten Berliner NEOBIOTA-Tagung. *NEOBIOTA*, **1**, 1–4.
- Kozakiewicz PK, Monder S (2016) Physical and mechanical properties and anatomy of metasequoia wood (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng). *Ann. WULS-SGGW, For. and Wood Technol.*, **95**, 114–119.
- Kraft G (1884) Beiträge zur Lehre: Von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Klindworth, Hannover, 147 pp.
- Kramer H (1978) Der Bowmont-Durchforstungsversuch. Ein Beitrag zur Diskussion über Fichtendurchforstung. *Forstw. Cbl.*, **97**, 131–141.
- Kramer H, Akça A (2002) Leitfaden zur Waldmeßlehre. Sauerländer, Frankfurt am Main, 266 pp.
- Kreyling J, Schmid S, Aas G, Higgins S (2015) Cold tolerance of tree species is related to the climate of their native ranges. *Journal of Biogeography*, **42**, 156–166.
- Kublin E, Breidenbach J, Kändler G (2013) A flexible stem taper and volume prediction method based on mixed-effects B-spline regression. *European Journal of Forest Research*, **132**, 983–997.
- Kumagai T, Aoki S, Otsuki K, Utsumi Y (2009) Impact of stem water storage on diurnal estimates of whole-tree transpiration and canopy conductance from sap flow measurements in Japanese cedar and Japanese cypress trees. *Hydrological Processes*, **23**, 2335–2344.
- Kunz J, Löffler G, Bauhus J (2018) Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, **414**, 15–27.
- Kurata S (1971) Illustrated important forest trees of Japan. Vols. 1 and 2. Chikyū Shuppan, Tokyo.
- Kuttler W (2009) Klimatologie. Schöningh, Paderborn, München, Wien, Zürich, 260 pp.
- Land A, Remmele S, Schönbein J, Küppers M, Zimmermann R (2017) Climate-growth analysis using long-term daily-resolved station records with focus on the effect of heavy precipitation events. *Dendrochronologia*, **45**, 156–164.

- Landesbetrieb Wald und Holz NRW (Ed.) (2009) Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster, 74 pp.
- Lang W (2007) Die Edelkastanie - wiederentdeckt im Zeitalter des Klimawandels. *AFZ-DerWald*, **62**, 923–925.
- Langlois GA (2005) A conversation plan for *Metasequoia* in China. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 368–396. Springer, Dordrecht.
- Lappi J (2006) Smooth height/age curves from stem analysis with linear programming. *Silva Fennica*, **40**, 291–301.
- Latte N, Lebourgeois F, Claessens H (2016) Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees*, **30**, 189–201.
- Le Dantec V, Dufrêne E, Saugier B (2000) Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, **134**, 71–81.
- Lebourgeois F, Bréda N, Ulrich E, Granier A (2005) Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19**, 385–401.
- Lebourgeois F, Rathgeber CBK, Ulrich E (2010) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, **21**, 364–376.
- Leder B (2018) Die AG Gastbaumarten im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten. URL: www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_ag_gastbaumarten/index_DE. (abgerufen am 19.02.2018).
- Leder B, Tennhoff N (2014) Kurzportrait Lindenblättrige Birke (*Betula maximowicziana*). URL: https://www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_betula_max/index_DE. (abgerufen am 02.02.2018).
- Lembcke G (1959) Ertragskundliche Untersuchungen an ausländischen Holzarten in den Lehroberförstereien Freienwalde und Chorin. Unter besonderer Berücksichtigung von *Thuja plicata*, *Chamaecyparis lawsoniana* und *Carya*-Arten. Dissertation, Humboldt-Universität, Berlin, 246 pp.
- Leng Q, Fan S-h, Wang L *et al.* (2007) Database of Native *Metasequoia glyptostroboides* Trees in China Based on New Census Surveys and Expeditions. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **48**, 185–233.
- LePage BA, Yang H, Matsumoto M (2005) The Evolution and Biogeographic History of *Metasequoia*. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 3–94. Springer, Dordrecht.
- Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R, Korner C (2005) Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology*, **25**, 641–650.
- Lévesque M, Rigling A, Bugmann H, Weber P, Brang P (2014) Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, **197**, 1–12.
- Lévesque M, Saurer M, Siegwolf R, Eilmann B, Brang P, Bugmann H, Rigling A (2013) Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology*, **19**, 3184–3199.
- Li H-L (1953) Present Distribution and Habitats of the Conifers and Taxads. *Evolution*, **7**, 245 pp.
- Liesebach M (2000) Anbauversuche mit fremdländischen Birken. *LWF Wissen*, **28**, 71–81.
- Liesebach M, Weissenbacher L (2007) Erfahrungen mit *Abies grandis* in sommerwarmen Gebieten Österreichs. *Forst und Holz*, **62**, 77–84.
- Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE *et al.* (2014) Climate change and European forests. What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of environmental management*, **146**, 69–83.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S *et al.* (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **259**, 698–709.
- Little EL (1971) Atlas of United States Trees. Volume 1. Conifers and Important Hardwoods. Miscellaneous Publication No. 1146. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., 434 pp.
- Liu Q, Piao S, Janssens IA *et al.* (2018) Extension of the growing season increases vegetation exposure to frost. *Nature communications*, **9**, 426 pp.
- Lloret F, Keeling EG, Sala A (2011) Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, **120**, 1909–1920.
- Lockow K-W, Lockow J (2007) Anbau der Großen Küstentanne in Brandenburg aus ertragskundlicher Sicht. *Forstarchiv*, **78**, 158–165.
- LÖLF NRW (1986a) *Abies grandis* Lindl. - Große Küstentanne (1984). In: *Merkeblätter über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 3 pp.

- LÖLF NRW (1986b) *Betula maximowicziana* Regel - Lindenblättrige Birke (1983). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 2 pp.
- LÖLF NRW (1986c) *Castanea sativa* Mill. - EBkastanie (1985). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 2 pp.
- LÖLF NRW (1986d) *Cryptomeria japonica* D. Don. - Sichelkanne (1986). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 3 pp.
- LÖLF NRW (1986e) *Metasequoia glyptostroboides* Hu & Cheng (1982). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 3 pp.
- LÖLF NRW (1986f) *Thuja plicata* Donn. ex D. Don. - Riesenlebensbaum (1981). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 3 pp.
- LÖLF NRW (1986g) *Tsuga heterophylla* Sarg. (1983). In: *Merkmale über fremdländische Baumarten* (ed Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen), Recklinghausen, 2 pp.
- Londo HA, Strong TR, Scares H, Reed DD (1999) Thinning effects on basal area growth of red maple (*Acer rubrum* L.). In: *Proceedings, 12th Central Hardwood Forest Conference* (eds Stringer JW, Loftis DL, Lacki M, Barnes T, Muller RA), pp 215–220. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Asheville, NC.
- Lorimer CG (1984) Development of the Red Maple Understory in Northeastern Oak Forests. *Forest Science*, **30**, 3–22.
- Lüpke M, Heitz R, Uhl E, Hübner C (2018) Die Edelkastanie in Bayern – Erkenntnisse aus einem Projekt der LWF. *LWF Wissen*, **81**, 42–52.
- Machado SD, Silva, Luis César Rodrigues da, Figura MA, Téo SJ, Nascimento, Rodrigo Geroni Mendes (2010) Comparison of methods for estimating heights from complete stem analysis data for *Pinus taeda*. *Ciência Florestal*, **20**, 45–55.
- Mäkinen H (1997) Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families. *Silva Fennica*, **31**, 43–52.
- Mäkinen H (1998) The suitability of height and radial increment variation in *Pinus sylvestris* (L.) for expressing environmental signals. *Forest Ecology and Management*, **112**, 191–197.
- Mäkinen H, Nöjd P, Isomäki A (2002) Radial, Height and Volume Increment Variation in *Picea abies* (L.) Karst. Stands with Varying Thinning Intensities. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **17**, 304–316.
- Matsumoto Y, Shigenaga H, Miura S, Nagakura J., Taoda H (2006) Mapping of Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*) Forests Vulnerable to Global Warming in Japan. *Global Environmental Research*, **10**, 181–188.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD *et al.* (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *The New phytologist*, **178**, 719–739.
- Merlin M, Perot T, Perret S, Korboulewsky N, Vallet P (2015) Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, **339**, 22–33.
- Messinger J, Güney A, Zimmermann R, Ganser B, Bachmann M, Remmele S, Aas G (2015) *Cedrus libani*. A promising tree species for Central European forestry facing climate change? *European Journal of Forest Research*, **134**, 1005–1017.
- Mettendorf B (2007) Edelkastanien-Wertholz aus Baden. Neue Perspektiven bei Produktion und Vermarktung, **62**, 920–922.
- Mettendorf B (2016) Eingeführte Baumarten als Alternative zur Esche. *AFZ-DerWald*, **81**, 13–17.
- Metz J, Annighöfer P, Schall P, Zimmermann J, Kahl T, Schulze E-D, Ammer C (2016) Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, **22**, 903–920.
- Metz J, Seidel D, Schall P, Scheffer D, Schulze E-D, Ammer C (2013) Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management*, **310**, 275–288.
- Minore D (1990) *Thuja plicata* Donn ex D. Don, Western Redcedar. In: *Silvics of North America*. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 590–600. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Mölder I, Leuschner C, Leuschner HH (2011) $\delta^{13}C$ signature of tree rings and radial increment of *Fagus sylvatica* trees as dependent on tree neighborhood and climate. *Trees*, **25**, 215–229.

- Nagel J, Spellmann H, Pretzsch H (2012) Zum Informationspotenzial langfristiger forstlicher Versuchsflächen und periodischer Waldinventuren für die waldwachstumskundliche Forschung. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **183**, 111–116.
- Nehring S, Kowarik I, Rabitsch W, Essl F (2013) Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen, BfN-Skripten, **352**, 204 pp.
- Neumann M, Mues V, Moreno A, Hasenauer H, Seidl R (2017) Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*, **23**, 4788–4797.
- Neuner S, Albrecht A, Cullmann D *et al.* (2015) Survival of Norway spruce remains higher in mixed stands under a dryer and warmer climate. *Global Change Biology*, **21**, 935–946.
- Neuwirth B, Schweingruber FH, Winiger M (2007) Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia*, **24**, 79–89.
- Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- Norman SP, Koch FH, Hargrove WW (2016) Review of broad-scale drought monitoring of forests. Toward an integrated data mining approach. *Forest Ecology and Management*, **380**, 346–358.
- Nultsch W (2001) Allgemeine Botanik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 663 pp.
- Oberhuber W, Mayr S (1998) Dendroklimatologische Untersuchung von Kiefernbeständen (*Pinus sylvestris* L.) auf Schuttmateriel des Tschirgant-Bergsturzes (Tirol). *Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck*, **85**, 35–45.
- Ohno Y, Umeki K, Terazawa K, Yasaka M, Watanabe I, Takiya M (2010) Competition as a predisposing factor of crown dieback in a secondary forest of *Betula maximowicziana* in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Forest Research*, **15**, 161–168.
- Olivar J, Bogino S, Spiecker H, Bravo F (2012) Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Dendrochronologia*, **30**, 35–47.
- Otto HJ (1993) Fremdländische Baumarten in der Waldbauplanung - dargestellt am Beispiel der niedersächsischen Landesforstverwaltung. *Forst und Holz*, **48**, 454–456.
- Packee EC (1990) *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., Western Hemlock. In: *Silvics of North America*. Volume 1, Conifers. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 613–622. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Panka S (2014) Der Riesen-Lebensbaum (*Thuja plicata* Donn ex D. Don) – Wuchsleistung einer bisher unterschätzten Baumart in Brandenburg. *Eberswalder Forstliche Schriftreihe*, **55**, 77–87.
- Parnesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Peltola H, Miina J, Rouvinen I, Kellomäki S (2002) Effect of early thinning on the diameter growth distribution along the stem of Scots pine. *Silva Fennica*, **36**, 813–825.
- Penninckx V, Meerts P, Herbauts J, Gruber W (1999) Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *Forest Ecology and Management*, **113**, 23–33.
- Perkins D, Uhl E, Biber P, Du Toit B, Carraro V, Rötzer T, Pretzsch H (2018) Impact of Climate Trends and Drought Events on the Growth of Oaks (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) within and beyond Their Natural Range. *Forests*, **9**, 108.
- Peterson G, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, **1**, 6–18.
- Pichler P, Oberhuber W (2007) Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management*, **242**, 688–699.
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**, 321–326.
- Praciak A, Pasiecznik N, Sheil D *et al.* (2013) The CABI encyclopedia of forest trees. CABI, Wallingford, 523 pp.
- Pretzsch H (2009) Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model. Springer, Berlin, London, 671 pp.
- Pretzsch H (2012) Zuwachsreaktionen auf Trockenstress in Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*, Ottenstein, 2012 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 21–32.
- Pretzsch H, Biber P (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**, 370–384.
- Pretzsch H, Schütze G, Uhl E (2013) Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol. (Stuttg) (Plant biology (Stuttgart, Germany))*, **15**, 483–495. 23062025.

- Pretzsch H, Schütze G, Biber P (2018) Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosystems*, **5**, 20 pp.
- Pszwaro JL, D'Amato AW, Burk TE, Russell MB, Palik BJ, Strong TF (2016) Analysis of stand basal area development of thinned and unthinned *Acer rubrum* forests in the upper Great Lakes region, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 645–655.
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL: <http://qgis.osgeo.org>. (abgerufen am 11.10.2018).
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rais A, van de Kuilen J-WG, Pretzsch H (2014) Growth reaction patterns of tree height, diameter, and volume of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) under acute drought stress in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*, **133**, 1043–1056.
- Ranney TG, Bir RE, Skroch WA (1991) Comparative drought resistance among six species of birch (*Betula*): influence of mild water stress on water relations and leaf gas exchange. *Tree Physiology*, **8**, 351–360.
- Reed DD, Jones EA, Liechty HO, Mroz GD, Jurgensen MF (1992) Impacts of annual weather conditions on forest productivity. *International Journal of Biometeorology*, **36**, 51–57.
- Reif A, Brucker U, Kratzer R, Schmiedinger A, Bauhus J (2009) Waldbau und Baumartenwahl in Zeiten des Klimawandels aus Sicht des Naturschutzes. Abschlussbericht eines F+E-Vorhabens im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz, FKZ 3508 84 0200, 128 pp.
- 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.
- Repo T, Launiainen S, Lehto T *et al.* (2016) The responses of Scots pine seedlings to waterlogging during the growing season. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 1439–1450.
- Restaino CM, Peterson DL, Littell J (2016) Increased water deficit decreases Douglas fir growth throughout western US forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 9557–9562.
- Reyer C, Lasch-Born P, Suckow F, Gutsch M, Murawski A, Pilz T (2014) Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Annals of Forest Science*, **71**, 211–225.
- Riemer T (1994) Über die Varianz von Jahringbreiten - Statistische Methoden für die Auswertung der jährlichen Dickenzuwächse von Bäumen unter sich ändernden Lebensbedingungen. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd.121, 375 pp.
- Rinn F (2005) TSAP-Win™ - Time series analysis and presentation for Dendrochronology and related applications. User reference, Heidelberg, 91 pp.
- Rinn F (2006) Lignovision™- Scanning of wood and tree-ring recognition. User reference, Heidelberg, 24 pp.
- Robin-Abbott MJ, Pardo LH (2017) How climatic conditions, site, and soil characteristics affect tree growth and critical loads of nitrogen for northeastern tree species. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, Newtown Square, PA, 151 pp.
- Röhrig E, Bartsch N, Lüpke Bv, Dengler A (2006) Waldbau auf ökologischer Grundlage. UTB, Stuttgart, 479 pp.
- Rojó A, Perales X, Sánchez-Rodríguez F, Álvarez-González JG, Gadow Kv (2005) Stem taper functions for maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Galicia (Northwestern Spain). *European Journal of Forest Research*, **124**, 177–186.
- Rollinson CR, Kaye MW, Canham CD (2016) Interspecific variation in growth responses to climate and competition of five eastern tree species. *Ecology*, **97**, 1003–1011.
- Roloff A, Grundmann BM (2008) Waldbaumarten und ihre Verwendung im Klimawandel. *Archiv für Forstwesen und Landschaftsökologie*, **42**, 97–109.
- Ruetz W (2011) *Abies grandis*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–10. Wiley-VCH, Weinheim.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, cell & environment*, **29**, 367–381.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic Limits to Tree Height and Tree Growth. *BioScience*, **47**, 235–242.
- Schall P, Lödige C, Beck M, Ammer C (2012) Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management*, **266**, 246–253.

