

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 169 (2018)

Heft: 6

Artikel: Die klimatische Trockengrenze häufiger Baumarten hängt vom Bodennährstoffstatus ab

Autor: Mellert, Karl H. / Canullo, Roberto / Mette, Tobias

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097402>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 01.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Die klimatische Trockengrenze häufiger Baumarten hängt vom Bodennährstoffstatus ab

Karl H. Mellert
Roberto Canullo
Tobias Mette
Daniel Ziche
Axel Göttlein

Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, Technische Universität München (DE)*
Scuola dei Bioscienze e Medicina Veterinaria, Università di Camerino (IT)
Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (DE)
Institut für Waldökosysteme, Thünen-Institut Eberswalde (DE)
Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, Technische Universität München (DE)

Die klimatische Trockengrenze häufiger Baumarten hängt vom Bodennährstoffstatus ab

In der Waldökologie besteht ein grosses Erfahrungswissen über die ökologische Amplitude der Baumarten. Dieselbe wird üblicherweise in sogenannten Ökogrammen gefasst, mit den Nährstoffansprüchen auf der x- und den Feuchteansprüchen auf der y-Achse. Die Achsen sind jedoch zumeist rein qualitativ beschrieben und skaliert. In der hier vorgestellten Studie versuchen wir, die Trockengrenze im Ökogramm für die zehn in Deutschland weit verbreiteten und forstwirtschaftlich wichtigen Baumarten Fichte, Kiefer, Tanne, Buche, Stieleiche, Traubeneiche, Bergahorn, Bergulme, Hainbuche und Esche mithilfe generalisierter Regressionsmodelle zu spezifizieren. Wir nutzen dazu Daten zum Vorkommen der Baumarten und zum Boden von rund 3300 Plots der zweiten deutschen Waldbodenzustandserhebung (BZW II), kombiniert mit Daten des Level-I-Programms von ICP Forests (BioDiv und BioSoil) aus 13 europäischen Nachbarländern sowie Klimadaten von WorldClim. Im Mittelpunkt steht die Frage, inwieweit die Trockengrenze der Baumarten vom Bodennährstoffstatus abhängt. Als Prädiktor für den Nährstoffstatus wählten wir den in der Praxis bereits eingeführten Basentyp (BT). Der Wärme-faktor ging als Growing Degree Days ein, der Wasserhaushalt als klimatische Wasserbilanz in der forstlichen Vegetationsperiode (KWB). Die Trockengrenze konnte für alle Baumarten ausser der Bergulme und der Stieleiche spezifiziert werden. Es zeigte sich, dass nicht nur bei bekanntermassen nährstoffsensitiven Baumarten (Bergahorn, Esche, Hainbuche) die Trockengrenze vom BT abhängt, sondern auch bei der Buche und der Fichte. Nährstoffsensitive Baumarten gehen unter basenreicheren Verhältnissen (BT 0–2) deutlich weiter in den trockenen Bereich als auf sauren Böden (BT 3–5). Beim Bergahorn beispielsweise ist die klimatische Trockengrenze auf stark sauren Böden (BT 5) bereits bei einer KWB von 20 l/m² erreicht, auf basenreichen (BT 1 bzw. 0) erst bei einer KWB von –150 l/m². Auch bei der Buche ist die Trockengrenze auf sauren Böden rascher erreicht als auf basenreichen (BT 5: –40 l/m², BT 0: –120 l/m²). Bei der Fichte ist es hingegen umgekehrt (BT 5: –50 l/m², BT 0: 10 l/m²). Bei der Waldkiefer, der Traubeneiche und der Tanne ist die Trockengrenze unabhängig vom Basentyp und liegt bei –230 l/m² (Waldkiefer), –150 l/m² (Traubeneiche) und 0 l/m² (Tanne). Die nach BT spezifizierte Trockengrenze ist gerade angesichts des Klimawandels eine hilfreiche Grösse, denn sie ermöglicht es, das Potenzial der verschiedenen Baumarten noch besser einzuschätzen.

Keywords: tree species selection, data-based ecogram, niche model, drought tolerance, soil nutrient status
doi: 10.3188/szf.2018.0323

* Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, DE-85354 Freising, E-Mail karl.mellert@tum.de

In der Waldökologie besteht ein grosses Erfahrungswissen über die ökologische Amplitude der Baumarten (Otto 1994), das in konzeptionellen Nischenmodellen, sogenannten Ökogrammen (Ellenberg & Klötzli 1972, Ellenberg & Leuschner 2010), gefasst wurde. Die genaue Lage der ökologischen Grenzen, insbesondere der Trockengrenze, ist aber in der Regel nicht ganz klar, da die in den Ökogrammen dargestellten Schwellenwerte bisher nicht ge-

nauer quantifiziert worden sind (siehe aber Wohlge-muth 1999, Walthert et al 2013, Huber et al 2015).

Der heute gestiegene Umfang von Geo- und Inventurdaten und deren bessere Verfügbarkeit ermöglicht die statistische Ableitung von ökologischen Grenzen (Leuschner et al 2009, Mellert et al 2018a) auf der Basis geeigneter Prädiktoren. Der Idee des Ökogramms folgend stellen wir in diesem Beitrag einfache Nischenmodelle mit Prädiktoren für die

drei Hauptwachstumsfaktoren Wärme, Wasser und Nährstoffe vor. Dabei verfolgen wir das Ziel, die Trockengrenze häufiger Baumarten auf der Basis von Boden- und Bestandsdaten aus Deutschland kombiniert mit Daten aus europäischen Nachbarländern zu spezifizieren.

Berücksichtigt haben wir die zehn in Deutschland weit verbreiteten und forstwirtschaftlich wichtigen Baumarten Fichte, Kiefer, Tanne, Buche, Stieleiche, Traubeneiche, Bergahorn, Bergulme, Hainbuche und Esche. Während nach bisheriger Erfahrung von der Mehrheit dieser Baumarten keine besonderen Ansprüche an die Nährstoffausstattung der Böden gestellt werden, sind der Bergahorn, die Bergulme, die Hainbuche und die Esche anspruchsvoller (z.B. Otto 1994, Ellenberg & Leuschner 2010, Walthert & Meier 2017). In den Ellenberg-Ökogrammen verläuft die Trockengrenze bei den nährstoffindifferenten Baumarten unabhängig von der Basenverfügbarkeit. Bei den nährstoffsensitiven hingegen wird eine solche Abhängigkeit angedeutet (Tabelle 1; nach Otto [1994] sind dies Arten mit einer Nährstoffmangeltoleranz ≤ 2). Das Zusammenwirken von Wasserhaushalt und Standorttrophie bei der Herausbildung der Trockengrenze wird besonders deutlich am Beispiel der Esche. Gewöhnlich bevorzugt die Esche sickerfrische bis feuchte, nährstoff- und basenreiche Standorte (Oberdorfer 1990). Sie kommt aber auch auf trockenen Kalkstandorten vor (z.B. trockenen Jurahängen). Für diese Vorkommen hat sich gar die Bezeichnung «Kalkesche» eingebürgert (z.B. Stinglwagner et al 2005). Gerade vor dem Hintergrund der Klimaerwärmung interessiert es, inwieweit ein Zusammenhang zwischen Wasserhaushalt und Standorttrophie bei forstwirtschaftlich bedeutenden Baumarten besteht. Denn die Spezifizierung der

