

CHRISTOPH LEUSCHNER

Die Trockenheitsempfindlichkeit der Rotbuche vor dem Hintergrund des prognostizierten Klimawandels

(vorgetragen in der Plenarsitzung am 23. Mai 2008)

Rasche Klimaveränderungen, wie sie im 21. Jahrhundert als Folge der Emission von Treibhausgasen prognostiziert werden (IPCC 2007), stellen langlebige Pflanzen vor größere Probleme als kurzlebige. Das gilt insbesondere für Bäume mit Generationszeiten von mehreren Jahrzehnten bis Jahrhunderten. Prozesse der Anpassung an höhere Sommer- und Wintertemperaturen und reduzierte Sommerniederschläge werden in der Landwirtschaft mit ihren einjährigen Kulturen leichter möglich sein als in der Forstwirtschaft, wo die Umtriebszeiten der wichtigsten Nutzhölzer 80 bis 120 Jahre betragen. Die heute zu treffenden Anbauentscheidungen wirken sich je nach Baumart bis in das 22. Jahrhundert aus und umfassen damit eine Zeitspanne,

in der sich in Mitteleuropa die Temperaturen je nach Szenario um 2.5 bis 3.5 Grad erhöhen, vermehrt Hitzewellen auftreten und – in manchen Regionen – die Sommerniederschläge um bis zu 25 Prozent abnehmen könnten (Schär et al. 2004; Rowell & Jones 2006; Jacob et al. 2008). Werden diese Prognosen wahr, dann erreichen zumindest die wärme- und trockenheitsempfindlichen Baumarten, das sind die stärker ozeanisch und nordisch verbreiteten Arten, in Teilen Mitteleuropas ihre Toleranzgrenzen. Aus der Sicht der Forstwirtschaft stellt sich die Kernfrage, wie die ökonomisch wichtigsten Baumarten – Fichte, Buche, Kiefer und Eiche – auf Erwärmung und zunehmende Trockenheit reagieren.



Christoph Leuschner, Professor für Pflanzenökologie am Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften der Georg-August-Universität Göttingen, O. Mitglied der Göttinger Akademie seit 2008

Während bei der boreal-alpisch verbreiteten Fichte das Gefährdungspotential in weiten Teilen Mitteleuropas durch ein zukünftig trockenwärmeres Klima unstrittig ist, weichen die Prognosen über die zukünftige Vitalität der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) unter den vorhergesagten Klimaveränderungen voneinander ab. Manche Forstwissenschaftler betonen bei dieser schwerpunktmäßig subozeanisch verbreiteten Baumart deren Regenerationsfähigkeit nach Schädigungen und verweisen auf Befunde, die eine gewisse Trockenheitstoleranz dieser wichtigsten Baumart der natürlichen Waldvegetation Mitteleuropas belegen (z. B. Felbermeier 1994; Ammer et al. 2005). Dem scheinen Ergebnisse von ökophysiologischen Untersuchungen an Jungbuchen zu widersprechen, die eine erhebliche Trockenheitsempfindlichkeit der Buche aufzeigen (z. B. Leuschner et al. 2001a; Rennenberg et al. 2004; Geßler et al. 2007). Diese Widersprüchlichkeit zeugt vor allem von den bestehenden Wissensdefiziten im Bereich der Stressphysiologie von Bäumen wie auch von der mangelnden Übertragbarkeit von Laborergebnissen auf das Freiland und von Jungpflanzen auf Altbestände. Im folgenden gebe ich einen knappen Überblick über das bestehende Wissen zur Trockenheitsempfindlichkeit von *Fagus sylvatica*.

1. Skalenabhängigkeit der Stressantwort – vom Gen zum Ökosystem

Die Antwort eines Baumes oder eines Waldbestandes auf Trockenstress lässt sich auf verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen analysieren. Diese reichen von durch Trockenstress induzierter Genexpression bis zum Wachstumsrückgang des Altbaumes und zu Veränderungen in der Baumartenzusammensetzung von Mischbeständen (Abbildung 1); sie schließen kurzzeitige, meist reversible Akklimatisationsprozesse und langfristige Adaptation mit dauerhafter Umsteuerung von Physiologie und Morphologie ein. In dieser Darstellung soll der Schwerpunkt auf den Stressantworten von Altbäumen liegen, weil sie bisher erst recht wenig untersucht wurden, für die Entscheidungen bei der Artenwahl in der forstwirtschaftlichen Praxis jedoch eine entscheidende Rolle spielen. Altbäume sind aufgrund ihrer Größe einer experimentellen Manipulation ihrer Umweltbedingungen nur begrenzt zugänglich. Einen alternativen Forschungsansatz stellen vergleichende Studien in Waldbeständen entlang von Umweltgradienten (z. B. Niederschlagsgradienten) dar, wenn man bei der Objektauswahl sicherstellen kann, dass andere Einflussfaktoren hinreichend vergleichbar sind. Ein Beispiel hierfür ist eine Transektstudie an 14 Buchen-Altbeständen auf einer 150 km langen Strecke zwischen dem Solling (Süd-niedersachsen) und

