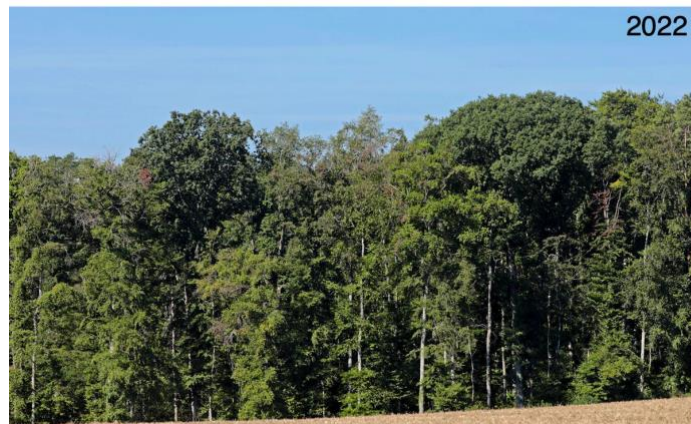


Wald- und Holzforschungsförderung Schweiz (WHFF-CH)

Projekt Nr. 2019.15

Dürre & Buche: Auswirkungen der Sommerdürre 2018 auf die Buche auf der Alpennordseite

Schlussbericht



31. Oktober 2022

Thomas Wohlgemuth, Esther R. Frei

Projektleitung: T. Wohlgemuth, Eidg. Forschungsanstalt WSL, 8903 Birmensdorf

thomas.wohlgemuth@wsl.ch

Impressum

Projektleitung

Thomas Wohlgemuth, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Forschungseinheit Walddynamik
Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, thomas.wohlgemuth@wsl.ch, Tel. 044 739 2317

Projektkoordination

Esther Frei, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Forschungseinheit Walddynamik

Projektmitarbeit

Esther R. Frei (Projektkoordination), Andreas Rigling (Stv. Projektleitung), Stefan Klesse, Céline Aymon, Sabine Braun, Vivianne Dubach, Michael Eisenring, Arthur Gessler, Christian Ginzler, Martin M. Gossner, Frank Hagedorn, Tim Hebach, Martin Kistler, Roger Köchli, Leo Loprieno, Katrin Meusburger, Maurice Moor, Anna Neycken, Daniel Pock, Valentin Queloz, Eva Samblás Vives, Raphael Siegrist, Silas Strebel, Ide Uitentuis, Anne Verstege, Yann Vitasse, Georg von Arx, Tobias von Arx, Marco Walser, Ulrich Wasem, Janosh Werlen

Zusammenarbeit

Bund und kantonale Forstämter

BAFU Abt. Wald	Christoph Dürri
Kanton Aargau	Alain Morier
Kanton Basel	Ueli Meier
Kanton Jura	Mélanie Oriet
Kanton Schaffhausen	Bruno Schmid
Kanton Solothurn	Rolf Manser, Samuel Scheibler, Lea Jost
Kanton Zürich	Koni Noetzli

Institute

IAP Witterswil	Sabine Braun
CABI	Marc Kenis, Lukas Seehausen
ETHZ	Mathieu Lévesque, Anna Neycken

Projektfinanzierung

Wald- und Holzforschungsförderung Schweiz (WHFF-CH)
Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf

Autoren des Schlussberichts

Thomas Wohlgemuth, Esther R. Frei

ZUSAMMENFASSUNG	4
EINLEITUNG UND ÜBERSICHT.....	5
SYNTHESE: BUCHEN MIT FRÜHZEITIGER LAUBVERFÄRBUNG NEIGEN ZUM ABSTERBEN IN DEN FOLGEJAHREN	7
DIE SOMMERDÜRRE 2018 UND IHRE AUSWIRKUNGEN AUF BUCHENWÄLDER	7
MEHRJÄHRIGES MONITORING VON BETROFFENEN BUCHEN	7
STARKE KRONENSCHÄDEN BEI BUCHEN	8
WIE SIEHT DIE ZUKUNFT DER BUCHE AUS?	8
MODUL 1: BUCHENSTERBEN NACH VORZEITIGER LAUBVERFÄRBUNG WÄHREND DER SOMMERDÜRRE 2018 IN DER NORDSCHWEIZ	10
ZUSAMMENFASSUNG.....	10
EINLEITUNG	10
MATERIAL UND METHODEN	12
<i>Untersuchungsgebiet und Baumauswahl</i>	<i>12</i>
<i>Monitoring des Kronenzustands und weiterer Bauparameter.....</i>	<i>14</i>
<i>Klima- und Bestandesparameter</i>	<i>15</i>
<i>Datenanalyse</i>	<i>15</i>
ERGEBNISSE	17
<i>Baummortalität</i>	<i>17</i>
<i>Kronenmortalität</i>	<i>19</i>
<i>Sekundärschäden</i>	<i>20</i>
DISKUSSION	21
<i>Trockenheitsbedingte Mortalität</i>	<i>22</i>
<i>Vorzeitige Laubverfärbung als Indikator für trockenheitsbedingte Schäden.....</i>	<i>23</i>
<i>Regionale und lokale Ursachen von Dürreschäden.....</i>	<i>24</i>
SCHLUSSFOLGERUNGEN	25
DANK	25
MODUL 2: LANGFRISTIGE BODENWASSER-LIMITIERUNG UND WUCHSSTÄRKE BESTIMMEN DIE KLEINRÄUMIGE VARIABILITÄT VON TROCKENHEITSBEDINGTEN KRONENSCHÄDEN BEI DER BUCHE	26
ZUSAMMENFASSUNG.....	26
EINLEITUNG	26
MATERIAL UND METHODEN	28
<i>Untersuchungsgebiet</i>	<i>28</i>
<i>Umweltdaten auf Bestandesebene.....</i>	<i>29</i>
<i>Daten auf Baumebene</i>	<i>30</i>
<i>Statistische Analyse.....</i>	<i>31</i>
ERGEBNISSE	33
<i>Bestandes- und Baumwachstumsmerkmale</i>	<i>33</i>
<i>Klimatische Treiber des Buchenwachstums in der Ajoie</i>	<i>34</i>
<i>Generalisierte lineare Modelle der individuellen Baumkronenschäden.....</i>	<i>35</i>
<i>Hauptkomponentenanalyse.....</i>	<i>36</i>
DISKUSSION	37
<i>Grössere Klimaempfindlichkeit des Durchmesserzuwachses an Standorten mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit</i>	<i>37</i>
<i>Grössere Kronenschäden an Standorten mit geringerer Bodenwasserspeicherkapazität und höherer Klimasensitivität.....</i>	<i>38</i>
<i>Grössere Kronenschäden bei kleineren, langsamer wachsenden Bäumen</i>	<i>38</i>
<i>Implikationen für die Zukunft der Buche in Mitteleuropa.....</i>	<i>39</i>
SCHLUSSFOLGERUNGEN	39
DANK	40
LITERATUR	41
PRODUKTE DES PROJEKTS «DÜRRE & BUCHE».....	50
ARBEITS- UND LOHNAUFWAND 2020–2022	51
ANHANG: BEREITS ERSCHIENENE PUBLIKATIONEN	52

Zusammenfassung

Ausgangspunkt für die vorliegende Studie «Dürre & Buche: Auswirkungen der Sommerdürre 2018 auf die Buche auf der Alpennordseite» war das von der WSL finanzierte «1000-Buchen-Projekt», in dessen Rahmen die Auswirkungen der vorzeitigen Blattverfärbung und des frühzeitigen Laubfalls von Buchen in den drei Regionen Baselland, Bremgarten/Affoltern (Kantone AG, ZH) und Schaffhausen auf die Vitalität der betroffenen Bäume dokumentiert und analysiert wurden (Wohlgemuth et al 2020, Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen). Das Monitoring der knapp 1000 Buchenindividuen wurde in einem Teil der vorliegenden Studie um zwei Jahre verlängert (Modul 1). Ein zweiter Teil (Modul 2) bestand aus einer detaillierten Untersuchung in der Ajoie (Kanton JU), wo die Schäden in vielen Buchenbeständen bereits 2018 und 2019 ein ausserordentlich grosses Ausmass von bis zu 80% Mortalität annahmen. Hier wurden in neun Beständen mit verschiedenen starken Trockenschäden Jahrringkerne an Buchen entnommen, um den Zusammenhang zwischen den Jahrringbreiten (als Indikator für witterungsbedingten Zuwachs über viele Jahre) einerseits und der verfügbaren Wasserkapazität des Bodens und der Wuchsstärke der Bäume andererseits zu untersuchen.

Die zentrale Frage für beide Module lautete: Auf welchen Standorten ist in Zukunft mit neuartigem oder erneutem Absterben von Buchen-Altbäumen zu rechnen.

Die Fortführung des «1000-Buchen-Projekts» machte deutlich, dass Buchen auf trockenen Böden in Gebieten mit klimatischer Trockenheit, insbesondere in den untersuchten Beständen in den Kantonen Baselland und Schaffhausen am stärksten von den Folgen der 2018er-Trockenheit betroffen waren. Dort sind sowohl eine vorzeitige Laubverfärbung als auch frühzeitiger Laubfall als ein Indiz für eine Schwächung der Buchen zu betrachten. Von den Bäumen mit diesen Anzeichen starben bis 2021 in Schaffhausen 10% und im Baselbiet 7% ab. Diese Prozentzahlen sind als konservativ zu werten, da weitere 20% der Bäume der Stichprobe aus Sicherheitsgründen vorzeitig gefällt wurden, darunter auch stark geschädigte). In der Region Bremgarten/Affoltern (AG/ZH) war der Anteil mit 2% deutlich geringer. Die Kronenmortalität erreichte 2020 ein Maximum von im Mittel 30% in Schaffhausen. Das nasse 2020 führte im Folgejahr 2021 zu sattem Grün und zu einer geringeren Kronenmortalität, bedingt durch die Neubildung von Klebästen. Bäume mit starker Kronenmortalität wiesen 2021 auch am meisten Bohrlöcher durch Borkenkäfer auf. Ein Jahr nach der Trockenheit 2018 kulminierte der Anteil von Bäumen mit Schleimfluss am Stamm auf einen Prozentwert von 22%. In den zwei folgenden Jahren nahm Schleimfluss generell ab.

Die Untersuchung von neun Waldbeständen in der Ajoie zeigte, dass Buchenbestände auf flachgründigen Böden und innerhalb der Bestände konkurrenzschwache Buchen mit geringerer Wuchsstärke grössere Schäden aufwiesen als solche Buchenbestände auf gut mit Wasser versorgten Böden und im Bestand dominante Buchen mit grosser Wuchsstärke.

Aus den Ergebnissen dieses Projektes schliessen wir, dass die Buche auf flachgründigen Böden mit begrenzter Wasserspeicherkapazität in Zukunft wahrscheinlich weniger gut mit extremen Trockenperioden im Rahmen des Klimawandels zurechtkommen wird. Regionen mit wiederholt negativer Niederschlagsbilanz im Sommer sind davon besonders betroffen, ebenso flachgründige Böden in klimatisch günstigen Buchenlagen. Kleinräumliche Unterschiede, hervorgerufen durch die Topographie und edaphische Unterschiede können zu den Mustern führen, die wir im Feld angetroffen haben: stark geschädigte Buchen in unmittelbarer Nähe von beinahe unversehrten Bäumen.



Einleitung und Übersicht

Die Sommertrockenheit von 2018 war auf der Alpennordseite die längste und extremste Dürreperiode ohne Niederschläge seit Beginn der systematischen Wetteraufzeichnungen im Jahr 1864. Während der heissesten Phase dieser Dürre im Juli und August setzte in den trockensten Regionen der Schweiz bei der Buche und anderen Laubbaumarten eine verfrühte Laubverfärbung ein, die teilweise zu vorzeitigem Laubfall führte. Im Folgejahr 2019 zeichnete sich das Ausmass der Dürreschäden insbesondere in den Kantonen Jura (Ajoie), Solothurn, Baselland und Schaffhausen deutlich ab, wo lokal Buchenbestände mit Baummortalitäten von 50 % bis 80 % bekannt wurden.

Da aufgrund des Klimawandels zu erwarten ist, dass ausgeprägte Trockenperioden wie jene im Jahr 2018 künftig häufiger auftreten werden (CH2018, Imfeld et al 2022), stellt sich zunehmend die Frage, welche Standorte in der Schweiz in einigen Jahrzehnten noch für die Buche geeignet sein werden bzw. auf welchen Standorten mit gravierenden Ausfällen gerechnet werden muss. Während die Buche bisher als ziemlich klimapersistente betrachtet wurde, stellen sowohl die höhere Frequenz als auch die grössere Dauer der Dürren die Eignung der Buche in tieferen Lagen zunehmend in Frage.

Projektfragen

Angesichts dieser Problematik stellten sich zwei bislang wissenschaftlich nicht geklärte Fragen, die auch für die Forstpraxis von hoher Relevanz sind:

1. Wie entwickeln sich Buchen, bei denen vorzeitiger Laubfall im Sommer 2018 auf mögliche Trockenheitsschäden hinwies, mittelfristig über mehrere Jahre? Daraus abgeleitet:
 - Verschlechtert sich der Kronenzustand als Indikator für die Baumvitalität kontinuierlich oder ist nach einigen Jahren eine Erholung zu beobachten?
 - Welche Umweltfaktoren (insbesondere Klima, Boden, Bestand, Baumgrösse) beeinflussen den Trockenheitsstress bei der Buche?
 - Gibt es Standorte, auf denen damit gerechnet werden muss, dass die Buche wiederholte Dürrephasen in Zukunft nicht mehr erträgt und daher dort ausfallen wird?
2. Gibt es bei der Buche einen Zusammenhang zwischen Trockenheitsschäden und Wachstumsmustern in der Vergangenheit? Das heisst, war das Wachstum der trockenheitsgeschädigten Bäume schon über mehrere Jahre durch prädisponierende Einflüsse geschwächt?

Das bereits 2018 begonnene und von der WSL finanzierte «1000-Buchen-Projekt» befasste sich mit der ersten Frage anhand eines zweijährigen Monitorings von rund 1000 Buchen mit vorzeitigem bzw. normalem Laubfall im Dürresommer 2018. Die ersten Ergebnisse zur Entwicklung des Kronenzustands und zu sekundären Schäden wie Pathogen- und Insektenbefall wurden 2020 in der *Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen* publiziert (Wohlgemuth et al. 2020). Sie waren der Ausgangspunkt für das vorliegende Projekt DÜRRE & BUCHE. Hierzu wurden zwei Module definiert:

M1 Mittelfristige Beobachtung und Beprobung von Buchen aus dem 1000-Buchen-Projekt

M2 Dendroökologische Untersuchungen an ausgewählten Buchenbeständen

Feldarbeiten

Im Rahmen von *Modul 1* wurde in den Sommern 2020 und 2021 der Kronenzustand und der Pathogenbefall der Bäume aus dem 1000-Buchen-Projekt erneut erhoben. Dabei wurde die gleiche Methodik angewendet wie bei der Erhebung im Rahmen des Vorläuferprojekts im Jahr 2019. Diese Bäume befanden sich in den drei Regionen Baselland, Schaffhausen und Zürich/Aargau. Des Weiteren wurden in jedem Untersuchungsbestand verschiedene Bestandesparameter aufgenommen und noch fehlende Bodenproben gesammelt. Unter anderem wurde für jeden Studienbaum der Konkurrenzindex (CI) bestimmt, wofür Abstand und Durchmesser aller Nachbarbäume in einem Umkreis von zehn Metern gemessen wurden. Im Herbst 2021 wurden zudem von jeder der rund 1000 Buchen zwei Bohrkern für

weitere dendroökologische Untersuchungen entnommen. Die Auswertung dieser Bohrkerne wird ausserhalb des hier dokumentierten Projekts stattfinden.

Im *Modul 2* wurden im Sommer 2020 und 2021 in neun Buchenbeständen in der Ajoie (Kanton Jura), die unterschiedlich stark von der Sommerdürre 2018 betroffen waren, der Kronenzustand von knapp 200 Buchen beurteilt. Dabei wurde die gleiche Methodik wie in Modul 1 angewendet. Von diesen Buchen wurden jeweils zwei Bohrkerne entnommen und im Rahmen dieses Projekts dendroökologisch untersucht.

Publikation und Umsetzung der Resultate

Die Ergebnisse von Modul 1 (mittelfristige Beobachtung der «1000 Buchen») wurden im internationalen, wissenschaftlichen Journal *Plant Biology* als Beitrag zu einem Special Issue über «*Impacts of Global Change Type Droughts on Forests*» veröffentlicht (Frei et al 2022). Die Erkenntnisse aus dem Modul 2 (Dendroökologische Untersuchungen an ausgewählten Buchenbeständen) wurden im internationalen, wissenschaftlichen Journal *Science of the Total Environment* publiziert (Klesse et al 2022). Die Resultate beider Module wurden zudem in der Fachzeitschrift «Wald und Holz» / «La Forêt» auf wenigen Seiten dargestellt. Publikationen zu spezifischen Themen wie den Veränderungen bei primären und sekundären Blatinhaltsstoffen oder dem Pathogenbefall der trockenheitsbetroffenen Buchen werden derzeit erarbeitet. Des Weiteren wurde kürzlich mit der Erarbeitung einer Synthesepublikation begonnen, in der die Ergebnisse der verschiedenen an der WSL zu den Auswirkungen von Dürre auf Waldbäume durchgeführten Studien zusammengefasst werden. Der vorliegende Abschlussbericht besteht aus leicht gekürzten, deutschen Versionen der beiden veröffentlichten wissenschaftlichen Publikationen.

Das Projektteam beabsichtigt, die Forstpraxis über die Studienergebnisse zu informieren, damit diese entsprechenden Schlussfolgerungen für ihre Arbeit ziehen kann. In Ergänzung zu den Umsetzungspublikationen wurde deshalb am 17. Mai 2022 in der Ajoie eine ganztägige Praxistransfer-Veranstaltung durchgeführt, bei der die Projektergebnisse Vertreterinnen und Vertretern des BAFU, des Forstamts des Kantons Jura und den Försterinnen und Förstern aus dem Kanton Jura präsentiert wurden. Der Anlass ermöglichte auch einen Austausch über mögliche Folgerungen für die Forstpraxis. Ein weiterer Austausch mit Förstern im Kanton Schaffhausen ist vorgesehen. Für das nächste Jahr ist geplant, die Projektergebnisse an einem Montagskolloquium der ETH Zürich zum Thema «Wie sieht die Zukunft der Buche aus» am 9. Januar 2023 und am SwissForestLab-Dialog zum Thema «Umgang mit bedrohten Hauptbaumarten» am 29. Juni 2023 einem grösseren Kreis von Interessierten vorzustellen.

Synthese

Buchen mit frühzeitiger Laubverfärbung neigen zum Absterben in den Folgejahren

Thomas Wohlgemuth & Esther R. Frei

Die Sommerdürre 2018 und ihre Auswirkungen auf Buchenwälder

Das Jahr 2018 war in weiten Teilen der Schweiz zwischen April und August das trockenste Jahr seit Messbeginn in der Mitte des 19. Jahrhunderts – vergleichbar nur mit 2003 und 1947. In den östlichen Regionen der Alpennordseite fiel in diesem Zeitraum im Vergleich zum langjährigen Mittel nur etwa die Hälfte des Niederschlags. Im Westen und im Süden war die Trockenheit weniger stark ausgeprägt. Die Dürreperiode ging mit hohen Temperaturen einher: In ganz Europa war es von April bis Juli rund 1,5 °C wärmer als 2016, dem bis dahin wärmsten der letzten 100 Jahre. Auch in der Schweiz war das Sommerhalbjahr das wärmste seit Messbeginn vor rund 150 Jahren. Die Mitteltemperaturen übertrafen sogar jene der Hitzewelle 2003 um 0,2 °C (MeteoSchweiz 2018).

Während des besonders heissen Dürresommers 2018 wurde bei mehreren Laubbaumarten in Mitteleuropa wie Buche, Birke, Eiche und Ahorn eine weit verbreitete frühzeitige Verfärbung der Blätter beobachtet. Ab Mitte Juli begann sich, insbesondere auch bei der bis dahin als relativ trockenheitsresistent betrachteten Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), das Laub zu verfärben, und teilweise warfen die Bäume frühzeitig ihre Blätter ab. Von diesem Extremereignis stark betroffenen waren in der Schweiz vor allem die Tieflagen im zentralen und östlichen Jura, im Zürcher Unter- und Weinland, im Kanton Schaffhausen sowie im Gebiet von Linth bis Seez. Bezüglich der Kronenschäden gab es aber grosse Unterschiede zwischen benachbarten Beständen. Angesichts des flächig auftretenden Phänomens des frühen Laubfalls stellte sich die Frage, ob die betroffenen Buchen im folgenden Jahr unbeschadet wieder austreiben oder ob der Abwurf des Laubs ein langsames Absterben zur Folge haben könnte. Zwei Thesen standen dabei zur Diskussion:

- a) Mit frühzeitigem Laubfall schützen sich Buchen gegen übermässige Transpiration, wodurch die Dürre ohne grössere Schäden überstanden werden kann;
- b) der frühzeitige Laubfall stellt ein Schwächesymptom dar, das mit dem teilweisen oder vollständigen Unterbruch der Wasserzufuhr in Zweigen und Ästen einhergeht und in der Folge zu grösseren Absterbeprozessen führt, die zunächst die Krone, dann aber auch den ganzen Baum betreffen. Insbesondere wurden Faktoren zu gesucht, die die Unterschiede im Ausmass der Kronenschäden zwischen benachbarten Beständen und zwischen einzelnen Bäumen innerhalb von Beständen erklären können.

Mehrjähriges Monitoring von betroffenen Buchen

Um diese Thesen zu testen, hat ein WSL-Team im Sommer 2018 mit der langfristigen Beobachtung von rund 1000 Buchen in der Nordschweiz begonnen. Über vier Jahre hinweg – von 2018 bis 2021 – wurde die Entwicklung ausgewählter Einzelbäume detailliert verfolgt (Fortsetzung des 1000-Buchen-Projekts im Modul 1). Für die Studie wurden ausgewachsene Buchen in den drei Regionen Baselland (inklusive dem stark betroffenen Hardwald), Schaffhausen und Knonaueramt (Kanton Zürich) / Bremgarten (Kanton Aargau) in Höhenlagen von 270 bis 820 Metern über Meer untersucht. Im August und September 2018 wurden 824 lebende Buchen mit vorzeitiger Laubverfärbung und teilweise frühzeitigem Laubfall ausgewählt. Als Vergleich dienten 139 in der Nähe stehende Buchen mit grünen Blättern, die das Laub zum normalen Zeitpunkt im Herbst verloren.

In der Ajoie (Kanton Jura) wurde auf der Basis von Jahrringmessungen untersucht, wie langfristige Wachstumsmuster oder andere potenziellen Einflussfaktoren lokale und regional Unterschiede in den Kronenschäden nach der Dürre 2018 beeinflussen (Modul 2). Dazu wurden in der Region Boncourt-Coeuve-Lugnez in neun Buchenbeständen mit einem Alter von mehr als 100 Jahren knapp 200 Buchen

mit unterschiedlich stark ausgeprägten Kronenschäden untersucht. Neben der Kronenmortalität wurde mittels Bodenprofilen in allen neun Beständen die Grundlagen für die Modellierung der Speicherkapazität des verfügbaren Bodenwassers erhoben. Ausserdem wurden jedem dieser Bäume zwei Bohrkern entnommen, um den Einfluss von Klimaschwankungen auf die Jahrringbreiten zu untersuchen.

Starke Kronenschäden bei Buchen

Die Erhebungen zeigten, dass von den im Jahr 2018 ausgewählten Buchen im Verlaufe von vier Jahren 4,4 % abgestorben sind. Von den Buchen mit vorzeitigem Laubfall starben in der Region Schaffhausen rund 10 %, in der Region Baselland rund 7 % und in der Region Knonaueramt/Bremgarten rund 4 % ab. Buchen, die ihr Laub 2018 zum normalen Zeitpunkt verloren hatten, zeigten deutlich geringere Mortalität; in Baselland waren es 2 %, während in der Region Knonaueramt/Bremgarten 2021 alle beobachteten Bäume überlebten. Zusätzlich zu den toten Bäumen wurden 21 % der beobachteten Buchen im Laufe der Studie gefällt – meist aus Sicherheitsgründen. Im zweiten Jahr nach der Sommerdürre (2020) erreichte der Anteil toter Äste in der Krone einen Höchststand von 25 % des Kronenvolumens. Danach sank der Totastanteil wieder leicht, weil neue Äste, vor allem Klebäste, nachwuchsen. Diese Beobachtung kann als Anzeichen für eine – zumindest vorübergehende – Erholung interpretiert werden. Die Auswertung der verschiedenen Einflussgrössen zeigt, dass Buchen an Standorten mit einem trockeneren Klima, insbesondere die Bäume in Baselland und in der Region Schaffhausen, und solche mit vorzeitigem Laubfall 2018 ausgeprägtere Kronenschäden aufwiesen. Zudem waren grössere Bäume im Mittel stärker geschädigt. Der Anteil Buchen, die Rindenläsionen mit frischem Schleimfluss aufwiesen, erreichte 2019 ein Maximum mit 22,1 % betroffener Stämme. Im Jahr 2021 wurden an 21,5 % der Buchen Bohrlöcher von Borkenkäfern gefunden. Diese beiden sekundären Schädigungen traten ebenfalls häufiger bei Bäumen mit vorzeitiger Laubverfärbung oder vorzeitigem Laubfall auf und gingen oft auch mit höherer Kronenmortalität einher.

Die Korrelation von Wachstumsmustern der Jahrringe mit Standort- und Klimafaktoren zeigt, dass die Kronenschäden in der Ajoie stark von der generellen Bodenwasserverfügbarkeit abhängen: In Beständen auf sehr flachgründigen oder steinigten Böden standen mehr Bäume mit deutlich stärkeren Kronenschäden im Vergleich zu Beständen auf tiefgründigen Böden. Der jährliche Zuwachs aller untersuchten Bestände war sehr stark von der Wasserbilanz des jeweiligen Jahres abhängig. Bei Buchen auf flachgründigen Böden, die für ihr Wachstum auf kurzfristig verfügbares Regenwasser angewiesen sind, variierten die Jahrringe stärker als bei Bäumen auf tiefgründigen Böden, denn an solchen Standorten kann das Regenwasser länger im Boden gespeichert werden. Innerhalb der Bestände waren kleinere und langsamer wachsende Bäume tendenziell stärker geschädigt.

Wie sieht die Zukunft der Buche aus?

Die Untersuchungen zeigen, dass die vorzeitige Laubverfärbung im Dürresommer 2018 bei einer Mehrzahl der untersuchten Buchen ein Schwächesymptom darstellte. Der extreme Wassermangel hat vor allem an Standorten mit trockenem Klima und flachgründigen Böden einen fortschreitenden Schädigungsprozess ausgelöst, der teilweise bis zum Tod des Baums geführt hat (**Abbildung 1**). Oft ging die erhöhte Kronenmortalität der Buche mit Insekten- und Krankheitsbefall einher. Zu welchem Grad dieser Sekundärbefall die Bäume zusätzlich schwächt, konnte in dieser Studie nicht geklärt werden. Die Trockenheit der vergangenen Jahre war für das Wachstum der Buchen in den Tieflagen der Schweiz extrem aussergewöhnlich: Nachdem bereits die Periode 2014–2018 zu den trockensten Phasen der letzten 250 Jahre gehörte, folgten auf die extreme Dürre von 2018 weitere, wenn auch nicht ganz so extreme, Dürren in den zwei Folgejahren. Dass die Buchen dadurch unter verschärftem Trockenheitsstress litten, zeigt der Rückgang der Jahrringbreiten. Die Intensität der klimatischen Trockenheit, also das mehrjährige Niederschlagsdefizit im Sommerhalbjahr, bestimmte den Grad der Schäden auf regionaler Ebene: Im Norden der Schweiz mit geringem mittlerem Jahresniederschlag von 900–1000 mm waren die Schäden grösser als in der Region Knonaueramt/Bremgarten, wo die Jahressummen etwas grösser sind. Überlagert wurde das sommerliche Niederschlagsdefizit durch lokale und kleinräumige Unterschiede bei Boden-, Baum- und Bestandeseigenschaften. Dadurch entstanden kleinräumige Schadensmuster

mit stark geschädigten Buchen auf flachgründigen Böden in der Nachbarschaft von weniger geschädigten Bäumen auf tiefgründigeren Böden. Das Nachwachsen von Teilen der Krone insbesondere durch Klebbäste in den Jahren nach der Dürre deutet auf eine teilweise Erholung der Buche hin. Allerdings ist vorerst noch nicht klar, ob diese nachhaltig oder nur vorübergehend ist. Letztlich könnte sich die Widerstandsfähigkeit der Buchen langfristig durch Anpassung erhöhen. Es bleibt aber abzuwarten, ob die vorgeschädigten Bäume in einer erneuten Trockenheitsphase möglicherweise noch schadensanfälliger sind, wie dies in einer internationalen Studie zur Diskussion gestellt wurde. Die Jahrringanalysen zeigen, dass Bäume, die bereits vor dem Extremsommer 2018 in einer schwächeren sozialen Stellung wuchsen, deutlich schlechter mit der extremen Trockenheit und Hitze zurechtkamen als dominante und daher vitalere Bäume, und dass Buchenbestände auf tiefgründigen Böden genügend Wasserreserven hatten, um gut durch die Trocken- und Hitzeperiode zu kommen. Da im Zuge des Klimawandels mit einem vermehrten Auftreten von Trockenperioden und Hitzewellen zu rechnen ist, muss auf den trockenen Standorten, insbesondere in der niederschlagsärmeren Nordschweiz, langfristig mit einem Rückgang oder Ausfall von Buchen in tieferen Lagen gerechnet werden, die sich von wiederholten Dürren nicht mehr erholen können.



Abbildung 1. Luftaufnahme von dürregeschädigten Buchen im Hardwald bei Basel. Die Aufnahme wurde während der Vegetationsperiode 2019 gemacht. Foto: Christian Kleiber

Modul 1

Buchensterben nach vorzeitiger Laubverfärbung während der Sommerdürre 2018 in der Nordschweiz

Frei, E.R., Gossner, M.M., Vitasse, Y., Queloz, V., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Hagedorn, F., Meusburger, K., Moor, M., Samblás Vives, E., Rigling, A., Uitentuis, I., von Arx, G., Wohlgemuth, T., 2022. European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13469> (aus dem Englischen übersetzt; Originalartikel siehe Appendix)

Zusammenfassung

Während des besonders heissen Dürresommers 2018 wurde bei mehreren Laubbaumarten in Mitteleuropa, insbesondere bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), verbreitet vorzeitiger Laubfall beobachtet. Die Frage stellte sich, ob die Trockenheit zu einem Absterben der betroffenen Bäume führt oder ob sich diese längerfristig erholen können. In der hierzu durchgeführten Studie wurde von 2018 bis 2021 die Kronen- und die Baum mortalität sowie sekundäre Dürreschäden bei 963 Buchen in drei Regionen der Nordschweiz beobachtet, die 2018 entweder eine vorzeitige oder normale Laubverfärbung aufwiesen. Um mögliche Ursachen zu identifizieren, wurden die beobachteten Schäden mit mehreren klima- und standortbezogenen Parametern in Beziehung gesetzt.

Bis 2021 starben 7,2 % Buchen mit vorzeitiger bzw. 1,3 % Buchen mit normaler Laubverfärbung im Jahr 2018. Die mittlere Kronen mortalität bei den überlebenden Bäumen erreichte einen Höchststand von 29,2 % bei Bäumen mit frühzeitiger Laubverfärbung im Sommer 2020 bzw. von 8,1 % bei Bäumen normaler Laubverfärbung im Sommer 2019. Danach zeigten die Bäume erste Anzeichen einer Erholung. Ausgeprägtere Kronenschäden und eine langsamere Erholung zeigten sich bei Buchen, die 2018 eine vorzeitige Laubverfärbung aufwiesen, bei Bäumen, die auf trockeneren Standorten wuchsen, und bei grösseren Bäumen. Der Schleimfluss erreichte 2019 einen Spitzenwert von 24,6 % aller Bäume mit vorzeitiger Laubverfärbung und 2020 von 10,7 % aller Bäume mit normaler Laubverfärbung. Das Auftreten von Borkenkäferlöchern erreichte bei Bäumen mit vorzeitiger bzw. normaler Laubverfärbung im Jahr 2021 Spitzenwerte von 22,8 % bzw. 14,8 %. Beide Sekundärschadenssymptome traten häufiger bei Bäumen auf, die eine höhere Kronen mortalität und/oder vorzeitige Laubverfärbung im Jahr 2018 aufwiesen.

Unsere Ergebnisse zeigen kontextspezifische Unterschiede in der Mortalität und Erholung von Buchen, welche die Bedeutung regionaler und lokaler Klima- und Bodenbedingungen widerspiegeln. Auf trockenen Standorten in der Nordschweiz wird eine angepasste Waldbewirtschaftung zur Erhöhung der Widerstandsfähigkeit der Wälder angesichts der zu erwartenden weiteren Schwächung der Buche immer wichtiger.

Keywords: Baum mortalität; Borkenkäfer; *Fagus sylvatica*; klimatische Wasserbilanz; Kronen mortalität; Schleimfluss

Einleitung

Sommerliche Dürre- und Hitzeperioden beeinträchtigen Ökosysteme weltweit zunehmend (Choat et al 2012; Bastos et al 2020). Heisse oder langanhaltende Dürren können zum Absterben von Bäumen führen (Allen et al 2015; Choat et al 2018), das Waldwachstum und die Kohlenstoffspeicherung beeinträchtigen (Ciais et al 2005; Cailleret et al 2017) und Mastzyklen stören (Bogdziewicz et al 2020). Schwere Dürren können somit Auslöser sein für eine «Spirale der Schwächung» (Manion 1981), die letztlich zu einem verbreiteten Absterben von Bäumen, Veränderungen in der Zusammensetzung und Struktur der Lebensgemeinschaften sowie Verschiebungen in der Verbreitung von Arten (Anderegg et al 2013; Clark et al 2016). Eine solche Schwächung würde sich wiederum auf die Ökosystemleistungen des Waldes wie Holzproduktion, Kohlenstoffspeicherung, Klima- und Wasserregulierung auswirken (Kannenberget al 2019) und eine nachhaltige Waldbewirtschaftung erschweren (Bolte et al 2016). Von

2018 bis 2020 erlebte Mitteleuropa eine Periode von extremen Sommerdürren (Hanel et al 2018; Boergens et al 2020; Sousa et al 2020), die auch die Waldökosysteme stark beeinträchtigte (Brun et al 2020; Schuldt et al 2020).

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) ist eine der häufigsten Laubbaumarten in mitteleuropäischen Wäldern der gemässigten Zone. Sie gedeiht in reinen und gemischten Beständen und deckt breite Temperatur-, Feuchte- und Bodengradienten ab (Leuschner & Ellenberg 2017). Neben ihrem ökologischen Wert (Winter & Möller 2008) ist die Buche in vielen mitteleuropäischen Ländern eine wirtschaftlich wichtige Baumart, die nur von Nadelbäumen wie Fichte und Kiefer übertroffen wird (Pretzsch et al 2020). Obwohl die Buche ein breites Spektrum an Standortbedingungen toleriert (Leuschner & Ellenberg 2017), wird sie als mässig trockenheitsempfindliche Baumart eingestuft (Gessler et al 2007; Leuschner 2020). Von der extremen Trockenheit der letzten Jahre in Mitteleuropa war sie stark betroffen (Schuldt et al 2020). Langfristige Studien auf der Grundlage von Jahrringen und Waldinventuren zeigten, dass das Wachstum der Buche als Reaktion auf die klimatische Trockenheit deutlich abnimmt (Vitasse et al 2019; Pretzsch et al 2020) und die Mortalitätsrate ansteigt (Archambeau et al 2020). Während Dürreereignisse in der Vergangenheit vor allem Buchenwälder an ihrer südlichen Verbreitungsgrenze betrafen (Penuelas & Boada 2003; Allen et al 2010), verursachten die jüngsten extremen Trockenperioden ein ausgedehntes Absterben von Buchen auch im Zentrum Artverbreitung (Leuschner 2020; Schuldt et al 2020). Das Buchensterben wurde mit Klimaschwankungen (Hember et al 2017; Neumann et al 2017) und einer Anomalie der Bodenfeuchtigkeit im Vorjahr in Verbindung gebracht (George et al 2022). Allerdings könnte es auch andere prädisponierende Faktoren geben, welche zu erhöhter Kronen- und Baummortalität bei der Buche führen, wie zum Beispiel flachgründiger Boden (Allen et al 2010; Leuschner 2020) oder hohe Sonneneinstrahlung, die besonders in Lücken oder an Waldrändern auftritt (Buras et al 2018). Auch die Baumgrösse kann einen Einfluss auf die Mortalität haben. Die bisherigen Ergebnisse sind jedoch ambivalent: Einige Autoren berichteten, dass grössere (Stammdurchmesser) und höhere (Baumhöhe) Bäume stärker von Trockenheit betroffen sind aufgrund einer grösseren Anfälligkeit für hydraulischen Stress sowie aufgrund der höheren Strahlungsexposition und der erhöhten Verdunstung in ihren exponierteren Kronen (Bennett et al 2015; Stovall et al 2019). Im Gegensatz dazu wurde in anderen Studien eine grössere Anfälligkeit bei kleineren Buchen beobachtet, was mit der begrenzten Wasserspeicherkapazität von flachgründigen Böden und mit kleineren Wurzelsystemen erklärt wurde (Ripullone et al 2020; Klesse et al 2022). Darüber hinaus kann die Konkurrenz um Licht, Wasser oder Nährstoffe den Trockenstress bei Buchen verschärfen, was mit der Bestandesdichte zusammenhängen kann (Gessler et al 2017; Castagneri et al 2022).

Vorzeitige Laubverfärbung und Laubfall im Zusammenhang mit Sommertrockenheit wurden bei der Buche schon öfters beobachtet (Bréda et al 2006; Bigler & Vitasse 2021). Einerseits kann das Abwerfen von Blättern die Transpiration verringern und den Bäumen helfen, eine Embolie zu vermeiden, indem Äste, Stamm und Wurzeln vor kritischen Wasserverlusten geschützt werden (Pollastrini et al 2019; Schuldt et al 2020). Andererseits kann eine vorzeitige Laubverfärbung aber auch durch hydraulisches Versagen der Leitbahnen während schwerer Dürreperioden verursacht werden (Walthert et al 2021; Arend et al 2022), was eine von mehreren oft beobachteten Ursachen für trockenheitsbedingte Baummortalität bei Buchen ist (Leuschner 2020). Andere Studien deuten darauf hin, dass ein Versagen der Feinwurzeln stark zum Buchensterben beiträgt, indem die Wasseraufnahme vom Boden zur Wurzel aufgrund von Bodenwasserdefizit oder Feinwurzelersterben gestört wird (Johnson et al 2018; Körner 2019). Hitzestress kann auch die Leitfähigkeit der Spaltöffnungen erhöhen und damit zum Absterben von Blättern beitragen, das sich auf Zweige und schliesslich Äste ausweiten kann (Marchin et al 2022). Hydraulisches Versagen mit unmittelbar nachfolgendem Absterben des Baums tritt bei der Buche nur selten auf, aber Embolien können in den Folgejahren zu massiven Kronenschäden und bis hin zum Absterben des Baums führen (Brodribb & Cochard 2009; Adams et al 2017). Auch wenn die Gründe für Dürreschäden bei Buchen nicht vollständig bekannt sind, ist die Kronenmortalität ein guter Indikator für die Vitalität, da sie eine Verringerung der Blattmasse widerspiegelt und die Bäume anfällig für verzögerte, sekundäre Dürrefolgen macht (Bréda et al 2006; Schuldt et al 2020). Ein beeinträchtigter Abwehrstoffwechsel trockenheitsgeschädigter Buchen kann ihre Anfälligkeit für Insekten- und Pathogenbefall erhöhen. Als «beitragende Faktoren» im Sinne von Manion (1981) beschleunigen sie

möglicherweise das Absterben der Bäume (Anderegg et al 2015). Darüber hinaus sind Rindenläsionen aufgrund von Hitze und Sonnenbrand auch Eintrittspforten für Krankheitserreger (Butin 2019). Infolgedessen können sich diese sekundären Schäden noch mehrere Jahre nach einem Dürreereignis negativ auf die Funktionsfähigkeit von Bäumen und Wäldern auswirken (Kannenbergh et al 2020) und zu einem fortschreitenden Vitalitätsverlust beitragen. Die Fähigkeit der Buche, sich zu erholen, hängt von der Dauer und Intensität des Dürreereignisses, aber auch von baumspezifischen Faktoren wie Grösse und sozialer Stellung ab (Bennett et al 2015). Während die Erholung von milden Dürreereignissen innerhalb kurzer Zeit erfolgen kann, verlangsamen schwerere Dürren die Erholungsprozesse durch strukturelle Schäden, die das Nachwachsen von abgestorbenem Gewebe erforderlich machen (Ruehr et al 2019). Dies kann die Konkurrenzfähigkeit von Bäumen verbessern, was auf eine Akklimatisierung nach einer Dürre hindeutet. Starkes Nachwachsen von neuem Gewebe nach einer Dürre kann aber auch zu Überproduktion von oberirdischer Biomasse (engl. *structural overshooting*) führen, was die Anfälligkeit der Bäume für nachfolgende Dürren erhöhen kann (Jump et al 2017; Trugman et al 2018).

Um die Auswirkungen von Dürreereignissen besser zu verstehen und die Akklimatisierung nach einer Dürre von einer anhaltenden Beeinträchtigung oder einer Abwärtsspirale, die zum Absterben der Bäume führt, zu unterscheiden, müssen von Dürre betroffene Bäume, Wälder und Ökosysteme über längere Zeiträume hinweg beobachtet werden (Gessler et al 2020). In dieser Studie die Auswirkungen der Trockenheit auf Buchenwälder in einem grossflächigen Monitoring von 963 Buchen, die im Sommer 2018 entweder vorzeitige Laubverfärbungen (824 betroffene Bäume) oder keine sichtbaren Schäden (139 Kontrollbäume) aufwiesen, über mehrere Jahre untersucht. Die Studie wurde in zwei stark von der Trockenheit betroffenen Regionen in der Nordschweiz und in einer weniger stark betroffenen Region weiter südlich durchgeführt. Während drei aufeinanderfolgenden Jahren wurde die Entwicklung der Kronen- und der Baum mortalität sowie sekundäre Dürreschäden, wie Schleimfluss und Borkenkäferbefall beobachtet und quantifiziert. Zusätzlich wurden auch die Auswirkungen verschiedener potenzieller klimatischer und standortbezogener (prädisponierender) Faktoren auf die Mortalität und die Entwicklung der trockenheitsgeschädigten Buchen ermittelt. Dabei wurden die folgenden Forschungshypothesen aufgestellt:

- a) Vorzeitige Laubverfärbung bei der Buche deutet auf Dürreschäden hin, die schliesslich zu teilweiser oder vollständiger Kronen mortalität, zu Sekundärschäden und längerfristig zum Absterben der Bäume führen.
- b) Baum- und Kronen mortalität sowie Sekundärschäden werden durch das Wasserdefizit bestimmt, das mit der klimatischen Wasserbilanz und den Bodeneigenschaften zusammenhängt.
- c) Grössere Bäume sind anfälliger für extreme Trockenheit.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet und Baumauswahl

Die Studie wurde in drei Regionen in der Nordschweiz durchgeführt, in denen ein kleinerer oder grösserer Teil der Buchen im Sommer 2018 vorzeitige Laubverfärbungen und frühzeitigen Laubfall zeigten (**Abbildung 2**). Dazu wurde ein Gebiet südöstlich von Basel (Höhe: 271–817 m ü. M., mittlere Temperatur während der Vegetationsperiode zwischen April und September: 15,9 °C, mittlerer Niederschlag während der Vegetationsperiode zwischen April und September: 498 mm) und ein Gebiet östlich von Schaffhausen (Höhe: 420–664 m ü. M.: 15,2 °C, 534 mm) ausgewählt, die beide stark von der Trockenheit im Sommer 2018 betroffen waren, sowie ein weniger stark betroffenes Gebiet südwestlich von Zürich (Höhe: 360–667 m ü. M., MGT: 15.0 °C, 618 mm; **Abbildung 3**).

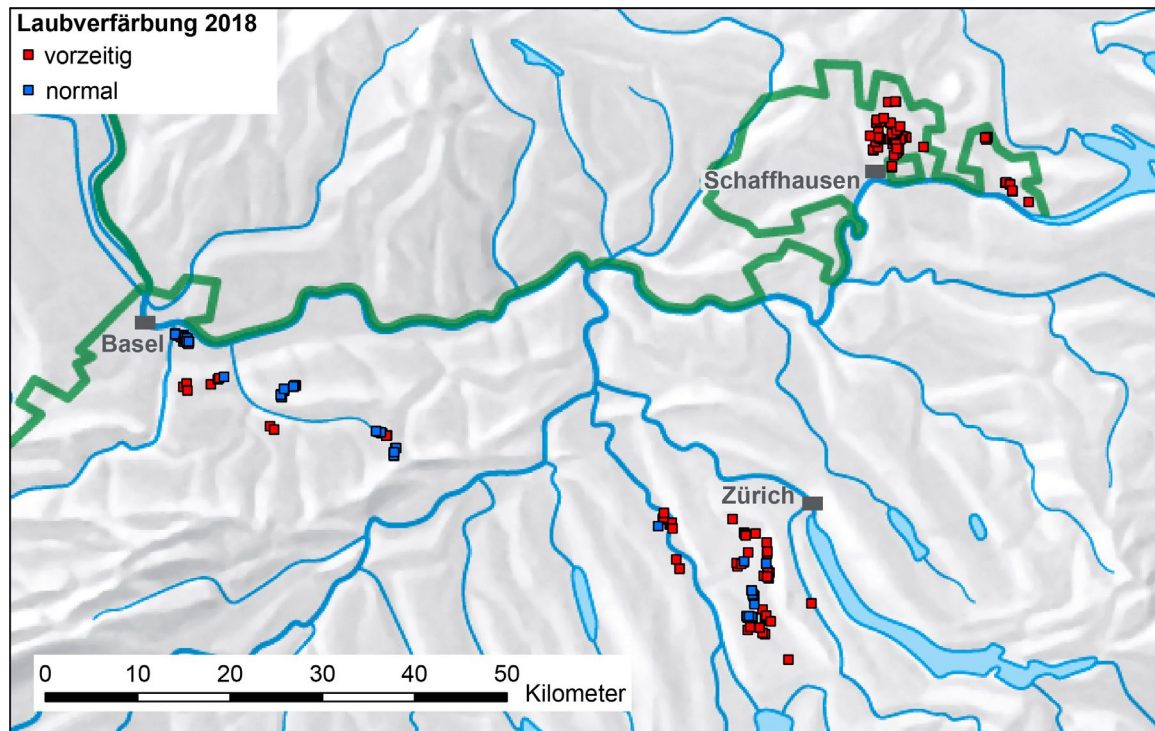


Abbildung 2. Geographische Lage der untersuchten Buchen mit vorzeitiger und normaler Laubverfärbung im Sommer 2018 in den Regionen Basellandschaft, Schaffhausen sowie Knonaueramt/Bremgarten in den Kantonen Zürich und Aargau. Karte: WSL/Swisstopo.

Zwischen Ende August und Mitte September 2018 wurden in reinen und gemischten, durchschnittlich bewirtschafteten Buchenbeständen mit Naturverjüngung (Wohlgemuth et al 2020) 963 ausgewachsene Buchen (394 Bäume in Basel, 300 Bäume in Schaffhausen, 268 Bäume in Zürich) in Gruppen von drei bis fünf Bäumen (insgesamt 207 Baumgruppen) ausgewählt und dauerhaft markiert. Bei den Untersuchungsbäumen handelte es sich um vorherrschende und herrschende Individuen mit Durchmessern von >30 cm, die keine oder nur sehr wenige tote Äste aufwiesen. Die ursprüngliche Auswahl umfasste 824 Bäume, die vor Mitte September eine vorzeitige Laubverfärbung von mindestens 50 % des Kronenvolumens oder sogar einen teilweisen Laubabwurf aufwiesen (im Folgenden als Bäume mit frühem Laubfall bezeichnet) und 139 Bäume, deren Blätter Mitte September noch grün waren und ihr Laub zur normalen Zeit im Herbst verloren (im Folgenden als Kontrollbäume bezeichnet). Im Gebiet von Schaffhausen wiesen die meisten Bäume Anzeichen von vorzeitigem Laubfall auf, so dass es nicht möglich war, Kontrollbäume auszuwählen.

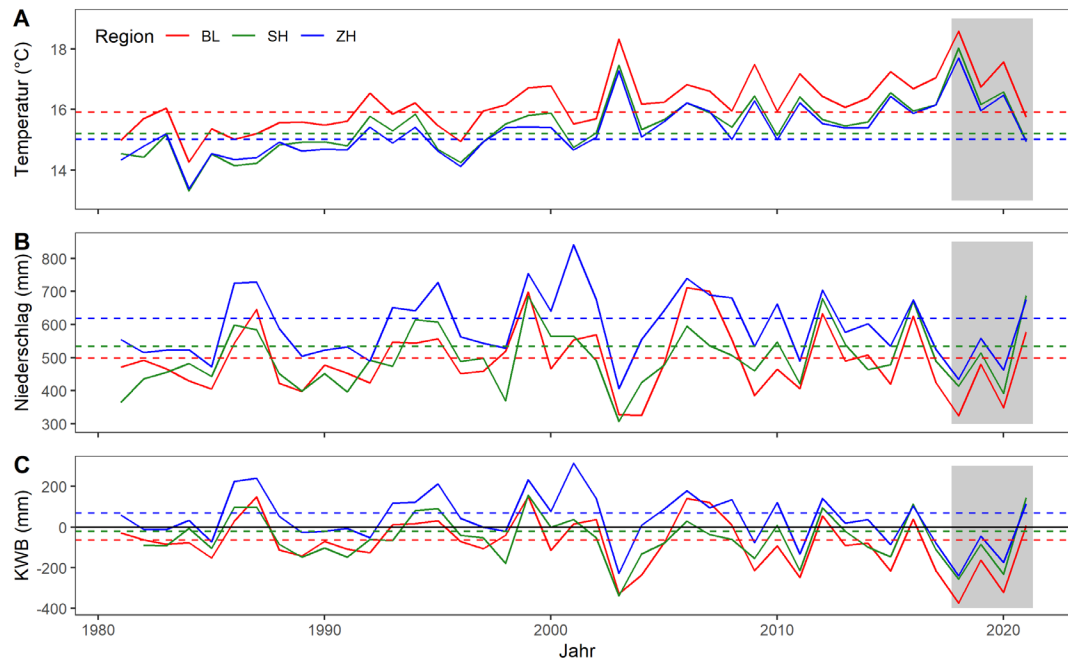


Abbildung 3. Mittlere Lufttemperatur (A), Niederschlagssumme (B) und klimatische Wasserbilanz (KWB), d.h. Niederschlag minus potentielle Evapotranspiration (C) der Vegetationsperiode (April bis September) für den Zeitraum 1981–2021 in den drei Regionen Baselland (BL, rote Linie), Schaffhausen (SH, grüne Linie) und Zürich (ZH, blaue Linie). Horizontale, gestrichelte Linien bezeichnen den entsprechenden Wert für die Klimanormperiode 1981–2010 und die graue Schattierung den Beobachtungszeitraum dieser Studie (2018–2021). Die Klimadaten stammen von © MeteoSchweiz.

Monitoring des Kronenzustands und weiterer Baumparameter

Während drei Vegetationsperioden wurde der Kronenzustand von dürrebeschädigten und Kontrollbäumen erhoben und mithilfe einer multiplen Regressionsanalyse der potenzielle Einfluss verschiedener Baum-, Bestandes-, Standort- und Klimaparameter als prädisponierende Faktoren für die beobachteten Schäden untersucht sowie deren relative Bedeutung bestimmt. Der Kronenzustand aller Bäume wurde zum ersten Mal am Ende der Sommertrockenheit 2018 (d.h. im August und September 2018) aufgenommen. Weitere Kronenzustandserhebungen wurden im Frühjahr 2019 (April, Mai) und in den Sommern 2019, 2020 und 2021 (Juli, August) durchgeführt. Das Ausmass der Kronenmortalität wurde visuell als Volumenanteil abgestorbener Äste (einschliesslich verlorener Äste) im Verhältnis zum Volumen der gesamten potenziellen Krone des gesunden Baumes geschätzt, wobei natürlich absterbende Äste im schattigen Teil der Krone nicht berücksichtigt wurden (Dobbertin et al 2016). Die Kronenmortalität wurde in 5 %-Klassen geschätzt, die von 0 % (keine Kronenmortalität) bis 100 % (vollständig abgestorbene Krone) reichen. Ein Ast (> 4 cm) wurde als abgestorben betrachtet, wenn kein lebendes Gewebe (Blätter, Knospen) vorhanden war. Kürzlich (seit August 2018) verlorene Äste wurden ebenfalls in den Anteil der toten Äste einbezogen, indem ihr ursprüngliches Astvolumen geschätzt wurde. Als Näherungswert für die Kronenverlichtung wurde die Kronentransparenz als Prozentsatz des Blattverlusts (d.h. Blattknospen, die sich nicht bilden oder nicht ausgetrieben/aufgebrochen sind, im Verhältnis zum maximal möglichen Blattvolumen) im Vergleich zu einem Referenzbaum mit einer voll belaubten Krone aus einem Fotoführer mit artspezifischen Referenzstandards geschätzt (Eichhorn et al 2016). Abgestorbene Äste wurden bei der Bewertung der Kronenverlichtung nicht berücksichtigt. Die Verlichtung wurde in 5 %-Klassen geschätzt, die von 0 % (keine Verlichtung) bis 100 % (vollständig entlaubte Krone) reichen. Als Mass für die Erholung der Bäume wurde der Anteil der Äste bewertet, die nach der Dürre 2018 frische Blattbiomasse in der Krone produzierten. Studienbäume, die kein sichtbares lebendes Blattgewebe mehr aufwiesen, wurden als abgestorben bewertet (Baummortalität). Als sekundäre Schadensparameter wurden in den Sommern 2019, 2020 und 2021 das Vorhandensein von Borkenkäferlöchern und von frischem Schleimfluss an jedem Stamm vom Wurzelhals bis zu einer Höhe von 2 m über dem Boden erfasst. Alle Beobachtungen in einem Jahr wurden von demselben, von Experten geschulten

Team durchgeführt, und die Beobachtungen der verschiedenen Teams wurden untereinander abgeglichen.