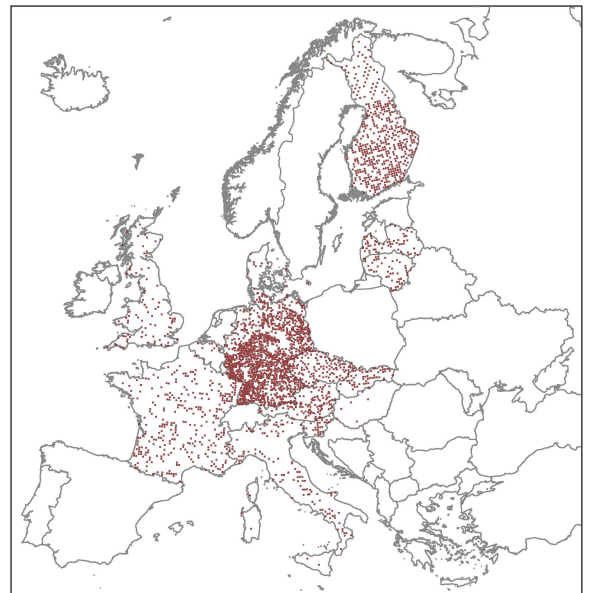


Abb 1 Lage der Plots der zweiten Bodenzustandserhebung im Wald (BZE 2; Wellbrock et al 2016) und der Programme BioSoil (Cools & de Vos 2013) und BioDiv (Canullo et al 2013), die für die Untersuchung verwendet worden sind.

Trockengrenze kann im Klimawandel eine grosse Hilfe sein, um den an vielen Orten notwendigen Waldumbau zu planen.

Wir untersuchten daher, 1) ob die klimatische Trockengrenze von nährstoffindifferenten Baumarten tatsächlich weitgehend unabhängig von der Nährstoffausstattung der Böden ist und 2) inwieweit die klimatische Trockengrenze von nährstoffsensitiven Baumarten von der Nährstoffausstattung abhängt.

Material und Methoden

Baumarten

Grundlage für die Herleitung der Vorkommenswahrscheinlichkeit (Pocc) im Nischenraum der zehn untersuchten Baumarten waren Bestandsdaten und Vegetationsaufnahmen des Thünen-Instituts aus der zweiten Bodenzustandserhebung im Wald (BZE II; Wellbrock et al 2016, Ziche et al 2016) sowie Daten aus dem BioDiv-Survey auf dem 16-km-Raster des Level-I-Programms von ICP Forests für 13 europäische Nachbarländer (Canullo et al 2013; Abbildung 1). Hierbei wurde jegliches Vorkommen in Baum-, Strauch- oder Krautschicht als Präsenz gewertet.

Daten aus europäischen Nachbarländern haben wir in die Modelle integriert, um möglichst die ganze ökologische Nische der verschiedenen Baumarten abzudecken. Gerade die Einbeziehung der südlichen Nachbarländer ist wichtig, denn dort finden sich schon heute Standortverhältnisse, die in Deutschland im Zuge des Klimawandels erwartet werden.

Baumart		TG~BT	TrTol	Drought	NmTol	F	R	N
<i>Abies alba</i>	Weisstanne		2	1.81	4			
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Bergahorn	+	2	2.75	2	6		7
<i>Carpinus betulus</i>	Hainbuche	+	2	2.66	2			
<i>Fraxinus excelsior</i>	Esche	+	3	2.5	1		7	7
<i>Fagus sylvatica</i>	Buche		3	2.4	3	5		
<i>Picea abies</i>	Fichte		3	1.75	4			
<i>Pinus sylvestris</i>	Waldkiefer		5	4.34	5			
<i>Quercus petraea</i>	Traubeneiche		4	3.02	4	5		
<i>Quercus robur</i>	Stieleiche		3	2.95	3			
<i>Ulmus glabra</i>	Bergulme	+	1	2.41	1	6	7	7

Tab 1 Wichtige ökologische Eigenschaften der untersuchten Baumarten. TG~BT: + = Abhängigkeit der Trockengrenze (TG) vom Basentyp (BT) nach Ellenberg & Leuschner (2010); Toleranz nach Otto (1994) gegenüber Trockenheit (TrTol) und Nährstoffmangel (NmTol), Trockentoleranz (Drought) nach Niinemets & Valladares (2006). Höhere Werte bei den Toleranzindizes stehen für eine grössere Unempfindlichkeit gegenüber dem jeweiligen Faktor. Ellenberg-Zeigerwerte (1992) für Feuchte (F), Bodenreaktion (R) und Nährstoffe (N) geben die Präferenz an, wobei ein höherer Wert eine höhere Intensität hinsichtlich des jeweiligen Faktors bedeutet. Für Baumarten mit indifferentem Verhalten bezüglich F, R oder N wurden keine Zeigerwerte festgelegt.

Bodendaten

Die Bodendaten stammen von der BZE II (Wellbrock et al 2016) sowie vom BioSoil-Programm von ICP Forests (Cools & de Vos 2013). Als Proxy für den Bodennährstoffstatus wählten wir den Tiefenverlauf der Basensättigung im Bodenprofil (kurz: Basentyp, BT; Kölling et al 1996), den wir aus den verfügbaren Daten zur Basensättigung gemäss Tabelle 1 von Hartmann & Wilpert (2016) abgeleitet haben. Dem Vorschlag von Osenstetter et al (2013) folgend trennten wir vom BT 1 die basenreichen, aber oligotrophen Böden über das Kriterium «austauschbarer Kaliumvorrat <400 kg/ha» als BT 0 ab. Der Basentyp umfasst dementsprechend sechs ordinale Stufen und rangiert mit abnehmender Basenverfügbarkeit von 0 bis 5: von BT 0 kalk-oligotroph, BT 1 basenreich-eutroph bis BT 5 tiefgründig versauert-dystroph. Der Basentyp weist Beziehungen sowohl zum Vorkommen bzw. zur Anbaueignung der Baumarten als auch zur Ernährungssituation auf, sowohl bezüglich Kalzium und Magnesium als auch bezüglich der Spurenelemente (Blume et al 2016, Mellert et al 2018b). Der Basentyp hat daher bereits Eingang in forstliche Handbücher (AK Standortkartierung 2016) und Standortinformationssysteme (Beck & Kölling et al 2013, Osenstetter et al 2013) gefunden. Zudem korrespondiert er mit der Trophieachse von Ökogrammen (z.B. Ellenberg & Leuschner 2010), weshalb er auch von Walentowski et al (2004) entsprechend verwendet wird.