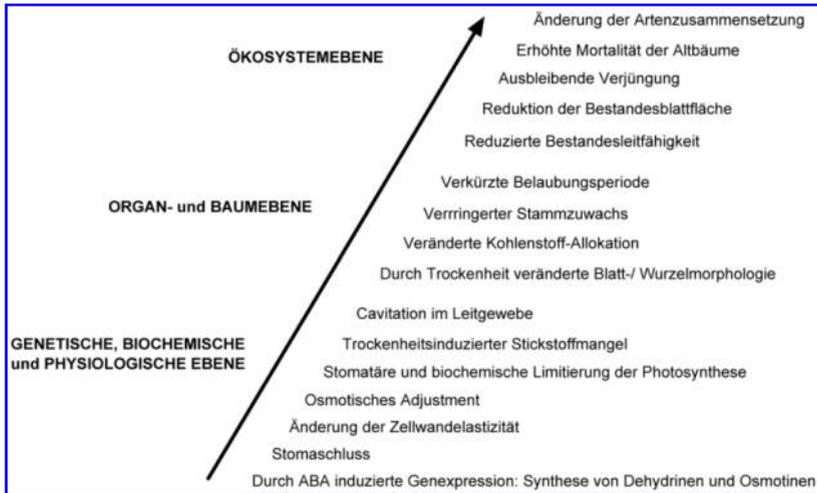


Abbildung 1: Anpassung an Trockenheit als ein multiskaliger Prozess

Halle/S., entlang derer die Jahresniederschläge von 1050 mm a^{-1} im Westen auf 520 mm a^{-1} im Osten abnehmen (Meier & Leuschner 2008a). Alle Bestände dieses Transektes sind strukturell ähnlich und stocken auf demselben geologischen Substrat (Mittlerer Buntsandstein). Im folgenden werden, neben anderen Befunden, Ergebnisse dieser Studie dargestellt.

2. Regulation der Wasseraufnahme – Anpassungen des Wurzelsystems

2.1 Trockenheitsbedingte Veränderung des Wurzel-Sprossverhältnisses

Bei vielen krautigen Pflanzen wie auch bei Bäumen hat man als Reaktion auf Wassermangel eine Vergrößerung des Wurzel-Sprossbiomassenverhältnisses (R/S) beobachtet (z. B. deLucia et al. 2000), meist durch Reduktion des Sprosswachstums bei wenig verändertem Wurzelwachstum. Untersuchungen an Altbuchen im Freiland sowie an Jungbuchen in Topfkultur ergaben im Gegensatz zu diesem Grundtyp der pflanzlichen Trockenstressantwort keine Hinweise auf eine Zunahme des Wurzel-Sprossverhältnisses bei Wasserverknappung. Im Gegenteil, in den Altbeständen entlang des Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland sank R/S um rund 50 Prozent bei einer Niederschlagsabnahme von 1050 auf 520 mm a^{-1} . Tatsächlich nahm die Bestandesfeinwurzelbiomasse – und damit die wasseraufnehmende Oberfläche der Bäume – um etwa 35 Prozent ab, während die transpi-

rierende Blattmasse zum Trockenem hin sogar anstieg (Meier & Leuschner 2008a). Auch in Jungbuchenkulturversuchen wurde eine gleich große Reduktion der Feinwurzelmasse wie der Blattmasse beobachtet, also keine Vergrößerung von R/S (Meier & Leuschner 2008b; c). Bodentrockenheit induziert bei der Buche offenbar keine – oder eine nur wenig ausgeprägte – Umsteuerung der Kohlenstoffallokation hin zu einer relativen Vergrößerung des Wurzelsystems, also zu einem günstigeren Verhältnis von Wasseraufnahme zu Wasserabgabe.

2.2 Verkürzte Wurzelebensdauer

Bodentrockenheit reduziert die mittlere Lebensdauer der Feinwurzeln der Buche und erhöht damit die Wurzelmortalität. Darauf deuten Ergebnisse, die mit drei unabhängigen Methoden (direkte Wurzelbeobachtung mit Mini-Rhizotronen, Wurzel-Ingrowth cores und die $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen der Wurzelmasse) in Altbeständen entlang des Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland und auch an getopften Jungbuchen gewonnen wurden. Während mit den beiden erstgenannten Methoden das Absterben bzw. die Neubildung der Feinwurzeln quantifiziert werden, deuten ansteigende (weniger negative) $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in den Feinwurzeln mit abnehmender Niederschlagsmenge auf eine Verknappung der für das Wurzelwachstum zur Verfügung stehenden Assimilate hin (Meier & Leuschner 2008b; c). Ursache kann eine durch Mortalität bedingte erhöhte Wurzelneubildungsrate oder ein infolge Trockenheit verringerter Assimilatgewinn der Krone sein.

3. Regulation der Wasserabgabe – Anpassungen im Leitgewebe und auf Blattebene

3.1 Trockenheitsbedingte Veränderung von Blattfläche und Blattgröße

Im Allgemeinen reduzieren Bäume bei Wassermangel ihre Blattfläche, sei es durch vorzeitigen Blattabwurf oder durch Ausbildung kleinerer Blätter bzw. geringere Blattzahlen bei erneutem Laubaustrieb (Le Dantec et al. 2000). Im Falle der Buche liegen zahlreiche Beobachtungen über vorzeitige Blattvergilbung und Blattabwurf in trockenen Sommern vor (Roloff 1985b; Dreyer 1997; Gruber 2004; Ciais et al. 2005; Bréda et al. 2006). Beispielsweise beobachteten Bréda et al. (2006) im sehr trockenen Sommer 2003 ab August eine starke Reduktion der Blattfläche in ostfranzösischen Buchenwäldern; ebenso fand in ausgedehnten Buchenbeständen auf Kalk in den Sieben Bergen (Süd-niedersachsen) intensive Vergilbung und vorzeitiger Blattabwurf bereits ab August 2003 statt.