Für jeden ausgewählten Baum wurden der Brusthöhendurchmesser (BHD) mit einem Massband gemessen sowie die soziale Stellung (vorherrschend, herrschend), die Exposition und die Topografie seiner Umgebung gemäss der ICP Forests-Definition und den Richtlinien des schweizerischen Landesforstinventars bewertet (Düggelin et al 2020). Die Positionen der Bäume wurden mit einem GNSS-Gerät (GeoXH 6000 DGNSS, Trimble Navigation Limited, Sunnyvale, CA, USA) erfasst. Die nachbearbeiteten Koordinaten erreichten eine horizontale Genauigkeit von 0,1–2 m. Da davon ausgegangen wird, dass Bäume mit zunehmender Höhe und abnehmendem Abstand zum Waldrand anfälliger für Trockenschäden sind, wurden diese Parameter anhand von Baumkoordinaten, einem Vegetationshöhenmodell und einer Waldmaske aus dem Schweizerischen Landesforstinventar bestimmt (Waser et al 2015). Bei der Ersterhebung im Frühherbst 2018 wurde der Mastzustand jedes Baumes visuell in vier Klassen bewertet (0 = fehlend, 1 = wenig, 2 = mittel, 3 = hoch; Rohmeder 1972), da eine Mast die Bäume anfälliger für Trockenheit machen kann (Hacket-Pain et al 2017).

Klima- und Bestandesparameter

Als weitere potenziell prädisponierende Faktoren wurden Klima- und Bestandesparameter berücksichtigt. Dazu wurden Temperatur, Niederschlag und einfallende Sonnenstrahlung für den Standort jeder Baumgruppe aus den auf ein 25-Meter-Raster interpolierten MeteoSchweiz-Daten extrahiert (Quelle: MeteoSchweiz). Aus diesen Parametern wurde die klimatische Wasserbilanz (KWB) für den Ort jeder Baumgruppe als Differenz zwischen Niederschlag und potentieller Evapotranspiration berechnet. Letztere wurde nach Turc (1961) auf der Basis von Temperatur und Sonnenstrahlung approximiert. In den statistischen Modellen wurde die klimatische Wasserbilanz der Vegetationsperiode (April bis September) berücksichtigt und über die Jahre 2013 bis 2019 gemittelt, da diese Jahre durch wiederholte Dürreperioden gekennzeichnet waren, die sich möglicherweise auf die Gesundheit der Bäume ausgewirkt hatten.

Ausserdem wurden die Bodeneigenschaften als potenziell prädisponierende Faktoren berücksichtigt. Die durchschnittliche Bodentiefe für jede Baumgruppe wurde mit einem Stahlbohrer ermittelt, der bis zu einer maximalen Tiefe von 120 cm in den Boden getrieben wurde ($n = 2$ pro Baumgruppe). Zusätzlich wurde eine Probe an mineralischem Oberboden (0-10 cm) aus der Mitte jeder Baumgruppe entnommen, um den pH-Wert des Bodens in einer 1:2 Boden:0,01 M CaCl_2 -Suspension im Labor zu messen. Der Kies- und der Tongehalt des Bodens wurde aus digitalen Bodenkarten abgeleitet, die auf Machine Learning-Modellen basieren (Baltensweiler et al 2021). Für beide Parameter berechneten wir das gewichtete Mittel aller Werte bis zu einer Tiefe von 100 cm.

Erhöhte Konkurrenz ist ein weiterer Faktor, der Dürreschäden verschlimmern kann. Daher wurde der Konkurrenzindex nach Hegyi (1974) für jeden Studienbaum bestimmt, um die Konkurrenz zwischen einzelnen Bäumen zu quantifizieren. Zu diesem Zweck wurde die Distanz zwischen jedem Studienbaum (Zielbaum i) und allen benachbarten Bäumen j mit einem BHD ≥ 20 cm in einem Radius von 10 m mit einem Vertex-Neigungsmesser (Haglof Vertex 3) gemessen. Die BHDs aller Zielbäume i und der benachbarten Bäume j wurden im Sommer 2021 mit einem Messband erfasst. Anhand dieser Daten wurde für jeden Baum der Konkurrenzindex CI_i berechnet:

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j / DBH_i}{Distance_{ij}}$$

Datenanalyse

Es wurden binomiale verallgemeinerte lineare gemischte Modelle, sogenannte generalisierte lineare gemischte Modelle GLMMs, mit Logit-Linkfunktionen benutzt. Damit wurde der Einfluss der erklärenden Variablen auf den Anteil der abgestorbenen Bäume pro Baumgruppe (kumulierte Baum mortalität), den

Prozentsatz der Kronenmortalität einzelner Bäume, das Vorhandensein von Borkenkäferlöchern an jedem Stamm und das Vorhandensein von frischem Schleimfluss an jedem Stamm quantifiziert. Die gefälltten Bäume wurden aus allen Modellen ausgeschlossen, da die Daten für sie unvollständig waren. Die ursprünglichen Modelle enthielten die erklärenden Variablen «Laubfall 2018», «Region», klimatische Wasserbilanz für die Wachstumsperiode (April bis September) im Durchschnitt der Jahre 2013-2019 («KWB»), Zeitintervall zwischen August 2018 und der Erhebung («Zeitintervall»), Brusthöhendurchmesser («BHD»), «Baumhöhe», «Konkurrenzindex», Entfernung zum nächsten Waldrand («Waldrandentfernung»), Mastzustand 2018 («Samenmast 2018»), «soziale Stellung» und Anteil toter Äste in der Krone («Kronenmortalität»; in den Modellen für Borkenkäfer und Schleimfluss verwendet) für jeden Baum sowie die mittlere «Bodentiefe», der mittlere «Boden-pH», der «Kiesgehalt» und der «Tongehalt», gemittelt für jede Baumgruppe als feste Effekte (**Tabelle 1**). Ein quadratischer Term für «Zeitintervall» wurde in die Modelle für Kronenmortalität und Schleimfluss aufgenommen, um die nichtlineare zeitliche Entwicklung dieser abhängigen Variablen zu berücksichtigen.

Tabelle 1. In den Regressionsmodellen verwendete abhängige und erklärende Variablen.

Variable	Erklärung	Typ	Erhebung
Abhängige Variablen			
Borkenkäfer	Vorhandensein von Borkenkäferlöchern am Baumstamm	binär	t ₁ , t ₂ , t ₄ , t ₅
Schleimfluss	Vorhandensein von frischem Schleimfluss am Baumstamm	binär	t ₁ , t ₂ , t ₄ , t ₅
Kronenmortalität	Totastanteil in der Krone	proportional	t ₀ , t ₁ , t ₂ , t ₄ , t ₅
Baummortalität	Anteil toter Bäume pro Baumgruppe	proportional	t ₀ –t ₅
Erklärende Variablen			
Tongehalt ¹	Gewichtsanteil Ton im Boden	proportional	modelliert
Konkurrenzindex ¹	Hegyi's Konkurrenzindex, für Konkurrenz zwischen benachbarten Bäumen (r = 10 m)	kontinuierlich	t ₅
Totastanteil ²	Totastanteil in der Krone	proportional	t ₂ , t ₄ , t ₅
KWB ^{1,2}	Mittlere klimatische Wasserbilanz der Vegetationsperiode von 2013 – 2019	continuous	modelliert
BHD ¹	Brusthöhendurchmesser	kontinuierlich	t ₀
Waldrandentfernung ¹	Distanz zum nächstgelegenen Waldrand	kontinuierlich	modelliert
Kiesgehalt ¹	Volumenanteil Kies im Boden	proportional	modelliert
Laubfall 2018	Zeitpunkt des Laubfalls 2018 (0 = normal, 1 = früh)	binär	t ₀
Region	Untersuchungsregion (Baselland, Schaffhausen, Zürich)	kategorisch	–
Samenmast	Samenmast Status 2018 (0 = keine, 1 = wenig, 2 = mittel, 3 = hoch)	ordinal	t ₀
Soziale Stellung	Soziale Stellung (1 = vorherrschend, 2 = herrschend, 3 = mitherrschend)	ordinal	t ₀
Bodentiefe ¹	Mittlere Bodentiefe der Baumgruppe	kontinuierlich	t ₄
Boden pH	Mittlerer Boden pH der Baumgruppe	kontinuierlich	t ₄
Zeitintervall ^{1,2}	Zeitintervall zwischen August 2018 and dem Aufnahmezeitpunkt	kontinuierlich	–
Tree height ¹	Baumhöhe	kontinuierlich	modelliert

Hochgestellte Zahlen hinter den erklärenden Variablen bezeichnen Interaktionen mit «Laubfall 2018» im Modell mit Kronenmortalität (1), im Modell mit Schleimfluss (2) und in beiden Modellen (1,2). Konkurrenzindex, wurde nach Hegyi (1974) berechnet. KWB, klimatische Wasserbilanz der Vegetationsperiode (April bis September), gemittelt über die Jahre 2013 bis 2019, d.h. Niederschlag minus potenzielle Evapotranspiration. Typ, Art der Variablen. Erhebung, Datum der Erhebung (t₀ = August 2018, t₁ = April 2019, t₂ = August 2019, t₃ = Mai 2020, t₄ = August 2020, t₅ = August 2021). Die Baummortalität wurde bei allen sechs Erhebungen erfasst. Modelliert, Variablen abgeleitet aus interpolierten Klimadaten, digitalen Bodenkarten und Vegetationshöhenmodellen.

Um Konvergenzprobleme aufgrund von Überfitten der Modelle zu vermeiden, mussten «Baumhöhe» und «Kiesgehalt» aus den Modellen für Borkenkäfer und Schleimfluss ausgeschlossen werden. Die Modelle enthielten auch Zweifach-Interaktionen von «Laubfall 2018» mit einigen weiteren erklärenden Variablen. Kontinuierliche erklärende Variablen wurden mit der R-Funktion *decostand* aus dem R-Paket *vegan* (Oksanen et al 2019) auf einen Mittelwert von Null und eine Varianz von Eins standardisiert, um die Effektgrößen vergleichbar zu machen. «Baum», geschachtelt in «Baumgruppe», geschachtelt in «Region» wurde als zufälliger Effekt einbezogen, um die räumliche Autokorrelation von Bäumen innerhalb derselben Baumgruppe und die zeitliche Autokorrelation zwischen mehreren Beobachtungen desselben Baumes zu berücksichtigen. Die Modelle wurden mit dem R-Paket *glmmTMB* (Brooks et al 2017) angepasst. Varianzinflationsfaktoren (VIF) wurden auf der Grundlage der Modelle mit allen festen und zufälligen Effekten mit dem R-Paket *performance* (Lüdecke et al 2021) berechnet, um auf Multikollinearität zwischen den Faktoren zu prüfen. Faktoren mit $VIF > 5$ wurden schrittweise aus den Modellen entfernt, beginnend mit dem Faktor mit dem höchsten VIF, bis $VIF < 5$ für alle Parameter war. Dies führte dazu, dass «Region» aus allen Modellen entfernt werden musste. Homogenität und Homoskedastizität der simulierten, skalierten Residuen wurden mit dem R-Paket *DHARMA* (Hartig 2021) überprüft. Es wurde ein schrittweises Modellreduktionsverfahren angewandt, bei dem einzelne Interaktionen und Hauptfaktoren systematisch entfernt wurden, um das einfachste Modell zu finden, wobei das Prinzip der Marginalität beachtet wurde. In jedem Schritt wurde derjenige Faktor entfernt, der die grösste Reduktion des Akaike-Informationskriteriums (AIC) im Vergleich zum vorherigen Modell ergab. Dieses Verfahren wurde so lange wiederholt, wie die Entfernung eines Faktors das AIC um mehr als 2 reduzierte (Zuur et al 2009). Alle Analysen wurden mit der Statistiksoftware R durchgeführt (R Development Core Team 2021).

Ergebnisse

Baummortalität

Zu Beginn des Projekts im August 2018 waren alle Studienbäume am Leben. Danach stieg der Anteil der abgestorbenen Bäume in allen Regionen kontinuierlich an, wobei die mittlere jährliche Mortalitätsrate zwischen 2018 und 2021 bei Bäumen mit frühem Laubfall 2,1 % und bei Kontrollbäumen mit normalem Laubfall 0,5 % betrug. Im Sommer 2021 erreichte die kumulierte Mortalität $7,2 \pm 1,1$ % bei den Bäumen mit verfrühtem Laubfall bzw. $1,3 \pm 0,9$ % (mittlere Mortalität pro Baumgruppe ± 1 Standardfehler) bei den Kontrollbäumen. Im selben Jahr betrug der kumulierte Prozentsatz der abgestorbenen Bäume im Verhältnis zur Gesamtzahl der Bäume mit frühem Laubfall $10,3 \pm 2,0$ % in Schaffhausen (31 von 249 Bäumen), $7,2 \pm 1,6$ % in Basel (22 von 178 Bäumen) und $3,8 \pm 2,0$ % in Zürich (4 von 196 Bäumen), während die Werte für die Kontrollbäume nur $2,1 \pm 1,4$ % in Basel (2 von 81 Bäumen) bzw. $0,0 \pm 0,0$ % in Zürich (0 von 41 Bäumen; keine Beobachtungen in Schaffhausen) waren (**Abbildung 4A, Tabelle 2**). Eine beträchtliche Anzahl Bäume (207, d.h. $21,2 \pm 2,5$ %) wurde bis 2021 gefällt, oft um Schäden an Menschen und Infrastrukturen durch unkontrollierten Ast- und Stammbruch bei geschädigten Bäumen zu verhindern. Diese gefällten Bäume wurden aus der Analyse ausgeschlossen, da ihr Kronenzustand zum Zeitpunkt des Fällens unbekannt war und die Zeitreihen für diese Bäume unvollständig waren. Insgesamt waren Mortalität und Holzschlag zusammen für einen Verlust von 25,6 % der 963 Studienbäume bis zum Sommer 2021 verantwortlich. Obwohl der Gesundheitszustand der gefällten Bäume zum Zeitpunkt des Holzschlags nicht erfasst werden konnte, wiesen nur 19,7 % dieser gefällten Bäume eine Kronenmortalität von ≥ 80 % auf oder waren bei der letzten Erhebung vor dem Fällen ganz abgestorben. Zum Zeitpunkt der letzten Erhebung vor dem Fällen war die mittlere Kronenmortalität der gefällten Bäume 63 % höher als die höchste mittlere Kronenmortalität aller anderen Bäume ($41,3 \pm 2,4$ % gegenüber $25,3 \pm 1,2$ % für gefällte bzw. übrige Bäume).

Das gemischte Modell bestätigte, dass die Mortalität von Bäumen mit vorzeitigem Laubfall ($P = 0,001$) und an Standorten mit einem grösseren KWB-Defizit ($P = 0,005$; **Tabelle 3A**) signifikant höher war. Buchen mit einem grösseren BHD ($P = 0,04$) und Bäume, die stärkerer Konkurrenz ausgesetzt waren ($P = 0,03$), wiesen ebenfalls eine höhere Mortalität auf. Schliesslich nahm die Mortalität über die Zeit zu ($P < 0,001$).

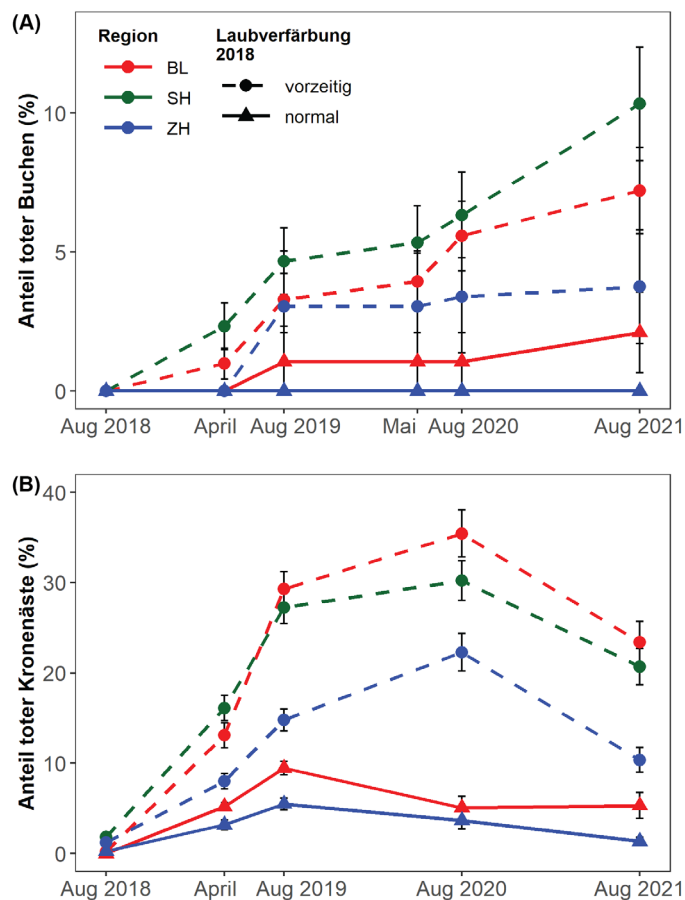


Abbildung 4. Zeitliche Entwicklung des Anteils abgestorbener Bäume (A) und des Anteils toter Kronenäste (B) bei den untersuchten Buchen mit vorzeitiger bzw. normaler Laubverfärbung 2018 in den drei Studienregionen Basel-land (BL), Schaffhausen (SH) und Knonauseramt/Bremgarten (ZH/AG).

Tabelle 2. Mittlerer Anteil abgestorbener bzw. gefällter Buchen während im Untersuchungszeitraum 2018 bis 2021 (Mittelwert \pm 1 Standardfehler) unterteilt in Bäume mit frühzeitigem beziehungsweise normalem Laubfall 2018 in den drei Regionen Basel (BL), Schaffhausen (SH) und Zürich (ZH).

	Nr.	Aug 2018		Apr 2019		Aug 2019		Mai 2020		Aug 2020		Aug 2021	
		tot	gefällt	tot	gefällt	tot	gefällt	tot	gefällt	tot	gefällt	tot	gefällt
BL vorzeitig	303	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.6	6.6 \pm 2.7	3.3 \pm 1.0	11.8 \pm 3.8	3.9 \pm 1.0	32.2 \pm 5.1	5.6 \pm 1.2	32.5 \pm 5.2	7.2 \pm 1.6	39.8 \pm 5.4
BL normal	92	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.1 \pm 1.1	0.0 \pm 0.0	1.1 \pm 1.1	11.6 \pm 6.7	1.1 \pm 1.1	11.6 \pm 6.7	2.1 \pm 1.4	11.6 \pm 6.7
SH vorzeitig	300	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	2.3 \pm 0.8	1.7 \pm 1.1	4.7 \pm 1.2	1.7 \pm 1.1	5.3 \pm 1.3	5.3 \pm 2.2	6.3 \pm 1.5	5.7 \pm 2.3	10.3 \pm 2.0	16.0 \pm 4.1
ZH vorzeitig	221	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	2.9 \pm 1.9	3.0 \pm 2.0	2.5 \pm 1.8	3.0 \pm 2.0	3.6 \pm 2.0	3.4 \pm 2.0	3.9 \pm 2.1	3.8 \pm 2.0	10.4 \pm 3.4
ZH normal	47	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	9.1 \pm 9.1	0.0 \pm 0.0	9.1 \pm 9.1	0.0 \pm 0.0	9.1 \pm 9.1	0.0 \pm 0.0	16.4 \pm 11.1	0.0 \pm 0.0	18.2 \pm 10.9
Alle vorzeitig	824	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.1 \pm 0.3	3.7 \pm 1.2	3.7 \pm 0.8	5.4 \pm 1.5	4.1 \pm 0.9	14.0 \pm 2.2	5.1 \pm 0.9	14.4 \pm 2.3	7.2 \pm 1.1	22.4 \pm 2.7
Alle normal	139	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	3.3 \pm 3.3	0.7 \pm 0.7	3.3 \pm 3.3	0.7 \pm 0.7	10.7 \pm 5.3	0.7 \pm 0.7	13.3 \pm 5.8	1.3 \pm 0.9	14.0 \pm 5.8
Alle	963	0.0\pm0.0	0.0\pm0.0	0.7\pm0.5	3.7\pm1.1	2.1\pm0.8	5.1\pm1.4	2.3\pm1.0	13.6\pm2.1	3.0\pm1.3	14.2\pm2.1	4.4\pm1.9	21.2\pm2.5

Nr., ursprüngliche Anzahl Bäume im August 2018. Tot, gefällt, gemittelter, kumulierter Anteil abgestorbener und gefällter Bäume pro Baumgruppe im Verhältnis zur ursprünglichen Gesamtzahl der Bäume in jeder Baumgruppe.

Kronenmortalität

Bei der ersten Erhebung im Frühherbst 2018 war die Kronenmortalität mit durchschnittlich $1,2 \pm 0,1$ % abgestorbenen Ästen in der Krone bei Buchen mit frühem Laubfall und $0,1 \pm 0,1$ % bei Kontrollbäumen mit normalem Laubfall sehr gering (**Abbildung 4B, Tabelle 2**). Die Kronenmortalität nahm stetig zu und erreichte im August 2019 bei den Kontrollbäumen mit $8,1 \pm 0,4$ % und im August 2020 bei den Buchen mit vorzeitigem Laubfall mit $29,2 \pm 1,3$ % ihren Höhepunkt, bevor sie im August 2021 wieder leicht zurückging auf Werte von $5,4 \pm 1,1$ % bzw. $25,5 \pm 1,4$ %. Die Kronenmortalität der Bäume mit frühem Laubfall erreichte 2020 Spitzenwerte von $35,4 \pm 2,6$ % in Basel, $30,2 \pm 2,2$ % in Schaffhausen und $22,3 \pm 2,1$ % in Zürich. Für diese Analyse wurden alle gefällten und abgestorbenen Bäume ausgeschlossen, da die Datenreihen nicht vollständig waren. In allen Erhebungen war die Kronenmortalität bei Bäumen mit frühem Laubfall etwa fünfmal höher als bei Kontrollbäumen.

Tabelle 3. Ergebnisse der Regressionsmodelle für die Baumsterblichkeit (A), den Anteil der Kronenmortalität (B), das Vorhandensein von Schleimfluss (C) und das Vorhandensein von Borkenkäferlöchern (D). Die Modelle basierten auf den Daten von $N = 176$ Baumgruppen für die Baumsterblichkeit und von $N = 745$ Einzelbäumen für die Kronenmortalität, das Vorhandensein von Schleimfluss und Borkenkäferlöchern. Signifikante erklärende Variablen sind fett gedruckt, nicht signifikante Faktoren, die bei der Modellreduktion weggelassen wurden, sind mit «ns» gekennzeichnet. Faktoren, die in den ursprünglichen Modellen nicht enthalten waren, sind mit «–» gekennzeichnet.

Erklärende Variable	(A) Baumsterblichkeit			(B) Kronenmortalität			(C) Schleimfluss			(D) Borkenkäfer		
	Sch.	SE	P	Sch.	SE	P	Sch.	SE	P	Sch.	SE	P
Laubfall 2018	5.17	1.63	0.001	1.03	0.27	<0.001	1.04	0.34	0.002	0.17	0.85	0.839
Konkurrenzindex	1.62	0.73	0.026	0.09	0.08	0.303	ns	ns	ns	-0.09	0.37	0.804
Samenmast 2018	-1.08	0.68	0.109	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soziale Stellung	0.39	0.78	0.622	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
BHD	0.10	0.05	0.035	0.45	0.19	0.015	0.86	0.12	<0.001	0.34	0.37	0.350
Baumhöhe	0.10	0.11	0.348	0.18	0.08	0.019	–	–	–	–	–	–
Tongehalt	0.09	0.07	0.189	0.41	0.08	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Zeitintervall	0.08	0.01	<0.001	0.33	0.01	<0.001	1.08	0.30	<0.001	2.93	0.26	<0.001
Zeitintervall ²	–	–	–	-0.01	0.00	<0.001	-1.72	0.14	<0.001	–	–	–
Kiesgehalt	0.07	0.04	0.109	0.22	0.09	0.010	–	–	–	–	–	–
Boden pH	-0.06	0.33	0.851	ns	ns	ns	0.23	0.11	0.044	0.18	0.29	0.538
KWB	-0.02	0.01	0.005	-0.33	0.09	<0.001	-0.61	0.14	<0.001	0.48	0.79	0.545
Waldrandabstand	-0.01	0.00	0.135	-0.11	0.08	0.170	-0.26	0.12	0.032	0.14	0.29	0.631
Bodentiefe	-0.01	0.01	0.565	0.03	0.08	0.685	0.04	0.11	0.725	0.05	0.27	0.844
Totastanteil	–	–	–	–	–	–	0.39	0.08	<0.001	1.50	0.21	<0.001
Laubfall 2018 × BHD	–	–	–	-0.28	0.19	0.148	–	–	–	–	–	–
Laubfall 2018 × Baumhöhe	–	–	–	0.23	0.19	0.238	–	–	–	–	–	–
Laubfall 2018 × Zeitintervall	ns	ns	ns	0.04	0.01	<0.001	-0.54	0.31	0.072	ns	ns	ns
Laubfall 2018 × KWB	–	–	–	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.57	0.85	0.505

Est., Schätzwert. SE, Standardfehler. P, P-Wert. Zeitintervall², quadratischer Term für den Faktor Zeitintervall. Interaktionsterme, die bei der Modellreduktion weggelassen wurden, sind in dieser Tabelle nicht enthalten. Alle Modelle verwendeten eine Logit-Verknüpfungsfunktion und enthielten «Baum» innerhalb von «Baumgruppe» und «Region» als zufällige Effekte. Kontinuierliche erklärende Variablen wurden auf einen Mittelwert von Null und eine Einheitsvarianz standardisiert. Für die Beschreibung der erklärenden Variablen siehe Tabelle 1.

Die Kronenmortalität wurde am besten durch Klima-, Boden- und Baumgrößenparameter erklärt. Sie war an Standorten mit einem negativeren KWB höher ($P < 0,001$; **Tabelle 3B**). Der Totastanteil war auf Böden mit höherem Kiesgehalt ($P = 0,01$) und mit höherem Tongehalt ($P < 0,001$) stärker

ausgeprägt. Grössere Bäume (BHD; $P = 0,02$) und höhere Bäume (Baumhöhe; $P = 0,02$) wiesen ebenfalls einen erhöhten Totastanteil auf. Die signifikante Interaktion von Zeitintervall \times Laubfall zeigt, dass die Zunahme der Kronenmortalität im Laufe der Zeit bei Bäumen mit frühem Laubfall im Vergleich zu Kontrollbäumen signifikant grösser war ($P < 0,001$). Die Kronenmortalität erreichte im Jahr 2020 ihren Höhepunkt und nahm danach wieder leicht ab, worauf der signifikante quadratischen Term des Zeitintervalls zwischen August 2018 und den Erhebungen angezeigt hindeutet ($P < 0,001$). Die übrigen Variablen des ursprünglichen Modells hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Kronenmortalität.

Sekundärschäden

Der Anteil der Bäume mit Schleimfluss lag bei der ersten Inventur im Jahr 2018 bei $<2\%$ (**Abbildung 5A, Tabelle 4**). Nach der Dürre von 2018 erreichte der Anteil im Sommer 2019 bei Bäumen in Zürich mit 26,5 % bzw. 4,9 % für Bäume mit frühem Laubfall und Kontrollbäume sowie im Sommer 2020 bei Bäumen in Basel (23,2 % bzw. 16,0 %) und Schaffhausen (26,3 % für Bäume mit frühem Laubfall) seinen Höhepunkt. Danach ging der Anteil der Bäume mit Schleimfluss auf weniger als 6 % im Sommer 2021 zurück. Ausserdem war der Anteil der Bäume mit Schleimfluss bei Bäumen mit frühem Laubfall mehr als dreimal so hoch wie bei den Kontrollbäumen. Der kumulierte Anteil von Bäumen mit Borkenkäferlöchern nahm in den drei Jahren nach der Dürre 2018 kontinuierlich zu (**Abbildung 5B, Tabelle 4**). Im Jahr 2021 wurden an 21,5 % aller Bäume Borkenkäferlöcher gefunden. Der Befall bei Bäumen mit frühzeitigem Laubfall war nicht-signifikant grösser als bei Kontrollbäumen (22,8 % vs. 14,8 %; $P = 0,84$). Der höchste Prozentsatz an Borkenkäferbefall wurde bei Bäumen mit frühem Laubfall in Schaffhausen festgestellt (31,5 %).

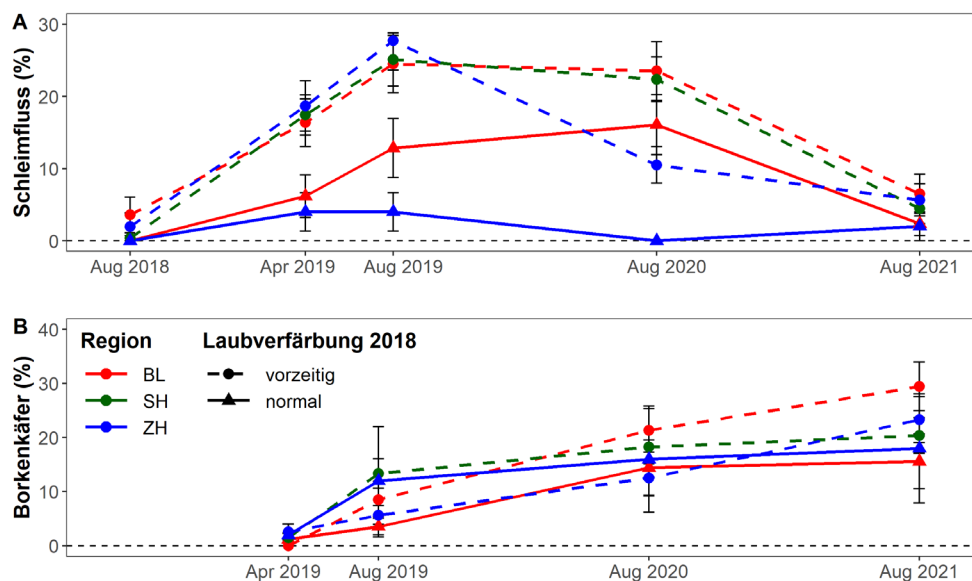


Abbildung 5. Zeitliche Entwicklung des Anteils der Stämme mit Schleimfluss (A) und Borkenkäferbohrlöchern (B) bei den untersuchten Buchen mit vorzeitiger bzw. normaler Laubverfärbung 2018 in den drei Studienregionen Baselland (BL), Schaffhausen (SH) und Knonaueramt/Bremgarten (ZH/AG).

Das statistische Modell zeigte, dass Schleimfluss häufiger an Bäumen mit frühem Laubfall ($P = 0,002$; **Tabelle 3C**) und an Bäumen mit höherer Kronenmortalität ($P < 0,001$) auftrat. Er wurde am häufigsten 1-2 Jahre nach der Dürre 2018 beobachtet und nahm danach wieder ab, was durch den signifikanten quadratischen Term für das Zeitintervall angezeigt wird ($P < 0,001$). Schleimfluss trat auch häufiger an Bäumen mit einem grösseren BHD ($P < 0,001$) und an Standorten mit einer negativeren KWB ($P < 0,001$) und einem höheren Boden-pH-Wert ($P = 0,05$) auf sowie an Bäumen, die näher am Waldrand standen ($P = 0,03$). Die anderen Faktoren des ursprünglichen Modells hatten keinen signifikanten Einfluss auf das Auftreten von Schleimfluss. Die Anzahl der Bäume mit Borkenkäferlöchern stieg mit dem Prozentsatz der Kronenmortalität ($P < 0,001$; **Tabelle 3D**) und mit der nach August 2018 verstrichenen

Zeit ($P < 0,001$). Keiner der anderen Faktoren des ursprünglichen Modells beeinflusste das Vorhandensein von Borkenkäferlöchern signifikant.

Tabelle 4. Totastanteil in der Krone (Mittelwert \pm 1 Standardfehler) (A), Vorhandensein von Schleimfluss (B) und Vorhandensein von Borkenkäferbohrlöchern (C) bei den untersuchten Buchen mit vorzeitigem und normalem Laubfall in den Regionen Baselland (BL), Schaffhausen (SH) and Zürich (ZH).

	Nr.	Aug 2018	Apr 2019	Aug 2019	Aug 2020	Aug 2021
(A) Totastanteil						
BL vorzeitig	178	0.2 \pm 0.1	13.1 \pm 1.4	29.3 \pm 2	35.4 \pm 2.6	23.4 \pm 2.3
BL normal	81	0.0 \pm 0.0	5.2 \pm 0.4	9.4 \pm 0.8	5.1 \pm 1.3	5.3 \pm 1.4
SH vorzeitig	249	1.8 \pm 0.3	16.1 \pm 1.4	27.2 \pm 1.8	30.2 \pm 2.2	20.7 \pm 2.0
ZH vorzeitig	196	1.2 \pm 0.2	8.0 \pm 0.8	14.8 \pm 1.2	22.3 \pm 2.1	10.4 \pm 1.4
ZH normal	41	0.2 \pm 0.2	3.2 \pm 0.5	5.5 \pm 0.6	3.7 \pm 1	1.3 \pm 0.4
Alle vorzeitig	623	1.2 \pm 0.1	12.7 \pm 0.7	23.9 \pm 1	29.2 \pm 1.3	18.2 \pm 1.1
Alle normal	122	0.1 \pm 0.1	4.5 \pm 0.4	8.1 \pm 0.6	4.6 \pm 0.9	4.0 \pm 1.0
Alle	745	1.0 \pm 0.1	11.3 \pm 0.6	21.3 \pm 0.9	25.3 \pm 1.2	15.9 \pm 1.0
(B) Schleimfluss						
BL vorzeitig	178	1.7	14.1	22.5	23.2	5.8
BL normal	81	0.0	6.2	12.3	16.0	2.5
SH vorzeitig	249	0.4	16.9	24.5	26.3	3.2
ZH vorzeitig	196	1.5	16.9	26.5	10.2	4.6
ZH normal	41	0.0	4.9	4.9	0.0	2.4
All vorzeitig	623	1.1	16.1	24.6	20.1	4.4
All normal	122	0.0	5.7	9.8	10.7	2.5
Alle	745	0.9	14.4	22.1	18.5	4.1
(C) Borkenkäfer						
BL vorzeitig	178	–	0.0	6.2	23.6	31.5
BL normal	81	–	1.2	3.7	14.8	16.0
SH vorzeitig	249	–	1.2	12.9	18.1	20.1
ZH vorzeitig	196	–	2.6	6.6	10.7	18.4
ZH normal	41	–	2.4	4.9	9.8	12.2
All vorzeitig	623	–	1.3	9.0	17.3	22.8
All normal	122	–	1.6	4.1	13.1	14.8
Alle	745	–	1.3	8.2	16.6	21.5

Nr., Anzahl Bäume, die analysiert wurden. '–', keine Beobachtungen für den entsprechenden Parameter vorhanden (Borkenkäferbohrlöcher im Sommer 2018).

Diskussion

Das grossangelegte Monitoring von fast eintausend Buchen während drei Jahren nach der Dürre 2018 zeigte eine kontinuierlich zunehmende Baummortalität, die durch die wiederkehrenden heissen und trockenen Witterungsbedingungen in den Jahren 2019 und 2020 möglicherweise noch verschärft wurde. Deutlich höhere Baum- und Kronenmortalität wurden bei Bäumen beobachtet, die im Sommer 2018 eine vorzeitige Laubverfärbung aufwiesen, sowie bei Bäumen, die auf trockeneren Standorten wuchsen, d.h. an Orten wo die durchschnittliche klimatische Wasserbilanz negativer war. Auch die Häufigkeiten von Schleimfluss und Borkenkäfern als typische Sekundärschäden nahmen nach der extremen

Trockenheit im Jahr 2018 für mindestens zwei Jahre zu. Ein teilweiser Rückgang der Kronenmortalität und des Schleimflusses im dritten Jahr deutet darauf hin, dass sich die Buche langsam erholen kann, vorausgesetzt, es kommt nicht zu weiteren Störungen oder neuen Dürren. Unsere Ergebnisse zeigen auch, dass grössere und höhere Bäume (definiert durch BHD und/oder Baumhöhe) stärker von der Trockenheit betroffen waren. Schliesslich wurde eine erhöhte Kronenmortalität auf Böden mit höherem Kies- und Tongehalt festgestellt, während Schleimfluss und Borkenkäferlöcher häufiger bei Bäumen mit höherem Totastanteil auftraten, was auf eine Prädisposition für Trockenheitsschäden hindeutet.

Trockenheitsbedingte Mortalität

Unsere wiederholten Feldaufnahmen zeigten ein Jahr nach der Dürre 2018 bereits einen erheblichen Anteil abgestorbener Bäume und einen kontinuierlichen Anstieg der Mortalität in den beiden Folgejahren (**Abbildung 3**). Die daraus resultierende mittlere jährliche Mortalitätsrate von 2,1 % bei Bäumen mit frühem Laubfall war 1,6-mal höher als die langfristige jährliche Mortalität von Buchen (BHD >5 cm; Etzold et al 2019). Die beobachtete zunehmende Buchenmortalität über mindestens drei Jahre hinweg bestätigt frühere Beobachtungen, die darauf hinweisen, dass schwere Dürren und Hitzewellen nicht nur direkte hitzebedingte Schäden (Marchin et al 2022) und unmittelbare Baummortalität (Williams et al 2013) verursachen, sondern auch einen verzögerten Absterbeprozess auslösen können, der zu einer erhöhten Mortalität über mehrere Jahre oder sogar Jahrzehnte nach einer Dürre führt (Peterken & Mountford 1996; Cavin et al 2013). Ein solches verzögertes Absterben nach einer Dürre kann entweder das Ergebnis einer Kohlenstoffallokation für den Wiederaufbau von geschädigtem Gewebe sein (Trugman et al 2018; Massonnet et al 2021), oder eine Folge von Insekten- und Pathogenbefall, der zum Absterbeprozess beiträgt, indem er die Baumfunktion über mehrere Jahre hinweg beeinträchtigt (Anderegg et al 2015). Die Jahre 2014 bis 2018 waren in Bezug auf die Bodenfeuchte die fünf trockensten Jahre in Mitteleuropa im 253-jährigen Zeitraum von 1766 bis 2018 (Moravec et al 2021). Es folgten wiederkehrende Dürren in den Jahren 2019 und 2020 (**Abbildung 2**). Diese aussergewöhnliche Serie von Trockenjahren könnte den Stress für bereits geschwächte Bäume verschärft und den Vitalitätsrückgang beschleunigt haben (Schuldt et al 2020). Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Auswirkungen dieser langanhaltenden Trockenheit, die sich in langfristigen Wachstumsrückgängen in Jahrringchronologien zeigen (Cailleret et al 2017), möglicherweise zu der beobachteten Mortalität beigetragen haben. Durch die Kombination von Daten aus verschiedenen Netzwerken zur Überwachung der Waldgesundheit stellten George et al (2022) fest, dass die Buchensterblichkeit in Europa in den letzten 25 Jahren deutlich zugenommen hat. Die Nachteile solcher auf nationalen Waldbeobachtungsnetzen basierenden Auswertungen sind die mehrjährigen Inventurintervalle und der sich verändernde Beobachtungszeitpunkt, die das Klimasignal verwässern, was zu unterschätzten Mortalitätsraten führen kann (Hülsmann et al 2016; Hember et al 2017). Um die Auswirkungen schwerer Dürren auf das Baumsterben besser quantifizieren zu können, braucht es mehr und häufiger wiederholte Waldinventuren (Rohner et al 2021). Solche hochaufgelösten Erhebungen wurden während der Waldsterbensdebatte in den 1980er Jahren durchgeführt, jedoch nach dem Jahr 2000 in stark reduzierter Form weitergeführt (Ferretti et al 2021). Aktuell wird *International Tree Mortality Network* (durch die IUFRO initiiert) vorgeschlagen, Fernerkundungsmethoden in Kombination von bodengestütztem Monitoring zu verwenden, um räumliche Skalen zu überbrücken (Hartmann et al 2018).

Holzschlag konnte als Ursache für zusätzliche Mortalität von der trockenheitsbedingten Mortalität unterschieden werden (**Tabelle 2**). Doch wegen der grossen Anzahl von Bäumen, die durch den Holzschlag verloren gegangen sind, ist unsere Interpretation der Kronenmortalität und der Sekundärschäden konservativ, da der Prozentsatz der gefällten Bäume mit frühem Laubfall doppelt so hoch war wie derjenige der Kontrollbäume. Ebenfalls wiesen die gefällten Bäume mit frühem Laubfall eine fast viermal höhere Kronenmortalität auf ($23,0 \pm 0,6$ % gegenüber $6,0 \pm 0,4$ %). Dass die Bäume vor dem Fällen relativ niedrige Durchschnittswerte für die Kronenmortalität zeigten, kann zwei Gründe haben: im Zeitraum bis zur Fällung könnte die Kronenmortalität drastisch zugenommen haben oder: nicht nur stark geschädigte oder abgestorbene, sondern auch ziemlich gesunde Bäume wurden gefällt, wahrscheinlich aus ressourcentechnischen Gründen.

Vorzeitige Laubverfärbung als Indikator für trockenheitsbedingte Schäden

Trockenheitsbedingte verfrühte Laubverfärbungen und vorzeitiger Laubfall waren im Sommer 2018 weit verbreitete Phänomene in Europa (Schuldt et al 2020; Bigler & Vitasse 2021), und Fernerkundungsdaten bestätigten, dass grosse Teile des natürlichen Verbreitungsgebiets der Rotbuche betroffen waren (Baltensweiler et al 2020; Brun et al 2020). Unsere vom Boden aus erhobenen Felderhebungen zeigen, dass Bäume mit frühem Laubfall im Jahr 2018 mit einem erhöhten Anteil an Kronen- und Baummortalität sowie einer erhöhten Anfälligkeit für Sekundärschäden während mindestens zwei aufeinanderfolgenden Jahren reagierten, verglichen mit Bäumen, die ihr Laub 2018 zum normalen Zeitpunkt verloren (**Abbildungen 4 und 5**). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass der frühe Laubfall ein Indikator einer Schwächung, im Sinne einer Prädisposition, ist (Manion 1981; Walthert et al 2021). Sie stimmen mit unseren Vorhersagen und mit den jüngsten Ergebnissen von Walthert et al (2021) überein, die Zusammenhänge zwischen Bodenwasserpotenzial, Blattwasserpotenzial und Kronenmortalität in den Jahren nach einer extremen Dürre herstellen. Obwohl der frühe Laubfall zunächst eine physiologische Reaktion zur Verringerung des Wasserverlusts und der Xylemspannung gewesen sein könnte, um eine Embolie zu vermeiden (Wolfe et al 2016), deuten unsere Ergebnisse darauf hin, dass die Dürre 2018 so stark war, dass sie – insbesondere in trockenen Regionen – ein auslösendes Ereignis war, das zu einem weit verbreiteten hydraulischen Versagen mit anschliessendem Absterben der Baumkronen führte (Brodrick et al 2020; Arend et al 2022), was letztlich in einer erhöhten Baummortalität enden kann (Schuldt et al 2020). In trockenen Regionen war die beobachtete vorzeitige Laubverfärbung im Sommer 2018 also tatsächlich ein Indikator für Stress und für eine Prädisposition für spätere Kronen- und Baummortalität.

Das Vorhandensein von Schleimfluss und Borkenkäferlöchern nahm mindestens während den zwei Jahren nach der Trockenheit zu, wobei Bäume mit frühem Laubfall häufiger betroffen waren als Kontrollbäume (Abbildung 4). Das deutet ebenfalls darauf hin, dass diese Bäume für «angeschlagen» bzw. für eine höhere Verletzlichkeit prädisponiert waren. Beide Sekundärschadenssymptome waren auch positiv mit dem Totastanteil korreliert, was darauf hindeutet, dass die Trockenheit die Anfälligkeit dieser Buchen für Sekundärschäden erhöht hatte (Schuldt et al 2020). Dieses Phänomen ist insbesondere für den Borkenkäferbefall bei Fichten bekannt (Biedermann et al 2019), wurde aber auch schon bei anderen Baumarten beobachtet (z.B. Bigler et al 2006). Aber auch bei Buchen zeigte sich, dass von Trockenheit betroffene Bäume anfälliger für Befall durch den Buchenprachtkäfer (*Agrilus viridis*) und Mikropilze sind (Gösswein et al 2017; Corcobado et al 2020), die als Faktoren des Baumsterbens beitragen können. *Agrilus*-Befall wurde auch in unserer Studie beobachtet, aber der Käfer kam hauptsächlich im Kronendach vor, so dass seine Populationsgrösse nicht quantifiziert werden konnte. Solcher Insektenbefall kann den Vitalitätsverlust von Bäumen verstärken und die «Spirale» in Richtung Mortalität vorantreiben (Manion 1981). Dementsprechend brachte Jung (2009) den Rückgang der Buchen in Mitteleuropa nach der Dürre von 2003 mit der Wechselwirkung zwischen klimatischen Extremen (auslösende Faktoren) und Infektionen mit Pilzkrankheiten der Gattung *Phytophthora* sp. (beitragender Faktor) in Verbindung. An unseren Studienbäumen konnten jedoch nur wenige solche Infektionen nachgewiesen werden, was darauf hindeutet, dass das Auftreten von Schleimfluss eher auf physiologischen Stress oder andere biotische Faktoren zurückzuführen ist.

Entgegen unserer Erwartung, dass eine vorzeitige Laubverfärbung schliesslich zu einem teilweisen oder vollständigen Kronenmortalität und zu Sekundärschäden führt, blieben der durchschnittliche Totastanteil und die Häufigkeit von Schleimfluss und Borkenkäferlöchern zwischen 2020 und 2021 unverändert oder waren sogar leicht rückläufig (**Abbildungen 4 und 5**). Dies weist auf eine teilweise Erholung der Bäume hin. Der geringere Totastanteil im eher nassen Sommer 2021 war wahrscheinlich auf das Nachwachsen neuer Zweige und Blätter in den Kronen zurückzuführen (Jump et al 2017; Gessler et al 2020). Entsprechend wurden geringere Kronentransparenz und eine Zunahme von Klebästen in der Krone beobachtet. Während sich Bäume nach kürzeren Dürreperioden innerhalb kurzer Zeit vollständig erholen können, verursachen längere Dürren strukturelle Schäden, die nur durch das Nachwachsen von neuem Gewebe kompensiert werden können – ein relativ langsamer Prozess (Ruehr et al 2019). Einerseits wurde bei der Buche wiederholt eine rasche Erholung des Radialwachstums innerhalb weniger Jahre nach Trockenheit beschrieben (z.B. Bolte et al 2010; Pretzsch et al 2020). Andererseits wurde auch von längerfristigen Wachstumseinbussen (Peterken & Mountford 1996; Cavin et al 2013)

und verstärkten negativen Wachstumseinflüssen durch die wiederkehrende Sommertrockenheit 2019 berichtet (Schnabel et al 2021). Der dreijährige Beobachtungszeitraum unserer Studie reicht nicht aus, um quantitativ abzuschätzen, inwieweit sich trockenheitsgeschädigte Buchen erholen können. Die vollständige Erholung der Baumvitalität dauert viel länger und kann sich verzögern.

Regionale und lokale Ursachen von Dürreschäden

Das Monitoring zeigte, dass Dürreschäden häufig Gruppen von mehreren beieinanderstehenden Buchen betrafen, die in der Nähe von unversehrten Individuen zu finden waren. Derartige kleinräumige Unterschiede in den Schadensmustern wurden bereits wiederholt beschrieben, die Ursachen sind jedoch unklar (Bréda et al 2006; Trugman et al 2021). Die früheren Studien deuten darauf hin, dass die lokale Variabilität der Standortbedingungen, wie Bodeneigenschaften, Mikrotopografie und Bestandsstruktur, als prädisponierende Faktoren für die kleinräumige Variation der Schäden wirken können (Klesse et al 2022). Auf regionaler Ebene zeigten unsere Ergebnisse eine höhere Baum- und Kronenmortalität sowie vermehrtes Auftreten von Schleimfluss in den trockeneren Regionen, was aus dem negativen Zusammenhang zwischen diesen Baumschadensparametern und der klimatischen Wasserbilanz hervorgeht (**Tabelle 3**). Diese Ergebnisse bekräftigen unsere Hypothese, dass die Mortalität und die sekundären Trockenheitsschäden mit zunehmendem Wasserbilanz-Defizit zunehmen. Buchen in trockeneren Regionen existieren näher an ihren physiologischen Grenzen, so dass die extremen Bedingungen der Dürre 2018 und/oder die Reihe mehrerer aufeinanderfolgender Dürrejahre teilweise zum Überschreiten dieser Grenzen geführt haben. Dass das regionale Klima ein wichtiger Faktor für Dürreschäden ist, wurde auch durch Auswertungen von Waldinventurdaten über das gesamte Verbreitungsgebiet der Buche in Europa bestätigt. Diese zeigen, dass die klimatische Trockenheit der wichtigste Einflussfaktor auf die Mortalität der Buche war (Neumann et al 2017). Das Absterben von Buchen und mehrerer anderer Baumarten wurde in einer europaweiten Studie ebenfalls mit der Bodenfeuchtigkeit in Verbindung gebracht (George et al 2022). Gleichfalls korrelierte die Mortalität bei mehreren Baumarten in Nordamerika mit Wasserstress (Hember et al 2017). Im Gegensatz dazu konnte in den Daten von schweizerischen Waldmonitoringflächen (Ertragskundliche Flächen, Langfristige Waldökosystemforschung und Waldreservate) über weite ökologische Amplituden hinweg kein langfristiger Trend für eine erhöhte Buchensterblichkeit unter trockeneren Bedingungen festgestellt werden (Etzold et al 2019).

Entgegen unseren Erwartungen und im Gegensatz zu Berichten über eine erhöhte trockenheitsbedingte Buchensterblichkeit auf flachgründigen Böden (Allen et al 2010; Schuldt et al 2020) war die Bodentiefe bei den 963 untersuchten Buchen kein signifikanter Einflussfaktor für Dürreschäden. Ein Grund dafür könnte sein, dass Standorte mit sehr flachgründigen Böden im Datensatz untervertreten waren. Ausserdem haben die in der Analyse verwendeten modellierten Bodenparameter (Baltensweiler et al 2021) die kleinräumige Variation der Bodeneigenschaften möglicherweise nicht mit ausreichend hoher Auflösung wiedergegeben. Wir stellten hingegen eine erhöhte Kronenmortalität auf Böden mit höherem Kies- und Tongehalt fest. Dies vermutlich, weil diese Faktoren die Wasserrückhaltekapazität des Bodens verringern, da einerseits ein hoher Kiesgehalt die Bodendrainage erhöht, und andererseits ein hoher Tongehalt die Menge des extrahierbaren Wassers verringert (Hillel 1980). Dieses Ergebnis stimmt mit Ergebnissen von Bréda et al (2006) und Crouchet et al (2019) überein, die kleinräumige Variationen in den Bodeneigenschaften als treibende Faktoren für die kleinräumige Variabilität der Trockenheitsschäden in Waldbeständen betrachten. Auch Obladen et al (2021) identifizierten Bodeneigenschaften als Schlüsselfaktoren für die trockenheitsbedingte Buchenmortalität in Mitteldeutschland. Ähnlich wie unsere Ergebnisse berichteten sie über eine signifikante Wachstumsreduktion bei Buche und Fichte an dem Untersuchungsstandort mit dem höchsten Tongehalt im Boden. Wiederkehrende Dürreperioden könnten auf solchen Standorten zu einem zunehmenden Verlust des Bodenwassers geführt haben, während das Austrocknen der Tonfraktion im Boden die Wurzeln von ihrer Wasserversorgung abgeschnitten haben könnte (Sanders et al 2012).