- Scharnweber T (2014) Dendroecology of Beech & Oak. Past growth and future development-how climate, site conditions and strong environmental shifts influence growth performance of *Fagus sylvatica* (L.) and *Quercus robur* (L.) in northern Central-Europe. Dissertation, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Greifswald, 129 pp.
- Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C, Wilmking M (2011) Drought matters – Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, **262**, 947–961.
- Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Hengeveld G, Reyer C, Hanewinkel M, Zimmermann NE, Cullmann D (2015) Alternative forest management strategies to account for climate change-induced productivity and species suitability changes in Europe. *Regional Environmental Change*, **15**, 1581–1594.
- Schenck CA (1939a) Fremdländische Wald- und Parkbäume. Bd. 2: Die Nadelhölzer. Ein Buch für alle Forstwirte und Dendrologen. Parey, Berlin, 645 pp.
- Schenck CA (1939b) Fremdländische Wald- und Parkbäume. Bd. 3: Die Laubhölzer. Ein Buch für alle Forstwirte und Dendrologen. Parey, Berlin, 640 pp.
- Scherrer D, Bader MK-F, Körner C (2011) Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 1632–1640.
- Schlüter R, Steinbauer M, Remmele S, Aas G (2015) Einfluss der Witterung auf den Dickenzuwachs der exotischen *Thuja plicata* und der einheimischen *Picea abies* in Süddeutschland. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **186**, 205–215.
- Schmiedinger A, Bachmann M, Kölling C, Schirmer R (2009) Verfahren zur Auswahl von Baumarten für Anbauversuche vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv*, **80**, 15–22.
- Schober R (1977) Erste Ergebnisse von Anbauversuchen mit Tannen und anderen Koniferen aus Japan im Vergleich mit nordamerikanischen und europäischen Nadelhölzern. Teil I: Zielsetzung der Versuche und Eigenschaften japanischer Koniferen in ihrer Heimat. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **148**, 197–207.
- Schober R (1978) Erste Ergebnisse von Anbauversuchen mit Tannen und anderen Koniferen aus Japan im Vergleich mit nordamerikanischen und europäischen Nadelhölzern. Teil II: Die Versuche und ihre Ergebnisse. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **149**, 197–223.
- Schober R, Spellmann H (2001) Von Anbauversuchen mit Tannen und anderen Koniferen aus Japan, Nordamerika und Europa. Sauerländer, Frankfurt am Main, 178 pp.
- Schölch M (2013) Gastbaumarten. Bei der Einführung fremdländischer Baumarten ist solides Wissen gefragt. *LWF aktuell*, **96**, 15–17.
- Schölch M, Ahrenhövel W, Frischbier N *et al.* (2010a) Anbauerfahrungen mit fremdländischen Baumarten bündeln – ein Beitrag zur richtigen Baumartenwahl. *Forst und Holz*, **65**, 22–26.
- Schölch M, Ahrenhövel W, Frischbier N *et al.* (2010b) Was wissen wir über Gastbaumarten? *AFZ-DerWald*, **65**, 4–5
- Schulte U (2009) Der Wuchsraum Burgholz. In: *Burgholz - Geschichte und Perspektiven eines Versuchsreviers im Zeichen des Klimawandels* (ed Landesbetrieb Wald und Holz NRW), pp 22–23. Landesbetrieb Wald und Holz NRW, Münster.
- Schwab E, Liesebach M, Stephan BR (1996) Holzeigenschaften der japanischen Maximowicz-Birke von einem norddeutschen Standort. *Holz als Roh- und Werkstoff*, **54**, 301–306.
- Schweingruber FH (1980) Dichteschwankungen in Jahrringen von Nadelhölzern in Beziehung zu klimatisch-ökologischen Faktoren, oder das Problem der falschen Jahrringe. Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf, 35 pp.
- Schweingruber FH (1983) Der Jahrring. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. P. Haupt, Bern, 234 pp.
- Schweingruber FH (1993) Jahrringe und Umwelt: Dendroökologie. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf, 474 pp.
- Schweingruber FH (2001) Dendroökologische Holz Anatomie. Anatomische Grundlagen der Dendrochronologie. Haupt, Bern, 472 pp.
- Schweingruber FH (2007) Wood structure and environment. Springer, Berlin, London, 284 pp.
- Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F, Bräker OU (1990a) Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, **8**, 9–38.
- Schweingruber FH, Kairiukstis L, Shiyatov S (1990b) Sample Selection. In: *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science* (eds Cook ER, Kairiukstis LA), pp 23–35. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Seidel D (2018) A holistic approach to determine tree structural complexity based on laser scanning data and fractal analysis. *Ecology and Evolution*, **8**, 128–134.

- Seidel D, Hoffmann N, Ehbrecht M, Juchheim J, Ammer C (2015) How neighborhood affects tree diameter increment – New insights from terrestrial laser scanning and some methodical considerations. *Forest Ecology and Management*, **336**, 119–128.
- Shaw K, Roy S, Wilson B (2014) *Betula maximowicziana*. The IUCN Red List of Threatened Species. URL: <http://www.iucnredlist.org/details/194578/0>. (abgerufen am 04.02.2017).
- Shen Z (1994) *Metasequoia glyptostroboides*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–10. Wiley-VCH, Weinheim.
- Shen Z (1999) *Cryptomeria fortunei*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–6. Wiley-VCH, Weinheim.
- Smaltschinski T (1986) Fehler bei Stammscheiben- und Bohrspänanalysen. *Forstw. Cbl.*, **105**, 163–171.
- Smith KT, Dudzik KR (1997) *Acer rubrum*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–9. Wiley-VCH, Weinheim.
- Sohn JA, Gebhardt T, Ammer C, Bauhus J, Häberle K-H, Matyssek R, Grams TEE (2013) Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, **308**, 188–197.
- Sohn JA, Hartig F, Kohler M, Huss J, Bauhus J (2016) Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecological Applications*, **26**, 2190–2205.
- Sohn JA, Kohler M, Gessler A, Bauhus J (2012) Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, **32**, 1199–1213.
- Spathelf P, Bilke G, Bolte A, Foos E, Höppner K, Ibisch PL (2008) Eberswalder Erklärung. Waldmanagement im Klimastress. *AFZ-DerWald*, **23**, 1254–1255.
- Spathelf P, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen M, Campioli M, Dobrowolska D (2014) Climate change impacts in European forests. The expert views of local observers. *Annals of Forest Science*, **71**, 131–137.
- Speer JH (2010) Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press, Tucson, 333 pp.
- Spellmann H, Bolte A, Vor T, Michl A, Schmidt W, Ammer C (2015a) Allgemeiner Teil - A. In: *Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten*. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung (eds Vor T, Spellmann H, Bolte A, Ammer C), pp 1–7. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen.
- Spellmann H, Brang P, Hein S (2015b) Baumartenportrait - Große Küstentanne (*Abies grandis* Dougl. ex D. Don Lindl. 1833). In: *Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten*. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung (eds Vor T, Spellmann H, Bolte A, Ammer C), pp 19–32. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen.
- Spellmann H, Geb M, Nagel J, Nagel R, Schmidt M (2011) Verwendungsorientierte Managementstrategien für Buchen-Küstentannen-Mischbestände. *LWF Wissen*, **66**, 63–73.
- Spellmann H, Geb M, Nagel J, Nagel R, Schmidt M (2010) Verwendungsorientierte Managementstrategien für Buchen-Küstentannen-Mischbestände. *Forst und Holz*, **65**, 12–19.
- Stan AB, Daniels LD (2010) Growth releases of three shade-tolerant species following canopy gap formation in old-growth forests. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 74–87.
- Stephan BR, Liesebach M (2000) *Betula maximowicziana*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–12. Wiley-VCH, Weinheim.
- Stratmann J (1988) Ausländeranbau in Niedersachsen und den angrenzenden Gebieten. Inventur und waldbaulich-ertragskundliche Untersuchungen. Sauerländer, Frankfurt am Main, 131 pp.
- Stratmann J (2014) Edelkastanie - mehr als nur Maronen. Norddeutsche Anbauten bestätigen großes Anbaupotenzial. *AFZ-DerWald*, **69**, 15–18.
- Strong TF, Hubbell AE, Weise AH, Erdmann GG (2006) Effects of crown release on growth and quality of even-aged red maple stands. *Northern Journal of Applied Forestry*, **23**, 229–233.
- Suanjak M (2008) Moosvegetation auf Totholz im Nationalpark Gesäuse. Bericht im Auftrag der Nationalpark Gesäuse GmbH, Nestelbach bei Graz, 80 pp.
- Tang CQ, Yang Y, Ohsawa M, Momohara A, Hara M, Cheng S, Fan S (2011) Population structure of relict *Metasequoia glyptostroboides* and its habitat fragmentation and degradation in south-central China. *Biological Conservation*, **144**, 279–289.
- Tange T, Yanaga K, Osawa H, Masumori M (2009) Effects of evening and nighttime leaf wetting on stomatal behavior of *Cryptomeria japonica* growing in dry soil. *Photosynthetica*, **47**, 313–316.
- Tasissa G, Burkhart HE (1997) Modeling thinning effects on ring width distribution in loblolly pine (*Pinus taeda*). *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 1291–1301.

- Teets A, Fraver S, Weiskittel AR, Hollinger DY (2018) Quantifying climate-growth relationships at the stand level in a mature mixed-species conifer forest. *Global Change Biology*, **24**, 3587–3602.
- Tennhoff N, Müller J, Leder B (2018) Kurzportrait Japanische Sichelanne (*Cryptomeria japonica*). URL: https://www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_sicheltanne/index_DE. (abgerufen am 04.06.2018).
- Thiringer JO (1967/1968) Über die Kultur der *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. DON in Europa. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft*, **63**, 62–85.
- Thomsen J, Bohrer G, Matheny A, Ivanov V, He L, Renninger H, Schäfer K (2013) Contrasting Hydraulic Strategies during Dry Soil Conditions in *Quercus rubra* and *Acer rubrum* in a Sandy Site in Michigan. *Forests*, **4**, 1106–1120.
- Thurm EA, Heitz R (2018) Anbaueignung der Edelkastanie in Deutschland. *LWF Wissen*, **81**, 31–39.
- Thurm EA, Hernandez L, Baltensweiler A *et al.* (2018) Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, **430**, 485–497.
- Tift BD, Fajvan MA (1999) Red maple dynamics in Appalachian hardwood stands in West Virginia. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 157–165.
- Tyree MT, Cochard H (1996) Summer and winter embolism in oak. Impact on water relations. *Annals of Forest Science*, **53**, 173–180.
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, **119**, 345–360.
- Uhl E (2017) Zuwachsdynamik und Resilienzverhalten der Edelkastanie (*Castanea sativa* MILL.) in Mischbeständen in Bayern. In: *Beiträge zur Jahrestagung der Sektion Ertragskunde*, Untermarchtal, 2017 (ed Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten - Sektion Ertragskunde), pp 30–42.
- Uhl E, Ammer C, Spellmann H, Schölch M, Pretzsch H (2013) Zuwachstrend und Stressresilienz von Tanne und Fichte im Vergleich. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **184**, 278–292.
- Utschig H (2000) Wachstum vorherrschender Buchen in Abhängigkeit von Standort und Behandlung. *Forst und Holz*, **55**, 44–50.
- Utschig H, Pretzsch H (2001) Der Eichen-Durchforstungsversuch Waldleiningen 88. Auswirkungen unterschiedlicher Eingriffsstärken nach 65 Jahren Beobachtung. *Forstw. Cbl.*, **120**, 90–113.
- van der Maaten E (2012) Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees*, **26**, 777–788.
- van der Maaten-Theunissen M, Bouriaud O (2012) Climate–growth relationships at different stem heights in silver fir and Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, **42**, 958–969.
- Vann DR (2005) Physiological Ecology of *Metasequoia ghyptostroboides* Hu et Cheng. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 305–330. Springer, Dordrecht.
- Vanoni M, Bugmann H, Nötzli M, Bigler C (2016) Quantifying the effects of drought on abrupt growth decreases of major tree species in Switzerland. *Ecology and Evolution*, **6**, 3555–3570.
- Vitali V, Büntgen U, Bauhus J (2017) Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, **23**, 5108–5119.
- Vor T (2015) Kurzportrait Riesenlebensbaum (*Thuja plicata*). URL: https://www.waldwissen.net/waldwirtschaft/waldbau/wuh_thuja_plicata/index_DE. (abgerufen am 03.02.2019).
- Vor, T, Spellmann, H, Bolte, A, Ammer, C (Eds.) (2015) Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen, 233 pp.
- Wagenführ R (1999) Anatomie des Holzes. Strukturanalytik, Identifizierung, Nomenklatur, Mikrotechnologie. DRW-Verlag, Leinfelden-Echterdingen, 188 pp.
- Wald und Holz NRW (2013) Anbaubücher des Forstbetriebsbezirkes Burgholz, Arnsberg. Landesbetrieb Wald und Holz NRW.
- Waldboth M, Oberhuber W (2009) Synergistic effect of drought and chestnut blight (*Cryphonectria parasitica*) on growth decline of European chestnut (*Castanea sativa*). *Forest Pathology*, **39**, 43–55.
- Walters RS, Yawney HW (1990) *Acer rubrum* L., Red Maple. In: *Silvics of North America*. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654 (eds Burns RM, Honkala BH), pp 60–69. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Wambsganß W, Mettendorf B, Baumeister M, Segatz E, Edinger J (2014) Empfehlungen zur Behandlung der Edelkastanienwälder am Oberrhein. *AFZ-DerWald*, **69**, 10–11.

- Weber P, Bugmann H, Fonti P, Rigling A (2008) Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management*, **254**, 96–106.
- Weber P, Bugmann H, Pluess AR, Walthert L, Rigling A (2013) Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees*, **27**, 171–181.
- Wicker EF (2001) *Thuja plicata*. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Handbuch und Atlas der Dendrologie (eds Roloff A, Schütt P, Lang UM, Stimm B), pp 1–8. Wiley-VCH, Weinheim.
- Wigley TML, Briffa KR, Jones PD (1984) On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, **23**, 201–213.
- Wilczyński S, Muter E, Wertz B (2014) The application of the tree-ring chronologies in assessing ecological requirements of *Metasequoia ghyptostroboides* growing in southern Poland. *Geochronometria*, **41**, 129–135.
- Williams AP, Allen CD, Macalady AK *et al.* (2012) Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, **3**, 292–297.
- Williams CJ (2005) Ecological Characteristics of *Metasequoia ghyptostroboides*. In: *The geobiology and ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp 285–302. Springer, Dordrecht.
- Woodruff DR, Meinzer FC, McCulloh KA (2016) Forest Canopy Hydraulics. In: *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications* (eds Hikosaka K, Niinemets Ü, Anten NPR), pp 187–217. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Worbes M, Staschel R, Roloff A, Junk WJ (2003) Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management*, **173**, 105–123.
- Wozniowski R, Diekmann M (2009) Die Moosvegetation auf Fichtentotholz nach Windwurf. *Forstarchiv*, **80**, 173–180.
- Wright WE, Baisan C, Streck M, Wright WW, Szejnér P (2016) Dendrochronology and middle Miocene petrified oak. Modern counterparts and interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **445**, 38–49.
- Yamaguchi DK (1991) A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **21**, 414–416.
- Zang C (2011) Growth reactions of temperate forest trees to summer drought - a multispecies tree-ring network approach. Dissertation, Technische Universität München, München, 164 pp.
- Zang C, Biondi F (2015) treeclim. An R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, **38**, 431–436.
- Zang C, Bolte A, Weis W, Pretzsch H (2011) Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **182**, 98–112.
- Zang C, Hartl-Meier C, Dittmar C, Rothe A, Menzel A (2014) Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, **20**, 3767–3779.
- Zang C, Pretzsch H, Rothe A (2012) Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees*, **26**, 557–569.
- Zimmermann J, Hauck M, Dulamsuren C, Leuschner C (2015) Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in Central European mixed forests. *Ecosystems*, **18**, 560–572.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations. Interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of experimental botany*, **58**, 2113–2131.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of experimental botany*, **57**, 1445–1459.

Abkürzungsverzeichnis

0.5...29.3	0,5...29,3 m Stammhöhe
$\lambda_{0,9}$	Formzahl nach Hohenadl
AIC	Akaike's Informationskriterium
AICc	Akaike's Informationskriterium für kleine Stichproben
Ar	Autokorrelation
BA	Kreisfläche (<i>basal area</i>)
BAI	Kreisflächenzuwachs (<i>basal area increment</i> , syn.: FZ)
bcc	<i>bootstrapping correlation coefficient</i>
BHD	Brusthöhendurchmesser (<i>dbh</i>)
CDI	<i>cross-date-index</i>
CB	Kronenbasis (<i>crown base</i>)
CI	Konkurrenzindex (<i>competition index</i>)
CRN	Chronologie
cv	Variationskoeffizient (<i>coefficient of variation</i>)
D	Durchmesser (<i>diameter</i> , syn.: d)
Df	Durchforstung
dGZ	durchschnittlicher Gesamtwuchs
dmi	de Martonne Index
DY	Trockenjahr (<i>drought year</i>)
e_a	aktueller Dampfdruck (<i>actual vapor pressure</i>)
e_s	Sättigungsdampfdruck (<i>saturation vapor pressure</i>)
<i>eps</i>	<i>expressed population signal</i> (syn.: EPS)
EPSG	European Petroleum Survey Group Geodesy (EPSG-Codes: eindeutige Schlüsselnummern geodätischer Datensätze)
<i>es</i>	<i>effective signal</i>
<i>fri</i>	Freistellungsindex
<i>Gl_k</i>	<i>Gleichläufigkeit</i>
<i>Gl_kS</i>	<i>Gleichläufigkeits-Signifikanz</i>
GLM	generalisiertes lineares Modell
GWL	Gesamtwuchsleistung
Index	standardisierter Zuwachsindex (<i>growth index</i>)
H	Höhe (<i>height</i> , syn.: h)
HI	Höhenzuwachs (<i>height increment</i> , syn.: ih)
I	Zuwachs (<i>increment</i>)
i, j	die Jahre i und j
Kraft	Kraft'sche Klasse (syn.: K)
N (N)	Anzahl der Bäume (Anzahl der Bäume vor dem Crossdating)
n (n)	Anzahl der Stammscheiben (Anzahl der Stammscheiben vor dem Crossdating)
n_e	effektive Anzahl der Radien
nfr	Anzahl Frosttage (Tage mit $t_{min} < 0\text{ °C}$)
$n_{sign.}$	Anzahl signifikanter Unterschiede
max	Maximum / maximal
min	Minimum / minimal
<i>ms</i>	<i>mittlere Sensitivität</i> (syn.: MS)
mw	Mittelwert
prec	Niederschlag (<i>precipitation</i>)

LS	unterer Stammbereich (bis Kronenansatz, <i>lower stem</i>)
pet	potenzielle Evapotranspiration
qH	Formquotient nach Hohenadl
R	Radius
R	Korrelationskoeffizient
R_{bt}	arith. Mittelwert der Korrelationskoeffizienten zwischen unterschiedlichen Bäumen
R_{wt}	arith. Mittelwert der Korrelationskoeffizient innerhalb der Bäumen
R^2	Bestimmtheitsmaß
RAW	rohe Chronologie
RES	standardisierte Residualchronologie
R_c	Erholung (<i>recovery</i> , syn.: <i>Elh</i>)
RI	Radialzuwachs (<i>radial increment</i> , syn.: RZ)
R_l	Resilienz (<i>resilience</i>)
R_s	Resistenz (<i>resistance</i>)
sd	Standardabweichung (<i>standard deviation</i>)
s_{pei}	Standardisierter Evapotranspirations-Niederschlagsindex (<i>standardized precipitation evaporation index</i>)
s_{pi}	Standardisierter Niederschlagsindex (<i>standardized precipitation index</i>)
STD	standardisierte Chronologie
$sum_{\Delta t 20}$	Wärmesumme (≥ 20 °C)
temp	Temperatur (syn.: t)
tavg	mittlere Temperatur
tmax	maximale Temperatur
tmin	minimale Temperatur
ts	Zeitspanne (<i>timescale</i>)
TS	gesamter Stammbereich (<i>total stem</i>)
US	oberer Stammbereich (ab Kronenansatz, <i>upper stem</i>)
vpd	Wasserdampfsättigungsdefizit (<i>vapor pressure deficit</i>)
V	Volumen (<i>volume</i> , syn.: v)
VI	Volumenzuwachs (<i>volume increment</i> , syn.: iv)
vpd	Wasserdampfsättigungsdefizit (<i>vapor pressure deficit</i>)