Insgesamt umfasst unser Studiendatensatz 3286 Plots mit folgender Verteilung auf die Basentypen: BT 0: 4%, BT 1: 13%, BT 2: 6%, BT 3: 15%, BT 4: 22% und BT 5: 40%. Zu beachten ist, dass wir aufgrund der Daten zur Basensättigung die Basentypen nur für eine Mineralbodentiefe von 90 cm (bzw. bis 1 m) ableiten konnten und nicht wie in AK Standortkartierung (2016) empfohlen für eine solche von 150 cm. Damit ist die Ableitung für BT 4 und BT 5 mit gewissen Unsicherheiten verbunden. Von der Analyse ausgeschlossen haben wir Moore und grundwasserbeeinflusste Böden, da der Basentyp als an die Bodenfestphase gebundener Parameter den bodenchemischen Zustand derartiger Standorte nur unzureichend wiedergibt.

Wasserhaushalts- und Klimadaten

Für den Wasserhaushalt verwendeten wir die klimatische Wasserbilanz (KWB). Die KWB ist die Differenz zwischen der Niederschlagssumme (hier

die Niederschlagssumme in der forstlichen Vegetationszeit, Monate 5–9) und der potenziellen Evapotranspiration (PET) in derselben Periode. Sie ist ein wichtiger Prädiktor in Artverbreitungsmodellen (Piedallu et al 2016). Als alternative Wasserhaushaltsachse hatten wir zwar auch eine einfache Form der Standortwasserbilanz (Summe aus KWB und nutzbarer Feldkapazität; vgl. Spellmann et al 2011, Remund & Augustin 2015) getestet, aber als Prädiktor schliesslich verworfen. Die Performance der Modelle mit diesem Prädiktor war nur in einigen Fällen geringfügig besser, in manchen aber weniger gut. Zudem hat die KWB den Vorzug, dass es sich hierbei um eine etablierte Wasserhaushaltsgrösse handelt. Ausserdem ist die KWB besser interpretierbar und in der Fläche verfügbar.

Die Berechnung der PET (Hargreaves & Allen 2003) erfolgte auf der Basis der monatlichen WorldClim-Daten (Hijmans et al 2005). Als Proxy für thermale Effekte (Wärmebedarf, Frostgrenze, Kältebedürfnis der Baumarten) wurden die Growing Degree Days (GDD) aus dem ENVIRON-Datensatz (Title & Bemmels 2017) herangezogen. Bei den GDD handelt es sich um die Summe der mittleren Monatstemperaturen der Monate mit einer Durchschnittstemperatur >5 °C, multipliziert mit der Anzahl der Tage. Die GDD wurden für die Erstellung der datenbasierten Ökogramme auf den Median gesetzt. Eine Übersicht über den Wertebereich der KWB und der GDD gibt Tabelle 2.

Modelle

Analog zur Idee des Ökogramms erstellten wir einfache Hypothesen-getriebene Nischenmodelle (Mellert et al 2011) mit den drei Einflussgrössen BT, KWB und GDD. Bei der Wahl der Standortparameter wurde Wert darauf gelegt, dass ein Transfer der Ergebnisse in praxistaugliche Planungsgrundlagen auf regionaler Ebene (Wuchsregionenkarten, landesweite Standortinformationssysteme) ermöglicht, aber auch die lokale Standortbewertung unterstützt wird (Standortkarten, Einzelfallbewertung).

Die Formel zur Schätzung der Vorkommenswahrscheinlichkeit (Pocc) einer Baumart lautet:

$$\text{Logit}(P_{\text{occ}}) \sim f(\text{BT} + \text{KWB} + \text{GDD}) \quad 1)$$

Die berechneten generalisierten additiven Modelle (GAM) mit der Funktion gam() aus dem R-Paket mgcv identifizieren die notwendige Komplexität

Parameter		Perzentil				
		5.	25.	50.	75.	95.
Niederschlagssumme (Monate 5–9)	l/m ²	269	310	348	402	567
Klimatische Wasserbilanz (Monate 5–9)*	l/m ²	–120	–77	–24	36	193
Growing Degree Days >5 °C*	–	8389	16 866	18 932	20 465	32 991

Tab 2 Wertespektrum der für die Modellierung verwendeten metrischen Daten. Modellprädiktoren sind mit * gekennzeichnet.

Baumart		Präsenzen	TSS	AUC	BT	KWB	GDD
<i>Abies alba</i>	Tanne	411	0.547	0.838	n.a.	***	***
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Bergahorn	763	0.401	0.775	***	***	***
<i>Carpinus betulus</i>	Hainbuche	561	0.520	0.826	***	***	***
<i>Fraxinus excelsior</i>	Esche	611	0.561	0.855	***	***	***
<i>Fagus sylvatica</i>	Buche	1594	0.433	0.774	***	***	***
<i>Picea abies</i>	Fichte	1963	0.573	0.842	***	***	***
<i>Pinus sylvestris</i>	Waldkiefer	886	0.410	0.766	n.a.	***	***
<i>Quercus petraea</i>	Traubeneiche	771	0.402	0.741	n.a.	***	***
<i>Quercus robur</i>	Stieleiche	898	0.354	0.717	n.a.	***	***
<i>Ulmus glabra</i>	Bergulme	60	0.577	0.841	***	n.s.	(*)

Tab 3 Modellergebnisse für die untersuchten Baumarten. Präsenzen: Anzahl der Präsenzen (Total 3286 Plots). Gütemasse: true skill statistic (TSS), area under the curve (AUC). TSS-Klassen (Eskildsen et al 2103): TSS >0.75 = ausgezeichnet, 0.40–0.75 = gut, <0.40 = schlecht. AUC-Klassen (Swets 1988): 0.90–1 = ausgezeichnet, 0.80–0.90 = gut, 0.70–0.80 = ausreichend, 0.60–0.70 = schlecht, 0.50–0.60 = ungenügend. Signifikanz der Effekte für die Prädiktoren nach Chi²-Test: $p < 0.001 = ***$, $p < 0.01 = **$, $p < 0.05 = *$, $p < 0.10 = \bullet$, n.a. = nicht ausgewählt in der Modellwahlprozedur mittels AIC; n.s. = nicht signifikant. BT: Basentyp, KWB: klimatische Wasserbilanz (Monate 5–9), GDD: Growing Degree Days.

der Antwortkurve (linear, unimodal, Sättigungskurve) beider Ökogrammachsen anhand des Generalized-Cross-Validation-Kriteriums (GCV). Eine Überanpassung wird durch Beschränkung der maximalen Anzahl Freiheitsgrade (Argument «k = 4» in der Funktion gam()); dies entspricht einem Polynom 3. Grades) unterbunden. Um die Modellkomplexität so gering wie möglich zu halten, haben wir im letzten Schritt das sparsamste Modell mithilfe des Akaike-Informationskriteriums (AIC) ausgewählt. Dies gewährleistet, dass eine nach Basentypen differenzierte Parameterschätzung nur dann zugelassen wurde, wenn dies statistisch geboten ist. Die Überprüfung der Modellgüte erfolgte wie für binäre Nischenmodelle üblich (Mellert et al 2018b) mittels AUC (area under the curve; AUC-Klassen nach Swets 1988) und zusätzlich durch TSS (true skill statistic; TSS-Klassen nach Eskildsen et al 2013).