Wie vermutet wurden bei grösseren Bäumen eine höhere Baum- und Kronenmortalität sowie ein gehäuftes Auftreten von Schleimfluss beobachtet (**Tabelle 3**). Ein positiver Zusammenhang zwischen Baumgrösse und trockenheitsbedingter Mortalität wurde auch von natürlichen Buchenwäldern in Schweden und der Ukraine berichtet, während in Deutschland und der Schweiz kein oder ein

entgegengesetzter Größeneffekt beschrieben wurde (Fuentes et al 2010; Hülsmann et al 2016). Ebenso fanden Hember et al (2017) in einer Auswertung von nordamerikanischen Waldinventurdaten eine abnehmende Empfindlichkeit gegenüber Bodenwasserdefiziten mit zunehmender Baumhöhe. Eine mögliche Erklärung für diese abweichenden Ergebnisse könnte sein, dass der Einfluss der Baumgröße auf die Trockenheitsanfälligkeit von der Schwere einer Dürre abhängt: Demnach sind größere Bäume bei kurzen Dürren widerstandsfähiger, bei langen jedoch anfälliger als kleinere Bäume (Bottero et al 2021). Zusätzliche Faktoren, wie z. B. die Auflichtung von Beständen aufgrund der Bewirtschaftung, könnten die Kronenschäden durch die zunehmende Sonneneinstrahlung auf die Blätter möglicherweise verstärkt haben. Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass sich solche Faktoren auf den Kronenzustand der hier untersuchten Buchen ausgewirkt haben, da das Ausmass der Kronenschäden keinen Zusammenhang mit dem Anteil der fehlenden Bäume (Baumstümpfe) in der Nachbarschaft zeigte. Die Baumsterblichkeit nahm in unserer Studie mit zunehmender Konkurrenz durch benachbarte Bäume zu. Analog stellten Klesse et al (2022) fest, dass trockenheitsbedingte Kronenschäden bei untergeordneten, also kleineren und langsamer wachsenden Buchen, ausgeprägter sind. Solche Unterschiede sind zur Beurteilung von Trockenheitseffekten bei einzelnen Bäumen im Bestand besonders wichtig.

Schlussfolgerungen

Unser gross angelegtes Buchenmonitoring über die drei auf die Dürre 2018 folgenden Jahre zeigte eine zunehmende Kronen- und Baummortalität sowie Sekundärschadenssymptome nach frühzeitiger Laubverfärbung, was auf negative Auswirkungen der Trockenheit hinweist. Die vorzeitige Laubverfärbung war daher ein Indikator dafür, dass diese Buchen auf trockenen Standorten für den Rückgang prädisponiert waren. Die extreme Dürre im Sommer 2018 hat einen Prozess ausgelöst, der zum Absterben der Bäume führen kann, insbesondere wenn Insekten- und Pathogenbefall den Zustand der Bäume verschlimmern. Wiederkehrende Dürreperioden in den beiden Folgejahren verschlimmerten den Stress für die Buchen wahrscheinlich noch. Während die Intensität der klimatischen Trockenheit die Dürreschäden auf regionaler Ebene bestimmte, beeinflussten die Bodenbeschaffenheit sowie Baum- und Bestandesmerkmale die lokalen Schadensmuster, was dazu führte, dass Buchen mit starken Schäden in der Nähe von trockenheitsresistenteren Bäumen standen. Das Nachwachsen Zweigen und Ästen in den späteren Beobachtungsjahren deutet zudem auf eine beginnende, teilweise Erholung der Baumkronen hin, was letztlich entweder zu einer langfristig verbesserten Widerstandsfähigkeit oder zu einer erhöhten Anfälligkeit für Trockenheit führen könnte. Im Zuge des Klimawandels mit zunehmender Häufigkeit und Intensität von Dürren und Hitzeperioden ist mit einer weiteren Schwächung der Buche auf trockenen Standorten in der Nordschweiz zu rechnen. Dies unterstreicht, wie wichtig es ist, die Waldbewirtschaftung an das sich ändernde Klima anzupassen, beispielsweise durch die Förderung von Mischbeständen mit besser an Hitze und Trockenheit angepassten Arten, um die Widerstandsfähigkeit unserer Wälder zu erhöhen.

Dank

Wir danken Ueli Wasem, Martin Kistler, Céline Aymon, Daniel Pock, Tobias von Arx, Tim Hebach, Janosh Werlen und weiteren Personen für die Vorbereitung und Durchführung der Feldarbeiten sowie Christian Hug und Raphael Siegrist vom LWF-Team für die Unterstützung bei der Baumauswahl und den Felddaufnahmen sowie für die Schulung der Feldmitarbeiter. Weiter danken wir Roger Köchli und Marco Walser für die Unterstützung bei den Bodenanalysen. Wir danken auch Daniel Scherrer und Dirk Schmatz für die Bereitstellung der interpolierten Klimadaten und Andri Baltensweiler für die digitalen Bodenkartendaten. Ein herzlicher Dank gilt zudem den kantonalen Behörden von Basel, Schaffhausen, Aargau und Zürich, den regionalen Forstbehörden und den privaten Waldbesitzern für die Erlaubnis und den Zugang zur Durchführung dieser gross angelegten Buchenmonitoringkampagne. Die Klimadaten wurden von MeteoSchweiz bezogen. Wir danken dem WHFF-CH-Fonds (Projekt 2019.15) für die finanzielle Unterstützung.

Modul 2

Langfristige Bodenwasser-Limitierung und Wuchsstärke bestimmen die kleinräumige Variabilität von trockenheitsbedingten Kronenschäden bei der Buche

Klesse, S., Wohlgemuth, T., Meusburger, K., Vitasse, Y., von Arx, G., Lévesque, M., Neycken, A., Braun, S., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Gossner, M.M., Hagedorn, F., Queloz, V., Samblás Vives, E., Rigling, A., Frei, E.R., 2022. Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of the Total Environment* **851**, 157926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926> (aus dem Englischen übersetzt; Originalartikel siehe Appendix)

Zusammenfassung

Die fortschreitende Klimaerwärmung erhöht die Evapotranspiration, ein Prozess, der das pflanzenverfügbare Wasser reduziert und die Auswirkungen extremer Dürreperioden während der Vegetationsperiode verschlimmert. Eine aussergewöhnlich heisse Dürre trat 2018 in Mitteleuropa auf und verursachte im Hochsommer in europäischen Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.) verbreitet eine frühzeitige Laubverfärbung und teilweise vorzeitigen Laubverlust.

Im Sommer 2021 wurden Kronenschäden in neun gleichaltrigen, 100–150 Jahre alten Buchenbeständen in der Nordwestschweiz mit unterschiedlich starken Kronenschäden erfasst und die Jahringbreiten von je 21 Bäumen analysiert. Ziel war es, prädisponierende Faktoren zu identifizieren, die für Unterschiede in der Kronenschädigung zwischen und innerhalb der Bestände verantwortlich sind, wie insbesondere das Baumwachstum (durchschnittliche Wachstumsraten und jährliche Variabilität) und verschiedene Standortparameter (Bestandes- und Bodeneigenschaften, Niederschlagsverteilung der Vorjahre).

Die Untersuchungen zeigten, dass schwere Kronenschäden auf Bestandesebene stark mit der limitierten Wasserverfügbarkeit des Bodens zusammenhängen; diese lässt sich an der Höhe der Baumkronen und der verfügbaren Wasserspeicherkapazität des Bodens (engl. *available water capacity* AWC) ablesen. Mit zunehmender Trockenheit der Böden wuchsen die Bäume weniger hoch und wiesen eine höhere jährliche Variabilität des Durchmesserzuwachses auf. Das Baumwachstum reagierte auf trockenen Böden stärker auf die Feuchtigkeitsbedingungen des vorangegangenen Spätsommers als auf Böden mit ausreichender Wasserspeicherkapazität. Auch der Durchmesserzuwachs in diesen Beständen wurde hauptsächlich durch die Verfügbarkeit des Bodenwassers limitiert. Dementsprechend korrelierte die Variation der dürre-bedingten Kronenschäden innerhalb der Bestände mit der Wachstumsrate und der Baumgrösse, gemessen als Bruthöhendurchmesser (BHD). Das heisst, Bäume in langsam wachsenden Beständen mit geringer Bestandeshöhe, und Bäume, die innerhalb der Bestände den herrschenden Bäumen untergeordnet sind, wiesen nach der Dürre 2018 stärkere Kronenschäden auf. Das bedeutet, dass die Wuchsstärke der Bäume vor der extremen Dürre 2018, d.h. die langfristige relative Wachstumsrate, eine wichtige Einflussgrösse für die Schwere der Schäden innerhalb und zwischen den Beständen ist. Wir leiten davon ab, dass die Buche auf flachgründigen Böden mit begrenzter Wasserspeicherkapazität in Zukunft wahrscheinlich weniger gut mit klimawandelbedingten extremen Trockenperioden zurechtkommen wird.

Keywords: Baumgrösse, Jahrringe, Klimaempfindlichkeit, Konkurrenz, Kronenschäden, Rotbuche

Einleitung

Die globale Erwärmung wird voraussichtlich nicht nur die mittleren Klimabedingungen, sondern auch die Klimavariabilität verändern und zu häufigeren und intensiveren Klimaextremen wie Hitzewellen und Dürren führen (Cook et al 2014; IPCC 2021). Dies stellt eine grosse Herausforderung für die Wälder dar, die sowohl einen wichtigen Beitrag als Kohlenstoffsенке leisten (Pan et al 2011), als auch für die zahlreichen weiteren Ökosystemleistungen, die sie erbringen, wie zum Beispiel der Biodiversität (Trumbore

et al 2015). Neben den negativen Auswirkungen auf die Kohlenstoffspeicherung der Wälder (Ciais et al 2005; Anderegg et al 2013; Trotsiuk et al 2020) wurden extreme Dürren als Hauptursache für das weit verbreitete Baumsterben auf der ganzen Welt identifiziert (Allen et al 2015). Dies wiederum verringert das Potenzial der Wälder zur Eindämmung der globalen Erwärmung (Bastin et al 2019; Anderegg et al 2020).

In extremen Dürreperioden tritt bei Laubbaumarten der gemässigten Zonen verbreitet frühzeitige Laubverfärbung und vorzeitiger Laubfall auf. In anderen Studien wurde nachgewiesen, dass dieses Phänomen mit der Hitze und der Wasserverfügbarkeit im Frühsommer zusammenhängt (Bigler & Vitasse 2021). Das ist die Zeitperiode mit den höchsten Dickenwachstumsraten (Etzold et al 2022). Der vorzeitige Laubfall könnte als ein Mechanismus angesehen werden, der einen weiteren Wasserverlust der Blätter bei extremer Trockenheit verhindert und es den Bäumen ermöglicht, sich im folgenden Jahr zu erholen (Bréda et al 2006). Umgekehrt könnte die Laubverfärbung auch als direkte Folge eines irreversiblen hydraulischen Versagens aufgrund von Gefässkavitation in den Ästen auftreten (Walthert et al 2021). Im letzteren Fall wären frühzeitige Laubverfärbung und teilweises Absterben von Baumkronen und Stämmen frühe Anzeichen für eine spätere trockenheitsbedingte Baummortalität (Bréda et al 2006; Wohlgemuth et al 2020).

In der langen Reihe der Temperaturrekorde der 2010er-Jahre und im Anschluss an eine bereits längere Serie von Jahren mit extremen, verbreiteten Bodenwasserdefiziten (Moravec et al 2021) wurde Mitteleuropa im Sommer 2018 von einer weiteren extremen Trockenheit heimgesucht. Mit durchschnittlichen Temperaturen während der Vegetationsperiode (April – Oktober) von mehr als 3,3 °C über der Klimanorm 1961–1990 in Deutschland, der Schweiz und Österreich und deutlich unterdurchschnittlichen Niederschlägen waren die Auswirkungen auf Waldökosysteme massiv (Schuldt et al 2020; Sturm et al 2022). Insbesondere bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), der häufigsten Laubbaumart in Mitteleuropa, kam es bereits im Juli zu weit verbreiteten Laubverfärbungen und vorzeitigem Laubfall (Schuldt et al 2020; Wohlgemuth et al 2020; Rohner et al 2021). Nach dieser ungewöhnlich frühen Laubverfärbung im Jahr 2018 wurden in ganz Mitteleuropa ein partielles Absterben von Baumkronen und erhöhte Mortalitätsraten in Buchenwäldern beobachtet, wenn auch mit grosser räumlicher Heterogenität (Frei et al 2022; Meyer et al 2022). Es stellte sich daher die Frage, welche Faktoren in Regionen mit weitgehend identischen meteorologischen Trockenheitsbedingungen zu solch heterogenen Mustern bei den Kronenschäden und der Baummortalität führten.

Es gibt Hinweise darauf, dass grosse (Stammdurchmesser) und hohe (Baumhöhe) Bäume am stärksten von ausgeprägter Dürre betroffen sind (Bennett et al 2015; Grote et al 2016; Stovall et al 2019). Dies wird häufig mit einer erhöhten inhärenten Anfälligkeit für hydraulischen Stress und Kavitation (McDowell & Allen 2015) erklärt, sowie damit, dass die exponierten Kronen der höchsten Bäume in einem Bestand mehr Strahlung und einer höheren atmosphärischen Verdunstung ausgesetzt sind (Roberts et al 1990). Alternativ wurde diskutiert, dass eine geringere Durchwurzelungstiefe kleinere Bäume anfälliger für hydraulisches Versagen und Kohlenstoffverarmung machen könnte (McDowell et al 2013; Ripullone et al 2020). In allen Beständen steigt das Mortalitätsrisiko infolge von Trockenheit mit höherem Konkurrenzdruck (Young et al 2017; Knapp et al 2021) und der Sensitivität gegenüber Schwankungen beim verfügbaren Wasser (Keen et al 2022), die wiederum in Beständen mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit erhöht ist (Fritts et al 1965). Es ist allgemein anerkannt, dass die Hintergrundmortalität, d.h. die Mortalität, die nicht auf ein bestimmtes Ereignis zurückzuführen ist, weitgehend von der Grösse und der relativen Wachstumsrate der Bäume abhängt (Gillner et al 2013; Cailleret et al 2017; Hülsmann et al 2018). Die Kovariation zwischen den einzelnen oben genannten Baummerkmalen innerhalb von Beständen und zwischen Beständen mit unterschiedlichen Umweltbedingungen, z.B. der durchschnittlichen Wasserverfügbarkeit, kann jedoch häufig die Vorhersage der Mortalität erschweren (Trugman et al 2021).

Für die vorliegende Studie wurden neun ausgewachsene Buchenbestände (Optimalphase) in der Nordwestschweiz untersucht, die nach der extremen Trockenheit 2018 unterschiedlich starke Kronenschäden aufwiesen. In jedem Bestand wurden die Kronenschäden erhoben und die Jahrringbreiten von 21 ausgewachsenen Bäumen analysiert. Das Ziel war es, prädisponierende Faktoren zu identifizieren,

die die Variabilität der Kronenschäden innerhalb und zwischen den Beständen erklären könnten, wie z.B. die pflanzenverfügbare Wasserspeicherkapazität des Bodens (AWC), die Baumgrösse, die Konkurrenz und die Wuchsstärke der Bäume (definiert als die langfristige Wachstumsrate vor dem Ereignis, Buchman et al 1983; Monserud & Sterba 1999).

Dazu wurden die folgenden Forschungshypothesen untersucht:

- H1: Die Theorie der hydraulischen Limitierung (Ryan & Yoder 1997) geht davon aus, dass die Kronenhöhe von Bäumen derselben Art und desselben Alters an ressourcenlimitierten Standorten geringer ist. Es wird erwartet, dass die Kronenschäden auf Bestandesebene an Standorten mit geringerer Wasserverfügbarkeit, die sich in geringeren Kronenhöhen und einer niedrigeren AWC widerspiegelt, grösser sind.
- H2: Die Schäden auf Bestandesebene sind proportional zu der langfristigen Klimasensitivität der Bäume, die aus den Zeitreihen der Jahrringbreiten abgeleitet wird. Das heisst, die Kronenschäden sind stärker in Beständen mit einer grösseren Jahr-zu-Jahr-Wachstumsvariabilität.
- H3: Die Unterschiede zwischen den einzelnen Beständen hängen mit der kleinräumigen Ressourcenverfügbarkeit und der Wuchsstärke der Bäume zusammen, d.h. Bäume, die stärkerer Konkurrenz ausgesetzt sind, und/oder kleinere und langsamer wachsende Bäume weisen grössere Kronenschäden auf.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befand sich in der Ajoie im Kanton Jura (47,48 °N, 7,08 °E) auf 450–540 m ü. M. auf einem Substrat, das hauptsächlich aus Kalkstein besteht. In der Normperiode 1981–2010 betrug der mittlere Jahresniederschlag 1050 mm und die mittlere Jahrestemperatur 9,5 °C (MeteoSchweiz 2022). Die Wälder in der Region werden von Rotbuchen, Stiel- und Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. bzw. *Quercus robur* L.), Eschen (*Fraxinus excelsior* L.) und Weisstannen (*Abies alba* Mill.) dominiert. In diesem Projekt wurden neun 100–150 Jahre alte Bestände untersucht, die nach der Dürre 2018 unterschiedlich starke mittlere Kronenschäden (gering, mittel, stark) aufwiesen. In jeder Schadensklasse wurden drei Bestände ausgewählt (Bestands-IDs: 1x, 2x, 3x, wobei x für L(ow), M(edium) oder H(igh) steht, **Tabelle 5**, **Abbildung 6**). Die Schadensklassen auf Bestandesebene beruhten auf einer Einstufung des kantonalen Forstamts, das im Sommer 2019 die Bestandsschäden aufgrund des Anteils der Bäume mit starken Kronenschäden definierte, wobei je nach Schadensklasse 10 %, 50 % oder 75 % der Bäume eines Bestandes mehrere abgestorbene Äste aufwiesen. Diese semiquantitativen Feldbeurteilungen wurden mit Hilfe des *Normalized Difference Water Index* (NDWI) und des *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) aus Sentinel-2-Bildern (Gao 1996; Copernicus Open Access Hub 2022) bestätigt, wobei alle Rasterkacheln (Auflösung: 20 m) innerhalb eines kreisförmigen Radius von 100 m um das Zentrum der einzelnen Untersuchungsflächen gemittelt und Kacheln ohne Waldbewuchs ausgeschlossen wurden.

Alle Bestände befanden sich innerhalb eines Gebiets von 20 km² (maximale Entfernung zwischen den Beständen = 9 km). In jedem Bestand wurden 21 ausgewachsene Buchen mit einem BHD von mehr als 30 cm ausgewählt. Die 21 Bäume wurden in Trios gruppiert. Jedes Trio wurde so ausgewählt, dass es drei Bäume ähnlicher Grösse mit unterschiedlichen Kronenschäden (gering, mittel, stark) enthielt, die in unmittelbarer Nähe zueinander wuchsen, wodurch davon ausgegangen werden kann, dass sie ähnliche Mikrostandortbedingungen aufwiesen. Die Bestände wiesen Flächen von 0.15–0.5 ha auf (Mittelwert: 0.31 ha, Standardabweichung: 0.1 ha).

Tabelle 5. Standort- und Einzelbaumparameter der beprobten Bäume (Mittelwert \pm Standardabweichung) und Chronologien des Basalflächenzuwachses (BAI) (1931-2017) für die neun Bestände. Bodentiefe: mittlere Tiefe gemessen neben jedem beprobten Baum; AWC: pflanzenverfügbare Bodenwasserspeicherkapazität, modelliert aus den Bodeneigenschaften; Kronenhöhe: mittlere Baumhöhe, abgeleitet aus dem Vegetationshöhenmodell; DBH: Baumdurchmesser auf Brusthöhe; Alter: Baumalter abgeleitet aus den Jahrring-Zeitreihen; TCL 2021: mittlerer Gesamtkronen-Biomasseverlust im Jahr 2021 (%); ACF: Autokorrelation erster Ordnung der trendbereinigten Standortchronologie; SD: Standardabweichung der trendbereinigten Standortchronologie, rbar: mittlere Korrelation zwischen den einzelnen trendbereinigten Zeitreihen.

Bestand	Boden-tiefe	AWC (mm)	Kronen-höhe (m)	BHD (cm)	Alter (Jahre)	TCL 2021 (%)	# Trees TCL \geq 50%	# Trees TCL \geq 90%	ACF	SD	rbar
1L	87	302	32.5	51.9 \pm 7.3	156 \pm 7	23 \pm 12	1	0	0.27	0.20	0.49
1M	28	35	24.8	41.7 \pm 6.7	103 \pm 7	55 \pm 39	10	7	0.09	0.28	0.68
1H	41	57	28.2	47.9 \pm 7.0	136 \pm 4	57 \pm 32	10	5	0.33	0.28	0.67
2L	94	223	38.4	52.8 \pm 5.6	143 \pm 10	21 \pm 11	0	0	0.12	0.22	0.48
2M	89	297	36.2	53.5 \pm 8.9	172 \pm 4	53 \pm 26	11	3	0.08	0.23	0.48
2H	49	195	33.1	51.5 \pm 6.6	168 \pm 6	67 \pm 32	13	9	0.23	0.27	0.62
3L	40	50	30.2	50.6 \pm 10.1	115 \pm 10	27 \pm 31	3	2	0.13	0.24	0.50
3M	57	119	27.6	48.5 \pm 7.8	129 \pm 6	41 \pm 32	6	3	0.25	0.30	0.66
3H	37	50	24.8	43.3 \pm 6.5	140 \pm 10	61 \pm 35	11	7	0.37	0.29	0.65

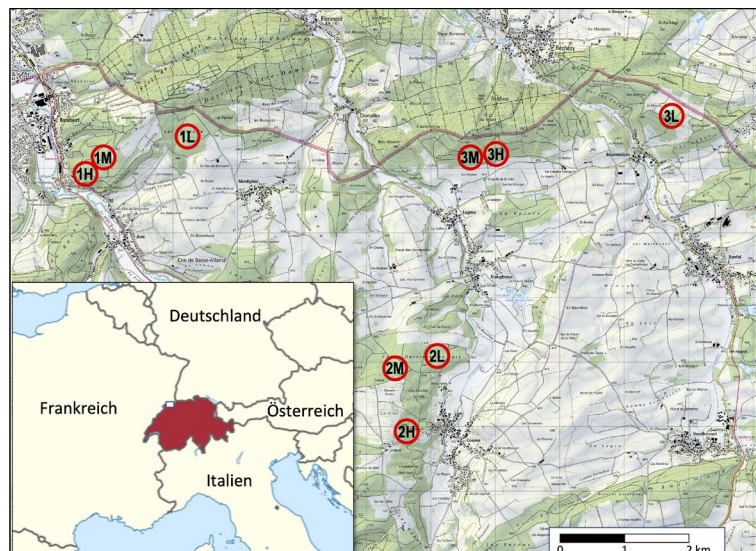


Abbildung 6. Die Untersuchungsregion Ajoie in der Nordwestschweiz (weißes Rechteck in roter Fläche) mit den neun untersuchten Beständen mit geringen (L), mittleren (M) und starken (H) Kronenschäden. © Daten: swisstopo; map.geo.admin.ch.

Umweltdaten auf Bestandesebene

Klimadaten

Monatsmittel des Tagesminimums und -maximums der Lufttemperatur (Tmin, Tmax) und Niederschlags-summen (PPT) ab 1930 wurden mit einer räumlichen Auflösung von 100 m mit der DAYMET-Methode (Thornton et al 1997) aus MeteoSchweiz-Stationsdaten (Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie) interpoliert. Der standardisierte Niederschlags-Evapotranspirations-Index (SPEI) wurde mit der Hargreaves-Formel berechnet (Beguería & Vicente-Serrano 2017).

Mastindex

Eine starke Fruchtproduktion bzw. Mast, verschiebt die Kohlenstoffallokation weg vom sekundären Wachstum, was in Mastjahren zu engeren Jahresringen führt (Braun et al 2017; Nussbaumer et al 2021). Um diesen Effekt zu berücksichtigen, wurde in den statistischen Analysen der aus der Pollenmenge abgeleitete Mastindex für Buchen vom Standort Basel verwendet, das 40 km östlich der Untersuchungsregion liegt (1971-2016, MeteoSchweiz; Ascoli et al 2017). Der Index reicht von 1 bis 5, entsprechend einer sehr geringen bis sehr hohen Pollenproduktion.

Bodendaten und AWC-Berechnung

In jedem Bestand wurde ein Bodenprofil bis auf den Felsuntergrund gegraben, um die Textur, die Schüttdichte, den Gehalt an organischem Kohlenstoff, den Kiesgehalt und die Mächtigkeit der einzelnen Bodenhorizonte zu bestimmen. Auf der Grundlage dieser Bodeninformationen wurde die AWC mithilfe der Pedotransferfunktion von Puhlmann & von Wilpert (2011) berechnet. Zeitreihen des monatlichen Bodenmatrixpotenzials (SMP) wurden mit dem Boden-Vegetation-Atmosphäre-Transportmodell LWF-Brook90 (Hammel & Kennel 2001) nach Schmidt-Walter et al (2020) simuliert. Das Modell wurde mit täglichen meteorologischen Daten (dasselbe Produkt wie oben mit täglicher Auflösung) angetrieben und i) die Wasserflüsse durch die durchwurzelter Bodenschichten und ii) die relative Veränderung des Blattflächenindex im Laufe des Jahres mit dem R-Paket *vegperiod* Version 0.3.1 simuliert (Nuske 2021). Aufgrund fehlender Kalibrierungsdaten wurden die Modellparameter eines nahe gelegenen Buchenstandorts mit vergleichbaren Bodeneigenschaften und vorhandenen Matrixpotentialmessungen übernommen (Meusburger et al 2022). Zur Validierung der Einzelpunktmessung aus dem Bodenprofil wurde zusätzlich die Bodentiefe neben jedem Baum mit einer 160 cm langen Metallsonde bestimmt.

Baumhöhen

Die Koordinaten der einzelnen Bäume wurden mit einem tragbaren GPS-Empfänger Trimble GeoXH 6000 DGNS (Trimble Navigation Limited, Sunnyvale, CA, USA) aufgezeichnet. Die nachbearbeiteten Daten erreichten eine horizontale Genauigkeit von 0,1-2 m. Auf der Grundlage dieser Koordinaten wurden die Baumhöhen aus einem Vegetationshöhenmodell bestimmt, das aus luftgestützten Laserscandaten aus dem Jahr 2019 mit einer Auflösung von 1×1 m abgeleitet wurde. Als Baumhöhe wurde die maximale Höhe innerhalb eines kreisförmigen Puffers mit einem Radius der GPS-Genauigkeit plus 5 m verwendet. Der Mittelwert der einzelnen Baumhöhen wurde als Indikator für die Fruchtbarkeit des Standorts und die Wasserverfügbarkeit betrachtet. Die aus Fernerkundungsdaten ermittelten Baumhöhen wurden mit den Baumhöhen von fünf Bäumen pro Bestand abgeglichen, die im Feld mit einem Vertex IV (Haglöf, Schweden; $r = 0,80$) gemessen wurden. Im Allgemeinen schwankten die Baumhöhen aus dem Vegetationshöhenmodell innerhalb eines Standorts nicht sehr stark (zwischen 2 und 4 m).

Daten auf Baumebene

Erhebung der Kronenschäden

Im Juni 2020 und 2021 wurden die Kronenschäden bei jedem Untersuchungsbaum erhoben. Dabei wurde die Kronentransparenz (CT) der lebenden Äste (Eichhorn et al 2016) und der Volumenanteil der abgestorbenen Äste (*dead branches*; % DB) aufgenommen. Der % DB wurde als Volumenanteil abgestorbener Äste (einschliesslich verlorener Äste) im Verhältnis zum Volumen der gesamten potenziellen Krone des gesunden Baums abgeschätzt, wobei im schattigen Teil der Krone natürlich absterbende Äste ausgeschlossen wurden (Dobbertin et al 2016). Aus diesen beiden Grössen wurde der prozentuale Biomasseverlust der Gesamtkrone (TCL) als $TCL = \% DB + (100 \% DB) * CT / 100$ berechnet. Die Kronenschadensdaten von 2020 und 2021 waren ziemlich ähnlich ($r = 0,84$), und in ersten Analysen wurden nur geringe Unterschiede zwischen den zwei Jahren festgestellt. Daher werden in der Folge nur Analysen und Ergebnisse mit den Kronenschadensdaten von 2021 präsentiert, welche die längerfristigen Kronenschäden besser widerspiegeln.

Konkurrenz-Index

In einem Umkreis um jeden Untersuchungsbaum i erfassten wir den BHD und den Abstand zu den Nachbarbäumen j , um den Konkurrenzindex (CI) nach Hegyi (1974) zu berechnen:

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j / DBH_i}{Distance_{ij}}$$

Ein höherer CI-Wert weist auf einen höheren Konkurrenzdruck auf einen bestimmten Untersuchungsbaum hin. Für die Berechnung des CI wurden alle Nachbarbäume in einer Entfernung von bis zu 13 m und mit einer Mindest-BHD von 20 cm berücksichtigt.

Jahrringdaten

Im Spätsommer 2020 wurden jedem der 21 Untersuchungsbäume pro Bestand zwei Bohrkerne mit 5 mm Durchmesser in Brusthöhe von gegenüberliegenden Seiten des Stammes und im rechten Winkel zur Falllinie entnommen. Die Oberflächen der Bohrkerne wurden mit einem Schlittenmikrotom (Gärtner & Nievergelt 2010) präpariert und anschliessend mit Kreide aufgefüllt, um die Sichtbarkeit der Jahrringgrenzen zu verbessern. Die Bilder wurden mit einer Digitalkamera (Canon EOS 5DSR und einem 100-mm-Makroobjektiv, Skippy – WSL, 2022) mit einer Auflösung von 5950 dpi aufgenommen und die Ringbreiten anschliessend in CooRecorder v8.9 (Cybis Electronics, Schweden) gemessen. Um die Kronenschäden mit den jüngsten Wachstumsraten in Beziehung zu setzen, transformierten wir die gemessenen Ringbreiten in absolute Wachstumsraten (Basalflächenzuwachs, BAI), wobei wir vom Stammäusseren mit dem im Jahr 2020 gemessenen BHD begannen (Bunn et al 2019). Um den Effekt der grössenunabhängigen Wachstumsrate zu untersuchen, haben wir die BAI auf der Grundlage einer Grössen-Wachstums-Beziehung auf Bestandsebene korrigiert, ähnlich der regionalen Trendbereinigung (Briffa & Melvin 2011). Zunächst wurden dazu die individuellen BAI-Messungen der zwei Bohrkerne zu einem mittleren BAI auf Baumebene gemittelt. Dann wurde für jeden Bestand ein gemischtes lineares Modell aufgestellt, das den log-transformierten BAI als Funktion des log-transformierten BHDs des Vorjahres vorhersagte, wobei die Einzelbäume als zufällige Achsenabschnitte ins Modell integriert wurden (Bates et al 2015). Der gemessene BAI dividiert durch den vorhergesagten BAI ergab den grössentrendbereinigten BAI (BAIstd).

Für die Analyse der Klima-Wachstumsreaktion haben wir die BAI-Zeitreihen mit einem kubischen Spline mit einem 30-Jahres-Spline geglättet, um mögliche Einflüsse der Bestandsdynamik (frühere Bewirtschaftung, Störungen) auf die Wachstumszeitreihen zu reduzieren. Wir haben die einzelnen BAIstd-Reihen mit einem robusten bi-gewichteten Mittelwert innerhalb jedes Bestandes (neun Standortchronologien mit jeweils 21 Bäumen) und für jede Schadensklasse auf Bestandsebene (drei Chronologien auf Schadensebene mit jeweils 63 Bäumen) sowie für die gesamte Untersuchungsregion (eine regionale Chronologie mit allen 189 Bäumen) gemittelt. Sowohl für die einzelnen trendbereinigten Zeitreihen als auch für die Chronologien auf Standortebeine berechneten wir die Autokorrelation erster Ordnung und die Standardabweichung (engl. *standard deviation*; sd) über die Zeiträume 1931–2017 und 1971–2016. Der längere Zeitraum wurde durch die Länge der Klimadatenreihen definiert, der kürzere durch die verfügbaren Mastindexdaten. Wir entfernten die letzten beiden Jahre (2018 und 2019) der Chronologien aus der Analyse, da das Interesse möglichen prädisponierenden Faktoren galt, die die unterschiedlichen Auswirkungen von Dürreperioden erklären.

Statistische Analyse

Klima-Wachstums-Analyse

Um den Klimaeinfluss auf die Variabilität des Baumwachstums zwischen den Jahren im Untersuchungsgebiet zu ermitteln, berechneten wir Spearman's Rangkorrelationen zwischen der regionalen Chronologie und den mittleren monatlichen Maximaltemperaturen, den monatlichen Niederschlagssummen, dem SPEI und dem regionalen mittleren Bodenmatrixpotenzial über den Zeitraum von 1931 bis 2017.

Die Korrelationsanalyse wurde mit allen möglichen saisonalen Aggregationszeiträumen von 1 bis 12 Monaten und Saisonendmonaten von Januar des Vorjahres bis Oktober des laufenden Jahres durchgeführt, um die Saison mit der höchsten Korrelation zu finden (Klesse et al 2018). Wir verwendeten die übliche Nomenklatur für Zieljahreszeiten aus SPEI, d.h. «Klimavariablen $X_{\pm 3}$ im August bedeutet eine dreimonatige Saison, die im August endet. Alle Klimazeitreihen wurden ausserdem mit einem 30-Jahres-Spline durch Subtraktion trendbereinigt (Klesse et al 2018).

Nach der Korrelationsanalyse wählten wir zwei unabhängige Jahreszeiten mit den höchsten Korrelationen für jede Klimavariablen mit einem Saisonlängenpuffer von ± 1 und dem Endmonat von ± 1 aus, um das beste Vorhersagemodell in einer multiplen Regression zu suchen. Erste Voranalysen zeigten den Nutzen des Einbezugs kurzfristiger (Saisonlänge 1–2 Monate) Sommerniederschläge in das Modellauswahlverfahren. Wir beschränkten die maximale Anzahl der erklärenden Variablen auf fünf (plus den Achsenabschnitt). Die Modellauswahl erfolgte auf Basis des Bayes'schen Informationskriteriums (BIC) mit *dredge* im R-Paket *MuMIn* (Bartoń 2019). Wir haben die Analyse zusätzlich über den Zeitraum 1971–2016 durchgeführt und dabei den Mastindex als zusätzliche erklärende Variable einbezogen.

Basierend auf der Hypothese, dass die Klimasensitivität an Standorten mit höheren Schäden auf Bestandesebene grösser sein sollte (H2), verwendeten wir die erklärenden Variablen der besten regionalen Modelle (1931–2017, 1971–2016) in Regressionen mit den aggregierten Schadensklassen und Chronologien auf Standortebene. Wir testeten dabei auf signifikante Unterschiede zwischen der Klimasensitivität und den drei Schadensklassen, indem wir einen Interaktionsterm aus einer Zielklimavariablen und der Schadensklasse hinzufügten. Des Weiteren untersuchten wir mit linearen Regressionen, ob trendbereinigte Chronologien auf Bestandesebene eine höhere Jahr-zu-Jahr-Variabilität aufwiesen an Standorten mit geringerer AWC, Bodentiefe und mittlerer Baumhöhe, d.h. einer höheren allgemeinen Klimasensitivität während des Zeitraums 1971–2016.

Darüber hinaus testeten wir in einem linearen gemischten Modell, ob die Standardabweichung der trendbereinigten Zeitreihen auf Baumebene (1971–2016) von der Baumgrösse (BHD), dem mittleren BAI (2008–2017) und den Standortvariablen Baumhöhe, AWC oder Bodentiefe abhängig war. Schliesslich wurde ein gemischtes Modell benutzt, um die Auswirkung des Konkurrenzindex (CI) auf den mittleren BAI (2008–2017) zu untersuchen, wobei die drei Variablen zur Wasserverfügbarkeit auf Bestandesebene und der BHD als unabhängige Variablen einbezogen wurden. In beiden Modellen wurde die Bestandes-ID als zufälliger Achsenabschnitt einbezogen, und wir führten eine Modellauswahl auf der Grundlage des BIC wie oben beschrieben durch.

Verallgemeinerte lineare gemischte Modelle für Kronenschäden

Generalisierte lineare gemischte Modelle mit einer Logit-Linkfunktion und binomialer Fehlerverteilung wurden benutzt, um den Einfluss von Bauparametern auf die Kronenschäden zu untersuchen (R-Paket *lme4*; Bates et al 2015). Wir modellierten die festen Effekte des BHD, der mittleren absoluten Wachstumsrate (BAI) und der grössenunabhängigen mittleren Wachstumsrate (BAIstd) während der letzten 10 Jahre vor der Dürre (2008–2017), der Wachstumsvariabilität (Standardabweichung, SD) über den Zeitraum 1971–2016 und des Konkurrenzindex auf den Biomasseverlust der Gesamtkrone (TCL/100; engl. *total crown loss*) und auf die Kronentransparenz (CT/100), zusätzlich enthielten die Modelle die Bestandsvariablen Baumhöhe, Bodentiefe und AWC als unabhängige Variablen und die Bestands-ID als zufälligen Achsenabschnitt. Wir testeten auch den Einbezug der Trio-Identität geschachtelt im Bestand als zusätzlichen zufälligen Achsenabschnitt, aber dies erwies sich als nicht aussagekräftig und wurde daher verworfen. Alle in den Modellen benutzten Variablen wurden zuvor normalisiert. Analog zur multiplen Regressionsanalyse von Klima und Wachstum wurde die Modellauswahl anhand des BIC durchgeführt.

Hauptkomponentenanalyse

Die Hauptkomponentenanalyse (engl. *Principal Component Analysis*, PCA) wurde als zusätzliches Mittel zur Visualisierung von Mustern gemeinsamer Variabilität zwischen den verschiedenen oben erwähnten Variablen auf Baum- und Bestandesebene eingesetzt. Als Variablen auf Baumebene wurden BHD, mittlere absolute Wachstumsrate (BAI), grössenunabhängige Wachstumsrate (BAIstd, 2008–2017), CI, CT

und TCL von 2021 verwendet. Die Variablen auf Standortebene waren AWC, Baumhöhe und Bodentiefe. Die Standardabweichung über den Zeitraum 1971–2016 und die Koeffizienten für SPEI_Aug6, SPEI_pSep4 und PPT_Jun1 (abgeleitet aus der Klima-Wachstums-Mehrfachregressionsanalyse über den Zeitraum 1971–2016, siehe Abschnitt Klima-Wachstumsanalyse oben) wurden sowohl auf Baum- als auch auf Standortebene einbezogen. Alle Variablen wurden vor der PCA normalisiert. Die Analysen wurden in R v4.1.2 durchgeführt (R Development Core Team 2021).

Ergebnisse

Bestandes- und Baumwachstumsmerkmale

Die drei Parameter Bodentiefe, Baumhöhe und AWC (verfügbare Wasserwasserkapazität), die auf Bestandsebene die Wasserverfügbarkeit beschreiben (Bodentiefe, Baumhöhe und AWC), zeigten einen negativen Zusammenhang mit den mittleren Baumschäden im Bestand an, der jedoch nicht signifikant war (Spearman's rho = 0,42 für Kronenhöhe und Bodentiefe und 0,26 für AWC; alle $p > 0,1$). Untereinander waren die Parameter stark korreliert (alle $r \geq 0,81$, $p < 0,01$). Innerhalb der Bestände wiesen die Bäume eine grosse Ähnlichkeit der zwischenjährlichen Wachstumsvariabilität auf ($r_{\text{bar}} > 0,5$, **Tabelle 5**), die sich auch in einer hohen durchschnittlichen Korrelation zwischen den neun Beständen widerspiegelte ($r_{\text{bar}} = 0,75$). Gemeinsame schmale Ringe wurden 1976, 2011 und 2017 beobachtet, und über alle Bestände hinweg stach das Jahr 2007 als breiter Ring hervor (grosser BAI in **Abbildung 7**).

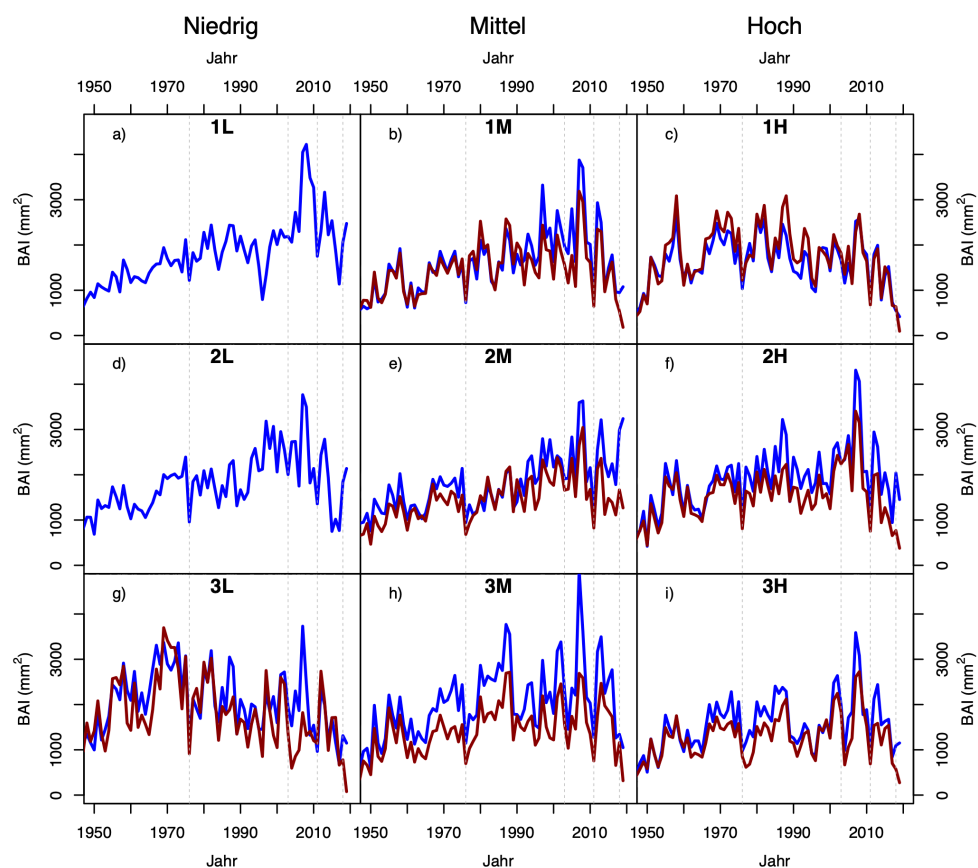


Abbildung 7. Zeitreihen des mittleren Basalflächenzuwachses (BAI) von Bäumen mit TCL2021 (Gesamtverlust an Kronenbiomasse im Jahr 2021, engl. total crown loss) < 50 % (blau) und ≥ 50 % (rot). Die Bestände zeigen von links nach rechts zunehmende Kronenschäden auf Bestandsebene, von geringen (L) über mittlere (M) bis zu hohen (H) Kronenschäden. Es gab nur einen (bzw. keinen) Baum mit ≥ 50 % TCL im Bestand 1L (bzw. 2L). Vertikale gestrichelte Linien kennzeichnen die vier trockensten SPEI-August6-Jahre seit 1950: 1976, 2003, 2011 und 2018. Die Zeitreihen enden im Jahr 2019.

In den meisten Beständen war in den letzten zehn Jahren ein deutlicher Rückgang des Radialwachstums zu beobachten, der bei Bäumen mit stärkeren Kronenschäden ausgeprägter war. Die Ringbreite im Jahr 2018 war nicht ungewöhnlich klein (Ringbreitenindex = 0,89), aber bei vielen Bäumen mit starken Kronenschäden war der Ring des darauffolgenden Jahres 2019 extrem schmal (siehe **Abbildung 7**, dunkelrote Zeitreihe).

Klimatische Treiber des Buchenwachstums in der Ajoie

Das Buchenwachstum in der Region Ajoie wurde stark von den Feuchtigkeitsbedingungen in der aktuellen und der vorangegangenen Vegetationsperiode beeinflusst. Die Jahreszeiten mit der höchsten Korrelation zwischen Radialwachstum und SPEI waren Juli₃₋₁₂ der aktuellen Wachstumsperiode (alle $r > 0,51$, $p < 0,001$) und September₃ des Vorjahres ($r = 0,47$, $p < 0,001$, **Abbildung 8a**). Die Korrelationsmuster und die Stärke der Korrelation mit den Niederschlagssummen und dem Bodenmatrixpotenzial waren derjenigen mit dem SPEI sehr ähnlich. Das Korrelationsmuster mit den mittleren Maximaltemperaturen war invers zum SPEI, ergab aber einen zusätzlichen signifikanten jahreszeitlichen Einfluss von Januar₃ ($r = 0,27$, $p < 0,05$, **Abbildung 8b**).

Für den Zeitraum 1931–2017 fanden wir eine starke Zunahme der Wachstumssensitivität gegenüber dem SPEI des vorangegangenen Septembers₄ (pSep₄) mit zunehmender Bestandesschadensklasse, die sich signifikant zwischen der niedrigen und der hohen Schadensklasse unterschied ($p = 0,04$, getestet über die Interaktion SPEI pSep₄ × Schadensklasse). Das einfachste Modell umfasste auch das Bodenmatrixpotenzial des aktuellen Jahres im August₆, den Niederschlag im Juni₁ und die mittlere Höchsttemperatur im Januar₃ (**Tabelle 6**). Die grössere Klimasensitivität in Beständen mit grösseren Kronenschäden stimmte auch mit der grösseren Standardabweichung der Chronologien auf Ebene der Schadensklassen überein (**Tabelle 4**).

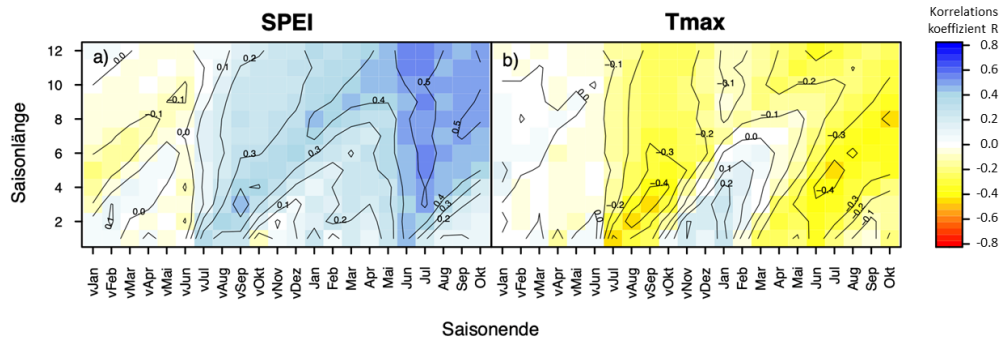


Abbildung 8. Heatmaps, die die Spearman-Rangkorrelationen zwischen der trendbereinigten regionalen Chronologie und dem Trockenheitsindikator «Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index» (SPEI) (a) und der mittleren Höchsttemperatur (b) vom vorangegangenen Januar bis zum Oktober des laufenden Jahres zeigen. Die Y-Achse zeigt die Korrelationen mit den Saisonlängen von einem Monat bis 12 Monaten.

Tabelle 6. Koeffizienten der multiplen Regression des Durchmesserwachstums gegen die Klimaparameter über den Zeitraum 1931–2017. Alle Zeitreihen wurden mit einem 30-Jahres-Spline trendbereinigt. SPEI und PPT: Regressionskoeffizienten für SPEI und Niederschlag (1971–2016). SMP: Bodenmatrixpotenzial; R^2_{adj} : bereinigtes R^2 der multiplen Regression; SD: Standardabweichung der Chronologien; ACF: Autokorrelationskoeffizient erster Ordnung der Chronologien. Die **fettgedruckten** Koeffizienten (**fett-kursiv**) waren signifikant mit $p < 0,05$ ($p < 0,001$).

Bestandes-schadensklasse	SPEI vSep ₄	SMP Aug ₆	PPT Jun ₁	T _{max} Jan ₃	R ² _{adj}	SD	ACF
Alle	0.111	0.091	0.047	0.062	0.568	0.23	0.19
Niedrig	0.084	0.086	0.037	0.055	0.507	0.20	0.17
Mittel	0.122	0.099	0.052	0.060	0.545	0.25	0.21
Hoch	0.140	0.099	0.050	0.069	0.514	0.27	0.33

Im kürzeren Zeitraum 1971–2016 war der Mastindex ein signifikanter Einflussfaktor auf die jährliche Wachstumsvariabilität (**Tabelle 7**). Die ausgewählten Klimavariablen und die Stärke der Klimasensitivitäten waren im Vergleich zum längeren Zeitraum (d.h. 1931–2017) ähnlich. Auch hier fanden wir höhere Regressionskoeffizienten für die meisten Klimavariablen in Beständen mit grösseren Kronenschäden. Die Analyse auf Bestandsebene ergab eine starke negative Beziehung zwischen der standortspezifischen Wachstumsvariabilität von Jahr zu Jahr (definiert als Standardabweichung der Chronologien über den Zeitraum 1971–2016) und Bestandsvariablen, die die durchschnittliche Bodenwasserverfügbarkeit charakterisieren, wie Bodentiefe, AWC und Baumhöhe (**Abbildung 9**). Die Jahr-zu-Jahr-Variabilität des Baumwachstums auf Baumebene war sowohl mit der Baumhöhe ($p < 0,05$) als auch mit der absoluten Wachstumsrate (BAI, $p < 0,001$; marginales $R^2 = 0,27$, bedingtes $R^2 = 0,36$, Tabelle S1) negativ korreliert.

Tabelle 7. Koeffizienten der multiplen Regression des Radialwachstums gegen die Klimaparameter im Zeitraum 1971–2016. Alle Zeitreihen wurden mit einem 30-jährigen Spline trendbereinigt. R^2_{adj} : bereinigtes R^2 der multiplen Regression; SD: Standardabweichung der Chronologien. ACF: Autokorrelationskoeffizient erster Ordnung der Chronologien. Die fettgedruckten Koeffizienten (fett-kursiv) waren signifikant mit $p < 0,05$ ($p < 0,001$).

Bestandes-schadensklasse	SPEI vSep ₄	SMP Aug ₆	PPT Jun ₁	T _{max} Jan ₃	Mast index	R^2_{adj}	SD	ACF
Alle	0.112	0.056	0.116	0.039	-0.074	0.551	0.23	0.06
Niedrig	0.099	0.074	0.096	0.031	-0.069	0.558	0.22	0.11
Mittel	0.122	0.050	0.135	0.037	-0.083	0.515	0.26	0.09
Hoch	0.123	0.051	0.118	0.038	-0.084	0.419	0.27	0.19

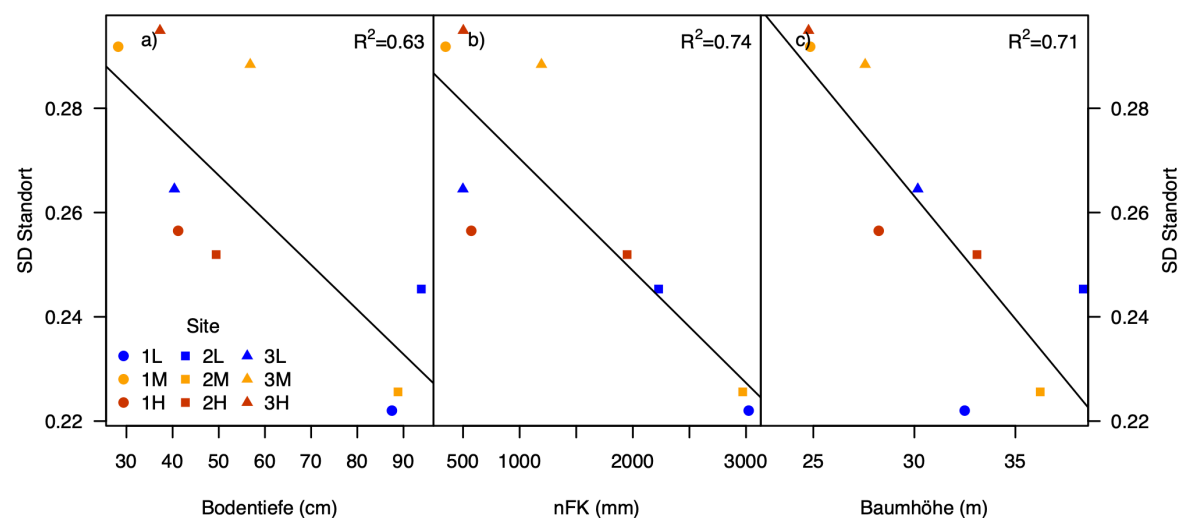


Abbildung 9. Lineare Regressionen der Standardabweichung (SD) von trendbereinigten Bestandschronologien über den Zeitraum 1971–2016 gegen a) Bodentiefe, b) pflanzenverfügbare Bodenwasserspeicherkapazität (AWC) und c) Kronendachhöhe. L, M und H sind die Bestände mit geringen, mittleren bzw. starken Kronenschäden.

Generalisierte lineare Modelle der individuellen Baumkronenschäden

Die generalisierten linearen Modelle ergaben, dass der Gesamtbiomasseverlust in Bäumen mit grösseren absoluten Wachstumsraten (BAI, $p = 0,001$) und in Beständen mit tiefgründigeren Böden (Bodentiefe, $p = 0,03$, **Tabelle 8**) geringer war. Auch die CT war in Beständen mit tiefgründigeren Böden ($p < 0,01$) und bei Bäumen mit grösserem BHD ($p = 0,06$) geringer, was bedeutet, dass grössere Bäume im Jahr 2021 weniger Kronenschäden aufwiesen.

Tabelle 8. Log-odds der verallgemeinerten linearen gemischten Modelle zur Vorhersage des Gesamtverlustes an Kronenbiomasse (engl. total crown loss, TCL) und der Kronentransparenz (CT). Marginales und bedingtes R^2 (R^2_m und R^2_c) wurden nach der Delta-Methode im R-Paket MuMIn berechnet. Es werden nur Modelle innerhalb von $\Delta BIC < 2$ der einfachsten Modelle gezeigt. Signifikanzniveaus: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ' $p < 0,1$.