Baumarten

ab	<i>Abies grandis</i>
ac	<i>Acer rubrum</i>
be	<i>Betula maximowicziana</i>
ca	<i>Castanea sativa</i>
cr	<i>Cryptomeria japonica</i>
fa	<i>Fagus sylvatica</i>
me	<i>Metasequoia glyptostroboides</i>
pi	<i>Picea abies</i>
th	<i>Thuja plicata</i>
ts	<i>Tsuga heterophylla</i>

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1: Übersicht der natürlichen Verbreitungsgebiete der Untersuchungsbaumarten.....	13
Abb. 2.2: Natürliche Verbreitungsgebiete der ostasiatischen Untersuchungsbaumarten	13
Abb. 2.3: Natürliche Verbreitungsgebiete der nordamerikanischen Untersuchungsbaumarten.....	17
Abb. 2.4: Natürliches und synanthropes Verbreitungsgebiet von <i>Castanea sativa</i>	22
Abb. 3.1: Mittlere jährliche Lufttemperatur und jährliche Niederschlagssummen im Zeitraum 1960–2014.....	28
Abb. 3.2: Mittlere monatliche Lufttemperatur und Niederschlagssummen im Betrachtungszeitraum 1960–2014 sowie im Trockenjahr 2003.....	28
Abb. 3.3: Lage und Übersicht der Untersuchungsflächen im Arboretum Burgholz	29
Abb. 3.4: Vermessung des Radialzuwachses (RI) und schematische Darstellung der Höhensektionen des Volumen- und Kreisflächenzuwachses (VI und BAI).....	32
Abb. 3.5: Schematische Darstellung der Probekreise zur Erfassung der Konkurrenzsituation.	37
Abb. 4.1.1: Niederschlagssummen und mittlere Lufttemperatur innerhalb der Vegetationsperiode im Zeitraum 1977–2012.....	49
Abb. 4.1.2: Standortchronologien von <i>Betula maximowicziana</i> , <i>Cryptomeria japonica</i> und <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	57
Abb. 4.1.3: Residualchronologien von <i>Betula maximowicziana</i> (Bet), <i>Cryptomeria japonica</i> (Cry) und <i>Metasequoia glyptostroboides</i> (Met)	58
Abb. 4.1.4: Relativer Zuwachs-Index von <i>Betula maximowicziana</i> (Bet), <i>Cryptomeria japonica</i> (Cry) und <i>Metasequoia glyptostroboides</i> (Met)	61
Abb. 4.2.1: Schematic illustration of volume and basal area increment height sections	81
Abb. 4.2.2: Species-specific basal area increment (BAI) chronologies at different sampling heights.....	85
Abb. 4.2.3: Vapour pressure deficit, degree day sum and standardized precipitation evapotrans- piration index for the growing season (May–September) from 1998 to 2012	86
Abb. 4.2.4: Standardized basal area and volume increment (BAI and VI) chronologies at different height and volume sections.....	86
Abb. 4.2.5: Relationships between standardized BAI _{1.3} and BAI or VI chronologies of various height sections for the period 1998–2012.....	87
Abb. 4.2.6: Response of tree species' <i>mean sensitivity</i> (<i>ms</i>) to stem height for the period 1998–2012.	89
Abb. 4.2.7: Drought response indices resistance, recovery and resilience of detrended volume increment for the stress events in 2003, 2006 and 2010/11	90
Abb. 4.2.8: Relationships between growth variable or stem height and drought response indices resistance, recovery and resilience for the stress event in 2003.....	92
Abb. 4.3.1: Location of the Arboretum Burgholz, distribution of the study stands in the Arboretum and mean monthly precipitation sum and mean monthly temperature	113
Abb. 4.3.2: Growth chronologies of raw and detrended volume increment of the coniferous and deciduous tree species.	118
Abb. 4.3.3: Climatic characteristics in terms of water availability, temperature, and frost occurrence of the study site for the period 1985–2012	120

Abb. 4.3.4: Species-specific correlation coefficients between increment variables and monthly or seasonal standardized precipitation evapotranspiration index, vapor pressure deficit and the number of frost days for the period 1985–2012	122
Abb. 4.3.5: Graphical illustration of the linear regression models relating species-specific increment variables to the best explaining climate variables at the month and timescale of the year at which the lowest AICc was reached	125
Abb. 4.4.1: Mittlerer Volumenzuwachs der dominanten und beherrschten Untersuchungs­bäume	155
Abb. 4.4.2: Höhenkurven der untersuchten Baumarten zur Bestimmung der Baumhöhe aus dem Brusthöhendurchmesser	155
Abb. 4.4.3: BHD-Entwicklung und Höhen-Entwicklung über dem Alter in Abhängigkeit von der Kraft'schen Klasse	156
Abb. 4.4.4: Zusammenhänge zwischen dem mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs vor den Untersuchungszeitpunkten s_t (Stammscheibenentnahme) und f_r (Freistellung) und der Konkurrenz	158
Abb. 4.4.5: Zusammenhänge zwischen dem mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs vor dem Untersuchungszeitpunkt s_t (Stammscheibenentnahme) und der Konkurrenz sowie dem Ausgangsvolumen	160
Abb. 4.4.6: Stammzahl und Grundfläche der Untersuchungsbestände vor und nach der zuletzt durchgeführten Freistellungsmaßnahme	161
Abb. 4.4.7: Freistellungsbedingte Zuwachsindizes (f_r) in Abhängigkeit von der relativen Konkurrenzlastung als Folge der Freistellungsmaßnahmen am Beispiel des Konkurrenzindex nach Hegyi	163
Abb. 5.1: Zusammenfassende Übersicht der Trockenstressreaktionen im Jahr 2003 sowie die mittlere Reaktion in den Stressereignissen 2003, 2006 und 2010/11	196
Abb. 5.2: Wachstumszuteilung für Bäume aus unterschiedlichen sozialen Stellungen im Bestand in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit nach Pretzsch et al. (2018)	198
Abb. 5.3: Ökologische Amplituden der Untersuchungsbaumarten in den natürlichen Verbreitungsgebieten	202

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1: Übersicht der untersuchten eingeführten und heimischen Baumarten nach ihrem natürlichen Herkunftsgebiet	13
Tab. 3.1: Standortmerkmale der Untersuchungsflächen im Arboretum Burgholz.....	27
Tab. 3.2: Bestandesmerkmale der Untersuchungsbaumarten im Arboretum	30
Tab. 3.3: Übersicht der erstellten Standortchronologien.....	35
Tab. 3.4: Aufbereitete Klimadaten für die Klima-Zuwachsanalysen.....	36
Tab. 4.1.1: Basisdaten der Untersuchungsbestände	49
Tab. 4.1.2: Basisdaten der Untersuchungsbäume.....	50
Tab. 4.1.3: Statistiken der Standortchronologien von <i>Betula maximowicziana</i> , <i>Cryptomeria japonica</i> , <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	55
Tab. 4.1.4: Statistiken der standardisierten Standortchronologien der Grundflächenzuwächse von <i>Betula maximowicziana</i> , <i>Cryptomeria japonica</i> und <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	58
Tab. 4.1.5: Zuwachsreaktion auf das Trockenjahr 2003 von <i>Betula maximowicziana</i> , <i>Cryptomeria japonica</i> und <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	60
Tab. 4.1.6: Mittlerer Grundflächenzuwachs von <i>Betula maximowicziana</i> und <i>Cryptomeria japonica</i> vor und nach den Freistellungen	62
Tab. 4.1.7: Baumartenspezifische Weiserjahre von <i>Betula maximowicziana</i> , <i>Cryptomeria japonica</i> und <i>Metasequoia glyptostroboides</i> im Betrachtungszeitraum 1985–2012.....	63
Tab. 4.2.1: <i>Mean sensitivity</i> of tree species for different growth variables and height sections within the period 1998–2012.....	88
Tab. 4.2.2: Significant differences in the response indices resistance, recovery and resilience between tree species and between the stress events in 2003, 2006 and 2010/11.....	91
Tab. 4.3.1: Species-specific properties and traits potentially relating climate sensitivity according to literature.	112
Tab. 4.3.2: Climatic categories and variables used for climate-growth analyses.	116
Tab. 4.3.3: Tree characteristics at the point of disk sampling, and chronology statistics of raw and detrended series for the common period 1985–2012	118
Tab. 4.3.4: Correlations between monthly or seasonal <i>spei</i> , <i>vpd</i> and <i>nfr</i> over the period 1985–2012...	120
Tab. 4.3.5: Overall frequency of highest positive and lowest negative bootstrapped correlation coefficients and, of the best explaining variables of the linear models within the climatic categories water availability, temperature and frost across the tree species and increment variables.....	121
Tab. 4.3.6: Summary of the linear regression models relating species-specific increment variables to the best explaining climate variables (v1, v2, v3) at the month and timescale of the year at which the lowest AICc was reached.....	124
Tab. 4.4.1: Bestandesmerkmale der Untersuchungsbaumarten im Arboretum Burgholz.....	148
Tab. 4.4.2: Kennwerte der Untersuchungsbäume	149
Tab. 4.4.3: Positionsabhängige Konkurrenzindizes zur Beschreibung der Konkurrenzstärke	152
Tab. 4.4.4: Ergebnisse der Kovarianzanalyse zur Prüfung der Effekte des Hegyi-Index, des Ausgangsvolumens und der Baumart sowie deren Interaktion auf den mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs	157

Tab. 4.4.5: Vergleich der generalisierten linearen Modelle zur Beschreibung des baumartenspezifischen, mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs aus dem Hegyi-Index bzw. aus dem Hegyi-Index und dem Ausgangsvolumen nach dem informationstheoretischen AICc-Ansatz	159
Tab. 4.4.6: Freistellungsbedingte Zuwachsindizes zur Quantifizierung des Volumenzuwachsniveaus nach und vor der Freistellung sowie die mittleren Unterschiede zwischen dominanten und unterdrückten Individuen	162
Tab. 5.1: Kriterien und Gewichtung zur Einstufung der klimatischen Anbaueignung	181
Tab. 5.2: Zusammenfassende Übersicht der klimatischen Anbaueignung auf Grundlage der erfassten Bewertungskriterien	189

ANHANG 1 - ANHÄNGE DER KAPITEL 2, 3 UND 5

Mischbestand mit *Thuja plicata* (2014)

Mischbestände im
Arboretum Burgholz

Mischbestand mit *Abies grandis* und
Fagus sylvatica (Überhälter, 2015)

Tab. 2.a1: Übersicht der Massen- und Wertleistungspotenziale entsprechend der Literaturangaben für mitteleuropäische Versuchsflächen.

Baumart	Höhenwachstum H (m), HI (m a ⁻¹)	Durchmesserwachstum BHD (cm), DI (cm a ⁻¹)	Gesamtwuchsleistung GWL (m ³ ha ⁻¹), dGZ (m ³ ha ⁻¹ a ⁻¹)	Jugendwachstum und Kulmination	Charakteristika	Formigkeit	Holz, Merkmale, Verwendung
<i>Abies grandis</i>	H = 43-61	BHD > 100 (max. 150)	GWL ₁ (60-j) = 800-1600 dGZ ≥ 30	Rasches Jugendwachstum K ₁₁₁ = 15-20-j	kurze Umtriebszeiten; → Ertragsklasse Dou I,0	geringe Abholzigkeit	Potenzielle Einsatzmöglichkeiten (Ausbeute, mech. Eigenschaften, Trocknung)
<i>Acer rubrum</i>	H(70-80-j) = 18-27 (max. 38,1) HI = 0,6	BHD(70-80-j) = 46-76	-	Rasches Jugendwachstum	Selten älter als 150-j	-	Mäßige Holzqualität
<i>Betula maxinowicziana</i>	H = 30m (100-120-j) H(3-j) = 2 H(20-j) = 15	BHD(100-120-j) = 60 BHD(20-j) = 12	GWL ₁ (100-120-j) = 300-400	Rasches Jugendwachstum	-	walzenförmige Schäfte, vollholzig	Ausbeute, geschätzte Holzeigenschaften (wie europäische <i>Betula</i>)
<i>Castanea sativa</i>	H = 20-25 (35)	BHD = 100-200 (max. 600)	GWL ₁ (40-j) = 300 dGZ(40-j) = 10	Jugend recht langsam wüchsig ab 10-20-j, rasch, lässt ab 50-j, wieder nach	→ Ertragsklasse Bu 1,5 (105-j)	gute Schaftformen	Vielfältige Nutzung, gute mech. Eigenschaften, aber Ringschäle und Probleme bei Trocknung
<i>Cryptomeria japonica</i>	H = 30-40 (max. 60) H(5-j) = 2 H(100-j) = 36-42 HI(5-20-j) = 60-120	BHD > 200 (300) DI(5-30-j) = 1-1,69	dGZ(100-j) = 18-24 dGZ(28-j) = 11	Starkes Jugendwachstum K ₁₁₁ = 5-20-j	→ Ertragsklasse Dou I,0; kurze Umtriebszeiten	-	„Fichte Japans“, vielseitige Einsatzbereiche, Recht gute Astreinigung
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	H(25-j) = 15,5 H(50-j) > 30m HI(15-30-j) = 0,4-1,1	BHD ≤ 220 BHD(25-j) = 33	-	Starke und frühe Höhenentwicklung in den ersten 6 Jahren	→ HI + DI > Ertragsklasse Fi 1,0 (bis 25-j)	Abholzigkeit; gerade Schäfte	Spannbarkeit, erhöhte Quellung/Schwindung
<i>Thuja plicata</i>	H ≤ 60	BHD ≤ 400	GWL ₁ (100-j) = 1000 dGZ(47-j) = 11,3-22,3	K ₁₁₁ = 15-40-j	→ DI > Ertragsklasse Fi 1,0 (15-40-j)	-	Wenig fest, sehr dauerhaft und widerstandsfähig, geringe Quellung/Schwindung
<i>Tsuga heterophylla</i>	H ≤ 60 (max. 73) HI(15-40) = 0,6	BHD > 100 (max. 270)	GWL ₁ (100-j) = 1200 dGZ = 22	-	→ Massenproduktion weit über Ertragsklasse Fi 1,0 Hohe Stammzahl und Grundflächenhaltung	vollholzig	Spannbarkeit, vielfältige Nutzung

H = Höhe, HI = jährlicher Höhenzuwachs, BHD = Brusthöhendurchmesser, DI = jährlicher Durchmesserzuwachs in Brusthöhe, GWL = Gesamtwuchsleistung, dGZ = durchschnittlicher Gesamtwuchs, K₁₁₁ = Kulminationszeitpunkt des Höhenzuwachses. Die Literaturangaben sind den Kapiteln 2.1, 2.2 und 2.3 zu entnehmen.

Tab. 3.a1: Basisdaten der Untersuchungsbäume

Baumart	Kraft	N	n	BHD (cm)			Höhe (m)		
				min	<i>mm</i>	max	min	<i>mm</i>	max
<i>Abies grandis</i>	K1	4	58	44,3	46,7 ± 2,3	49,6	28,5	29,8 ± 1,7	32,3
	K2	4	53	33,2	35,1 ± 2,4	38,4	24,5	26,1 ± 1,6	27,8
	K3	4	44	19,1	20,3 ± 0,8	20,9	18,5	21,9 ± 2,4	23,7
	K4	4	36	13,0	14,2 ± 1,5	16,1	14,7	17 ± 2,0	19,5
<i>Acer rubrum</i>	K1	4	45	21,4	27,1 ± 4,1	30,5	20,6	22,3 ± 1,1	23,2
	K2	5	52	17,4	18,3 ± 0,7	19,2	18,2	20,8 ± 1,7	22,6
	K3	4	40	10,5	11,4 ± 1,0	12,7	18,2	19,2 ± 0,8	20,1
	K4	5	34	5,8	7,7 ± 1,2	9,0	10,1	12,6 ± 1,7	14,8
<i>Betula maximowicziana</i>	K1	2	25	26,6	26,7 ± 0,1	26,8	25,0	25,5 ± 0,7	26,0
	K2	4	45	22,3	24,6 ± 2,0	26,9	21,3	22,8 ± 1,1	23,6
	K3	4	43	17,3	17,9 ± 0,9	19,3	19,6	21,1 ± 1,0	21,8
	K4	4	34	10,5	12,6 ± 2,4	15,0	14,1	18,4 ± 3,8	22,3
<i>Castanea sativa</i>	K1	3	45	33,5	35,6 ± 1,8	36,7	19,2	20,3 ± 1,1	21,4
	K2	5	52	26,3	28,1 ± 1,9	30,3	17,6	18,5 ± 0,6	19,3
	K3	5	40	20,5	23,0 ± 1,9	25,7	16,1	16,8 ± 0,6	17,8
	K4	3	34	14,1	14,6 ± 0,9	15,7	10,0	11,9 ± 3,3	15,7
<i>Cryptomeria japonica</i>	K1	3	35	38,9	42,1 ± 4,1	46,8	21,8	22,2 ± 0,5	22,8
	K2	7	78	24,9	31,5 ± 3,8	36,3	19,2	21,5 ± 2,0	24,5
	K3	4	40	22,7	24,1 ± 1,3	25,1	17,7	19,0 ± 1,2	19,1
	K4	4	20	5,3	9,5 ± 3,3	13,3	5,7	8,9 ± 2,1	10,1
<i>Fagus sylvatica</i>	K1	4	44	32,1	33,3 ± 1,5	35,3	21,2	22,8 ± 1,1	23,7
	K2	4	42	24,2	24,6 ± 0,5	25,4	21,3	22,7 ± 1,4	24,4
	K3	4	38	16,2	17,1 ± 1,0	18,6	19,2	20,1 ± 0,7	20,9
	K4	4	25	9,3	9,8 ± 0,4	10,3	13,7	14,1 ± 0,4	14,6
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	K1	4	50	36,2	38,8 ± 2,8	42,8	22,5	23,7 ± 1,4	25,4
	K2	5	57	28,0	30,0 ± 2,7	34,7	21,3	22,0 ± 0,8	22,9
	K3	4	39	17,0	19,3 ± 1,6	20,5	17,7	19,0 ± 2,0	22,0
	K4	4	28	9,0	11,2 ± 1,7	13,0	11,4	13,5 ± 2,1	16,3
<i>Picea abies</i>	K1	4	49	33,5	35,6 ± 1,8	36,7	23,1	24,1 ± 1,2	25,8
	K2	4	45	26,3	28,1 ± 1,9	30,3	21,7	22,3 ± 1,1	23,9
	K3	4	41	20,5	23,0 ± 1,9	25,7	18,5	19,4 ± 0,8	20,4
	K4	4	32	14,1	14,6 ± 0,9	15,7	12,0	14,9 ± 2,1	16,6
<i>Thuja plicata</i>	K1	5	73	39,2	45,2 ± 4,0	49,8	27,7	28,4 ± 0,7	29,5
	K2	5	70	31,7	35,8 ± 3,5	41,1	25,1	26,8 ± 1,4	29,1
	K3	5	51	17,6	20,1 ± 1,8	22,2	14,8	21,0 ± 3,5	23,7
	K4	2	11	10,3	10,8 ± 0,7	11,4	7,6	8,8 ± 1,6	9,9
<i>Tsuga heterophylla</i>	K1	5	82	38,5	46,2 ± 6,0	54,0	29,2	31,1 ± 1,2	32,2
	K2	4	60	35,4	39,8 ± 3,5	43,5	27,4	28,8 ± 1,4	30,7
	K3	3	43	27,1	31,7 ± 4,3	35,5	25,7	27,1 ± 1,2	28,1
	K4	5	41	10,2	13,9 ± 3,4	17,8	10,6	15,0 ± 4,5	20,2