Buchenwälder im trockenen Südwesten von Sachsen-Anhalt in Mitteldeutschland (Niederschlag $<550 \text{ mm a}^{-1}$) haben auch in mittleren Jahren eine bis zu 5 Wochen kürzere Belaubungsperiode als Bestände gleicher Höhenlage im feuchten südlichen Niedersachsen ($700\text{--}800 \text{ mm a}^{-1}$, Leuschner & Aspelmeier, unveröff.). Sommertrockenheit kann also auch im überwiegend humiden Mitteleuropa die Assimilationsperiode verkürzen und den jährlichen Kohlenstoffgewinn von Altbuchen auf diesem Wege verringern (Dreyer 1997).

Reduzierte Sommerniederschläge führen dagegen nach Befunden in Buchenwäldern aus Mitteldeutschland nicht zu einer dauerhaften Verkleinerung der Bestandesblattfläche und auch nicht zu einer geringeren mittleren Blattgröße, wie es einem Grundtyp der pflanzlichen Trockenstressantwort entsprechen würde. Im Gegenteil, Leuschner et al. (2006) und Meier & Leuschner (2008a) fanden entlang von Niederschlagstransekten in Mitteldeutschland eine signifikante Zunahme der Bestandesblattfläche (Blattflächenindex LAI) wie auch der mittleren Blattgröße von den niederschlagsreichen ($>900 \text{ mm a}^{-1}$) zu den trockenen Beständen ($<550 \text{ mm a}^{-1}$, Abbildung 2). Diese unerwartete Reaktion erklärt sich aus der Tatsache, dass die Buche einer deterministischen Blattentfaltungsrhythmik mit einmaligem Austrieb im Mai unterliegt. Die Zahl der im Vorjahr angelegten Blattknospen und das Ausmaß der Blattstreckung im Mai und Anfang Juni werden von verschiedenen Umweltfaktoren bestimmt, neben der Wasserversorgung durch die Temperatur und das Stickstoffangebot. Die letzten beiden Faktoren sind an den sommertrockenen Standorten günstiger als an den feuchteren und kühleren, und auch die Wasserversorgung ist im Mai noch so gut, dass eine vergleichsweise große Blattfläche ausgebildet wird. Wenn im Hochsommer an den trockenen Standorten Wassermangel auftritt, kann die Buche als Art mit nur einmaligem Austrieb nur mit Blattabwurf, nicht jedoch mit einer verkleinerten Blattgröße und weniger Blättern reagieren. Im Hinblick auf die transpirierende Oberfläche muss die Buche deshalb als wenig anpassungsfähig gelten.

3.2 Trockenheitseffekte auf die Blattleitfähigkeit

Sonnenblätter der Buche erreichen maximale Blattleitfähigkeiten in Höhe von $250\text{--}300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Roberts & Rosier 1994; Kutsch et al. 2001; Leuschner et al. 2001a; Schipka 2002) und damit weniger als beispielsweise die mitteleuropäischen *Quercus*-Arten oder die Esche, die unter gleichen Umweltbedingungen entsprechend mehr transpirieren (Backes & Leuschner 2000; Ellenberg & Leuschner 2009; Köcher et al. 2009). Wie

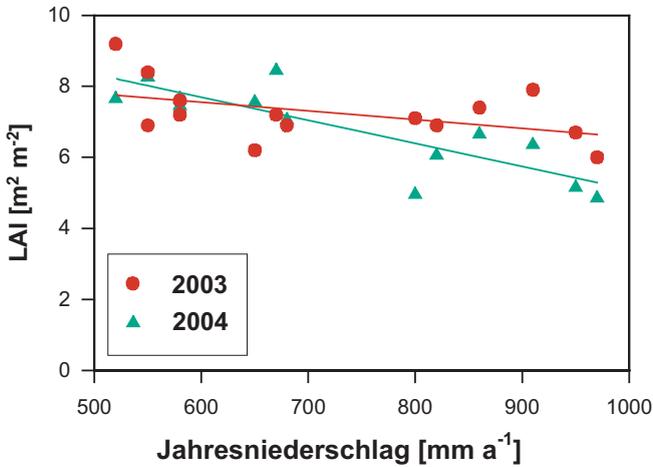


Abbildung 2: Veränderung der Bestandesblattfläche (LAI) in 14 Buchenwäldern entlang eines Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland. Bemerkenswert ist die Zunahme mit sinkendem Niederschlag. Parallel nahm die Feinwurzelbiomasse um rund 35 % ab. Nach Meier & Leuschner (2008a).

viele andere mitteleuropäische Laubbaumarten, so reagiert die Buche auf erhöhte Sättigungsdefizite der Luft mit deutlicher Einschränkung der Blattleitfähigkeit, wodurch der Wasserumsatz bei hoher Verdunstungsbeanspruchung wirksam reduziert wird. Dabei reagiert die Buche weniger sensitiv als z. B. Hainbuche, Linde und Esche, aber empfindlicher als der Bergahorn (Köcher et al. 2009, Abbildung 3, vgl; auch Bréda et al. 2006).