Die klimatische Trockengrenze der Baumarten definierten wir statistisch in Anlehnung an Ter Braak & Loomann (1986). Entsprechend wird jener Punkt entlang des KWB-Gradienten als Trockengrenze verstanden, bei dem die Pocc unter den Vorkommensschwellenwert (VSW; threshold of occurrence; Peterson et al 2011) absinkt. Denn der VSW trennt die vorhergesagte Wahrscheinlichkeit in jene Werte, unter denen ein Vorkommen «überwahrscheinlich» bzw. «unterwahrscheinlich» ist. In Verbreitungskarten klassifiziert der VSW die Modellvorhersage in die Bereiche mit Präsenz (Pocc > VSW) bzw. Absenz (Pocc < VSW). In Anlehnung an Hanewinkel et al (2014) ermittelten wir den VSW über die Maximierung der TSS mit dem Package Presence-Absence (Freeman & Moisen 2008) der Statistik Software R (R Core Team 2017). Um die Ergebnisse für häufige und seltenere Baumarten in der Visualisierung des Ökogramms vergleichbar zu machen, ge-

wichteten wir Präsenzen und Absenzen so, dass der VSW auf Pocc = 0.5 normiert wird. Dies erhöht die Aussagekraft von GAM gerade beim Vorliegen unsicherer Absenzen (Barbet-Massin et al 2012).

Resultate

Modellgüte und Signifikanz

Die Modelle für die zehn untersuchten Baumarten erreichten mit Ausnahme des Modells für die Stieleiche eine ausreichende bis gute Performance (Swets et al 1988, Eskildsen et al 2013). Der Basentyp erwies sich ausser bei der Tanne, der Kiefer, der Trauben- und der Stieleiche als wichtige, meist hochsignifikante Einflussvariable in der statistischen Modellauswahlprozedur. Die KWB und die GDD übten bei allen Baumarten abgesehen von der Bergulme (KWB: n.s.) ebenfalls einen wichtigen und signifikanten Beitrag zur Erklärung der Vorkommen im Untersuchungsgebiet aus (Tabelle 3).

Datenbasierte Ökogramme und Trockengrenze

Um einen visuellen Vergleich mit den Ellenberg-Ökogrammen zu ermöglichen und den Abgleich von statistischem Modell und Expertenwissen zu erleichtern, wird die von den Modellen geschätzte Pocc auf einer zweidimensionalen Antwortoberfläche dargestellt mit dem Basentyp (BT, von tiefgründig versauert nach kalk-oligotroph) auf der x-Achse und der KWB (von feucht nach trocken) auf der y-Achse (Abbildung 2). Bei Tanne, Kiefer und Traubeneiche konnte keine statistisch gesicherte Modifikation der Trockengrenze durch den Basentyp festgestellt werden (Tabelle 4). Das gilt der Tendenz nach auch für die Stieleiche, allerdings ist die Modellgüte für eine hinreichend präzise Bestimmung der Trockengrenze zu gering (TSS <0.4; Tabelle 3). Bei allen übrigen, auch bei den als nährstoffin-different geltenden Arten Buche und Fichte, variiert die Trockengrenze mit dem Basentyp. Während die Buche auf basenreichen Standorten unter deutlich trockeneren Bedingungen vorkommt als auf basenarmen (BT 0: KWB = -120 l/m², BT 5: -40 l/m²), verhält sich die Fichte genau umgekehrt (BT 0: +10 l/m², BT 5: -50 l/m²). Die Fichte kommt im basischen Bereich nur in einem sehr beschränkten KWB-Bereich vor. Die Buche erträgt in diesem Bereich deutlich mehr Trockenheit als die Fichte. Auf den Standorten mit BT 4 oder BT 5 befindet sich die Trockengrenze bei beiden Arten in einem ähnlichen Bereich (Abbildung 2, oben; Tabelle 4). Vergleicht man die Fichte mit der Tanne, zeigt sich, dass sich die Nischengrenze der Fichte im Mittel über alle Basentypen im trockeneren Bereich befindet (Fichte: KWB = -30 l/m², Tanne: 0 l/m²), auf mittleren bis basenarmen Standorten (BT 3, 4 oder 5) liegt sie gar

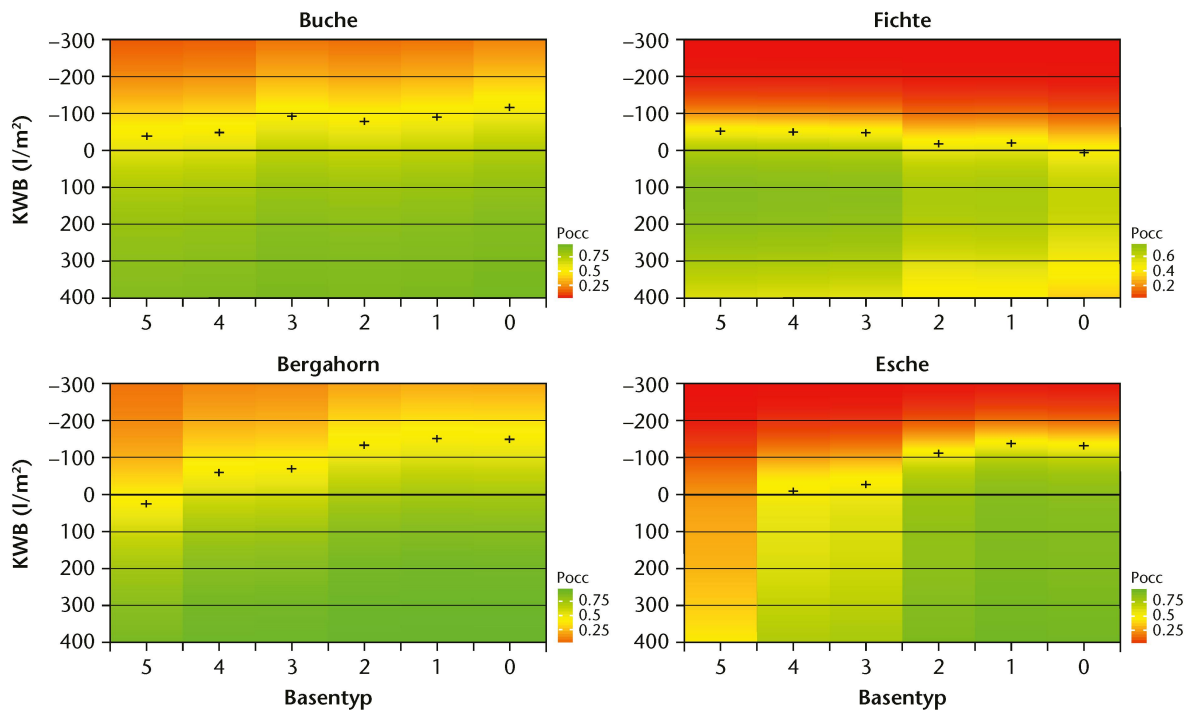


Abb 2 Datenbasierte Ökogramme für Buche und Fichte als Beispiele für Baumarten mit geringer Nährstoffsensitivität (oben) sowie für Bergahorn und Esche als Beispiele für solche mit grosser Nährstoffsensitivität (unten). Die Vorkommenswahrscheinlichkeit (Pocc) ist farbig dargestellt. Der Vorkommensschwellenwert (VSW) auf der Oberseite der Baumartennische (grüner Bereich) markiert die Trockengrenze und ist durch + gekennzeichnet (siehe auch Tabelle 4).

im noch trockeneren Bereich (KWB = -50 l/m^2 ; Tabelle 4).

