

Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa

Kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von RENNENBERG et al. (2004)

(Mit 2 Abbildungen)

Von CH. AMMER¹, L. ALBRECHT², H. BORCHERT³, F. BROSINGER⁴, CH. DITTMAR⁵, W. ELLING⁵, J. EWALD⁵, B. FELBERMEIER¹, H. VON GILSA⁶, J. HUSS⁷, G. KENK⁸, CH. KÖLLING³, U. KOHNLE⁸, P. MEYER⁹, R. MOSANDL¹, H.-U. MOOSMAYER⁸, S. PALMER¹⁰, A. REIF⁷, K.-E. REHFUESS¹¹ und B. STIMM¹

(Angenommen Februar 2005)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Klimaänderung; Trockenheitstoleranz; Autökologie; Synökologie; Standortsbezug; waldbauliche Konzeption; Fagus sylvatica.

Climate change; drought tolerance; autecology; synecology; site ecology; silvicultural concept; Fagus sylvatica.

1. EINLEITUNG

In einem in dieser Zeitschrift erschienenen Beitrag mit dem Titel „Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa?“ befassten sich RENNENBERG *et al.* (2004) mit den Auswirkungen des globalen Klimawandels auf das Regionalklima und mit der Frage, wie die Baumart Buche mit den prognostizierten Veränderungen zurecht kommen wird. Beide Teile des betreffenden Artikels haben in hohem Maße spekulativen Cha-

¹) Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung, Technische Universität München, Am Hochanger 13, 85354 Freising

²) Forstdirektion Unterfranken, Abteilung Biologische Produktion, Peterplatz 7, 97070 Würzburg

³) Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Am Hochanger 11, 85354 Freising

⁴) Bayerisches Staatsministerium für Landwirtschaft und Forsten, Ludwigstraße 2, 80539 München

⁵) Fachbereich Wald und Forstwirtschaft, Fachhochschule Weihenstephan, Am Hochanger 5, 85354 Freising

⁶) Ministerium Ländlicher Raum Baden-Württemberg, Kernerplatz 10, 70182 Stuttgart

⁷) Waldbau-Institut, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Tennenbacherstraße 4, 79085 Freiburg

⁸) Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg

⁹) Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Grätzelstraße 2, 37079 Göttingen

¹⁰) Bussardweg 18, 72581 Dettingen

¹¹) Department für Ökologie, Technische Universität München, Am Hochanger 13, 85354 Freising

rakter; von daher ist das Fragezeichen im Titel sicherlich angebracht. Während die Prognose des regionalen Klimas im ersten Teil des Beitrages mit Hinweis auf die bestehenden Unsicherheiten sehr vorsichtig vorgenommen wird, wirft der der Buche gewidmete zweite Teil viele Fragen auf. So vermisst der Leser zum Einen eine schlüssige Anbindung an den vorausgehenden Abschnitt und fragt sich, warum entgegen aller bisherigen Erkenntnisse (vgl. z. B. PRETZSCH und ĎURSKÝ, 2002) ausgerechnet die Buche als Hauptleidtragende des Klimawandels gesehen wird. Zum Zweiten erscheint die kurzgefasste Vorstellung einzelner Laborexperimente, Freilanduntersuchungen und Literaturhinweise zur Trockenheitstoleranz der Buche (*Fagus sylvatica* L.) und zu ihrer Anfälligkeit gegen Sauerstoffmangel im Wurzelraum nach Überflutungen wenig geeignet die sich daran anschließenden weitreichenden Schlussfolgerungen zu begründen. So stellen RENNENBERG *et al.* (2004) unter anderem die derzeit beim Umbau von Nadelbaumreinbeständen in Mischbestände in Mitteleuropa großflächig betriebene Einbringung der Buche grundsätzlich in Frage. Darüber hinaus empfehlen sie, die heimische Buche durch „Ökotypen“ aus ihrem südlichen Verbreitungsgebiet bzw. durch andere Baumarten wie z. B. Eichen zu ersetzen. Von diesen nehmen die Autoren an, dass sie der prognostizierten Klimaentwicklung in Süddeutschland besser gewachsen seien als die heimischen Buchenvorkommen.

Die von RENNENBERG *et al.* (2004) gezogenen Schlussfolgerungen und die damit verbundene Kritik an der „einseitigen Förderung der Buche beim Umbau von Fichten-Monokulturen in altersstrukturierte Mischbestände und bei anderen waldbaulichen Maßnahmen“ haben sowohl bei Forstwissenschaftlern als auch bei Forstpraktikern für Irritationen gesorgt. Da RENNENBERG *et al.* (2004) den Titel ihrer Publikation als Frage formuliert haben, ist davon auszugehen, dass sie selbst die Diskussion über die Frage der künftigen forstlichen Bedeutung von Buchenbeständen oder -beimischungen unter geänderten Klimaverhältnissen nicht für abgeschlossen halten. In diesem Sinne werden im folgenden Diskussionsbeitrag einige der von RENNENBERG *et al.* (2004) bezogenen Positionen und Interpretationen kritisch hinterfragt. Darüber hinaus sollen die Anmerkungen zu weiteren Forschungen anregen und darlegen, dass die von RENNENBERG *et al.* (2004) gemachten Ausführungen erheblich eingeschränkt werden müssen. Schließlich soll begründet werden, warum die Ableitung von weitreichenden Schlussfolgerungen grundsätzlich auf umfassenderen Untersuchungen aufzubauen hat und die zu diesem Thema vorliegenden Arbeiten vollständiger und sorgfältiger zu berücksichtigen sind, als das im genannten Artikel geschehen ist.

Hierzu werden in einem ersten Abschnitt grundsätzliche Überlegungen zur Übertragung der Ergebnisse von Fallstudien aus Beständen auf Landschaftsebene angestellt. Im zweiten Abschnitt wird der Unterschied zwischen aut- und synökologischen Aspekten diskutiert. Der dritte Abschnitt enthält Überlegungen zur Frage, inwieweit aus experimentell beobachteten signifikanten Wirkungen von Faktoren auf deren Wirksamkeit im synökologischen Zusammenhang geschlossen werden kann. Im vierten Abschnitt wird das Problem der Unsicherheit jeder Art von langfristiger forstlicher Planung thematisiert. Im fünften und letzten Abschnitt wird schließlich auf die Möglichkeit eingegangen, im Hinblick auf die erwartete Klimaänderung heimische durch fremde Herkünfte zu ersetzen.

1. Zum Problem der Verallgemeinerung von Erkenntnissen aus Einzelfallstudien

Es ist ein Kennzeichen angewandter Wissenschaften, dass Forschungsergebnisse hinsichtlich ihrer Relevanz für das praktische Vorgehen bewertet werden. Dabei wird in der Regel unterstellt, dass das in einem oder mehreren Einzelfällen studierte Untersuchungsobjekt repräsentativ für ein größeres Kollektiv ist. Dies ist

