

## Eiche unter Trockenstress in Europa – Zuwachsreaktionen in Mischung und Reinbestand

Mathias Steckel

**Zusammenfassung** Die Mischung von Baumarten kann als wichtige Anpassungsstrategie an den Klimawandel in Europa angesehen werden. Die Komplementarität von Baumarten entscheidet über die Vorteilhaftigkeit einer bestimmten Baumartenmischung und kann im besten Fall zu einer verringerten Anfälligkeit gegenüber Trockenstress führen. Bislang zeigten sich solche Mischungseffekte jedoch als besonders kontextabhängig und nur wenige Baumartenmischungen wurden detailliert untersucht. Die hier präsentierten ausgewählten Ergebnisse basieren auf Untersuchungen zu Mischbeständen aus Eiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) und Kiefer (*Pinus sylvestris* L.), welche im Kontext des Klimawandels für die Sicherung einer multifunktionalen Forstwirtschaft zusehends an Bedeutung gewinnen. Basierend auf Bohrkernproben, welche entlang eines umfassenden ökologischen Gradienten durch Europa gewonnen wurden, konnten Trockenstressreaktionen der Eiche in Rein- und Mischbeständen verglichen werden. Eichen wiesen in Mischung mit Kiefer eine höhere Resistenz und Resilienz als in Reinbeständen auf. Die durchschnittliche Resistenz der Eiche in Rein- und Mischbeständen nahm mit zunehmender Wasserversorgung des Standortes zu. Förderliche Mischungseffekte bezüglich Resistenz und Resilienz der Eiche nahmen ebenfalls mit der Wasserversorgung zu.

**Schlüsselwörter** Komplementarität, Mischungseffekt, ökologischer Gradient, Resilienz, Trockenstress

**Abstract** Tree species mixing has become increasingly popular as an adaptation measure in European forest management. Complementarity effects between tree species may result in reduced tree drought susceptibility. However, such mixing effects have proven to be highly context-dependant and only a limited number of species combinations have been studied in detail. Selected results described here are based on the analysis of mixed stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), which are likely to become increasingly important for balancing wood production and other ecosystem services under climate change. Based on increment cores, sampled along a comprehensive ecological gradient through Europe, tree drought responses of oak in mixtures and monocultures were compared. Mixing increased the resistance and resilience of oak. Resistance of oak on average increased with site water supply. Positive mixing effects in terms of resistance and resilience of oak also increased with site water supply.

**Keywords** complementarity, mixing effect, ecological gradient, resilience, drought stress

## 1 Einleitung

Der Klimawandel stellt die heutige Forstwirtschaft vor große Herausforderungen. So fordern steigende Temperaturen und veränderte Niederschlagsmuster (Della-Marta et al., 2007), gefolgt von immer häufiger auftretenden sowie intensiveren Dürreereignissen (IPCC, 2014), neue Maßnahmen zur Anpassung der Wälder an den Klimawandel. Dürreereignisse stellen eine besonders große Herausforderung dar, da sie eine Vielzahl an Reaktionen, von der Molekular-, über Organ- und Individual- bis hin zur Populationsebene, hervorrufen und so die Dynamik von Waldökosystemen nachhaltig beeinflussen können (Floret et al., 1990; Chaves et al., 2003; Bréda et al., 2006; Rennenberg et al., 2006; Hamanishi and Campbell, 2011). Dürre entsteht unter Bedingungen mit vermindertem Niederschlag und/oder erhöhter Evaporation in Kombination mit verringerter Bodenwasserverfügbarkeit (Wilhite, 1993). Solch akuter Wassermangel kann zu Zuwachseinbußen (Chaves et al., 2003; Leuzinger et al., 2005; Hartmann, 2011), einer größeren Anfälligkeit gegenüber biotischen und abiotischen Schadorganismen (Allen et al., 2010; Griess and Knoke, 2011; Schlesinger et al., 2016) sowie Absterbeprozessen führen (McDowell et al., 2008). Global verdeutlicht das große Ausmaß an trocken- und hitzebedingter Mortalität bereits die besondere Anfälligkeit von Waldökosystemen im Klimawandel (Allen et al., 2010). In diesem Kontext wird die Mischung von Baumarten gemeinhin als effektive Anpassungsstrategie zur Stabilisierung von Waldökosystemen angesehen (Kelty, 1992; Lüpke et al., 2004; Knoke et al., 2008). Folglich erscheint die häufig angestrebte Überführung traditioneller Nadelmonokulturen in strukturreiche Nadel-Laubmischwälder besonders zielführend. Diese Einschätzung wird durch empirische Untersuchungen untermauert, die der Mischung von Baumarten eine Verbesserung der Ressourcennutzung attestiert, welche sich in Form einer verminderten Klimasensitivität (Thurm et al., 2016) sowie Stabilisierung (Pretzsch, 2005; del Río et al., 2017) und Steigerung (Zhang et al., 2012; Pretzsch, 2017) der Bestandsproduktivität äußern kann.