Die nährstoffsensitiven Arten Bergahorn und Esche haben ihren Verbreitungsschwerpunkt auf basenreicheren Böden (Abbildung 2, unten). Bei beiden Baumarten ist die Trockengrenze sehr stark vom Basentyp abhängig. Bei der Esche liegt sie beim BT 1, wo sie ihr Maximum erreicht, bei -140 l/m^2 KWB, bei BT 5 hingegen bereits bei $+460 \text{ l/m}^2$. Die Differenz beträgt also 600 l/m^2 zwischen diesen beiden Basentypen. Beim Bergahorn ist die Differenz wesentlich geringer und beträgt zwischen BT 0 bzw. BT 1 und BT 5 170 l/m^2 KWB. Die Hainbuche ist auf

die BT 0 bis BT 4 beschränkt, sie erreicht die maximale Trockengrenze bei BT 2 mit -150 l/m^2 KWB.

Die Bergulme kommt nach unserem Nischenmodell nur auf basenreichen Standorten (BT 0 bis BT 2) vor, wobei die Trockengrenze nicht ermittelt werden konnte.

Diskussion

Eignung der Prädiktoren

Die Darstellung der Modelle als datenbasierte Ökogramme ist eine gute Grundlage für den Ab-

Baumart		Klimatische Trockengrenze						Mittelwert
		BT 5	BT 4	BT 3	BT 2	BT 1	BT 0	
<i>Abies alba</i>	Tanne	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Bergahorn	20	-60	-70	-130	-150	-150	-90
<i>Carpinus betulus</i>	Hainbuche	NA	-70	-110	-150	-100	-40	-90
<i>Fraxinus excelsior</i>	Esche	460	-10	-30	-110	-140	-130	-80
<i>Fagus sylvatica</i>	Buche	-40	-50	-90	-80	-90	-120	-80
<i>Picea abies</i>	Fichte	-50	-50	-50	-20	-20	10	-30
<i>Pinus sylvestris</i>	Waldkiefer	-230	-230	-230	-230	-230	-230	-230
<i>Quercus petraea</i>	Traubeneiche	-150	-150	-150	-150	-150	-150	-150
<i>Quercus robur</i>	Stieleiche	(-100)	(-100)	(-100)	(-100)	(-100)	(-100)	(-100)
<i>Ulmus glabra</i>	Bergulme	<VSW	<VSW	<VSW				

Tab 4 Klimatische Trockengrenze der untersuchten Baumarten, angegeben als klimatische Wasserbilanz (KWB; l/m^2) in der Vegetationsperiode (Monate 5–9). Ermittelt wurde sie aus dem Vorkommensschwellenwert in den datenbasierten Ökogrammen (vgl. Abbildung 2). Minima der KWB: fett gedruckt. Leere Zellen: Trockengrenze konnte nicht ermittelt werden. <VSW: die modellierte Vorkommenswahrscheinlichkeit (Pocc) liegt unter dem Vorkommensschwellenwert (VSW), d.h., für die entsprechende Zelle wurden vom Modell Absenzen vorhergesagt. Werte in Klammern: Schwellenwerte nicht zuverlässig, da Modellgüte zu gering. NA: keine Werte.

gleich der vorhandenen Daten mit dem Expertenwissen. Zu den verwendeten Ökogrammen sei angemerkt, dass die KWB den lokalen Standortwasserhaushalt nur grob abzuschätzen vermag. Wasserhaushaltmodellierungen, die die lokalen Einflüsse (Relief, Strahlung, Verdunstung, Wasserspeicherung, -zuschuss und -abfluss) in ihrer Dynamik berücksichtigen und anstelle der hier verwendeten potenziellen Evapotranspiration die aktuelle Evapotranspiration liefern, wären die ideale Basis für die Herleitung der standörtlichen Trockengrenze, standen aber nur für einen Bruchteil der Studiendaten zur Verfügung. Zudem ist bei Modellierungsansätzen, die auf eine Übertragung der Ergebnisse auf Standortkarten auf regionaler oder lokaler Ebene abzielen, darauf zu achten, dass die Einflussgrößen auch flächig verfügbar sind bzw. mit vertretbarem Aufwand hergeleitet werden können. Gewährleistet ist dies in der vorliegenden Studie für die gewählten Prädiktoren für Wärme (GDD) und Wasserhaushalt (KWB), die gar weltweit errechnet werden können. Schwieriger ist es, einen Prädiktor für den Nährstoffhaushalt zu finden. Zur Ableitung des Basentyps sind nämlich aufwendige Laboranalysen erforderlich. Entsprechend ist der Basentyp in verschiedenen deutschen Bundesländern noch nicht bis auf Standortebene ermittelt worden. Für Bayern ist er beispielsweise aber vorhanden. Eine dem Basentyp ähnliche, aber weitaus einfacher ableitbare Grösse wäre der aus der Bodenform hergeleitete Nährstoffstatus, der für Europa seit Kurzem vorliegt (Kolb et al 2018), allerdings nur im Massstab 1 : 1 000 000.

Plausibilität der Trockengrenze

Die nach den Ellenberg-Ökogrammen postulierte Abhängigkeit der Trockengrenze vom Basenstatus konnten wir für die nährstoffsensitiven Arten bestätigen. Gemessen an der KWB variiert die Trockengrenze des Bergahorns mit 170 l/m² über einen Bereich, der in etwa der KWB-Differenz zwischen der Rhein-Main-Ebene und dem Vorderen Bayerischen Wald oder Teilen Brandenburgs und dem Erzgebirge entspricht.

Hingegen führt der Vergleich der Baumarten untereinander zum Teil zu unterschiedlichen Bewertungen. Insbesondere finden wir die in den Ellenberg-Ökogrammen dargestellte und auch in anderen Studien bestätigte grössere Trockenheitsertragnis der Esche unter basenreichen Bedingungen im Vergleich zum Bergahorn (Walthert & Meier 2017) nicht. Wir vermuten, dass unsere Auswertung die Trockengrenze der Esche auf basenreichen Stand-

orten unterschätzt, weil «Kalkeschen»-Vorkommen im Datensatz selten sind. Zudem erstaunt, dass die Esche auf stark sauren Böden vorkommt. Die Trockengrenze liegt hier allerdings im stark feuchten Bereich, und es handelt sich um wenige Vorkommen. Vermutlich kann die Esche unter diesen Bedingungen ihren hohen Basenbedarf (Weber-Blaschke et al 2008) aus tieferen Bodenhorizonten, allenfalls auch aus nährstoffreichem Hangzugwasser decken. Unser Datensatz mit einer Beprobungstiefe von lediglich 90 bzw. 100 cm deckt leider solche Phänomene nur ungenügend ab.