Die gegenüber Trockenheit sensitive Stomaregulation äußert sich bei der Buche in deutlichen Reduktionen der Blattleitfähigkeit in trockenen Sommern, so z. B. in Trockenperioden des Sommers 2003 auf etwa 15 % des Vorjahreswertes der Leitfähigkeit (Granier et al. 2007). Trockene Standorte weisen dauerhaft erniedrigte Blattleitfähigkeiten auf. Zum einen belegen dies niedrigere Bestandestranspirationsraten in bodentrockenen Buchenwäldern, obwohl deren Blattflächen ähnlich groß oder sogar größer waren als an feuchten Standorten (Schipka et al. 2005). Zum anderen lassen ansteigende $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen in der Blattmasse entlang von Niederschlagsstransekten erkennen, dass mit größer werdender Sommertrockenheit die stomatare Limitierung der CO_2 -Assimilation zunimmt (Geßler et al. 2007; Meier & Leuschner 2008a). Das ist ein weiterer Hinweis auf eine eher

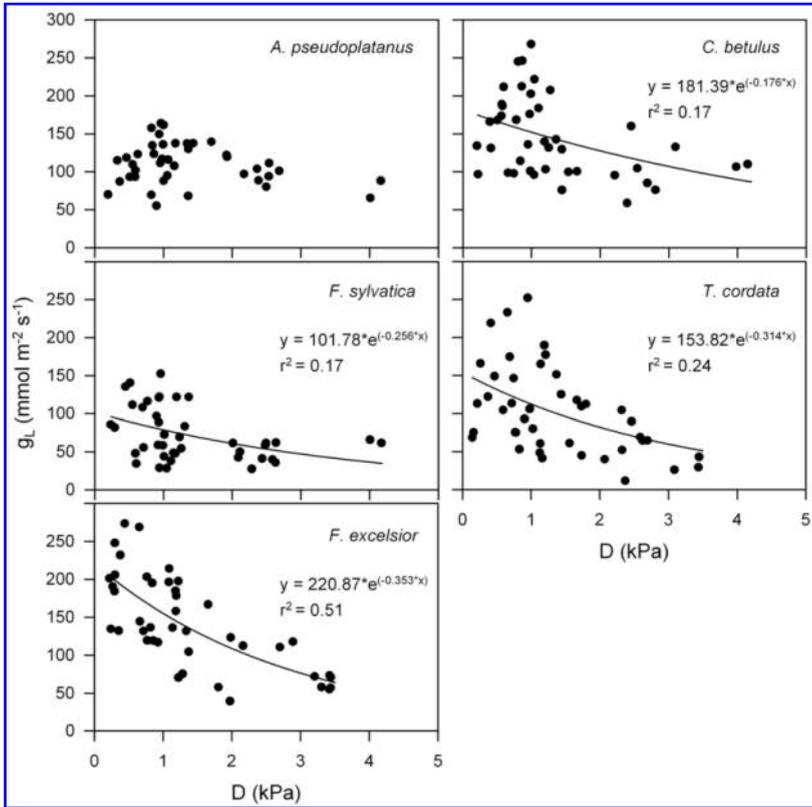


Abbildung 3: Abhängigkeit der Blattleitfähigkeit (g_L) von fünf mitteleuropäischen Baumarten vom Sättigungsdefizit der Luft (D) nach Messungen in der Sonnenkrone von Altbäumen in einem Mischbestand im Hainich (Thüringen). Die Buche (*Fagus sylvatica*) lässt eine geringere Luftfeuchtesensitivität erkennen als Hainbuche, Linde und Esche. Nach Köcher et al. (2009).

konservative Regulation von Blattleitfähigkeit und Transpiration bei *Fagus sylvatica*.

3.3 Hydraulische Leitfähigkeit in Zweigen, Stämmen und Wurzeln

Die terminalen Zweige der Baumkronen besitzen in der Regel die geringste hydraulische Leitfähigkeit im Wassertransportsystem eines Baumes (Zimmermann 1978); sie sind daher ein Nadelöhr im Wasserfluss vom Boden in die Atmosphäre, aber auch am wenigsten durch Embolien gefährdet. Schwellenwerte der Cavitationsgefährdung (hier definiert als

50-prozentiger Leitfähigkeitsverlust von Sonnenzweigen) liegen bei Altbäumen der Buche bei etwa -3.1 MPa; die Fichte und auch die mitteleuropäischen Eichen sind weniger empfindlich (Maherali et al. 2004; Bréda et al. 2006). Aufgrund einer luftfeuchteabhängigen Leitfähigkeitsregulation kann die Buche jedoch Emboliebildung im Leitgewebe der Zweige meist wirkungsvoll unterbinden (Lemoine et al. 2002). Schwach- und Feinwurzeln der Buche sind stärker durch Cavitation gefährdet (Schwellenwert bei -0.3 bis -0.5 MPa) als Zweige (Rewald & Leuschner, unveröff.).