Trotz eines großen wissenschaftlichen Interesses und eines klaren Trends zur großflächigen Implementierung der Mischwaldbewirtschaftung in Europa (Klimo, 2000; Zerbe, 2002; Kint et al., 2006; Knoke et al., 2008), wird über die Wirkung der Baumartendiversität auf die Trockenstressreaktion von Bäumen und Beständen weiterhin angeregt diskutiert. So stellt Grossiord (2018) in einem umfassenden Review fest, dass sowohl positive, negative als auch neutrale Mischungseffekte möglich sind und die Wirkung von der Baumart und dem untersuchten Ökosystem abhängt. Die Widersprüchlichkeit bisheriger Studien kann durch die häufig nur sehr begrenzte geografische Ausdehnung der Untersuchungsgebiete und die limitierte Anzahl bereits untersuchter Arten zurückgeführt werden. Der Mangel an verallgemeinerbaren Ergebnissen erschwert die Entwicklung waldbaulicher Richtlinien für die Bewirtschaftung von Baumartenmischungen und unterstreicht die Notwendigkeit großangelegter Studien für unterschiedliche Artenkombinationen entlang unterschiedlicher Standortbedingungen.

Die hier präsentierten Ergebnisse basieren auf einer Studie über das Trockenstressverhalten von Eiche (*Quercus spp.*) und Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) in Mischung und Reinbestand. Stieleiche (*Q. robur* L.) und Traubeneiche (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.) wurden dabei zusammen betrachtet, um taxonomische Fallstricke zu umgehen, die aufgrund einer möglichen Hybridisierung entstehen könnten (Aas, 1991; Roloff et al., 2008). Kiefer und Eiche gehören in Europa zu den wichtigsten Wirtschaftsbaumarten und werden für eine Vielzahl von Verwendungen eingesetzt (Eaton et al., 2016; Houston Durrant et al., 2016). Im Zuge der andauernden Bemühungen zur Überführung von Monokulturen in strukturreiche Mischbestände wurde die Eiche oft in ehemalige von Kiefern dominierte Reinbestände eingebracht, insbesondere auf trockenen Standorten in Tieflagen (Zerbe, 2002; Schröder et al., 2007; Noack, 2011). Eichen-

Kiefern-Mischungen dürften im Rahmen einer adaptiven Forstwirtschaft künftig an Bedeutung gewinnen, nicht zuletzt durch die vergleichsweise hohe Trockentoleranz beider Arten im Vergleich mit anderen wirtschaftlich bedeutsamen europäischen Baumarten wie Fichte (*Picea abies* (L.) H. Karst.) und Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) (Spellmann et al., 2011; Zang et al., 2011; Albert et al., 2015). Es gibt ebenfalls Hinweise dafür, dass diese Baumartenmischung in der Vergangenheit weitaus häufiger war, insbesondere unter wärmeren Wuchsbedingungen (Björse and Bradshaw, 1998). Gerade die Eiche zeigt eine vergleichsweise hohe Trockentoleranz aufgrund ihrer tiefgreifende Pfahlwurzeln, welche die Wasserversorgung unter Trockenheit sicherstellt (Praciak et al., 2013) und sich für beigemischte Arten als förderlich erweisen kann, da tiefere Bodenschichten erschlossen werden und die Basen- und Wasserverfügbarkeit verbessert werden kann (Pretzsch et al., 2013). Trotz des großen Potenzials von Eichen-Kiefern-Mischungen für die europäische Forstwirtschaft im Klimawandel, gibt es nur eine sehr begrenzte Auswahl lokal begrenzter Studien zum Zuwachsverhalten unter Trockenstress (Merlin et al., 2015; Toigo et al., 2015; Bello et al., 2019b; Nothdurft and Engel, 2019). Diese Studien zeichnen ein sehr uneinheitliches Bild (positive, negative und neutrale Mischungseffekte).