Die Unabhängigkeit der Trockengrenze von der Basenausstattung der Böden bei nährstoffindifferenten Arten wird für die Tanne, die Kiefer und die beiden Eichenarten bestätigt. Allerdings verschiebt sich nach unseren Ergebnissen – wenn auch weniger stark als bei den nährstoffsensitiven Arten – auch die Trockengrenze der in den Ellenberg-Ökogrammen als nährstoffindifferent eingestuftes Baumarten Buche und Fichte. Die höhere Trockenheitsertragnis der Buche im basischen Bereich widerspiegelt aber auch die Lehrmeinung (Leibundgut 1991). Die Verschiebung der Trockengrenze der Fichte in den feuchteren Bereich auf Kalkböden ist vermutlich mit dem erhöhten Rotfäulerisiko im Flachland verbunden und somit auch mit der forstlichen Anbaupräferenz (AK Standortkartierung 2016, Mellert et al 2018b). Auch die grosse Konkurrenzkraft von Buche, Esche und Bergahorn auf basenreichen Standorten (Ellenberg & Leuschner 2010) dürfte eine gewichtige Rolle für die dort geringere Vorkommenswahrscheinlichkeit der Fichte spielen.

Je nachdem, ob man die mittlere Trockengrenze über alle Basentypen hinweg (Spalte «Mittelwert» in Tabelle 4; Reihe I) oder die maximale Trockengrenze (tiefster KWB-Wert in Tabelle 4; Reihe II) betrachtet, ergibt sich eine leicht unterschiedliche Rangfolge der untersuchten Baumarten (siehe Kasten).

Unterschiede zeigen sich hierbei bei Hainbuche und Bergahorn, deren Trockengrenze im Mittel tiefer liegt als die der Traubeneiche, aber auf mittleren bzw. basenreichen Standorten (Hagebuche: BT2, Bergahorn: BT 1 und 0) mit derselben vergleichbar ist. Esche und Buche zeigen im Mittel die gleiche Trockengrenze, auf den basenreichen Standorten erträgt die Esche aber mehr Trockenheit als die Buche. Auch die Stieleiche wechselt ihren Rang, allerdings ist bei dieser Art die Modellqualität ungenügend, weshalb insbesondere ihre Stellung nach der Buche in Reihe II mit Vorsicht zu bewerten ist.

Kasten Rangfolgen bezüglich Trockengrenze. Reihe I: mittlere Trockengrenze, Reihe II: maximale Trockengrenze (s. auch Tabelle 4).

Reihe I: Kiefer > Traubeneiche (> Stieleiche) > Hainbuche ~ Bergahorn > Esche ~ Buche > Fichte > Tanne
Reihe II: Kiefer > Traubeneiche ~ Hainbuche ~ Bergahorn > Esche > Buche (> Stieleiche) > Fichte > Tanne

Unsere Reihe II entspricht weitgehend der Rangfolge von Niinemets & Valladares (2006), die den Durchschnitt aus vielen Expertenurteilen abbildet. Allerdings stufen Niinemets & Valladares (2006) die Tanne etwas toleranter als die Fichte ein, bei Otto (1994, s. Tabelle 1) ist die Einstufung wiederum umgekehrt. Unterschiedliche Experteneinschätzungen gibt es auch bei den Eichen. Während Niinemets & Valladares (2006) sowie Otto (1994) die Traubeneiche als die trockenheitstolerantere Art bewerten, ist nach den Ellenberg-Ökogrammen die Stieleiche der Traubeneiche überlegen. Die Tatsache, dass sich die Trockengrenze einiger Baumarten mit der Basenversorgung verändert, könnte ein Grund für die unterschiedlichen Meinungen sein. Die vorliegende Studie liefert einen Ansatz, dieses teilweise widersprüchliche Bild auf einer nachvollziehbaren Basis zu klären.

Grenzen von Nischenmodellen

Nischenmodelle basieren auf Beobachtungen der Artvorkommen, wobei die Modellalgorithmen die in den Beobachtungsdaten steckende Information generalisieren (Soberon & Peterson 2005). Die Nischenmodelle bzw. die datenbasierten Ökogramme bilden damit die Realnische ab, also den Vorkommensbereich, den eine Art aufgrund ihrer physiologischen Bedürfnisse, der erreichten Ausbreitung im potenziellen Verbreitungsgebiet, der Interaktionen mit anderen Arten sowie der menschlichen Einflüsse einnimmt (Pulliam 2000).

Bei der Ableitung der Baumartennische wird also vorausgesetzt, dass Art und Umwelt im Gleichgewicht sind (1) und die verwendeten Beobachtungsdaten naturnahe Bedingungen widerspiegeln (2). Aus der Vegetationsgeschichte kann Grundannahme 1 für die Trockengrenze unserer Baumarten als erfüllt gelten, der Einfluss der Menschen kann sich aber je nach Baumart mehr oder weniger stark auf die Modellergebnisse durchpausen. Dies bedeutet, dass das Potenzial gewisser Arten durch Nischenmodelle unterschätzt wird.

Mit der grössten Sicherheit kann das physiologische Potenzial von häufigen Arten abgeschätzt werden, gerade wenn sie durch die Bewirtschaftung noch zusätzlich gefördert worden sind, wie das zum Beispiel bei der Fichte der Fall war. Schwieriger zu bestimmen ist das Potenzial dagegen bei Arten, die durch menschliche Einflüsse in der Vergangenheit eher zurückgedrängt worden sind wie die Tanne, die gegenwärtig vielerorts zusätzlich durch Wildverbiss stark unterdrückt wird. Hier ist es gut möglich, dass das (physiologische) Potenzial mit den derzeit verfügbaren Daten unterschätzt wird. Es ist daher unbedingt zu empfehlen, die bestehenden Daten- und Kenntnislücken durch gezielte Untersuchungen zu schliessen, zum Beispiel indem die umfangreicheren Datensätze aus den nationalen Waldinventuren für diesen Zweck

besser zugänglich gemacht und analysiert werden. Systematische Metaanalysen, die die Ergebnisse von Nischenmodellen, Freilandexperimenten, physiologischen Studien und prozessbasierten Modellen zusammenbringen, wären hierzu ein weiterer wichtiger Schritt (z.B. Walentowski et al 2017).

Folgerungen

In dieser Studie konnten Ansätze zur Spezifizierung der Trockengrenze anhand von datenbasierten Ökogrammen aufgezeigt werden. Die in Tabelle 4 enthaltenen Grenzwerte für in Deutschland (und in Mitteleuropa) häufige Baumarten ergänzen überliefertes Expertenwissen. Sie bieten quantitative Informationen für die Standortbewertung und können einen Baustein für eine evidenzbasierte Anbauempfehlung im Klimawandel bilden. Ein entscheidender Vorzug der daten- und modellbasierten Ansätze ist deren Nachvollziehbarkeit (Mellert et al 2018a). Ausserdem können sie nach Erweiterung der Datenbasis aktualisiert und fortgeschrieben werden. Datenbasierte Ökogramme können als Schnittstelle für Informationen aus verschiedenen Quellen wie Standort-, Ernährungs- und Ertragskunde genutzt werden (Weber et al 2015) und erleichtern den Wissenstransfer in die Praxis. ■

Eingereicht: 25. Februar 2018, akzeptiert (mit Review): 22. Mai 2018

Dank

Wir danken dem Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft sowie dem Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz, Bau und Reaktorsicherheit für die Förderung des Projektes «Schwellenwerte-KW» aus dem Waldklimafonds (FKZ 28WB4058). Zudem danken wir dem ICP Forests und den Partnerländern (<http://www.icp-forests.org/>) für den Zugriff auf die Level-I-BioDiv- und Level-I-BioSoil-Daten, dem Thünen-Institut für Waldökosysteme für die Bereitstellung der BZW-II-Daten, Nicole Wellbrock und Erik Grüneberg für die gute Kooperation sowie Wendelin Weis und Paul Schmidt-Walter für die Unterstützung in Datenfragen insbesondere zum Wasserhaushalt.