Kraft = Kraft'sche Klasse (K), N = Anzahl der Untersuchungsbäume, n = Anzahl der Stammscheiben, BHD = Brusthöhen-durchmesser, min = Minimum, max = Maximum, *mm* = Mittelwert und Standardabweichung

Abb. 3.a1: Mittlerer Durchmesserzuwachs (DI in 1,3 m Brusthöhe) der Altersklassen I und II (1–20 und 21–40 Jahre) in Abhängigkeit von der Kraft¹ - schen Klasse (Kraft). *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Cryptomeria* = *C. japonica*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. glyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Abb. 3.a2: Mittlerer Zuwachs der dominanten Bäume (Kraft'sche Klassen 1+2) der Altersklassen I und II (1–20 und 21–40 Jahre): (a) Durchmesserzuwachs in 1,3 m Brusthöhe (DI), (b) Kreisflächenzuwachs in 1,3 m Brusthöhe (BAI) und Volumenzuwachs des gesamten Stammes (VI). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet (Dunn Test, $p < 0.05$). *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Cryptomeria* = *C. japonica*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. ghyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Abb. 3.a3: Schaftformfunktionen der Untersuchungsbaumarten (Kraft'sche Klassen 1–3) (a) im Alter der Probennahmen sowie (b) im (höchstmöglichen einheitlichen) Alter 38. *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Cryptomeria* = *C. japonica*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. ghyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Abb. 3.a4: Echte Formzahl (Schaftderbholz, $\lambda_{0,9}$) und Formquotient nach Hohenadl in Kramer & Akça (2002; Kraft'sche Klassen 1–3). Die Formzahl beschreibt die Formigkeit (voll- und abförmig) der Bäume und der Formquotient wird als Maß für die Stärke des Wurzelanlaufs genutzt. Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet (Dunn Test, $p < 0.05$). *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Cryptomeria* = *C. japonica*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. ghyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*.

Abb. 3.a5: Durchmesseränderung (ΔD) in Abhängigkeit von dem Stammhöhenbereich (Kraft'sche Klassen 1–3). Eine Durchmesseränderung $\Delta D > 1$ cm je laufendem Meter Stammhöhe gilt als **abholzig**, eine Durchmesserabnahme $\Delta D < 1$ cm je laufendem Meter Stammhöhe wird als **vollholzig** eingestuft. mw = mittlere Durchmesseränderung.

Tab. 5.a1: Detaillierte Übersicht der erfassten Bewertungskriterien (ungewichtet) für die klimatische Anbaueignung (in Anlehnung an Vor *et al.* 2015). Die Gewichtungsfaktoren für die Bewertung der klimatischen Anbaueignung (siehe Tab. 5.2) sind in Klammern dargestellt

Baumart	geringe multiple Klimasensitivität ¹ (1,0)	geringe spezifische Klimasensitivität ² (0,9)			hohe Trockenstresstoleranz ³ (0,8)		hohe Zuwachsstabilität ⁴ (0,7)		hohe Wuchsleistung ⁵ (0,6)		gute waldbauliche Steuerbarkeit ⁶ (0,5)
		Wasser- verfügbarkeit (0,45)	Temperatur/ Hitze (0,27)	Frost (0,18)	Resistenz (0,60)	Erholung/ Resistenz (0,20)	geringer Varia- tionskoeffizient (0,35)	geringe mittlere Sensitivität (0,35)	hohe Massenleistung (0,30)	hohe Wertleistung (0,30)	
<i>Castanea sativa</i>	1	1	2	1	1	3	1	1	1,5	1,5	2
<i>Thuja plicata</i>	2	1,5	1,5	1	1,5	2,5	1	1	1,5	2	1,5
<i>Betula maximowicziana</i>	1,5	1	2	1,5	2	2,5	2	2	2	1	2,5
<i>Fagus sylvatica</i>	2,5	1	1,5	2,5	1,5	2	2,5	2	3	1,5	1
<i>Tsuga heterophylla</i>	3	3	3	2	1	2	2,5	1	1,5	1,5	1
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	3	2,5	1,5	3	2	1,5	2	2	1	2,5	2
<i>Picea abies</i>	2,5	3	2,5	1	3	1	2,5	3	2	2	2,5
<i>Cryptomeria japonica</i>	2,5	3	3	1	3	1,5	3	3	1,5	2	-
<i>Acer rubrum</i>	3	3	2	3	3	2	2	3	3	2,5	2,5
<i>Abies grandis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2

¹ Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber multiplen Klimafaktoren (Wasserverfügbarkeit + Temperatur/Hitze + Frost)

² Häufigkeit und Stärke der Klima-Zuwachsbeziehungen gegenüber einzelnen Klimafaktoren (Wasserverfügbarkeit > Temperatur/Hitze > Frost)

³ Toleranz gegenüber spezifischen Extremereignissen (2003, 2006, 2010/11)

⁴ Variationskoeffizient der Trockenstresreaktionen unterschiedlicher Extremereignisse und mittlere Sensitivität

⁵ Mittlere Zuwachswerte (Altersklasse I+II) und Formigkeit sowie Gesamtwuchsleistung und Wertholztauglichkeit nach den Literaturangaben

⁶ Konkurrenzverhalten und Freistellungsreaktionsfähigkeit im mittleren bis hohen Baumalter

Bewertungskriterien:

- 1 trifft zu
- 2 trifft bedingt zu
- 3 trifft nicht zu

Tab. 5.a2: Beispiel für die Berechnung der klimatischen Anbaueignung von *Tsuga heterophylla*. Die Bewertungskriterien setzen sich einzelnen Elementen zusammen (Ausnahmen: „geringe multiple Klimasensitivität“ und „gute waldbauliche Steuerbarkeit“), die auf Grundlage der Ergebnisse und Literaturquellen dieser Studie beurteilt wurden (Einzelbewertung). Die Elemente wurden entsprechend ihrer Bedeutung für die klimatische Anbauwürdigkeit (z. B. abnehmende Bedeutung der Wasserverfügbarkeit, Temperatur und Frost für physiologische Aktivität/Wachstumsprozesse an mittleren Standorten am Beispiel „spezifische Klimasensitivität“) über relativen Anteile für die Kriterien gewichtet (siehe Kapitel 5.1). Die Gesamtbewertung eines Kriteriums (Bew.) setzt sich aus der Summe der gewichteten Elemente zusammen. Die Bewertungskriterien wurden zusätzlich mithilfe eines Gewichtungsfaktors entsprechend ihrer Funktion für die klimatische Anbaueignung gewichtet (gewichtete Gesamtbewertung).

Bewertungskriterium angegliederte Elemente	Einzel- bewertung	Gesamtbewertung (ungewichtet)			Gesamtbewertung (gewichtet)		
		Faktor	Anteil	Bew.	Faktor	Anteil	Bew.
Geringe multiple Klimasensitivität	3,0	1,0	1,00	3,0	1,0	1,00	3,0
Geringe spezifische Klimasensitivität¹		1,0		2,8	0,9		2,5
Wasserverfügbarkeit	3,0		0,50			0,45	
Temperatur/Hitze	3,0		0,30			0,27	
Frost	2,0		0,20			0,18	
Hohe Trockenstresstoleranz		1,0		1,3	0,8		1,0
Resistenz	1,0		0,75			0,60	
Erholung/ Resilienz	2,0		0,25			0,20	
Hohe Zuwachsstabilität		1,0		1,8	0,7		1,2
geringer Variationskoeffizient	2,5		0,50			0,35	
geringe mittlere Sensitivität	1,0		0,50			0,35	
Hohe Wuchsleistung		1,0		1,5	0,6		0,9
Massenleistung	1,5		0,50			0,30	
Wertleistung	1,5		0,50			0,30	
Gute waldbauliche Steuerbarkeit	1,0	1,0	1,00	1,0	0,5	0,50	0,5
Klimatische Anbaueignung (Mittelwert)				1,88			1,52

¹Beispielrechnung für das Kriterium „geringe spezifische Klimasensitivität“ (ungewichtet):

Geringe Sensitivität gegenüber:

Wasserverfügbarkeit: trifft nicht zu (3,0)

Temperatur/Hitze: trifft nicht zu (3,0)

Frost: trifft bedingt zu (2,0)

→ Bewertung (Bew.): $(3,0 \times 0,50) + (3,0 \times 0,30) + (2,0 \times 0,2) = 2,8$

Bewertungskriterien (Einzelbewertung, ungewichtete Gesamtbewertung):

- 1 trifft zu
- 2 trifft bedingt zu
- 3 trifft nicht zu

ANHANG 2 - ANHÄNGE DER UNTERSUCHUNGEN (KAPITEL 4)

1) Stammscheibengewinnung

2) Trocknung & Schleifen

3) Scan & Zuwachsanalysen

Abfolge der Stammscheibenaufbereitung

Anhang 4.2

Supplementary Information (Appendix A)

Hoffmann *et al.* (2018) Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive forest site in Germany

Tab. 4.2.a1: Stand conditions and basic information of study trees.

Attribute	<i>Acer rubrum</i> comp. 432 H 51° 13.010'N, 7° 5.798'E	<i>Betula maximowicziana</i> comp. 435 G 51° 13.175'N, 7° 5.919'E	<i>Castanea sativa</i> comp. 403 K1 51° 12.296'N, 7° 7.015'E	<i>Cryptomeria japonica</i> comp. 435 E 51° 13.076'N, 7° 6.056'E	<i>Fagus sylvatica</i> comp. 411 A1 51° 13.222'N, 7° 7.242'E	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> comp. 434 I 51° 13.084'N, 7° 6.346'E	<i>Picea abies</i> comp. 407 G 51° 12.580'N, 7° 6.886'E	<i>Thuja plicata</i> comp. 417 C 51° 13.412'N, 7° 7.409'E	<i>Tsuga heterophylla</i> comp. 424 A3 51° 13.875'N, 7° 6.925'E
latitude, longitude									
altitude [m a.s.l.]	210	220	225	230	275	130	230	250	265
exposition	NW – N	NO – SE	NW	NE – SE	W – E	NE – SE	N	W – NW	W – N
slope gradient	moderate to strong	weak	moderate	weak	weak	moderate to strong	weak	moderate	weak
age	38	39	38	35–39	51–56	34–37	45	55	58
Mixture (portion)	mixed (67 %)	pure (100 %)	pure (100 %)	mixed (66 %)	mixed (88 %)	pure (100 %)	pure (100 %)	mixed (85 %)	mixed (81 %)
admixed tree species	<i>B. lutea</i>	-	-	<i>P. abies</i> <i>L. kaempferi</i> <i>C. obtusa</i> <i>B. japonica</i>	<i>A. pseudo.</i> <i>T. plicata</i>	-	-	<i>M. glyptostro.</i> <i>P. omorica</i> <i>C. lawsoniana</i>	<i>T. plicata</i> <i>L. decidua</i>
number of stems [n ha ⁻¹]	1167	636	487	495	821	613	591	630	409
basal area [m ² ha ⁻¹]	26.7	22.6	30.3	42.1	28.9	47.3	40.6	75.0	39.2
sampling date	Nov. 2013	Jul. 2013	Jul. 2014	Jul. 2013	Mar. 2015	Nov. 2013	Mar. 2015	Jul. 2014	Jul. 2014

comp. = compartment, *B. lutea* = *Betula lutea*, *P. abies* = *Picea abies*, *L. kaempferi* = *Larix kaempferi*, *C. obtusa*, *Chamaecyparis obtusa*, *B. japonica*, *Betula japonica*, *A. pseudo.* = *Acer pseudoplatanus*, *T. plicata* = *Thuja plicata*, *M. glypto.* = *Metasequoia glyptostroboides*, *P. omorica* = *Picea omorica*, *C. lawsoniana* = *Chamaecyparis lawsoniana*, *L. decidua* = *Larix decidua*

Tab. 4.2.a2: Dendrometric characteristics with growth dimensions at the point of disk sampling and annual increment until the year 2012 of study trees, given as arithmetic average $\pm$ standard deviation.

species	N (N)	n (n)	dimension (sampling date)				increment (- 2012)			
			DBH [cm]	H [m]	H _{CB} [m]	V [m ³]	RI _{1,3} [mm a ⁻¹]	BAI _{1,3} [cm ² a ⁻¹]	HI _{TS} [m a ⁻¹]	VI _{TS} [dm ³ a ⁻¹]
<i>Acer</i>	8 (9)	88 (97)	22.6 $\pm$ 5.5	21.8 $\pm$ 1.1	9.3 $\pm$ 2.4	0.30 $\pm$ 0.11	3.1 $\pm$ 1.2	10.4 $\pm$ 8.3	0.61 $\pm$ 0.27	8.7 $\pm$ 7.7
<i>Betula</i>	6 (6)	70 (70)	25.3 $\pm$ 1.9	23.7 $\pm$ 1.6	12.1 $\pm$ 3.0	0.45 $\pm$ 0.08	3.3 $\pm$ 1.9	12.5 $\pm$ 5.9	0.65 $\pm$ 0.44	12.2 $\pm$ 7.4
<i>Castanea</i>	8 (8)	86 (86)	30.9 $\pm$ 4.3	20.3 $\pm$ 1.2	11.4 $\pm$ 2.0	0.52 $\pm$ 0.12	4.3 $\pm$ 1.6	19.4 $\pm$ 10.7	0.58 $\pm$ 0.34	15.2 $\pm$ 10.8
<i>Cryptomeria</i>	10 (10)	113 (113)	34.7 $\pm$ 6.3	21.7 $\pm$ 1.7	11.3 $\pm$ 1.3	0.78 $\pm$ 0.28	4.9 $\pm$ 2.3	26.7 $\pm$ 17.3	0.61 $\pm$ 0.24	21.9 $\pm$ 18.0
<i>Fagus</i>	8 (8)	86 (86)	29.0 $\pm$ 4.7	22.7 $\pm$ 1.2	12.3 $\pm$ 1.4	0.53 $\pm$ 0.17	2.7 $\pm$ 0.9	11.2 $\pm$ 8.6	0.46 $\pm$ 0.16	11.2 $\pm$ 10.8
<i>Metasequoia</i>	8 (9)	97 (107)	34.5 $\pm$ 5.4	23.0 $\pm$ 1.4	9.5 $\pm$ 2.6	0.70 $\pm$ 0.21	5.0 $\pm$ 2.6	24.7 $\pm$ 17.1	0.69 $\pm$ 0.22	21.4 $\pm$ 19.6
<i>Picea</i>	8 (8)	94 (94)	31.2 $\pm$ 4.1	23.2 $\pm$ 1.4	12.1 $\pm$ 1.1	0.67 $\pm$ 0.24	3.9 $\pm$ 1.8	17.6 $\pm$ 11.3	0.57 $\pm$ 0.22	17.1 $\pm$ 15.3
<i>Thuja</i>	10 (10)	133 (133)	40.5 $\pm$ 6.1	27.6 $\pm$ 1.4	13.5 $\pm$ 2.9	1.04 $\pm$ 0.31	4.2 $\pm$ 1.3	25.9 $\pm$ 20.2	0.56 $\pm$ 0.16	21.8 $\pm$ 18.9
<i>Tsuga</i>	9 (9)	136 (136)	43.4 $\pm$ 5.8	30.1 $\pm$ 1.7	17.5 $\pm$ 1.9	1.96 $\pm$ 0.62	3.9 $\pm$ 1.5	24.3 $\pm$ 12.7	0.58 $\pm$ 0.23	38.2 $\pm$ 32.7
ANOVA (df = 8)										
F-value							11.65	9.13	23.05	15.26
p-value							< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

N = number of trees (total number of trees before crossdating), n = number of stem disks (number of disks before crossdating), DBH = diameter at 1.3 m breast height, H = height, CB = crown base, V = tree volume, RI = radial increment, BAI = basal area increment, HI = height increment, VI = volume increment, 1.3 = 1.3 m stem height, TS = total stem, df = degrees of freedom

Tab. 4.2.a3: Model description used for analyses of relationships between stem height and mean sensitivity (*ms*), *resistance*, *recovery* and *resilience*.

model	function (general)	function (R)	order
null	$y \sim a + (b=0)x$	$\text{lm}(y \sim \text{tree_no})$	0
linear	$y \sim a + bx$	$\text{lm}(y \sim \text{tree_no} + \text{section})$	1
quadratic	$y \sim a + bx + cx^2$	$\text{lm}(y \sim \text{tree_no} + \text{poly}(\text{section}, 2))$	2
negative exponential	$y \sim ae^{-bx}$	$\text{gnls}(y \sim a * \exp(-b * \text{section}))$	2
asymptotic exponential	$y \sim a - be^{-cx}$	$\text{gnls}(y \sim \text{Asym} + (R0 - \text{Asym}) * \exp(-\exp(\text{lrc}) * \text{section}))$	3
power law	$y \sim a + bx^c$	$\text{gnls}(y \sim a + b * (\text{section}^c))$	3