Die hier aufgeführten Ergebnisse sind eine Zusammenfassung der wesentlichen Erkenntnisse zur Trockenstressreaktion der Eiche aus einer im Frühjahr 2020 veröffentlichten englischsprachigen Publikation in der Zeitschrift *Forest Ecology and Management* (Steckel et al., 2020). Ziel der Untersuchung war es, die Trockenstressreaktion zweier fundamentaler europäischer Baumarten in Mischung und Reinbestand entlang eines weiten ökologischen Gradienten durch Europa zu vergleichen. So soll ein möglichst robustes und allgemeingültiges Verständnis der Reaktionsmuster entstehen, das eine zielführende Übertragung in die forstliche Praxis ermöglicht.

Im Folgenden werden zwei Fragestellungen behandelt:

- i) Welchen Effekt hat die einzelbaumweise Mischung mit Kiefer auf die Trockenstressreaktion der Eiche?
- ii) Welchen Einfluss haben Baumdimension und Standortbedingungen auf einen möglichen Mischungseffekt?

## **2 Material und Methoden**

Die Untersuchung fußt auf 33 temporären Versuchsflächen, sogenannten Triplets, in Beständen aus Eiche und Kiefer, die einen umfangreichen klimatischen Gradienten durch Europa abdecken (Abb. 1). Jedes Triplet besteht aus drei rechteckigen Teilflächen, die je einen Eichen-Kiefern-Mischbestand und zwei korrespondierende Reinbestände beider Arten umfassen. Es wurden nur gleichaltrige, einschichtige und vollbestockte Bestände für die Untersuchung ausgewählt. In den erfassten Mischbeständen liegt eine einzelbaumweise Mischung beider Baumarten vor und die Mischungsanteile sind im Mittel als ausgeglichen zu betrachten. Bei der Auswahl der Unterflächen eines jeden Triplets wurde eine maximale Gleichheit bezüglich Bestandesalter, Standortbedingungen, Behandlungsgeschichte und genetischem Material angestrebt.