Bestandes-schadensklasse	Intercept	BAI	Boden-tiefe	BHD	ΔBIC	R^2_m	R^2_c
TCL	-0.75**	-0.75**				0.10	0.18
	-0.77**	-0.69**	-0.51*		1.3	0.16	0.20
CT	-1.83***		-0.95***			0.12	0.12
	-1.87***		-0.74**	-0.47'	1.1	0.13	0.13

Hauptkomponentenanalyse

Die ersten beiden Hauptkomponenten erklärten zusammen 50 % der Gesamtvarianz und zeigten zwei eindeutige Ausrichtungen der Daten (**Abbildung 10**). Über die Bestände hinweg waren die Variablen überwiegend von oben links nach unten rechts ausgerichtet, und innerhalb der Bestände waren die Variablen von unten links nach oben rechts ausgerichtet. Bestände mit höherer AWC und höheren Bäumen waren entgegengesetzt zu Beständen angeordnet, die empfindlicher auf das Klima reagieren, d.h. die im Allgemeinen eine höhere jährliche Variabilität (sd) aufweisen und grössere Regressionskoeffizienten mit dem SPEI oder dem Bodenmatrixpotenzial zeigen. TCL und CT zeigten in die gleiche Richtung wie der Konkurrenzindex auf Baumebene, SD und die Klimasensitivität. In entgegengesetzter Richtung dazu wiesen DBH und absoluter und grössenunabhängiger Wachstumsrate (BAI und BAIstd). Diese Zuordnung wurde durch das gemischte lineare Modell gestützt. Dieses Modell zeigte, dass die Wachstumsraten im Zeitraum 2008–2017 stark von der Konkurrenz ($p < 0,05$) und dem BHD ($p < 0,001$, marginales $R^2 = 0,42$; bedingtes $R^2 = 0,52$, Tabelle S1) beeinflusst wurden.

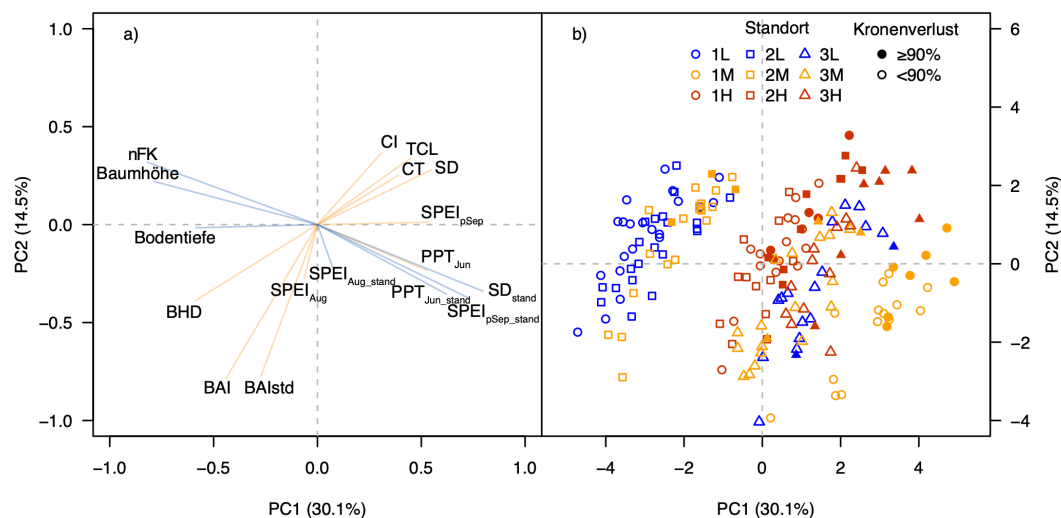


Abbildung 10. Werte der erklärenden Bestandes- (blau) und Einzelbaumvariablen (orange) auf den ersten beiden Hauptkomponenten und (b) Baumeinzelwerte multipliziert mit den ersten beiden Eigenvektoren der Hauptkomponentenanalyse. Gefüllte (offene) Symbole bezeichnen die Bäume mit $\geq 90\%$ ($< 90\%$) TCL im Jahr 2021. AWC: Verfügbare Wasserkapazität, CI: Konkurrenzindex, DBH: Brusthöhendurchmesser, BAI: Basalflächenzuwachs (2008-2017), BAIstd: grössenbereinigter BAI (2008-2017), TCL: Gesamtbiomasseverlust der Baumkrone, CT: Kronentransparenz, SD: Standardabweichung der trendbereinigten Wachstumszeitreihe (1971-2016). SPEI und PPT: Regressionskoeffizienten für SPEI und Niederschlag (1971-2016). Wenn es mehrere Ebenen für eine Variable gibt, bezeichnet der tiefgestellte Index _stand die Variablen auf Bestandsebene, kein tiefgestellter Index bezeichnet die Variablen auf Einzelbaumebene.

Da sich die Wachstumsrate in den generalisierten linearen gemischten Modellen als einer der stärksten Prädiktoren für Kronenschäden erwies und zudem in den ersten beiden Hauptkomponenten direkt entgegengesetzt zu Kronenschäden ausgerichtet war, haben wir Bäume mit $TCL < 50\%$ und $\geq 50\%$ in zwei Klassen aufgeteilt. Dabei zeigte sich, dass in sechs von sieben Beständen (in zwei Beständen waren nicht genügend Bäume mit $\geq 50\%$ TCL vorhanden, um eine mittlere Chronologie zu bilden, **Tabelle 5**) Bäume mit grösseren Kronenschäden nach der Trockenheit tatsächlich über einen längeren Zeitraum langsamer gewachsen waren (Abb. 2b, e, f, h, i). Selbst nach einer Korrektur für die Baumgrösse waren die Wachstumsraten von weniger geschädigten Bäumen seit 1971 im Durchschnitt 7–28 % grösser als diejenigen von stark geschädigten Bäumen.

Diskussion

Die Untersuchungen zeigten, dass die Sommertrockenheit 2018 in der Nordwestschweiz zu grösseren Kronenschäden auf Standorten mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit und bei Bäumen mit niedrigeren Wachstumsraten in der jüngsten Vergangenheit führte. Die insgesamt geringere Bodenwasserverfügbarkeit war proportional zur jährlichen Variabilität des Radialwachstums, was sich auch in höheren Regressionskoeffizienten des Trockenheitsindex SPEI zeigte, insbesondere im Spätsommer des Vorjahres. Analysen für die Einzelbäume ergaben, dass die Kronenschäden innerhalb des Standorts bei Bäumen mit niedrigeren Wachstumsraten, bei höherer Jahr-zu-Jahr-Variabilität des Radialwachstums und bei höheren Konkurrenzindizes grösser waren. Alle Analysen deuten darauf hin, dass die Wuchsstärke der Bäume vor der extremen Trockenheit 2018 und die Verfügbarkeit von Bodenwasser die Haupteinflussfaktoren auf das Ausmass des trockenheitsbedingten Kronensterbens sind.

Grössere Klimaempfindlichkeit des Durchmesserzuwachses an Standorten mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit

Die Erkenntnis, dass Bäume an Standorten mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit empfindlicher auf Schwankungen im klimatischen Wasserhaushalt (SPEI) reagieren, stimmen mit der Literatur überein: Es ist seit langem bekannt, dass das Radialwachstum umso empfindlicher auf das Klima reagiert, je näher ein Individuum am Rand des Verbreitungsgebiets der Art wächst oder an Standorten mit limitierten Wachstumsbedingungen, wie zum Beispiel Standorte mit geringerer Bodenwasserverfügbarkeit (Rigling et al 2002; Rabbel et al 2018; Klesse et al 2020). Obwohl die klimatischen Bedingungen an unseren Standorten sehr ähnlich sind (Spanne: $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ mittlere Jahrestemperatur, 50 mm mittlerer Jahresniederschlag), prägen die Bodeneigenschaften eindeutig die Sensitivität des Wachstums auf meteorologische Feuchtigkeitsschwankungen, was zu einem 1,6-fach grösseren Einfluss des Vorjahres-Sommer-Trockenheit (SPEI (pSep4)) zwischen den am wenigsten und den am stärksten geschädigten Standorten führt (Tabelle 4). Diese Beobachtungen folgen dem Liebig'schen Gesetz des Minimums (Liebig 1840), das besagt, dass ein Prozess umso empfindlicher auf Schwankungen einer Variablen reagiert, je limitierender diese Variable für den Prozess ist. Die zunehmende Bedeutung eines einzelnen wachstumsbegrenzenden Faktors spiegelt sich auch im synchroneren Jahrringwachstum an Standorten mit geringerer Bodenfeuchte wider (siehe r_{bar} in Tabelle 3; Tejedor et al 2020)). Insgesamt unterstreichen unsere Ergebnisse den Bedarf an ökologisch unverzerrten und hochaufgelösten Jahrringnetzwerken, um die Auswirkungen des Klimawandels auf das Waldwachstum auf grossen Skalen repräsentativ zu bewerten (Klesse et al 2018; Evans et al 2020).

Die Trockenheit 2018 führte bei den 189 untersuchten Buchen nicht zu besonders schmalen Ringen. Gleiches gilt an vielen anderen Standorten in Mitteleuropa, wie Dendrometermessungen zeigen (Salomón et al 2022). Dies ist nicht völlig überraschend, denn im Durchschnitt werden nur 23 % des jährlichen Radialzuwachses der Tieflandbuchen in der Schweiz nach dem 1. Juli produziert, also nach dem Zeitpunkt, als sich die Trockenheit 2018 deutlich verschärfte (Zweifel et al 2020; Etzold et al 2022). Wir konnten jedoch zeigen, dass spätsommerliche Dürreperioden einen starken Einfluss auf das radiale Baumwachstum im Folgejahr haben (**Abbildung 8**), was mit der von Hacket-Pain et al (2016) und Mausolf et al (2018) berichteten verzögerten Wachstumsreaktion übereinstimmt. Die zunehmende Häufigkeit von Dürreextremen in den letzten 20 Jahren und negative Wachstumstrends in den meisten

Beständen (**Abbildung 7**) dürften somit die Auswirkungen der Dürre 2018 auf die Baumgesundheit verstärkt haben.

Grössere Kronenschäden an Standorten mit geringerer Bodenwasserspeicherkapazität und höherer Klimasensitivität

Unsere Ergebnisse bestätigen das häufig beobachtete Muster, dass eine höhere Wachstumsvariabilität oder die daraus abgeleitete Dürreempfindlichkeit des Radialwachstums mit einer höheren Anfälligkeit für dürrebedingte Kronenschäden und Mortalität einhergeht (Cailleret et al 2019; Keen et al 2022). Angesichts des ähnlichen Alters der neun Bestände konnte gezeigt werden, dass die Baumhöhe die Produktivität des Standorts widerspiegelt, die unter ähnlichen Klimabedingungen in erster Linie von der durchschnittlichen Wasserverfügbarkeit des Bodens abhängt (**Abbildung 2**). Tiefgründigere Böden (wie durch Bodenprofile und grössere Kronenhöhen belegt) in weniger geschädigten Beständen boten den Bäumen einen Puffer zur Überwindung des anhaltenden Bodenwasserdefizits, das sich im Sommer 2018 entwickelte, und verhinderten eine vorzeitige Laubverfärbung (Chakraborty et al 2017; Leuschner 2020; Walthert et al 2021). Dies stimmt mit den Erkenntnissen von Brun et al (2020) überein, die zeigten, dass die frühzeitige Blattverfärbung in der Schweiz im Jahr 2018 mit zunehmender Vegetationshöhe, d.h. in Beständen mit ausreichender Wasserversorgung, weniger ausgeprägt war. Eine grössere Baumhöhe scheint demnach in dieser Studie kein intrinsisch prädisponierender Faktor für die Empfindlichkeit gegenüber hydraulischem Versagen zu sein (Grote et al 2016; Stovall et al 2019), sondern eher ein Indikator für eine generell höhere Wasserverfügbarkeit, die eine ausreichende Wasserversorgung auch in trockenen Jahren aufrechterhält.

Wäre der vorzeitige Laubfall eine erfolgreiche Strategie zur Vermeidung der Bildung von Embolien in den Ästen, d.h. zur Verhinderung von hydraulischem Versagen und Austrocknung (Bréda et al 2006; Schuldt et al 2020), hätten wir keine so starke und langanhaltende Kronenmortalität in den Folgejahren beobachtet. Wir interpretieren daher die vorzeitige Laubverfärbung während der schweren Dürre 2018 und das anschliessende Absterben der Kronen als Folge eines irreversiblen hydraulischen Versagens in den Ästen, verursacht durch extrem niedrige Bodenwasserpotenziale (Wohlgemuth et al 2020; Walthert et al 2021; Arend et al 2022).

Grössere Kronenschäden bei kleineren, langsamer wachsenden Bäumen

Wir konnten zeigen, dass die Wachstumsvariabilität in Beständen mit grösseren und weniger geschädigten Bäumen und bei Bäumen, die schneller wuchsen, geringer war (auch nach Kontrolle für unterschiedliche BHD). Zudem war der Konkurrenzdruck ein entscheidender Faktor für die absoluten Wachstumsraten (BAI). Insgesamt deuten unsere Ergebnisse auf eine durch das Bodenwasserpotenzial bestimmte Wachstumslimitierung und Kronenschädigung hin, die vor allem die schwächsten und am langsamsten wachsenden Bäume betrifft (Hülsmann et al 2018). Der Grund dafür ist, dass das durchschnittliche Radialwachstum in erster Linie durch die Blattfläche und damit die Kronengrösse bestimmt wird. Die Kronengrösse hängt mit dem Stammumfang und der Baumhöhe zusammen, wird aber auch durch die Konkurrenz um Licht (Beschattung durch Nachbarn) und die Verfügbarkeit unterirdischer Ressourcen (Grösse des Wurzelsystems, Bodennährstoffe und Wasserverfügbarkeit) gesteuert. Zwei Bäume im selben Bestand mit demselben Stammumfang sollten im Prinzip ähnlich wachsen. Wenn jedoch ein Baum durchwegs langsamer wächst, ist es wahrscheinlich, dass dieser Baum insgesamt weniger Ressourcen zur Verfügung hat, entweder wegen einer kleineren Krone aufgrund der Beschattung durch Nachbarbäume, durch verstärkte Konkurrenz um unterirdische Ressourcen oder aufgrund ungünstigerer Mikrostandortbedingungen (z.B. flachgründigere Böden mit begrenzter Wasserverfügbarkeit), die zu weniger Wurzelbiomasse und geringerer photosynthetischer Kapazität führen. Wasserlimitierung, insbesondere ein limitierter Zugang zu tiefen Bodenwasservorräten – abgeleitet aus geringeren Baumhöhen und $\delta^{18}\text{O}$ -angereichertem Xylemwasser – wurde bereits früher als entscheidender Faktor für trockenheitsbedingte Mortalität bei Eichen in Italien erkannt (Ripullone et al 2020). Geringere Wachstumsraten über einen längeren Zeitraum, die dem Absterben eines Baumes vorausgehen, sind ein gut dokumentiertes Phänomen (Cailleret et al 2017). Es gibt jedoch gegensätzliche Ergebnisse, die zeigen, dass Bäume, die in der Vergangenheit schneller wuchsen, in extrem trockenen Jahren auch anfälliger für

trockenheitsbedingte Mortalität waren (z.B. Gessler et al 2018). Diese Autoren gehen davon aus, dass Bäume, die unter normaler Wasserversorgung und ansonsten günstigen Wachstumsbedingungen wachsen, eine Architektur mit grossen Kronen, einem hohen Verhältnis von Krone zu Wurzel und kavitationsanfälligen grossen Xylemgefässen entwickeln. Diese Eigenschaften machen sie anfällig für hydraulisches Versagen. In unserer Studie könnte jedoch ein potenziell besserer Zugang zu Bodenwasserresourcen eine solche potenziell negative Akklimatisierung kompensiert haben, oder eine häufige Wasserbegrenzung könnte auch bei schneller wachsenden Bäumen eine langfristige Überformung des Kronendachs verhindert haben. Wenn die Niederschläge in einem einzelnen Jahr deutlich geringer sind als im langjährigen Durchschnitt, ist es wahrscheinlich, dass Bäume mit limitiertem Zugang zu tieferen Bodenschichten mit Wasserreserven stärker davon betroffen sind. Gründe dafür können die langfristige schlechteren Mikrostandortbedingungen sein (was sich wahrscheinlich in einer höheren Jahr-zu-Jahr Wachstumsvariabilität widerspiegelt) und/oder die eingeschränkte Konkurrenzkraft (geringere durchschnittliche Wachstumsrate).

Frühere Studien haben gezeigt, dass die Toleranz der Buche gegenüber extremen Umweltbedingungen bis zu einem gewissen Grad genetisch gesteuert ist (Stojnić et al 2018; Cuervo-Alarcon et al 2021), was bekanntermassen auch die Wachstumsraten der verschiedenen Genotypen beeinflusst (Leuschner 2020). Das Ausmass, in dem die genetische Variabilität innerhalb und zwischen den untersuchten Beständen zu den beobachteten Reaktionen beiträgt, ist jedoch unbekannt und bedarf weiterer Studien.

Implikationen für die Zukunft der Buche in Mitteleuropa

Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass weniger dichte Bestände die Auswirkungen von extremen Dürreperioden, die in Zukunft voraussichtlich häufiger auftreten werden, abfedern könnten. Obwohl es widersprüchliche als teilweise standort- und artspezifische Belege dafür gibt, wie die Durchforstung die Empfindlichkeit des Baumwachstums gegenüber Dürren beeinflusst (Mausolf et al 2018; Bosela et al 2021), kann davon ausgegangen werden, dass eine Ausdünnung zumindest vorübergehend die Konkurrenz um Wasser und damit auch daher die Spitzenbelastung der Bäume durch Trockenheit verringert, insbesondere an Standorten mit geringer Wasserspeicherkapazität des Bodens (Giuggiola et al 2018). Die Dürre 2018 war eine der schwersten der letzten 150 Jahre (Erfurt et al 2020; Rathgeb et al 2020). Dennoch waren die meisten Buchenbestände auf mässig feuchten Standorten in niedrigen Lagen in Mitteleuropa von dieser Dürre weitgehend unbeeinflusst. Wir kommen deshalb zum Schluss, dass die Buche in solchen Beständen mit möglicherweise tiefgründigen Böden und guter Wasserspeicherkapazität wahrscheinlich nicht unmittelbar durch aktuelle und künftige Dürren bedroht ist, selbst wenn für das gesamte Verbreitungsgebiet der Art ein Rückgang des künftigen Wachstums prognostiziert wird (Martinez del Castillo et al 2022). Es ist jedoch wahrscheinlich, dass sich die Bedingungen für die Waldgesundheit zwischen optimalen Standorten und Standorten mit limitierten Wachstumsbedingungen bei anhaltendem extremen Wasserdefizit weiter auseinanderentwickeln werden, was durch phänologische Verschiebungen, die zu einem früheren Beginn der Vegetationsperiode und damit zu einem längeren Wasserverlust durch Transpiration führen, noch verstärkt wird (Meier et al 2021).

Schlussfolgerungen

Diese Studie ist ein Beitrag zu der rasch wachsenden Zahl von Veröffentlichungen, in denen die Auswirkungen von Baumgrösse, Konkurrenz und Wachstumsrate auf die trockenheitsbedingte Mortalität von Waldbäumen untersucht werden. Es wurde das Wachstum und die Kronenschäden der Buche unter verschiedenen Standortbedingungen untersucht und gezeigt, dass die Kronenschäden an den trockensten Standorten mit flachgründigeren Böden und bei kleineren und langsamer wachsenden Bäumen am grössten waren. Insgesamt deuten unsere Ergebnisse darauf hin, dass die Konkurrenzfähigkeit der Buche auf suboptimalen Standorten im Tiefland abgenommen hat und dass sich die Art voraussichtlich auf Standorte mit besserem Wasserrückhaltevermögen zurückzieht. Ein vollständiges Verschwinden der Buche ist derzeit jedoch nicht zu erwarten.

Dank

Wir danken Roger Köchli, Leo Loprieno, Maurice Moor, Daniel Pock, Silas Strebel, Ide Uitentuis, Ueli Wasem und weiteren Personen für die Vorbereitung und Durchführung der Feldarbeit sowie Daniel Nievergelt, Martin Kistler und Raphael Sigrist für die Schulung der Feldteams. Wir danken auch Anne Verstege und Daniel Pock für ihre Hilfe bei der Vorbereitung der Bohrkerne und der Ringbreitenmessung. Wir bedanken uns bei Daniel Scherrer und Dirk Schmatz für die Bereitstellung der interpolierten Klimadaten. Des Weiteren danken wir den kantonalen Behörden des Kantons Jura, den regionalen Forstbehörden und den privaten Waldbesitzern für die Erlaubnis und den Zugang zur Durchführung dieses Monitoringprojekts. Stefan Klesse wurde vom SwissForestLab (Forschungsstipendium SFL20 P5) und vom Bundesamt für Umwelt BAFU unterstützt. Wir danken der WSL-Dürreinitiative und dem WHFF-CH-Fonds (Projekt 2019.15) für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

- ADAMS HD, ZEPPEL MJB, ANDEREGG WRL, HARTMANN H, LANDHAUSSER SM ET AL (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution* 1:1285-1291. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>
- ALLEN CD, MACALADY AK, CHENCHOUNI H, BACHELET D, MCDOWELL N ET AL (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- ALLEN CD, BRESHEARS DD, MCDOWELL NG (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6:129. <https://doi.org/10.1890/es15-00203.1>
- ANDEREGG WRL, KANE JM, ANDEREGG LDL (2013) Consequences of widespread tree Mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3:30-36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- ANDEREGG WRL, HICKE JA, FISHER RA, ALLEN CD, AUKEMA J ET AL (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208:674-683. <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- ANDEREGG WRL, TRUGMAN AT, BADGLEY G, ANDERSON CM, BARTUSKA A ET AL (2020) Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science* 368:eaaz7005. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7005>
- ARCHAMBEAU J, RUIZ-BENITO P, RATCLIFFE S, FREJAVILLE T, CHANGENET A ET AL (2020) Similar patterns of background mortality across Europe are mostly driven by drought in European beech and a combination of drought and competition in Scots pine. *Agricultural and Forest Meteorology* 280:107772. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107772>
- AREND M, LINK RM, ZAHND C, HOCH G, SCHULDT B ET AL (2022) Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist* 234:1195-1205. <https://doi.org/10.1111/nph.18065>
- ASCOLI D, MARINGER J, HACKET-PAIN A, CONEDERA M, DROBYSHEV I ET AL (2017) Two centuries of masting data for European beech and Norway spruce across the European continent. *Ecology* 98:1473. <https://doi.org/10.17863/CAM.8557>
- BALTENSWEILER A, BRUN P, PRANGA J, PSOMAS A, ZIMMERMANN NE ET AL (2020) Räumliche Analyse von Trockenheitssymptomen im Schweizer Wald mit Sentinel-2-Satellitendaten. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 171:298-301. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0298>
- BALTENSWEILER A, WALTHERT L, HANEWINKEL M, ZIMMERMANN S, NUSSBAUM M (2021) Machine learning based soil maps for a wide range of soil properties for the forested area of Switzerland. *Geoderma Regional* 27:e00437. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2021.e00437>
- BARTOŃ K (2019) *MuMIn: Multi-Model Inference*: R package version 1.43.15.
- BASTIN J-F, FINEGOLD Y, GARCIA C, MOLLICONE D, REZENDE M ET AL (2019) The global tree restoration potential. *Science* 365:76-79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>
- BASTOS A, CIAIS P, FRIEDLINGSTEIN P, SITCH S, PONGRATZ J ET AL (2020) Direct and seasonal legacy effects of the 2018 heat wave and drought on European ecosystem productivity. *Science Advances* 6:eaba2724. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba2724>
- BATES D, MÄCHLER M, BOLKER B, WALKER S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- BEGUERÍA S, VICENTE-SERRANO SM (2017) *SPEI: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index*. R package version 1.7.
- BENNETT AC, MCDOWELL NG, ALLEN CD, ANDERSON-TEIXEIRA KJ (2015) Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants* 1:15139. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>
- BIEDERMANN PHW, MULLER J, GREGOIRE JC, GRUPPE A, HAGGE J ET AL (2019) Bark Beetle Population Dynamics in the Anthropocene: Challenges and Solutions. *Trends in Ecology & Evolution* 34:914-924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- BIGLER C, BRAKER OU, BUGMANN H, DOBBERTIN M, RIGLING A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330-343. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0126-2>

- BIGLER C, VITASSE Y (2021)** Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agricultural and Forest Meteorology* 307:108492. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108492>
- BOERGENS E, GUNTNER A, DOBSLAW H, DAHLE C (2020)** Quantifying the Central European Droughts in 2018 and 2019 With GRACE Follow-On. *Geophysical Research Letters* 47:e2020GL087285. <https://doi.org/10.1029/2020gl087285>
- BOGDZIEWICZ M, KELLY D, THOMAS PA, LAGEARD JGA, HACKET-PAIN A (2020)** Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech. *Nature Plants* 6:88-94. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0592-8>
- BOLTE A, HILBRIG L, GRUNDMANN B, KAMPF F, BRUNET J ET AL (2010)** Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research* 129:261-276. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0323-1>
- BOLTE A, CZAJKOWSKI T, COCOZZA C, TOGNETTI R, DE MIGUEL M ET AL (2016)** Desiccation and Mortality Dynamics in Seedlings of Different European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Populations under Extreme Drought Conditions. *Front. Plant Sci.* 7:751. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00751>
- BOSELA M, ŠTEFANČÍK I, MARČIŠ P, RUBIO-CUADRADO Á, LUKAC M (2021)** Thinning decreases above-ground biomass increment in central European beech forests but does not change individual tree resistance to climate events. *Agricultural and Forest Meteorology* 306:108441. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108441>
- BOTTERO A, FORRESTER DI, CAILLERET M, KOHNLE U, GESSLER A ET AL (2021)** Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts. *Global Change Biology* 27:4403-4419. <https://doi.org/10.1111/gcb.15737>
- BRAUN S, SCHINDLER C, RIHM B (2017)** Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: The role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate. *Science of The Total Environment* 599-600:637-646. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.230>
- BRÉDA N, HUC R, GRANIER A, DREYER E (2006)** Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63:625-644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- BRIFFA KR, MELVIN TM (2011)** A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: Justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. In *Dendroclimatology*, 113-145. Springer, Dordrecht.
- BRODRIBB TJ, COCHARD H (2009)** Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *Plant Physiology* 149:575-584. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
- BRODRIBB TJ, POWERS J, COCHARD H, CHOAT B (2020)** Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* 368:261-266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- BROOKS ME, BATES DM, KRISTENSEN K, VAN BENTHEM KJ, MAGNUSSON A ET AL (2017)** glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9: 378-400.
- BRUN P, PSOMAS A, GINZLER C, THUILLER W, ZAPPA M ET AL (2020)** Large-scale early-wilting response of Central European forests to the 2018 extreme drought. *Global Change Biology* 26:7021-7035. <https://doi.org/10.1111/gcb.15360>
- BUCHMAN RG, PEDERSON SP, WALTERS NR (1983)** A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. *Canadian Journal of Forest Research* 13:601-608. <https://doi.org/10.1139/x83-087>
- BUNN A, KORPELA M, BIONDI F, CAMPELO F, MÉRIAN P ET AL (2019)** dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.7.0.
- BURAS A, SCHUNK C, ZEITRAG C, HERRMANN C, KAISER L ET AL (2018)** Are Scots pine forest edges particularly prone to drought-induced mortality? *Environmental Research Letters* 13:025001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaa0b4>
- BUTIN H (2019)** *Krankheiten der Wald- und Parkbäume*. Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany. 303 p.

- CAILLERET M, JANSEN S, ROBERT EMR, DESOTO L, AAKALA T ET AL (2017) A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology* 23:1675-1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>
- CAILLERET M, DAKOS V, JANSEN S, ROBERT EMR, AAKALA T ET AL (2019) Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Front. Plant Sci.* 9:1964. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01964>
- CASTAGNERI D, VACCHIANO G, HACKET-PAIN A, DEROSE RJ, KLEIN T ET AL (2022) Meta-analysis reveals different competition effects on tree growth resistance and resilience to drought. *Ecosystems* 25:30–43. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00638-4>
- CAVIN L, MOUNTFORD EP, PETERKEN GF, JUMP AS (2013) Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology* 27:1424-1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12126>
- CHAKRABORTY T, SAHA S, MATZARAKIS A, REIF A (2017) Influence of multiple biotic and abiotic factors on the crown die-back of European beech trees at their drought limit. *Flora* 229:58-70. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.012>
- CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB TJ, COCHARD H, DELZON S ET AL (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-756. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- CHOAT B, BRODRIBB TJ, BRODERSEN CR, DUURSMA RA, LOPEZ R ET AL (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558:531-539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- CIAIS P, REICHSTEIN M, VIOVY N, GRANIER A, OGEE J ET AL (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>
- CLARK JS, IVERSON L, WOODALL CW, ALLEN CD, BELL DM ET AL (2016) The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology* 22:2329-2352. <https://doi.org/10.1111/gcb.13160>
- COOK BI, SMERDON JE, SEAGER R, COATS S (2014) Global warming and 21st century drying. *Climate Dynamics* 43:2607-2627. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2075-y>
- CORCOBADO T, CECIL TL, BRANDSTETTER M, DAXER A, HUTTLER C ET AL (2020) Decline of European beech in Austria: Involvement of *Phytophthora* spp. and contributing biotic and abiotic factors. *Forests* 11:895. <https://doi.org/10.3390/f11080895>
- CROUCHET SE, JENSEN J, SCHWARTZ BF, SCHWINNING S (2019) Tree mortality after a hot drought: Distinguishing density-dependent and -independent drivers and why it matters. *Frontiers in Forests and Global Change* 2:21. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00021>
- CUERVO-ALARCON L, AREND M, MÜLLER M, SPERISEN C, FINKELDEY R ET AL (2021) A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Scientific Reports* 11:2386. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81594-w>
- DOBBERTIN M, HUG C, SCHWYZER A, BORER S, SCHMALZ H (2016) *Aufnahmeanleitung: Kronenansprachen auf den Sanasilva- und den LWF-Flächen, V10-16*: Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf. 86 p.
- DÜGGELIN C, ABEGG M, BISCHOF S, BRÄNDLI U-B, CIOLDI F ET AL (2020) *Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Feldaufnahmen der fünften Erhebung 2018–2026*. In WSL Berichte: Vol. 90 Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf 274 p.
- EICHHORN J, ROSKAMS P, POTOČIĆ N, TIMMERMAN V, FERRETTI M ET AL (2016) *Visual Assessment of Crown Condition and Damaging Agents. Manual Part IV*. In Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, ed. U.I.F.P.C. Centre, 54 p. Thünen Institute of Forest Ecosystems, Eberswalde, Germany.
- ERFURT M, SKIADARETIS G, TIJDEMAN E, BLAUHUT V, BAUHUS J ET AL (2020) A multidisciplinary drought catalogue for southwestern Germany dating back to 1801. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 20:2979-2995. <https://doi.org/10.5194/nhess-20-2979-2020>
- ETZOLD S, ZIEMINSKA K, ROHNER B, BOTTERO A, BOSE AK ET AL (2019) One century of forest monitoring data in Switzerland reveals species- and site-specific trends of climate-induced tree mortality. *Front. Plant Sci.* 10:307. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00307>

- ETZOLD S, STERCK F, BOSE AK, BRAUN S, BUCHMANN N ET AL (2022) Number of growth days and not length of the growth period determines radial stem growth of temperate trees. *Ecology Letters* 25:427-439. <https://doi.org/10.1111/ele.13933>
- EVANS P, CROFTS AL, BROWN CD (2020) Biotic filtering of northern temperate tree seedling emergence in beyond-range field experiments. *Ecosphere* 11:e03108. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3108>
- FERRETTI M, BACARO G, BRUNIALTI G, CALDERISI M, CROISÉ L ET AL (2021) Tree canopy defoliation can reveal growth decline in mid-latitude temperate forests. *Ecological Indicators* 127:107749. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107749>
- FREI ER, GOSSNER MM, VITASSE Y, QUELOZ V, DUBACH V ET AL (2022) European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Journal of Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13467>
- FRITTS HC, SMITH DG, CARDIS JW, BUDELSKY CA (1965) Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in Northern Arizona. *Ecology* 46:393-401. <https://doi.org/10.2307/1934872>
- FUENTES M, NIKLASSON M, DROBYSHEV I, KARLSSON M (2010) Tree mortality in a semi-natural beech forest in SW Sweden. *Ecological Bulletins* 53:117–130.
- GAO B-C (1996) NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment* 58:257-266. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00067-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00067-3)
- GÄRTNER H, NIEVERGELT D (2010) The core-microtome: A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia* 28:85-92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>
- GEORGE J-P, BÜRKNER P-C, SANDERS TG, NEUMANN M, CAMMALLERI C ET AL (2022) Long-term forest monitoring unravels constant mortality rise in European forests. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13469>
- GESSLER A, KEITEL C, KREUZWIESER J, MATYSSEK R, SEILER W ET AL (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees - Structure and Function* 21:1-11. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0107-x>
- GESSLER A, SCHAUB M, MCDOWELL NG (2017) The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist* 214:513-520. <https://doi.org/10.1111/nph.14340>
- GESSLER A, CAILLERET M, JOSEPH J, SCHÖNBECK L, SCHAUB M ET AL (2018) Drought induced tree mortality – a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytologist* 219:485-490. <https://doi.org/10.1111/nph.15154>
- GESSLER A, BOTTERO A, MARSHALL J, AREND M (2020) The way back: Recovery of trees from drought and its implication for acclimation. *New Phytologist* 228:1704-1709. <https://doi.org/10.1111/nph.16703>
- GILLNER S, RÜGER N, ROLOFF A, BERGER U (2013) Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 302:372-378. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.032>
- GIUGGIOLA A, ZWEIFEL R, FEICHTINGER LM, VOLLENWEIDER P, BUGMANN H ET AL (2018) Competition for water in a xeric forest ecosystem – Effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant Scots pine trees. *Forest Ecology and Management* 409:241-249. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.002>
- GÖSSWEIN S, LEMME H, PETERCORD R (2017) Prachtkäfer profitieren vom Trockensommer 2015. *LWF Wissen* 1:14–17.
- GROTE R, GESSLER A, HOMMEL R, POSCHENRIEDER W, PRIESACK E (2016) Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees-Structure and Function* 30:1467-1482. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1446-x>
- HACKET-PAIN AJ, CAVIN L, FRIEND AD, JUMP AS (2016) Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *European Journal of Forest Research* 135:897-909. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0982-7>
- HACKET-PAIN AJ, LAGEARD JGA, THOMAS PA (2017) Drought and reproductive effort interact to control growth of a temperate broadleaved tree species (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* 37:744-754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx025>

- HAMMEL K, KENNEL M (2001) *Charakterisierung und Analyse der Wasserverfügbarkeit und des Wasserhaushalts von Waldstandorten in Bayern mit dem Simulationsmodell BROOK90*. In Forstliche Forschungsberichte München: Vol. 185 Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Frank Verlag, München. 135 p.
- HANEL M, RAKOVEC O, MARKONIS Y, MACA P, SAMANIEGO L ET AL (2018) Revisiting the recent European droughts from a long-term perspective. *Scientific Reports* 8:9499. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27464-4>
- HARTIG F (2021) *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package version 0.4.4.
- HARTMANN H, SCHULDT B, SANDERS TGM, MACINNIS-NG C, BOEHMER HJ ET AL (2018) Monitoring global tree mortality patterns and trends. Report from the VW symposium 'Crossing scales and disciplines to identify global trends of tree mortality as indicators of forest health'. *New Phytologist* 217:984-987. <https://doi.org/10.1111/nph.14988>
- HEGYI F (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. *Royal College of Forestry* 30:74-90.
- HEMBER RA, KURZ WA, COOPS NC (2017) Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. *Global Change Biology* 23:1691-1710. <https://doi.org/10.1111/gcb.13428>
- HILLEL D (1980) *Applications of Soil Physics*. Academic Press, New York. 385 p.
- HÜLSMANN L, BUGMANN HKM, COMMARMOT B, MEYER P, ZIMMERMANN S ET AL (2016) Does one model fit all? Patterns of beech mortality in natural forests of three European regions. *Ecological Applications* 26:2463-2477. <https://doi.org/10.1002/eap.1388>
- HÜLSMANN L, BUGMANN H, CAILLERET M, BRANG P (2018) How to kill a tree: Empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. *Ecological Applications* 28:522-540. <https://doi.org/10.1002/eap.1668>
- IMFELD N, STUCKI P, BRÖNNIMANN S, BÜRGI M, CALANCA P ET AL (2022) Ein ziemlich normaler zukünftiger Sommer. *Geographica Bernensia*:G100. <https://doi.org/10.4480/GB2022.G100>
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge. 2391 p.
- JOHNSON DM, DOMEK JC, BERRY ZC, SCHWANTES AM, MCCULLOH KA ET AL (2018) Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant Cell and Environment* 41:576-588. <https://doi.org/10.1111/pce.13121>
- JUMP AS, RUIZ-BENITO P, GREENWOOD S, ALLEN CD, KITZBERGER T ET AL (2017) Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. *Global Change Biology* 23:3742-3757. <https://doi.org/10.1111/gcb.13636>
- JUNG T (2009) Beech decline in Central Europe driven by the interaction between Phytophthora infections and climatic extremes. *Forest Pathology* 39:73-94. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00566.x>
- KANNENBERG SA, MAXWELL JT, PEDERSON N, D'ORANGEVILLE L, FICKLIN DL ET AL (2019) Drought legacies are dependent on water table depth, wood anatomy and drought timing across the eastern US. *Ecology Letters* 22:119-127. <https://doi.org/10.1111/ele.13173>
- KANNENBERG SA, SCHWALM CR, ANDEREGG WRL (2020) Ghosts of the past: How drought legacy effects shape forest functioning and carbon cycling. *Ecology Letters* 23:891-901. <https://doi.org/10.1111/ele.13485>
- KEEN RM, VOELKER SL, WANG SYS, BENTZ BJ, GOULDEN ML ET AL (2022) Changes in tree drought sensitivity provided early warning signals to the California drought and forest mortality event. *Global Change Biology* 28:1119-1132. <https://doi.org/10.1111/gcb.15973>
- KLESSE S, BABST F, LIENERT S, SPAHNI R, JOOS F ET AL (2018) A combined tree ring and vegetation model assessment of European forest growth sensitivity to interannual climate variability. *Global Biogeochemical Cycles* 32:1226-1240. <https://doi.org/10.1029/2017GB005856>
- KLESSE S, DEROSE RJ, GUITERMAN CH, LYNCH AM, O'CONNOR CD ET AL (2018) Sampling bias overestimates climate change impacts on forest growth in the southwestern United States. *Nature Communications* 9:5336. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07800-y>
- KLESSE S, DEROSE RJ, BABST F, BLACK BA, ANDEREGG LDL ET AL (2020) Continental-scale tree-ring-based projection of Douglas-fir growth: Testing the limits of space-for-time substitution. *Global Change Biology* 26:5146-5163. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.15170>

- KLESSE S, WOHLGEMUTH T, MEUSBURGER K, VITASSE Y, VON ARX G ET AL (2022)** Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of The Total Environment* 851:157926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>
- KNAPP EE, BERNAL AA, KANE JM, FETTIG CJ, NORTH MP (2021)** Variable thinning and prescribed fire influence tree mortality and growth during and after a severe drought. *Forest Ecology and Management* 479:118595. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118595>
- KÖRNER C (2019)** No need for pipes when the well is dry-a comment on hydraulic failure in trees. *Tree Physiology* 39:695-700. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz030>
- LEUSCHNER C, ELLENBERG H (2017)** *Ecology of Central European Forests - Vegetation Ecology of Central Europe* Springer Nature, Stuttgart, Germany. 972 p.
- LEUSCHNER C (2020)** Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47:125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>
- LIEBIG JFV (1840)** *Organic Chemistry in Its Applications to Agriculture and Physiology*. Taylor and Walton, London. 387 p.
- LÜDECKE D, BEN-SHACHAR MS, PATIL I, WAGGONER P, MAKOWSK D (2021)** performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software* 6:3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- MANION PD (1981)** *Tree disease concepts*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall, New Jersey. 399 p.
- MARCHIN RM, BACKES D, OSSOLA A, LEISHMAN MR, TJOELKER MG ET AL (2022)** Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species. *Global Change Biology* 28:1133-1146. <https://doi.org/10.1111/gcb.15976>
- MARTINEZ DEL CASTILLO E, ZANG CS, BURAS A, HACKET-PAIN A, ESPER J ET AL (2022)** Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Commun Biol* 5:1-9. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03107-3>
- MASSONNET C, CHUSTE PA, LEVILLAIN J, GÉRÉMIA F, E SILVA D ET AL (2021)** Leafy season length is reduced by a prolonged soil water deficit but not by repeated defoliation in beech trees (*Fagus sylvatica* L.): Comparison of response among regional populations grown in a common garden. *Agricultural and Forest Meteorology* 297:108228. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108228>
- MAUSOLF K, WILM P, HÄRDTLE W, JANSEN K, SCHULDT B ET AL (2018)** Higher drought sensitivity of radial growth of European beech in managed than in unmanaged forests. *Science of The Total Environment* 642:1201-1208. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.065>
- MCDOWELL NG, RYAN MG, ZEPPEL MJB, TISSUE DT (2013)** Feature: Improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytologist* 200:289-293. <https://doi.org/10.1111/nph.12502>
- MCDOWELL NG, ALLEN CD (2015)** Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change* 5:669-672. <https://doi.org/10.1038/nclimate2641>
- MEIER M, VITASSE Y, BUGMANN H, BIGLER C (2021)** Phenological shifts induced by climate change amplify drought for broad-leaved trees at low elevations in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 307:108485. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108485>
- MEUSBURGER K, TROTSIUK V, SCHMIDT-WALTER P, BALTENSWEILER A, BRUN P ET AL (2022)** Soil-plant interactions modulated water availability of Swiss forests during the 2015 and 2018 droughts. *Global Change Biology* 28:5928-5944. <https://doi.org/10.1111/gcb.16332>
- MEYER P, SPÎNU AP, MÖLDER A, BAUHUS J (2022)** Management alters drought-induced mortality patterns in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13396>
- MONSERUD RA, STERBA H (1999)** Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *Forest Ecology and Management* 113:109-123. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00419-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00419-8)
- MORAVEC V, MARKONIS Y, RAKOVEC O, SVOBODA M, TRNKA M ET AL (2021)** Europe under multi-year droughts: How severe was the 2014–2018 drought period? *Environmental Research Letters* 16:034062. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe828>
- NEUMANN M, MUES V, MORENO A, HASENAUER H, SEIDL R (2017)** Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology* 23:4788-4797. <https://doi.org/10.1111/gcb.13724>

- NUSKE R (2021) *vegperiod: Determine Thermal Vegetation Periods*: R package version 0.3.1.
- NUSSBAUMER A, GESSLER A, BENHAM S, DE CINTI B, ETZOLD S ET AL (2021) Contrasting resource dynamics in mast years for European beech and oak – A continental scale analysis. *Frontiers in Forests and Global Change* 4:689836. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.689836>
- OBLADEN N, DECHERING P, SKIADAREISIS G, TEGEL W, KEßLER J ET AL (2021) Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by 2018-2019 hot droughts in central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology* 307:108482. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108482>
- OKSANEN J, BLANCHET FG, FRIENDLY M, KINDT R, LEGENDRE P ET AL (2019) *vegan: community ecology package*: R package version 2.5-6.
- PAN Y, BIRDSEY RA, FANG J, HOUGHTON R, KAUPPI PE ET AL (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333:988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- PENUELAS J, BOADA M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- PETERKEN GF, MOUNTFORD EP (1996) Effects of drought on beech in Lady Park Wood, an unmanaged mixed deciduous woodland. *Forestry* 69:125-136. <https://doi.org/10.1093/forestry/69.2.125>
- POLLASTRINI M, PULETTI N, SELVI F, IACOPETTI G, BUSSOTTI F (2019) Widespread crown defoliation after a drought and heat wave in the forests of Tuscany (Central Italy) and their recovery – A case study from summer 2017. *Frontiers in Forests and Global Change* 2:74. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00074>
- PRETZSCH H, GRAMS T, HÄBERLE KH, PRITSCH K, BAUERLE T ET AL (2020) Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. *Trees* 34:957-970. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01973-0>
- PUHLMANN H, VON WILPERT K (2011) Test und Entwicklung von Pedotransferfunktionen für Wasserretention und hydraulische Leitfähigkeit von Waldböden. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 12:61-71.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2021) *R: A language and environment for statistical computing*. Version 4.1.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RABELL I, NEUWIRTH B, BOGENA H, DIEKKRÜGER B (2018) Exploring the growth response of Norway spruce (*Picea abies*) along a small-scale gradient of soil water supply. *Dendrochronologia* 52:123-130. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.007>
- RATHGEB U, BÜRGI M, WOHLGEMUTH T (2020) Waldschäden wegen Dürre von 1864 bis 2018 in der Schweiz und insbesondere im Kanton Zürich. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 171:249-256. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0249>
- RIGLING A, BRÄKER O, SCHNEITER G, SCHWEINGRUBER F (2002) Intra-annual tree-ring parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the Engadina in the Valais (Switzerland). *Plant Ecology* 163:105-121. <https://doi.org/10.1023/A:1020355407821>
- RIPULLONE F, CAMARERO JJ, COLANGELO M, VOLTAS J (2020) Variation in the access to deep soil water pools explains tree-to-tree differences in drought-triggered dieback of Mediterranean oaks. *Tree Physiology* 40:591-604. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa026>
- ROBERTS J, CABRAL OMR, DE AGUIAR LF (1990) Stomatal and boundary-layer conductances in an Amazonian Terra Firme Rain Forest. *Journal of Applied Ecology* 27:336-353. <https://doi.org/10.2307/2403590>
- ROHMEDER E (1972) *Das Saatgut in der Forstwirtschaft*. Paul Parey, Hamburg und Berlin. 273 p.
- ROHNER B, KUMAR S, LIECHTI K, GESSLER A, FERRETTI M (2021) Tree vitality indicators revealed a rapid response of beech forests to the 2018 drought. *Ecological Indicators* 120:106903. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106903>
- RUEHR NK, GROTE R, MAYR S, ARNETH A (2019) Beyond the extreme: Recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress. *Tree Physiology* 39:1285-1299. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz032>
- RYAN MG, YODER BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47:235-242. <https://doi.org/10.2307/1313077>

- SALOMÓN RL, PETERS RL, ZWEIFEL R, SASS-KLAASSEN UGW, STEGEHUIS AI ET AL (2022)** The 2018 European heatwave led to stem dehydration but not to consistent growth reductions in forests. *Nature Communications* 13:28. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27579-9>
- SANDERS TGM, PITMAN R, BROADMEADOW M (2012)** *Soil type modifies climate-growth response of beech in Southern Britain*. In Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2011: May 11th–14th, 2011 in Orléans, France, (Scientific Technical Report ; 12/03), 10th TRACE conference (Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology), ed. Gärtner H, Rozenberg P, Montès P, Bertel O, Heinrich I, Helle G, 106-110. Deutsches GeoForschungsZentrum GFZ Potsdam.
- SCHMIDT-WALTER P, TROTSIUK V, MEUSBURGER K, ZACIOS M, MEESENBURG H (2020)** Advancing simulations of water fluxes, soil moisture and drought stress by using the LWF-Brook90 hydrological model in R. *Agricultural and Forest Meteorology* 291:108023. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108023>
- SCHNABEL F, PURRUCKER S, SCHMITT L, ENGELMANN RA, KAHL A ET AL (2021)** Cumulative growth and stress responses to the 2018-2019 drought in a European floodplain forest. *Global Change Biology* 28:1870-1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.16028>
- SCHULDT B, BURAS A, AREND M, VITASSE Y, BEIERKUHNLEIN C ET AL (2020)** A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology* 45:86-103. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.003>
- SOUSA PM, BARRIOPEDRO D, GARCIA-HERRERA R, ORDONEZ C, SOARES PMM ET AL (2020)** Distinct influences of large-scale circulation and regional feedbacks in two exceptional 2019 European heatwaves. *Communications Earth & Environment* 1:48. <https://doi.org/10.1038/s43247-020-00048-9>
- STOJNIĆ S, SUCHOCKA M, BENITO-GARZÓN M, TORRES-RUIZ JM, COCHARD H ET AL (2018)** Variation in xylem vulnerability to embolism in European beech from geographically marginal populations. *Tree Physiology* 38:173-185. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx128>
- STOVALL AEL, SHUGART H, YANG X (2019)** Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications* 10:4385. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>
- STURM J, SANTOS MJ, SCHMID B, DAMM A (2022)** Satellite data reveal differential responses of Swiss forests to unprecedented 2018 drought. *Global Change Biology* 28:2956-2978. <https://doi.org/10.1111/gcb.16136>
- TEJEDOR E, SERRANO-NOTIVOLI R, DE LUIS M, SAZ MA, HARTL C ET AL (2020)** A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Global Ecology and Biogeography* 29:1114-1125. <https://doi.org/10.1111/geb.13090>
- THORNTON PE, RUNNING SW, WHITE MA (1997)** Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *J Hydrol* 190:214-251.
- TROTSIUK V, HARTIG F, CAILLERET M, BABST F, FORRESTER DI ET AL (2020)** Assessing the response of forest productivity to climate extremes in Switzerland using model–data fusion. *Global Change Biology* 26:2463-2476. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.15011>
- TRUGMAN AT, DETTO M, BARTLETT MK, MEDVIGY D, ANDEREGG WRL ET AL (2018)** Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. *Ecology Letters* 21:1552-1560. <https://doi.org/10.1111/ele.13136>
- TRUGMAN AT, ANDEREGG LDL, ANDEREGG WRL, DAS AJ, STEPHENSON NL (2021)** Why is tree drought mortality so hard to predict? *Trends in Ecology & Evolution* 36:520-532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.001>
- TRUMBORE S, BRANDO P, HARTMANN H (2015)** Forest health and global change. *Science* 349:814-818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>
- TURC L (1961)** Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle, formule simplifiée et mise à jour. *Annales Agronomiques* 12:13-49.
- VITASSE Y, BOTTERO A, CAILLERET M, BIGLER C, FONTI P ET AL (2019)** Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology* 25:3781-3792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14803>
- WALTHERT L, GANTHALER A, MAYR S, SAURER M, WALDNER P ET AL (2021)** From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of the Total Environment* 753:141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>

- WASER LT, FISCHER C, WANG ZY, GINZLER C (2015)** Wall-to-Wall forest mapping based on digital surface models from image-based point clouds and a NFI forest definition. *Forests* 6:4510-4528. <https://doi.org/10.3390/f6124386>
- WILLIAMS AP, ALLEN CD, MACALADY AK, GRIFFIN D, WOODHOUSE CA ET AL (2013)** Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* 3:292-297. <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>
- WINTER S, MÖLLER GC (2008)** Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255:1251-1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>
- WOHLGEMUTH T, KISTLER M, AYMONT C, HAGEDORN F, GESSLER A ET AL (2020)** Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 171:257-269. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0257>
- WOLFE BT, SPERRY JS, KURSAR TA (2016)** Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytologist* 212:1007-1018. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>
- YOUNG DJN, STEVENS JT, EARLES JM, MOORE J, ELLIS A ET AL (2017)** Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. *Ecology Letters* 20:78-86. <https://doi.org/10.1111/ele.12711>
- ZUUR AF, IENO EN, WALKER NJ, SAVELIEV AA, SMITH GM (2009)** *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, United States. 574 p.
- ZWEIFEL R, GINZLER C, PSOMAS A, BRAUN S, WALTHERT L ET AL (2020)** Baumwasserdefizite erreichten im Sommer 2018 Höchstwerte – war das aus dem All erkennbar? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 171:302-305. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0298>

Produkte des Projekts «Dürre & Buche»

Wissenschaftliche Publikationen

E.R. Frei, M.M. Gossner, Y. Vitasse, V. Queloz, V. Dubach, A. Gessler, C. Ginzler, F. Hagedorn, K. Meusburger, M. Moor, E. Samblàs Vives, A. Rigling, Ide Uitentuis, G. von Arx & T. Wohlgemuth (2022) European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology* <https://doi.org/10.1111/plb.13467>.

Klesse S., T. Wohlgemuth, K. Meusburger, Y. Vitasse, G. von Arx, M. Lévesque, A. Neycken, S. Braun, V. Dubach, A. Gessler, C. Ginzler, M.M. Gossner, F. Hagedorn, V. Queloz, E. Samblàs Vives, A. Rigling & E.R. Frei (2022) Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of the Total Environment* <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>.

Umsetzungspublikationen

Frei E.R., M.M. Gossner, V. Queloz, Y. Vitasse & T. Wohlgemuth (2022) Laubfall im Sommer als Indiz für späteres Buchensterben. *Wald und Holz* 104(09): 10-13.

Frei E.R., M.M. Gossner, V. Queloz, Y. Vitasse & T. Wohlgemuth (2022) La chute prématurée du feuillage présage un futur dépérissement. *La Forêt* 104(09): 8-11.

Klesse S., K. Meusburger, T. Wohlgemuth & E.R. Frei (2022) Buchensterben hängt von Boden und Baumgrösse ab. *Wald und Holz* 103(08): 22.