Eq. (4.2.a1): Magnus formula for calculation of saturation-vapour pressure formula

$$e_s = 0.611 \times 10^{\frac{7.45t}{(237.3+t)}}, \text{ with } t = \text{mean temperature}$$

Eq. (4.2.a2): Calculation of vapour pressure deficit (*vpd*)

$$vpd = e_s - e_a, \text{ with } e_a = \text{actual vapour pressure}$$

Tab. 4.2.a4: Chronology statistics of raw and detrended BAI_{1.3}, VI_{TS}, VI_{LS} and VI_{US} series for the common period 1998–2012.

species	growth variable	raw series		detrended series			
		mean	sd	<i>ms</i>	<i>es</i>	<i>eps</i>	<i>R</i> _{1.3}
<i>Acer</i>	BAI _{1.3}	14.6	3.0	0.29	0.47	0.88	
	VI _{TS}	15.0	3.3	0.33	0.61	0.93	0.90
	VI _{LS}	10.2	1.9	0.35	0.64	0.94	0.95
	VI _{US}	4.9	1.7	0.24	0.59	0.92	0.79
<i>Betula</i>	BAI _{1.3}	14.3	3.5	0.32	0.62	0.91	
	VI _{TS}	16.9	4.4	0.25	0.62	0.91	0.91
	VI _{LS}	13.5	3.5	0.27	0.62	0.91	0.96
	VI _{US}	3.4	0.9	0.29	0.65	0.92	0.74
<i>Castanea</i>	BAI _{1.3}	24.5	4.2	0.19	0.59	0.92	
	VI _{TS}	23.7	3.6	0.19	0.48	0.88	0.96
	VI _{LS}	19.2	3.0	0.19	0.64	0.94	0.97
	VI _{US}	4.5	1.2	0.16	0.68	0.94	0.78
<i>Cryptomeria</i>	BAI _{1.3}	32.1	9.0	0.34	0.72	0.96	
	VI _{TS}	34.7	8.4	0.34	0.75	0.97	0.97
	VI _{LS}	26.9	7.4	0.35	0.75	0.97	0.98
	VI _{US}	8.4	3.7	0.36	0.72	0.96	0.92
<i>Fagus</i>	BAI _{1.3}	18.8	3.3	0.24	0.56	0.91	
	VI _{TS}	23.1	4.2	0.19	0.68	0.95	0.87
	VI _{LS}	18.6	3.2	0.19	0.72	0.95	0.88
	VI _{US}	4.5	1.6	0.23	0.73	0.96	0.76
<i>Metasequoia</i>	BAI _{1.3}	31.9	9.8	0.24	0.49	0.89	
	VI _{TS}	38.6	8.5	0.31	0.61	0.93	0.85
	VI _{LS}	24.0	4.3	0.34	0.72	0.95	0.85
	VI _{US}	15.0	6.9	0.26	0.76	0.96	0.77
<i>Picea</i>	BAI _{1.3}	20.6	6.1	0.33	0.68	0.95	
	VI _{TS}	28.7	8.0	0.33	0.77	0.96	0.96
	VI _{LS}	20.9	6.5	0.36	0.72	0.95	0.97
	VI _{US}	7.8	3.0	0.31	0.76	0.96	0.90
<i>Thuja</i>	BAI _{1.3}	44.7	12.3	0.26	0.55	0.92	
	VI _{TS}	42.8	8.3	0.2	0.72	0.96	0.82
	VI _{LS}	31.3	6.0	0.21	0.81	0.98	0.89
	VI _{US}	11.5	3.1	0.16	0.85	0.98	0.39
<i>Tsuga</i>	BAI _{1.3}	33.4	5.8	0.27	0.49	0.89	
	VI _{TS}	73.1	9.8	0.19	0.67	0.95	0.69
	VI _{LS}	54.2	8.0	0.2	0.62	0.94	0.78
	VI _{US}	18.9	4.9	0.23	0.66	0.95	0.52

BAI_{1.3} = basal area increment in 1.3 m stem height, VI_{TS} = volume increment of total tree, VI_{LS} = volume increment of lower stem, VI_{US} = volume increment of upper stem, mean and sd in cm² a⁻¹ for BAI and dm³ a⁻¹ for VI variables, sd = standard deviation, *ms* = mean sensitivity, *es* = effective signal, *eps* = expressed population signal, *R*_{1.3} = correlation with BAI_{1.3} chronology

Tab. 4.2.a5: Multispecies comparison and comparison of different height sections (BAI_{1,3}, VI_{TS}, VI_{LS}, VI_{US}): Differences in the response indices *resistance* (R_s), recovery (R_c) and *resilience* (R_i) between species for the respective stress events in 2003, 2006 and 2010/11. Kruskal-Wallis tests resulted in significant effects of the factor tree species on the response indices ($p < 0.001$). Letters indicate significant differences within a considered section, conducted using Dunn's test and Holm-Šidák adjustment ($p < 0.05$; df = 8). *P*-values of the paired *t*-tests and Wilcoxon-tests were provided for comparison of response indices of BAI_{1,3} with VI_{TS} as well as of VI_{LS} with VI_{US} (significance level at $p < 0.05$; grey fill color).

species	Response index	2003				2006				2010/11			
		BAI _{1,3}		VI _{TS}		BAI _{1,3} vs VI _{TS}		VI _{LS}		BAI _{1,3} vs VI _{TS}		VI _{LS} vs VI _{US}	
		Dunn	paired	Dunn	paired	Dunn	paired	Dunn	paired	Dunn	paired	Dunn	paired
ac	R _s	0.63 ^{abc}	0.65 ^{abc}	0.5005	0.72 ^{abcd}	0.0083	0.0083	0.63 ^{ab}	0.74 ^{ab}	0.82 ^{ac}	0.71 ^{abc}	0.75 ^{ac}	0.63 ^{ab}
be		0.69 ^{ab}	0.78 ^a	0.1311	0.88 ^a	0.0034	0.0034	0.74 ^a	0.88 ^a	0.57 ^{ab}	0.61 ^{ab}	0.62 ^{ab}	0.61 ^{ab}
ca		0.62 ^{abc}	0.67 ^{abc}	0.0344	0.65 ^{ab}	0.0016	0.0016	0.65 ^{ab}	0.81 ^{abc}	0.77 ^{ac}	0.75 ^{ac}	0.75 ^{ac}	0.77 ^a
cr		0.49 ^c	0.54 ^b	0.0992	0.50 ^b	0.3154	0.3154	0.50 ^b	0.86 ^c	0.44 ^b	0.50 ^b	0.47 ^b	0.51 ^b
fa		0.63 ^{abc}	0.66 ^{abc}	0.2203	0.66 ^{ab}	0.2671	0.2671	0.66 ^{ab}	0.86 ^a	0.73 ^{ac}	0.63 ^{ab}	0.66 ^{ab}	0.54 ^b
me		0.82 ^a	0.70 ^{ac}	0.0170	0.73 ^a	0.70 ^{abcd}	0.6852	0.73 ^a	0.66 ^c	0.67 ^{ab}	0.75 ^{ac}	0.75 ^{ac}	0.74 ^a
pi		0.60 ^{bc}	0.59 ^{bc}	0.5542	0.58 ^{ab}	0.63 ^{bd}	0.2191	0.58 ^{ab}	0.82 ^{ab}	0.57 ^{ab}	0.61 ^{ab}	0.57 ^{ab}	0.67 ^{ab}
th		0.63 ^{abc}	0.71 ^{ac}	0.0754	0.66 ^a	0.81 ^{ac}	0.0010	0.66 ^a	0.83 ^a	0.71 ^{ac}	0.72 ^{ac}	0.71 ^{ac}	0.75 ^a
ts		0.64 ^{abc}	0.64 ^{abc}	0.9096	0.62 ^{ab}	0.66 ^{bcd}	0.4120	0.62 ^{ab}	0.72 ^{abc}	1.07 ^c	0.93 ^c	0.97 ^c	0.83 ^a
n.sign		3	4	2	3	6	4	4	4	8	7	8	4
ac	R _c	1.60 ^{abc}	1.54 ^{abcd}	0.4167	1.64 ^{abc}	0.0072	0.0072	1.76 ^{ab}	1.87 ^{bc}	0.98 ^c	1.22 ^b	1.06 ^c	1.43 ^{ac}
be		1.39 ^{ab}	1.12 ^a	0.0038	1.17 ^a	1.04 ^a	0.0529	1.38 ^{ab}	1.48 ^{abc}	1.91 ^{ab}	1.62 ^{abc}	1.73 ^{ab}	1.69 ^{ab}
ca		1.48 ^{ab}	1.30 ^{ab}	0.0053	1.36 ^{ab}	1.00 ^a	<0.0001	1.33 ^{ab}	1.33 ^{ab}	1.27 ^{ac}	1.36 ^{ab}	1.36 ^{ac}	1.35 ^{ac}
cr		2.03 ^c	1.92 ^c	0.1988	2.04 ^c	2.06 ^b	0.9006	1.33 ^{ab}	1.15 ^a	2.39 ^b	2.03 ^c	2.15 ^b	1.92 ^b
fa		1.32 ^{ab}	1.20 ^a	0.1037	1.18 ^a	1.22 ^{ac}	0.4718	1.21 ^a	1.29 ^{ab}	1.71 ^{abc}	1.85 ^{ac}	1.76 ^{ab}	2.07 ^b
me		1.25 ^a	1.40 ^{abd}	0.1873	1.37 ^{ab}	1.44 ^{abc}	0.5722	1.81 ^b	1.85 ^c	1.44 ^{abc}	1.21 ^b	1.32 ^{ac}	1.13 ^c
pi		1.66 ^{abc}	1.76 ^{cd}	0.1437	1.75 ^{bc}	1.81 ^{bc}	0.6808	1.34 ^{ab}	1.41 ^{abc}	2.13 ^{ab}	2.16 ^c	2.36 ^b	1.91 ^b
th		1.75 ^{abc}	1.39 ^{abd}	0.0040	1.52 ^{abc}	1.17 ^a	<0.0001	1.85 ^{ab}	1.35 ^{abc}	1.06 ^c	1.35 ^{ab}	1.32 ^{ac}	1.4 ^{ac}
ts		1.83 ^{bc}	1.61 ^{bcd}	0.0835	1.63 ^{bc}	1.71 ^{bc}	0.4363	1.31 ^{ab}	1.19 ^a	1.04 ^c	1.43 ^{ab}	1.36 ^{ac}	1.69 ^{ab}
n.sign		5	10	3	8	11	3	1	5	10	12	12	4
ac	R _i	0.97 ^{abc}	0.96 ^{abcd}	0.7874	0.99 ^a	0.89 ^{ac}	0.0227	0.96 ^a	1.08 ^{bc}	0.80 ^{bc}	0.86 ^b	0.79 ^a	0.88 ^a
be		0.96 ^{abc}	0.87 ^{abc}	0.0506	0.86 ^{ab}	0.91 ^{abc}	0.2655	0.90 ^a	1.00 ^{abc}	1.08 ^{abc}	0.98 ^{ab}	1.07 ^{abc}	1.02 ^{abc}
ca		0.91 ^{ab}	0.86 ^{ab}	0.0869	0.88 ^{ab}	0.81 ^a	0.0063	0.96 ^a	1.00 ^{abc}	0.96 ^{abc}	1.03 ^{abcd}	1.01 ^{abc}	1.04 ^{abc}
cr		0.98 ^{abc}	1.03 ^{cd}	0.2198	0.99 ^a	1.07 ^{bc}	0.1317	1.15 ^a	0.97 ^{ab}	1.02 ^{abc}	0.99 ^{abc}	0.98 ^{ab}	0.98 ^{ab}
fa		0.80 ^b	0.79 ^b	0.1934	0.78 ^b	0.84 ^a	0.0673	0.93 ^a	1.10 ^{abc}	1.20 ^a	1.14 ^{acd}	1.13 ^{bc}	1.10 ^{abc}
me		1.02 ^{ac}	0.98 ^{acd}	0.4968	0.99 ^a	0.99 ^{abc}	0.9398	1.18 ^a	1.18 ^c	0.91 ^{abc}	0.89 ^b	0.97 ^{ab}	0.83 ^a
pi		0.97 ^{abc}	1.03 ^{cd}	0.0304	0.99 ^a	1.13 ^b	0.0008	1.09 ^a	1.02 ^{abc}	1.18 ^{ab}	1.30 ^{cd}	1.34 ^c	1.25 ^{bc}
th		1.08 ^{ac}	0.98 ^{acd}	0.0104	1.00 ^a	0.95 ^{abc}	0.019	0.95 ^a	0.97 ^{ab}	0.74 ^c	0.97 ^{abc}	0.94 ^{ab}	1.05 ^{abc}
ts		1.14 ^c	1.02 ^d	0.0036	1.00 ^a	1.10 ^b	0.0217	0.94 ^a	0.87 ^a	1.08 ^{ab}	1.29 ^d	1.29 ^c	1.35 ^c
n.sign		4	9	3	6	8	5	0	4	4	10	9	2

BAI = basal area increment, VI = volume increment, 1.3 = 1.3 m stem height, TS = total stem, LS = lower stem, US = upper stem, n.sign = number of significant differences, ac = *Alar*, be = *Betula*, ca = *Castanea*, cr = *Coryphoria*, fa = *Fagus*, me = *Metasquaria*, pi = *Picea*, th = *Thuja*, ts = *Tsuga*.

Tab. 4.2.a6: Species-specific changes in *resistance* (R_s), *recovery* (R_c) and *resilience* (R_l) with increasing stem height for the stress event 2003, calculated as the relative difference between R_s , R_c or R_l predicted by the model at uppermost stem height (13.3 m or 11.3 m) and minimum height (0.5 m).

species	ΔR_s (%)	ΔR_c (%)	ΔR_l (%)
<i>Acer</i>	16.9	-28.0	-7.5
<i>Betula</i>	36.6	-35.3	-9.1
<i>Castanea</i>	29.0	-34.2	-17.6
<i>Cryptomeria</i>	5.4	-11.3	0.0
<i>Fagus</i>	29.1	-34.7	-9.1
<i>Metasequoia</i>	0.0	5.1	12.5
<i>Picea</i>	22.4	1.2	11.3
<i>Thuja</i>	26.3	-34.7	-22.7
<i>Tsuga</i>	0.0	-13.7	-11.5

Tab. 4.2.a7: Best-fit shape models of mean sensitivity as a function of stem height for the period 1998–2012 in the multispecies analysis. Bold row denotes selected, species-specific model according to $\Delta AICc$, taking into account K.

species	model	K	AICc	$\Delta AICc$	w_ic	pseudo- R^2
<i>Acer</i>	neg.exp.	10	-212	0.00	0.35	0.85
	power law	11	-212	0.55	0.27	0.85
<i>Betula</i>	power law	9	-173	0.00	0.58	0.59
	asym.exp.	9	-172	0.67	0.41	0.58
<i>Castanea</i>	neg.exp.	10	-252	0.00	0.35	0.69
	linear	10	-252	0.06	0.34	0.68
<i>Cryptomeria</i>	asym.exp.	13	-270	0.00	0.51	0.82
	power law	13	-268	1.77	0.21	0.81
	neg.exp.	12	-268	1.86	0.20	0.82
<i>Fagus</i>	power law	11	-196	0.00	0.77	0.64
	quadratic	11	-193	2.37	0.23	0.62
<i>Metasequoia</i>	neg.exp.	10	-154	0.00	0.46	0.44
	linear	10	-153	1.17	0.25	0.43
<i>Picea</i>	neg.exp.	10	-237	0.00	0.37	0.76
	linear	10	-237	0.58	0.28	0.76
<i>Thuja</i>	asym.exp.	13	-274	0.00	1.00	0.80
	neg.exp.	12	-251	22.84	0.00	0.73
<i>Tsuga</i>	linear	11	-248	0.00	0.57	0.72
	power	12	-246	2.53	0.16	0.72

K = number of estimated parameters, AICc = Akaike information criterion, corrected for small sample sizes, $\Delta AICc$ = difference between AICc and the lowest AICc value, w_ic = AICc weights, neg.exp. = negative exponential, asym.exp. = asymptotic exponential

Tab. 4.2.a8: Best-fit shape models of *resistance*, *recovery*, and *resilience* as a function of stem height for the stress event 2003 in the multispecies analysis. Bold row denotes selected, species-specific model according to ΔAICc (< 2), taking into account K.

index - species	model	K	AICc	ΔAICc	w_ic	pseudo- R^2
Resistance						
<i>Acer</i>	quadratic	11	-161	0.00	0.56	0.78
	linear	10	-159	1.53	0.26	0.77
<i>Betula</i>	power law	9	-92	0.00	0.77	0.66
	neg.exp.	8	-88	3.66	0.12	0.61
<i>Castanea</i>	power law	11	-171	0.00	0.44	0.75
	quadratic	11	-171	0.13	0.42	0.75
<i>Cryptomeria</i>	quadratic	13	-239	0.00	0.64	0.70
	power law	13	-238	1.25	0.34	0.70
<i>Fagus</i>	power law	11	-179	0.00	0.99	0.76
	quadratic	11	-170	9.55	0.01	0.72
<i>Metasequoia</i>	null	9	-55	0.00	0.37	0.35
	linear	10	-54	0.62	0.27	0.38
<i>Picea</i>	power law	11	-168	0.00	1.00	0.68
	quadratic	11	-157	11.00	0.00	0.62
<i>Thuja</i>	linear	12	-123	0.00	0.45	0.42
	neg.exp.	12	-123	0.70	0.32	0.41
<i>Tsuga</i>	null	10	-138	0.00	0.63	0.57
	linear	11	-136	2.78	0.16	0.57
Recovery						
<i>Acer</i>	asym.exp.	11	-37	0.00	0.68	0.82
	neg.exp.	10	-36	1.75	0.28	0.80
<i>Betula</i>	power law	9	-60	0.00	0.84	0.80
	asym.exp.	9	-56	3.83	0.12	0.78
<i>Castanea</i>	asym.exp.	11	-109	0.00	0.52	0.85
	neg.exp.	10	-108	0.71	0.37	0.84
<i>Cryptomeria</i>	power law	13	1	0.00	0.50	0.55
	quadratic	13	2	0.83	0.33	0.55
<i>Fagus</i>	power law	11	-82	0.00	1.00	0.85
	quadratic	11	-56	25.88	0.00	0.78
<i>Metasequoia</i>	quadratic	11	-9	0.00	0.71	0.36
	power law	11	-7	2.63	0.19	0.33
<i>Picea</i>	quadratic	11	-31	0.00	0.60	0.73
	power law	11	-30	1.01	0.36	0.73
<i>Thuja</i>	asym.exp.	13	-7	0.00	1.00	0.70
	neg.exp.	12	10	17.37	0.00	0.62
<i>Tsuga</i>	neg.exp.	11	-16	0.00	0.32	0.56
	power law	12	-15	0.52	0.25	0.57
Resilience						
<i>Acer</i>	asym.exp.	11	-102	0.00	1.00	0.62
	quadratic	11	-76	26.17	0.00	0.43
<i>Betula</i>	quadratic	9	-111	0.00	0.87	0.64
	neg.exp.	8	-106	5.49	0.06	0.57
<i>Castanea</i>	power law	11	-148	0.00	0.88	0.70
	quadratic	11	-144	4.17	0.11	0.68
<i>Cryptomeria</i>	null	11	-169	0.00	0.61	0.60
	neg.exp.	12	-166	2.60	0.17	0.60
<i>Fagus</i>	quadratic	11	-147	0.00	0.98	0.80
	neg.exp.	10	-137	9.38	0.01	0.76
<i>Metasequoia</i>	quadratic	11	-30	0.00	1.00	0.60
	power law	11	-18	11.84	0.00	0.49
<i>Picea</i>	neg.exp.	10	-151	0.00	0.66	0.74
	linear	10	-149	2.24	0.21	0.73
<i>Thuja</i>	asym.exp.	13	-146	0.00	1.00	0.61
	neg.exp.	12	-129	16.27	0.00	0.51
<i>Tsuga</i>	linear	11	-123	0.00	0.29	0.38
	quadratic	12	-123	0.06	0.29	0.40

K = number of estimated parameters, AICc = Akaike information criterion, corrected for small sample sizes, ΔAICc = difference between AICc and the lowest AICc value, w_ic = AICc weights, neg.exp. = negative exponential, asym.exp. = asymptotic exponential

Anhang 4.3

Supplementary Information (Appendix A)

Hoffmann et al. (submitted) Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multi-species approach

Abb. 4.3.a1: Annual mean temperature (avg, triangles, solid line), linear 55-year temperature trend (dashed line) and annual precipitation sums (prec, bars) for the considered growth period of study trees (Source: National Meteorological Service of Germany, DWD)

Tab. 4.3.a1: Stand conditions and basic information of study trees.