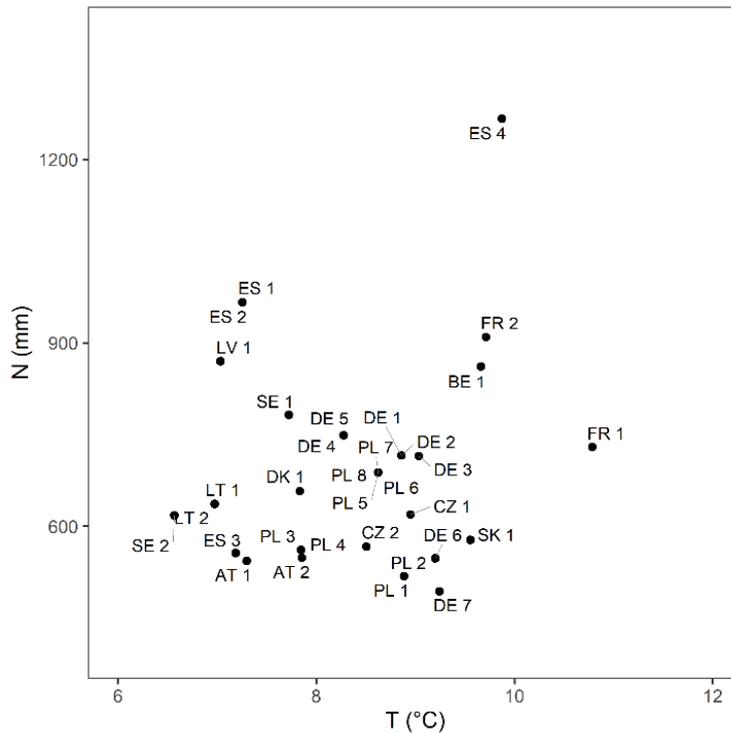


Abbildung 1: Positionierung der 33 untersuchten Eichen-Kiefern-Triplets innerhalb des abgedeckten klimatischen Gradienten. T: durchschnittliche Jahresmitteltemperatur (°C). N: durchschnittlicher Jahresniederschlag (mm). Bezugsperiode für Klimadaten: 1976 – 2015 (40 Jahre). Nach Steckel et al. (2020).

Figure 1: Location of the 33 sampled oak-Scots pine triplets within the climatic gradient covered. T: mean annual temperature (°C). N: mean annual precipitation total (mm). Reference period for climate data: 1976 – 2015 (40 years). After Steckel et al. (2020).

Das Untersuchungsgebiet deckt einen Großteil des gemeinsamen natürlichen Verbreitungsgebietes von Eiche und Kiefer in Europa ab (Abb. 2). Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Standortbedingungen der beprobten Triplets. Standortliche Produktivitätsunterschiede lassen sich aus dem Site Index (*SI*) ableiten, welcher der Höhe des Grundflächenmittelstammes ( $h_g$ , m) im Alter 100 entspricht. Der *SI* liegt in den untersuchten Eichenreinbeständen bei 14,8 bis 36,0 m (Mittelwert = 25,8 m) und in den korrespondierenden Kiefernreinbeständen bei 17,5 bis 36,9 m (Mittelwert = 28,1). Die durchschnittliche Jahresmitteltemperatur schwankt zwischen 6,6 und 10,8 °C (Mittelwert = 8,4 °C) und der durchschnittliche Jahresniederschlag zwischen 493 und 1267 mm (Mittelwert = 694 mm).

Die Feldaufnahmen erfolgten im Herbst 2017. Hierbei wurden mittels eines standardisierten Aufnahmeprotokolls typische ertragskundliche Parameter wie Brusthöhendurchmesser (*bhd*, m) und Höhe (*h*, m) an allen lebenden Bäumen erfasst. Je Unterfläche wurden zudem 20 dominante Bäume je Art mittels Zuwachsbohrung beprobt (insgesamt mindestens 80 Bäume je Triplet). Es wurden dabei jeweils zwei Bohrkerne aus nördlicher und östlicher Richtung gewonnen. Zusätzlich wurden bis zu 10 weitere Bäume in derselben Weise beprobt, um den Rest der Durchmesserverteilung abzudecken. Jahringbreiten wurden mittels standardisierter dendrochronologischer Verfahren bestimmt (Speer, 2010). Die Synchronisation einzelner Jahrringserien erfolgte visuell anhand baumartenspezifischer Weiserjahre (Schweingruber et al., 1990). Bestandescharakteristika wurden, basierend auf der Vollaufnahme der Tripletflächen, nach der DESER-Norm 1993 (Johann, 1993), unter Zuhilfenahme der von Biber (2013) beschriebenen Auswertungsroutinen, ermittelt (Tab. 2).



Abbildung 2: Position der 33 untersuchten Eichen-Kiefern-Triplets (schwarze Dreiecke) über dem gemeinsamen natürlichen Verbreitungsgebiet. Nachdruck aus Steckel et al. (2020).

Figure 2: Location of the 33 sampled oak-Scots pine triplets (black triangles) across the common natural distribution. Reprint from Steckel et al. (2020).