Klesse S., K. Meusburger, T. Wohlgemuth & E.R. Frei (2022) La mortalité du hêtre dépend de sa taille et du sol. *La Forêt* 103(08): 22.

Weitere Umsetzungsprodukte

Projektwebseite: <https://www.wsl.ch/duerre-buche>

Kurzvideo über das Projekt (Kamera und Schnitt Michèle Kaennel Dobbertin, WSL)

Deutsches Video: <https://youtu.be/GK86SNQFo7g>

Französisches Video: <https://youtu.be/z76-xHHayQA>

Englisches Video: <https://youtu.be/5ieFpgtjeik>

Praxis-Transfer Veranstaltungen

17. Mai 2022 «Évolution de la vitalité des hêtres en Ajoie depuis 2018» Projektabschluss-Workshop mit Vertretern vom BAFU, IAP, Kanton Jura und der Praxis, Coeuve, Ajoie.

9. Jan. 2023 «Wie sieht die Zukunft der Buche aus?» Montagskolloquium des Instituts für Terrestrische Ökosysteme, ETH Zürich, CHN C14, 14:15–17:45

29. Juni 2023 SwissForestLab Dialog «Umgang mit bedrohten Hauptbaumarten»

Arbeits- und Lohnaufwand 2020–2022

Übersicht der Arbeitspensen 2020–2022

in Monaten

Zulasten WSL	20
Dr. Thomas Wohlgemuth, Projektleitung & Projektarbeiten; 3 Monate	3
Eva Samblás Vives, Austauschstudentin; 6 Monate	6
Ulrich Wasem, Technische Betreuung Feldaufnahmen; 3 Monate	3
Hilfskräfte/Zivildienstleistende, Laboranalysen, Wägen; 8 Monate	8
Zulasten WHFF	40
Dr. Esther Frei, Wiss. Mitarbeiterin 1.5.2020–30.4.2022	24
Maurice Moor, Praktikant 1.5.2020–31.10.2020	6
Eva Samblás Vives, Praktikantin; 6 Monate	6
Ide Uitentuis, Praktikant 1.6.2021–30.09.2021	4

Kosten Zulasten WHFF	In CHF
Esther Frei Wiss. Mitarbeiterin 24 Monate, 40% (2020–22)	73'600.00
Sozialabgaben (19%)	13'984.00
Maurice Moor Praktikant (Master) 6 Monate, 100% (2020)	18'000.00
Sozialabgaben (19%)	3'420.00
Eva Samblás Vives Praktikantin (Bachelor) 6 Monate, 100% (2021)	15'000.00
Sozialabgaben (19%)	2'850.00
Ide Uitentuis Praktikant (Bachelor) 4 Monate, 100% (2021)	10'000.00
Sozialabgaben (19%)	1'900.00
Total	138'754.00
WHFF-Beitrag	100'000.00
Übernahme der Kosten durch die WSL	38'754.00

Anhang: Bereits erschienene Publikationen

E.R. Frei, M.M. Gossner, Y. Vitasse, V. Queloz, V. Dubach, A. Gessler, C. Ginzler, F. Hagedorn, K. Meusburger, M. Moor, E. Samblàs Vives, A. Rigling, Ide Uitentuis, G. von Arx & T. Wohlgemuth (2022) European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology* <https://doi.org/10.1111/plb.13467>.

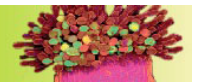
Klesse S., T. Wohlgemuth, K. Meusburger, Y. Vitasse, G. von Arx, M. Lévesque, A. Neycken, S. Braun, V. Dubach, A. Gessler, C. Ginzler, M.M. Gossner, F. Hagedorn, V. Queloz, E. Samblàs Vives, A. Rigling & E.R. Frei (2022) Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of the Total Environment* <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>.

Frei E.R., M.M. Gossner, V. Queloz, Y. Vitasse & T. Wohlgemuth (2022) Laubfall im Sommer als Indiz für späteres Buchensterben. *Wald und Holz* 104(09): 10-13.

Frei E.R., M.M. Gossner, V. Queloz, Y. Vitasse & T. Wohlgemuth (2022) La chute prématurée du feuillage présage un futur dépérissement. *La Forêt* 104(09): 8-11.

Klesse S., K. Meusburger, T. Wohlgemuth & E.R. Frei (2022) Buchensterben hängt von Boden und Baumgrösse ab. *Wald und Holz* 103(08): 22.

Klesse S., K. Meusburger, T. Wohlgemuth & E.R. Frei (2022) La mortalité du hêtre dépend de sa taille et du sol. *La Forêt* 103(08): 22.



RESEARCH ARTICLE

European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland

E. R. Frei^{1,2,3,4} , M. M. Gossner^{1,3,5} , Y. Vitasse^{1,3} , V. Queloz^{1,3} , V. Dubach¹, A. Gessler^{1,3,5} , C. Ginzler^{1,3} , F. Hagedorn^{1,3} , K. Meusburger^{1,3} , M. Moor¹, E. Samblás Vives^{1,6}, A. Rigling^{1,3,5} , I. Uitentuis¹, G. von Arx^{1,3,7} & T. Wohlgemuth^{1,3}

¹ Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf, Switzerland

² WSL Institute for Snow and Avalanche Research SLF, Davos Dorf, Switzerland

³ SwissForestLab, Birmensdorf, Switzerland

⁴ Climate Change and Extremes in Alpine Regions Research Centre CERC, Davos Dorf, Switzerland

⁵ Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich, Zurich, Switzerland

⁶ Autonomous University of Barcelona (UAB), Cerdanyola del Valles, Spain

⁷ Oeschger Centre for Climate Change Research, University of Bern, Bern, Switzerland

Keywords

Bark beetles; bleeding cankers; climatic water balance; crown dieback; *Fagus sylvatica*; tree mortality.

Correspondence

Esther R. Frei, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zuercherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, Switzerland.

E-mail: esther.frei@wsl.ch

Editor

B. Schuldt

Received: 28 February 2022;

Accepted: 4 September 2022

doi:10.1111/plb.13467

ABSTRACT

- During the particularly severe hot summer drought in 2018, widespread premature leaf senescence was observed in several broadleaved tree species in Central Europe, particularly in European beech (*Fagus sylvatica* L.). For beech, it is yet unknown whether the drought evoked a decline towards tree mortality or whether trees can recover in the longer term.
- In this study, we monitored crown dieback, tree mortality and secondary drought damage symptoms in 963 initially live beech trees that exhibited either premature or normal leaf senescence in 2018 in three regions in northern Switzerland from 2018 to 2021. We related the observed damage to multiple climate- and stand-related parameters.
- Cumulative tree mortality continuously increased up to 7.2% and 1.3% in 2021 for trees with premature and normal leaf senescence in 2018, respectively. Mean crown dieback in surviving trees peaked at 29.2% in 2020 and 8.1% in 2019 for trees with premature and normal leaf senescence, respectively. Thereafter, trees showed first signs of recovery. Crown damage was more pronounced and recovery was slower for trees that showed premature leaf senescence in 2018, for trees growing on drier sites, and for larger trees. The presence of bleeding cankers peaked at 24.6% in 2019 and 10.7% in 2020 for trees with premature and normal leaf senescence, respectively. The presence of bark beetle holes peaked at 22.8% and 14.8% in 2021 for trees with premature and normal leaf senescence, respectively. Both secondary damage symptoms occurred more frequently in trees that had higher proportions of crown dieback and/or showed premature senescence in 2018.
- Our findings demonstrate context-specific differences in beech mortality and recovery reflecting the importance of regional and local climate and soil conditions. Adapting management to increase forest resilience is gaining importance, given the expected further beech decline on dry sites in northern Switzerland.

INTRODUCTION

Severe summer droughts and periods of heat increasingly affect ecosystems globally (Choat *et al.* 2012; Bastos *et al.* 2020; Brodribb *et al.* 2020; Buras *et al.* 2020; Peters *et al.* 2020). Hot or prolonged droughts increase tree mortality rates (Allen *et al.* 2015; Choat *et al.* 2018; Schuldt *et al.* 2020; Senf *et al.* 2020), impact forest growth and carbon sequestration (Ciais *et al.* 2005; Reichstein *et al.* 2013; Cailleret *et al.* 2017) and disrupt mast seeding patterns (Bogdziewicz *et al.* 2020; Nussbaumer *et al.* 2020). Severe droughts can thus act as inciting factors that trigger a spiral of tree decline (Manion 1991), ultimately leading to large forest dieback, changes in community composition and structure, as well as shifts in

species distributions (Anderegg *et al.* 2013; Clark *et al.* 2016; Brodribb *et al.* 2020; McDowell *et al.* 2020; Senf *et al.* 2021). These processes will, in turn, affect forest ecosystem services, including timber production, carbon storage, climate and water regulation (Kannenbergh *et al.* 2019), as well as compromising sustainable forest management (Suarez & Kitzberger 2008; Bolte *et al.* 2016; Clark *et al.* 2016). From 2018 to 2020, Central Europe experienced an extremely hot drought period (Hanel *et al.* 2018; Boergens *et al.* 2020; Sousa *et al.* 2020) that also severely affected forest ecosystems (Brun *et al.* 2020; Schuldt *et al.* 2020; Senf & Seidl 2021).

As one of the most common deciduous tree species in Central European temperate forests, European beech (*Fagus sylvatica* L.) forms monospecific and mixed stands across broad

temperature, moisture and edaphic gradients (Leuschner & Ellenberg 2017). In addition to its ecological value (Winter & Möller 2008; Packham *et al.* 2012), beech is an economically important tree species in many Central European countries, surpassed only by conifers such as Norway spruce and Scots pine (Pretzsch *et al.* 2020). Although beech tolerates a fairly wide range of site conditions (Leuschner *et al.* 2006; Leuschner & Ellenberg 2017), it is known as a moderately drought sensitive species (Gessler *et al.* 2007; Meier & Leuschner 2008; Leuschner & Meier 2018; Leuschner 2020), and was severely affected by the recent period of extreme hot droughts in Europe (Schuldt *et al.* 2020; Walthert *et al.* 2021; Arend *et al.* 2022). Long-term tree-ring and forest inventory-based studies revealed significant growth reductions in response to climatic drought intensity (Bircher *et al.* 2016; Vitasse *et al.* 2019; Pretzsch *et al.* 2020) and increased mortality rates (Archambeau *et al.* 2020). While past drought events mostly affected beech forests at their southern dry distribution limits (Peñuelas & Boada 2003; Allen *et al.* 2010), recent extreme hot droughts have caused extended forest dieback also in the centre of the species' distribution (Leuschner 2020; Schuldt *et al.* 2020). Beech mortality has been related to climate variability (Hember *et al.* 2017; Neumann *et al.* 2017; Archambeau *et al.* 2020) and previous-year soil moisture anomalies (George *et al.* 2021). However, other factors can predispose beech for crown dieback and mortality, such as shallow soil (Allen *et al.* 2010; Leuschner 2020), high sun-exposure occurring especially in gaps or at forest edges (Buras *et al.* 2018). Tree size can also influence mortality, but findings are ambiguous: some authors reported that larger (trunk diameter) and taller (tree height) trees are more severely affected by drought because of a higher vulnerability to hydraulic stress, as well as to the higher radiation and evaporative demand experienced by their more exposed crowns (Bennett *et al.* 2015; Rowland *et al.* 2015; Grote *et al.* 2016; Pretzsch *et al.* 2018; Stovall *et al.* 2019; Bottero *et al.* 2021). By contrast, other studies have observed increased vulnerability in shorter and smaller trees, which has been explained by limitations to soil water-holding capacity in shallow soils and by smaller rooting systems (van Mantgem *et al.* 2009; Giardina *et al.* 2018; Ripullone *et al.* 2020; Nolan *et al.* 2021; Klesse *et al.* 2022). In addition, competition for light, water or nutrients can further aggravate drought stress in beech trees, which might, therefore, be associated with stand density (Gessler *et al.* 2017; Archambeau *et al.* 2020; Castagneri *et al.* 2022).

Premature leaf discoloration and leaf shedding are widely observed in beech in association with summer droughts (Bréda *et al.* 2006; Bigler & Vitasse 2021). On the one hand, leaf shedding may reduce transpiration thus helping trees to avoid embolism by protecting branches, stems and roots from critical water loss (Pollastrini *et al.* 2019; Schuldt *et al.* 2020). On the other hand, premature leaf senescence can also result from hydraulic failure through xylem dysfunction during severe droughts (Wolfe *et al.* 2016; Walthert *et al.* 2021; Arend *et al.* 2022), which is one of several widely reported causes for drought-induced tree mortality in beech (Leuschner 2020). Other studies suggest that fine root failure more strongly contributes to beech mortality by disrupting the capillary continuum from the soil to the root because of soil water deficit or fine root mortality (Johnson *et al.* 2018; Körner 2019; Martinez-Vilalta *et al.* 2019). Thermal stress can also increase

stomatal conductance and thereby contribute to mortality of leaves, which could expand to twigs and eventually branches (Marchin *et al.* 2022). Hydraulic failure with immediate subsequent tree death occurs only rarely in beech, but embolism can lead to massive crown defoliation and dieback in subsequent years (Brodribb & Cochard 2009; Choat *et al.* 2012; Adams *et al.* 2017; Walthert *et al.* 2021). Although the reasons for drought damage in beech may not be fully understood, crown mortality is a good proxy for vitality, reflecting a reduction in leaf mass and making trees vulnerable to lagged secondary drought impacts (Bréda *et al.* 2006; Schuldt *et al.* 2020). Impaired defence metabolism of drought-affected beech trees may increase their susceptibility to insect and pathogen attacks. As contributing factors, *sensu* Manion (1991), they potentially accelerate tree death (Anderegg *et al.* 2015a; Brück-Dyckhoff *et al.* 2019; Huang *et al.* 2020). In addition, bark lesions due to heat and sunburn may also open pathways for pathogen ingress (Butin 2019). As a consequence, such legacy effects can negatively affect tree and forest functioning for several years after a drought event (Kannenberg *et al.* 2019; Kannenberg *et al.* 2020) and contribute to progressive vitality decline. The ability of beech trees to recover depends on the duration and intensity of the drought event, but also on tree-specific factors such as size and social position (Bennett *et al.* 2015; Anderegg *et al.* 2015b). While recovery from mild droughts can occur within a short time, more severe droughts decelerate recovery processes through structural damage that provokes the need for production of new tissue (Ruehr *et al.* 2019). Regrowth of lost tissue may improve the competitive strength of trees, indicating post-drought acclimation. Abundant post-drought re-growth can also lead to a structural overshoot of aboveground biomass, potentially increasing the trees' vulnerability to recurring droughts (Jump *et al.* 2017; Trugman *et al.* 2018), *i.e.* predisposing them to future decline (Manion 1991).

For a better understanding of drought legacy effects and to disentangle post-drought acclimation from prolonged impairment or a decline spiral leading to tree death, there is a need to monitor drought-affected trees, forests and ecosystems over longer periods of time (Gessler *et al.* 2020). Here, we aim to investigate multi-year drought impacts on beech forests through a unique large-scale monitoring of 963 beech trees, which showed either premature leaf discoloration during the summer 2018 (824 affected trees) or no visible damage (139 control trees). We conducted the study in two highly drought-affected regions in northern Switzerland and one less drought-affected region located further south. We quantified the development of crown dieback and tree mortality as well as secondary drought damage, *i.e.* the presence of bleeding cankers and bark beetle infestations, in these trees for three consecutive years. We also determined the impact of several potential climate- and stand-related (predisposing) factors on mortality and drought legacy processes. We hypothesized that: (i) premature leaf senescence in beech indicates drought damage, eventually leading to partial or full crown mortality, to secondary damage and to continued tree mortality due to drought legacy effects or repeated droughts; (ii) tree mortality and crown dieback, as well as secondary damage, are linked to water deficit, which is related to climatic water balance and soil properties; and (iii) taller trees are more vulnerable to extreme drought.

MATERIAL AND METHODS

Study region and tree selection

We conducted our study in three areas in northern Switzerland, where smaller or larger proportions of beech trees showed premature leaf discoloration and leaf fall during the summer of 2018 (Fig. 1). Specifically, we selected an area southeast of Basel (elevation: 271–817 m a.s.l., mean growing season temperature MGT between April and September: 15.9 °C, mean growing season precipitation MGP between April and September: 498 mm) and an area east of Schaffhausen (420–664 m a.s.l., MGT: 15.2 °C, MGP: 534 mm), both severely affected by the drought in summer 2018, as well as a less affected area southwest of Zurich, (360–667 m a.s.l., MGT: 15.0 °C, MGP: 618 mm; Fig. 2, Table S1).

Between the end of August and mid-September 2018, 963 mature beech trees (395 trees in Basel, 300 trees in Schaffhausen, 268 trees in Zurich) in patches of three to five trees (207 tree groups in total) were selected and permanently marked in pure and mixed, moderately managed beech stands with natural regeneration (Wohlgemuth *et al.* 2020). Study trees were dominant and co-dominant trees with diameters mostly >30 cm that had no or very few dead branches. The initial set included 824 trees that exhibited premature leaf discoloration of at least 50% of the crown volume or even partial leaf shedding before mid-September (hereafter referred to as early leaf fall trees), and 139 trees whose leaves were still green by mid-September (hereafter referred to as control trees). In the area of Schaffhausen, most of the trees were showing signs of premature leaf senescence and, thus, it was not possible to select control trees.

Crown condition monitoring and individual tree parameters

For three growing seasons, we assessed the crown condition of drought-damaged and control trees and used multiple regression analysis to study the potential influence of several tree,

stand, site and climate parameters as potential predisposing factors on the observed damage and to determine their relative importance. Crown condition of all trees was assessed for the first time at the end of the summer drought 2018 (*i.e.* in August and September 2018). Further crown condition assessments were conducted in spring 2019 (April, May) and in the summers of 2019, 2020 and 2021 (July, August). Specifically, we visually estimated crown dieback as the volume proportion of dead branches (including lost branches) relative to the volume of the total potential crown of the healthy tree, thereby excluding naturally dying branches in the shaded part of the crown (Dobbertin *et al.* 2016). Crown dieback was estimated in 5% classes, ranging from 0% (no crown dieback) to 100% (fully dead crown). A branch (>4 cm) was considered dead if no living tissue (leaves, buds) was present. Recently lost branches (since August 2018) were also included in the proportion of dead branches by estimating their original branch volume. As a proxy of crown defoliation, crown transparency was estimated as the percentage of leaf loss (*i.e.* leaf buds that do not form or that have not sprouted/burst in relation to the maximum possible leaf volume) compared to a reference tree with a fully foliated crown from a photo guide with species-specific reference standards (Eichhorn *et al.* 2016). Dead branches were excluded from the assessment of crown defoliation. Defoliation was estimated in 5% classes, ranging from 0% (no defoliation) to 100% (fully defoliated crown). As a measure of tree recovery, we assessed the proportion of branches that produced fresh leaf biomass in the crown after the 2018 drought. Study trees that had no remaining visible living leaf tissue were considered as dead (tree mortality). As secondary damage parameters, the presence of bark beetle holes and of fresh bleeding cankers on each trunk was recorded from the root collar to a height of 2 m above ground in summer 2019, 2020 and 2021. All observations in a year were performed by the same expert-trained team and teams were calibrated against each other.

For each selected tree, we measured its diameter at breast height (DBH) with a measuring tape, assessed its social

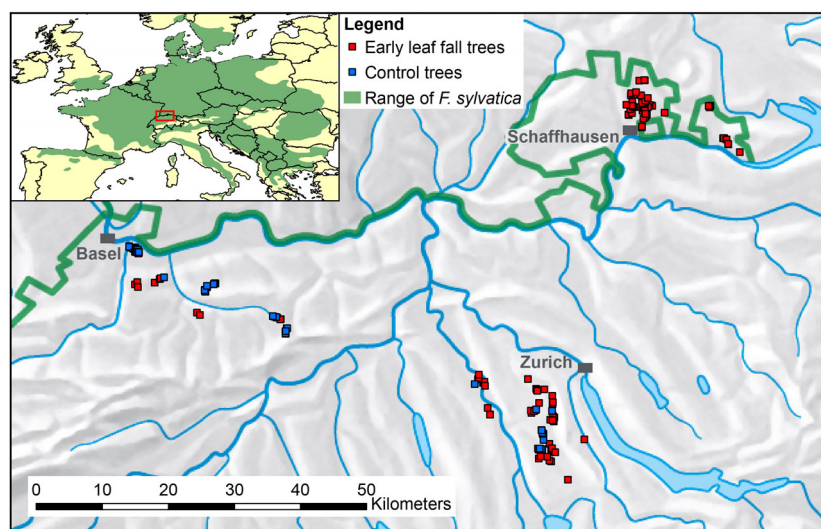


Fig. 1. Location of groups of beech trees monitored for drought damage from 2018–2021 in the three study regions near Basel, Schaffhausen and Zurich, in northern Switzerland. Map data derived from © swisstopo, Esri® Data & Maps, and Caudullo *et al.* 2017.

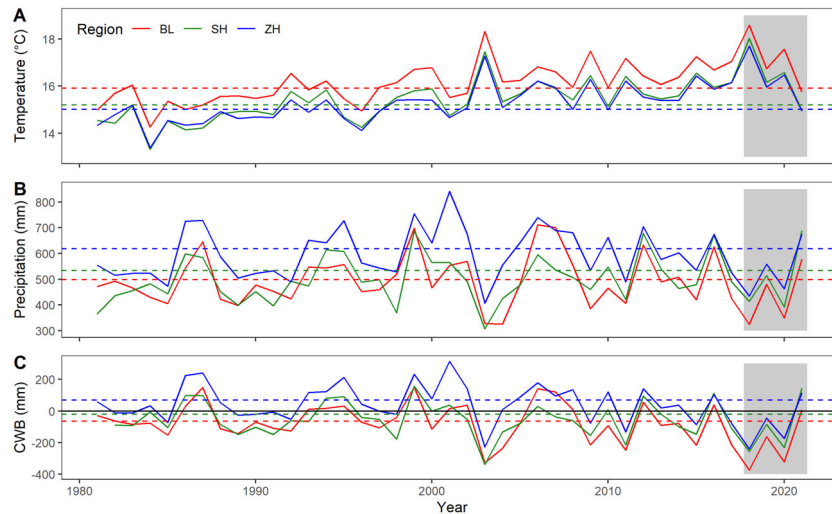


Fig. 2. Mean growing season (April to September) air temperature (A), growing season precipitation sum (B), and climatic water balance (CWB), *i.e.* precipitation minus potential evapotranspiration (C) for the period 1981–2021 for the three regions Basel (BL, red line), Schaffhausen (SH, green line) and Zurich (ZH, blue line) in northern Switzerland. Horizontal dashed lines indicate the corresponding value for the climate norm period 1981–2010. and grey shading is the observation period of this study (2018–2021). Climate data derived from © MeteoSwiss (see Table S1 for details).

position (dominant, co-dominant) as well as the aspect and topography of its environment according to the ICP Forests definition and guidelines of the National Forest Inventory (Düggelin *et al.* 2020). Tree positions were recorded using a GNSS receiver (GeoXH 6000 DGNSS, Trimble Navigation, Sunnyvale, CA, USA). Post-processed coordinates achieved a horizontal precision of 0.1–2.0 m. As trees are expected to be more vulnerable to drought damage with increasing height and decreasing distance to the forest edge, these parameters were determined based on tree coordinates, a vegetation height model and a forest mask from the Swiss National Forest Inventory (Waser *et al.* 2015). During the initial survey in early autumn 2018, mast seeding of each tree was visually assessed in four classes (0 = absent, 1 = scarce, 2 = medium, 3 = high; Rohmeder 1972), because this may render trees more susceptible to drought (Hacket-Pain *et al.* 2017).

Climate and stand parameters

As further potentially predisposing factors, we considered site climate and stand parameters. We extracted temperature, precipitation and incoming solar radiation for the location of each tree group from MeteoSwiss data downscaled to a 25-m grid (Source: MeteoSwiss). From these parameters, the climatic water balance (CWB) for the location of each tree group was calculated as the difference between precipitation and potential evapotranspiration. The latter was approximated from temperature and solar radiation according to Turc (1961). In the statistical models, we considered the growing season CWB (April to September) averaged over the years 2013 through 2019 because these years were characterized by repeated drought phases, which potentially may have affected tree health.

Furthermore, soil properties were considered as potential predisposing factors. Average soil depth for each tree group was determined with a steel auger that was driven into the ground up to a maximum depth of 120 cm ($n = 2$ per group). Additionally, a sample of the mineral topsoil (0–10 cm) was

collected from the centre of each tree group with a steel hand probe to determine soil pH of a 1:2 soil:0.01 M CaCl_2 suspension, using a pH meter in the lab. Additional soil properties (gravel volume and clay content) were derived from digital soil maps based on machine learning models (Baltensweiler *et al.* 2021). For both parameters, we calculated the weighted mean of all values up to a depth of 100 cm.

Increased competition is another factor potentially aggravating drought damage. We determined the competition index according to Hegyi (1974) for each study tree to quantify competition among individual trees. For this purpose, we measured the distances between each of our study trees (target trees i) and all of their neighbouring trees j with a DBH ≥ 20 cm within a 10-m radius using a Vertex clinometer (Haglof Vertex 3). DBH of all target trees i and neighbouring trees j was measured with a measuring tape in summer 2021. Based on these data, we calculated the competition index CI_i for each tree according to Hegyi (1974):

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j / DBH_i}{\text{Distance}_{ij}}$$

Data analysis

We used binomial generalized linear mixed effects models (GLMMs) with logit link functions to quantify the influence of explanatory variables on the proportion of dead trees per tree group (cumulative tree mortality), crown dieback percentage of individual trees, the presence of bark beetle holes on each trunk, and the presence of fresh bleeding cankers on each trunk. Logged trees were excluded from all models because data for these was incomplete. The initial models contained the explanatory variables ‘Leaf fall 2018’, ‘Region’, the climatic water balance for the growing season (April to September) averaged over the years 2013–2019 (‘CWB’), the time interval between August 2018 and the survey (‘Time interval’), diameter at breast height (‘DBH’), ‘Tree height’, ‘Competition index’,

Table 1. Response and explanatory variables used in regression models.

Variable	Description	Type	Survey
Response variables			
Bark beetles	Presence of bark beetle holes on the trunk	binary	t_1, t_2, t_4, t_5
Bleeding cankers	Presence of fresh bleeding cankers on the trunk	binary	t_1, t_2, t_4, t_5
Crown dieback	Proportion of crown dieback	proportion	t_0, t_1, t_2, t_4, t_5
Tree mortality	Proportion of dead trees per tree group	proportion	$t_0 - t_5$
Explanatory variables			
Clay content ¹	Weight fraction of clay in the fine earth	proportion	modelled
Competition index ¹	Hegyi's competition index, showing competition by neighbouring trees ($r \leq 10$ m)	continuous	t_5
Crown dieback ²	Proportion of crown dieback	proportion	t_2, t_4, t_5
CWB ^{1,2}	Mean climatic water balance of the growing season for 2013–2019	continuous	modelled
DBH ¹	Tree trunk diameter at breast height	continuous	t_0
Forest edge distance ¹	Distance from the nearest forest edge	continuous	modelled
Gravel content ¹	Volume fraction of gravel in the soil	proportion	modelled
Leaf fall 2018	Timing of leaf fall in 2018 (0 = normal, 1 = early)	binary	t_0
Region	Study region (Basel, Schaffhausen, Zurich)	categorical	–
Seed mast	Mast seeding status 2018 (0 = absent, 1 = scarce, 2 = medium, 3 = high)	ordinal	t_0
Social position	Social position of the tree (1 = dominant, 2 = co-dominant, 3 = sub-dominant)	ordinal	t_0
Soil depth ¹	Mean soil depth at stand level	continuous	t_4
Soil pH	Mean soil pH at stand level	continuous	t_4
Time interval ^{1,2}	Time interval between August 2018 and survey date	continuous	–
Tree height ¹	Tree height derived from the LFI vegetation height model	continuous	modelled

Superscript numbers after explanatory variables indicate two-way interactions with 'Leaf fall 2018' in the model with crown dieback (1), in the model with bleeding cankers (2) and in both models (1,2). Competition index, calculated according to (Hegyi 1974). CWB, climatic water balance of the growing season (April to September) averaged over the years 2013 through 2019, *i.e.* precipitation minus potential evapotranspiration. Type, variable type. Survey, dates of survey (t_0 = August 2018, t_1 = April 2019, t_2 = August 2019, t_3 = May 2020, t_4 = August 2020, t_5 = August 2021). Tree mortality was recorded during all six surveys. Modelled, variables derived from interpolated climate data, digital soil maps and vegetation height models.

the distance from the nearest forest edge ('Forest edge distance'), mast seeding status 2018 ('Seed mast 2018'), 'Social position', and the proportion of 'Crown dieback' (in the models for bark beetles and bleeding cankers) for each tree, as well as mean 'Soil depth', mean 'Soil pH', 'Gravel content', 'Clay content' averaged for each tree group as fixed effects (Table 1, Table S4). A quadratic term for 'Time interval' was included in the models for crown dieback and bleeding cankers to account for the non-linear temporal development of these response variables. To avoid convergence problems due to overfitting, 'Tree height' and 'Gravel content' had to be excluded from the models for bark beetles and bleeding cankers. These models also included two-way interactions of 'Leaf fall 2018' with some other explanatory variables. Continuous explanatory variables were standardized to zero mean and unit variance using the function 'decostand' from the R package 'vegan' (Oksanen *et al.* 2019) to make effect sizes comparable. 'Tree' nested within 'Tree group' nested within 'Region' was included as random effect to account for spatial autocorrelation of trees within the same tree group and for temporal autocorrelation among multiple observations of the same tree. Models were fitted using the R package glmmTMB (Brooks *et al.* 2017). Variance inflation factors (VIF) were calculated based on the models containing all fixed and random effects using the R package 'performance' (Lüdtke *et al.* 2021) to check for multicollinearity among factors. Factors with VIF >5 were successively removed, starting with the factor with the highest VIF until VIF <5 for all parameters. This resulted in removing 'Region' from all models. Homogeneity and homoscedasticity of simulated scaled residuals was confirmed using the R package DHARMA (Hartig 2021). A stepwise model reduction

procedure was applied, in which individual interactions and main factors were systematically removed, while respecting the principle of marginality to find the most parsimonious model. In each step, we removed the factor that resulted in the largest reduction of Akaike's information criterion (AIC) in comparison to the previous model. This procedure was repeated as long as a factor removal reduced AIC by >2 (Zuur *et al.* 2009). All analyses were performed with the statistical software R (R Development Core Team 2021).

RESULTS

Tree mortality

All study trees were alive at the beginning of the project in August 2018. Thereafter, the proportion of dead trees in all regions continuously increased, with mean annual mortality rates between 2018 and 2021 of 2.1% and 0.5% in early leaf fall and control trees, respectively. In summer 2021, cumulative mortality (excluding logging) reached $7.2 \pm 1.1\%$ and $1.3 \pm 0.9\%$ (mean \pm 1 SE) for early leaf fall and control trees, respectively. In the same year, the cumulative percentage of standing dead trees with respect to the total number of early leaf fall trees was $10.3 \pm 2.0\%$ in Schaffhausen (31 of 249 trees), $7.2 \pm 1.6\%$ in Basel (22 of 178 trees) and $3.8 \pm 2.0\%$ in Zurich (4 of 196 trees), whereas the values for control trees were only $2.1 \pm 1.4\%$ in Basel (2 of 81 trees) and $0.0 \pm 0.0\%$ in Zurich (0 of 41 trees; no observations in Schaffhausen), respectively (Fig. 3A, Table S2). A substantial number of trees (207, *i.e.* $21.2 \pm 2.5\%$) had been logged by 2021, often to prevent damage to people and infrastructure due to uncontrolled

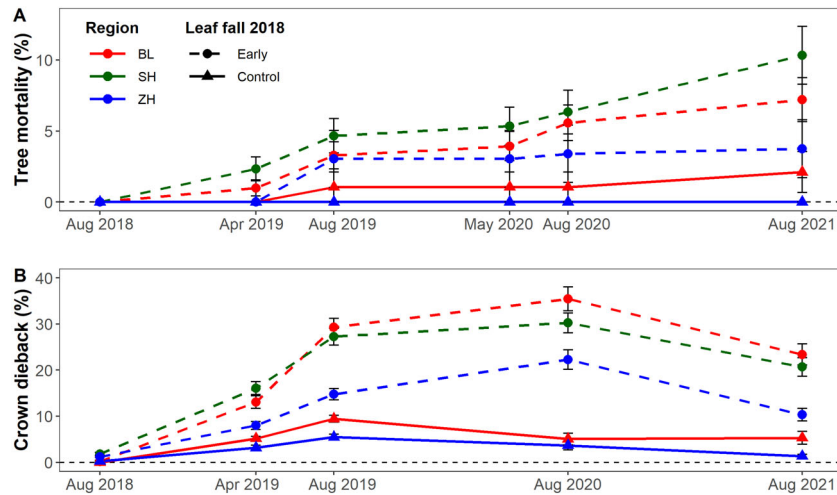


Fig. 3. Development of cumulative tree mortality (A) and crown dieback (B) (mean \pm SE) in early leaf fall (dashed lines) and control trees (solid lines) in the three regions, Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH) in northern Switzerland, from 2018 to 2021. Logged trees were excluded, and in Panel B trees were excluded if time series were incomplete ($N = 745$; for numbers see also Table S3).

branch and trunk breakage in damaged trees. These logged trees were excluded from the analysis because their crown condition at the time of felling was unknown and time series for these trees were incomplete. Overall, mortality and logging combined accounted for a loss of 25.6% of the 963 study trees by summer 2021. While the health status of logged trees at the time of cutting could not be recorded, only 19.7% of these trees showed $\geq 80\%$ crown dieback or were dead in the last survey before logging. At this time (the last survey before logging), mean crown dieback of logged trees was 63% higher than the highest observed mean crown dieback for all other trees ($41.3 \pm 2.4\%$ versus $25.3 \pm 1.2\%$ for logged and remaining trees, respectively).

Mixed model analysis confirmed that tree mortality was significantly higher in early leaf fall trees ($P = 0.001$) and in locations with a larger CWB deficit ($P = 0.005$; Table 2A). Beech trees with a larger DBH ($P = 0.04$) and trees that were under higher competition ($P = 0.03$) also showed higher mortality. Finally, mortality increased monotonously over time ($P < 0.001$).

Crown dieback

In the first survey in early autumn 2018, crown dieback was very low, with an average of $1.2 \pm 0.1\%$ dead branches in the crown for early leaf fall trees and $0.1 \pm 0.1\%$ for control trees (Fig. 3B, Table S3A). Crown dieback steadily increased and peaked in August 2019 for control trees at $8.1 \pm 0.4\%$ and in August 2020 for early leaf fall trees at $29.2 \pm 1.3\%$, before decreasing again in August 2021 to averages of $5.4 \pm 1.1\%$ and $25.5 \pm 1.4\%$, respectively. Crown dieback for early leaf fall trees reached peak values of $35.4 \pm 2.6\%$ in Basel, $30.2 \pm 2.2\%$ in Schaffhausen and $22.3 \pm 2.1\%$ in Zurich in 2020. For this analysis, we excluded all logged and dead trees, as data series were not complete. In all surveys, crown dieback was about five times higher in early leaf fall trees than in control trees.

Crown dieback was best explained by climate, soil and tree size variables. It was higher at sites with more negative CWB ($P < 0.001$; Table 2B). Dieback was elevated on soils

with a higher gravel content ($P = 0.01$) and with a higher clay content ($P < 0.001$). Larger trees (DBH; $P = 0.02$) and taller trees (tree height; $P = 0.02$) also exhibited elevated dieback. The significant interaction of time interval \times leaf fall shows that the increase in crown dieback over time was significantly higher in trees with early leaf fall compared to control trees ($P < 0.001$). Crown dieback peaked in 2020 and was followed by lower values due to partial recovery, as indicated by the significant quadratic term of the time interval between August 2018 and the surveys ($P < 0.001$). All other variables in the initial model did not significantly influence crown dieback.

Secondary damage

The proportion of trees with bleeding cankers was $< 2\%$ in the first inventory in 2018 (Fig. 4A, Table S3B). In the aftermath of the 2018 drought, proportions peaked in summer 2019 for trees in Zurich at 26.5% and 4.9% for early leaf fall and control trees, respectively, and in summer 2020 for trees in Basel (23.2% versus 16.0%, respectively) and Schaffhausen (26.3% for early leaf fall trees). Thereafter, the proportion of trees with bleeding cankers decreased to $< 6\%$ in summer 2021. Proportions were more than three times higher in early leaf fall than in control trees. The cumulative proportion of trees with bark beetle holes continuously increased in the 3 years after the 2018 drought (Fig. 4B, Table S3C). In 2021, bark beetle holes were present on 21.5% of all trees. There was a non-significant tendency that early leaf fall trees were more affected than control trees (22.8% versus 14.8%; $P = 0.84$). The highest percentage of affected trees was found among early leaf fall trees in Schaffhausen (31.5%).

Mixed models showed that bleeding cankers were more frequently found on early leaf fall trees ($P = 0.002$; Table 2C) and on trees with higher crown dieback values ($P < 0.001$). They were most frequently observed 1–2 years after 2018, as indicated by the significant quadratic term for time interval ($P < 0.001$). Presence of bleeding cankers was also more frequent on trees with a larger DBH ($P < 0.001$) and at locations

Table 2. Results of binomial generalized linear mixed effect models after stepwise model reduction for tree mortality (A), proportion of crown dieback (B), presence of bleeding cankers (C), and presence of bark beetle holes (D). All models used a logit link function and included 'Tree' nested within 'Tree group' and 'Region' as random effect. Models were based on data from N = 176 tree groups for tree mortality, from N = 745 individual trees for crown dieback, bleeding cankers and bark beetles. Continuous explanatory variables were standardized to zero mean and unit variance. Significant explanatory variables are **in bold** and non-significant factors that were dropped during model reduction are indicated with 'ns'. Factors that were not included in the initial models are indicated with '—'.

Explanatory variable	(A) Tree mortality			(B) Crown dieback			(C) Bleeding cankers			(D) Bark beetles		
	Est.	SE	P	Est.	SE	P	Est.	SE	P	Est.	SE	P
Leaf fall 2018	5.17	1.63	0.001	1.03	0.27	<0.001	1.04	0.34	0.002	0.17	0.85	0.839
Competition index	1.62	0.73	0.026	0.09	0.08	0.303	ns	ns	ns	−0.09	0.37	0.804
Seed mast 2018	−1.08	0.68	0.109	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Social position	0.39	0.78	0.622	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
DBH	0.10	0.05	0.035	0.45	0.19	0.015	0.86	0.12	<0.001	0.34	0.37	0.350
Tree height	0.10	0.11	0.348	0.18	0.08	0.019	—	—	—	—	—	—
Clay content	0.09	0.07	0.189	0.41	0.08	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Time interval	0.08	0.01	<0.001	0.33	0.01	<0.001	1.08	0.30	<0.001	2.93	0.26	<0.001
Time interval ²	—	—	—	−0.01	0.00	<0.001	−1.72	0.14	<0.001	—	—	—
Gravel content	0.07	0.04	0.109	0.22	0.09	0.010	—	—	—	—	—	—
Soil pH	−0.06	0.33	0.851	ns	ns	ns	0.23	0.11	0.044	0.18	0.29	0.538
CWB	−0.02	0.01	0.005	−0.33	0.09	<0.001	−0.61	0.14	<0.001	0.48	0.79	0.545
Forest edge distance	−0.01	0.00	0.135	−0.11	0.08	0.170	−0.26	0.12	0.032	0.14	0.29	0.631
Soil depth	−0.01	0.01	0.565	0.03	0.08	0.685	0.04	0.11	0.725	0.05	0.27	0.844
Crown dieback	—	—	—	—	—	—	0.39	0.08	<0.001	1.50	0.21	<0.001
Leaf fall 2018 × DBH	—	—	—	−0.28	0.19	0.148	—	—	—	—	—	—
Leaf fall 2018 × Tree height	—	—	—	0.23	0.19	0.238	—	—	—	—	—	—
Leaf fall 2018 × Time	ns	ns	ns	0.04	0.01	<0.001	−0.54	0.31	0.072	ns	ns	ns
Leaf fall 2018 × CWB	—	—	—	ns	ns	ns	ns	ns	ns	−0.57	0.85	0.505

Est., estimate; SE, standard error; P, P-value. Time interval², quadratic term for factor time interval. For description of explanatory variables see Table 1. Interaction terms that were dropped during model reduction were not included in this table.

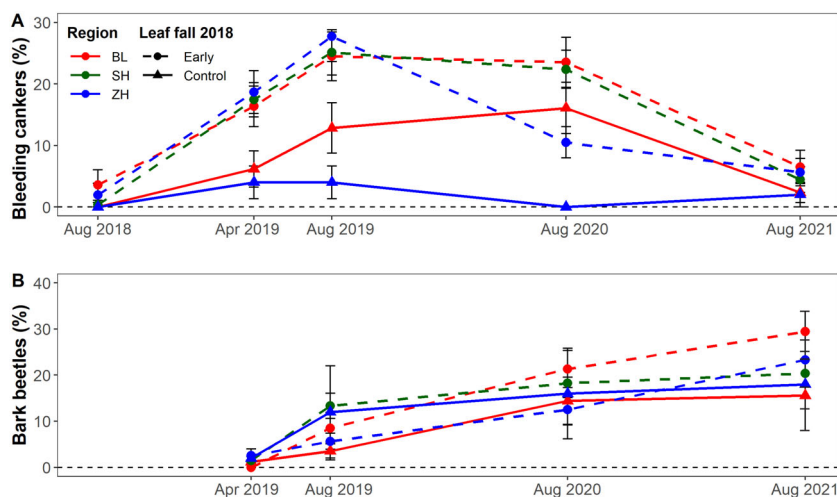


Fig. 4. Presence of fresh bleeding cankers (A) and bark beetle holes (B) in early leaf fall (dashed lines) and control trees (solid lines) in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH) in northern Switzerland from 2018 to 2021. Trees with incomplete time series due to logging were excluded (N = 745; for numbers see also Table S3).

with more negative CWB ($P < 0.001$) and higher soil pH ($P = 0.05$), as well as on trees located closer to the forest edge ($P = 0.03$). The other factors in the initial model did not significantly influence bleeding canker occurrence. The number of trees with presence of bark beetle holes increased with the percentage of crown dieback ($P < 0.001$; Table 2D) and with the time elapsed after August 2018 ($P < 0.001$). None of the other

factors in the initial model significantly influenced the presence of bark beetle holes.

DISCUSSION

The large-scale monitoring of nearly a thousand beech trees for three consecutive years following the extreme 2018 drought

showed continuously increasing tree mortality, which was potentially exacerbated by the repeated hot and dry weather conditions in 2019 and 2020. Significantly higher mortality and crown dieback were observed in trees that showed premature leaf senescence during summer 2018, as well as for trees growing on drier sites, *i.e.* where average CWB was more negative. Similarly, the frequency of bleeding cankers and bark beetles as typical symptoms of secondary damage increased for at least 2 years after the extreme drought in 2018. Partial decreases in crown dieback and bleeding cankers in the third year suggest that European beech can slowly recover, provided there are no additional disturbances or recurring droughts. Our results also reveal that larger and taller trees (defined by DBH and/or tree height) were more affected by drought. Finally, elevated crown dieback was found on soils with higher gravel and clay content, whereas bleeding cankers and bark beetle holes occurred more frequently in trees that had a higher proportion of crown dieback, indicating a predisposition for drought damage.

Drought-induced mortality

Our repeated beech monitoring after the 2018 drought showed substantial tree mortality 1 year after the drought and a continued increase in the two subsequent years (Fig. 3). The resulting mean annual mortality rate of 2.1% in early leaf fall trees was 1.6 times higher than the long-term background annual mortality rate of beech (DBH >5 cm; Etzold *et al.* 2019). The observed increasing beech mortality for at least 3 years confirms earlier observations, indicating that severe droughts and heatwaves can not only cause direct heat-induced damage (Marchin *et al.* 2022) and immediate tree mortality (Williams *et al.* 2013; Schuldt *et al.* 2020) but can also predispose trees to decline, leading to mortality over several years or even decades after a drought (Peterken & Mountford 1996; Cavin *et al.* 2013). Such lagged mortality after drought may be the result of preferential carbon allocation to rebuild damaged tissue, which could lead to carbon starvation in the long term (Trugman *et al.* 2018; Massonnet *et al.* 2021) or of insect and pathogen attacks that contribute to the decline by negatively affecting tree functioning for several years (Anderegg *et al.* 2015a; Huang *et al.* 2020; Kannenberg *et al.* 2020). The years 2014 to 2018 were the five driest years recorded in Central Europe in the 253-year period 1766–2018 with respect to soil moisture (Moravec *et al.* 2021). They were followed by recurring droughts in 2019 and 2020 (Fig. 2). This extraordinary series of dry years may have aggravated stress on already weakened trees and accelerated vitality decline (Schuldt *et al.* 2020). In summary, impacts of this prolonged drought, evident in long-term growth declines in large-scale tree ring chronologies (Cailleret *et al.* 2017; Kannenberg *et al.* 2019; Vitasse *et al.* 2019), may have contributed to the observed mortality. By combining data from several forest health monitoring networks, George *et al.* (2021) found significantly increased beech mortality in Europe over the last 25 years. Primary weaknesses of such assessments based on national forest monitoring networks are the multi-year inventory intervals and the timing of assessments that may dilute the climate signal on mortality and thus underestimate mortality rates (Hülsmann *et al.* 2016; Hember *et al.* 2017). In order to more efficiently detect effects of severe drought on tree decline, high spatial and temporal resolution in forest monitoring should be re-considered (Hartmann

et al. 2018; Rohner *et al.* 2021). Such fine-scale assessments were initiated during the forest decline debate of the 1980s, but efforts were reduced again after the year 2000 (Ferretti 2021). Furthermore, combining ground-based monitoring with remote-sensing methods is important to bridge spatial scales, as suggested by the IUFRO-initiated International Tree Mortality Network (Hartmann *et al.* 2018).

Although we identified logging as a cause of additional mortality that we were able to disentangle from drought-induced mortality (Table S2), the large number of trees lost through logging renders our interpretation of crown dieback and secondary damage conservative, given that the percentage of felled early leaf fall trees was double that of control trees and logged early leaf fall trees showed almost four times larger crown dieback ($23.0 \pm 0.6\%$ versus $6.0 \pm 0.4\%$). Nevertheless, the relatively low average dieback values of the trees before logging suggest that crown dieback increased drastically between the last survey and the logging, or that not only severely damaged or dead trees but also quite healthy trees were cut, probably for operational and technical reasons.

Premature leaf senescence as a preliminary sign of drought-induced damage

Drought-induced leaf discoloration and early leaf fall were widely observed phenomena in summer 2018 (Schuldt *et al.* 2020; Bigler & Vitasse 2021) and remote-sensing data confirmed that large parts of the natural range of European beech were affected (Baltensweiler *et al.* 2020; Brun *et al.* 2020; Sturm *et al.* 2022). Our ground-measured data show that trees with early leaf fall in 2018 had increased proportions of crown dieback and tree mortality, as well as an increased susceptibility to secondary damage for at least two consecutive years as compared to trees that exhibited normal senescence timing in 2018 (Figs 3 and 4). These results suggest that early leaf fall is an indicator of a predisposition of beech trees for decline incited by the drought event (Manion 1991; Walthert *et al.* 2021). They are in line with our predictions and with recent findings of Walthert *et al.* (2021), demonstrating clear relationships between soil water potential, leaf water potential and crown dieback in years following an extreme drought. Although early leaf fall may initially have been a physiological response to reduce water loss and xylem tension with the aim of avoiding embolism (Wolfe *et al.* 2016), our results suggest that the 2018 drought was so severe that it was – particularly in dry regions – an inciting event causing widespread hydraulic failure (Brodribb *et al.* 2020; Wohlgemuth *et al.* 2020; Arend *et al.* 2021; Walthert *et al.* 2021; Arend *et al.* 2022) with subsequent crown-dieback, which ultimately leads to higher tree mortality (Chakraborty *et al.* 2017; Leuschner 2020; Schuldt *et al.* 2020). In these regions, the observed early leaf senescence during summer 2018 was, in fact, an indicator of stress and a predisposition for eventual crown dieback and tree mortality.

The presence of bleeding cankers and bark beetle holes increased for at least 2 years after the drought, with early leaf fall trees being more frequently affected than control trees (Fig. 4), which also suggests that these trees were predisposed for decline. Both secondary damage symptoms were also positively correlated with the percentage of crown dieback, suggesting that drought legacy had increased susceptibility of these beech trees to secondary damage (Schuldt *et al.* 2020). This

phenomenon is particularly known for bark beetle attacks in Norway spruce (Biedermann *et al.* 2019) but has also been observed in other species (e.g. Bigler *et al.* 2006). For beech, it has been shown that drought-affected trees are more vulnerable to infestations by the beech splendour beetle (*Agrilus viridis*) and microfungi (Bolte *et al.* 2009; Jung 2009; Gösswein *et al.* 2017; Corcobado *et al.* 2020), acting as factors contributing to decline. *Agrilus* infestations were also observed in our study, but the beetle occurred mainly in the canopy and its population size could thus not be quantified. As contributing factors, such insect infestations can exacerbate the vitality decline of trees, driving the 'decline spiral' towards mortality (Manion 1991). Accordingly, Jung (2009) related beech decline in Central Europe after the 2003 drought to the interaction between climatic extremes (inciting factors) and *Phytophthora* spp. infections (contributing factor). Yet, we detected only a few *Phytophthora* spp. infections in our study trees (data not shown), suggesting that the occurrence of bleeding cankers was rather due to physiological stress or other non-targeted biotic agents.

Contrary to our expectation that premature leaf senescence eventually leads to partial or full crown mortality and to secondary damage, the proportions of crown dieback and the presence of bleeding cankers and bark beetle holes remained constant or slightly decreased between 2020 and 2021 (Figs 3 and 4), indicating partial recovery. The reduced proportion of crown dieback in the rather wet summer of 2021 was likely due to regrowth of new crown biomass, such as twigs and leaves (Jump *et al.* 2017; Gessler *et al.* 2020), as indicated by decreasing crown transparency and an increasing proportion of trees that produced epicormic branches in the crown (Figure S1, Table S3). While full recovery from mild droughts is possible within a short time, more severe events cause structural damage that can only be compensated by the regrowth of new tissue, which is a relatively slow process (Ruehr *et al.* 2019). On the one hand, rapid recovery of radial growth within a few years after drought has repeatedly been described in beech (e.g. Bolte *et al.* 2010; Scharnweber *et al.* 2011; Pretzsch *et al.* 2020). On the other hand, longer-term growth decline (Peterken & Mountford 1996; Cavin *et al.* 2013) and aggravated negative growth impacts by the consecutive summer drought 2019 have also been reported (Schnabel *et al.* 2021). The 3-year observation period of our study was too short to quantify to what extent drought-damaged beech trees can recover, because full recovery of tree vigour can take much longer, and delayed mortality may also occur several years to decades post-drought (Trugman *et al.* 2018), particularly under recurring droughts (Mitchell *et al.* 2016).

Regional- and local-scale drivers of drought damage

Our monitoring showed that drought damage often affected patches of several beech trees next to unaffected individuals. Such small-scale variations in damage patterns have been described repeatedly, but the causes are still unclear (Bréda *et al.* 2006; Trugman *et al.* 2021). These studies suggested local variability in site conditions, such as soil properties, microtopography and stand structure, as predisposing factors for the variation in damage on small spatial scales. On a regional scale, our results showed higher tree mortality, higher degrees of crown dieback and more bleeding cankers in the drier regions,

as indicated by the negative relation between these responses and the CWB (Table 2). These findings are in line with our hypothesis that the proportions of mortality and secondary damage increase with increasing CWB deficit. Beech trees in drier regions operate closer to their physiological limits, and thus the extreme conditions of the 2018 drought and/or the sequence of multiple drought years in a row pushed them beyond these limits. The fact that regional climate is an important factor predisposing for drought damage was confirmed by evaluations of forest inventory data across the entire species range of beech in Europe, demonstrating that climatic drought intensity was the most important driver for beech mortality (Neumann *et al.* 2017; Archambeau *et al.* 2020). Mortality of beech and several other tree species was also related to soil moisture in an analysis of ICP Forests data over 25 years (George *et al.* 2021) and mortality was related to water stress in several tree species across North America (Hember *et al.* 2017). In contrast, no long-term trend of increased beech mortality under drier conditions has been detected in data from the Swiss forest health monitoring network across broad ecological amplitudes (Etzold *et al.* 2019).

Contrary to our expectations and in contrast to reports of increased drought-induced beech mortality on shallow soils (Mueller *et al.* 2005; Allen *et al.* 2010; Schuldt *et al.* 2020), soil depth did not significantly predispose beech for drought damage in our study. One reason might be that sites with very shallow soils were not well represented. Also, the modelled soil parameters (Baltensweiler *et al.* 2021) may not have reproduced small-scale variation in soil properties with sufficient accuracy. We found higher crown dieback on soils with higher gravel and clay content, which may reduce soil water retention capacity, as high gravel content increases soil drainage whereas high clay content reduces the amount of extractable water (Hillel 1980). This result is in line with reports by Bréda *et al.* (2006) and Crouchet *et al.* (2019), suggesting small-scale variation in soil parameters as driving factors for the diffuse or patchy distribution of drought-damaged trees in forest stands. Likewise, Obladen *et al.* (2021) identified soil properties as key drivers of drought-induced beech mortality in central Germany. Similar to our results, they reported significant growth reduction in beech and Norway spruce at the study site with the highest soil clay content. Recurring droughts may have resulted in soil water depletion, while clay shrinkage might have truncated roots (Sanders *et al.* 2012).