Untersuchungen zur leitenden Splintholzfläche in Buchenstämmen ergaben, dass Altbestände an trockenen Standorten eine signifikant größere leitende Bestandessplintfläche (>35 m² ha⁻¹) aufwiesen als vergleichbare Buchenbestände an niederschlagsreichen Standorten (Fritz, Meier & Leuschner, unveröff.). Wassermangel scheint also die Ausbildung eines effektiveren Leitsystems mit größerem Fließquerschnitt zu stimulieren (vgl. Mencuccini & Grace 1995; Mencuccini 2003).

4. Trockenheitsempfindlichkeit von Photosynthese und Wachstum

4.1 Effekte auf die Photosynthese

Ob es bei der Buche unter dem Klima Mitteleuropas zu einer nennenswerten, durch Trockenheit bedingten Limitierung der Licht- und der Dunkelreaktion der Photosynthese kommt, die bei Altbäumen produktionsvermindernd wirkt, muss als ungeklärt gelten. Wahrscheinlich spielt stomatare Limitierung der Photosyntheseaktivität bei Trockenheit eine weit wichtigere Rolle, wie zahlreiche Untersuchungen an Jungpflanzen und Altbäumen zeigen (Review in Dreyer 1997; Bréda et al. 2006). In trockenen Sommern zeigen Altbuchen am Rande des mitteldeutschen Trockengebietes verbreitet eine deutliche Reduktion der lichtgesättigten Nettphotosyntheserate, die auf partiellen Stomaschluss hindeutet (Aspelmeier, Legner & Leuschner, unveröff.).

Indirekt könnte die Kohlenstoffassimilation und die Produktivität von Buchen auch über trockenheitsinduzierten Stickstoffmangel verringert werden. Geßler et al. (2004) maßen im Xylemsaft von Jung- wie auch von Altbuchen an trockenen Standorten Südwestdeutschlands deutlich geringere Konzentrationen an gelöstem Nicht-Protein-Stickstoff. Allerdings zeigten Sonnenblätter von Altbuchen entlang des mitteldeutschen Niederschlagsgradienten keine Verringerung des Blatt-N-Gehaltes in Richtung auf trockenere Bestände, deuten also keine schlechtere N-Versorgung an den trockenen Standorten an (Meier & Leuschner 2008a).

4.2 Osmotische Anpassung auf Blattebene

Aktive Anreicherung von Osmotika im Symplasten der Blätter (oder der Wurzeln) ist eine pflanzliche Strategie, um Turgorverluste in Trockenperioden zu vermeiden und Stoffwechsel und Wachstum aufrechtzuerhalten. Anders als z. B. bei *Populus tremula*, *Tilia cordata* (Niinemets et al. 1999) oder *Fraxinus excelsior* (Peltier & Marigo 1998), spielt diese Strategie bei der Buche offenbar keine entscheidende Rolle. Schipka (2002) und Backes (1996) fanden keine Hinweise auf aktive Osmotikaanreicherung (osmotic adjustment) in den Sonnenblättern von Altbuchen an vier deutschen Standorten während sommerlicher Trockenperioden (vgl. auch Aranda et al. 1996).

4.3 Effekte auf den Stammholzzuwachs und die Vitalität der Altbäume

Dendrochronologische Studien zeigen, dass das Wasserangebot in den Sommermonaten ein entscheidender Faktor ist, der die Jahrringbreite von Buchen bestimmt (Mitscherlich 1975; Becker et al. 1995). Das gilt vor allem für die Tieflagen und die Regionen mit subkontinental bis kontinental getöntem Klima in Mitteleuropa (z. B. Eckstein et al. 1984; Z'Graggen 1992; Dittmar & Elling 1999; Bonn 1998, Elling et al. 2007); in der montanen Stufe und in Küstennähe ist der Trockenheitseinfluss dagegen schwächer oder nicht sichtbar (Schober 1951; Krause 1992). Oft wird die Trockenstressantwort erst nach zwei Jahren oder noch später sichtbar. Extreme Trockenperioden wie in den Sommern 1976 und 2003 können zu starken Zuwachseinbußen auf großer Fläche führen (Ciais et al. 2005; Bréda et al. 2006), von denen sich die Buche nur nach mehreren Jahren oder gar erst nach Jahrzehnten erholt (Power 1994). Peterken & Mountford (1996) beobachteten in England noch 15 Jahre nach der Trockenheit von 1976 eine erhöhte Mortalität von Buchen.

Starke Trockenheit kann auch im humiden Klima Mitteleuropas zum Tod von Altbuchen führen. Im Staatsforst Bovenden bei Göttingen wurden nach der starken Trockenheit 1959 mehr als 25.000 Festmeter vom Rindensterben betroffenen Buchenholzes gemessen (Wagenhoff & Wagenhoff 1975). Direkte Ursachen einer trockenheitsbedingten Mortalität können Defizite in der C-Bilanz der Bäume, Cavitation im Leitsystem und verminderte Abwehr von sekundären Stressoren wie Pathogenen und Frost sein.

Die Rotbuche zeigt in trockenen und warmen Jahren stärkere Zuwachseinbrüche als Eichen, Linden, Eschen und Hainbuchen (Bonn 1998; Frech

2006); sie ist deshalb ohne Zweifel stärker durch sommerliche Hitzewellen gefährdet als letztere Arten.