Für die Quantifizierung der Zuwachsreaktionen unter Trockenstress fand der Grundflächenzuwachs des Einzelbaumes Verwendung ( $gz$ ,  $\text{cm}^2 \text{ Jahr}^{-1}$ ). Dieser wurde für jeden Baum basierend auf den mittleren Jahrringbreiten beider Bohrkerne ermittelt und ergibt sich für das Jahr  $n$  aus  $gz_n = (d_n^2 - d_{n-1}^2) * \pi/4$ , wobei  $d$  der aus den kumulativen Jahrringbreiten errechnete Brusthöhendurchmesser ist. Zur Bereinigung von Alters- und möglicher Behandlungstrends in den Einzelbaum-Jahrringserien, wurde ein zweistufiges Verfahren angewandt (Holmes et al., 1986), bei dem im ersten Schritt eine Hegershoff-Funktion (Hegershoff, 1936) und im zweiten Schritt ein kubischer Spline angepasst wurde (Cook and Peters, 1981).

## Eiche unter Trockenstress in Europa

**Tabelle 1: Standortbedingungen aller 33 Eichen-Kiefern-Triplets. Nach Steckel et al. (2020).**

**Table 1: Site characteristics of all 33 oak-Scots pine triplets. After Steckel et al. (2020).**

Triplet	Land	H	T	N	DMI	Ausgangssubstrat	Bodentyp	Bodenart	SI	
									Sl <sub>k</sub>	Sl <sub>e</sub>
AT 1	Österreich	450	7.3	543	31.5	Sand/Lehm über Granit	Cambisol	Lehmiger Sand	24.3	22.6
AT 2	Österreich	450	7.9	548	30.8	Sand/Lehm über Granit	Cambisol	Lehmiger Sand	18.6	17.8
BE 1	Belgien	187	9.7	861	43.9	Schiefer/Loess	Cambisol	Tonlehm	29.4	24.2
CZ 1	Tschechien	265	9.0	619	32.8	Mergel	Arenosol	Lehmiger Sand	26.4	20.6
CZ 2	Tschechien	400	8.5	567	30.7	Phyllit	Cambisol	Lehmiger Sand	27.5	25.2
DE 1	Deutschland	330	8.9	716	38.0	Sandstein	Cambisol	Lehmiger Sand	21.2	21.1
DE 2	Deutschland	330	8.9	716	38.0	Sandstein	Cambisol	Lehmiger Sand	21.4	19.7
DE 3	Deutschland	335	9.0	715	37.7	Sandstein	Cambisol	Lehmiger Sand	24.4	23.1
DE 4	Deutschland	467	8.3	749	41.1	Sandstein	Stagnosol	Schluff/Tonlehm	30.7	28.7
DE 5	Deutschland	467	8.3	749	41.1	Sandstein	Stagnosol	Schluff/Tonlehm	30.9	30.8
DE 6	Deutschland	27	9.2	548	28.6	Sand	Cambisol	Lehmiger Sand	28.9	30.8
DE 7	Deutschland	347	9.2	493	25.7	Sandstein	Cambisol	Lehm	20.7	27.5
DK 1	Dänemark	40	7.8	658	36.9	Sand	Arenosol	Sand	25.8	28.0
ES 1	Spanien	780	7.3	966	56.2	Sandstein	Cambisol	Sandiger Lehm	25.1	24.7
ES 2	Spanien	785	7.3	966	56.2	Sandstein	Cambisol	Sandiger Lehm	27.1	22.7
ES 3	Spanien	1635	7.2	556	32.5	Sandstein	Leptosol/Cambisol	Lehm	24.2	16.3
ES 4	Spanien	1149	9.9	1267	63.9	Kalkstein/Mergel/Sandstein	Regosol	Schluffiger Lehm	17.5	16.5
FR 1	Frankreich	149	10.8	730	35.2	Sand	Planosol	Sandiger Lehm/Ton	27.9	26.0
FR 2	Frankreich	270	9.7	910	46.2	Sandstein	Cambisol	Lehmiger Sand	29.5	30.3
LT 1	Litauen	76	7.0	636	37.6	Sandstein	Arenosol	Lehmiger Sand	30.3	29.0
LT 2	Litauen	80	7.0	636	37.6	Sandstein	Arenosol	Lehmiger Sand	36.9	26.6
LV 1	Lettland	60	7.0	870	51.2	Sand	Retisol	Lehmiger Sand	35.8	28.9
PL 1	Polen	128	8.9	518	27.5	Sandstein	Arenosol	Lehmiger Sand/Sand	33.8	27.3
PL 2	Polen	114	8.9	518	27.5	Sandstein	Arenosol	Lehmiger Sand/Sand	33.8	26.3
PL 3	Polen	211	7.81	561	31.6	Sandstein	Luvisol	Sand/sandiger Lehm	32.0	29.8
PL 4	Polen	209	7.8	561	31.6	Sandstein	Luvisol	Sand/sandiger Lehm	34.5	29.5
PL 5	Polen	220	8.6	688	37.1	Sand	Arenosol	Lehmiger Sand	34.4	32.0
PL 6	Polen	220	8.6	688	37.1	Sand	Arenosol	Lehmiger Sand	35.9	31.3
PL 7	Polen	200	8.6	688	37.1	Sand	Arenosol	Lehmiger Sand	33.4	29.6
PL 8	Polen	200	8.6	688	37.1	Sand	Gleysol	Lehmiger Sand	32.8	36.0
SE 1	Schweden	110	7.7	782	44.1	Granit	Cambisol	Sandiger Lehm	19.5	24.8
SE 2	Schweden	120	6.6	618	37.4	Granit	Cambisol	Sandiger Lehm	23.6	14.8
SK 1	Slovakei	223	9.6	578	29.6	Sand	Arenosol	Lehmiger Sand	27.7	28.3