As hypothesized, we found higher mortality, greater proportions of crown dieback and higher occurrence of bleeding cankers in larger trees (Table 2). Elevated mortality in taller trees was reported from natural beech forests in Sweden and Ukraine, whereas no or an opposite size effect was described in Germany and Switzerland (Fuentes *et al.* 2010; Hülsmann *et al.* 2016). Likewise, Hember *et al.* (2017) found decreasing sensitivity to soil water deficit with increasing tree height in an analysis of North American forest inventory data. A possible explanation for these divergent findings may be that the influence of tree size on drought susceptibility depends on the severity of a drought, as larger trees were found to be more resilient to mild droughts but more vulnerable to severe events than smaller trees (Bottero *et al.* 2021). Additional factors, such as forest openings due to management, may potentially have amplified crown damage by increasing sun-burn of leaves. However, they are unlikely to have affected crown condition at

our study sites because the degree of crown damage did not correlate with the proportion of missing trees (stumps) in the neighbourhood (data not shown). Tree mortality in our study increased with increasing competition from neighbouring trees. Similarly, Klesse *et al.* (2022) found that drought-induced crown damage was more severe in shorter and slower-growing beech trees that experience stronger competition. These differences among individual trees further emphasize the importance of local-scale processes in determining drought effects on trees.

CONCLUSIONS

Our large-scale beech monitoring for three consecutive years following the extreme 2018 hot drought found increasing crown and tree mortality, as well as secondary damage symptoms after early leaf senescence, thus providing evidence for adverse drought legacy effects. These findings suggest that premature leaf senescence was an indicator of predisposition of beech trees for decline on dry sites. The severe drought in summer 2018 predisposed trees to a decline, which may end in tree mortality, particularly if contributing insect and pathogen attacks exacerbate the tree damage. Recurring droughts in the two subsequent years have likely aggravated the stress for beech trees. While climatic drought intensity determined drought damage at regional scale, soil properties, tree and stand characteristics modulated local damage patterns, resulting in patches of trees suffering severe damage located in proximity to patches of more drought-resistant trees. Crown tissue regrowth in later years of the monitoring indicates the beginning of partial canopy recovery, which may ultimately result in either long-term tree resilience or increased drought susceptibility. Under future climate change with increasing frequency and intensity of droughts and heat spells, further beech decline may be expected on dry sites in northern Switzerland. This underlines the importance of adapting forest management to the changing climate, for example by promoting mixed stands with better heat- and drought-adapted species in order to increase forest resilience.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Ueli Wasem, Martin Kistler, Céline Aymon, Daniel Pock, Tobias von Arx, Tim Hebach, Janosh Werlen and others

for preparing and conducting the fieldwork, as well as the Christian Hug and Raphael Siegrist from the LWF team for helping with tree selection and field assessments and for training the field crews. We acknowledge Roger Köchli and Marco Walser for support with the soil analyses. We also thank Daniel Scherrer and Dirk Schmatz for providing the interpolated climate data and Andri Baltensweiler for the digital soil map data. Furthermore, we are grateful to the cantonal authorities of Basel, Schaffhausen and Zurich, the regional forest authorities and private forest owners for providing us the permission and access to conduct this large-scale beech monitoring campaign. Climate data were obtained from MeteoSwiss. We thank three anonymous reviewers and the associate editor for their valuable comments. We are grateful to the WSL drought initiative and to the WHFF-CH fund (Project 2019.15) for financial support.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Table S1. Mean temperature, precipitation sum and climatic water balance (CWB) for the growing season (April to September) in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH), and Zurich (ZH) for the years 2018 to 2021 and the climate norm period 1981–2010.

Table S2. Cumulative percentage of dead and logged trees averaged per tree group (mean \pm 1 SE) of early leaf fall and control trees in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH) from 2018 to 2021.

Table S3. Proportion of crown dieback (mean \pm 1 SE) (A), presence of bleeding cankers (B), presence of bark beetle holes (C) and crown transparency (D) of early leaf fall and control trees in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH).

Table S4. Average values of explanatory variables (mean \pm 1 SE) of early leaf fall and control trees in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH).

Figure S1. Development of crown transparency (mean \pm SE) in early leaf fall (dashed lines) and control trees (solid lines) in the three regions Basel (BL), Schaffhausen (SH) and Zurich (ZH) in northern Switzerland from 2019 to 2021. Only trees were included that had observations in all surveys (N = 745; for numbers see also Table S3).

REFERENCES

- Adams H.D., Zeppel M.J.B., Anderegg W.R.L., Hartmann H., Landhäusser S.M., Tissue D.T., Huxman T.E., Hudson P.J., Franz T.E., Allen C.D., Anderegg L.D.L., Barron-Gafford G.A., Beerling D.J., Breshears D.D., Brodrick T.J., Bugmann H., Cobb R.C., Collins A.D., Dickman L.T., Duan H., Ewers B.E., Galiano L., Galvez D.A., Garcia-Fornier N., Gaylord M.L., Germino M.J., Gessler A., Hacke U.G., Hakamada R., Hector A., Jenkins M.W., Kane J.M., Kolb T.E., Law D.J., Lewis J.D., Limousin J.M., Love D.M., Macalady A.K., Martínez-Vilalta J., Mencuccini M., Mitchell P.J., Muss J.D., O'Brien M.J., O'Grady A.P., Pangle R.E., Pinkard E.A., Piper F.I., Plaut J.A., Pockman W.T., Quirk J., Reinhardt K., Ripullone F., Ryan M.G., Sala A., Sevanto S., Sperry J.S., Vargas R., Vennetier M., Way D.A., Xu C., Yepez E.A., NG M.D. (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, **1**, 1285–1291. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenhouini H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H.(T.), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Allen C.D., Breshears D.D., McDowell N.G. (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, **6**, art129. <https://doi.org/10.1890/es15-00203.1>
- Anderegg W.R.L., Kane J.M., Anderegg L.D.L. (2013) Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, **3**, 30–36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- Anderegg W.R.L., Hicke J.A., Fisher R.A., Allen C.D., Aukema J., Bentz B., Hood S., Lichstein J.W., Macalady A.K., McDowell N., Pan Y., Raffa K., Sala A., Shaw J.D., Stephenson N.L., Tague C., Zeppel M. (2015a) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, **208**, 674–683. <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Anderegg W.R.L., Schwalm C., Biondi F., Camarero J.J., Koch G., Litvak M., Ogle K., Shaw J.D.,

- Shevliakova E., Williams A.P., Wolf A., Ziaco E., Pacala S. (2015b) Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, **349**, 528–532. <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>
- Archambeau J., Ruiz-Benito P., Ratcliffe S., Frejaville T., Changenet A., Muñoz Castañeda J.M., Lehtonen A., Dahlgren J., Zavala M.A., Garzón M.B. (2020) Similar patterns of background mortality across Europe are mostly driven by drought in European beech and a combination of drought and competition in scots pine. *Agricultural and Forest Meteorology*, **280**, 107772. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107772>
- Arend M., Link R.M., Patthey R., Hoch G., Schuldt B., Kahmen A. (2021) Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **118**, e2025251118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2025251118>
- Arend M., Link R.M., Zahnd C., Hoch G., Schuldt B., Kahmen A. (2022) Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist*, **234**, 1195–1205. <https://doi.org/10.1111/nph.18065>
- Baltensweiler A., Brun P., Pranga J., Psomas A., Zimmermann N.E., Ginzler C. (2020) Räumliche Analyse von Trockenheitssymptomen im Schweizer Wald mit Sentinel-2-Satellitendaten. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **171**, 298–301. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0298>
- Baltensweiler A., Walther L., Hanewinkel M., Zimmermann S., Nussbaum M. (2021) Machine learning based soil maps for a wide range of soil properties for the forested area of Switzerland. *Geoderma Regional*, **27**, e00437. <https://doi.org/10.1016/j.geoder.2021.e00437>
- Bastos A., Ciaia P., Friedlingstein P., Sitch S., Pongratz J., Fan L., Wigneron J.P., Weber U., Reichstein M., Fu Z., Anthoni P., Arneth A., Haverd V., Jain A.K., Joetjzer E., Knauer J., Lienert S., Loughran T., McGuire P.C., Tian H., Viovy N., Zaehle S. (2020) Direct and seasonal legacy effects of the 2018 heat wave and drought on European ecosystem productivity. *Science Advances*, **6**, eaba2724. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba2724>
- Bennett A.C., McDowell N.G., Allen C.D., Anderson-Teixeira K.J. (2015) Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, **1**, 15139. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>
- Biedermann P.H.W., Müller J., Grégoire J.C., Gruppe A., Hagge J., Hammerbacher A., Hofstetter R.W., Kandasamy D., Kolarik M., Kostovcik M., Krokene P., Sallé A., Six D.L., Turrini T., Vanderpool D., Wingfield M.J., Bässler C. (2019) Bark beetle population dynamics in the anthropocene: challenges and solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**, 914–924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- Bigler C., Vitasse Y. (2021) Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, **307**, 108492. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108492>
- Bigler C., Bräker O.U., Bugmann H., Dobbervin M., Rigling A. (2006) Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, **9**, 330–343. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0126-2>
- Bircher N., Cailleret M., Zingg A., Bugmann H. (2016) Potenzielle Grundflächenveränderungen auf Bestandesebene im Klimawandel. In: Pluess A.R., Augustin S., Brang P. (Eds), *Wald und Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien*, Haupt, Bern, Switzerland, pp 157–171.
- Boergens E., Güntner A., Dobslaw H., Dahle C. (2020) Quantifying the central European droughts in 2018 and 2019 with GRACE follow-on. *Geophysical Research Letters*, **47**, e2020GL087285. <https://doi.org/10.1029/2020GL087285>
- Bogdziewicz M., Kelly D., Thomas P.A., Lageard J.G.A., Hacket-Pain A. (2020) Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech. *Nature Plants*, **6**, 88–94. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0592-8>
- Bolte A., Ammer C., Lof M., Madsen P., Nabuurs G.J., Schall P., Spathelf P., Rock J. (2009) Adaptive forest management in Central Europe: climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **24**, 473–482. <https://doi.org/10.1080/02827580903418224>
- Bolte A., Hilbrig L., Grundmann B., Kampf F., Brunet J., Roloff A. (2010) Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research*, **129**, 261–276. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0323-1>
- Bolte A., Czajkowski T., Cocozza C., Tognetti R., de Miguel M., Pšidová E., Ditmarová L., Dinca L., Delzon S., Cochard H., Ræbild A., de Luis M., Cvjetkovic B., Heiri C., Müller J. (2016) Desiccation and mortality dynamics in seedlings of different European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations under extreme drought conditions. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 751. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00751>
- Bottero A., Forrester D.L., Cailleret M., Kohnle U., Gessler A., Michel D., Bose A.K., Bauhus J., Bugmann H., Cuntz M., Gillerot L., Hanewinkel M., Lévesque M., Ryder J., Sainte-Marie J., Schwarz J., Yousefpour R., Zamora-Pereira J.C., Rigling A. (2021) Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in Central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts. *Global Change Biology*, **27**, 4403–4419. <https://doi.org/10.1111/gcb.15737>
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest/2006042>
- Brodrribb T.J., Cochard H. (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, **149**, 575–584. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
- Brodrribb T.J., Powers J., Cochard H., Choat B. (2020) Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, **368**, 261–266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Brooks M.E., Kristensen K., van Benthem K.J., Magnusson A., Berg C.W., Nielsen A., Skaug H.J., Mächler M., Bolker B.M. (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, **9**, 378–400.
- Brück-Dyckhoff C., Petercord R., Schopf R. (2019) Vitality loss of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and infestation by the European beech splendour beetle (*Agrilus viridis* L., Buprestidae, coleoptera). *Forest Ecology and Management*, **432**, 150–156. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.001>
- Brun P., Psomas A., Ginzler C., Thuiller W., Zappa M., Zimmermann N.E. (2020) Large-scale early-wilting response of central European forests to the 2018 extreme drought. *Global Change Biology*, **26**, 7021–7035. <https://doi.org/10.1111/gcb.15360>
- Buras A., Schunk C., Zeiträg C., Herrmann C., Kaiser L., Lemme H., Straub C., Taeger S., Gößwein S., Klemm H.-J., Menzel A. (2018) Are scots pine forest edges particularly prone to drought-induced mortality? *Environmental Research Letters*, **13**, 025001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaa0b4>
- Buras A., Rammig A., Zang C.S. (2020) Quantifying impacts of the 2018 drought on European ecosystems in comparison to 2003. *Biogeosciences*, **17**, 1655–1672. <https://doi.org/10.5194/bg-17-1655-2020>
- Butin H. (2019) *Krankheiten der Wald- und Parkbäume*. Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany.
- Cailleret M., Jansen S., Robert E.M.R., Desoto L., Aakala T., Antos J.A., Beikircher B., Bigler C., Bugmann H., Caccianiga M., Čada V., Camarero J.J., Cherubini P., Cochard H., Coyea M.R., Čufar K., das A.J., Davi H., Delzon S., Dormann M., Gea-Izquierdo G., Gillner S., Haavik L.J., Hartmann H., Hereş A.M., Hultine K.R., Janda P., Kane J.M., Kharuk V.I., Kitzberger T., Klein T., Kramer K., Lens F., Levanic T., Linares Calderon J.C., Lloret F., Lobo-do-Vale R., Lombardi F., López Rodríguez R., Mäkinen H., Mayr S., Mészáros I., Metsaranta J.M., Minunno F., Oberhuber W., Papadopoulos A., Peltoniemi M., Petritan A.M., Rohner B., Sangüesa-Barreda G., Sarris D., Smith J.M., Stan A.B., Sterck F., Stojanović D.B., Suarez M.L., Svoboda M., Tognetti R., Torres-Ruiz J.M., Trotsiuk V., Villalba R., Vodde F., Westwood A.R., Wyckoff P.H., Zafirov N., Martínez-Vilalta J. (2017) A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, **23**, 1675–1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>
- Castagneri D., Vacchiano G., Hacket-Pain A., DeRose R.J., Klein T., Bottero A. (2022) Meta-analysis reveals different competition effects on tree growth resistance and resilience to drought. *Ecosystems*, **25**, 30–43. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00638-4>
- Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayán J. (2017) Chorological maps for the main European woody species. *Data in Brief*, **12**, 662–666. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
- Cavin L., Mountford E.P., Peterken G.F., Jump A.S. (2013) Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology*, **27**, 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12126>
- Chakraborty T., Saha S., Matzarakis A., Reif A. (2017) Influence of multiple biotic and abiotic factors on the crown die-back of European beech trees at their drought limit. *Flora*, **229**, 58–70. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.012>
- Choat B., Jansen S., Brodrribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, **491**, 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Choat B., Brodrribb T.J., Brodersen C.R., Duursma R.A., Lopez R., Medlyn B.E. (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, **558**, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>

- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogée J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A.D., Friedlingstein P., Grünwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Papale D., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J.F., Sanz M.J., Schulze E.D., Vesala T., Valentini R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529–533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>
- Clark J.S., Iverson L., Woodall C.W., Allen C.D., Bell D.M., Bragg D.C., D'Amato A.W., Davis F.W., Hersh M.H., Ibanez I., Jackson S.T., Matthews S., Pederson N., Peters M., Schwartz M.W., Waring K.M., Zimmermann N.E. (2016) The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, **22**, 2329–2352. <https://doi.org/10.1111/gcb.13160>
- Corcobado T., Cech T.L., Brandstetter M., Daxer A., Hüttler C., Kudláček T., Horta J.M., Jung T. (2020) Decline of European Beech in Austria: involvement of *Phytophthora* spp. and contributing biotic and abiotic factors. *Forests*, **11**, 895. <https://doi.org/10.3390/f11080895>
- Crouchet S.E., Jensen J., Schwartz B.F., Schwinning S. (2019) Tree mortality after a hot drought: Distinguishing density-dependent and -independent drivers and why it matters. *Frontiers in Forests and Global Change*, **2**, 21. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00021>
- Dobbertin M., Hug C., Schwyzer A., Borer S., Schmalz H. (2016) *Aufnahmeanleitung - Kronenansprachen auf den Sanasilva- und den LWF-Flächen, V10-16*. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland.
- Düggelin C., Abegg M., Bischof S., Brändli U.-B., Giodi F., Fischer C., Meile R. (2020) *Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Felddaufnahmen der fünften Erhebung 2018–2026*. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland.
- Eichhorn J., Roskams P., Potočić N., Timmermann V., Ferretti M., Mues V., Szepesi A., Durrant D., Seletković I., Schröck H.-W., Nevalainen S., Bussotti F., García P., Wulff S. (2016) Visual assessment of crown condition and damaging agents. Manual Part IV. In: U. I. F. P. C. Centre, *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*. Thünen Institute of Forest Ecosystems, Eberswalde, Germany, pp 54.
- Etzold S., Zieminska K., Rohner B., Bottero A., Bose A.K., Ruehr N.K., Zingg A., Rigling A. (2019) One century of Forest monitoring data in Switzerland reveals species- and site-specific trends of climate-induced tree mortality. *Frontiers in Plant Science*, **10**, 307. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00307>
- Ferretti M. (2021) Origin, features, vision and objectives of the Swiss AIM initiative. In: Ferretti M., Fischer C., Gessler A. (Eds.), *WSL Berichte: Vol. 106, Towards an advanced inventorying and monitoring system for the Swiss forest*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf, Switzerland, pp 7–15.
- Fuentes M., Niklasson M., Drobyshev I., Karlsson M. (2010) Tree mortality in a semi-natural beech forest in SW Sweden. *Ecological Bulletins*, **53**, 117–130.
- George J.-P., Sanders T.G., Neumann M., Cammalleri C., Vogt J.V., Lang M. (2021) Long-term forest monitoring unravels constant mortality rise in European forests. *bioRxiv* 2021.11.01.466723. <https://doi.org/10.1101/2021.11.01.466723>
- Gessler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W., Rennenberg H. (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, **21**, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0107-x>
- Gessler A., Schaub M., McDowell N.G. (2017) The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist*, **214**, 513–520. <https://doi.org/10.1111/nph.14340>
- Gessler A., Bottero A., Marshall J., Arend M. (2020) The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation. *New Phytologist*, **228**, 1704–1709. <https://doi.org/10.1111/nph.16703>
- Giardina F., Konings A.G., Kennedy D., Alemohammad S.H., Oliveira R.S., Gentile P. (2018) Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience*, **11**, 405–409. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5>
- Gösswein S., Lemme H., Petercord R. (2017) Prachtkäfer profitieren vom Trockensommer 2015. *LWF Wissen*, **1**, 14–17.
- Grote R., Gessler A., Hommel R., Poschenrieder W., Priesack E. (2016) Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*, **30**, 1467–1482. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1446-x>
- Hacket-Pain A.J., Lageard J.G.A., Thomas P.A. (2017) Drought and reproductive effort interact to control growth of a temperate broadleaved tree species (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology*, **37**, 744–754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx025>
- Hanel M., Rakovec O., Markonis Y., Máca P., Samaniego L., Kyselý J., Kumar R. (2018) Revisiting the recent European droughts from a long-term perspective. *Scientific Reports*, **8**, 9499. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27464-4>
- Hartig F. (2021) *DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.4.4*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Hartmann H., Schuldt B., Sanders T.G.M., Macinnis-Ng C., Boehmer H.J., Allen C.D., Bolte A., Crowther T.W., Hansen M.C., Medlyn B.E., Ruehr N.K., Anderegg W.R.L. (2018) Monitoring global tree mortality patterns and trends. Report from the VW symposium 'Crossing scales and disciplines to identify global trends of tree mortality as indicators of forest health'. *New Phytologist*, **217**, 984–987. <https://doi.org/10.1111/nph.14988>
- Hegyi F. (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J. (Ed), *Growth models for tree and stand simulation*. Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Stockholm, Sweden, pp 74–90.
- Hember R.A., Kurz W.A., Coops N.C. (2017) Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. *Global Change Biology*, **23**, 1691–1710. <https://doi.org/10.1111/gcb.13428>
- Hillel D. (1980) *Applications of soil physics*. Academic Press, New York, USA.
- Huang J., Kautz M., Trowbridge A.M., Hammerbacher A., Raffa K.F., Adams H.D., Goodson D.W., Xu C., Meddens A.J.H., Kandasamy D., Gershenson J., Seidl R., Hartmann H. (2020) Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning, functioning and modelling. *New Phytologist*, **225**, 26–36. <https://doi.org/10.1111/nph.16173>
- Hülsmann L., Bugmann H.K.M., Commarmot B., Meyer P., Zimmermann S., Brang P. (2016) Does one model fit all? Patterns of beech mortality in natural forests of three European regions. *Ecological Applications*, **26**, 2463–2477. <https://doi.org/10.1002/eap.1388>
- Johnson D.M., Domec J.C., Carter Berry Z., Schwantes A.M., KA M.C., Woodruff D.R., Wayne Polley H., Wortemann R., Swenson J.J., Scott Mackay D., McDowell N.G., Jackson R.B. (2018) Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant, Cell and Environment*, **41**, 576–588. <https://doi.org/10.1111/pce.13121>
- Jump A.S., Ruiz-Benito P., Greenwood S., Allen C.D., Kitzberger T., Fensham R., Martínez-Vilalta J., Lloret F. (2017) Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. *Global Change Biology*, **23**, 3742–3757. <https://doi.org/10.1111/gcb.13636>
- Jung T. (2009) Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology*, **39**, 73–94. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00566.x>
- Kannenberg S.A., Maxwell J.T., Pederson N., D'Orangeville L., Ficklin D.L., Phillips R.P. (2019) Drought legacies are dependent on water table depth, wood anatomy and drought timing across the eastern US. *Ecology Letters*, **22**, 119–127. <https://doi.org/10.1111/ele.13173>
- Kannenberg S.A., Schwalm C.R., Anderegg W.R.L. (2020) Ghosts of the past: how drought legacy effects shape forest functioning and carbon cycling. *Ecology Letters*, **23**, 891–901. <https://doi.org/10.1111/ele.13485>
- Klesse S., Wohlgemuth T., Meusburger K., Vitasse Y., von Arx G., Lévesque M., Neycken A., Braun S., Dubach V., Gessler A., Ginzler C., Gossner M.M., Hagedorn F., Quézel V., Samblás Vives E., Rigling A., Frei E.R. (2022) Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of the Total Environment*, **851**, 157926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>
- Körner C. (2019) No need for pipes when the well is dry – a comment on hydraulic failure in trees. *Tree Physiology*, **39**, 695–700. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz030>
- Leuschner C. (2020) Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **47**, 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>
- Leuschner C., Ellenberg H. (2017) *Ecology of Central European forests – vegetation ecology of Central Europe*, Vol. 1, 6th edition. Springer Nature, Stuttgart, Germany.
- Leuschner C., Meier I.C. (2018) The ecology of Central European tree species: trait spectra, functional trade-offs, and ecological classification of adult trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **33**, 89–103. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.05.003>
- Leuschner C., Meier I.C., Hertel D. (2006) On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. *Annals of Forest Science*, **63**, 355–368. <https://doi.org/10.1051/forest:2006016>

- Lüdtke D., Ben-Shachar M.S., Patil I., Waggoner P., Makowski D. (2021) Performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, **6**, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Manion P.D. (1991) *Tree disease concepts*, 2nd edition. Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall, New Jersey.
- van Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H., Veblen T.T. (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science*, **323**, 521–524. <https://doi.org/10.1126/science.1165000>
- Marchin R.M., Backes D., Ossola A., Leishman M.R., Tjoelker M.G., Ellsworth D.S. (2022) Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species. *Global Change Biology*, **28**, 1133–1146. <https://doi.org/10.1111/gcb.15976>
- Martinez-Vilalta J., Anderegg W.R.L., Sapes G., Sala A. (2019) Greater focus on water pools may improve our ability to understand and anticipate drought-induced mortality in plants. *New Phytologist*, **223**, 22–32. <https://doi.org/10.1111/nph.15644>
- Massonnet C., Chuste P.A., Levillain J., Géréma F., E Silva D., Maillard P., Dreyer E., Dupouey J.-L., Bréda N. (2021) Leafy season length is reduced by a prolonged soil water deficit but not by repeated defoliation in beech trees (*Fagus sylvatica* L.): Comparison of response among regional populations grown in a common garden. *Agricultural and Forest Meteorology*, **297**, 108228. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108228>
- McDowell N.G., Allen C.D., Anderson-Teixeira K., Aukema B.H., Bond-Lamberty B., Chini L., Clark J.S., Dietze M., Grossiord C., Hanbury-Brown A., Hurr G.C., Jackson R.B., Johnson D.J., Kueppers L., Lichstein J.W., Ogle K., Poulter B., Pugh T.A.M., Seidl R., Turner M.G., Uriarte M., Walker A.P., Xu C. (2020) Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, **368**, eaaz9463. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>
- Meier I.C., Leuschner C. (2008) Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, **14**, 2081–2095. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01634.x>
- Mitchell P.J., O'Grady A.P., Pinkard E.A., Brodribb T.J., Arndt S.K., Blackman C.J., Duursma R.A., Fensham R.J., Hilbert D.W., Nitschke C.R., Norris J., Roxburgh S.H., Ruthrof K.X., Tissue D.T. (2016) An ecoclimatic framework for evaluating the resilience of vegetation to water deficit. *Global Change Biology*, **22**, 1677–1689. <https://doi.org/10.1111/gcb.13177>
- Moravec V., Markonis Y., Rakovec O., Svoboda M., Trnka M., Kumar R., Hanel M. (2021) Europe under multi-year droughts: how severe was the 2014–2018 drought period? *Environmental Research Letters*, **16**, 034062. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe828>
- Mueller R.C., Scudder C.M., Porter M.E., Trotter R.T., Gehring C.A., Whitham T.G. (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, **93**, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01042.x>
- Neumann M., Mues V., Moreno A., Hasenauer H., Seidl R. (2017) Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*, **23**, 4788–4797. <https://doi.org/10.1111/gcb.13724>
- Nolan R.H., Gauthey A., Losso A., Medlyn B.E., Smith R., Chhajer S.S., Fuller K., Song M., Li X., Beaumont L.J., Boer M.M., Wright I.J., Choat B. (2021) Hydraulic failure and tree size linked with canopy die-back in eucalypt forest during extreme drought. *New Phytologist*, **230**, 1354–1365. <https://doi.org/10.1111/nph.17298>
- Nussbaumer A., Meusburger K., Schmitt M., Waldner P., Gehrig R., Haeni M., Rigling A., Brunner I., Thimonier A. (2020) Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Scientific Reports*, **10**, 5334. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62073-0>
- Obladen N., Decherung P., Skiadas G., Tegel W., Keßler J., Höllerl S., Kaps S., Hertel M., Dulamsuren C., Seifert T., Hirsch M., Seim A. (2021) Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by 2018–2019 hot droughts in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, **307**, 108482. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108482>
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2019) *Vegan: community ecology package. R package version 2.5–6*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T. (2012) Biological flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, **100**, 1557–1608. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02017.x>
- Peñuelas J., Boada M. (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, **9**, 131–140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- Peterken G.F., Mountford E.P. (1996) Effects of drought on beech in Lady Park wood, an unmanaged mixed deciduous woodland. *Forestry*, **69**, 125–136. <https://doi.org/10.1093/forestry/69.2.125>
- Peters W., Bastos A., Ciais P., Vermeulen A. (2020) A historical, geographical and ecological perspective on the 2018 European summer drought. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, **375**, 20190505. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0505>
- Pollastrini M., Puletti N., Selvi F., Iacopetti G., Bussotti F. (2019) Widespread crown defoliation after a drought and heat wave in the forests of Tuscany (Central Italy) and their recovery – a case study from summer 2017. *Frontiers in Forests and Global Change*, **2**, 74. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00074>
- Pretzsch H., Schütze G., Biber P. (2018) Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosystems*, **5**, 20. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0139-x>
- Pretzsch H., Grams T., Haberle K.H., Pritsch K., Bauerle T., Rotzer T. (2020) Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. *Trees*, **34**, 957–970. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01973-0>
- R Development Core Team (2021) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reichstein M., Bahn M., Ciais P., Frank D., Mahecha M.D., Seneviratne S.I., Zscheischler J., Beer C., Buchmann N., Frank D.C., Papale D., Rammig A., Smith P., Thonicke K., van der Velde M., Vicca S., Walz A., Wattenbach M. (2013) Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, **500**, 287–295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>
- Ripullone F., Camarero J.J., Colangelo M., Voltas J. (2020) Variation in the access to deep soil water pools explains tree-to-tree differences in drought-triggered dieback of Mediterranean oaks. *Tree Physiology*, **40**, 591–604. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa026>
- Rohmer E. (1972) *Das Saatgut in der Forstwirtschaft*. Paul Parey, Hamburg, Berlin, Germany.
- Rohner B., Kumar S., Liechti K., Gessler A., Ferretti M. (2021) Tree vitality indicators revealed a rapid response of beech forests to the 2018 drought. *Ecological Indicators*, **120**, 106903. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106903>
- Rowland L., da Costa A.C., Galbraith D.R., Oliveira R.S., Binks O.J., Oliveira A.A., Pullen A.M., Doughty C.E., Metcalfe D.B., Vasconcelos S.S., Ferreira L.V., Malhi Y., Grace J., Mencuccini M., Meir P. (2015) Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, **528**, 119–122. <https://doi.org/10.1038/nature15539>
- Ruehr N.K., Grote R., Mayr S., Arndt A. (2019) Beyond the extreme: Recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress. *Tree Physiology*, **39**, 1285–1299. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz032>
- Sanders T.G.M., Pitman R., Broadmeadow M. (2012) Soil type modifies climate-growth response of beech in southern Britain. In: Gärtner H., Rozenberg P., Montès P., Bertel O., Heinrich I., Helle G. (Eds), *Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 881 2011: May 11th–14th, 2011 in Orléans, France, (Scientific Technical Report; 12/03), 882 10th TRACE conference (Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology) 883 (Orléans, France 2011)*. Deutsches GeoForschungsZentrum GFZ Potsdam, Germany, pp 106–110.
- Scharnweber T., Manthey M., Criegee C., Bauwe A., Schroder C., Wilmking M. (2011) Drought matters – Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in North-Eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, **262**, 947–961. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.026>
- Schnabel F., Purucker S., Schmitt L., Engelmann R.A., Kahl A., Richter R., Seele-Dilbat C., Skiadas G., Wirth C. (2021) Cumulative growth and stress responses to the 2018–2019 drought in a European floodplain forest. *Global Change Biology*, **28**, 1870–1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.16028>
- Schuldt B., Buras A., Arend M., Vitasse Y., Beierkuhnlein C., Damm A., Gharun M., Grams T.E.E., Hauck M., Hajek P., Hartmann H., Hiltbrunner E., Hoch G., Holloway-Phillips M., Körner C., Larysch E., Lübke T., Nelson D.B., Rammig A., Rigling A., Rose L., Ruehr N.K., Schumann K., Weiser F., Werner C., Wohlgenuth T., Zang C.S., Kahmen A. (2020) A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, **45**, 86–103. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2020.04.003>
- Senf C., Buras A., Zang C.S., Rammig A., Seidl R. (2020) Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications*, **11**, 6200. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19924-1>
- Senf C., Seidl R. (2021) Persistent impacts of the 2018 drought on forest disturbance regimes in Europe.

- Biogeosciences*, **18**, 5223–5230. <https://doi.org/10.5194/bg-18-5223-2021>
- Senf C., Sebald J., Seidl R. (2021) Increasing canopy mortality affects the future demographic structure of Europe's forests. *One Earth*, **4**, 749–755. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.008>
- Sousa P.M., Barriopedro D., García-Herrera R., Ordóñez C., Soares P.M.M., Trigo R.M. (2020) Distinct influences of large-scale circulation and regional feedbacks in two exceptional 2019 European heatwaves. *Communications Earth & Environment*, **1**, 48. <https://doi.org/10.1038/s43247-020-00048-9>
- Stovall A.E.L., Shugart H., Yang X. (2019) Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, **10**, 4385. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>
- Sturm J., Santos M.J., Schmid B., Damm A. (2022) Satellite data reveal differential responses of Swiss forests to unprecedented 2018 drought. *Global Change Biology*, **28**, 2956–2978. <https://doi.org/10.1111/gcb.16136>
- Suarez M.L., Kitzberger T. (2008) Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 3002–3010. <https://doi.org/10.1139/x08-149>
- Trugman A.T., Detto M., Bartlett M.K., Medvigy D., Anderegg W.R.L., Schwalm C., Schaffer B., Pacala S.W. (2018) Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. *Ecology Letters*, **21**, 1552–1560. <https://doi.org/10.1111/ele.13136>
- Trugman A.T., Anderegg L.D.L., Anderegg W.R.L., Das A.J., Stephenson N.L. (2021) Why is tree drought mortality so hard to predict? *Trends in Ecology & Evolution*, **36**, 520–532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.001>
- Turc L. (1961) Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle, formule simplifiée et mise à jour. *Annales Agronomiques*, **12**, 13–49.
- Vitasse Y., Bottero A., Cailleret M., Bigler C., Fonti P., Gessler A., Lévesque M., Rohner B., Weber P., Rigling A., Wohlgemuth T. (2019) Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology*, **25**, 3781–3792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14803>
- Walther L., Ganthaler A., Mayr S., Saurer M., Waldner P., Walser M., Zweifel R., von Arx G. (2021) From the comfort zone to crown dieback: sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of the Total Environment*, **753**, 141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>
- Waser L.T., Fischer C., Wang Z.Y., Ginzler C. (2015) Wall-To-Wall Forest mapping based on digital surface models from image-based point clouds and a NFI Forest definition. *Forests*, **6**, 4510–4528. <https://doi.org/10.3390/f6124386>
- Williams A.P., Allen C., Macalady A., Griffin D., Woodhouse C., Meko D., Swetnam T., Rauscher S., Seager R., Grissino-Mayer H., Dean J., Cook E., Gangodagamage C., Cai M., McDowell N. (2013) Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, **3**, 292–297. <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>
- Winter S., Möller G.C. (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1251–1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>
- Wohlgemuth T., Kistler M., Aymon C., Hagedorn F., Gessler A., Gossner M.M., Queloz V., Vöggtli I., Wasem U., Vitasse Y., Rigling A. (2020) Early leaf fall of European beech during the hot and dry summer of 2018: resistance or sign of weakness? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **171**, 257–269. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0257>
- Wolfe B.T., Sperry J.S., Kursar T.A. (2016) Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytologist*, **212**, 1007–1018. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, USA.



Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*

S. Klesse^{a,*}, T. Wohlgemuth^a, K. Meusburger^b, Y. Vitasse^a, G. von Arx^{a,c}, M. Lévesque^d, A. Neycken^d, S. Braun^e, V. Dubach^f, A. Gessler^{a,d}, C. Ginzler^g, M.M. Gossner^{d,f}, F. Hagedorn^b, V. Queloz^f, E. Samblás Vives^{a,h}, A. Rigling^{a,d}, E.R. Frei^{a,i,j}

^a Forest Dynamics, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 8903 Birmensdorf, Switzerland

^b Forest Soils and Biogeochemistry, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 8903 Birmensdorf, Switzerland

^c Oeschger Centre for Climate Change Research, University of Bern, Bern, Switzerland

^d Institute of Terrestrial Ecosystems, ETH Zurich, 8092 Zurich, Switzerland

^e Institute for Applied Plant Biology AG, Witterswil, Switzerland

^f Forest Health & Biotic Interactions, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 8903 Birmensdorf, Switzerland

^g Land Change Science, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 8903 Birmensdorf, Switzerland

^h Autonomous University of Barcelona (UAB), 08193 Cerdanyola del Valles, Spain

ⁱ Alpine Environment and Natural Hazards, WSL Institute for Snow and Avalanche Research SLF, 7260 Davos Dorf, Switzerland

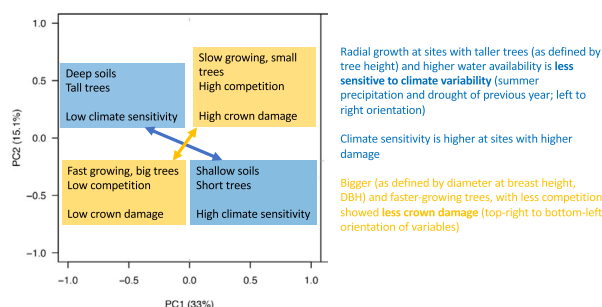
^j Climate Change and Extremes in Alpine Regions Research Centre CERC, 7260 Davos Dorf, Switzerland

HIGHLIGHTS

- Across stands, crown damage severity increased with decreasing water availability.
- Trees growing in drier sites were shorter and their growth was more sensitive to climate.
- Within stands, slower-growing trees under increased competition showed more damage.
- We identified previous tree vigor as a driver of damage severity within and across stands.

GRAPHICAL ABSTRACT

Drivers of drought-induced damage severity



ARTICLE INFO

Editor: Elena Paoletti

Keywords:

Tree rings
Competition
Tree size
Climate sensitivity
European beech
Crown damage

ABSTRACT

Ongoing climate warming is increasing evapotranspiration, a process that reduces plant-available water and aggravates the impact of extreme droughts during the growing season. Such an exceptional hot drought occurred in Central Europe in 2018 and caused widespread defoliation in mid-summer in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. Here, we recorded crown damage in 2021 in nine mature even-aged beech-dominated stands in northwestern Switzerland along a crown damage severity gradient (low, medium, high) and analyzed tree-ring widths of 21 mature trees per stand. We aimed at identifying predisposing factors responsible for differences in crown damage across and within stands such as tree growth characteristics (average growth rates and year-to-year variability) and site-level variables (mean canopy height, soil properties). We found that stand-level crown damage severity was strongly related to soil water availability, inferred from tree canopy height and plant available soil water storage capacity (AWC). Trees were shorter in drier stands, had higher year-to-year variability in radial growth, and showed higher growth sensitivity to moisture conditions of previous late

* Corresponding author.

E-mail address: stefan.klesse@wsl.ch (S. Klesse).

summer than trees growing on soils with sufficient AWC, indicating that radial growth in these forests is principally limited by soil water availability. Within-stand variation of post-drought crown damage corresponded to growth rate and tree size (diameter at breast height, DBH), i.e., smaller and slower-growing trees that face more competition, were associated with increased crown damage after the 2018 drought. These findings point to tree vigor before the extreme 2018 drought (long-term relative growth rate) as an important driver of damage severity within and across stands. Our results suggest that European beech is less likely to be able to cope with future climate change-induced extreme droughts on shallow soils with limited water retention capacity.

1. Introduction

Global warming is projected to change not only mean climate conditions but also climate variability, leading to more frequent and intense climate extremes such as heatwaves and droughts (Cook et al., 2014; IPCC, 2021). This poses major challenges to forests, which are major contributors to the land carbon sink (Pan et al., 2011), and the plethora of ecosystem services they provide, including biodiversity (Trumbore et al., 2015). In addition to negatively impacting forest carbon sequestration (Anderegg et al., 2013; Ciais et al., 2005; Trotsiuk et al., 2020), extreme droughts have been identified as the primary causes of widespread tree mortality across the globe (Allen et al., 2015, 2010), further reducing the global warming mitigation potential of forests (Anderegg et al., 2020; Bastin et al., 2019).

Premature leaf senescence in temperate broadleaved trees has been shown to occur under extreme droughts and to correlate with heat and water availability in early summer (Bigler and Vitasse, 2021) when radial growth rates are highest (Etzold et al., 2022). Premature leaf senescence could be viewed as a mechanism preventing further water loss from leaves under intense droughts, allowing trees to recover the following year (Bréda et al., 2006). Conversely, leaf senescence could also occur simultaneously with or as a direct consequence of irreversible hydraulic failure due to vessel cavitation in branches (Walther et al., 2021). In the latter case, premature leaf senescence and partial dieback of canopies and stems may be early indicators of subsequent drought-induced tree mortality (Bréda et al., 2006; Jump et al., 2017; Wohlgemuth et al., 2020).

In the long line of temperature record-breaking years of the 2010s, and following an already prolonged period of severe large-scale soil water deficits (Moravec et al., 2021, Fig. S1), another extreme drought hit Central Europe in the summer of 2018. With average growing season temperatures (April–October) in Germany, Switzerland, and Austria >3.3 °C above the 1961–1990 climate norm, and precipitation well below average, the impacts on forest ecosystems were massive (Baltensweiler et al., 2020; Brun et al., 2020; Schuldt et al., 2020; Sturm et al., 2022). In particular, European beech (*Fagus sylvatica* L.), the most abundant and dominant broadleaved tree species in Central Europe, showed widespread leaf discoloration and premature leaf shedding as early as July (Rohner et al., 2021; Schuldt et al., 2020; Wohlgemuth et al., 2020). Following the abnormal premature leaf senescence in 2018, partial dieback of canopies and higher rates of mortality in beech forests have been observed throughout Central Europe, albeit with high spatial heterogeneity (Frei et al., 2022; Meyer et al., 2022). Thus, the question arises as to what factors caused such heterogeneous crown damage and tree mortality in regions with largely identical meteorological drought conditions.

There is evidence that large (trunk diameter) and tall (tree height) trees are among the most-affected trees within stands during droughts (Bennett et al., 2015; Grote et al., 2016; Stovall et al., 2019). This is often explained by increased inherent vulnerability to hydraulic stress and cavitation (McDowell and Allen, 2015) and by the fact that exposed crowns of the tallest trees within a stand experience higher radiation and atmospheric evaporative demand (Roberts et al., 1990). Alternatively, it has been discussed that shallower rooting depth could make smaller trees more susceptible to the processes of hydraulic failure and carbon starvation (McDowell et al., 2013; Ripullone et al., 2020). Across stands, drought mortality risk increases with higher competitive pressure (Knapp et al., 2021; Rigling et al., 2013; Young et al., 2017) and sensitivity to drought variability (Keen et al., 2022), which in turn is increased in stands with lower soil water availability

(Fritts et al., 1965). It is generally accepted that background tree mortality, i.e. mortality that is not attributed to a specific event, is largely a function of tree size and relative growth rates (Cailleret et al., 2016; Gillner et al., 2013; Hülsmann et al., 2018). However, covariation between individual tree traits mentioned above within sites and across sites with varying environmental conditions (e.g., average water availability) can often confound mortality risk predictions (Trugman et al., 2021).

Here, we investigated nine mature beech stands in northwestern Switzerland along a stand-level crown damage severity gradient observed following the exceptional 2018 drought (low, medium, heavy). Within each stand, we assessed crown damage and analyzed tree-ring widths of 21 mature trees that presented various degrees of crown damage after the 2018 drought. We aimed to identify predisposing factors that could explain within- and across-stand variability in crown damage, such as plant-available soil water storage capacity (AWC), tree size, competition, and tree vigor (as defined by long-term pre-event growth rate, Buchman et al., 1983; Monserud and Sterba, 1999).

Specifically, we addressed the following hypotheses:

H1. Because hydraulic limitation theory (Ryan and Yoder, 1997) posits that canopy height is lower for trees of the same species and age on resource-limited sites, we expect stand-level crown damage to be higher on sites with lower water availability, reflected by lower canopy heights and lower AWC.

H2. Stand-level damage is proportional to long-term climate sensitivity of trees derived from tree ring-width time series, i.e., crown damage is more severe in stands with higher interannual tree growth variability.

H3. Within-stand damage differences are related to small-scale resource limitation and tree growth vigor, i.e., trees experiencing higher competition and/or smaller (lower social position) and slow-growing trees show higher crown damage.

2. Material and methods

2.1. Study area

The study area was located in the Ajoie region, Canton du Jura, in northwestern Switzerland (47.48 °N, 7.08 °E) at 450–540 m a.s.l. on bedrock mainly consisting of limestone. During the 1981–2010 period mean annual precipitation was 1050 mm and mean annual temperature was 9.5 °C (Swiss Federal Office of Meteorology and Climatology). Forests in the region are dominated by European beech mixed with sessile and pedunculate oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L., respectively), European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.). We investigated nine 100–150 years-old stands that showed different stand-level crown damage classes (low, medium, high) following the 2018 drought, with each damage class replicated three times (stand IDs: 1x, 2x, 3x, where x is L(ow), M(edium), or H(igh), Table 1, Fig. 1). The stand-level damage classes referred to the classification of the cantonal forest authority who defined stand damage in summer 2019 according to the proportion of trees with strong crown damage, with 10%, 50%, or 75% of trees within a stand showing multiple dead branches. These semi-quantitative field assessments were confirmed using Normalized Difference Water Index (NDWI) and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) from

Table 1

Site characteristics, characteristics of the sampled trees (mean \pm standard deviation), and detrended basal area increment (BAI) chronology statistics (1931–2017) of the nine forest stands. Soil depth: mean depth from soil probes taken next to each sampled tree; AWC: plant-available soil water storage capacity derived from soil profile; Canopy height: mean tree height derived from vegetation height model; DBH: tree diameter at breast height; Age: tree age derived from ring width time series; TCL 2021: mean total crown biomass loss in 2021 (%); ACF: first-order auto-correlation of spline-detrended site chronology; SD: standard deviation of spline-detrended site chronology, rbar: mean inter-series correlation of individual spline-detrended time series.

Stand	Soil depth (cm)	AWC (mm)	Canopy height (m)	DBH (cm)	Age (years)	TCL 2021 (%)	# Trees TCL \geq 50%	# Trees TCL \geq 90%	ACF	SD	rbar
1L	87	302	32.5	51.9 \pm 7.3	156 \pm 7	23 \pm 12	1	0	0.27	0.20	0.49
1M	28	35	24.8	41.7 \pm 6.7	103 \pm 7	55 \pm 39	10	7	0.09	0.28	0.68
1H	41	57	28.2	47.9 \pm 7.0	136 \pm 4	57 \pm 32	10	5	0.33	0.28	0.67
2L	94	223	38.4	52.8 \pm 5.6	143 \pm 10	21 \pm 11	0	0	0.12	0.22	0.48
2M	89	297	36.2	53.5 \pm 8.9	172 \pm 4	53 \pm 26	11	3	0.08	0.23	0.48
2H	49	195	33.1	51.5 \pm 6.6	168 \pm 6	67 \pm 32	13	9	0.23	0.27	0.62
3L	40	50	30.2	50.6 \pm 10.1	115 \pm 10	27 \pm 31	3	2	0.13	0.24	0.50
3M	57	119	27.6	48.5 \pm 7.8	129 \pm 6	41 \pm 32	6	3	0.25	0.30	0.66
3H	37	50	24.8	43.3 \pm 6.5	140 \pm 10	61 \pm 35	11	7	0.37	0.29	0.65

Sentinel-2 images (Fig. S2; [Copernicus Open Access Hub, 2022](#); [Gao, 1996](#)), where all raster tiles (resolution: 20 m) within a circular radius of 100 m around the plot center were averaged, excluding tiles without forest cover.

All stands were situated within an area of 20 km² (maximum distance between stands = 9 km). Within each stand, we selected 21 mature beech trees with DBH >30 cm. The 21 trees were grouped in triplets. Each triplet was chosen to contain three trees of similar size with varying degrees of crown damage (low, medium, high) growing in proximity to each other, i.e., presumably sharing similar microhabitat conditions. All trees of a stand grew within an area of 1600–5000 m² (mean: 3055 m², standard deviation: 995 m²).

2.2. Stand-level environmental data

2.2.1. Climate data

We used monthly climate data of mean daily minimum and maximum air temperature (T_{\min} , T_{\max}), and precipitation sums (PPT) beginning in 1930 that were interpolated to a spatial resolution of 100 m with the DAYMET method ([Thornton et al., 1997](#)) based on MeteoSwiss weather stations (Swiss Federal Office of Meteorology and Climatology). Calculation of Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) was performed using the Hargreaves formula (R package *SPEI*, [Beguería and Vicente-Serrano, 2017](#)).

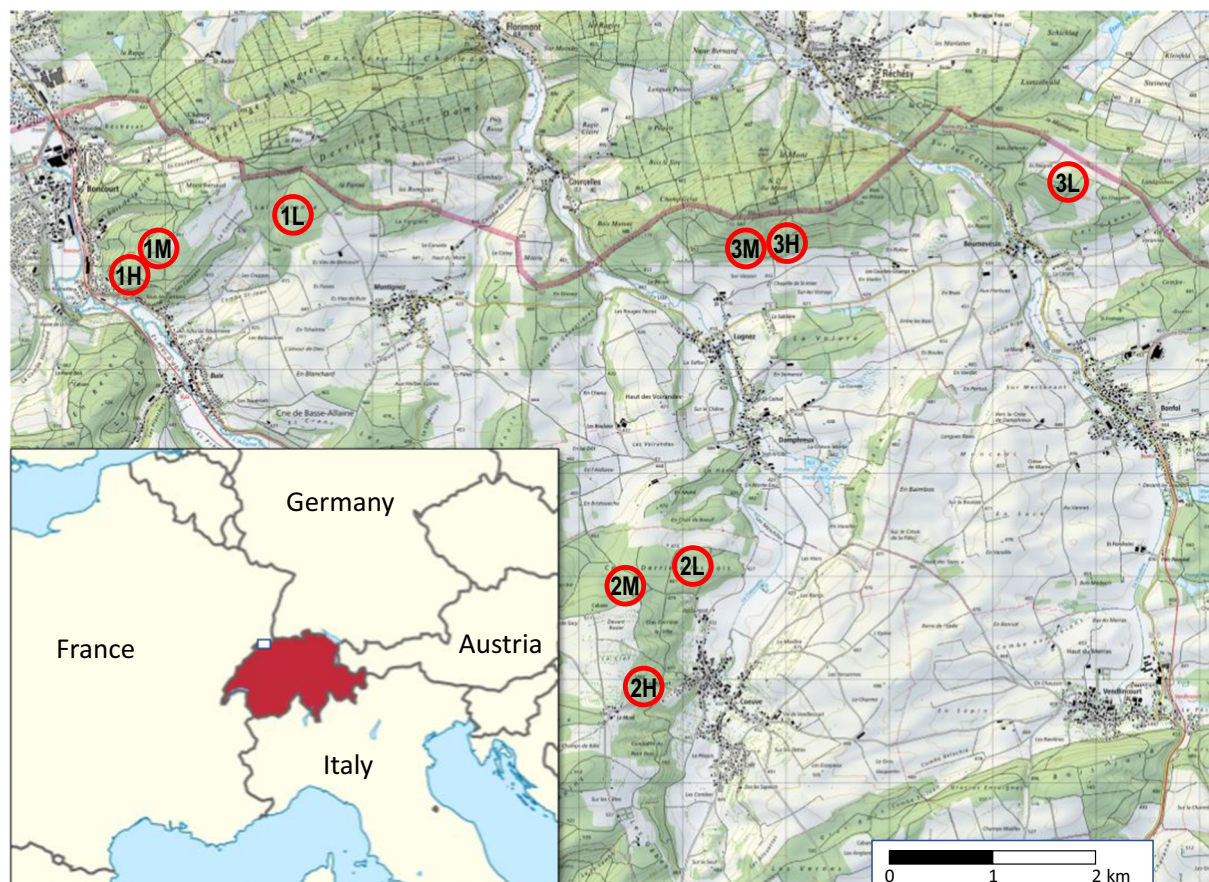


Fig. 1. Ajoie region in Switzerland (white rectangle in red area) with the nine studied stands showing low (L), medium (M), and high (H) crown damage. © Data: swisstopo; map.geo.admin.ch.

2.2.2. Mast index

Massive fruit production, known as mast, shifts carbon allocation away from secondary growth, resulting in narrower tree rings in mast years (Braun et al., 2017; Hackett-Pain et al., 2018; Nussbaumer et al., 2021). To account for this effect, we used the pollen-derived mast index for beech from Basel 40 km away from our study region (1971–2016, Swiss Federal Office of Meteorology and Climatology; Ascoli et al., 2017). The index ranges from 1 to 5, indicating very low to very high pollen production.

2.2.3. Soil data and AWC calculation

At each stand, we dug a soil profile down to the bedrock, to determine texture, bulk density, organic carbon content, gravel content, and thickness of each soil horizon. Based on this layered soil information, we predicted the AWC based on the pedotransfer function of Puhlmann and von Wilpert (2011). Time series of monthly soil matric potential (SMP) were simulated with the soil vegetation atmosphere transport model LWFBrook90 (Hammel et al., 2001) following Schmidt-Walter et al. (2020). We used daily meteorological data (same product as mentioned above with daily resolution) as forcing data for simulating i) the water fluxes through the rooted soil layers and ii) the relative change of leaf area index over the year with the R package *vegperiod* version 0.3.1 (Nuske, 2021). Due to the lack of calibration data, we adopted model parameters from a nearby beech site with comparable soil properties and matric potential measurements (Meusburger et al., 2022). Additionally, to validate the individual point measurement from the soil profile, we determined the soil depth next to each tree with a 160 cm long metal probe.

2.2.4. Canopy height

Coordinates of each tree were recorded using a Trimble GeoXH 6000 DGNSS handheld GPS receiver (Trimble Navigation Limited, Sunnyvale, CA, USA). Post-processed data achieved a horizontal precision of 0.1–2 m. Based on these coordinates, tree heights were determined from a vegetation height model, which was derived from airborne laser scanning data from 2019 with a resolution of 1×1 m. The maximum height within a circular buffer area with a radius of the GPS precision plus 5 m was used as the tree height. We used the mean of the individual tree heights (canopy height) as a proxy for site fertility and water availability. Remotely sensed tree heights were validated against tree heights of five trees per site that were measured in the field with a Vertex IV (Haglöf, Sweden; $r = 0.80$). Generally, the remotely sensed tree heights did not vary a lot within a site (range 2–4 m).