naturgemäß umso weniger der Fall, je höher die Zahl der nicht untersuchten Einflussgrößen und je größer das Kollektiv ist, für das Schlussfolgerungen abgeleitet werden sollen. Die Ergebnisse von Freilandexperimenten lassen sich aufgrund ihrer zeitlichen und räumlichen Begrenztheit meist nur schwer verallgemeinern (DIAMOND, 1983). Dementsprechend können die von RENNENBERG *et al.* (2004) aus der Untersuchung von zwei Beständen auf der Schwäbischen Alb abgeleiteten waldbaulichen Schlussfolgerungen allenfalls auf ähnlich gelagerte Fälle im selben Wuchsgebiet übertragen werden. Aufgrund fehlender Wiederholungen gelten die Befunde streng genommen nur für die beiden untersuchten Hänge selbst. Keinesfalls können sie jedoch auf das gesamte Wuchsgebiet, das sich durch eine große Standortvielfalt auszeichnet, geschweige denn auf größere Landesteile oder gar Mitteleuropa als Ganzes übertragen werden. Im Übrigen sind die Standorts- und Bestandesverhältnisse der beiden Versuchsflächen nur unzureichend beschrieben. So fehlen Angaben über den Bestandaufbau, den Gesundheitszustand, eventuell vorhandene Vorausverjüngung, Bodenvegetation, Wasserspeicherkapazität und Bodenwasserhaushalt trotz offensichtlich vorliegender Messungen. Außerdem vermisst der Leser eine ökologische Einordnung des Standorts in Relation zu den in der Literatur bekannten Angaben zur Trockengrenze der Buche. Die Feststellung, das Buchenwald-Ökosystem am Jura-Südwesthang auf flachgründig-steiniger Terra fusca-Rendzina sei ein Modellökosystem für künftige Verhältnisse in mitteleuropäischen Buchenwäldern, ist zumindest gewagt. Es wurde nicht ausgeführt, ob die im Kontext des Artikels wichtige Zahl und Intensität von Trockenjahren bzw. Wassermangelperioden in den letzten Jahrzehnten zugenommen hat, was durch den Einsatz von Modellen rekonstruiert werden könnte. Ebenso fehlen Angaben über die Wuchsleistung der Bestände und ihre zeitliche Entwicklung. Schließlich wurde zwar über den Einfluss von Trockenheit oder Hiebseingriffen auf die Stickstoff-Aufnahme der Buchen spekuliert, der N-Versorgungsgrad der Versuchsbestände aber nicht charakterisiert.

Ganz besondere Zurückhaltung ist bei der Übertragung von Ergebnissen bzw. Schlüssen aus Laborexperimenten auf Freilandverhältnisse angesagt. Solche Versuche haben zwar den Vorteil, dass die Einflussgrößen exakt kontrollierbar sind, ihre Relevanz für die sehr variablen natürlichen Bedingungen ist aber erheblich eingeschränkt („uselessly unrealistic“ wie es DIAMOND (1983) bezeichnete). Ein Beispiel hierfür ist das von RENNENBERG *et al.* (2004) erwähnte Laborexperiment, in dem KOZOVITS (2003) herausfand, dass sich auch unter heutigen CO₂-Konzentrationen junge Fichten hinsichtlich der Raumbesetzung gegenüber jungen Buchen als überlegen erweisen. Dieses Experiment wurde in Klimakammern unter Strahlungsbedingungen durchgeführt, wie sie an bedeckten Tagen auf unbestockten Flächen auftreten, nicht aber wie sie in Umbaubeständen typisch sind. Aufgrund der Überschirmung durch die Altbäume ist dort die Strahlungsressource erheblich begrenzt (vgl. AMMER, 2000). Darüber hinaus wurden Wechselwirkungen zwischen der ober- und der unterirdischen Ressourcenverfügbarkeit (vgl. MADSEN, 1994) ebenso wenig in die Betrachtung einbezogen wie ontogenetisch bedingte Veränderungen der Fähigkeit zur Raumbesetzung. Diese können aus Experimenten mit nur zwei Jahren Laufzeit nicht deutlich werden.

Wie wichtig ein Abgleich von Laborbefunden mit solchen aus Freilandversuchen ist, zeigt die von AMMER (2004) vorgelegte Studie, die völlig andere Ergebnisse erbrachte als die Untersuchungen von KOZOVITS (2003). So verglich AMMER (2004) die Entwicklung gesäter Buchen mit der von natürlich verjüngten Fichten über einen Zeitraum von sieben Jahren bei Bedingungen reduzierter Strahlungsverfügbarkeit unter einem Fichtenalholzschirm (5% bis 40% der Strahlungsmenge, die auf unbestockten Flächen gemessen werden kann). Dabei stellte er eine mit dem Alter zunehmende

Überlegenheit der Buche gegenüber der Fichte im Sprosslängen- und oberirdischen Biomassenzuwachs sowie im Ausbau des Kronenvolumens fest.

Auch das von RENNENBERG *et al.* (2004) vorgestellte Experiment, in dem die Auswirkungen von Trockenheit auf die Konkurrenzfähigkeit der Buchennaturverjüngung untersucht wurde, scheint für die tatsächlichen Verhältnisse auf warm-trockenen Standorten nur bedingt aussagekräftig zu sein. So wurden Buchenkeimlinge dem „Modellkonkurrenten“ *Rubus fruticosus* ausgesetzt. Hier wäre es interessant gewesen zu erfahren, um welche der in ihrer Ökologie sehr unterschiedlichen apomiktischen Kleinarten von *Rubus fruticosus* es sich handelte. Auf warm-trockenen Standorten ist die Brombeere kein wirklicher Konkurrent für Jungbuchen. Hier finden sich bei Auflichtung Himbeeren und andere, trockenheitstolerante Schlagflurarten (z. B. *Fragaria vesca*, *Alliaria petiolata*, *Galium aparine*) ein. Bei geringer Auflichtung stellen dagegen die krautigen Arten des Kalkbuchenwaldes die relevanten Konkurrenten für Jungbuchen dar (PAUL, 2003). Die Relevanz des Experiments unter natürlichen Verhältnissen ist demnach sehr begrenzt.

In diesem Zusammenhang erscheint auch die Aussage, dass Stickstoff „der wachstumslimitierende Nährstoff in den meisten Waldökosystemen ist“, wenig hilfreich, da keine Daten zur Stickstoffverfügbarkeit in den untersuchten Böden oder Blattspiegelwerte mitgeteilt wurden. Schließlich fehlt jede Diskussion darüber, dass es sich bei den Wirkungen der Brombeeren bei Trockenheit auch um eine nur scheinbare Konkurrenz im Sinne von CONNELL (1990) handeln könnte. Danach kann Konkurrenz durch Brombeeren zwar beobachtet werden, muss aber nicht der für das Wachstum der Buche entscheidende Faktor sein (z. B. bei hohem Wildverbiss).

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass flächenrelevante Aussagen eine wesentlich breitere Datenbasis als die vorgestellten Ergebnisse und eine entsprechende statistische Absicherung erfordern. Einen methodischen Ansatz für entsprechende Untersuchungen stellen „natural experiments“ (DIAMOND, 1983) dar, bei denen die Befunde möglichst vieler Standorte in eine Analyse eingebracht werden. Diese Standorte sollten sich dabei nur in einem Hauptfaktor oder allenfalls wenigen Faktoren unterscheiden, hinsichtlich anderer Einflussgrößen dagegen größtmögliche Ähnlichkeit aufweisen.