H: Höhenlage (m ü. NN). T: durchschnittliche Jahresmitteltemperatur (°C) (40-jähriges Mittel 1976-2015). N: durchschnittlicher Jahresniederschlag (mm) (40-jähriges Mittel 1976-2015). DMI: Ariditätsindex nach De Martonne (mm °C<sup>-1</sup>) (De Martonne, 1926) (40-jähriges Mittel 1976-2015). Substrat: Ausgangssubstrat (Geologie). Bodentyp: Bodentyp nach FAO WRB-Klassifizierung (IUSS Working Group WRB, 2015). Bodenart: Bodenart nach FAO WRB-Klassifizierung (IUSS Working Group WRB, 2015). SI: Site Index (m) für Kiefer (Sl<sub>k</sub>) und Eiche (Sl<sub>e</sub>) in Reinbeständen.

H: Elevation (m a.s.l.). T: Mean annual temperature (°C) (40-year average 1976 – 2015). N: Mean annual precipitation total (mm) (40-year average 1976 – 2015). DMI: De Martonne aridity index (mm °C<sup>-1</sup>) (40-year average 1976 – 2015). Substrat: Parent material (geology). Bodentyp: Soil type according to FAO WRB classification (IUSS Working Group WRB, 2015) . Bodenart: Texture class according to FAO WRB classification (IUSS Working Group WRB, 2015). SI: Site index (m) for Scots pine (Sl<sub>k</sub>) and oak (Sl<sub>e</sub>) in monocultures.

## Eiche unter Trockenstress in Europa

**Tabelle 2: Charakteristika der untersuchten Misch- und Reinbestände im Jahr 2017. Nach Steckel et al. (2020).**  
**Table 2: Stand characteristics for sampled mixtures and monocultures for year 2017. After Steckel et al. (2020).**