Attribute	<i>Acer rubrum</i> unit 432 H	<i>Betula maximowicz- ana</i> unit 435 G	<i>Castanea sativa</i> unit 403 K1	<i>Cryptomeria japonica</i> unit 435 E	<i>Fagus sylvatica</i> unit 411 A1	<i>Metasequoia gyptostroboides</i> unit 434 I	<i>Picea abies</i> unit 407 G	<i>Thuja plicata</i> unit 417 C	<i>Tsuga heterophylla</i> unit 424 A3
latitude, longi- tude	51° 13.010'N, 7° 5.798'E	51° 13.175'N, 7° 5.919'E	51° 12.296'N, 7° 7.015'E	51° 13.076'N, 7° 6.056'E	51° 13.222'N, 7° 7.242'E	51° 13.084'N, 7° 6.346'E	51° 12.580'N, 7° 6.886'E	51° 13.412'N, 7° 7.409'E	51° 13.875'N, 7° 6.925'E
altitude (m)	210	220	225	230	275	130	230	250	265
plot size (ha)	0.45	0.55	0.90	2.51	5.65	1.40	0.60	1.25	0.60
exposition	NW – N	NO – SE	NW	NE – SE	W – E	NE – SE	N	W – NW	W – N
slope gradient	moderate to strong	weak	moderate	weak	weak	moderate to strong	weak	moderate	weak
age	38	39	38	35–39	51–56	34–37	45	55	58
Mixture (portion)	mixed (67 %)	pure (100 %)	pure (100 %)	mixed (66 %)	mixed (88 %)	pure (100 %)	pure (100 %)	mixed (85 %)	mixed (81 %)
admixed tree spe- cies	<i>B. lutea</i>	-	-	<i>P. abies</i> <i>L. kaempferi</i> <i>C. obtusa</i> <i>B. japonica</i>	<i>A. pseudo.</i> <i>T. plicata</i>	-	-	<i>M. gyptostro.</i> <i>P. omorica</i> <i>C. lawsoniana</i>	<i>T. plicata</i> <i>L. decidua</i>
number of stems (n ha ⁻¹)	1167	636	487	495	821	613	591	630	409
basal area (m ² ha ⁻¹)	26.7	22.6	30.3	42.1	28.9	47.3	40.6	75.0	39.2
sampling date	Nov. 2013	Jul. 2013	Jul. 2014	Jul. 2013	Mar. 2015	Nov. 2013	Mar. 2015	Jul. 2014	Jul. 2014

unit = forest management unit, *B. lutea* = *Betula lutea*, *P. abies* = *Picea abies*, *L. kaempferi* = *Larix kaempferi*, *C. obtusa*, *Chamaecyparis obtusa*, *B. japonica*, *Betula japonica*, *A. pseudo.* = *Acer pseudoplatanus*, *T. plicata* = *Thuja plicata*, *M. gypto.* = *Metasequoia gyptostroboides*, *P. omorica* = *Picea omorica*, *C. lawsoniana* = *Chamaecyparis lawsoniana*, *L. decidua* = *Larix decidua*

Tab. 4.3.a2: Correlations between the 11 monthly climate parameters for the whole year (upper right) and for the cold month period (from October of the previous year to April of the current year; lower left) over the period 1985–2012. Significant correlation coefficients are highlighted in bold ($p < 0.001$).

	prec	dmi	spei	tavg	tmax	pet	vpd	sum _{Δt05}	sum _{Δt10}	tmin	nfr
prec		0.83	0.94	-0.10	-0.17	-0.12	-0.30	-0.13	-0.13	-0.01	-0.06
dmi	0.90		0.78	-0.54	-0.60	-0.53	-0.58	-0.54	-0.52	-0.47	0.39
spei	0.94	0.83		-0.14	-0.19	-0.15	-0.34	-0.18	-0.18	-0.06	-0.05
tavg	-0.05	-0.40	-0.03		0.99	0.97	0.84	0.98	0.96	0.99	-0.84
tmax	-0.18	-0.50	-0.13	0.98		0.97	0.87	0.97	0.96	0.96	-0.81
pet	-0.17	-0.46	-0.09	0.95	0.97		0.88	0.99	0.98	0.94	-0.73
vpd	-0.36	-0.54	-0.28	0.68	0.77	0.80		0.86	0.85	0.77	-0.58
sum _{Δt05}	-0.18	-0.45	-0.15	0.93	0.93	0.94	0.69		0.99	0.96	-0.73
sum _{Δt10}	-0.23	-0.45	-0.19	0.84	0.85	0.87	0.64	0.97		0.94	-0.68
tmin	0.09	-0.28	0.08	0.96	0.89	0.85	0.51	0.87	0.78		-0.85
nfr	-0.17	0.20	-0.17	-0.89	-0.81	-0.78	-0.47	-0.72	-0.59	-0.92	

See Tab. 4.3.2 for abbreviations of climate variables

Tab. 4.3.a3: Highest positive (pos) and lowest negative (neg) bootstrapped correlation coefficients (bcc) between the species' basal area increment (BAI) or volume increment (VI) and the best explaining climate variable (variable) within the climatic categories *water availability*, *temperature* and *frost* at the month and timescale (ts) of the year at which the highest correlation was reached. Lower case abbreviations (apr–dec) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (JAN–SEP) indicate months of the current year (January–September). Significant bcc are highlighted in bold ($p < 0.05$).

species	category	incr	highest positive correlation		highest negative correlation	
			variable & ts	bcc	variable & ts	bcc
<i>Acer</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.JUL-SEP	0.55	spei.MAY	-0.56
		VI	spei.JUN-SEP	0.59	spei.MAY	-0.41
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.MAY	0.55	sumΔt10.JUL	-0.58
		VI	pet.JAN-MAY	0.59	pet.JUL	-0.61
	<i>frost</i>	BAI	tmin.JAN-FEB	0.45	nfr.JAN-APR	-0.49
		VI	tmin.JAN-FEB	0.52	nfr.JAN-FEB	-0.54
<i>Betula</i>	<i>water availability</i>	BAI	prec.FEB-JUL	0.36	dmi.nov-dec	-0.54
		VI	prec.may-oct	0.36	dmi.AUG	-0.50
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.dec-JAN	0.50	vpd.JUN	-0.31
		VI	vpd.dec-JAN	0.47	tmax.jul	-0.33
	<i>frost</i>	BAI	tmin.oct-MAR	0.35	nfr.nov-APR	-0.41
		VI	tmin.oct-MAR	0.27	nfr.oct-JAN	-0.35
<i>Castanea</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.JUL-SEP	0.41	dmi.MAY	-0.37
		VI	spei.JUL	0.39	dmi.MAY	-0.41
	<i>temperature</i>	BAI	sumΔt10.dec-FEB	0.54	sumΔt10.nov	-0.39
		VI	sumΔt10.dec-FEB	0.53	sumΔt10.nov	-0.39
	<i>frost</i>	BAI	tmin.JAN-FEB	0.34	nfr.JAN-MAR	-0.29
		VI	tmin.JAN-FEB	0.38	nfr.JAN-FEB	-0.34
<i>Cryptomeria</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.APR-JUL	0.46	spei.nov-JAN	-0.36
		VI	spei.FEB-JUL	0.46	spei.nov-JAN	-0.36
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.JAN	0.46	vpd.APR-JUL	-0.51
		VI	vpd.JAN	0.44	vpd.APR-JUL	-0.44
	<i>frost</i>	BAI	tmin.FEB	0.13	nfr.oct-FEB	-0.15
		VI	tmin.FEB-APR	0.19	nfr.APR	-0.18
<i>Fagus</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.JUN-JUL	0.37	spei.may	-0.46
		VI	prec.aug-sep	0.34	dmi.nov-MAR	-0.35
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.may	0.71	tmax.JUN-JUL	-0.38
		VI	vpd.sep-FEB	0.65	sumΔt10.Nov	-0.34
	<i>frost</i>	BAI	tmin.MAR-APR	0.37	nfr.MAR-APR	-0.38
		VI	tmin.MAR-APR	0.50	nfr.MAR-APR	-0.44
<i>Metasequoia</i>	<i>water availability</i>	BAI	prec.aug-oct	0.52	prec.jun	-0.30
		VI	prec.aug-sep	0.58	prec.jun	-0.33
	<i>temperature</i>	BAI	pet.FEB-MAY	0.52	sumΔt10.oct-MAR	-0.44
		VI	temp.FEB-MAY	0.59	sumΔt05.JUL	-0.33
	<i>frost</i>	BAI	tmin.FEB-APR	0.50	nfr.FEB-APR	-0.50
		VI	tmin.FEB-APR	0.56	nfr.JAN-APR	-0.55
<i>Picea</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.APR-JUL	0.46	dmi.dec	-0.39
		VI	spei.APR-JUL	0.48	dmi.dec	-0.32
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.oct-JAN	0.30	vpd.APR-JUL	-0.33
		VI	vpd.sep-JAN	0.45	vpd.APR-JUL	-0.30
	<i>frost</i>	BAI	tmin.oct-nov	0.29	nfr.oct-nov	-0.32
		VI	tmin.oct-nov	0.30	nfr.oct-nov	-0.28
<i>Thuja</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.aug-sep	0.44	prec.oct-dec	-0.27
		VI	dmi.jul-sep	0.38	dmi.dec	-0.37
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.oct	0.47	sumΔt10.Nov	-0.21
		VI	temp.JAN	0.53	tmax.Jul	-0.31
	<i>frost</i>	BAI	tmin.dec	0.29	nfr.MAR-APR	-0.25
		VI	tmin.MAR	0.32	nfr.MAR	-0.31
<i>Tusga</i>	<i>water availability</i>	BAI	spei.JUL	0.67	dmi.jul	-0.49
		VI	spei.JUL	0.52	prec.jul	-0.31
	<i>temperature</i>	BAI	vpd.Jul	0.44	sumΔt05.JUN-JUL	-0.68
		VI	pet.aug	0.39	temp.JUL	-0.58
	<i>frost</i>	BAI	tmin.FEB	0.46	nfr.FEB	-0.45
		VI	tmin.FEB-APR	0.38	nfr.FEB	-0.40

incr = increment variable, see Tab. 4.3.2 for abbreviations of climate variables

Abb. 4.3.a2: Correlation coefficients between increment variables (basal area increment, BAI, and volume increment, VI) and monthly standardized precipitation evapotranspiration index (*spei*), vapor pressure deficit (*vpd*) and the number of frost days (*nfr*) for the period 1985–2012. Lower case abbreviations (a–d) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (J–S) indicate months of the current year (January–September). Significant correlation coefficients are highlighted by asterisks ($p < 0.05$).

Tab. 4.3.a4: Highest positive (pos) and lowest negative (neg) bootstrapped correlation coefficients (bcc) between the species' increment variables (basal area increment, BAI, and volume increment, VI) and the standardized precipitation evapotranspiration index (spei), vapor pressure deficit (vpd) and the number of frost days (nfr) at the month and timescale (ts) of the year at which the highest correlation was reached. Lower case abbreviations (apr-dec) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (JAN–SEP) indicate months of the current year (January–September). Significant bcc are highlighted in bold ($p < 0.05$).

species	incr	spei		vpd		nfr	
		highest positive correlation	highest negative correlation	highest positive correlation	highest negative correlation	highest positive correlation	highest negative correlation
		month & ts	month & ts	month & ts	month & ts	month & ts	month & ts
<i>Acer</i>	BAI	JUL-SEP	MAY	MAY	JUL	oct-dec	JAN-APR
	VI	JUN-SEP	MAY	dec-MAY	JUL	oct	JAN-APR
<i>Betula</i>	BAI	FEB-JUL	nov-dec	dec-JAN	JUN	dec	nov-APR
	VI	may-oct	AUG	dec-JAN	jul	FEB	oct-JAN
<i>Castanea</i>	BAI	JUL-SEP	MAY	dec-JAN	JUL	dec	JAN-MAR
	VI	JUL	MAY	dec-JAN	JUL	dec	JAN-FEB
<i>Cryptomeria</i>	BAI	APR-JUL	nov-JAN	JAN	APR-JUL	oct	oct-FEB
	VI	FEB-JUL	nov-JAN	JAN	APR-JUL	dec	APR
<i>Fagus</i>	BAI	JUN-JUL	May	may	JUL	oct	MAR-APR
	VI	apr	MAR	sep-FEB	JUL	dec	MAR-APR
<i>Metasequoia</i>	BAI	aug-oct	MAY	MAY	oct	oct-nov	FEB-APR
	VI	aug-sep	jun	APR-MAY	JUL	nov-dec	JAN-APR
<i>Picea</i>	BAI	APR-JUL	dec-JAN	oct-JAN	APR-JUL	JAN-FEB	oct-nov
	VI	APR-JUL	oct-dec	sep-JAN	APR-JUL	JAN	oct-nov
<i>Thuja</i>	BAI	aug-sep	dec	oct	JUL	Dec	MAR-APR
	VI	FEB-JUL	dec	JAN	JUN-JUL	dec	MAR
<i>Tsuga</i>	BAI	JUL	jul	jul	JUL	Dec	FEB
	VI	JUL	nov-JAN	JAN	JUL	Dec	FEB

ts = timescale

Tab. 4.3.a5: Relative importance of the predictor variable (RIV) in the multiple regression models. Lower case abbreviations (apr–dec) denote months of the previous year (April–December), upper case abbreviations (JAN–SEP) indicate months of the current year (January–September). The regression terms are listed in descending order according to its relative importance of the predictor variables (RIV).

species	incr	climate variable (descending RIV →)		
		v1	v2	v3
<i>Acer rubrum</i>	BAI	spei.JUL-SEP 0.247	vpd.MAY 0.245	
	VI	spei.JUL 0.267	nfr.JAN 0.161	vpd.nov-JAN 0.114
<i>Betula maximowicziana</i>	BAI	spei.dec 0.201	nfr.MAR-APR 0.149	spei.AUG 0.125
	VI	spei.AUG 0.193	vpd.dec-JAN 0.192	
<i>Castanea sativa</i>	BAI	vpd.dec-JAN 0.151	spei.JUL 0.147	
	VI	vpd.dec-JAN 0.221	spei.JUL 0.142	
<i>Cryptomeria japonica</i>	BAI	spei.FEB-JUL 0.234	vpd.JAN 0.167	vpd.apr-may 0.092
	VI	spei.FEB-JUL 0.239	vpd.JAN 0.154	vpd.apr-may 0.113
<i>Fagus sylvatica</i>	BAI	vpd.may 0.450	vpd.dec 0.120	spei.JUL 0.073
	VI	vpd.may-jun 0.299	vpd.dec-JAN 0.275	
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	BAI	nfr.FEB-APR 0.217	spei.jul-oct 0.197	spei.JUL 0.122
	VI	nfr.FEB-APR 0.257	spei.aug-sep 0.221	spei.JUL-AUG 0.111
<i>Picea abies</i>	BAI	spei.may-sep 0.185	vpd.oct-JAN 0.123	
	VI	spei.APR-JUL 0.186	vpd.oct-JAN 0.147	spei.aug-sep 0.092
<i>Thuja plicata</i>	BAI	spei.aug-sep 0.227	vpd.aug-JAN 0.161	
	VI	vpd.JAN 0.225	vpd.apr-may 0.158	spei.MAR-JUL 0.091
<i>Tsuga heterophylla</i>	BAI	vpd.JUL 0.278	spei.JUL-AUG 0.251	
	VI	vpd.JUL 0.311	spei.FEB 0.130	vpd.JAN 0.112

incr = increment variable, BAI = basal area increment at breast height, VI = total stem volume increment, v1, v2, v3 = climate predictor variable, spei = standardized precipitation evapotranspiration index, vpd = vapor pressure deficit, nfr = number of frost days ($< 0^{\circ}\text{C}$).