5. Regenerationsfähigkeit der Buche

Der Dürresensitivität des Dickenzuwachses steht eine erhebliche Regenerationsfähigkeit des Stammholz- und des Zweigwachstums der Buche gegenüber (Roloff 1985a; Dittmar et al. 2003). Auch im Wurzelsystem ließ sich eine bemerkenswerte Regenerationsfähigkeit bei *Fagus sylvatica* feststellen: Trockenheitsbedingte Feinwurzelmortalität kompensierten Altbuchen auf Sandboden – anders als Traubeneichen – durch vermehrte Feinwurzelneubildung (Hertel 1999; Leuschner et al. 2001b). Störungsexperimente im Wurzelraum von Mischbeständen zeigten, dass Buchenfeinwurzeln Bodenvolumina, die durch Ausstechen wurzelfrei gemacht worden waren, rascher wieder besiedelten als ihre Konkurrenten Linde, Esche oder Ahorn (Meinen et al., eingereicht).

6. Empfindlichkeit des Jungwuchses – Achillesferse der Trockenstressantwort?

Durchaus vitale Buchenbestände finden sich auch an den niederschlagsärmsten Standorten Mitteleuropas bei weniger als 450 mm Niederschlag pro Jahr, z. B. in der Dölauer Heide bei Halle/Saale. Diese Vorkommen sind allerdings an relativ tiefgründige Lössböden mit hoher Nutzwasserspeicherkapazität gebunden. Viele Buchenbestände an Standorten mit weniger als 550 mm Niederschlag pro Jahr sind durch eine schwache oder gar fehlende Verjüngung gekennzeichnet – ein Hinweis darauf, dass die sommerliche Austrocknung des Oberbodens das zarte Wurzelsystem der Jungbuchen stärker in Mitleidenschaft zieht als jenes der Altbäume. Trockenheitsexperimente an getopften Jungbuchen belegen starke Einbußen der Biomasseproduktion bei einer Reduktion der Bodenfeuchte von der Feldkapazität (ca. 15 Vol.% Wasser in Sandboden) bis nahe an den permanenten Welkepunkt (5 Vol.%, Werner & Leuschner, unveröff.). Jungpflanzen der trockenheitstoleranten Hainbuche beispielsweise reagierten weniger sensitiv. Buchenverjüngung an trockenwarmen SW-Hängen zeigte Trockenstresssymptome bei Unterschreitung eines Bodenwasserpotentials von -0.4 MPa (Geßler et al. 2004). Möglicherweise sind Jungbuchen und Sämlinge gegenüber Emboliebildung im Zweigxylem empfindlicher als Altbuchen (Schwellenwert ca. -1.9 bzw. -3.1 MPa; Hacke & Sauter 1995, Lemoine et al. 2002).

Ähnlich empfindlich wie auf Bodentrockenheit reagieren Jungbuchen gegenüber der Anzucht in trockener Luft, selbst wenn die Pflanzen in Hydrokultur wachsen (Lenzion & Leuschner 2008). Eine von der Bodenfeuchte unabhängige Empfindlichkeit gegenüber Klimaten mit erhöhten Wasserdampfsättigungsdefiziten der Luft könnte deshalb eine Erklärung für die schwerpunktmäßig subozeanische Verbreitung der Buche sein. Diese Befunde deuten an, dass Buchenverjüngung gegenüber Trockenheit von Boden und Atmosphäre besonders empfindlich ist.

7. Ökotypenbildung bei der Buche

Vergleichende Untersuchungen zur Trockenstressphysiologie von Jungbuchen unterschiedlicher Herkunft belegen eine erhebliche Variation in der Antwort verschiedener Populationen, die offenbar genetische Ursachen hat. Peuke et al. (2002) haben gezeigt, dass Buchenpopulationen, die aus einem feuchten Klima stammen, niedrigere Wasserpotentiale, Transpirationsraten und Abscisinsäurekonzentrationen aufwiesen als solche aus trockenen. Pflanzen mit Trockenstress-„Erfahrung“ am Herkunftsort erleiden zudem eine geringere Reduktion des Feinwurzelsystems bei Bodenaustrocknung als solche feuchterer Herkunft (Meier & Leuschner 2008c). Jungbuchen antworten also auf ein trockeneres Klima mit erhöhter Trockenstresstoleranz des Sprosses wie auch des Wurzelsystems (Rose et al. 2009).

8. Ausblick

Die vorliegenden Befunde deuten darauf hin, dass sommerliche Trockenperioden in Verbindung mit Hitzewellen in heutiger Zeit und noch mehr in der Zukunft die einflussreichsten Stressoren für die Buche in Mitteleuropa darstellen, die die Belastung durch Ozon, Pathogene, Aluminiumtoxizität und andere Faktoren in der Regel übertreffen. Im Vergleich mit den meisten anderen mitteleuropäischen Laubholzarten ist die Buche besonders trockenheitsempfindlich, weil sie eine relativ große Blattfläche ausbildet (Ellenberg & Leuschner 2009), relativ stark cavitationsgefährdet ist und sich ihr Feinwurzelsystem an Trockenheit offenbar nur wenig anpasst. Buchenjungpflanzen erwiesen sich sowohl gegenüber Bodentrockenheit als auch gegenüber trockener Luft als empfindlich. Hohe Zuwächse und relativ große Blattflächen in warm-trockenen Regionen können nicht als Indikatoren dafür gewertet werden, dass *Fagus* an derartigen Standorten auch zukünftige noch trockenere Sommer tolerieren wird. Wie rasch rezente