Interessanterweise liegen mit den im Beitrag von RENNENBERG *et al.* (2004) nicht berücksichtigten Studien von FELBERMEIER (1993 und 1994) und PAUL (2003) ähnlich angelegte Untersuchungen zum Wachstum von Buchenbeständen über einen sehr weiten Standorts-, Niederschlags- und Temperaturgradienten vor. Im Ergebnis kam FELBERMEIER (1993) in seiner Untersuchung der Bestandesmittelhöhen aller im bayerischen Staatswald durch Betriebsinventuren erfassten Buchenreinbestände zu dem Schluss, dass die Buche auch in den trocken-warmen Gebieten Bayerns höchste Wuchsleistungen erbringt. Diesen Befund bestätigte erst kürzlich HARRER (2004). Darüber hinaus verwies FELBERMEIER (1993) auf Pollenanalysen von HUNTLEY *et al.* (1989), die zeigen, dass die Pollenmaxima der Buche in Gebieten liegen, die deutlich wärmer sind als diejenigen, auf denen die Buche in Bayern stockt. Er folgerte daraus, dass in weiten Teilen Bayerns im Falle einer Erwärmung von 1°C bis 2°C bei sonst gleichbleibendem Klimacharakter, insbesondere unveränderten Feuchtigkeitsverhältnissen während der Vegetationszeit, nicht mit einem Ausfall der Buche allein durch klimabedingte Ursachen zu rechnen ist und damit diese Baumart im Untersuchungsgebiet eine leistungsfähige anbauwürdige Baumart bleiben kann. Dieser Befund deckt sich mit der Einschätzung von PETERS (1997), der zufolge Buche auf tiefgründigen Böden bis zu einer Jahresmitteltemperatur von 14°C vorkom-

men könnte. DÖBBELER und SPELLMANN (2002) sowie PRETZSCH und ĎURSKÝ, (2002) gingen auf der Grundlage von Simulationsrechnungen davon aus, dass bei Eintreten der prognostizierten Klimaänderungen die Wachstumsbedingungen für die Buche im Gegensatz zur Fichte gleich bleiben oder sich sogar verbessern. Die in diesem Zusammenhang entscheidende Frage ist in Übereinstimmung mit HERBST und HÖRMANN (1998) sowie RENNENBERG *et al.* (2004) also weniger die nach dem Ausmaß der Temperaturerhöhung, sondern vielmehr die nach den regional zu erwartenden Niederschlägen und deren saisonaler Verteilung sowie nach der Wasserverfügbarkeit im Boden. Gerade in dieser Hinsicht ist die Vorhersagegenauigkeit der Klimamodelle vor allem hinsichtlich der Niederschlagsverhältnisse im Sommerhalbjahr schwer einzuschätzen (BARTELS *et al.*, 2004; EGGER, 2005). Doch selbst, wenn es verlässliche Prognosen gäbe, müssten diese in Bezug zum jeweiligen Standort und zu der dort vorzufindenden Wasserspeicherkapazität des Boden gesetzt werden, um verlässliche Schlussfolgerungen für die waldbauliche Planung ableiten zu können. Flachgründige Standorte mit geringer Wasserspeicherkapazität werden künftig sicherlich für viele Baumarten problematisch sein. Unbeschadet dieser Feststellung ist es jedoch keinesfalls zulässig, die sehr speziellen Verhältnisse auf flachgründigen Kalkböden als Modell für klimatisch bedingte Sommertrockenheit auf anderen Standorten heranzuziehen. Aber selbst wenn man unterstellt, dass die Buche durch die von RENNENBERG *et al.* (2004) prognostizierte Veränderung der Niederschlagsmenge und -verteilung in Süddeutschland stärker gefährdet ist als andere Baumarten, erscheint eine Dramatisierung der Situation schon deshalb nicht gerechtfertigt, weil Buchenbestände in der waldbaulichen Planung in vielen Fällen auf derzeit gut wasserversorgten Standorten vorgesehen sind. So sind z. B. im öffentlichen Wald Baden-Württembergs die von der Buche dominierten Betriebsziel- bzw. Waldentwicklungstypen zu 75% den Standorten der Wasserhaushaltsstufen „frisch“ bzw. „mäßig frisch und grundfrisch“ zugewiesen (MOOSMAYER, 2002). In der Stufe „trocken“ (7%) sind Buchenbestände nur im Wuchsgebiet Schwäbische Alb vorgesehen, die – wenn überhaupt – extensiv bewirtschaftet werden und erhebliche Anteile anderer Laubbaumarten aufweisen. Auch die Flächen in der Stufe „mäßig trocken“ (18%) liegen überwiegend im Wuchsgebiet Schwäbische Alb, an den Weißjuraabhängen und auf den Kalkverwitterungslehmen der Hochebene. Mit Hinweis auf die im folgenden dargestellten Unsicherheiten bei der Beurteilung der Reaktion der Waldökosysteme auf die zu erwartenden Klimaänderungen erscheint dort ein aktiv betriebener Ersatz von Buchen durch andere Baumarten weder aus landschaftlichen Gründen noch unter Kostengesichtspunkten vordringlich zu sein.

2. Zum Unterschied von aut- und synökologischen Forschungsergebnissen

Viele ökophysiologische Untersuchungen sind autökologischer Natur, d. h. mit ihnen werden die Beziehungen von Einzelorganismen einer Baumart zu einzelnen Umweltfaktoren studiert (HEINRICH und HERGT, 1991). Diesem Prinzip entsprechen die meisten im Artikel von RENNENBERG *et al.* (2004) erwähnten Untersuchungen. Fraglos sind autökologische Studien wertvoll, um das Verständnis der physiologischen Reaktionsmuster von Einzelbäumen zu verbessern. Sie stellen zudem eine gute Grundlage für die Hypothesenbildung dar. Zur umfassenden Beurteilung der Entwicklung von Wäldern unter realen Umweltbedingungen ist eine ausschließlich autökologische Betrachtungsweise jedoch nicht adäquat. Vielmehr entscheiden über die Konkurrenzkraft und damit über das Vorhandensein und Gedeihen von Baumarten in Waldgesellschaften nach GOLDBERG (1990) nicht nur die physiologischen Ansprüche der jeweiligen Baumart und ihre Fähigkeit, auf limitierte Ressourcen oder begrenzende Umweltfaktoren zu reagieren („response“ vgl. GOLDBERG, 1990), sondern insbesondere auch

ihre Auswirkungen auf die Ressourcenverfügbarkeit anderer Arten („effect“ vgl. GOLDBERG, 1990).

So ist es völlig offen, inwieweit sich das herrschende Konkurrenzgefüge, in dem die Buche auf der Mehrzahl der Waldstandorte in Mitteleuropa dominieren würde (ELLENBERG, 1996), durch die prognostizierten Klimaänderungen tatsächlich ändern würde. Mit anderen Worten: Solange nicht bekannt ist, wie die Auswirkungen des Klimawandels auf die Buche in der Relation zu anderen Baumarten sein werden, bedürfen Aussagen zu ihrer künftigen waldbaulichen Bedeutung größter Vorsicht. Vor diesem Hintergrund erscheint die Aussage „bei den zu erwartenden Klimaänderungen bis Ende dieses Jahrhunderts wird die Buche auf zahlreichen Standorten, auf denen sie heute dominiert, nicht mehr in ihrem Optimum sein“ (RENNENBERG *et al.*, 2004) wenig aufschlussreich und nicht begründet. Die Buche ist auch heute bereits auf vielen Standorten außerhalb ihres physiologischen Optimums dominant (vgl. hierzu OTTO, 1994, S. 69 ff). Umgekehrt werden viele Standorte ihres Optimums in der realen Waldzusammensetzung von Fichtenbeständen oder Mischbeständen eingenommen. Aus vegetationsökologischen Untersuchungen in Naturwaldreservaten geht deutlich hervor, dass die Buche auf Standorte vorgezogen ist, auf denen ihr – nach früherer Ansicht – keine dominierende Rolle zugewiesen wurde (LEUSCHNER *et al.*, 1993; MEYER *et al.*, 2000; STRAUSSBERGER, 2004). Dies gilt sowohl für nährstoffarme als auch für grundwassernahe, gut nährstoffversorgte Böden, die noch vor 30 Jahren dem Hainbuchen-Stieleichenwald zugeordnet wurden. Das Vordringen der Buche wird darüber hinaus auch auf trockenwarmen Kalkstandorten beobachtet (z. B. WILMANNNS und BOGENRIEDER, 1987; BIEDERBICK, 1991; zusammenfassend LEUSCHNER, 1998).