Abb. 4.3.a3: Exponential relationships (1985–2012) between monthly vapor pressure deficit (vpd) and monthly mean temperature (tavg) (a) for the whole year as well as (b) in the cold month period (from October of the previous year to April of the current year).

Anhang 4.4

Anhang

Hoffmann *et al.* (2018) Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen

Tab. 4.4.a1: Zeitliche Übersicht der Freistellungsmaßnahmen, Stammscheibenentnahme sowie der Aufnahme der Konkurrenten (Field-Map-Messungen) in den untersuchten Beständen. Die datierten Freistellungsmaßnahmen wurden den Anbaubüchern nach WALD UND HOLZ NRW (2013) entnommen. Die Zeitpunkte der Stammscheibenentnahme (*st*) sowie der zuletzt erfolgten Freistellungsmaßnahme (*fr*) wurden zur Berechnung der Konkurrenz- und Freistellungsreaktionen verwendet.

Temporal overview of the release measures (taken from records of cultivation), stem disk sampling and recordings of competition data (Field-Map). Data of both points in time, *st* (stem disk sampling) and *fr* (last crown release) were used to calculate the response to competition and crown release.

Baumart	Freistellungsmaßnahmen		Stammscheiben- entnahme	Konkurrenz- Aufnahme
	vor <i>fr</i>	<i>fr</i>	<i>st</i>	Field-Map
<i>A. grandis</i>	1978, 1986, 1988, 1991	2007	Mai 2015	Mai 2015
<i>A. rubrum</i>	1988	1995	Nov 2013	Juli 2014
<i>B. maximowicziana</i>	1984, 1986, 1993	2000	Juli 2013	Mai 2014
<i>C. sativa</i>	1984, 2000, 2003	2009	Juni 2014	Mai 2015
<i>F. sylvatica</i>	1976, 1993	2006	März 2015	Okt 2015
<i>M. ghyptostroboides</i>	-	-	Nov 2013	Mai 2014
<i>P. abies</i>	1985, 1991	2004	März 2015	Mai 2015
<i>T. plicata</i>	1974	2000	Juni 2014	Mai 2015
<i>T. heterophylla</i>	1975, 1981, 1987	2003	Juni 2014	Mai 2015

Tab. 4.4.a2: Ausgleichsfunktionen zur Berechnung der Höhenkurven nach SCHMIDT (1986) und PRETZSCH (2009).

Functions to calculate the height curves according to SCHMIDT (1986) and PRETZSCH (2009).

Assmann	$h = b_0 + b_1 \cdot d + b_2 \cdot d^2$
Petterson	$h = 1,3 + \left(\frac{d}{b_0 + b_1 \cdot d} \right)^3$
Korsun	$h = e^{[b_0 + b_1 \cdot \ln(d) + b_2 \cdot \ln^2(d^2)]}$
semi-logarithmisch	$h = b_0 + b_1 \cdot \ln(d)$
Freese	$h = e^{[b_0 + b_1 \cdot \ln(d) + b_2 \cdot d]}$
Michailoff	$h = 1,3 + b_0 \cdot e^{[b_0 + b_1 \cdot \ln(d) + b_2 \cdot d]}$

h = Höhe [m], d = BHD [cm]; b_0, b_1, b_2 = Regressionskoeffizienten

Tab. 4.4.a3: BHD- und Höhen-Grenzen bei der Zuordnung der Konkurrenz bäume in die Kraft'schen Klassen 1 bis 4 (K1–4).

Thresholds of dbh and height to assign the classes according to Kraft (K1–4).

Baumart	BHD-Grenze [cm]				Höhen-Grenze [m]			
	K1	K2	K3	K4	K1	K2	K3	K4
<i>Abies</i>	≥ 38,4	38,3 - 25,9	25,8 - 16,0	≤ 15,9	≥ 28,0	27,9 - 24,0	23,9 - 19,5	≤ 19,4
<i>Acer</i>	≥ 21,0	20,9 - 13,9	13,8 - 9,1	≤ 9,0	≥ 21,5	21,4 - 20,0	19,9 - 15,9	≤ 15,8
<i>Betula</i>	≥ 24,5	24,4 - 20,3	20,2 - 14,4	≤ 14,3	≥ 24,2	24,1 - 22,0	21,9 - 19,8	≤ 19,7
<i>Castanea</i>	≥ 29,6	29,5 - 23,9	23,8 - 10,6	≤ 10,5	≥ 20,5	20,4 - 18,9	18,8 - 15,5	≤ 15,4
<i>Fagus</i>	≥ 26,4	26,3 - 19,0	18,9 - 12,5	≤ 12,4	≥ 22,7	22,6 - 21,4	21,3 - 17,1	≤ 17,0
<i>Metasequoia</i>	≥ 30,7	30,6 - 22,4	22,3 - 14,0	≤ 13,9	≥ 23,0	22,9 - 20,6	20,5 - 16,3	≤ 16,2
<i>Picea</i>	≥ 28,8	28,7 - 23,7	23,6 - 16,3	≤ 16,2	≥ 23,2	23,1 - 20,9	20,8 - 17,2	≤ 17,1
<i>Thuja</i>	≥ 39,2	39,1 - 26,8	26,7 - 14,7	≤ 14,6	≥ 27,6	27,5 - 23,9	23,8 - 14,9	≤ 14,8
<i>Tsuga</i>	≥ 40,8	40,7 - 33,0	32,9 - 21,5	≤ 21,4	≥ 30,0	29,9 - 28,0	27,9 - 21,1	≤ 21,0

Tab. 4.4.a4: Funktionsparameter zur Schätzung des BHD (y) [cm] aus dem Stubbendurchmesser (x) [cm].
Regressionsgleichung: $y = b_0 + b_1 x$.

Regression coefficients to determine the dbh (y) [cm] from the diameter of tree stumps (x) [cm].

ID	Baumart	b_0	b_1	R^2
ab	<i>Abies grandis</i>	2,365	0,760	0,95
	<i>Fagus sylvatica</i>	17,69	0,598	0,75
ac	<i>Acer rubrum</i>	1,252	0,818	0,97
	<i>Betula lutea</i>	-1,157	0,849	0,97
be	<i>Betula maximowicziana</i>	2,318	0,730	0,86
ca	<i>Castanea sativa</i>	0,475	0,725	0,96
fa	<i>Fagus sylvatica</i>	0,348	0,751	0,98
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,796	0,764	0,97
me	<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	0,972	0,818	0,94
pi	<i>Picea abies</i>	2,113	0,680	0,92
th	<i>Thuja plicata</i>	-1,408	0,738	0,96
	<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	-3,278	0,799	0,94
ts	<i>Tsuga heterophylla</i>	1,221	0,761	0,98
	<i>Thuja plicata</i>	-0,998	0,766	0,95

ID = Bestandes-ID, ab = *A. grandis*, ac = *A. rubrum*, ac = *A. rubrum*, be = *B. maximowicziana*, ca = *C. sativa*, fa = *F. sylvatica*, me = *M. glyptostroboides*, pi = *P. abies*, th = *T. plicata*, ts = *T. heterophylla***Tab. 4.4.a5:** Formelauswahl und Funktionsparameter zur Schätzung der Höhe [m] aus dem BHD [cm].
Regressionsgleichungen siehe **Tab. 4.4.a2**.Formulas and regression coefficients used to determine the height from the dbh. See **Tab. 4.4.a2** for functions.

ID	Baumart	Formel	b_0	b_1	b_2	R^2_{pseudo}	RSE
ab	<i>A. grandis</i>	Korsun	-2,011	2,561	-0,074	0,83	2,65
	<i>F. sylvatica</i>	Petterson	2,586	0,272		0,72	3,19
ac	<i>A. rubrum</i>	Petterson	0,827	0,335		0,45	2,67
	<i>B. lutea</i>	Petterson	0,534	0,385		0,19	3,64
be	<i>B. maximowicziana</i>	Korsun	-1,834	2,709	-0,091	0,36	2,59
ca	<i>C. sativa</i>	Korsun	-3,604	3,552	-0,118	0,44	1,64
fa	<i>F. sylvatica</i>	Korsun	-1,708	2,825	-0,102	0,72	1,98
	<i>A. pseudoplatanus</i>	logarithmisch	2,151	6,060		0,58	1,07
me	<i>M. glyptostroboides</i>	Korsun	-1,278	2,232	-0,070	0,43	1,86
pi	<i>P. abies</i>	Assmann	6,769	0,794	-0,009	0,56	1,13
th	<i>T. plicata</i>	Korsun	-2,960	3,182	-0,101	0,30	1,78
	<i>M. glyptostroboides</i>	Michailoff	0,077	1,972	-0,039	0,78	2,96
ts	<i>T. heterophylla</i>	Michailoff	0,212	1,631	-0,033	0,72	1,49
	<i>T. plicata</i>	logarithmisch	-10,618	9,769		0,75	3,42

ID = Bestandes-ID, b_0 , b_1 , b_2 = Funktionsparameter, R^2_{pseudo} = Pseudo-Bestimmtheitsmaß, RSE = *Residual Standard Error*, ab = *A. grandis*, ac = *A. rubrum*, ac = *A. rubrum*, be = *B. maximowicziana*, ca = *C. sativa*, fa = *F. sylvatica*, me = *M. glyptostroboides*, pi = *P. abies*, th = *T. plicata*, ts = *T. heterophylla*

Tab. 4.4.a6: Funktionsparameter der Chapman-Richards-Funktion zur Schätzung des BHD (y) durch das Alter (x). Regressionsgleichung: $y = b_0 (1 - e^{-b_1 x})^{b_2}$

Regression coefficients of the Chapman-Richards function to determine the dbh (y) over age (x).

Baumart	Kraft	b_0	b_1	b_2	R^2_{pseudo}	RSE
<i>A. grandis</i>	K1	65,223	0,058	3,837	0,98	1,72
	K2	39,958	0,073	3,428	0,94	2,58
	K3	21,368	0,093	3,983	0,94	1,52
	K4	13,650	0,139	9,038	0,95	0,91
<i>A. rubrum</i>	K1	31,339	0,065	2,870	0,96	1,67
	K2	18,887	0,082	2,805	0,97	0,76
	K3	10,904	0,144	5,257	0,93	0,73
	K4	7,909	0,138	8,897	0,77	1,20
<i>B. maximowicziana</i>	K1	45,485	0,024	1,165	0,99	0,69
	K2	25,594	0,077	1,889	0,95	1,19
	K3	17,198	0,109	2,350	0,94	0,95
	K4	11,974	0,102	1,888	0,68	1,88
<i>C. sativa</i>	K1	35,919	0,083	2,548	0,98	1,28
	K2	34,825	0,056	2,048	0,96	1,75
	K3	24,977	0,065	2,032	0,92	1,79
	K4	17,121	0,051	1,557	0,79	1,81
<i>F. sylvatica</i>	K1	66,499	0,021	2,050	0,99	0,94
	K2	62,928	0,014	1,623	0,99	0,76
	K3	19,909	0,039	2,279	0,98	0,86
	K4	9,445	0,087	2,501	0,89	0,65
<i>M. glyptostroboides</i>	K1	38,034	0,113	6,481	0,96	2,32
	K2	30,632	0,109	6,403	0,92	2,64
	K3	19,658	0,111	6,451	0,87	2,30
	K4	11,335	0,103	5,351	0,85	1,42
<i>P. abies</i>	K1	37,168	0,069	3,489	0,92	2,92
	K2	28,810	0,076	3,463	0,98	1,18
	K3	22,591	0,103	4,847	0,95	1,23
	K4	11,084	0,157	10,897	0,73	1,87
<i>T. plicata</i>	K1	86,223	0,022	1,974	0,97	2,73
	K2	67,981	0,021	1,815	0,97	2,08
	K3	26,451	0,038	2,300	0,93	1,66
	K4	20,324	0,022	1,907	0,92	0,96
<i>T. heterophylla</i>	K1	60,189	0,033	2,008	0,94	3,39
	K2	54,064	0,028	1,822	0,96	2,28
	K3	32,363	0,049	2,141	0,88	2,82
	K4	14,477	0,072	3,267	0,74	2,16

Kraft (K) = Kraft'sche Klasse; b_0 , b_1 , b_2 = Funktionsparameter, R^2_{pseudo} = Pseudo-Bestimmtheitsmaß, RSE = *Residual Standard Error*

Tab. 4.4.a7: Funktionsparameter der Chapman-Richards-Funktion zur Schätzung der Höhe (y) durch das Alter (x). Regressionsgleichung: $y = b_0 (1 - e^{-b_1 x})^{b_2}$.

Regression coefficients of the Chapman-Richards function to determine the height (y) over age (x).

Baumart	Kraft	b_0	b_1	b_2	R^2_{pseudo}	RSE
<i>A. grandis</i>	K1	78,620	0,028	2,390	0,99	0,95
	K2	32,594	0,069	3,253	0,96	1,63
	K3	27,323	0,069	3,322	0,95	1,67
	K4	23,198	0,071	4,217	0,97	1,01
<i>A. rubrum</i>	K1	27,502	0,060	1,993	0,98	0,97
	K2	26,019	0,054	1,668	0,96	1,13
	K3	22,431	0,072	2,207	0,99	0,50
	K4	26,572	0,035	2,197	0,86	1,48
<i>B. maximowicziana</i>	K1	26,958	0,075	1,277	0,97	0,82
	K2	24,914	0,069	1,370	0,96	1,01
	K3	21,700	0,099	1,806	0,95	0,70
	K4	18,201	0,099	1,472	0,69	2,49
<i>C. sativa</i>	K1	22,978	0,088	1,931	0,98	0,55
	K2	21,419	0,083	1,906	0,96	0,93
	K3	19,452	0,088	2,042	0,98	0,51
	K4	12,936	0,094	1,584	0,72	2,38
<i>F. sylvatica</i>	K1	31,067	0,048	1,804	0,95	1,64
	K2	29,069	0,043	1,397	0,97	0,89
	K3	23,158	0,067	2,205	0,97	0,86
	K4	15,076	0,033	1,574	0,78	1,37
<i>M. glyptostroboides</i>	K1	30,065	0,035	1,777	0,98	0,93
	K2	35,500	0,026	1,624	0,98	0,91
	K3	23,880	0,048	2,538	0,99	0,48
	K4	13,833	0,078	2,083	0,95	0,69
<i>P. abies</i>	K1	58,421	0,025	1,769	0,95	1,62
	K2	72,134	0,023	2,048	0,93	1,91
	K3	52,358	0,027	2,160	0,87	2,20
	K4	23,283	0,045	2,547	0,90	1,50
<i>T. plicata</i>	K1	28,577	0,063	2,911	0,98	0,95
	K2	27,118	0,062	2,947	0,98	0,80
	K3	22,471	0,073	3,369	0,98	0,61
	K4	16,384	0,088	4,440	0,91	1,18
<i>T. heterophylla</i>	K1	37,075	0,037	2,064	0,99	0,74
	K2	36,556	0,034	1,926	0,98	1,06
	K3	32,932	0,028	1,845	0,87	2,37
	K4	9,046	0,069	2,984	0,80	0,93

Kraft (K) = Kraft'sche Klasse; b_0 , b_1 , b_2 = Funktionsparameter, R^2_{pseudo} = Pseudo-Bestimmtheitsmaß, RSE = *Residual Standard Error*

Tab. 4.4.a8: Korrelationskoeffizient (R , nach Spearman) zwischen den Konkurrenzindizes (CI) über die Baumarten ($p < 0,001$).

Correlation coefficients (R , according to Spearman) between the competition indices (CI) across the tree species (all $p < 0.001$).

Zeitpunkt	R (CI)			
		ME	A-Wert	EV
<i>st</i>	Hegyi	0,58	0,94	0,96
	ME		0,65	0,40
	A-Wert			0,91
<i>fr</i>	Hegyi	0,52	0,90	0,96
	ME		0,71	0,34
	A-Wert			0,84

Zeitpunkt *st* = Stammscheibenentnahme, Zeitpunkt *fr* = Freistellung, Hegyi = Index nach HEGYI (1974), ME = Index nach MARTIN und EK (1984), A-Wert nach JOHANN (1982), EV = Index nach ELLIOT und VOSE (1995)

Tab. 4.4.a9: Auswahl des Konkurrenzindex: Vergleich der generalisierten linearen Modelle zur Beschreibung des baumartenspezifischen, mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs (iv_{pre1-3}) aus dem Konkurrenzindex (CI) und dem Ausgangsvolumen (v_{pre3}) nach dem informationstheoretischen AICc-Ansatz. Die Vergleiche wurden separat für die einzelnen Untersuchungszeitpunkte *st* (Stammscheibenentnahme) und *fr* (Freistellung) sowie für die individuellen Baumarten durchgeführt. Die Modelle mit der höchsten Anpassungsgüte (quantifiziert nach dem kleinsten AICc bzw. $\Delta AICc$) sind für die einzelnen Zeitpunkte und Baumarten hervorgehoben (fett). Freiheitsgrade (df) = 10–13. Gesamtanzahl der am besten geeigneten Modelle (n): Hegyi = 14, ME = 1, A-Wert = 0, EV = 2. Regressionsgleichung: GLM: $iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 CI + b_2 v_{pre3}$

Selection of the competition index: Comparison of the generalized linear models to explain the species-specific, 3-year average volume increment (iv_{pre1-3}) from the competition index (CI) and from the initial volume (v_{pre3}) using the information-theoretic AICc-approach. All comparisons were conducted separately for the individual points in time *st* (stem disk sampling) and *fr* (crown release) as well as for individual tree species. Best model fits (quantified by lowest AICc and $\Delta AICc < 2$ for simple regression) are highlighted (bold) for each point in time and tree species. Degrees of freedom $df = 10$ –13. Total number of best model fits (n): Hegyi = 14, ME = 1, A-Wert = 0, EV = 2.