Literatur

- ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG (2016) Forstliche Standortaufnahme. Eching: IHW. 400 p.
- BARBET-MASSIN M, JIGUET F, ALBERT CH, THUILLER W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecol Evol* 3: 327–338.
- BECK J, KÖLLING C (2013) Das bayerische Standortinformationssystem. Freising: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, LWF aktuell 94: 4–7.

- BLUME HP, BRÜMMER GW, FLEIGE H, HORN R, KANDELER E ET AL (2016) Scheffer/Schachtschnabel Soil Science. Heidelberg: Springer. 618 p.
- CANULLO R, STARLINGER F, GIORDANI P (2013) Diversity and composition of plant and lichen species. In: Ferretti M, Fischer R, editors. Forest monitoring: Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia. Oxford: Elsevier. pp. 237–250.
- COOLS N, DE VOS B (2013) Forest soil: characterization, sampling, physical, and chemical analyses. In: Ferretti M, Fischer R, editors. Forest monitoring – methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia. Oxford: Elsevier. pp. 267–300.
- ELLENBERG H, LEUSCHNER C (2010) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: Ulmer, UTB, 6 ed. 1357 p.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Birmensdorf: Eidgenöss. Forschungsanstalt WSL, Mitt EAFV 48: 587–930.
- ESKILDSEN A, ROUX PC, HEIKKINEN RK, HØYE TT, KISSLING WD ET AL (2013) Testing species distribution models across space and time: high latitude butterflies and recent warming. *Glob Ecol Biogeogr* 22: 1293–1303.
- FREEMAN EA, MOISEN G (2008) PresenceAbsence: An R Package for Presence-Absence Model Analysis. *J Stat Software* 23: 1–31.
- HANEWINKEL M, CULLMANN DA, MICHELIS H, KÄNDLER G (2014) Converting probabilistic tree species range shift projections into meaningful classes for management. *J Environ Manage* 134: 153–165.
- HARGREAVES GH, ALLEN RG (2003) History and evaluation of Hargreaves evapotranspiration equation. *J Irrig Drain Eng* 129: 53–63.
- HARTMANN P, VON WILPERT K (2016) Statistisch definierte Vertikalgradienten der Basensättigung sind geeignete Indikatoren für den Status und die Veränderungen der Bodenversauerung in Waldböden. *Allg Forst- Jagdztg* 187: 61–69.
- HIJMANS RJ, CAMERON SE, PARRA JL, JONES PG, JARVIS A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965–1978.
- HUBER B, ZISCHG A, FREHNER M, CARRARO G, BURNAND J (2015) Neu entwickelte Klimakarten für den Wald im Klimawandel. *Schweiz Z Forstwes* 166: 432–434. doi: 10.3188/szf.2015.0432
- KOLB E, MELLERT KH, GÖTTLEIN A (2018, IM DRUCK) Nährstoffstatus naturnaher Böden in Europa. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*. www.afsv.de/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online_heft-18-1.pdf (25.8.2018)
- KÖLLING C, HOFFMANN M, GULDER H (1996) Bodenchemische Vertikalgradienten als charakteristische Zustandsgrößen von Waldökosystemen. *J Plant Nutr Soil Sci* 159: 69–77.
- LEIBUNDGUT H (1991) Unsere Waldbäume: Eigenschaften und Leben. Bern: Haupt, 2 ed. 172 p.
- LEUSCHNER C, KÖCKEMANN B, BUSCHMANN H (2009) Abundance, niche breadth, and niche occupation of Central European tree species in the centre and at the margin of their distribution range. *For Ecol Manage* 258: 1248–1259.
- MELLERT KH, FENSTERER V, KÜCHENHOFF H, REGER B, KÖLLING C ET AL (2011) Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps. *J Veg Sci* 22: 635–646.
- MELLERT KH, WEIS W, GRÜNEBERG E, GÖTTLEIN A (2018A) Schwellenwerte für bodenchemische Präferenz- und Mangelbereiche der forstlichen Hauptbaumarten abgeleitet aus Waldernährungsdaten der BZE II. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 17: 55–67.
- MELLERT KH, LENOIR J, WINTER S, KÖLLING C, ČARNI A ET AL (2018B) Soil water storage appears to compensate for climatic aridity at the xeric margin of European tree species distribution. *Eur J For Res* 137: 79–92.
- NIINEMETS Ü, VALLADARES F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76: 521–547.
- OBERDORFER E (1990) Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Stuttgart: Ulmer. 1050 p.
- OSENSTETTER S, FALK W, REGER B, BECK J (2013) Wasser, Luft und Nährstoffe – alles, was ein Baum zum Leben braucht. Freising: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, LWF-aktuell 94: 12–17.
- OTTO H (1994) Waldökologie. Stuttgart: Ulmer. 391 p.
- PETERSON AT, SOBERÓN J, PEARSON RG, ANDERSON RP, MARTÍNEZ-MEYER E ET AL (2011) Ecological niches and geographic distributions. Princeton: Princeton Univ Press, Monographs in Population Biology 49. 314 p.
- PIEDALLU C, GÉGOUT J, LEBOURGEOIS F, SEYNAVE I (2016) Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *J Veg Sci* 27: 387–399.
- PULLIAM R (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecol Lett* 3: 349–361.
- R CORE TEAM (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, www.R-project.org/ (17.8.2018).
- REMUND J, AUGUSTIN S (2015) Zustand und Entwicklung der Trockenheit in Schweizer Wäldern. *Schweiz Z Forstwes* 166: 352–360. doi: 10.3188/szf.2015.0352
- SCHMIDT-WALTER P, AHRENDTS B, MEESENBURG H (2017) Wasserhaushalt und Trockenstress für die BWI quantifiziert. *AFZ/ Der Wald* 72 (15): 36–39.
- SOBERON J, PETERSON AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiv Inform* 2: 1–10.
- SPELLMANN H, ALBERT M, SCHMIDT M, SUTMÖLLER J, OVERPECK M (2011) Waldbauliche Anpassungsstrategien für veränderte Klimabedingungen. *AFZ/ Der Wald* 66 (11): 19–23.
- STINGLWAGNER G, HASEDER I, ERLBECK R (2005) Das Kosmos Wald- und Forst-Lexikon. Stuttgart: Kosmos. 880 p.
- SWETS JA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240: 1285–1293.
- TER BRAAK CJF, LOOMAN CWN (1986) Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65: 3–11.
- TITLE PO, BEMMELS JB (2017) ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography* 41: 291–307.
- WALENTOWSKI H, EWALD J, FISCHER A, KÖLLING C, TÜRK W (2004) Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Freising: Geobotanica. 441 p.
- WALENTOWSKI H, FALK W, METTE T, KUNZ J, BRÄUNING A (2017) Assessing future suitability of tree species under climate change by multiple methods: a case study in southern Germany. *Ann For Res* 60: 101–126.
- WALTHERT L, MEIER ES (2017) Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecol Evol* 7: 9473–9484.
- WALTHERT L, GRAF PANNATIER E, MEIER ES (2013) Shortage of nutrients and excess of toxic elements in soils limit the distribution of soil-sensitive tree species in temperate forests. *For Ecol Manage* 297: 94–107.
- WEBER P, HEIRI C, LÉVESQUE M, SANDERS T, TROTSIUK V ET AL (2015) Zuwachs und Klimasensitivität von Baumarten im Ökogramm der kollinen und submontanen Stufe. *Schweiz Z Forstwes* 166: 380–388. doi: 10.3188/szf.2015.0380
- WEBER-BLASCHE G, HEITZ R, BLASCHE M, AMMER C (2008) Growth and nutrition of young European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) on sites with different nutrient and water statuses. *Eur J For Res* 127: 465–479.