Das sich nach GOLDBERG (1990) aus dem Wechselspiel von „response“ und „effect“ der Arten ergebende komplexe Konkurrenzgefüge, insbesondere unter sich verändernden Umweltbedingungen, muss also durch eine synökologische Betrachtungsweise abgeschätzt werden. Diese erfordert jedoch Untersuchungsansätze, die anders konzipiert sind als die von RENNENBERG *et al.* (2004) mitgeteilten Versuche. So könnten z. B. Daten des langfristigen Umweltmonitorings in gemischten Beständen genutzt werden, die Aufschluss über floristisch bedeutsame Veränderungen durch veränderte Standortfaktoren liefern.

Das bedeutet nun nicht, dass autökologische Untersuchungen überflüssig wären. Sie müssen jedoch durch synökologische Komponenten ergänzt werden. Ein gutes Beispiel hierfür sind die langjährigen dendrochronologischen Untersuchungen verschiedener Baumarten am Fachbereich Wald und Forstwirtschaft der Fachhochschule Weihenstephan. Den seit Beginn der 1980er Jahre erhobenen Wachstums-, Klima- und Wasserhaushaltsdaten kann man entnehmen, dass Buchen nicht zu lange anhaltende Phasen mit sehr geringen Niederschlägen erstaunlich gut tolerieren. So tritt bei der zeitlichen und regionalen Auswertung dendrochronologischer Befunde und dem Vergleich verschiedener Baumarten in zahlreichen Beispielen eine erstaunlich hohe Trockenstresstoleranz der Buche in niederschlagsarmen Gebieten und auf trockenen Standorten zu Tage (DITTMAR und ELLING, 1999; ELLING und DITTMAR, 2003; DITTMAR *et al.*, 2003). Bei diesen handelt es sich allerdings ebenfalls um Fallstudien, die für sich genommen keine abschließende Bewertung zulassen. Auf Standorten, auf denen in erster Linie die Wasserversorgung wachstumsbegrenzend ist, führen ausgeprägte Niederschlagsdefizite zwar zu sensitiven, kurzfristigen Zuwachsreaktionen, nicht aber zu erkennbarer Vitalitätsminderung und dem Verlust der Konkurrenzkraft. Auch gegenüber den als trockenheitstolerant geltenden Baumarten Eiche und Kiefer besitzt die Buche eine hohe Konkurrenzkraft, die sie nur dann verliert, wenn Trockenperioden länger und häufiger werden (vgl. auch LEUSCHNER *et al.*, 1997; BONN, 2000).

Zwei eindruckliche Beispiele für die Trockenstresstoleranz der Buche, bzw. ihre Resilienz (d. h. ihre Erholungsfähigkeit im Sinne von OTTO, 1994) sind in *Abb. 1* dargestellt. Ein Traubeneichen-Bestand aus ehemaligem Mittelwald auf der Frankenhöhe wurde mit Buchen und Fichten unterpflanzt. Als Folge der Dürre 1934 fielen die Fichten vollständig aus. Demgegenüber reagierten die unter starkem Konkurrenzdruck stehenden Buchen zwar mit einem kurzfristigen Zuwachsrückgang im Trockenjahr 1934 (*Abb. 1a*). Danach erholten sie sich jedoch rasch und nutzten das vermutlich deutlich verbesserte Lichtangebot zu einem rasanten Zuwachsanstieg. Dieser ermöglichte es ihnen in den folgenden Jahrzehnten sogar in die von der Eiche gebildete Bestandesoberschicht einzudringen. In den Dürreperioden von 1947 und 1976 zeigten die Buchen zwar einen deutlichen Rückgang des Radialzuwachses, verloren jedoch nicht ihre Konkurrenzkraft und Vitalität.

Ein anderes Beispiel stammt aus einem auf einer Muschelkalk-Hangkante nahe Würzburg im Weinbauklima gelegenen Buchenbestand. Er stockt auf einem Boden mit sehr geringer Wasserspeicherkapazität. Hier erreichten die Buchen bereits in jungen Jahren ein hohes Zuwachsniveau (*Abb. 1b*). Gegenüber den Traubeneichen im selben Bestand konnten sie sich sowohl hinsichtlich des Radialzuwachses als auch der Kronenentwicklung behaupten. Trockenperioden wie z. B. das ausgeprägte Trockenjahr 1976 überstanden sie bisher schadlos (*Abb. 1b*).

In Mitteleuropa bildet die Buche nicht nur in tieferen und damit niederschlagsärmeren Bereichen, sondern gerade in den mittleren und höheren Lagen der Mittelgebirge und der Alpen (montane bis subalpine Zone) einen wesentlichen Bestandteil unserer Wälder (FELBERMEIER, 2000; FELBERMEIER und MOSANDL, 2002). Bereits oberhalb von 800 m NN ist jedoch auf vielen Standorten nicht mehr der Wassermangel, sondern das Angebot an Wärme und Strahlung zuwachslimitierend (DITTMAR und ELLING, 1999). Selbst auf einer Meereshöhe von nur 500 m NN wird im Solling die Photosynthese-Leistung nach SCHULZE (1970) und ELLENBERG *et al.* (1986) nur selten durch Wassermangel begrenzt. Dagegen wird aufgrund des wolkenreichen Klimas das Angebot an photosynthetisch wirksamer Strahlung zum limitierenden Faktor. ELLENBERG *et al.* (1986) gingen deshalb davon aus, dass nicht Wasser, sondern Lichtmangel die Photosynthese-Leistung der Buche in höheren Gebirgslagen Mitteleuropas begrenzt.

Für eine Abschätzung der durch Klima- und Umweltveränderungen zu erwartenden Risiken für diese Baumart müssen daher standort- und höhenlagenabhängige Unterschiede hinsichtlich der Klimaansprüche unbedingt berücksichtigt werden. Eine Zunahme der Temperaturen und die mit geringen Niederschlägen einhergehende Abnahme der Bewölkung werden die Buchen auf vielen Standorten für ein verstärktes Wachstum, eine erhöhte Vitalität und eine gesteigerte Konkurrenzkraft nutzen können. Hinzu kommt eine bereits jetzt erkennbare Verlängerung der Vegetationsperiode (MENZEL und FABIAN, 1999, 2001).

Für die Beurteilung der Zukunftsfähigkeit dieser Baumart unter veränderten Klimabedingungen auf solchen Standorten, auf denen die Wasserversorgung bereits unter den gegenwärtigen Bedingungen der wachstumslimitierende Faktor ist, besteht dagegen zweifellos erheblicher Forschungsbedarf. Hierzu sind systematische und interdisziplinäre, aut- und synökologische Untersuchungen erforderlich, die möglichst lange Zeiträume und Studien an den bisher bekannten Arealgrenzen (vgl. OTTO, 2002) einschließen.