	MA	A	d <sub>g</sub>	h <sub>g</sub>	N	SDI	GV	VV	IG	IV
	%	Jahre	cm	m	Bäume ha <sup>-1</sup>	Bäume ha <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> Jahr <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> Jahr <sup>-1</sup>
K + E					773	823	38.7	419	0.6	10.3
					<i>257-2071</i>	<i>450-1276</i>	<i>20.5-59.3</i>	<i>110-567</i>	<i>0.2-1.1</i>	<i>3.9-16.8</i>
K gem.	49	74	30.9	23.7	349	440	21.9	238	0.3	5.5
	<i>19-80</i>	<i>42-132</i>	<i>19.5-48.9</i>	<i>11.9-33.2</i>	<i>51-976</i>	<i>145-837</i>	<i>7.8-36.4</i>	<i>72-475</i>	<i>0.1-0.6</i>	<i>1.6-10.7</i>
E gem.	51	74	26.1	21.5	424	383	16.8	181	0.3	4.8
	<i>20-81</i>	<i>43-130</i>	<i>15.7-39.3</i>	<i>9.0-29.3</i>	<i>117-1263</i>	<i>153-769</i>	<i>5.8-29.9</i>	<i>38-307</i>	<i>0.1-0.5</i>	<i>1.5-8.2</i>
K rein		73	28.4	23.1	795	871	41.2	431	0.7	10.4
		<i>41-130</i>	<i>18.2-39.2</i>	<i>10.8-31.2</i>	<i>327-2249</i>	<i>395-1354</i>	<i>18.3-58.6</i>	<i>99-622</i>	<i>0.3-1.3</i>	<i>3.4-15.9</i>
E rein		78	27.1	22.1	774	718	32.7	363	0.6	9.1
		<i>40-126</i>	<i>14.0-40.7</i>	<i>9.1-32.3</i>	<i>181-2397</i>	<i>393-1034</i>	<i>20.3-50.6</i>	<i>110-648</i>	<i>0.2-1.1</i>	<i>4.1-14.9</i>

Bestandeswerte werden für die Mischung gesamt (K + E), für beide Arten in Mischung (K gem., E gem.) sowie für beide Arten in Reinbeständen (K rein, E rein) angegeben. Mittelwerte in einfachem Text und Wertebereich kursiv. MA: Mischungsanteil (%), basierend auf gewichtetem SDI (Sterba et al., 2014; Dirnberger and Sterba, 2014). A: Bestandesalter (Jahren). d<sub>g</sub>: Durchmesser des Grundflächenmittelstamms (cm). h<sub>g</sub>: Höhe des Grundflächenmittelstamms (m). N: Stammzahl (Stämme ha<sup>-1</sup>). SDI: Stand Density Index (Stämme ha<sup>-1</sup>) (Reineke, 1933). GV: Bestandesgrundfläche verbleibender Bestand (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Bestandesvorrat verbleibender Bestand (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>). IG: Mittlerer periodischer Grundflächenzuwachs (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> Jahr<sup>-1</sup>) im Zeitraum 2013-2017. IV: Mittlerer periodischer Vorratzuwachs (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> Jahr<sup>-1</sup>) im Zeitraum 2013-2017.

Stand values are outlined for the mixture as a whole (K + E), for both species respectively in mixtures (K gem., E gem.) and for both species respectively in monocultures (K rein, E rein). Means are given in plain text and ranges in italics. MA: Mixing proportion (%), based on the weighted SDI (Sterba et al., 2014; Dirnberger and Sterba, 2014). A: Stand age (years). d<sub>g</sub>: Quadratic mean diameter (cm). h<sub>g</sub>: Quadratic mean height (m). N: Tree number (trees ha<sup>-1</sup>). SDI: Stand Density Index (trees ha<sup>-1</sup>) (Reineke, 1933). GV: Stand basal area (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Stand volume (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>). IG: Periodic mean basal area increment (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) for the time frame 2013-2017. IV: Periodic mean stand volume increment (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) for the time frame 2013-2017.

Standortspezifische Dürrejahre wurden in Anlehnung an den von Lloret et al. (2011) gewählten Ansatz mittels eines zweistufigen Verfahrens identifiziert, bei dem sowohl Weiserjahre (d.h. Jahre mit einem bemerkenswerten Rückgang der Wuchsleistung) als auch die klimatische Dürreintensität Berücksichtigung fanden. Für die Quantifizierung der Dürreintensität wurde der Standardized Precipitation and Evapotranspiration Index (SPEI) (Vicente-Serrano et al., 2009) auf Grundlage regionaler Klimadaten ermittelt. Dürrejahre wurden ausgewiesen, wenn a) mindestens 50 % der Einzelbaumserien einer Art im Reinbestand eine Reduktion um  $> 0,75$  Standardabweichung aufwiesen und b) der SPEI in mindestens einem der Monate innerhalb der Vegetationsperiode  $< -1.0$  war (Potop et al., 2014). Dieses Auswahlverfahren erlaubt den Ausschluss sonstiger Faktoren, die einen negativen Einfluss auf den Einzelbaumzuwachs haben können (z.B. Mast, Frost, Pilz- oder Insektenbefall) und stellt sicher, dass nur solche Jahre betrachtet werden, bei denen sich das regionale Klimasignal auch tatsächlich kleinstandörtlich als Trockenstress manifestiert.