WELLBROCK N, BOLTE A, FLESSA H, EDITORS (2016) Dynamik und räumliche Muster forstlicher Standorte in Deutschland: Ergebnisse der Bodenzustandserhebung im Wald 2006 bis 2008. Braunschweig: Johann Heinrich von Thünen-Institut, Report 43. 550 p.

WOHLGEMUTH T, SCHÜTZ M, KELLER W, WILDI O (1999) Errechnete Ökogramme für Schweizer Wälder. *Bot Helv* 109: 169–191.

ZICHE D, MICHLER B, FISCHER H, KOMPA T, HÖHLE J ET AL (2016) Boden als Grundlage biologischer Vielfalt. In: Wellbrock N, Bolte A, Flessa H, editors. Dynamik und räumliche Muster forstlicher Standorte in Deutschland: Ergebnisse der Bodenzustandserhebung im Wald 2006 bis 2008. Braunschweig: Johann Heinrich von Thünen-Institut, Report 43. pp. 292–342.

La limite de résistance à la sécheresse climatique des essences courantes dépend du statut nutritif du sol

L'écologie forestière dispose d'un grand savoir basé sur l'expérience de l'amplitude écologique des essences. Celles-ci sont représentées couramment dans des écogrammes avec les besoins en nutriments sur l'axe x et les besoins en eau sur l'axe y. Toutefois, les axes sont décrits et représentés de manière purement qualitative. Dans l'étude qui est présentée ici, nous essayons de spécifier à l'aide de modèles de régression généralisés la limite de résistance à la sécheresse dans l'écogramme pour les dix essences les plus fréquentes et les plus importantes au niveau forestier en Allemagne: épicéa, pin, sapin, hêtre, chêne pédonculé, chêne sessile, érable sycomore, orme, charme et frêne. Nous avons utilisé les données de l'occurrence des essences et du sol de près de 3300 surfaces du second inventaire allemand de l'état des sols forestiers (BZW II) combiné avec les données du programme de niveau I d'ICP Forests (BioDiv et BioSoil) de 13 pays européens voisins ainsi que les données climatiques de WorldClim. La question centrale est de savoir à quel point la limite de résistance à la sécheresse dépend du statut nutritif du sol. Nous avons choisi le type de saturation en base (BT), bien connu de la pratique, comme indicateur pour le statut nutritif. Les Growing Degree Days ont été pris comme facteur de chaleur et le bilan hydrique climatique de la période de végétation forestière (KWB) comme régime hydrique. La limite de résistance à la sécheresse a pu être déterminée pour toutes les essences sauf pour l'orme et le chêne pédonculé. Il apparaît que la résistance à la sécheresse, non seulement des essences connues pour être sensibles à la disponibilité en éléments nutritifs (érable sycomore, frêne, charme), mais aussi du hêtre et de l'épicéa, dépend du BT. Les essences sensibles à la disponibilité en éléments nutritifs sont présentes dans des zones plus sèches dans des conditions basiques (BT 0–2) que sur des sols acides (BT 3–5). Par exemple, l'érable sycomore atteint sa limite de résistance à la sécheresse climatique sur des sols très acides (BT 5) déjà à un KWB de 20 l/m², mais sur des sols riches (BT1, resp. 0) à un KWB de –150 l/m² seulement. Le hêtre atteint également plus rapidement sa limite sur des sols acides que riches (BT 5: –40 l/m², BT 0: –120 l/m²). La réaction de l'épicéa est par contre inverse (BT 5: –50 l/m², BT 0: 10 l/m²). La limite de la résistance à la sécheresse pour le pin sylvestre, le chêne sessile et le sapin blanc est indépendante du type de base et se situe à –230 l/m² (pin sylvestre), –150 l/m² (chêne sessile) et 0 l/m² (sapin). La limite de résistance à la sécheresse selon le BT est une indication précieuse, notamment dans le contexte des changements climatiques, car elle permet de mieux estimer le potentiel des différentes essences.

The climatic drought limit of common tree species depend on soil nutrient status

In forest ecology, there is a huge experience in the ecological amplitude of tree species, which is commonly represented in so-called ecograms. However, the ecogram axes are purely qualitatively described and scaled. In the study presented here, we try to specify the drought limit in the ecogram for the ten most abundant and economically important tree species in Germany (Norway spruce, Scots pine, silver fir, European beech, pedunculate oak, sessile oak, sycamore maple, European elm, hornbeam and common ash) using generalized regression models. We use data on the occurrence of the tree species and on the soil of about 3300 plots of the second German forest soil condition survey (BZW II), combined with data from the ICP Forests Level I program (BioDiv and BioSoil) from 13 neighboring European countries as well as climate data from WorldClim. The focus is on the question to what extent the drought limit of the tree species depends on the soil nutrient status. As a predictor of nutrient status, we chose the base saturation type (BT) already introduced in practice. The warmth factor was included as Growing Degree Days, the water balance as climatic water balance in the forest vegetation period (KWB). The drought limit could be specified for all tree species except elm and pedunculate oak. It was found that not only in known nutrient-sensitive tree species (sycamore, ash, hornbeam), the drought limit depends on the BT, but also in beech and spruce. In the case of sycamore as an example of a nutrient-sensitive species, the dry climate limit on strongly acidic soils (BT 5) is already reached at a KWB of 20 l/m², on base-rich (BT 1 and 0) only at a KWB of –150 l/m². In beech, too, the drought limit on acidic soils has been reached more quickly than on base-rich sites (BT 5: –40 l/m², BT 0: –120 l/m²). In contrast, the reaction of spruce is reversed (BT 5: –50 l/m², BT 0: 10 l/m²). For pine, sessile oak and fir, the drought limit is independent of the base type and is –230 l/m² (Scots pine), –150 l/m² (sessile oak) and 0 l/m² (silver fir). The drought limit specified by BT is a helpful quantity, especially in view of climate change, as it makes it possible to better estimate the potential of the different tree species.