3. Zur ökologischen Relevanz signifikanter Fallstudienenergebnisse

Insbesondere im Hinblick auf den Einfluss von Umweltfaktoren auf die Stellung von Arten im Konkurrenzgefüge muss zwischen statistisch signifikanten und ökologisch wirksamen Ergebnissen

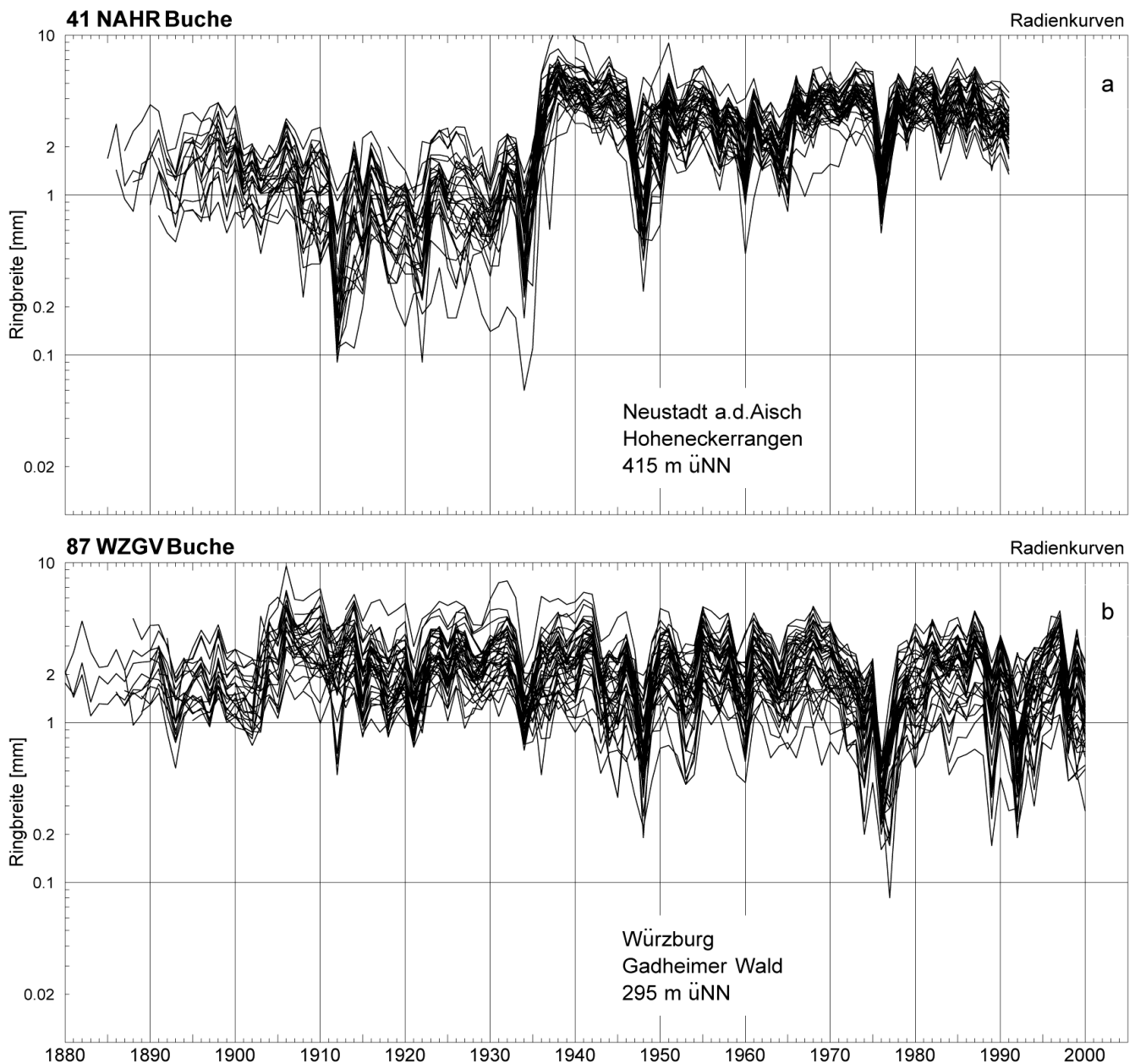


Abb. 1

Radialzuwachsverlauf von Buchen (Radienkurven von jeweils 20 Bäumen der Baumklasse 2) auf wasserlimitierten Standorten in Süddeutschland.
 a) Buchenunterbau unter Eichenbestand im Bereich Neustadt a. d. Aisch, Wuchsbezirk Frankenhöhe (Daten nach FINNBERG und GRIMM, 1992)
 b) Buchenbestand im Bereich Würzburg, Wuchsbezirk südliche Fränkische Platte (Daten nach SCHRAUDER und REITHMEIER, 2002).

Annual growth ring width of trees of European beech on two water limited sites in Southern Germany.

Each graph represents the growth curves of 20 beeches at one site.

Graph a) shows the growth of beeches formerly underplanted below the canopy of a *Quercus petraea* stand.

The stand is located near Neustadt a. d. Aisch.

Graph b) shows the growth pattern of beeches in one of the driest regions in Bavaria near Würzburg.

sorgfältig unterschieden werden. Allein die Tatsache, dass viele der von RENNINGER *et al.* (2004) aufgeführten Untersuchungen signifikante physiologische Reaktionen auf Umweltfaktoren belegen, bedeutet nicht automatisch, dass auf die ökologische Relevanz dieser Faktoren geschlossen werden darf. Dazu muss vielmehr auch die Stärke der Reaktionen berücksichtigt werden. Nur wenn diese groß ist im Verhältnis zum herrschenden Niveau oder zur physiologischen Amplitude, können die Effekte tatsächlich ökologisch wirksam werden. In den vielen Jahren ihrer Anpassungsgeschichte war die Rotbuche ganz verschiedenen Umweltbedingungen ausge-

setzt. Es scheint daher plausibel zu vermuten, dass viele der beobachteten Phänomene im Kontext der Vielfalt natürlicher Umweltbedingungen an Bedeutung verlieren. So sind Staunässe und Trockenheit bereits in der Vergangenheit und in der Gegenwart auftretende Phänomene in Buchenwäldern, deren Ausprägungen durch die Klimaveränderung zwar beeinflusst werden können, deren ökosystemare Wirkungen aber nicht zwangsläufig völlig anders einzuschätzen sind als bisher. In komplexen Ökosystemen sind grundsätzlich weitaus mehr Pufferungsmechanismen gegenüber Umwelteinflüssen wirksam als in autökologischen Experimenten

nachgebildet werden können. Die dort an Einzelobjekten gemessenen Reaktionen sinken daher in komplexen Systemen oftmals unter die Nachweisgrenze. Verantwortlich dafür sind vielfältige Wechselwirkungen mit vielen anderen am Standort wirkenden Umweltfaktoren. Nicht zuletzt aus diesem Grund hat sich mit der Biogeographie ein eigener Wissenschaftszweig entwickelt. Dabei versucht man die Verschiebung von Arealgrenzen, zum Beispiel durch Klimaänderungen, mit Untersuchungsansätzen auf verschiedenen Skalenebenen abzuschätzen (PARMESAN *et al.*, 2005).

4. Zur planerischen Unsicherheit bei sich wandelndem Klima

Trotz der insbesondere regional schwer abschätzbaren Auswirkungen des Klimawandels wird im Rahmen der langfristigen waldbaulichen Planung versucht, neben vielen anderen zu integrierenden Gesichtspunkten die künftige Gefährdung der einzelnen Baumarten einzuschätzen. Ein grundsätzliches Problem jeder langfristigen Planung ist der Umstand, dass sich die künftigen Umweltbedingungen und/oder die Anforderungen der Gesellschaft an die Wälder ändern bzw. zum Planungszeitpunkt zumindest unsicher sind. Dem kann am ehesten durch Risikostreuung begegnet werden (VON LÜPKE, 2004; WAGNER, 2004). Dies bedeutet in der Regel die Begründung von an den Standort angepassten Mischbeständen, die neben ihrer ökonomischen Vorteilhaftigkeit (KNOKE, 2003; KNOKE *et al.*, 2005) ein hohes Maß an Stabilität besitzen (THOMASUS, 1988). An dieser Stelle sei nochmals darauf hingewiesen, dass nicht nur in Süddeutschland seit langem großer Wert auf die Verknüpfung der Baumartenwahl mit einer sorgfältigen Beurteilung der am Wuchsort herrschenden Standortbedingungen gelegt wird. Aus diesem Grund war die flächendeckende forstliche Standortkartierung in den vergangenen Jahrzehnten auch ein Schwerpunkt der forstlichen Förderung.