Baumart	<i>st</i>					<i>fr</i>				
	CI	R^2_{pseudo}	AICc	$\Delta AICc$	w_ic	CI	R^2_{pseudo}	AICc	$\Delta AICc$	w_ic
<i>Abies</i>	Hegyi	0,73	124,65	0	0,42	EV	0,81	114,17	0	0,48
	EV	0,73	125,55	0,90	0,26	Hegyi	0,81	114,66	0,48	0,37
	ME	0,74	125,75	1,10	0,24	ME	0,81	117,83	3,66	0,08
	A-Wert	0,78	127,94	3,29	0,08	A-Wert	0,81	117,92	3,75	0,07
<i>Acer</i>	Hegyi	0,85	80,36	0	0,39	Hegyi	0,70	59,98	0	0,28
	EV	0,87	80,97	0,61	0,28	ME	0,70	60,05	0,07	0,27
	ME	0,91	81,93	1,58	0,18	EV	0,71	60,40	0,42	0,23
	A-Wert	0,93	82,21	1,85	0,15	A-Wert	0,71	60,41	0,43	0,23
<i>Betula</i>	ME	0,89	50,17	0	0,40	Hegyi	0,89	70,47	0	0,83
	A-Wert	0,86	50,75	0,58	0,30	EV	0,92	74,55	4,09	0,11
	Hegyi	0,85	52,13	1,95	0,15	A-Wert	0,95	76,69	6,22	0,04
	EV	0,85	52,29	2,12	0,14	ME	0,94	77,01	6,54	0,03
<i>Castanea</i>	Hegyi	0,45	94,42	0	0,58	Hegyi	0,76	86,80	0	0,82
	A-Wert	0,40	96,84	2,42	0,17	ME	0,69	91,51	4,71	0,08
	ME	0,43	97,4	2,99	0,13	A-Wert	0,72	92,21	5,41	0,06
	EV	0,39	97,5	3,09	0,12	EV	0,75	92,70	5,9	0,04
<i>Fagus</i>	Hegyi	0,61	72,7	0	0,99	Hegyi	0,70	83,01	0	0,93
	EV	0,60	82,81	10,11	0,01	EV	0,73	88,10	5,10	0,07
	A-Wert	0,70	89,32	16,62	0	ME	0,77	92,73	9,72	0
	ME	0,71	90,73	18,03	0	A-Wert	0,78	92,97	9,97	0
<i>Metasequoia</i>	EV	0,84	105,39	0	0,58	-	-	-	-	-
	Hegyi	0,84	106,19	0,80	0,39	-	-	-	-	-
	ME	0,87	112,05	6,66	0,02	-	-	-	-	-
	A-Wert	0,90	114,21	8,82	0,01	-	-	-	-	-
<i>Picea</i>	Hegyi	0,77	99,18	0	0,28	Hegyi	0,76	108,72	0	0,46
	EV	0,77	99,33	0,16	0,26	ME	0,85	109,95	1,24	0,25
	A-Wert	0,81	99,45	0,27	0,24	EV	0,78	110,01	1,30	0,24
	ME	0,80	99,56	0,38	0,23	A-Wert	0,83	112,85	4,14	0,06
<i>Thuja</i>	Hegyi	0,87	86,59	0	0,40	Hegyi	0,88	91,20	0	0,49
	EV	0,88	87,27	0,68	0,28	EV	0,89	92,49	1,29	0,26
	A-Wert	0,88	87,72	1,13	0,23	A-Wert	0,89	93,78	2,59	0,13
	ME	0,88	89,45	2,86	0,10	ME	0,89	94,03	2,83	0,12
<i>Tsuga</i>	Hegyi	0,86	135,85	0	0,69	Hegyi	0,83	122,42	0	0,96
	EV	0,87	137,69	1,84	0,27	EV	0,88	128,75	6,33	0,04
	ME	0,94	142,7	6,86	0,02	ME	0,93	140,77	18,35	0
	A-Wert	0,91	143,56	7,71	0,01	A-Wert	0,93	142,16	19,73	0

AICc = Akaike Informationskriteriums für kleine Stichproben, w_ic = AICc-Gewichtung *Abies* = *A. grandis*, *Acer* = *A. rubrum*, *Betula* = *B. maximowicziana*, *Castanea* = *C. sativa*, *Fagus* = *F. sylvatica*, *Metasequoia* = *M. glyptostroboides*, *Picea* = *P. abies*, *Thuja* = *T. plicata*, *Tsuga* = *T. heterophylla*, Hegyi = Index nach HEGYI (1974), ME = Index nach MARTIN und EK (1984), A-Wert nach JOHANN (1982), EV = Index nach ELLIOT und VOSE (1995)

Abb. 4.4.a1: Zusammenhänge zwischen dem mittleren 3-jährigen Volumenzuwachs vor dem Untersuchungszeitpunkt fr (Freistellung) und der auf Grundlage des Hegyi-Index hergeleiteten Konkurrenz (Hegyi) sowie dem Ausgangsvolumen (v_{pre3}) nach dem generalisierten linearen Modell. Die roten Linien kennzeichnen den Zusammenhang bei dem maximalen Ausgangsvolumen einer Baumart, die schwarzen und blauen Linien markieren die Beziehungen bei mittlerem bzw. minimalem Volumen einer Baumart. Die Bestimmtheitsmaße (R^2_{pseudo}) und Parameter des Hegyi-Index (Hegyi) sowie des Ausgangsvolumens (v_{pre3}) sind zur besseren Vergleichbarkeit der baumartenspezifischen Zuwachsreaktionen angegeben. K1+2 = Kraft'sche Klassen 1 und 2 (Dreiecke), K3+4 = Kraft'sche Klassen 3 und 4 (Kreise); Signifikanzniveaus: $p < 0,001^{***}$, $p < 0,01^{**}$, $p < 0,05^*$. Regressionsgleichung [10]: GLM: $iv_{pre1-3} = b_0 + b_1 \text{Hegyi} + b_2 v_{pre3}$.

Relationships between 3-year average volume increment before fr (crown release) and the competition-index according to HEGYI (1974; Hegyi) as well as the initial volume (v_{pre3}) according to the generalized linear model. The red-dashed lines indicate the relations at the maximum initial volume of individual tree species, the black-solid and blue-dotted lines marks the relationships at mean or minimal volume of individual species. Coefficients of determination (R^2_{pseudo}) and coefficients of the Hegyi-Index (Hegyi) and initial volume (v_{pre3}) are provided to increase the comparability of growth response between tree species. K1+2 = Kraft classes 1 and 2 (triangles), K3+4 = Kraft classes 3 and 4 (circles); significance levels: $p < 0.001^{***}$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^*$.

Abb. 4.4.a2: Mittlerer Durchmesserzuwachs (id) und Standardfehler in den Jahren 1–3 *vor* (pre1–3) sowie in den Jahren 1–3 (post1–3) und 4–6 (post4–6) *nach* den Freistellungsmaßnahmen, getrennt nach dominanten (Kraft 1+2) und unterständigen (Kraft 3+4) Bäumen. Signifikante Unterschiede zwischen den Zuwächsen (Vergleich vor und nach der Freistellung innerhalb einer Baumart) sind mit einem Stern gekennzeichnet; Signifikanzniveaus: $p < 0,01^{**}$, $p < 0,05^{*}$. ab = *A. grandis*, ac = *A. rubrum*, be = *B. maximowicziana*, ca = *C. sativa*, fa = *F. sylvatica*, pi = *P. abies*, th = *T. plicata*, ts = *T. heterophylla*. Mean diameter increment (id) and standard error in the years 1–3 *before* (pre1–3) as well as in the years 1–3 (post1–3) and 4–6 (post4–6) *after* the crown release measures, separated for dominant (Kraft 1+2) and dominated (Kraft 3+4) trees. Significant differences between the increments (comparison before and after treatment within tree species) are highlighted by asterisks. Significance levels: $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^{*}$.

DANKSAGUNG

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die vielfältige Unterstützung zahlreicher Personen nicht möglich gewesen.

Dr. Torsten Vor und Dr. Bertram Leder haben dieses Projekt im Rahmen des „Fremdländerkonzeptes NRW“ nach aktuellem Anlass initiiert. Prof. Dr. Christian Ammer übernahm freundlicherweise als stets sympathischer Doktorvater die universitäre Betreuung des Projektes. Ich möchte Torsten, Herrn Leder und Herrn Ammer herzlich für die ausgesprochen konstruktive und fachlich fundierte Unterstützung, tolle Zusammenarbeit und Bereitstellung des Projektes danken. Die Hilfsbereitschaft und das „offene Ohr“ in auch schier ausweglos scheinenden Situationen weiß ich sehr zu schätzen. Weiterhin möchte ich mich bei Prof. Dr. Dirk Hölscher und PD Dr. Gregor Aas bedanken, die sich als Gutachter bzw. Prüfer dieser Arbeit zur Verfügung gestellt haben.

Mein ganz besonderer Dank gilt meiner lieben Freundin Eva Kuhn, die mich in allen Situationen der Promotion in extrem verständnisvoller, liebevoller und motivierender Weise unterstützt hat. (*Wir haben so Einiges durchgemacht: 1000 Dank hoch zwelf, mein Schnuck!*).

Weiterhin möchte ich mich bei meiner tollen Familie (inkl. Anhang!) für jeglichen Support und die motivierenden Worte sowie meinen Freunden aus Northeim, Kassel, Göttingen, Hamburg und dem Harz für die Geduld bedanken und mich gleichzeitig für meine häufigen Absagen entschuldigen (*Es wird sich bessern, die Outdoor-Actions mögen kommen!*).

Darüber hinaus danke ich meinen Kollegen der Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen in Göttingen für die hilfreichen Tipps und die wertvolle Unterstützung bei der Datenauswertung, bei statistischen Fragen und Interpretationen von Ergebnissen. Besonders hervorheben möchte ich meine lieben Lieblingskollegen Steffi Heinrichs, Kirsten Höwler, Julia Juchheim, Katharina Burkhardt und Manuel Punzet, die mich nicht nur strategisch sondern auch mental und emotional (sei es durch ihr geduldiges Zuhören oder durch ihre Prokrastination-initiiierenden Schafvideos und -bilder) erfolgreich motivierten.

An dieser Stelle möchte ich im Speziellen Steffi und Torsten (Abteilung Waldbau, Göttingen) sowie meinen Eltern für die Bereitschaft und Aufnahme der *Challenge* die Dissertation Korrekturzulesen bedanken.

Für die Hilfsbereitschaft und Solidarität bei statistischen Fragen rund um R, deren Auswertung und Interpretation mit z. T. extrem komplexen und ausufernden Ideen danke ich gerne Peter Schall.

Ein weiterer Dank gilt Ulrike Westphal, Andreas Parth, Michael Unger und Ray Wollenzien (Abteilung Waldbau, Göttingen) sowie Sergei Kositzki und Felix Hackelbörger für ihre tatkräftige Unterstützung bei den Feldaufnahmen und der Datenaufbereitung.

Besonderer Dank geht an Norbert Tennhoff, Wolfgang Müller und Herbert Dautzenberg des Landesbetriebes Wald und Holz NRW für die planerisch-logistische Unterstützung in den Versuchsflächen des Arboretums Burgholz sowie Thomas Beisch für die Bereitstellung zusätzlicher Bestandsdaten.

Das Forschungsvorhaben wäre ohne finanzielle Unterstützung des Ministeriums für Klimaschutz, Umwelt, Landwirtschaft, Natur- und Verbraucherschutz des Landes NRW nicht möglich gewesen.

EINVERSTÄNDNISERKLÄRUNG

Ich erkläre, dass ich die Dissertation mit dem Titel

ZUWACHSPOTENZIALE UND KLIMASENSITIVITÄT EINGEFÜHRTER BAUMARTEN IN NORD-RHEIN-WESTFALEN – ERGEBNISSE AUS DEM ARBORETUM BURGHOLZ

selbstständig und unter der Anleitung und Betreuung durch Prof. Dr. Christian Ammer ohne unerlaubte Hilfe angefertigt habe und sie nicht bereits in einem anderen Prüfungsverfahren vorgelegt wurde.

Ich habe die Dissertation in dieser oder ähnlicher Form in keinem anderen Prüfungsverfahren als Prüfungsleistung vorgelegt und habe mich demnach noch keiner Promotionsprüfung unterzogen und den angestrebten Doktorgrad noch nicht erworben.

Göttingen, den 29.05.2019

PUBLIKATIONSLISTE

Begutachtete Publikationen

- Hoffmann N**, Heinrichs S, Schall P, Vor T (submitted). Climatic factors controlling stem growth of alien tree species at a mesic forest site: A multispecies approach. *European Journal of Forest Research*.
- Hoffmann N**, Seidel D, Ammer C, Leder B, Vor T (2018). Quantifizierung der Zuwachsreaktion fremdländischer Baumarten auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **189**(3/4), 57–87
- Hoffmann N**, Schall P, Ammer C, Leder B, Vor T (2018) Drought sensitivity and stem growth variation of nine alien and native tree species on a productive site in Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, **256–257**, 431–444.
- Seidel D, **Hoffmann N**, Ehbrecht M, Juchheim J, Ammer C (2015) How neighborhood affects tree diameter increment – New insights from terrestrial laser scanning and some methodical considerations. *Forest Ecology and Management*, **336**, 119–128.
- Hoffmann N**, Leder B, Vor T (2015) Zuwachsanalysen ostasiatischer Baumarten auf einem nordrhein-westfälischen Standort unter Klimaaspekten. *Forstarchiv*, **86**, 123–138.
- Hoffmann N**, Schröder T, Schlüter F, Meinschmidt P (2013). Potential of infrared thermography to detect insect stages and defects in young trees. *Journal für Kulturpflanzen*, **65** (9), 337–346.

Sonstige wissenschaftliche Artikel und Forschungsberichte

- Burkhardt K, **Hoffmann N**, Hübner C, Leder B, Mettendorf B, Nikolova P, Scolari M, Stimm B (2017). Beiträge der 8. Jahrestagung der AG Gastbaumarten in der Sektion Waldbau im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsarbeiten (DVFFA), 14. bis 15. März 2017 in Offenburg, *Forstarchiv*, **88** (8)
- Schmidt M, **Hoffmann N**, Rapp C, Bartsch N (2017). Buchbesprechungen. *Forstarchiv*, **88** (2), 55–56
- Hoffmann N** (2017) Quantifizierung der Zuwachsreaktion auf Konkurrenz und Freistellungsmaßnahmen ausgewählter fremdländischer Baumarten im Arboretum Burgholz und im Arnsberger Wald, Nordrhein-Westfalen. Forschungsbericht im Projekt “Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten in NRW im Klimawandel”, Landesbetrieb Wald und Holz NRW.
- Hoffmann N** (2017) Bewertungssystem der forstbetrieblichen Leistungsfähigkeit nicht heimischer Baumarten unter den Einflüssen des Klimawandels in Nordrhein-Westfalen. Abschlussbericht des Moduls 2 “Dendrochronologische Untersuchungen” im Projekt “Dokumentation und Beurteilung von fremdländischen Baumarten in NRW im Klimawandel”, Landesbetrieb Wald und Holz NRW.
- Northing P, Casteels H, Evans H, **Hoffmann N**, Hoyer-Tomiczek U, Lethmayer C, Loomans A, Ravn HP, Roversi PF und Schröder T (2014). Risk Management for the EC listed Anoplophora species, *A. chinensis* and *A. glabripennis* (ANOPLORISK). Final Draft Report of the EUPHRESKO transnational project on Anoplophora (Asian longhorn beetle) detection and risk management - PH0438, 14.03.2014. https://www.euphresco.net/media/project_reports/anoplorisk_final_report.pdf
- Hoffmann N** und Schröder T (2012) Potenzial von Infrarotthermographie zur Detektion von Insektenstadien und -schäden in Jungbäumen. Forschungsbeitrag im Rahmen der 58. Deutschen Pflanzenschutztagung, 10. - 14. September 2012, Technische Universität, Braunschweig, *Julius-Kühn-Archiv* Nr. 438, 166. <http://pub.jki.bund.de/index.php/JKA/article/view/696/2270>

Betreute Abschlussarbeiten

- Hackelbörger F (2017) Konkurrenz- und Zuwachsanalysen fremdländischer und heimischer Baumarten auf Versuchsflächen des Arboretum Burgholz in NRW. Masterarbeit, Georg-August-Universität Göttingen.
- Kositzki SE (2015) A dendrochronological analysis of two native and two nonnative species in Germany. Masterarbeit, Georg-August-Universität Göttingen.

CURRICULUM VITAE

PERSÖNLICHE DATEN

Name	Nils Hoffmann
Geburtsdatum	23.01.1981
Geburtsort	Hildesheim, Deutschland
Staatsangehörigkeit	deutsch

BERUFLICHE PRAXIS

seit 02.2019	Wissenschaftlicher Mitarbeiter , KWS SAAT SE Einbeck; <i>Datenmanagement (Analysis Tools and Data Management)</i>
06.2018 – 12.2018	Wissenschaftliche Hilfskraft , Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen <i>Mitarbeit in Forschung und Lehre</i>
07.2013 – 12.2016	Wissenschaftlicher Mitarbeiter , Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Kooperationsprojekt mit dem Landesbetrieb Wald und Holz NRW <i>Dendroökologie und Wachstumsmodellierung</i>
04.2011 – 07.2011	Mitarbeiter (Kartierung) , Planungsgemeinschaft LaReG GbR, Braunschweig; <i>Kartierung und Verjüngungsaufnahmen</i>
03.2011 – 12.2012	Wissenschaftlicher Mitarbeiter , Julius-Kühn-Institut Braunschweig, Transnationales Projekt der phytosanitären Forschung (EUPHRESKO); <i>Risikomanagement und zerstörungsfreie Prüfverfahren</i>
12.2010 – 02.2011	Mitarbeiter (Logistik/Verwaltung) , Holz-Henkel GmbH & Co.KG, Göttingen; <i>logistische Prüfung und Kontrolle</i>
02.2010 – 10.2010 & 08.2008 – 02.2009	Freier Mitarbeiter , Georg-August-Universität Göttingen, Kooperationsprojekt mit dem Landesbetrieb Hessen-Forst; <i>Gebölzinventur, Kartierung und Pflege von Datenbanken</i>
02.2009 – 12.2009	Wissenschaftliche Hilfskraft , Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung Forstbotanik und Baumphysiologie, Mitarbeit in einem DFG-Projekt; <i>Mykorrhizadiversität und Gewächshausversuche</i>

AKADEMISCHE AUSBILDUNG

07.2013 – 08.2019	Promotion: <i>Forstwissenschaften und Waldökologie</i> , Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen
07.2005 – 04.2008	Master of Science: Forstwissenschaften und Waldökologie, Studienschwerpunkt: <i>Holzbiologie und Holztechnologie</i> , Georg-August-Universität Göttingen
10.2001 – 07.2005	Bachelor of Science: Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität Göttingen
08.1997 – 05.2000	Abitur: Fachgymnasium Wirtschaft, Berufsbildende Schulen I, Northeim