2.3. Tree-level data

2.3.1. Crown damage assessment

In June 2020 and 2021 we assessed crown damage of each of our target trees. We recorded crown transparency (CT) of living branches (Eichhorn et al., 2020) and the volume percentage of dead branches (%DB). %DB was assessed as the volume proportion of dead branches (including lost branches) relative to the volume of the total potential crown of the healthy tree, thereby excluding naturally dying branches in the shaded part of the crown (Dobbertin et al., 2016). Based on these two field assessments we calculated the percentage of total crown biomass loss (TCL) as $TCL = \%DB + (100 - \%DB) * CT/100$ (Frei et al., 2022). The crown damage data of 2020 and 2021 were quite similar (Fig. S3, $r = 0.84$), and only small differences were found in preliminary analyses. We thus only present analyses and results with crown damage data of 2021 that better reflect lasting crown damages.

2.3.2. Competition

Around each of our target trees i , we recorded DBH and distance to neighboring trees j to calculate the competition index (CI) following Hegyi (1974):

$$CI_i = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j/DBH_i}{Distance_{ij}}$$

A higher CI value indicates higher competitive pressure on a given target tree. We included neighboring trees up to a distance of 13 m and with a minimum DBH of 20 cm to reduce assessment time in the field.

2.3.3. Tree-ring data

In late summer 2020, we collected two 5 mm increment cores at breast height from opposite sides of the stem and perpendicular to the slope of each of the 21 trees per stand. Core surfaces were prepared with a sledge microtome (Gärtner and Nievergelt, 2010) and subsequently filled with chalk to enhance the visibility of tree-ring boundaries. Images were taken with a digital camera (Canon EOS 5DSR and a 100 mm macro lens, Skippy - WSL, 2022) at a resolution of 5950 dpi and ring widths were subsequently measured in CooRecorder v8.9 (Cybis Electronics, Sweden). To relate crown damage to recent growth rates, we transformed raw ring widths to absolute growth rates (basal area increment, BAI) starting from the outside using the DBH measured in 2020 (R Package *dplR*, Bunn et al., 2019). To investigate the effect of size-independent growth rate, we detrended BAI based on a stand-level size-growth relationship (similar to regional curve detrending, Briffa and Melvin, 2011). First, we averaged individual BAI measurements of both cores to a tree-level mean BAI. Then, we ran for each stand a linear mixed-effects model predicting log-transformed BAI as a function of log-transformed DBH of the previous year, including the individual trees as random intercepts (R package *lme4*, Bates et al., 2015). The observed BAI divided by the predicted BAI (using only the fixed effect, and back-transformed to the original unit) yielded the size-detrended BAI (BAIstd).

For the climate-growth response analysis, we detrended the BAI time series with a cubic smoothing spline with a 50% frequency response cut-off at 30 years (“30-year spline”) to reduce possible influences of stand dynamics (past management, disturbances) on the growth time series. We averaged the individual BAIstd series with a bi-weight robust mean within each stand (nine site chronologies each including 21 trees), and for each stand-level damage class (three damage-level chronologies each including 63 trees), as well as for the whole study region (one regional chronology using all 189 trees). For both individually spline-detrended time series and site-level chronologies we calculated first-order auto-correlation and standard deviation (sd) over the periods 1931–2017 and 1971–2016. The longer period was defined by the length of the climate data, and the shorter by the mast index data. We omitted the last two years (2018 and 2019) of the chronologies from the analysis because we were interested in predisposing factors explaining post-drought effects.

2.4. Statistical analysis

2.4.1. Climate growth analysis

To identify the climatic influence on interannual tree growth variability in our study area, we calculated Spearman's rank correlations between the regional chronology and mean monthly maximum temperatures, monthly precipitation sums, SPEI, and regional mean soil matric potential over the 1931–2017 period. We conducted the correlation analysis with all possible seasonal aggregation periods from 1 to 12 months and season end months from previous year January to current year October to find the season with the highest correlation (Klesse et al., 2018a). We used common nomenclature for target seasons from SPEI, i.e., “Climate Variable X”₃ of August or “Climate Variable X” of August₃ means a three months-long season ending in August. All climate time series were also detrended with a 30-year spline using subtraction instead of division (Klesse et al., 2018a).

After the correlation analysis, we chose two independent seasons with the highest correlations for each climate variable with a season length buffer of ± 1 and the end month of ± 1 to search for the best predictive model in a multiple regression framework. Early exploratory analyses revealed the benefit of including short-term (season length 1–2 months) summer precipitation into the model selection procedure. We restricted the number of maximum predictors to five (plus the intercept). Model selection was performed using the Bayesian Information Criterion (BIC) using *dredge* in the R package *MuMIn* (Bartoń, 2018). We additionally performed

the analysis over the 1971–2016 period including mast index as an additional predictor.

Based on the hypothesis that climate sensitivity should be higher at sites with higher stand-level damage (H2), we used the predictors of the best regional models (1931–2017, 1971–2016) in regressions with the damage-class aggregated and site-level chronologies. We tested for significant differences between climate sensitivity and the three damage classes by adding an interaction term of a target climate variable and damage class. Further, we investigated whether spline-detrended stand-level chronologies show higher year-to-year variability (i.e., higher general climate sensitivity during the 1971–2016 period) at sites with lower AWC, soil depth, and mean canopy height with linear regressions.

In addition, we tested whether the standard deviation of the spline detrended tree-level time series (1971–2016) was dependent on tree size (DBH), mean BAI (2008–2017), and the stand-level variables canopy height, AWC, or soil depth, in a linear mixed-effects model. Lastly, we applied a mixed-effects model to test the effect of competition index (CI) on mean BAI (2008–2017), including the three stand-level water availability variables and DBH as predictors. In both models stand ID was included as a random intercept and we performed model selection based on BIC as described above.

2.4.2. Generalized linear mixed-effects models of crown damage

We used generalized linear mixed-effects models with a logit link and binomial error distribution to investigate the influence of tree-individual parameters on crown damage (R package *lme4*, Bates et al., 2015). We modeled the fixed effects of DBH, mean absolute growth rate (BAI) and size-independent mean growth rate (BAIstd) during the last 10 years before the drought (2008–2017), growth variability (standard deviation, SD) over the 1971–2016 period, and competition index on total crown biomass loss (TCL/100) and crown transparency (CT/100) including the stand-level variables canopy height, soil depth, and AWC as predictors, and including stand ID as random intercept. We also tested a random intercept with the triplet identity nested in site, but this was found to be uninformative and was therefore discarded. All variables included in the models were normalized beforehand. Similar to the climate-growth multiple regression analysis, we performed model selection based on BIC.

2.4.3. Principal component analysis

Principal component analysis (PCA) was applied as an additional means to visualize patterns of common variability among the various above-mentioned tree- and stand-level variables.

For the tree-level variables, we used DBH, mean absolute growth rate (BAI), size-independent growth rate (BAIstd, 2008–2017), CI, CT, and TCL of 2021. The site-level variables included AWC, canopy height, and soil depth. The standard deviation over the 1971–2016 period and coefficients to SPEI_Aug6, SPEI_pSep4, and PPT_Jun1 (derived from the climate-growth multiple regression analysis over the 1971–2016 period, see section climate growth analysis above) were included at both tree and site level. All variables were normalized before the PCA. All analyses were performed in R v4.1.2 (R Core Team, 2021).

3. Results

3.1. Stand and tree growth characteristics

The three stand-level variables describing water availability (soil depth, canopy height, and AWC) were strongly positively correlated to each other (all $r \geq 0.81$, $p < 0.01$). All three variables were negatively related to stand-level damage, although correlations were not significant (Spearman's $\rho = 0.42$ for canopy height and soil depth, and 0.26 for AWC; all $p > 0.1$). Within stands, trees exhibited a strong coherence in interannual growth variability ($r_{\text{bar}} > 0.5$, Table 1) that was also reflected in a high average correlation between the nine stands ($r_{\text{bar}} = 0.75$). Common narrow rings were observed in 1976, 2011, and 2017, and across all stands, 2007 stood out as a wide ring (large BAI in Fig. 2). In most stands, a notable

declining trend in radial growth has occurred during the last decade, which was more pronounced in trees with higher crown damage. The ring width in 2018 was not abnormally small (ring-width index = 0.89, Fig. S4), however, in many trees showing strong crown damage, the 2019 ring was extremely small (see Fig. 2, dark red time series).

3.2. Climate drivers of regional beech growth

Regional beech growth was strongly driven by moisture conditions in the current and previous growing season. Seasons with the highest correlation between radial growth and SPEI were July_{3–12} of the growing season (all $r > 0.51$, $p < 0.001$) and September₃ of the previous year ($r = 0.47$, $p < 0.001$, Fig. 3a). Correlation patterns and strength with precipitation sums and soil matric potential were very similar to SPEI (Fig. S5). The correlation pattern using mean maximum temperatures was inverse to SPEI but yielded an additional significant season of influence in January₃ ($r = 0.27$, $p < 0.05$, Fig. 3b).

For the 1931–2017 period, we found a strong increase in growth sensitivity to SPEI of previous September₄ (pSep₄) with increasing stand-level damage class, which was significantly different between the low and the high damage class ($p = 0.04$, tested via interaction $\text{SPEI}_{\text{pSep}_4} \times \text{damage class}$). The most parsimonious model also included soil matric potential of current year August₆, June₁ precipitation, and January₃ mean maximum temperatures (Table 2). The higher climate sensitivity in stands with higher crown damage also agreed with the higher standard deviation of the spline-detrended damage-level chronologies (Table 2).

In the recent 1971–2016 period, mast index (Fig. S6) was a significant driver of year-to-year growth variability (Table 3). The selected climate variables and strength of climate sensitivities were similar compared to the longer period (i.e., 1931–2017). Here, we also found higher regression coefficients for most climate variables in stands with higher crown damage. The stand-level analysis revealed a strong negative relationship between the stand-specific year-to-year growth variability (defined as the standard deviation of the spline-detrended chronologies over the 1971–2016 period) and stand variables characterizing average soil water availability, such as soil depth, AWC, and canopy height (Fig. 4). Year-to-year growth variability at tree level was negatively related to both canopy height ($p < 0.05$) and absolute growth rate (BAI, $p < 0.001$; marginal $R^2 = 0.27$, conditional $R^2 = 0.36$, Table S1).

3.3. Generalized linear models of individual tree crown damage

The generalized linear models revealed that TCL was lower in trees with higher absolute growth rates (BAI, $p = 0.001$) and stands with deeper soils (soil depth, $p = 0.03$, Table 4). CT was also found to be lower in stands with deeper soils ($p < 0.01$) and in trees with higher DBH ($p = 0.06$), meaning larger trees had less crown damage in 2021.

3.4. Principal component analysis

The first two principal components explained together 50% of the total variance and revealed two clear data orientations (Fig. 5). Across stands, the variables were predominantly oriented from (top) left to (bottom) right, and within stands, variables were oriented from bottom left to top right. Stands with higher AWC, and taller trees were oppositely arranged from stands being more sensitive to climate, i.e., that have a generally higher year-to-year variability (sd) and show steeper regression coefficients to SPEI or soil matric potential. TCL and CT were aligned in the same direction as tree-level competition index, SD, and climate sensitivity, and opposite to DBH and absolute and size-independent growth rate (BAI and BAIstd). This ordination was further supported by the linear mixed-effects model showing that the growth rates over the 2008–2017 period were strongly influenced by competition ($p < 0.05$) and DBH ($p < 0.001$, marginal $R^2 = 0.42$; conditional $R^2 = 0.52$, Table S1).

Because growth rate was found as one of the strongest predictors of crown damage in the generalized linear mixed-effects models and was

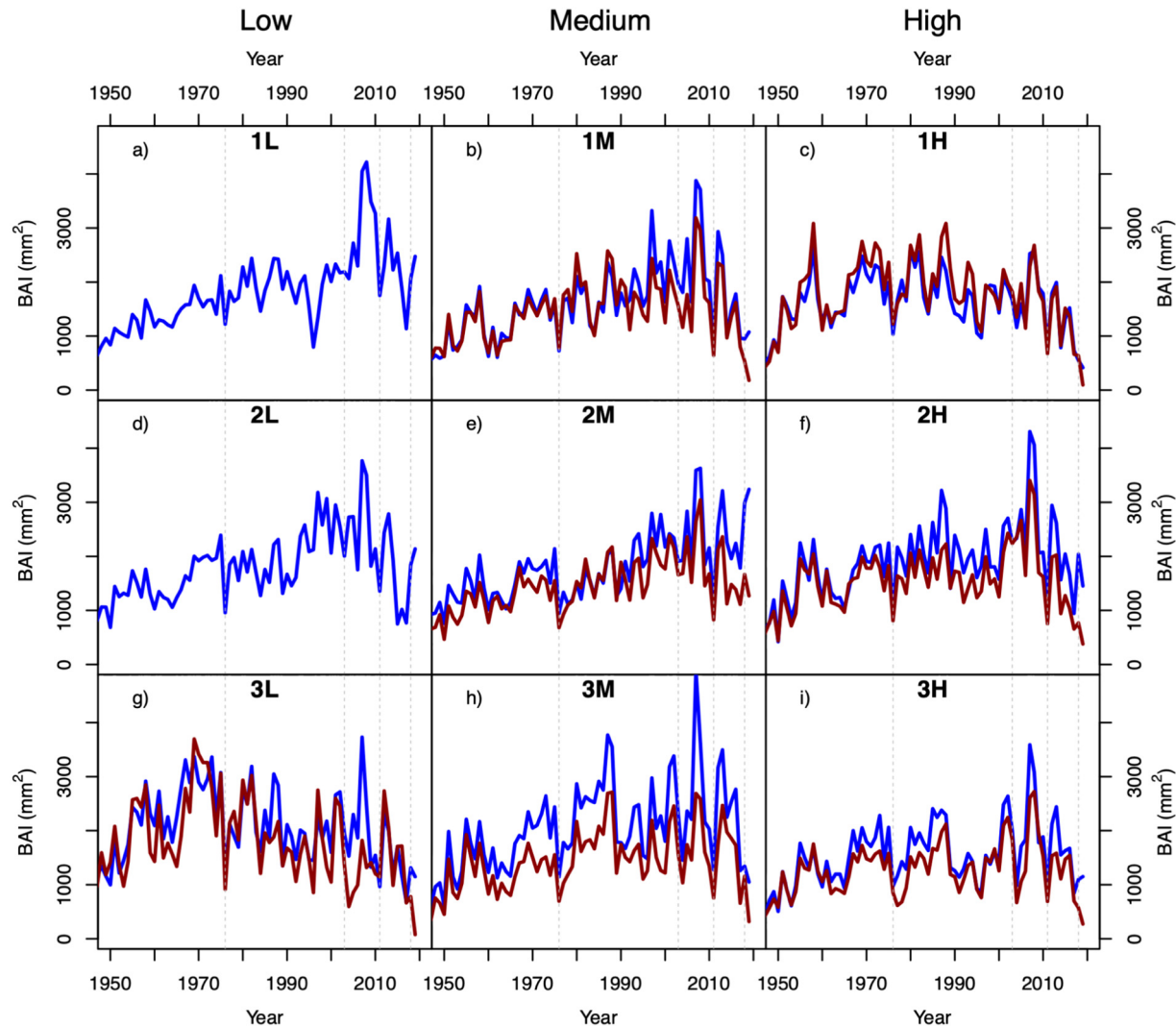


Fig. 2. Bi-weight robust mean basal area increment (BAI) time series of trees with TCL2021 (total crown biomass loss in 2021) < 50% and ≥ 50% in blue and red, respectively. Stands are ordered from left to right showing increasing stand-level crown damage from low (L), medium (M) to high (H) crown damage. There was only one (no) tree with ≥ 50% TCL in stand 1L (2L). Vertical dashed lines denote the four driest SPEI August₆ years since 1950: 1976, 2003, 2011, and 2018. Time series end in 2019.

additionally oriented directly opposite to crown damage in the first two principal components, we re-classified trees with TCL < 50% and ≥ 50%. This revealed that in six out of seven stands (two stands did not have enough trees with ≥ 50% TCL to form a mean chronology, Table 1) trees

with higher post-drought crown damage had been indeed growing slower for a long time (Fig. 2b, e, f, h, i). Even corrected for tree size, growth rates of less damaged trees were on average 7–28% higher compared to heavily damaged trees since 1971 (Fig. S7).

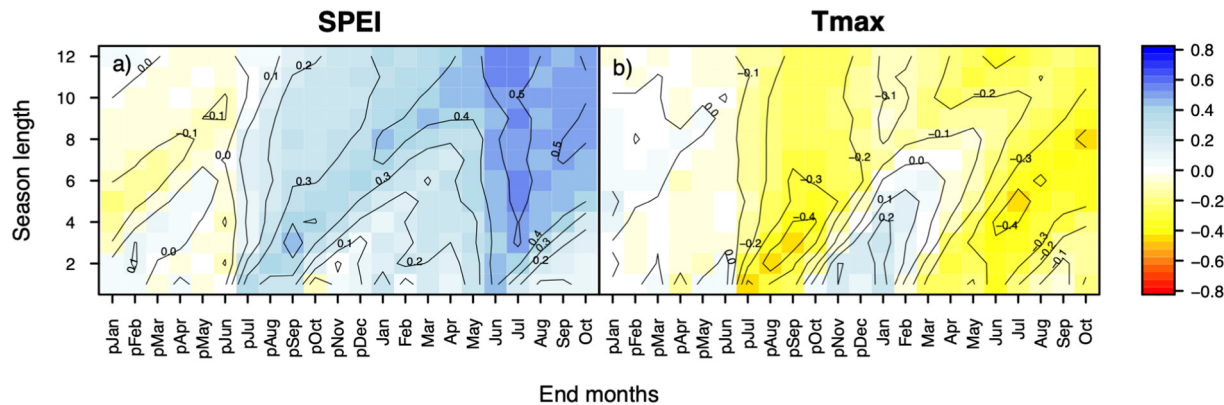


Fig. 3. Heat maps showing the Spearman rank correlations between the spline-detrended regional chronology and Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) (a) and mean maximum temperature (b) from previous January to current year October. Y-axis shows correlations with a season length of one month to 12 months.

Table 2

Coefficients of the multiple regression of radial growth against climate parameters over the 1931–2017 period. All time series were detrended with a 30-year spline. SMP: soil matrix potential; R^2_{adj} : adjusted R^2 of the multiple regression; SD: standard deviation of the chronologies; ACF: first-order auto-correlation coefficient of the chronologies. Coefficients in bold (bold italic) were significant at $p < 0.05$ ($p < 0.001$).

Damage class	SPEI pSep ₄	SMP Aug ₆	PPT Jun ₁	Tmax Jan ₃	R^2_{adj}	SD	ACF
All	0.111	0.091	0.047	0.062	0.568	0.23	0.19
Low	0.084	0.086	0.037	0.055	0.507	0.20	0.17
Medium	0.122	0.099	0.052	0.060	0.545	0.25	0.21
High	0.140	0.099	0.050	0.069	0.514	0.27	0.33

Table 3

Coefficients of the multiple regression of radial growth against climate parameters over the 1971–2016 period. All time series were detrended with a 30-year spline. R^2_{adj} : adjusted R^2 of the multiple regression; SD: standard deviation of the chronologies. ACF: first-order auto-correlation coefficient of the chronologies. Coefficients in bold (bold italic) were significant at $p < 0.05$ ($p < 0.001$).

Damage class	SPEI pSep ₄	SPEI Aug ₆	PPT Jun ₁	Tmax Jan ₃	Mast index	R^2_{adj}	SD	ACF
All	0.112	0.056	0.116	0.039	−0.074	0.551	0.23	0.06
Low	0.099	0.074	0.096	0.031	−0.069	0.558	0.22	0.11
Medium	0.122	0.050	0.135	0.037	−0.083	0.515	0.26	0.09
High	0.123	0.051	0.118	0.038	−0.084	0.419	0.27	0.19

4. Discussion

We showed that the 2018 summer drought in northwestern Switzerland led to higher crown damage on sites with lower soil water availability and in trees showing lower growth rates in the recent past. Lower overall soil water availability was proportional to year-to-year variability in radial growth, which was also evidenced by higher regression coefficients of SPEI, especially that of previous year late summer. Tree-individual analyses revealed that within-site crown damage was higher in trees with lower growth rates, higher year-to-year variability in radial growth, and higher competition indexes. All the presented analyses point towards tree vigor before the 2018 extreme drought and soil water availability as primary drivers for drought-induced crown dieback severity.

Table 4

Log-odds of the generalized linear mixed-effects models predicting crown transparency (CT) and total crown biomass loss (TCL). Marginal and conditional R^2 (R^2_m and R^2_c) were calculated following the delta method in R package *MuMIn*. Only model summaries within $\Delta BIC < 2$ of the most parsimonious models are shown. Significance levels: *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; $p < 0.1$.

	Intercept	BAI	Soil depth	DBH	ΔBIC	R^2_m	R^2_c
TCL	−0.75**	−0.75**				0.10	0.18
	−0.77**	−0.69**	−0.51*		1.3	0.16	0.20
CT	−1.83***		−0.95***			0.12	0.12
	−1.87***		−0.74**	−0.47'	1.1	0.13	0.13

4.1. Higher climate sensitivity of radial growth at sites with lower soil water availability

Our findings that trees are more sensitive to variability in climatic water balance (SPEI) at sites with lower soil water availability are consistent with the literature: It has long been demonstrated that the closer to the edge of a tree species' distribution, or at sites with marginal growing conditions (e.g., sites with lower soil water availability, Rabbel et al., 2018), the greater the sensitivity of radial growth to climate (Fritts et al., 1965; Klesse et al., 2020; Rigling et al., 2002). Even though climatic conditions are very similar across our sites (range: 0.5 °C mean annual temperature, 50 mm mean annual precipitation), soil properties clearly modulate growth sensitivity to meteorological moisture variability, leading to a 1.6-fold stronger impact of previous summer SPEI (pSep₄) between the least and most damaged sites (Table 2). These observations follow Liebig's law of the minimum (Liebig, 1841) that postulates the more limiting a variable is to a process, the more sensitive this process becomes to variations of that variable. The increasing importance of a single growth-limiting factor is also reflected in increased growth synchrony at sites with lower soil moisture availability (see rbar in Table 1, Tejedor et al., 2020). Altogether, our results highlight the need for ecologically unbiased and finely resolved tree-ring networks to representatively assess climate change impacts on forest growth across large scales (Evans et al., 2021; Klesse et al., 2018b).

The 2018 drought did not particularly lead to narrow rings in 2018 in the 189 studied beech trees (Figs. 3, S4), and neither did it at many other sites across Central Europe as evidenced through dendrometer measurements (Salomón et al., 2022). This is not totally surprising, because on average, only 23% of annual radial increment in lowland beech in Switzerland is produced after July 1st, i.e., the time when drought conditions worsened considerably in 2018 (Etzold et al., 2022; Zweifel et al., 2020). However,

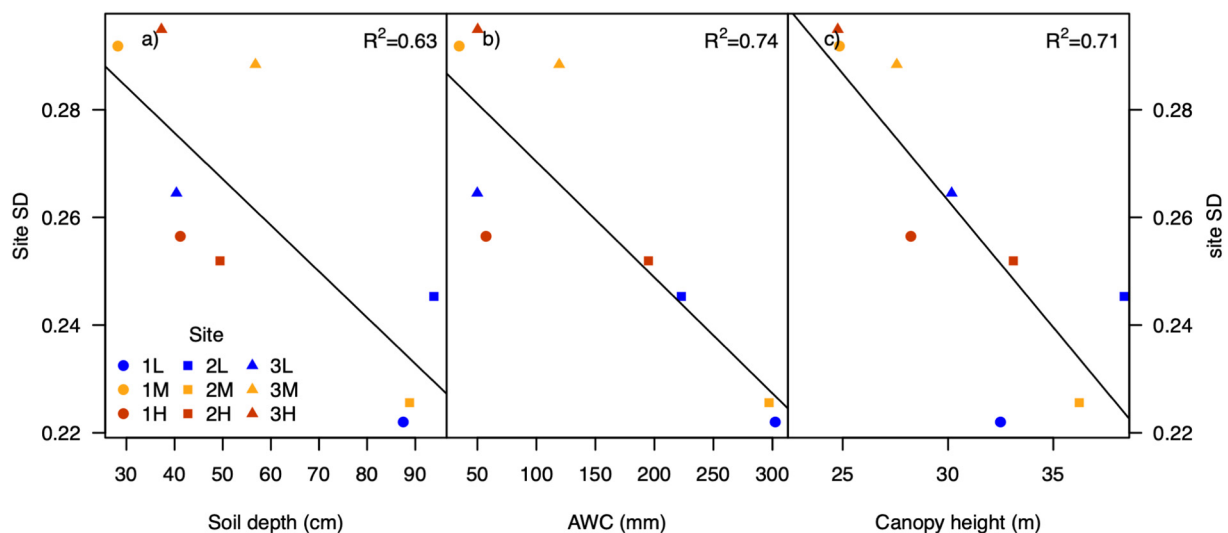


Fig. 4. Linear regressions of the standard deviation (SD) of spline-detrended stand chronologies over the 1971–2016 period against a) soil depth, b) plant-available soil water storage capacity (AWC), and c) canopy height. L, M, and H, mean low, medium, and high stand-level crown damage, respectively.

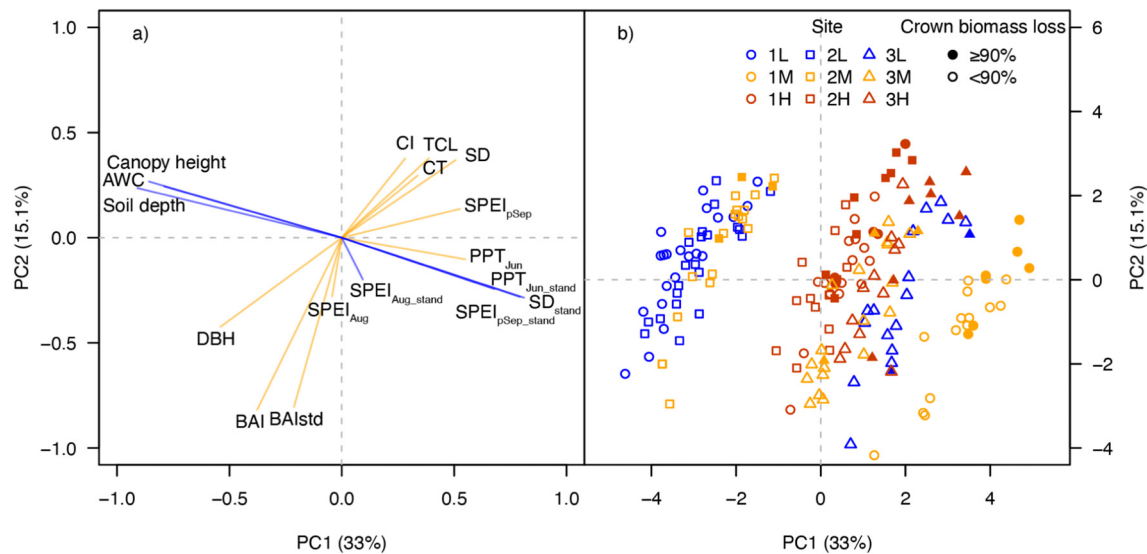


Fig. 5. (a) Loadings of the explanatory stand- (blue) and tree-level (orange) variables on the first two principal components and (b) tree individual values multiplied by the first two eigenvectors of the principal component analysis. Filled (open) circles denote the trees with $\geq 90\%$ ($< 90\%$) TCL in 2021. AWC: Available water capacity, CI: competition index, DBH: diameter at breast height, BAI: basal area increment (2008–2017), BAIstd: size-detrended BAI (2008–2017), TCL: total crown biomass loss, CT: crown transparency, SD: standard deviation of the spline-detrended growth time series (1971–2016). SPEI and PPT: regression coefficients to SPEI and precipitation (1971–2016). If there are multiple levels for a variable, subscript _{stand} denotes stand-level variables, no subscript denotes tree-level variables.

we showed that late summer droughts have a strong influence on radial tree growth in the following year (Fig. 3), in agreement with the delayed growth response reported by Hackett-Pain et al. (2016) and Mausolf et al. (2018). The increased frequency of drought extremes during the last 20 years (Fig. S1) and negative growth trends in most stands (Fig. 2) might thus have aggravated the impact of the 2018 drought on tree health.

4.2. Higher crown damage at sites with lower soil water storage capacity and higher climate sensitivity

Our results support the often observed pattern that higher growth variability or directly inferred drought sensitivity of radial growth indicates a higher vulnerability to drought-induced crown damage and mortality (Cailleret et al., 2019; Keen et al., 2022; Linares and Camarero, 2012; Tables 2 and 3, Fig. 5). Given the similar age of the nine stands, we showed that canopy heights reflect site productivity, which, under similar climate conditions, is predominantly driven by average soil water availability (Fig. 2). Deeper soils (as evidenced by soil profiles and taller canopy heights) in less damaged stands provided trees with a buffer to overcome the prolonged soil water deficit that developed during the 2018 summer and prevented premature leaf senescence (Chakraborty et al., 2017; Leuschner, 2020; Lévesque et al., 2016; Walthert et al., 2021). This agrees with Brun et al. (2020) who showed that early leaf wilting in Switzerland in 2018 was less pronounced with increasing vegetation height, i.e., in stands with less hydraulic limitation. Here, greater tree height seems not to be an intrinsic predisposing factor for sensitivity to hydraulic failure (as shown by Grote et al., 2016; McDowell and Allen, 2015, or Stovall et al., 2019) but rather an indicator for generally higher water availability that also sustains the water demand in dry years.

If early leaf senescence as strategy to avoid the formation of embolisms in branches had been successful, i.e. preventing hydraulic failure and desiccation (Bréda et al., 2006; Marchin et al., 2010; Schuldt et al., 2020), we would not have expected such strong and long-lasting effects on crown dieback in the following years. We thus interpret the premature leaf senescence during the severe 2018 drought and the subsequent crown dieback as a consequence of irreversible hydraulic failure in the branches caused by extremely low soil water potentials (Arend et al., 2022, 2021; Choat et al., 2018; Walthert et al., 2021; Wohlgemuth et al., 2020).

4.3. Higher crown damage in smaller, slower-growing trees

We showed that growth variability was lower in stands with taller and less damaged trees and lower in trees that grew faster (even after controlling for DBH) and that competitive pressure was a decisive driver of absolute growth rates (BAI, Table S1). Altogether, our findings point towards a soil water potential-driven growth limitation and crown damage predominantly affecting the weakest, slowest-growing trees (Fig. 5, Hülsmann et al., 2018). The reasoning is that average radial growth is primarily defined by leaf area, hence crown size. Crown size is related to DBH and tree height but is also controlled by competition for light (neighbor shading) and belowground resource availability (size of root system, soil nutrients, and water availability). Two trees in the same stand with the same DBH should in principle grow similarly. Yet, if one tree consistently grows less, it is likely that this tree had overall fewer resources, either through an already smaller crown because of shading through neighboring trees, through increased competition for belowground resources, or due to less favorable micro-site conditions (e.g., shallow soils with limited water availability) leading to less root biomass and reduced photosynthetic capacity. Water limitation, particularly less access to deep soil water pools – derived through lower tree heights and $\delta^{18}\text{O}$ enriched xylem water – was previously found as a determining factor for drought-induced mortality in oaks in Italy (Colangelo et al., 2017; Ripullone et al., 2020). Lower growth rates for a prolonged period preceding tree mortality is a well-documented phenomenon (Cailleret et al., 2016). There are, however, contrasting results showing that trees, which were growing faster in the past, were also more prone to drought-induced mortality in extremely dry years (e.g., Gessler et al., 2018; Voltas et al., 2013). These authors assumed that trees that grow normally under non-restricted water supply and otherwise favorable growing conditions develop architectures with large crowns, high shoot-to-root ratios, and cavity-prone wide xylem vessels making them susceptible to hydraulic failure. In our study, however, potentially better access to soil water resources may have compensated for such potentially negative acclimation or frequent water limitation might have avoided long-term overbuilding of the canopy also in faster-growing trees. Taken together, if climate conditions in a particular year are much less favorable than average it is likely that trees historically growing in worse micro-site conditions and with less access to deeper soil water pools (which is likely

reflected in higher interannual growth variability), and/or in a more competitive environment (lower average growth rate), would be more impacted by extreme climatic events.

Previous studies have shown that beech tree's tolerance to extreme environmental conditions is to some extent under genetic control (Cuervo-Alarcon et al., 2021; Isaac-Renton et al., 2018; Stojnić et al., 2018), which is also known to influence growth rates of different genotypes (Leuschner, 2020). Still, the degree to which genetic variability within and across our investigated stands contributes to the observed responses is unknown and further studies are needed.

4.4. Implications for the future of beech in central Europe

Our findings imply that less dense stands could buffer the effect of future extreme droughts predicted to occur more frequently. While there is both conflicting and site and species-specific evidence on how thinning influences the sensitivity of tree growth to droughts (Bosela et al., 2021; Diaconu et al., 2017; Mausolf et al., 2018; Sohn et al., 2016), it certainly temporarily alleviates competition for water and thus should reduce peak drought stress experienced by trees, especially in sites with low soil water storage capacity (Giuggiola et al., 2018, 2016). The 2018 drought was among the most severe droughts of the last 150 years (Erfurt et al., 2020; Rathgeb et al., 2020). Yet, most mesic beech stands at low elevation in Central Europe were largely unaffected by this drought. We conclude that in such stands with possibly deep soils and good water holding capacity, beech is likely not immediately threatened by current and future droughts, even though future growth is projected to decrease throughout the species' range (Martinez del Castillo et al., 2022). However, it is likely that forest health conditions between optimal sites and sites with marginal growth conditions will diverge further under continued exposure to extreme water deficit, which is amplified by phenological shifts leading to an earlier start of the growing season and thus a prolonged water loss through transpiration (Meier et al., 2021).

5. Conclusions

Our study contributes to the rapidly growing body of literature investigating the effects of tree size, competition, and growth rate on drought-induced dieback. We investigated beech growth and crown damage across various site conditions and showed that crown damage was the highest on the driest sites with shallower soils and in smaller and slower-growing trees.

Overall, our findings suggest a decrease in the competitive ability of beech and in its abundance on suboptimal sites in the lowlands and a retreat to sites with better water retention capacity. However, complete disappearance of beech is not to be expected.

CRedit authorship contribution statement

S. Klesse – Methodology, Formal Analysis, Visualization, Writing original draft.

Wohlgemuth T. – Conceptualization, Methodology, Project administration, Writing original draft.

Meusburger K., Investigation, Writing – original draft, Methodology.

Vitasse Y., Conceptualization, Methodology, Writing original draft.

von Arx G., Conceptualization, Writing original draft, Methodology.

Lévesque M., Writing – original draft, Methodology.

Neycken A., Writing – original draft, Methodology.

Braun S., Writing - Review & Editing.

Dubach V., Writing - Review & Editing.

Gessler A., Writing - Review & Editing.

Ginzler C., Writing - Review & Editing, Investigation,

Gossner M.M., Writing - Review & Editing.

Hagedorn F., Writing - Review & Editing.

Queloz V., Writing - Review & Editing.

Samblàs Vives E. – Investigation, Writing - Review & Editing.

Rigling A., Conceptualization, Writing - Review & Editing.

Frei E.R. – Conceptualization, Methodology, Data curation, Project administration, Writing original draft.

Data availability

Data will be made available on request.

Declaration of competing interest

None declared.

Acknowledgments

We thank Roger Köchli, Leo Loprieno, Maurice Moor, Daniel Pock, Silas Strebel, Ide Uitentuis, Ueli Wasem, and other people for preparing and conducting the fieldwork, as well as Daniel Nievergelt, Martin Kistler and Raphael Sigrist for training the field crews. We further thank Anne Verstege and Daniel Pock for their help with the preparation of the cores and ring width measurements. We acknowledge Daniel Scherrer and Dirk Schmatz for providing the interpolated climate data. Furthermore, we thank the cantonal authorities of the canton of Jura, the regional forest authorities, and private forest owners for providing us the permission and access to conduct this monitoring project.

SK was supported by the SwissForestLab (Research Grant SFL20 P5), and by the Federal Office for the Environment FOEN. We are grateful to the WSL drought initiative and the WHFF-CH fund (Project 2019.15) for financial support.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>.

References

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H.(Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 1–55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>.
- Anderegg, W.R.L., Kane, J.M., Anderegg, L.D.L., 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat. Clim. Chang.* 3, 30–36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>.
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Badgley, G., Anderson, C.M., Bartuska, A., Ciais, P., Cullenward, D., Field, C.B., Freeman, J., Goetz, S.J., Hicke, J.A., Huntzinger, D., Jackson, R.B., Nickerson, J., Pacala, S., Randerson, J.T., 2020. Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science* 368, eaaz7005. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7005>.
- Arend, M., Link, R.M., Patthey, R., Hoch, G., Schuldt, B., Kahmen, A., 2021. Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2025251118>.
- Arend, M., Link, R.M., Zahnd, C., Hoch, G., Schuldt, B., Kahmen, A., 2022. Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytol.* 234, 1195–1205. <https://doi.org/10.1111/nph.18065>.
- Ascoli, D., Maringer, J., Hacket-Pain, A., Conedera, M., Drobyshchev, I., Motta, R., Cirolli, M., Kantorowicz, W., Zang, C., Schueler, S., Croisé, L., Piusi, P., Berretti, R., Palaghianu, C., Westergren, M., Lageard, J.G.A., Burkart, A., Bichsel, R.G., Thomas, P.A., Beudert, B., Övergård, R., Vacchiano, G., 2017. Two centuries of masting data for European beech and Norway spruce across the European continent. 5th ed. *Ecology* 98, 1473. <https://doi.org/10.1002/ecy.1785>.
- Baltensweiler, A., Brun, P., Pranga, J., Psomas, A., Zimmermann, N.E., Ginzler, C., 2020. Räumliche Analyse von Trockenheitssymptomen im Schweizer Wald mit Sentinel-2-Satellitendaten. *Schweiz. Z. Forstwes.* 298–301. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0298>.
- Bartoń, K., 2018. MuMin: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.
- Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C.M., Crowther, T.W., 2019. The global tree restoration potential. *Science* 365, 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.

- Beguieria, S., Vicente-Serrano, S.M., 2017. SPEI: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index. R Package version 1.7.
- Bennett, A.C., McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K.J., 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* 1, 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>.
- Bigler, C., Vitasse, Y., 2021. Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agric. For. Meteorol.* 307, 108492. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108492>.
- Bosela, M., Štefančík, I., Marčíš, P., Rubio-Cuadrado, Á., Lukac, M., 2021. Thinning decreases above-ground biomass increment in central European beech forests but does not change individual tree resistance to climate events. *Agric. For. Meteorol.* 306, 108441. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108441>.
- Braun, S., Schindler, C., Rihm, B., 2017. Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: the role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate. *Sci. Total Environ.* 599–600, 637–646. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.230>.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>.
- Briffa, K.R., Melvin, T.M., 2011. A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. *Dendroclimatology*. Springer, pp. 113–145.
- Brun, P., Psomas, A., Ginzler, C., Thuiller, W., Zappa, M., Zimmermann, N.E., 2020. Large-scale early-wilting response of central European forests to the 2018 extreme drought. *Glob. Change Biol.* 26, 7021–7035. <https://doi.org/10.1111/gcb.15360>.
- Buchman, R.G., Pederson, S.P., Walters, N.R., 1983. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. *Can. J. For. Res.* 13, 601–608. <https://doi.org/10.1139/x83-087>.
- Bunn, A., Korpela, M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C., 2019. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.7.0.
- Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E.M.R., Desoto, L., Aakala, T., Antos, J.A., Beikircher, B., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianiga, M., Čada, V., Camarero, J.J., Cherubini, P., Cochard, H., Coyea, M.R., Čufar, K., Das, A.J., Davi, H., Delzon, S., Dorman, M., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L.J., Hartmann, H., Hereš, A.-M., Hultine, K.R., Janda, P., Kane, J.M., Kharuk, V.I., Kitzberger, T., Klein, T., Kramer, K., Lens, F., Levanic, T., Linares Calderon, J.C., Lloret, F., Lobo-Do-Vale, R., Lombardi, F., López Rodríguez, R., Mäkinen, H., Mayr, S., Mészáros, I., Metsaranta, J.M., Minunno, F., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Peltoniemi, M., Petritan, A.M., Rohner, B., Sangüesa-Barreda, G., Sarris, D., Smith, J.M., Stan, A.B., Stojanović, B., Stojanović, D.B., Suarez, M.L., Svoboda, M., Tognetti, R., Torres-Ruiz, J.M., Trotsiuk, V., Villalba, R., Vode, F., Westwood, A.R., Wyckoff, P.H., Zafirov, N., Martínez-Vilalta, J., 2016. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Glob. Change Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>.
- Cailleret, M., Dakos, V., Jansen, S., Robert, E.M.R., Aakala, T., Amoroso, M.M., Antos, J.A., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianiga, M., Camarero, J.-J., Cherubini, P., Coyea, M.R., Čufar, K., Das, A.J., Davi, H., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L.J., Hartmann, H., Hereš, A.-M., Hultine, K.R., Janda, P., Kane, J.M., Kharuk, V.I., Kitzberger, T., Klein, T., Levanic, T., Linares, J.-C., Lombardi, F., Mäkinen, H., Mészáros, I., Metsaranta, J.M., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Petritan, A.M., Rohner, B., Sangüesa-Barreda, G., Smith, J.M., Stan, A.B., Stojanovic, D.B., Suarez, M.-L., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Villalba, R., Westwood, A.R., Wyckoff, P.H., Martínez-Vilalta, J., 2019. Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01964>.
- Chakraborty, T., Saha, S., Matzarakis, A., Reif, A., 2017. Influence of multiple biotic and abiotic factors on the crown die-back of European beech trees at their drought limit. *Flora* 229, 58–70. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.012>.
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Kerönen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529–533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>.
- Colangelo, M., Camarero, J.J., Borghetti, M., Gazol, A., Gentilesca, T., Ripullone, F., 2017. Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death. *Front. Plant Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00135>.
- Cook, B.I., Smerdon, J.E., Seager, R., Coats, S., 2014. Global warming and 21st century drying. *Clim. Dyn.* 43, 2607–2627. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2075-y>.
- Copernicus Open Access Hub, 2022 [WWW Document] URL (accessed 6.20.22).
- Cuervo-Alarcon, L., Arend, M., Müller, M., Sperisen, C., Finkeldey, R., Krutovsky, K.V., 2021. A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Sci. Rep.* 11, 2386. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81594-w>.
- Diaconu, D., Kahle, H.-P., Spiecker, H., 2017. Thinning increases drought tolerance of European beech: a case study on two forested slopes on opposite sides of a valley. *Eur. J. For. Res.* 316, 319–328. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1033-8>.
- Dobbertin, M., Hug, C., Schwyzler, A., Borer, S., Schmalz, H., 2016. Kronenansprachen auf den Sanasilva- und den LWF-Flächen. Swiss Fed. Res. Inst. WSL, Birmensdorf. https://www.wsl.ch/fileadmin/user_upload/WSL/Wald/Waldentwicklung/Monitoring/LWF/Sanasilva/ssi_anleitung_v10_extern.pdf.
- Eichhorn, J., Roskams, P., Potocic, N., Timmermann, V., Ferretti, M., Mues, V., Szepesi, A., Durrant, D., Seletkovic, I., Schroeck, H.-W., Nevalainen, S., Busotti, F., Garcia, P., Wulff, S., 2020. Part IV: visual assessment of crown condition and damaging agents. Manual on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests. Thünen Institute of Forest Ecosystems, Eberswalde, Germany.
- Erfurt, M., Skiadreas, G., Tjeldeman, E., Blauhut, V., Bauhus, J., Glaser, R., Schwarz, J., Tegel, W., Stahl, K., 2020. A multidisciplinary drought catalogue for southwestern Germany dating back to 1801. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* 20, 2979–2995. <https://doi.org/10.5194/nhess-20-2979-2020>.
- Etzold, S., Sterck, F., Bose, A.K., Braun, S., Buchmann, N., Eugster, W., Gessler, A., Kahmen, A., Peters, R.L., Vitasse, Y., Walthert, L., Ziemińska, K., Zweifel, R., 2022. Number of growth days and not length of the growth period determines radial stem growth of temperate trees. *Ecol. Lett.* 25, 427–439. <https://doi.org/10.1111/ele.13933>.
- Evans, M.E.K., DeRose, R.J., Klesse, S., Girardin, M.P., Heilman, K.A., Alexander, M.R., Arsenault, A., Babst, F., Bouchard, R., Cahoon, S.M.P., Campbell, E.M., Dietze, M., Duchesne, L., Frank, D.C., Giebkink, C.L., Gómez-Guerrero, A., García, G.G., Hogg, E.H., Metsaranta, J., Ols, C., Rayback, S.A., Reid, A., Ricker, M., Schaberg, P.G., Shaw, J.D., Sullivan, P.F., Gaytán, S.A.V., 2021. Adding tree rings to North America's National Forest Inventories: an essential tool to guide drawdown of atmospheric CO₂. *BioScience* 72 (3), 233–246. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab119>.
- Frei, E.R., Gossner, M.M., Vitasse, Y., Queloz, V., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Hagedorn, F., Meusburger, K., Moor, M., Samblás Vives, E., Rigling, A., Uitenhuis, I., von Arx, G., Wohlgemuth, T., 2022. European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biol.* Submitted for publication.
- Fritts, H.C., Smith, D.G., Cardis, J.W., Budelsky, C.A., 1965. Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in northern Arizona. *Ecology* 46, 393–401. <https://doi.org/10.2307/1934872>.
- Gao, B., 1996. NDWI—a normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sens. Environ.* 58, 257–266. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00067-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00067-3).
- Gärtner, H., Nievergelt, D., 2010. The core-microtome: a new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia* 28, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>.
- Gessler, A., Cailleret, M., Joseph, J., Schönebeck, L., Schaub, M., Lehmann, M., Treyde, K., Rigling, A., Timofeeva, G., Saurer, M., 2018. Drought induced tree mortality – a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytol.* 219, 485–490. <https://doi.org/10.1111/nph.15154>.
- Gillner, S., Rüger, N., Roloff, A., Berger, U., 2013. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Ecol. Manag.* 302, 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.032>.
- Giuggiola, A., Ogée, J., Rigling, A., Gessler, A., Bugmann, H., Treyde, K., 2016. Improvement of water and light availability after thinning at a xeric site: which matters more? A dual isotope approach. *New Phytol.* 210, 108–121. <https://doi.org/10.1111/nph.13748>.
- Giuggiola, A., Zweifel, R., Feichtinger, L.M., Vollenweider, P., Bugmann, H., Haeni, M., Rigling, A., 2018. Competition for water in a xeric forest ecosystem – effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant scots pine trees. *For. Ecol. Manag.* 409, 241–249. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.002>.
- Grote, R., Gessler, A., Hommel, R., Poschenrieder, W., Priesack, E., 2016. Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees* 30, 1467–1482. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1446-x>.
- Hacket-Pain, A.J., Cavin, L., Friend, A.D., Jump, A.S., 2016. Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *Eur. J. For. Res.* 135, 897–909. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0982-7>.
- Hacket-Pain, A.J., Ascoli, D., Vacchiano, G., Biondi, F., Cavin, L., Conedera, M., Drobyshev, I., Liñán, I.D., Friend, A.D., Grabner, M., Hartl, C., Kreyling, J., Lebourgeois, F., Levanic, T., Menzel, A., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Muffler, L., Motta, R., Roibu, C.-C., Popa, I., Scharnweber, T., Weigel, R., Wilkming, M., Zang, C.S., 2018. Climatically controlled reproduction drives interannual growth variability in a temperate tree species. *Ecol. Lett.* 21, 1833–1844. <https://doi.org/10.1111/ele.13158>.
- Hammel, K., Kennel, M., Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, 2001. Charakterisierung und Analyse der Wasserverfügbarkeit und des Wasserhaushalts von Waldstandorten in Bayern mit dem Simulationsmodell BROOK90. Frank, München.
- Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing Jack pine stands. In: Fries, J. (Ed.), *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Research Notes. Stockholm, Sweden.
- Hülsmann, L., Bugmann, H., Cailleret, M., Brang, P., 2018. How to kill a tree: empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. *Ecol. Appl.* 28, 522–540. <https://doi.org/10.1002/eap.1668>.
- IPCC, 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Isaac-Renton, M., Montwé, D., Hamann, A., Spiecker, H., Cherubini, P., Treyde, K., 2018. Northern forest tree populations are physiologically maladapted to drought. *Nat. Commun.* 9, 5254. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07701-0>.
- Jump, A.S., Ruiz-Benito, P., Greenwood, S., Allen, C.D., Kitzberger, T., Fensham, R., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., 2017. Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. *Glob. Chang. Biol.* 23, 3742–3757. <https://doi.org/10.1111/gcb.13636>.
- Keen, R.M., Voelker, S.L., Wang, S.-Y.S., Bentz, B.J., Goulden, M.L., Dangerfield, C.R., Reed, C.C., Hood, S.M., Csank, A.Z., Dawson, T.E., Merschel, A.G., Still, C.J., 2022. Changes in tree drought sensitivity provided early warning signals to the California drought and forest mortality event. *Glob. Chang. Biol.* 28, 1119–1132. <https://doi.org/10.1111/gcb.15973>.
- Klesse, S., Babst, F., Lienert, S., Spahn, R., Joos, F., Bouriaud, O., Carrer, M., Filippo, A.D., Poulter, B., Trotsiuk, V., Wilson, R., Frank, D.C., 2018a. A combined tree ring and vegetation model assessment of European Forest growth sensitivity to interannual climate variability. *Glob. Biogeochem. Cycl.* 32, 1226–1240. <https://doi.org/10.1029/2017GB005856>.