Auf gegenwärtig gut wasserversorgten tiefgründigen Böden werden sich die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Baumarten vermutlich unter den erwarteten Klimabedingungen nicht grundsätzlich ändern. Deshalb wird es dort auch künftig vertretbar sein, Bestände mit deutlich führender Buche nachzuziehen. Dass Buchenreinbestände, ebenso wenig wie Buchenbeimischungen, nicht auf Standorten vorzusehen sind, die von Überflutungen betroffen sein könnten, war und ist eine planerische Selbstverständlichkeit, die schon den Forstleuten im 19. Jahrhundert bekannt war (z. B. BECHSTEIN, 1815; PFEIL, 1854). Insofern sind die in diesem Zusammenhang von RENNENBERG *et al.* (2004) zusammengetragenen Befunde zur Anfälligkeit von Buchenbeständen gegenüber Überflutung und Staunässe für die forstliche Planungspraxis weitgehend irrelevant. Abgesehen davon, dass Staunässe ein Phänomen ist, das ursächlich mit Überflutungen nichts zu tun hat, kommen Buchen auf aktuell überflutungsgefährdeten Standorten vergleichsweise selten vor. Eine Ausweitung ist nirgends vorgesehen. Warum Überflutungen und Staunässeerscheinungen auf bislang typischen Buchenwaldstandorten künftig zunehmen sollen, begründeten RENNENBERG und Ko-Autoren leider nicht.

Auch vor dem Hintergrund der erwarteten Klimaänderungen erscheint der in Süddeutschland langfristig geplante Buchenanteil angemessen. Im öffentlichen Wald Baden-Württembergs soll er 32% (MOOSMAYER, 2002), im Staatswald Bayerns 27% betragen. Gegen eine aktive Zurückdrängung der Buche „in Klima-sensitiven Lagen“ – gemeint sind vermutlich Standorte mit kritischem Wasserhaushalt – sprechen im übrigen auch naturschutzfachliche Gründe. So werden in immer kürzeren Intervallen neue, anthropogene Einflüsse durch Immissionen, Waldkalkungen, Änderungen der Atmosphärenchemie, Klimaänderungen wirksam (REIF *et al.*, 2001). Wenn diese mit einer zusätzlich betriebenen raschen Veränderung der Bestockungsform einhergehen, kann dies zum Verlust von Tier- und Pflanzenarten führen, die an Buchenbestände angepasst sind. Gerade angesichts der sich ändernden Umweltbedingun-

gen ist aus naturschutzfachlicher Sicht daher auf Kontinuität und eine nur schrittweise Weiterentwicklung bereits naturnaher Baumartenzusammensetzungen sowie den Erhalt möglichst vieler ursprünglicher Elemente zu achten: Arten, Standortsrasen, Kleinstrukturen, Standortsbedingungen (Klein-) Lebensräume und dergleichen. Ein (vor)schneller Umbau von Buchenbeständen in Mischwälder auf mittel- bis tiefgründigen Böden und bei derzeit guter Wasserversorgung ist also auch vor diesem Hintergrund und nicht nur aus forstwirtschaftlichen Gründen abwegig.

In Süddeutschland soll die – im Verhältnis zum potenziell natürlichen Anteil an Buchenbeständen – sehr moderat geplante Erhöhung des Buchenanteils im Wesentlichen durch den Umbau von Fichtenbeständen realisiert werden. Deshalb ist schwer nachvollziehbar, dass RENNENBERG *et al.* (2004) dadurch eine von ihnen nicht näher definierte „nachhaltige Waldentwicklung“ gefährdet sehen – zumal die Beeinträchtigung der Fichte durch Trockenheit vermutlich größer ist als die der Buche.

5. Zur Frage des Ersatzes einheimischer Buchenherkünfte durch Fremde

Aus vielen Untersuchungen ist bekannt, dass sich die Verwendung fremder Provenienzen heimischer Baumarten auf die Wachstumsleistung und die Qualitätsentwicklung der Bäume sehr negativ auswirken kann (vgl. hierzu bereits ROHMEDER, 1972, S. 125 ff., KLEINSCHMIT und SVOLBA, 1996). Dies gilt selbst für den Fall, dass die verwendeten Herkünfte eine hohe genetische Variabilität aufweisen (RUETZ *et al.*, 1998). Vor diesem Hintergrund ist die von RENNENBERG *et al.* (2004) gegebene Empfehlung, beim Buchenanbau künftig bevorzugt auf Ökotypen aus dem Bereich der südlichen Verbreitungsgrenze der Buche zurückzugreifen, als waghalsig, wenn nicht gar als fahrlässig einzuordnen. Hier soll nur auf das Problem der Winter- und Spätfrostresistenz verwiesen werden (vgl. VIŠNJIĆ und DOHRENBUSCH, 2004). Die genannte Empfehlung verwundert darüber hinaus auch deshalb, weil SCHRAML und RENNENBERG (2000) in einem früheren Beitrag bei Freilanduntersuchungen an heimischen Buchen „Regelmechanismen zur Anpassung an Trockenstress“ feststellten, die „in verschiedenen Ökotypen unterschiedlich stark ausgeprägt sind“. Es wäre fatal, die große Variabilität innerhalb und zwischen heimischen und örtlich erprobten Ökotypen insbesondere im Zuge der natürlichen Verjüngung von Buchenbeständen nicht für die Anpassung an Klimaveränderungen zu nutzen und stattdessen Herkünfte zu verwenden, von denen unklar ist, an welche Standorts- und Klimakomponenten sie angepasst sind.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass forstpolitische Schlussfolgerungen aus physiologischen Untersuchungen an Waldbäumen standortkundlich begründet und abgesichert sein müssen. Darüber hinaus sind autökologisch gewonnene Einzelbefunde hinsichtlich ihrer ökologischen Relevanz kritisch zu prüfen. Anderenfalls fehlt diesen Schlussfolgerungen neben der Flächenrelevanz auch die Glaubwürdigkeit. Sie verunsichern als auf falschen Voraussetzungen fußende Aussagen öffentliche und private Waldbesitzer. Tatsächlich besteht derzeit keinerlei Anlass, die herrschenden Ansichten über die in zahlreichen standorts- und vegetationskundlichen Arbeiten herausgearbeitete zentrale Rolle der Buche im Waldgefüge Mitteleuropas aufgrund der von RENNENBERG *et al.* (2004) gezogenen Schlussfolgerungen in Frage zu stellen. Wie KÖLLING *et al.* (2005) darlegen, behalten die meisten Aussagen zur Eignung der Buche auch angesichts der prognostizierten Klimaänderung ihre Gültigkeit.

So sehr das Bemühen um die Ableitung praktischer Schlussfolgerungen aus ökophysiologischen Untersuchungen zu begrüßen ist,

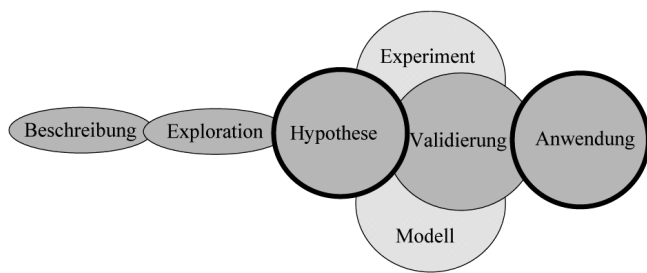


Abb. 2

Erkenntnismodell für die forstliche Forschung.