Klimaveränderungen zu starken Zuwachsrückgängen und auch zum Absterben ausgedehnter Bestände von *Fagus sylvatica* bzw. der verwandten Südbuche *Nothofagus pumilio* führen können, lässt sich an den Grenzen der Buchenverbreitung in Nordwest-Spanien (Jump et al. 2006) und in Süd-Argentinien (Sruar et al. 2008) beobachten. Um Risiken zu minimieren, muss man der mitteleuropäischen Forstwirtschaft empfehlen, die Buche in Zukunft dort nicht mehr anzubauen, wo die Jahresniederschläge schon heute unter etwa 650 mm liegen und wo zudem mit einer Verringerung der Sommerniederschläge gerechnet wird. Das gilt insbesondere für Böden mit geringer Nutzwasserkapazität. Weitere Untersuchungen müssen die standörtlichen Grenzen des Buchenanbaus vor dem Hintergrund des prognostizierten Klimawandels präzisieren.

Literatur

- Ammer, Ch., Albrecht, L., Borchert, H. et al., 2005. Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 176: 60–67.
- Aranda, I., Gil, L., Pardos, J., 1996. Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. For. Ecol. Manage. 84: 219–221.
- Backes, K., 1996. Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Göttingen. 134 S.
- Backes, K., Leuschner, Ch., 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees during four years differing in soil drought. Can. J. For. Res. 30: 335–346.
- Becker, M., Bert, G. D., Bouchon, J., Dupouey, J. L., Picard, J. F., Ulrich, E., 1995: Long term changes in forest productivity: the dendroecological approach. In: Landmann, G., Bonneau, M. (eds.): Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains. Springer, Berlin. pp. 143–153.
- Bonn, S., 1998: Dendroökologische Untersuchung der Konkurrenzdynamik in Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen durch Klimaänderungen. Forstwiss. Beitr. Tharandt 3. 226 p.
- 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: 625–644.
- Ciais, Ph., 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.
- DeLucia, E. H., Maherali, H., Carey, E. V., 2002. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. Global Change Biol. 6: 587–593.
- Dittmar, C., Elling, W., 1999: Jahrringbreite von Fichte und Buche in Abhängigkeit von Witterung und Höhenlage. Forstw. Cbl. 118: 251–270.

- 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. *For. Ecol. Manage.* 173: 63–78.
- Dreyer, E., 1997. Photosynthesis and drought in forest trees. In: Rennenberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds.) *Trees – Contributions to Modern Tree Physiology*. Backhuys Publ., Leiden. pp. 215–238.
- Eckstein, D., Richter, K., Aniol, W., Quiehl, F., 1984: Dendroklimatologische Untersuchungen zum Buchensterben im südwestlichen Vogelsberg. *Forstw. Cbl.* 103: 274–290.
- Ellenberg, H., Leuschner, Ch., 2009. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Aufl. Ulmer, Stuttgart. Ca. 1300 S. (im Druck).
- Elling, W., Heber, U., Polle, A., Beese, F., 2007: *Schädigung von Waldökosystemen*. Spektrum, Heidelberg. 422 S.
- Felbermeier, B., 1994: Die klimatische Belastbarkeit der Buche. *Forstw. Cbl.* 113: 152–174.
- Frech, A., 2006: Walddynamik in Mischwäldern des Nationalparks Hainich. Untersuchung der Mechanismen und Prognose der Waldentwicklung. Diss. Univ. Göttingen. 118 p.
- Geßler, A., Keitel, C., Nahm, M., Rennenberg, H., 2004. Water shortage affects the water and nitrogen balance in Central European beech forests. *Plant Biol.* 6: 289–298.
- Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H., 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21: 1–11.
- Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N. et al., 2007: Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143: 123–145.
- Gruber, F., 2004. Ist der „Blattverlust“ der Buche nur ein Witterungsphänomen? *AFZ/Der Wald* 59: 251–254.
- Hacke, U. G., Sauter, J. J., 1995. Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera*. *J. Exp. Bot.* 46: 1177–1183.
- Hertel, D., 1999. Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. *Dissertationes Botanicae* 317. Cramer, Berlin. 190 S.
- IPCC 2007. *Climate Change 2007: The physical basis – 4AR*. Geneva, Switzerland: The Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jacob, D., Göttel, H., Kotlarski, S., Lorenz, P., Sieck, K., 2008. Klimaauswirkungen und Anpassung in Deutschland – Phase 1: Erstellung regionaler Klimaszenarien für Deutschland. Umweltbundesamt, Dessau. *Forsch.ber.* 204 41 138.
- Jump, A. S., Hunt, J. M., Penuelas, J., 2006: Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biol.* 12: 2163–2174.
- Köcher, P., Gebauer, T., Horna, V., Leuschner, Ch. 2009. Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. *Ann. For. Sci.* 66: DOI: 10/1051/forest/2008076.