- Klesse, S., DeRose, R.J., Guiterman, C.H., Lynch, A.M., O'Connor, C.D., Shaw, J.D., Evans, M.E.K., 2018b. Sampling bias overestimates climate change impacts on forest growth in the southwestern United States. *Nat. Commun.* 9, 5336. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07800-y>.
- Klesse, S., DeRose, R.J., Babst, F., Black, B.A., Anderegg, L.D.L., Axelson, J., Ettinger, A., Griesbauer, H., Guiterman, C.H., Harley, G., Harvey, J.E., Lo, Y.-H., Lynch, A.M., O'Connor, C., Restaino, C., Sauchyn, D., Shaw, J.D., Smith, D.J., Wood, L., Villanueva-Diaz, J., Evans, M.E.K., 2020. Continental-scale tree-ring-based projection of Douglas-fir growth: testing the limits of space-for-time substitution. *Glob. Chang. Biol.* 26, 5146–5163. <https://doi.org/10.1111/gcb.15170>.
- Knapp, E.E., Bernal, A.A., Kane, J.M., Fetting, C.J., North, M.P., 2021. Variable thinning and prescribed fire influence tree mortality and growth during and after a severe drought. *For. Ecol. Manag.* 479, 118595. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118595>.
- Leuschner, C., 2020. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) – a review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 125576. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>.
- Lévesque, M., Walthert, L., Weber, P., 2016. Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *J. Ecol.* 104, 377–387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12519>.
- Liebig, J.F. von, 1841. *Organic Chemistry in Its Applications to Agriculture and Physiology*. J. Owen, Cambridge.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., 2012. Growth patterns and sensitivity to climate predict silver fir decline in the Spanish Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 1001–1012. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0572-7>.
- Marchin, R., Zeng, H., Hoffmann, W., 2010. Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia* 163, 845–854. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1614-4>.
- Martínez del Castillo, E., Zang, C.S., Buras, A., Hackett-Pain, A., Esper, J., Serrano-Notivol, R., Hartl, C., Weigel, R., Klesse, S., Resco de Dios, V., Scharnweber, T., Dorado-Liñán, I., van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Jump, A., Mikac, S., Banzragch, B.-E., Beck, W., Cavin, L., Claessens, H., Čada, V., Čufar, K., Dulamsuren, C., Gričar, J., Gil-Pelegrín, E., Janda, P., Kazimirović, M., Kreyling, J., Latte, N., Leuschner, C., Longares, L.A., Menzel, A., Merela, M., Motta, R., Muffler, L., Nola, P., Petritan, A.M., Petritan, I.C., Prislán, P., Rubio-Cuadrado, Á., Rydval, M., Stajić, B., Svoboda, M., Toromani, E., Trotsiuk, V., Wilmking, M., Zlatanov, T., de Luis, M., 2022. Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Commun. Biol.* 5, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03107-3>.
- Mausolf, K., Wilm, P., Härdt, W., Jansen, K., Schuldt, B., Sturm, K., von Oheimb, G., Hertel, D., Leuschner, C., Fichtner, A., 2018. Higher drought sensitivity of radial growth of European beech in managed than in unmanaged forests. *Sci. Total Environ.* 642, 1201–1208. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.065>.
- McDowell, N.G., Allen, C.D., 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nat. Clim. Chang.* 5, 669–672. <https://doi.org/10.1038/nclimate2641>.
- McDowell, N.G., Ryan, M.G., Zeppel, M.J.B., Tissue, D.T., 2013. Feature: improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytol.* 200, 289–293. <https://doi.org/10.1111/nph.12502>.
- Meier, M., Vitasse, Y., Bugmann, H., Bigler, C., 2021. Phenological shifts induced by climate change amplify drought for broad-leaved trees at low elevations in Switzerland. *Agric. For. Meteorol.* 307, 108485. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108485>.
- Meusburger, K., Trotsiuk, V., Schmidt-Walter, P., Baltensweiler, A., Brun, P., Bernhard, F., Gharun, M., Habel, R., Hagedorn, F., Köchli, R., Psomas, A., Puhlmann, H., Thimonier, A., Waldner, P., Zimmermann, S., Walthert, L., 2022. Soil-plant interactions modulated water availability of Swiss forests during the 2015 and 2018 droughts. *Glob. Change Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.16332> n/a.
- Meyer, P., Spínú, A.P., Mölder, A., Bauhus, J., 2022. Management alters drought-induced mortality patterns in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Plant Biol.* <https://doi.org/10.1111/plb.13396> n/a.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *For. Ecol. Manag.* 113, 109–123. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00419-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00419-8).
- Moravec, V., Markonis, Y., Rakovec, O., Svoboda, M., Trnka, M., Kumar, R., Hanel, M., 2021. Europe under multi-year droughts: how severe was the 2014–2018 drought period? *Environ. Res. Lett.* 16, 034062. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe828>.
- Nuske, R., 2021. Vesperoid: Determine Thermal Vegetation Periods. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4494600>.
- Nussbaumer, A., Gessler, A., Benham, S., de Cinti, B., Etzold, S., Ingerslev, M., Jacob, F., Lebourgeois, F., Levanic, T., Marjanović, H., Nicolas, M., Ostrogović Sever, M.Z., Priwitzer, T., Rautio, P., Roskams, P., Sanders, T.G.M., Schmitt, M., Šrámek, V., Thimonier, A., Ukonmaanaho, L., Verstraeten, A., Vesterdal, L., Wagner, M., Waldner, P., Rigling, A., 2021. Contrasting resource dynamics in most years for European beech and oak—a continental scale analysis. *Front. For. Glob. Chang.* 4, 689836. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.689836>.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>.
- Puhlmann, H., von Wilpert, K., 2011. Test und Entwicklung von Pedotransferfunktionen für Wasserretention und hydraulische Leitfähigkeit von Waldböden. *Waldökologie Landschaftsforschung Naturschutz* 12, 61–71.
- R Core Team, 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rabbel, I., Neuwirth, B., Bogen, H., Dieckgrüger, B., 2018. Exploring the growth response of Norway spruce (*Picea abies*) along a small-scale gradient of soil water supply. *Dendrochronologia* 52, 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.007>.
- Rathgeb, U., Bürgi, M., Wohlgemuth, T., 2020. Waldschäden wegen Dürre von 1864 bis 2018 in der Schweiz und insbesondere im Kanton Zürich. *Schweiz. Z. Forstwes.* 171, 249–256. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0249>.
- Rigling, A., Bräker, O., Schneider, G., Schweingruber, F., 2002. Intra-annual tree-ring parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the Ericopin in the Valais (Switzerland). *Plant Ecol.* 163, 105–121. <https://doi.org/10.1023/A:1020355407821>.
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., Graf, U., Mayer, P., Vacchiano, G., Weber, P., Wohlgemuth, T., Zweifel, R., Döbbertin, M., 2013. Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry alpine forests. *Glob. Chang. Biol.* 19, 229–240. <https://doi.org/10.1111/gcb.12038>.
- Ripullone, F., Camarero, J.J., Colangelo, M., Voltas, J., 2020. Variation in the access to deep soil water pools explains tree-to-tree differences in drought-triggered dieback of Mediterranean oaks. *Tree Physiol.* 40, 591–604. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa026>.
- Roberts, J., Cabral, O.M.R., De Aguiar, L.F., 1990. Stomatal and boundary-layer conductances in an Amazonian terra firme rain forest. *J. Appl. Ecol.* 27, 336–353. <https://doi.org/10.2307/2403590>.
- Rohner, B., Kumar, S., Liechti, K., Gessler, A., Ferretti, M., 2021. Tree vitality indicators revealed a rapid response of beech forests to the 2018 drought. *Ecol. Indic.* 120, 106903. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106903>.
- Ryan, M.G., Yoder, B.J., 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47, 235–242. <https://doi.org/10.2307/1313077>.
- Salomón, R.L., Peters, R.L., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U.G.W., Stegehuis, A.I., Smiljanic, M., Poyatos, R., Babst, F., Cienciala, E., Fonti, P., Lerink, B.J.W., Lindner, M., Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Nabuurs, G.-J., van der Maaten, E., von Arx, G., Bär, A., Akhmetzyanov, L., Balanzategui, D., Bellan, M., Bendix, J., Berveiller, D., Blaženc, M., Čada, V., Carraro, V., Cecchini, S., Chan, T., Conedera, M., Delpierre, N., Delzon, S., Ditarová, L., Dolezal, J., Dufrêne, E., Edvardsson, J., Ehekircher, S., Forner, A., Frouz, J., Ganthaler, A., Gryc, V., Güney, A., Heinrich, I., Hentschel, R., Janda, P., Ježik, M., Kahle, H.-P., Knüsel, S., Krejza, J., Kuberski, L., Kučera, J., Lebourgeois, F., Mikoláš, M., Matula, R., Mayr, S., Oberhuber, W., Obojes, N., Osborne, B., Paljakka, T., Plichta, R., Rabbell, I., Rathgeber, C.B.K., Salmon, Y., Saunders, M., Scharnweber, T., Sitková, Z., Stangler, D.F., Stereńczak, K., Stojanović, M., Střelcová, K., Světlík, J., Svoboda, M., Tobin, B., Trotsiuk, V., Urban, J., Valladares, F., Vavřík, H., Vejstková, M., Walthert, L., Wilking, M., Zin, E., Zou, J., Steppe, K., 2022. The 2018 European heatwave led to stem dehydration but not to consistent growth reductions in forests. *Nat. Commun.* 13, 28. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27579-9>.
- Schmidt-Walter, P., Trotsiuk, V., Meusburger, K., Zacios, M., Meesenburg, H., 2020. Advancing simulations of water fluxes, soil moisture and drought stress by using the LWF-Brook90 hydrological model in R. *Agric. For. Meteorol.* 291, 108023. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108023>.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T.E.E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübbe, T., Nelson, D.B., Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, N.K., Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, C.S., Kahmen, A., 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on central European forests. *Basic Appl. Ecol.* 45, 86–103. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.003>.
- Skippy, 2022. WSL [WWW Document]. <https://www.wsl.ch/de/services-und-produkte/forschungsinstrumente/skippy.html>.
- Sohn, J.A., Saha, S., Bauhus, J., 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: a meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 380, 261–273. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.046>.
- Stojnić, S., Suchocka, M., Benito-Garzon, M., Torres-Ruiz, J.M., Cochard, H., Bolte, A., Coccozza, C., Cvjetković, B., de Luis, M., Martínez-Vilalta, J., Ræbild, A., Tognetti, R., Delzon, S., 2018. Variation in xylem vulnerability to embolism in European beech from geographically marginal populations. *Tree Physiol.* 38, 173–185. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx128>.
- Stovall, A.E.L., Shugart, H., Yang, X., 2019. Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nat. Commun.* 10, 4385. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>.
- Sturm, J., Santos, M.J., Schmid, B., Damm, A., 2022. Satellite data reveal differential responses of Swiss forests to unprecedented 2018 drought. *Glob. Change Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.16136>.
- Tejedor, E., Serrano-Notivol, R., de Luis, M., Saz, M.A., Hartl, C., St. George, S., Büntgen, U., Liebhold, A.M., Vuille, M., Esper, J., 2020. A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/gcb.13090>.
- Thornton, P.E., Running, S.W., White, M.A., 1997. Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *J. Hydrol.* 190, 214–251. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03128-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03128-9).
- Trotsiuk, V., Hartig, F., Cailleret, M., Babst, F., Forrester, D.I., Baltensweiler, A., Buchmann, N., Bugmann, H., Gessler, A., Gharun, M., Minunno, F., Rigling, A., Rohner, B., Stillhard, J., Thürrig, E., Waldner, P., Ferretti, M., Eugster, W., Schaub, M., 2020. Assessing the response of forest productivity to climate extremes in Switzerland using model-data fusion. *Glob. Chang. Biol.* 26, 2463–2476. <https://doi.org/10.1111/gcb.15011>.
- Trugman, A.T., Anderegg, L.D.L., Anderegg, W.R.L., Das, A.J., Stephenson, N.L., 2021. Why is tree drought mortality so hard to predict? *Trends Ecol. Evol.* 36, 520–532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.001>.
- Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. *Science* 349, 814–818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>.
- Voltas, J., Camarero, J.J., Carulla, D., Aguilera, M., Ortiz, A., Ferrio, J.P., 2013. A retrospective, dual-isotope approach reveals individual predispositions to winter-drought induced tree dieback in the southernmost distribution limit of Scots pine. *Plant Cell Environ.* 36, 1435–1448. <https://doi.org/10.1111/pce.12072>.
- Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R., von Arx, G., 2021. From the comfort zone to crown dieback: sequence of physiological stress

- thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Sci. Total Environ.* 753, 141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>.
- Wohlgemuth, T., Kistler, M., Aymon, C., Hagedorn, F., Gessler, A., Gossner, M.M., Quéloz, V., Vögeli, I., Wasem, U., Vitasse, Y., Rigling, A., 2020. Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweiz. Z. Forstwes.* 171, 257–269. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0257>.
- Young, D.J.N., Stevens, J.T., Earles, J.M., Moore, J., Ellis, A., Jirka, A.L., Latimer, A.M., 2017. Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. *Ecol. Lett.* 20, 78–86. <https://doi.org/10.1111/ele.12711>.
- Zweifel, R., Ginzler, C., Psomas, A., Braun, S., Walthert, L., Eitzold, S., 2020. Baumwasserdefizite erreichten im Sommer 2018 Höchstwerte – war das aus dem All erkennbar? *Schweiz. Z. Forstwes.* 171, 302–305. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0298>.



Abb. 1: Luftaufnahme von Buchen im Hardwald bei Basel. Die Aufnahme wurde während der Vegetationsperiode 2019 gemacht. Foto: Christian Kleiber

Laubfall im Sommer als Indiz für späteres Buchensterben

Die extreme Sommerdürre 2018 verursachte bei der Buche in der Nordschweiz verbreitet frühe Blattverfärbungen und vorzeitigen Laubfall. Eine WSL-Studie untersuchte, wie sich der Kronenzustand von rund eintausend betroffenen Bäumen über vier Jahre entwickelte.

Von Esther R. Frei* | Das Jahr 2018 war in weiten Teilen der Schweiz zwischen April und August das trockenste Jahr seit Messbeginn in der Mitte des 19. Jahrhunderts – vergleichbar nur mit 2003 und 1947. In den östlichen Regionen der Alpennordseite fiel in diesem Zeitraum im Vergleich zum langjährigen Mittel nur die Hälfte des Niederschlags. Im Westen und im Süden war die Trockenheit weniger stark ausgeprägt. Die Dürreperiode ging mit hohen Temperaturen

einher: In ganz Europa war es von April bis Juli rund 1.5 ° Grad Celsius wärmer als 2016, dem bis dahin wärmsten der letzten 100 Jahre. Auch in der Schweiz war das Sommerhalbjahr das wärmste seit Messbeginn vor rund 150 Jahren. Die Temperaturen übertrafen sogar jene der Hitzewelle 2003 um 0.2 Grad Celsius (MeteoSchweiz 2018).

Auswirkungen auf Buchenwälder

Während des besonders heissen Dürresommers 2018 wurde bei mehreren Laubbauarten wie Buche, Birke, Eiche und Ahorn in Mitteleuropa eine weit verbreitete vor-

zeitige Verfärbung der Blätter beobachtet (Abb. 3, Seite 12). Ab Mitte Juli begann sich, insbesondere auch bei der als trockenheitsresistent betrachteten Rotbuche (*Fagus sylvatica*), das Laub zu verfärben und teilweise warfen die Bäume frühzeitig das Laub ab. Stark betroffenen waren in der Schweiz vor allem die Tieflagen im zentralen und östlichen Jurabogen, im Zürcher Unter- und Weinland, im Kanton Schaffhausen sowie im Gebiet von Linth bis Seez.

Angeichts des flächig auftretenden Phänomens des frühen Laubfalls stellte sich die Frage, ob die betroffenen Buchen im fol-

* Esther R. Frei ist Mitarbeiterin in den Einheiten Walddynamik und Alpine Umwelt und Naturgefahren, WSL.

genden Jahr unbeschadet wieder austreiben oder ob der Abwurf des Laubs ein langsames Absterben zur Folge haben könnte. Zwei Thesen stehen dabei zur Diskussion:

a) Mit frühzeitigem Laubfall schützen sich Buchen gegen übermässige Transpiration, wodurch die Dürre ohne grössere Schäden überstanden werden kann;

b) der frühzeitige Laubfall stellt ein Schwächesymptom dar, das mit dem teilweisen oder vollständigen Unterbruch der Wasserzufuhr in Zweigen und Ästen einhergeht und in der Folge zu grösseren Absterbeprozessen führt, die zunächst die Krone, dann aber auch den ganzen Baum betreffen.

Beobachtung von 1000 Buchen

Um diese Thesen zu überprüfen, hat ein WSL-Team 2018 mit der langfristigen Beobachtung von rund 1000 Buchen in der Nordschweiz begonnen. Über vier Jahre hinweg – von 2018 bis 2021 – wurde die Entwicklung ausgewählter Einzelbäume detailliert verfolgt. Für die Studie wurden ausgewachsene Buchen in den drei Regionen Baselland (inklusive

dem stark betroffenen Hardwald), Schaffhausen und Knonauseramt (Kanton Zürich)/Bremgarten (Kanton Aargau) zwischen 270 – 820 Meter über Meer untersucht (Abbildung 2, unten).

Im Spätsommer 2018 wurden 824 lebende Buchen mit vorzeitigem Laubverfärbung und teilweise frühzeitigem Laubfall ausgewählt. Als Vergleich dienten 139 in der Nähe stehende Buchen mit grünen Blättern, die das Laub zum normalen Zeitpunkt im Herbst verloren.

Buche mit starken Kronenschäden

Bei jedem dieser Bäume wurde wiederholt die Vitalität anhand des Anteils an abgestorbenen Kronenästen und der Kronenverlichtung beurteilt. Ebenfalls wurden Sekundärschäden, insbesondere der Befall mit Borkenkäfern und frischer Schleimfluss am Stamm, erhoben. Für die untersuchten Buchen wurden zudem Baum-, Standort- und Klimaparameter bestimmt, namentlich Stammdurchmesser, Konkurrenzverhältnisse, Bodenbedingungen und langjährige klimatische Wasserbilanz (das heisst Niederschlag minus Verdunstung

des Bodens und der Vegetation). Die Erhebungen zeigten, dass von den im Jahr 2018 ausgewählten Buchen im Verlaufe von vier Jahren 4.4 Prozent abgestorben sind (Abbildung 4 a). Von den Buchen mit vorzeitigem Laubfall starben in der Region Schaffhausen rund 10 Prozent, in der Region Baselland rund 7 Prozent und in der Region Knonauseramt/Bremgarten rund 4 Prozent ab. Buchen, die ihr Laub 2018 zum normalen Zeitpunkt verloren zeigten deutlich geringere Mortalität; in Baselland waren es 2 Prozent, während in der Region Knonauseramt/Bremgarten 2021 alle überlebten. Zusätzlich zu den toten Bäumen wurden 21 Prozent der beobachteten Buchen im Laufe der Studie gefällt – meist aus Sicherheitsgründen. Im zweiten Jahr nach der Sommerdürre (2020) erreichte der Anteil toter Äste in der Krone einen Höchststand von 25 Prozent des Kronenvolumens (Abbildung 4b). Danach sank der Totanteil wieder leicht, weil neue Äste nachwuchsen. Diese Beobachtung könnte ein Anzeichen für eine – zumindest vorübergehende – Erholung sein.

Die Auswertung der verschiedenen Einflussgrössen zeigt, dass Buchen an

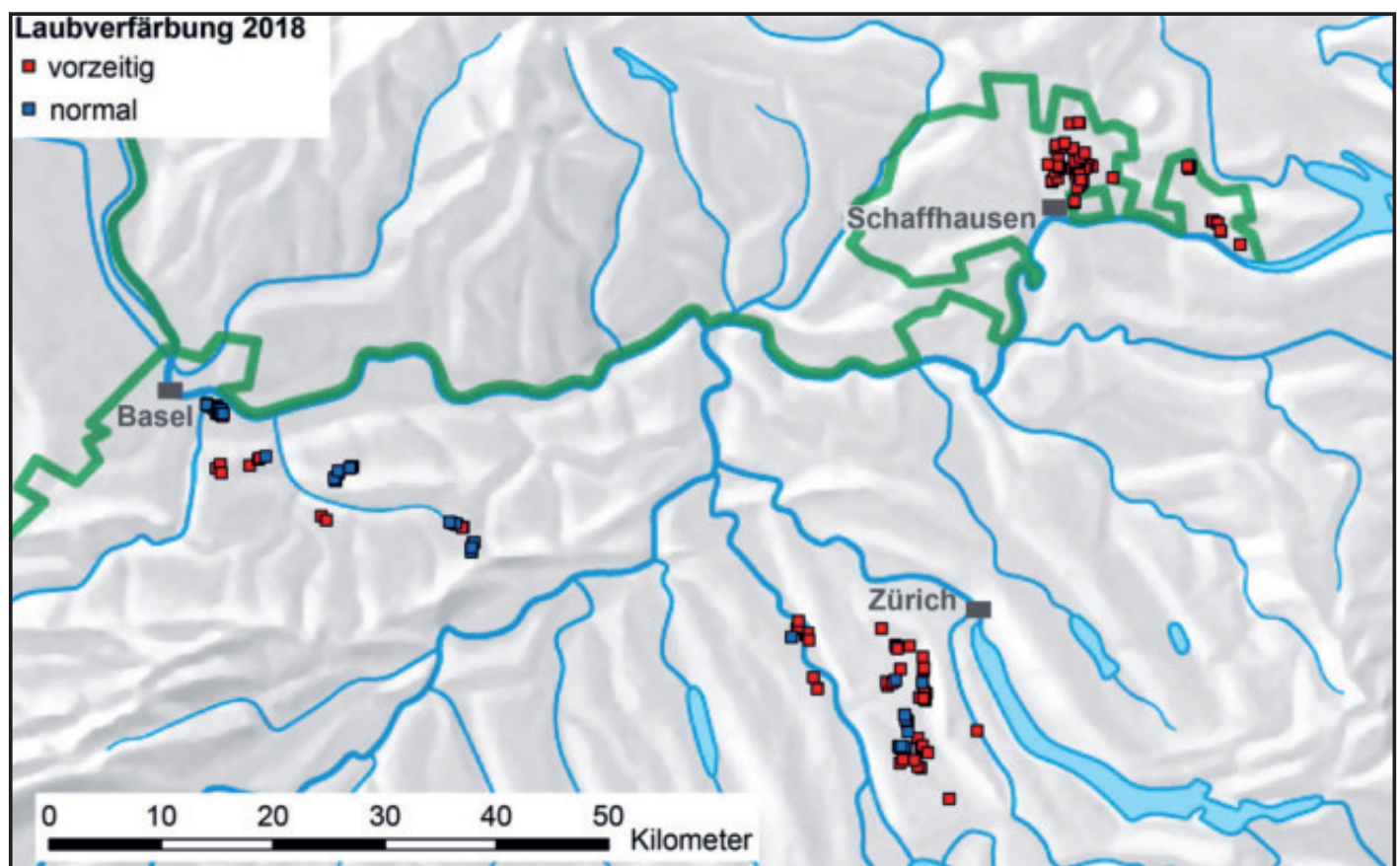


Abb. 2: Geographische Lage der untersuchten Buchen mit vorzeitiger und normaler Laubverfärbung im Sommer 2018 in den Regionen Basellandschaft, Schaffhausen sowie Knonauseramt/Bremgarten in den Kantonen Zürich und Aargau.

Karte: WSL/Swisstopo

Standorten mit einem trockeneren Klima und solche mit vorzeitigem Laubfall 2018 ausgeprägtere Kronenschäden aufwiesen. Zudem waren grössere Bäume im Mittel stärker geschädigt. Der Anteil Buchen, die Rindenläsionen mit frischem Schleimfluss aufwiesen, erreichte 2019 ein Maximum mit 22.1 Prozent betroffenen Stämmen. Im Jahr 2021 wurden an 21.5 Prozent der Buchen Bohrlöcher von Borkenkäfern gefunden. Diese beiden sekundären Schädigungen traten ebenfalls häufiger bei Bäumen mit früher Blattverfärbung oder vorzeitigem Laubfall auf und gingen oft auch mit höherer Kronenmortalität einher.

Wie sieht die Zukunft der Buche aus?

Die Untersuchungen zeigen, dass die vorzeitige Laubverfärbung im Dürresommer 2018 bei einer Mehrzahl der untersuchten Buchen ein Schwächesymptom darstellte. Der extreme Wassermangel hat vor allem an Standorten mit trockenem Klima und flachgründigen Böden einen fortschreitenden Schädigungsprozess ausgelöst, der teilweise bis zum Tod des Baums geführt hat. Oft ging die erhöhte Kronenmortalität der Buche mit Insekten- und Krankheitsbefall einher.

Zu welchem Grad dieser Sekundärbefall die Bäume zusätzlich schwächt, konnte in dieser Studie nicht geklärt werden. Die Trockenheit der vergangenen Jahre war für das Wachstum der Buchen in den Tieflagen der Schweiz extrem aussergewöhnlich: Nachdem bereits die Periode 2014 – 2018 zu den trockensten Phasen der letzten 250 Jahre gehörte, folgten auf die extreme Dürre von 2018 weitere, wenn auch nicht ganz so extreme, Dürren in den zwei Folgejahren. Dass die Buchen dadurch unter verschärftem Trockenheitsstress litten, zeigen andere Studien, die einen Rückgang von Jahrringbreiten als Reaktion auf Trockenheit beobachteten.

Die Intensität der klimatischen Trockenheit, also das mehrjährige Niederschlagsdefizit im Sommerhalbjahr, bestimmte den Grad der Schäden auf regionaler Ebene: Im Norden der Schweiz mit weniger Niederschlag waren die Schäden grösser als in der Region Knonaueramt/Bremgarten. Überlagert wurde das Niederschlagsdefizit durch lokale und kleinräumige Unterschiede bei Boden-, Baum- und Bestandeseigenschaften. Dadurch entstanden kleinräumige Schadensmuster mit stark geschädigten Buchen auf flachgründigen Böden in der Nachbarschaft von kaum geschädigten Bäumen auf tiefgründigeren Böden. Das Nachwachsen von Kronengewebe, insbesondere die Ausbildung von Klebästen, in den Jahren nach



Abb. 3: Vorzeitige Laubverfärbung bei Buchen 2018 (oben) und 2019 (unten). Foto: U. Wasem, WSL

der Dürre deutet auf eine teilweise Erholung der Buche hin. Allerdings ist vorerst noch nicht klar, ob diese nachhaltig oder nur vorübergehend ist. Letztlich könnte sich die Widerstandsfähigkeit der Buchen langfristig durch Anpassung erhöhen.

Es bleibt abzuwarten, ob die vorgeschädigten Bäume in einer erneuten Trockenheitsphase noch schadensanfälliger sind, wie dies in einer internationalen Studie zur Diskussion gestellt wurde. Da im Zuge des Klimawandels mit einem vermehrten Auftreten von Trockenperioden und Hitzewellen zu rechnen ist, muss auf den trockenen Standorten in der Nordschweiz langfristig mit einem Rückgang oder Ausfall von Buchen gerechnet werden, die sich von wiederholten Dürren nicht mehr erholen können. ■

Mitautoren

Martin M. Gossner
Yann Vitasse
Valentin Queloz
Thomas Wohlgemuth

Adresse

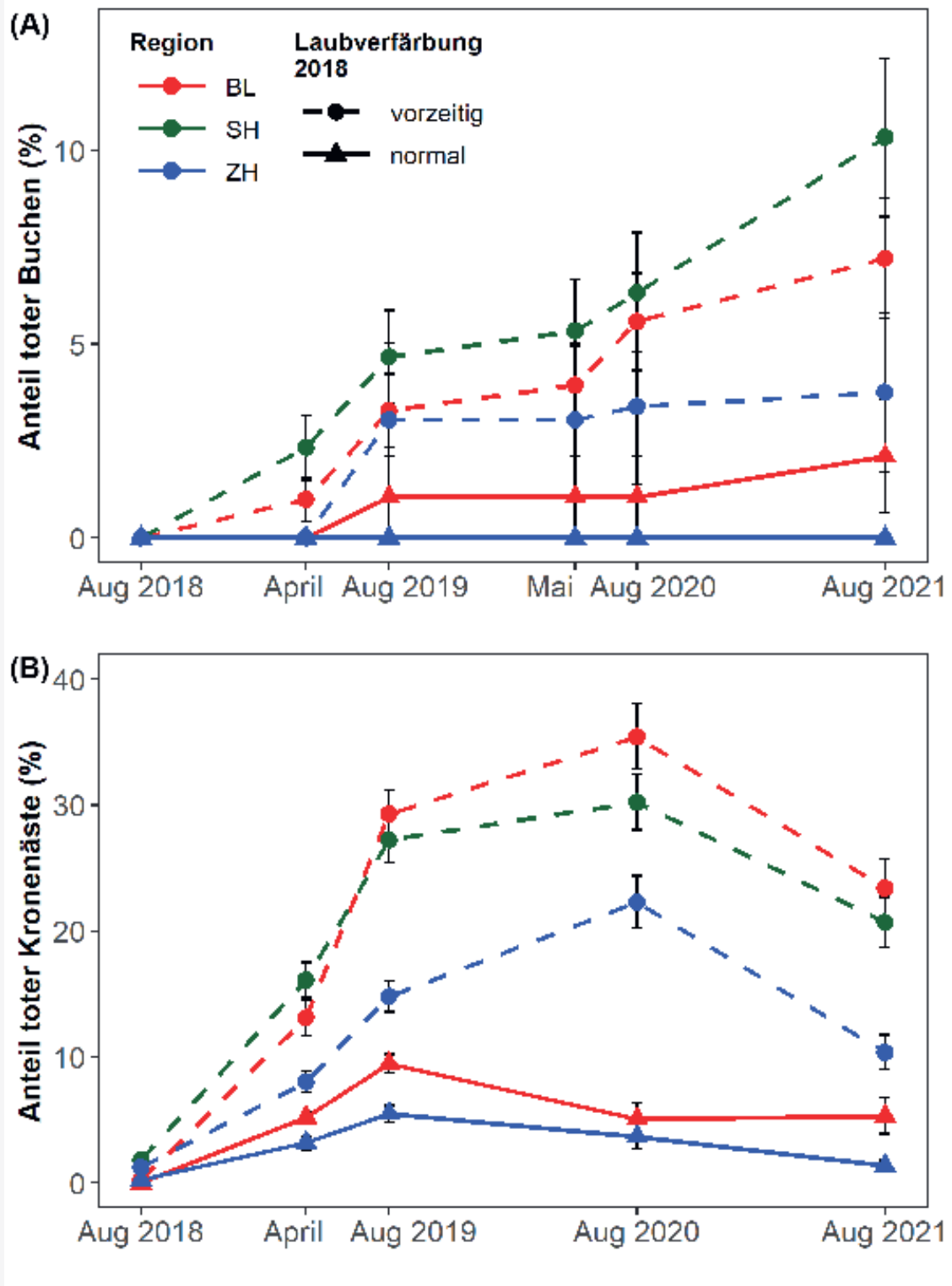
Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf

Dank

Das Autorenteam dankt der WHFF-CH für die finanzielle Unterstützung (Projekt: 2019.15).

Literaturliste

www.wsl.ch/duerre-buche/literatur



ZEITLICHE ENTWICKLUNG

Abbildung 4 a: Zeitliche Entwicklung des Anteils abgestorbener Buchen mit vorzeitig oder normaler Laubverfärbung 2018 in den drei Studienregionen Baselland [BL], Schaffhausen [SH] und Knonaueramt/Bremgarten [ZH/AG].

Abbildung 4 b: Zeitliche Entwicklung des Anteils toter Kronenäste bei den untersuchten Buchen mit vorzeitig oder normaler Laubverfärbung 2018 in den drei Studienregionen Baselland [BL], Schaffhausen [SH] und Knonaueramt/Bremgarten [ZH/AG].



Fig. 1: Vue aérienne de la forêt Hardwald près de Bâle, prise en 2019 pendant la période de végétation.

Photo: Christian Kleiber

La chute prématurée du feuillage présage un futur dépérissement

La sécheresse extrême de l'été 2018 a provoqué un brunissement et une chute précoce des feuilles du hêtre sur de vastes étendues du nord de la Suisse. Une étude du WSL a analysé l'évolution sur quatre ans de l'état des couronnes d'un millier d'arbres touchés.

Esther R. Frei* | Dans de vastes parties de la Suisse, 2018 a été, d'avril à août, l'année la plus sèche depuis le début des mesures au milieu du XIX^e siècle. Une situation comparable ne s'est vue qu'en 1947 et 2003. Durant cette période, les régions orientales du nord des Alpes n'ont vu tomber que la moitié des précipitations par rapport à la moyenne pluriannuelle. La sécheresse a été moins prononcée dans l'ouest et le sud. La période de sécheresse s'est accompagnée de températures élevées: dans toute l'Europe,

il a fait d'avril à juillet environ 1,5° C plus chaud qu'en 2016, qui était jusqu'alors l'année la plus chaude sur cent ans. En Suisse aussi, la période estivale a été la plus chaude depuis le début des mesures il y a environ 150 ans. Les températures ont même dépassé de 0,2° C celles de la canicule de 2003 (MeteoSuisse 2018).

Conséquences pour les hêtraies

Pendant l'été 2018, particulièrement chaud et sec, un changement de couleur prématuré des feuilles a été observé en Europe centrale sur plusieurs espèces de feuillus comme le hêtre, le bouleau, le chêne et l'érable (fig. 3).

Dès la mi-juillet, le feuillage a commencé à changer de couleur, notamment chez le hêtre (*Fagus sylvatica*), considéré jusqu'alors comme assez résistant à la sécheresse, et certains arbres ont perdu leurs feuilles prématurément. En Suisse, ce sont surtout les zones de basse altitude du centre et de l'est de l'arc jurassien, du nord du canton de Zurich, du canton de Schaffhouse et de la région entre la Linth et la Seez qui ont été fortement touchées.

Face au phénomène de chute précoce des feuilles sur de vastes étendues, la question s'est posée de savoir si les hêtres concernés allaient repousser sans dommage l'année

* Esther R. Frei, collaboratrice des unités Dynamique forestière et Environnement alpin et dangers naturels du WSL.

suivante ou si cette chute prématurée des feuilles était un signe précurseur d'un lent dépérissement à venir. Deux hypothèses sont envisageables:

- a) avec la perte précoce des feuilles, les hêtres se protègent d'une transpiration excessive, ce qui leur permet de surmonter la sécheresse sans trop de dommages;
- b) la chute précoce des feuilles est un symptôme de faiblesse consécutif à une interruption partielle ou totale de l'apport d'eau dans les branches et les rameaux (embolie du système vasculaire) et qui entraînerait par la suite des dépérissements plus importants, touchant d'abord le houppier, puis l'arbre entier.

Suivi pluriannuel d'environ 1000 hêtres

Pour évaluer laquelle de ces hypothèses est la plus vraisemblable, une équipe du WSL a commencé dès 2018 à observer un millier de hêtres dans le nord de la Suisse. Pendant quatre ans – de 2018 à 2021 –, le développement et l'état de santé de ces arbres ont été suivis en détail. Des hêtres adultes ont été sélectionnés dans trois régions, toutes situées entre 270 et 820 m d'altitude (fig. 2): à Bâle-Campagne (y compris dans le Hard-

wald, fortement touché); dans le canton de Schaffhouse; dans le Knonaueramt (ZH) et à Bremgarten (AG).

A la fin de l'été 2018, 824 hêtres vivants présentant un changement de couleur prématuré et parfois une chute précoce des feuilles ont été sélectionnés. A titre de témoins, 139 hêtres situés à proximité mais qui ont perdu normalement leurs feuilles à l'automne ont été sélectionnés.

La sécheresse a constitué un événement très exceptionnel pour la croissance des hêtres.

La vitalité de l'ensemble des arbres a été évaluée à plusieurs reprises au regard de leur défoliation et de la proportion de branches mortes dans leurs houppiers. Les dégâts secondaires ont été recensés de même, notamment les infestations par des scolytes et les suintements de sève fraîche sur les troncs. Les paramètres individuels des hêtres étudiés, ceux relatifs aux stations et au climat, ont été relevés, à l'exemple du

diamètre du tronc, du contexte de concurrence, des caractéristiques pédologiques, du bilan hydrique climatique à long terme (soit les précipitations moins l'évaporation du sol et l'évapotranspiration par la végétation).

Domages importants aux couronnes

Les relevés ont révélé que 4,4% des hêtres sélectionnés en 2018 ont dépéri en l'espace de quatre ans (fig. 4a). Parmi ceux qui ont présenté une perte de feuillage prématurée, environ 10% sont morts dans la région de Schaffhouse, environ 7% dans la région de Bâle-Campagne et environ 4% dans la région Knonaueramt-Bremgarten.

La mortalité a été bien plus faible parmi les sujets qui ont perdu normalement leurs feuilles en automne 2018: à Bâle-Campagne, elle est de 2%, tandis que dans la région Knonaueramt-Bremgarten, tous les sujets ont survécu en 2021. Parallèlement aux arbres morts, 21% des hêtres observés ont été abattus au cours de l'étude, le plus souvent pour des raisons de sécurité. En 2020, soit la deuxième année après la sécheresse estivale, la proportion de branches mortes a atteint un pic de 25% du volume du houppier (fig. 4b). Ensuite, la

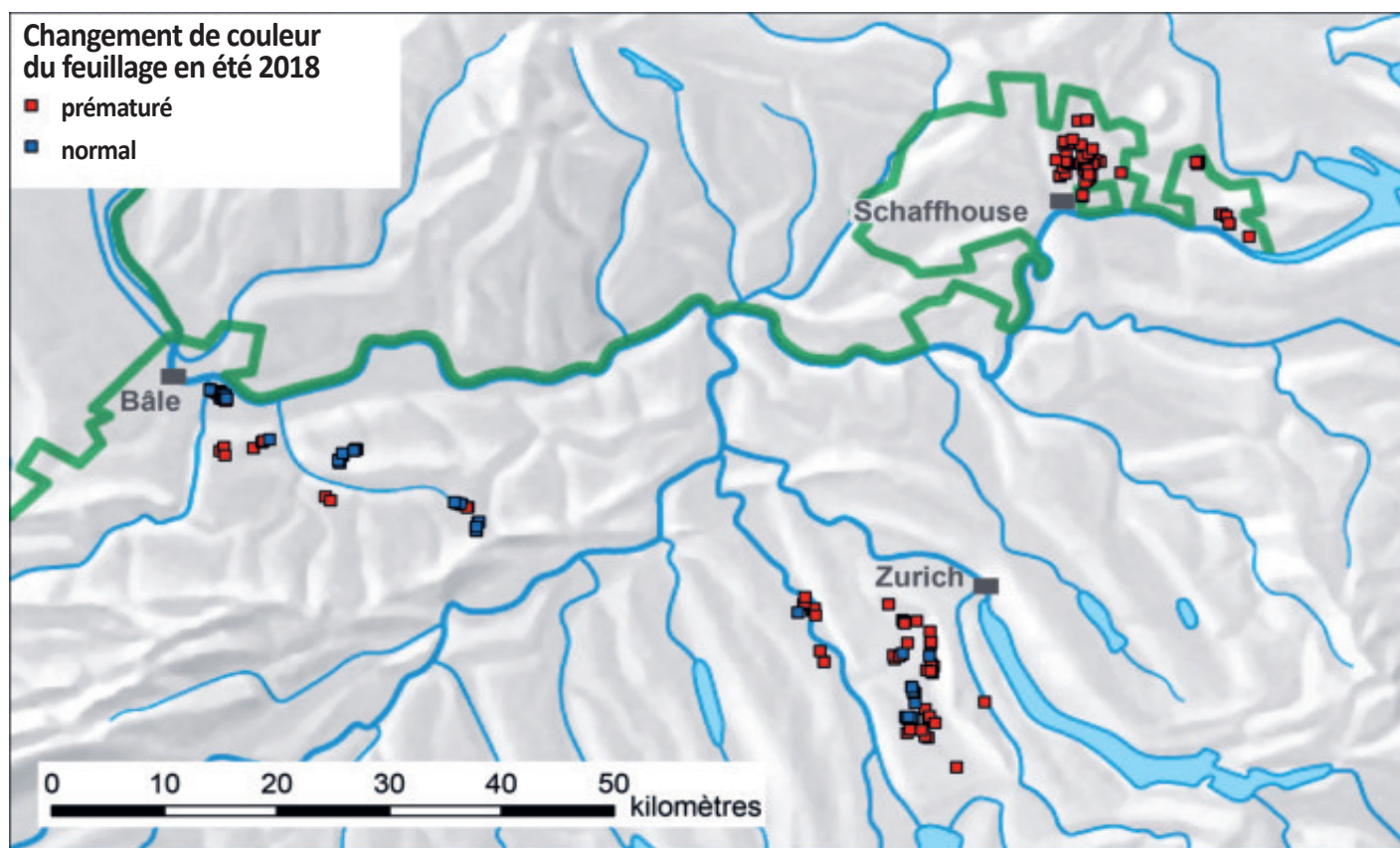


Fig. 2: Localisation des hêtres étudiés présentant une coloration prématurée ou normale du feuillage au cours de l'été 2018 dans les régions de Bâle-Campagne, Schaffhouse et Knonaueramt-Bremgarten (ZH-AG).

Carte de base: swisstopo; graphique: WSL

proportion de branches mortes a de nouveau légèrement diminué, de nouvelles branches ayant repoussé. Cette observation pourrait être le signe d'une reprise de croissance, au moins temporaire.

L'analyse des différents facteurs d'influence montre que les hêtres des stations à climat sec et ceux dont les feuilles sont tombées prématurément en 2018 ont subi des dommages plus prononcés du houppier. En outre, les grands arbres étaient davantage endommagés. La proportion de sujets présentant des lésions de l'écorce avec suintement a atteint un pic en 2019, avec 22,1% de troncs touchés. En 2021, des trous de forage de scolytes ont été détectés sur 21,5% des hêtres. Ces deux dommages secondaires ont été plus fréquents sur les arbres présentant un changement de coloration ou une chute précoce des feuilles, et se sont souvent accompagnés d'une mortalité plus élevée au niveau du houppier.

Perspectives d'avenir pour le hêtre

Les analyses montrent que le changement de couleur prématuré du feuillage pendant la sécheresse de l'été 2018 était un symptôme d'affaiblissement pour une majorité des hêtres étudiés. Le déficit hydrique extrême a déclenché, surtout dans les sites au climat sec et aux sols peu profonds, un processus de dégradation qui a parfois conduit à la mort de l'arbre. La mortalité accrue du houppier était souvent accompagnée d'une infestation d'insectes et de pathogènes.

Cette étude n'a pas permis de déterminer dans quelle mesure ces attaques secondaires affaiblissent davantage les arbres. La sécheresse de ces dernières années a été exceptionnelle et a largement affecté la croissance des hêtres dans les régions de basse altitude de Suisse. Alors que la période 2014-2018 comptait déjà parmi les plus sèches des 250 dernières années, l'extrême sécheresse de 2018 a été suivie par d'autres, certes moins intenses, les deux années suivantes. Le fait que les hêtres aient souffert d'un stress hydrique aggravé est démontré par d'autres études qui mettent en évidence une réduction de la largeur des cernes.

L'intensité de la sécheresse climatique, soit le déficit pluriannuel de précipitations estivales, a déterminé le degré des dégâts à l'échelon régional: dans le nord de la Suisse, où les précipitations sont plus faibles, les dégâts ont été plus importants que dans la région Knonauert-Bremgarten. Le déficit pluviométrique s'entremêle de différences locales en lien avec les sols, les arbres et les peuplements. Il en résulte des schémas de dégâts locaux, avec des hêtres fortement en-



Fig. 3: Changement de couleur ou chute prématurée du feuillage de hêtres en août 2018 (en haut) et en août 2019 (en bas).

Photos: Ueli Wasem, WSL

dommagés sur des sols superficiels voisinant avec des sujets presque intacts sur des sols profonds. Les repousses dans la couronne, notamment épécormiques, dans les années suivant la sécheresse, indiquent un rétablissement partiel du hêtre. Durable ou passager? La question reste à clarifier.

Finalement, la résistance des hêtres pourrait augmenter par acclimatation au fil du temps. Reste à voir si la fragilité des arbres déjà endommagés ira s'aggravant à la prochaine sécheresse, sujet qu'aborde une étude internationale. Les périodes sèches et chaudes étant appelées à augmenter en fréquence et en intensité dans la foulée du réchauffement climatique, il faut s'attendre à ce qu'à long terme, ne parvenant pas à se remettre de sécheresses récurrentes, les hêtres des zones sèches du nord de la Suisse déclinent ou disparaissent. ■

Coauteurs de l'article:

Martin M. Gossner

Valentin Queloz

Yann Vitasse

Thomas Wohlgemuth

Adresse

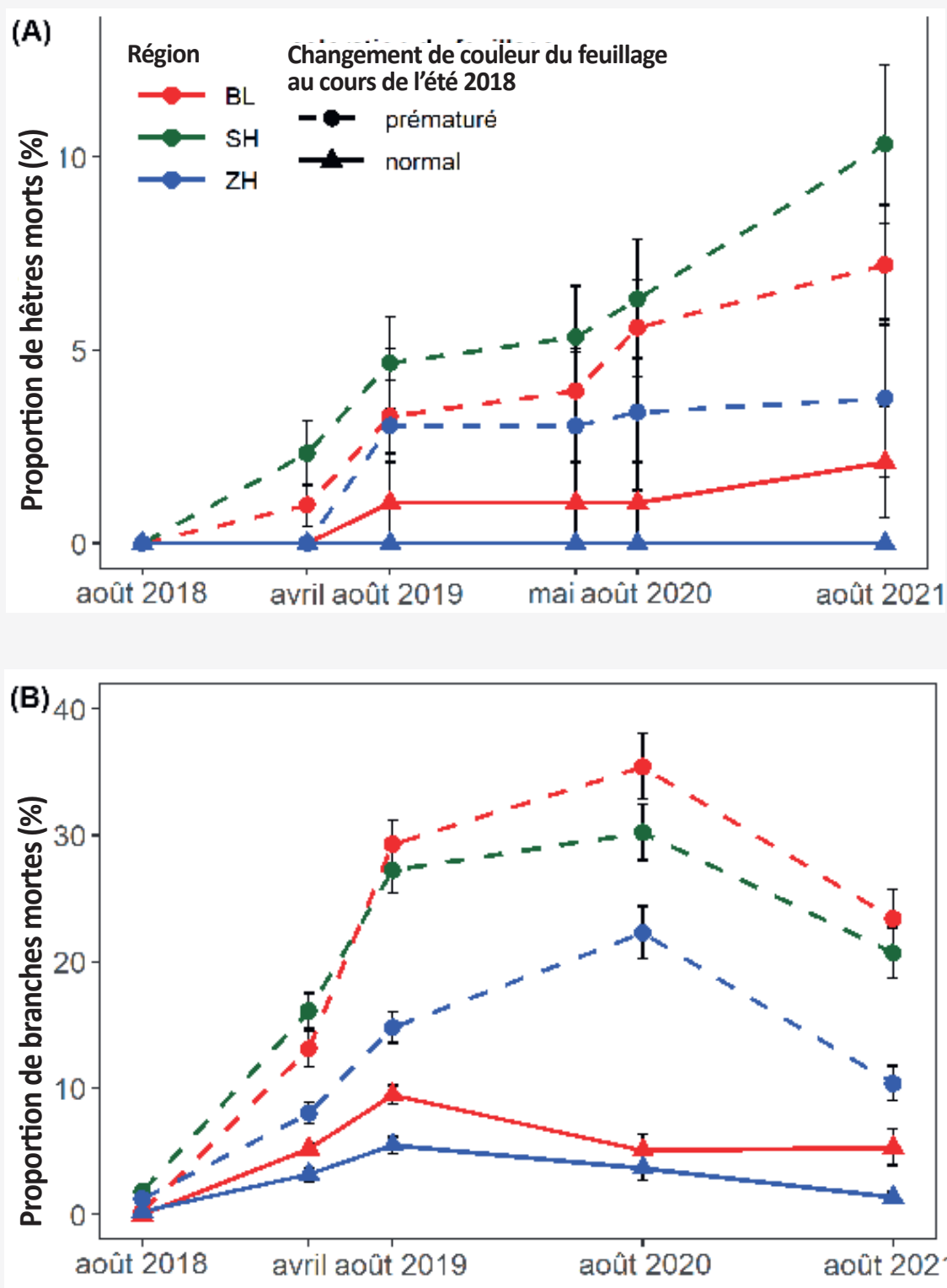
Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage [WSL], Birmensdorf [ZH]

Remerciement

Les auteurs remercient le FOBO-CH pour son soutien financier [projet: 2019.15].

Bibliographie

www.wsl.ch/duerre-buche/literatur



ÉVOLUTION CHRONOLOGIQUE

Fig. 4a, en haut: Evolution de la proportion d'arbres pérus parmi les hêtres présentant un changement de couleur prématuré [cercles] ou normal [triangles] du feuillage en 2018 dans les trois régions Bâle-Campagne [BL], Schaffhouse [SH] et Knonauamt-Bremgarten [ZH].

Fig. 4b, en bas: Evolution de la proportion de branches mortes du houppier des hêtres présentant un changement de couleur prématuré [cercles] ou normal [triangles] du feuillage en 2018 dans les trois régions Bâle-Campagne [BL], Schaffhouse [SH] et Knonauamt-Bremgarten [ZH].

Buchensterben hängt von Boden und Baumgrösse ab

Im Rahmen der fortschreitenden Klimaerwärmung verdunsten Pflanzen im Sommer immer mehr Wasser, das sie aus dem Boden saugen. Während extremer Dürreperioden nimmt das pflanzenverfügbare Wasser im Boden stark ab, und je nach Bodenwasserverfügbarkeit können Welkeprozesse einsetzen.



Für die Jahrringanalyse entnehmen zwei Forschende einen Bohrkern aus einer Buche.

Foto: Ueli Wasem, WSL

Die aussergewöhnliche Trocken- und Hitzeperiode im Sommer 2018 in Mitteleuropa war in der Ajoie (JU) besonders ausgeprägt. Sie führte bereits Ende Juli zu verfrühter Blattwelke bei Buchen, die an und für sich als relativ trockenheitsresistent gelten. In den Tieflagen der Schweiz verloren viele Buchen nicht nur ihr Laub schon früh – sondern noch im selben oder darauffolgenden Jahr starben ganze Äste ab oder brachen aus den Kronen. Einzelne Bäume starben gar vollständig ab. Bezüglich der Kronenschäden gab es aber grosse Unterschiede zwischen benachbarten Beständen.

Unsere Studie in der Ajoie hatte zum Ziel, Faktoren zu finden, die das Ausmass dieser Kronenschäden zwischen benachbarten Beständen und zwischen einzelnen Bäumen innerhalb von Beständen erklären. Dafür untersuchten wir neun mehr als 100 Jahre alte Buchenbestände in der Region Boncourt-Coeuve-Lugnez mit unterschiedlich ausgeprägten Kronenschäden. Die Kronenmortalität wurde anhand des

Prozentsatzes toter Äste und der Kronenverlichtung abgeschätzt. Mittels Bodenprofilen bestimmten wir in allen neun Beständen die Speicherkapazität des verfügbaren Bodenwassers. In jedem Bestand wurden aus je 21 Bäumen Bohrkern entnommen, um den Einfluss von Klimaschwankungen auf die Jahrringbreiten zu untersuchen.

Es zeigte sich, dass Kronenschäden stark von der generellen Bodenwasserverfügbarkeit abhängen: In Beständen auf sehr flachgründigen oder steinigten Böden standen mehr Bäume mit deutlich stärkeren Kronenschäden im Vergleich zu Beständen auf tiefen Böden. Der jährliche Zuwachs aller untersuchten Bestände war sehr stark von der Wasserbilanz eines Jahres (zum Beispiel August 2017 bis Juli 2018) abhängig. Ein breiter Jahrring entsteht dann, wenn während dieser Zeit viel Regen fällt. Bei Buchen auf flachgründigen Böden, die für ihr Wachstum auf kurzfristig verfügbares Regenwasser angewiesen sind, variierten die Jahrringe stärker als bei Bäumen auf tiefen Böden, denn an solchen

Standorten kann mehr Regenwasser länger im Boden gespeichert werden. Innerhalb der Bestände waren kleinere und langsamere wachsende Bäume tendenziell stärker geschädigt. Unsere Ergebnisse zeigen also, dass Bäume, die vor dem Extremsommer 2018 schon in einer schwächeren sozialen Stellung wuchsen, deutlich schlechter mit der extremen Trockenheit und Hitze zurechtkamen als dominante und daher vitalere Bäume, und dass Buchenbestände auf tiefen Böden genügend Wasserreserven hatten, um gut durch diese Trocken- und Hitzeperiode zu kommen.

In einer Zukunft mit noch mehr Hitzewellen wird die Buche auf Trockenstandorten somit verstärkt Probleme bekommen, und selbst an heute gut mit Wasser versorgten Standorten könnte es für die Buche schwierig werden.

Autorinnen und Autoren: Stefan Klesse, Katrin Meusburger, Thomas Wohlgemuth, Esther Frei, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)

La mortalité du hêtre dépend de sa taille et du sol

L'été, confrontées au réchauffement climatique, les plantes évaporent de plus en plus d'eau qu'elles aspirent du sol. Lors de sécheresses extrêmes, l'eau disponible dans le sol pour les plantes diminue fortement, ce qui peut enclencher des processus de flétrissement.



Deux chercheurs prélèvent une carotte sur un hêtre pour analyser les anneaux annuels de croissance.

Photo: Ueli Wasem, WSL

L'extraordinaire période sèche et chaude de l'été 2018 en Europe centrale a été particulièrement prononcée en Ajoie. Déjà à la fin juillet, elle a entraîné un flétrissement des feuilles chez les hêtres, pourtant considérés comme relativement résistants à la sécheresse. En Suisse, dans les régions de basse altitude, de nombreux hêtres ont perdu leur feuillage prématurément. Pire encore, cette même année ou l'année suivante, des branches entières sont mortes ou se sont cassées dans les couronnes. Certains arbres ont même péri. Concernant les dégâts dans ces houppiers, d'importantes différences ont été constatées entre peuplements voisins.

Notre étude, conduite en Ajoie, visait à trouver des facteurs qui expliquent l'étendue des dégâts aux houppiers dans des peuplements voisins et entre individus à l'intérieur des peuplements. A cette fin, nous avons examiné neuf peuplements de hêtres de plus de 100 ans, dans la région de Boncourt-Coeuve-Lugnez, présentant divers degrés de dégâts aux houppiers. La mortalité de ces derniers a été évaluée sur la base du pourcentage de branches mortes

et du degré de défoliation. Dans les neuf peuplements, des profils de sol ont servi à déterminer leur capacité de stockage d'eau disponible pour les plantes. Dans chaque peuplement, 21 arbres ont été carottés pour étudier l'influence des fluctuations climatiques sur la largeur de leurs anneaux de croissance annuels.

Il résulte de nos observations que les atteintes aux couronnes dépendent étroitement de la quantité globale d'eau dans le sol. Dans les peuplements sur sols très superficiels ou caillouteux, le nombre d'arbres avec des houppiers fortement endommagés est bien plus élevé qu'au sein des peuplements établis sur des sols profonds. Pour tous les peuplements considérés, l'accroissement annuel dépend fortement du bilan hydrique de l'année en question (par exemple d'août 2017 à juillet 2018).

Les anneaux de croissance larges se forment durant les périodes avec d'abondantes précipitations. Dans les hêtres poussant sur des sols peu profonds, qui dépendent des précipitations à court terme pour leur développement, la largeur des cernes est

plus hétérogène que dans les arbres établis sur sols profonds. A ces endroits, l'eau de pluie peut être stockée plus longtemps dans le sol. A l'intérieur des peuplements, les arbres plus petits et à croissance plus lente ont tendance à être davantage endommagés. Nos résultats montrent donc que les arbres qui poussaient dans une position sociale plus faible avant l'été 2018 ont eu plus de difficultés à faire face à la sécheresse et à la chaleur excessive que les sujets dominants, présentant une vitalité élevée. Les peuplements de hêtres sur sols profonds avaient assez de réserves d'eau pour bien traverser cette période sèche et chaude.

Dans un avenir marqué par une augmentation des vagues de chaleur, le hêtre aura de plus en plus de problèmes sur les sites secs; même dans les endroits bien alimentés en eau aujourd'hui, sa situation pourrait devenir difficile.

Auteurs et auteurs: Stefan Klesse, Katrin Meusburger, Thomas Wohlgemuth, Esther Frei, Institut fédéral de recherche sur la forêt, la neige et le paysage (WSL).