A model of cognition for forest research.

so problematisch erscheint es, Empfehlungen ohne ausreichende Validierung und kritische Überprüfung daraus abzuleiten und den Praktikern nahezu legen. Dies ist umso bedenklicher, je größer die Flächenrelevanz der Empfehlungen an die forstliche Praxis ist. Gerade in diesen Fällen ist es von besonderer Bedeutung, alle Komponenten des in *Abbildung 2* skizzierten Erkenntnismodells hinreichend zu berücksichtigen. Hierbei gilt es, eine Hypothese durch geeignete Untersuchungsansätze umfassend zu testen und auf Experimenten aufbauende Modelle anhand unabhängiger Daten ausreichend zu validieren, bevor weitreichende Empfehlungen für die Praxis abgegeben werden.

Summary

Title of the paper: *Future suitability of beech (Fagus sylvatica L.) in Central Europe: Critical remarks concerning a paper of RENNENBERG et al. (2004).*

The presented paper criticises a recent review of RENNENBERG and coauthors (2004) in which the suitability of European beech (*Fagus sylvatica L.*) for silviculture in central Europe is questioned against the background of climate change. The criticism is based on the fact that RENNENBERG *et al.* (2004) transferred the results of short-term case studies to the landscape level without careful evaluation and consideration of synecological aspects. In addition it is criticised that RENNENBERG *et al.* (2004) have not taken into account that the response of plants to environmental factors in experiments does not necessarily mean that these factors are of ecological relevance. Based on the discussion of the interpretations given by RENNENBERG *et al.* (2004), results of dendroecological studies (see *Figure 1*) and existing literature on the subject it is concluded in contrast to RENNENBERG *et al.* (2004) that the targeted percentage of beech in southern Germany of about 30% is appropriate. As beech is assigned to sites with sufficient water supply it is assumed that beech will grow there satisfactorily also under the expected conditions of climate change. In all cases where silvicultural decisions concern long periods and large areas a careful examination and evaluation of case studies and autecological experiments is strongly recommended. Moreover, such decisions require all components (description, exploration, hypothesization, conduction of experiments, derivation and validation of models, and finally recommendation and/or application) of forest research cognition (see *Figure 2*).

Résumé

Titre de l'article: *A propos de l'avenir du hêtre (Fagus sylvatica L.) en Europe centrale: remarques critiques portant sur l'article de RENNENBERG et collaborateurs (2004).*

Dans un article paru dans ce périodique en 2004 RENNENBERG et les co-auteurs mettaient fondamentalement en question, en raison

du changement du climat, le rôle que pourrait jouer à l'avenir le hêtre, tout particulièrement lorsqu'il s'agit de la transformation de peuplements puis d'épicéa. Dans le présente contribution on a présenté des recherches menées à ce sujet et analysé, de manière critique, les conclusions à en tirer. Il est apparu ainsi que RENNENBERG et ses collaborateurs ont appliqué à une région entière les résultats d'études particulières portant sur des périodes relativement courtes et insuffisamment vérifiées; par ailleurs ils n'ont pas pris en considération le classement du point de vue synécologique des résultats autoécologiques expérimentalement trouvés. De surcroît on a montré pourquoi on ne pouvait présumer, sans précautions, en partant des effets, prouvés expérimentalement, de certains facteurs de leur efficacité réelle dans le complexe synécologique. Sur la base d'une évaluation critique des résultats communiqués par RENNENBERG et collaborateurs (2004) et d'une prise en condiration de la bibliographie disponible en la matière on peut admettre que la part prévue sur le long terme pour le hêtre en Allemagne du sud est tout à fait judicieuse, et cela pour de multiples raisons. Puisque la planification forestière à long terme prévoit de créer ou de maintenir des peuplements où l'essence dominante est le hêtre, tout particulièrement sur les stations bien approvisionnées en eau, ces appréciations valent également pour les conséquences attendues des modifications du climat.

J. M.

Literatur

- AMMER, CH.: Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Shaker Verlag, Aachen, 2000
- AMMER, CH.: Untersuchungen zur Raumbesetzung junger Buchen und Fichten. Freiburger Forstliche Forschung, im Druck, 2004
- BARTELS, H., HOFIUS, K., KRAHE, A., KATZENBERGER, B. und WEBER, H.: Klima und Wasserwirtschaft. Promet **30**, 169–180, 2004
- BECHSTEIN, J. M.: Forstbotanik oder vollständige Naturgeschichte der deutschen Holzpflanzen und einiger fremden. 2. Aufl. Henning'sche Buchhandlung, Erfurt, 1815
- BIEDERBICK, K.-H.: Untersuchungen zur reliefbedingten Variation von Vegetation und Standort. Diss. Bot., 176, 1991
- BONN, S.: Konkurrenzdynamik in Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen durch Umweltveränderungen. Allg. Forst- und Jagdzeitung **171**, 81–88, 2000
- BRUGGER, M.: Langzeitliche Entwicklung von Lufttemperatur und Niederschlag als forstmeteorologische Kenngrößen in Baden-Württemberg. Unveröffentl. Diplomarbeit, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, 2002
- CONNELL, J. H.: Apparent versus 'real' competition in plants. In: GRACE, J. and TILMAN, D.: Apparent versus 'real' competition in plants. Academic press, San Diego, New York, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto, 9–25, 1990
- DIAMOND, J. M.: Laboratory, field and natural experiments. Nature **304**, 586–587, 1983
- DITTMAR, C. und ELLING, W.: Jahrringbreite von Fichte und Buche in Abhängigkeit von Witterung und Höhenlage. Forstwissenschaftliches Centralblatt **118**, 251–270, 1999
- DITTMAR, C., ZECH, W. und ELLING, W.: 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, 2003
- DÖBBELER, H. und SPELLMANN, H.: Methodological approach to simulate and evaluate silvicultural treatments under climate change. Forstwissenschaftliches Centralblatt **121**, Supplement 1, 52–69, 2002
- EGGER, J.: Regionale Klimamodellierung: Erfolge und Probleme. In: Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Klimawandel im 20. und 21. Jahrhundert – welche Rolle spielen Kohlendioxid, Wasser und Treibhausgase wirklich? Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Band 28, im Druck, 2005
- ELLENBERG, H.: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 5. Auflage, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1996
- ELLENBERG, H., MAYER, R. und SCHAUERMANN, J. (Hrsg.): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojektes 1966–1986. Ulmer-Verlag, Stuttgart, 1986
- ELLING, W. und DITTMAR, C.: Neuartige Zuwachsdpressionen bei Buchen. Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald **58**: 42–45, 2003.
- FELBERMEIER, B.: Der Einfluss von Klimaänderungen auf die Arealen von Baumarten. Methodenstudie und regionale Abschätzung für die Rotbuche (*Fagus sylvatica L.*) in Bayern. Forstliche Forschungsberichte München, Nr. **134**, 1993
- FELBERMEIER, B.: Die klimatische Belastbarkeit der Buche. Forstwissenschaftliches Centralblatt **113**, 152–174, 1994