- Krause, C., 1992: Ganzbaumanalyse von Eiche, Buche, Kiefer und Fichte mit dendroökologischen Methoden – unter besonderer Berücksichtigung von Klima-Wachstums-Beziehungen und Weiserjahren. Diss. Univ. Hamburg. 163 S.
- Kutsch, W. L., Herbst, M., Vanselow, R., et al., 2001. Stomatal acclimation influences water and carbon fluxes of a beech canopy in northern Germany. *Basic Appl. Ecol.* 2: 265–281.
- Le Dantec, V., Dufrene, E., Saugier, B., 2000. Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *For. Ecol. Manage.* 134: 71–81.
- Lemoine, D., Cochard, H., Granier, A., 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. For. Sci.* 59: 19–27.
- Lendzion, J., Leuschner, Ch. 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings is limited by elevated atmospheric vapor pressure deficits. *For. Ecol. Manage.* 256: 648–655.
- Leuschner, Ch., Voß, S., Foetzi, A., Clases, Y., 2006: Variation in leaf area index and stand leaf mass of European beech across gradients of soil acidity and precipitation. *Plant Ecol.* 182: 247–258.
- Leuschner, Ch., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., Runge, M., 2001a. Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *For. Ecol. Manage.* 149: 33–46.
- Leuschner, Ch., Hertel, D., Coners, H., Büttner, V. 2001b. Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia* 126: 276–284.
- Maherali, H., Pockman, W. T., Jackson, R. B., 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- Meier, I. C., Leuschner, Ch., 2008a: Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: Competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems* 11: 655–669.
- Meier, I. C., Leuschner, Ch., 2008b: Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biol.* 14: 1–15.
- Meier, I. C., Leuschner, Ch. 2008c. Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiol.* 28: 297–309.
- Meinen, C., Hertel, D., Leuschner, Ch. Is the root system of species-rich forests more productive and more resilient after disturbance than that of monocultures? *Ecosystems* (in revision).
- Mencuccini, M., 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant Cell Environ.* 26: 163–182.
- Mencuccini, M., Grace, J., 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.* 15: 1–10.
- Mitscherlich, G., 1975: Wald, Wachstum und Umwelt. 3. Band. Boden, Luft und Produktion. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/M. 352 p.

- Niinemets, U., Sober, A., Kull, O., Hartung, W., Tenhunen, J. D., 1999. Apparent controls of leaf conductance by soil water availability and via light-acclimation of foliage structural and physiological properties in a mixed deciduous temperate forest. *Int. J. Plant Sci.* 160: 707–721.
- Peltier, J. P., Marigo, G., 1998. Water stress tolerance of *Fraxinus excelsior* L. *Bull. Ecol. (Brunoy)* 29: 399–402.
- Peterken, G. F., Mountford, E. P., 1996: Effects of drought on beech in Lady Park Wood, an unmanaged mixed deciduous woodland. *Forestry* 69: 125–136.
- Peuke, A. D., Schraml, C., Hartung, W., Rennenberg, H., 2002. Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytol.* 154: 373–387.
- Power, S.A., 1994. Temporal trends in twig growth of *Fagus sylvatica* L. and their relationships with environmental factors. *Forestry* 67: 13–30.
- 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.
- Roberts, J., Rosier, P. T. W., 1994. Comparative estimates of transpiration of ash and beech forest at a chalk sites in southern Britain. *J. Hydrol.* 162: 229–245.
- Roloff, A., 1985a. Morphologie der Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicher neuartiger Veränderungen. *Diss. Forstwiss. Fak. Univ. Göttingen.*
- Roloff, A., 1985b. Untersuchungen zum vorzeitigen Laubfall und zur Diagnose von Trockenschäden in Buchenbeständen Allg. *Forstz.* 40: 157–160.
- Rose, L., Leuschner, Ch., Köckemann, B., Buschmann, H., 2009. Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *Eur. J. For. Res.* 128: 335–343.
- Rowell, D. P., Jones, R. G., 2006. Causes and uncertainty of future summer drying over Europe. *Climate Dynamics* 27: 281–299.
- Rust, S., Roloff, A., 2004. Acclimation of crown structure to drought in *Quercus robur* L.- intra- and inter-annual variation of abscission and traits of shed twigs. *Basic Appl. Ecol.* 5: 283–291.
- Schär, C., Vidale, P. L., Lüthi, D. et al., 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427: 332–336.
- Schipka, F., 2002. Blattwasserzustand und Wasserumsatz von vier Buchenwäldern entlang eines Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland. *Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Göttingen.* 155 S.
- Schipka, F., Heimann, J., Leuschner, Ch., 2005. Regional variation in canopy transpiration of Central European beech forests. *Oecologia* 143: 260–270.
- Schober, R., 1951: Zum Einfluss der letzten Dürrejahre auf den Dickenzuwachs. *Forstw. Cbl.* 70: 204–228.
- Srur, A. M., Villalba, R., Villagra, P. E., Hertel, D., 2008. Influences of climatic and CO₂ concentration changes on radial growth of *Nothofagus pumilio* in Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 239–256.
- Wagenhoff, A., Wagenhoff, E., 1975: Verlauf und Auswirkungen des Buchenrindensterbens im Forstamt Bovenden in den Jahren von 1959 bis 1965. *Aus dem Walde* 24: 111–168.

- Zimmermann, M. H., 1978. Hydraulic architecture of some diffuse porous trees. *Can. J. Bot.* 56: 2286–2295.
- Z'Graggen, S., 1992: Dendrohistometrisch-klimatologische Untersuchung an Buchen (*Fagus sylvatica* L.). Diss. Univ. Basel. 167 p.