- FELBERMEIER, B.: *Fagus sylvatica*. In: CAB International Forestry Compendium – Global Module, Wallingford, Oxon, CD-ROM, 2000
- FELBERMEIER, B. und MOSANDL, R.: *Fagus sylvatica* LINNE. In: SCHÜTT, P., WEISGERBER, H., SCHUCK, H.-J., LANG, U. und ROLOFF, A.: Enzyklopädie der Holzgewächse. 27. Ergänzungslieferung, ecomed-Verlag, Landsberg am Lech, 1–20, 2002.
- FINNBERG, S. und GRIMM, M.: Untersuchungen zur Schädigung von Traubeneichen und Rotbuchen im Forstamt Neustadt/Aisch. Unveröffentl. Diplomarbeit, Fachbereich Forstwirtschaft, Fachhochschule Weihenstephan, 1992
- GOLDBERG, D. E.: Components of resource competition in plant communities. In: GRACE, J. B. und TILMAN, D.: Components of resource competition in plant communities. Academic Press, San Diego, New York, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto, 27–49, 1990
- HARRER, E.: Wachstumstrends der Buche in Bayern. Untersuchungen zur Auswirkung der Bestandesbehandlung auf das Wachstum der Buche. Unveröffentl. Abschlussbericht zum Kuratoriumsprojekt W33, 2004
- HERBST, M. und HÖRMANN, G.: Predicting effects of temperature increase on the water balance of beech forest – an application of the 'Kausha' model. *Climate Change* **40**, 683–698, 1998
- HEINRICH, D. und HERGT, M.: dtv-atlas zur Ökologie. 2. Auflage. Deutscher Taschenbuch Verlag, München, 1991
- HUNTLEY, B., BARTLEIN, P. J. und PRENTICE, I. C.: Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography* **16**, 551–560, 1989
- KLEINSCHMIT, J. und SVOLBA, J.: Ergebnisse der Buchenherkunftsversuche von Krahl-Urban. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald* **51**, 780–782
- KNOKE, T.: Die Begründung von Mischbeständen – eine Möglichkeit zur Minderung von Risiko? In: Deutscher Forstverein e.V.: Forstwirtschaft im Dialog ... gemeinsam die Zukunft gestalten! Kongressbericht der 61. Tagung des Deutschen Forstvereins, Mainz, 344–354, 2003
- KNOKE, T., STIMM, B., AMMER, CH. und MOOG, M.: Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution to an ecological concept. *Forest Ecology and Management*, im Druck, 2005
- KÖLLING, CH., WALENTOWSKI, H. und BORCHERT, H.: Die Buche: Eine Waldbaumart mit grandioser Vergangenheit und sicherer Zukunft in Mitteleuropa. *Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald*, im Druck, 2005
- KOZOVITS, A. R.: Competitiveness of young beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) trees under ambient and elevated CO₂ and O₃ regimes. Dissertation, Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt, TU München, 2003
- LEUSCHNER, C.: Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber. D. Reinh. Tüxen-Gesellschaft* **10**, 5–18, 1998
- LEUSCHNER, C., BACKES, K., HERTEL, D., SCHMITT, U., SCHIPKA, F. und TERBORG, O.: Wasserstreß-Antwort auf Blatt-, Wurzel- und Stammebene von Rotbuchen und Traubeneichen in einem Altholz-Mischbestand in NW-Deutschland. *EcoSys Suppl.-Band* **20**, 11–27, 1997
- LEUSCHNER, C., BACKES, K., HERTEL, D., SCHMITT, U., TERBORG, O. und RUNGE, M.: Drought responses of leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management* **149**, 33–46, 2001
- LEUSCHNER, C., RODE, M. W. und HEINKEN, T.: Gibt es eine Nährstoffmangelgrenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland? *Flora* **188**, 239–249, 1993
- LÜPKE, B. VON: Risikominderung durch Mischwälder und naturnahen Waldbau – ein Spannungsfeld. *Forstarchiv* **75**, 43–50, 2004
- MADSEN, P.: Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scandinavian Journal of Forest Research* **9**, 316–322, 1994
- MENZEL, A. und FABIAN, P.: Growing season extended in Europe. *Nature* **397**, 659, 1999
- MENZEL, A. und FABIAN, P.: Veränderungen der forstlichen Vegetationszeit in den letzten Jahrzehnten in Deutschland. *Beiträge zu Forstwirtschaft und Landschaftsökologie* **35**, 188–191, 2001
- MEYER, P., UNKRIG, W. und GRIESE, F.: Dynamik der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Forst und Holz* **55**: 470–477, 2000
- MOOSMAYER, H.-U.: Langfristige regionale Waldbauplanung in Baden-Württemberg. *Schriftenreihe der Landesforstverwaltung* Band 81, 2002
- OTTO, H.-J.: Waldökologie. Eugen Ulmer, Stuttgart, 1994
- OTTO, H.-J.: Antriebskräfte natürlicher Buchenwalddynamik in Europa. *Forst und Holz* **57**, 649–653, 2002
- PARMESAN, C., GAINES, S., GONZALEZ, L., KAUFMAN, D. M., KINGSOLVER, J., PETERSON, A. T. und SAGARIN, R.: Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos* **108**, 58–75, 2005
- PAUL, T.: Die Vegetation in Kalkbuchenwäldern in Abhängigkeit von Standort und forstlicher Nutzung. – <http://www.freidok.uni-freiburg.de/volltexte/1140>, 2003
- PETERS, R.: Beech forests. *Geobotany* **24**, Kluwer, Dordrecht, 1997.
- PFEIL, W.: Das forstliche Verhalten der deutschen Waldbäume und ihre Erziehung. 3. abermals verb und verm. Aufl., Verlag von Veit u. Comp., Berlin, 1894
- PRETZSCH, H. und ĎURSKÝ, J.: Growth reaktion of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to possible climatic changes in Germany. A sensitivity study. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **121**, Supplement 1, 145–154, 2002
- REIF, A., KNOERZER, D., COCH, T. und SUCHANT, R.: Landschaftspflege in verschiedenen Lebensräumen. XIII-7.1 Wald. – In: KONOLD, W., BÖCKER, R. und HAMPICKE, U. (Hrsg.): Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. 4. Ergänzungslieferung 3/01. Ecomed-Verlag, Landsberg, 2001.
- RENNENBERG, H., SEILER, W., MATYSSEK, R., GESSLER, A. und KREUZWIESER, J.: Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **175**, 210–224, 2004
- ROHMEDER, E.: Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 1972
- RUETZ, W. F., FRANKE, A. und STIMM, B.: Der Süddeutsche Weißtannen (*Abies alba* Mill.) – Provenienzversuch. Jugendentwicklung auf den Versuchsfeldern. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **169**, 116–126, 1998
- SAYER, U.: Die Ökologie der Flaumeiche (*Quercus pubescens* Willd.) und ihrer Hybriden auf Kalkstandorten an ihrer nördlichen Arealgrenze. Diss. Botanicæ, J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 2000
- SCHIPKA, F.: Blattwasserzustand und Wasserumsatz von vier Buchenwäldern entlang eines Niederschlagsgradienten in Mitteldeutschland. Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen, 2002
- SCHRAML, C. und RENNENBERG, H.: Sensitivität von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) gegenüber Trockenstreß. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **119**, 51–61, 2000
- SCHRAUDER, M. und REITHMEIER, S.: Wachstumsverhalten von *Quercus petraea* L. und *Fagus sylvatica* L. auf warm-trockenem Standort im Wuchsbezirk südliche Fränkische Platte. Unveröffentl. Diplomarbeit, Fachbereich Wald und Forstwirtschaft, Fachhochschule Weihenstephan, 2002
- SCHULZE, E.-D.: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora* **159**, 177–232, 1970
- STRAUSSBERGER, R.: Buchen-Naturwaldreservate – Perlen im Oberpfälzer Wald. In: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft: Naturwaldreservate in Bayern; Pilze, Vögel, Buchenwald. *Berichte der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft*, Heft **43**, 47–77, 2004
- THOMASIU, H.: Sukzession, Produktivität und Stabilität natürlicher und künstlicher Waldökosysteme. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung* **28**, 3–21, 1988
- VIŠNJIĆ, Č. und DOHRENBUSCH, A.: Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **175**, 101–108, 2004.
- WAGNER, S.: Möglichkeiten und Beschränkungen eines funktionsorientierten Waldbaus. *Forst und Holz* **59**, 105–111, 2004
- WILMANN, O. und BOGENRIEDER, A.: Zur Nachweisbarkeit und Interpretation von Vegetationsveränderungen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **16**, 35–44, 1987