Zur Quantifizierung der Wasserverfügbarkeit eines Standorts wurde der Ariditätsindex nach De Martonne (1926) (DMI) verwendet. Dieser lässt sich aus der Temperatur (T) und Niederschlagssumme (N) wie folgt ermitteln (Gleichung 1):

$$DMI = \frac{N}{(T+10)} \quad (1)$$

Zur Quantifizierung der Zuwachsreaktion unter Trockenstress wurden die von Lloret et al. (2011) etablierten Trockenstressindikatoren „Resistenz“ ( $R_t$ ) (Gleichung 2), „Erholung“ ( $R_c$ ) (Gleichung 3) und „Resilienz“ ( $R_s$ ) (Gleichung 4) verwendet. Resistenz beschreibt das Verhältnis zwischen dem Zuwachs im Dürrejahr ( $Z_D$ ) und dem durchschnittlichen Zuwachs in einer definierten Vorperiode ( $Z_{PreD}$ ). Erholung ist definiert als das Verhältnis zwischen dem durchschnittlichen Zuwachs in der Nachperiode ( $Z_{PostD}$ ) und dem Zuwachs im Dürrejahr. Resilienz ist das Verhältnis zwischen dem durchschnittlichen Zuwachs in der Nachperiode im Vergleich zur Vorperiode. Für die aktuelle Untersuchung wurde ein Vor- und Nachperiode von jeweils drei Jahren gewählt (Ausnahme Jahr 2015, hier zweijährige Periodenlänge).

$$R_t = \frac{Z_D}{Z_{PreD}} * 100 \quad (2)$$

$$R_c = \frac{Z_{PostD}}{Z_D} * 100 \quad (3)$$

$$R_s = \frac{Z_{PostD}}{Z_{PreD}} * 100 \quad (4)$$

Jedes Dürrejahr wurde als unabhängiges, standortspezifisches Stressereignis betrachtet. Dürrejahre, die eine Überlappung mit angrenzenden Dürrejahren oder Vor- bzw. Nachperioden aufwiesen, wurden in der Auswertung bewusst nicht berücksichtigt, um so Verzerrungen auszuschließen.

Zur Beantwortung der Untersuchungsfragen fanden lineare gemischte Modelle Verwendung (Pinheiro and Bates, 2004). Mit Hilfe von Gleichung 5 wurde zuerst getestet, ob der Bestandestyp (Mischbestand vs. Reinbestand) allgemein einen Einfluss auf die Trockenstressreaktion der Eiche hat. Mittels Gleichung 6 wurde anschließend detaillierter untersucht, ob Einzelbaumdimension und Standortbedingungen einen Einfluss auf die Trockenstressreaktion der Eiche in Mischung und Reinbestand haben und insbesondere, ob eine Interaktion mit dem Mischungseffekt besteht.

$$Y_{ijklm} = a_0 + a_1 * BT_{ijkl} + b_i + b_{ij} + b_{ijk} + \varepsilon_{ijklm} \quad (5)$$

$$Y_{ijklm} = a_0 + a_1 * BT_{ijkl} + a_2 * g_{ijklm} + a_3 * SI_{ijk} + a_4 * DMI_{ijkl} + a_5 * BT_{ijkl} * g_{ijklm} + a_6 * BT_{ijkl} * SI_{ijk} + BT_{ijkl} * DMI_{ijkl} + b_i + b_{ij} + b_{ijk} + \varepsilon_{ijklm} \quad (6)$$

In den Gleichungen 5 und 6 bestehen die Untersuchungsebenen Land (*i*), Triplet-Gruppe (*j*), Triplet (*k*), Baum (*l*) und Dürrejahr (*m*). Die Parameter  $a_0 - a_7$  repräsentieren die Koeffizienten der fixen Effekte.  $Y_{ijklm}$  steht für den zu untersuchenden Trockenstressindikator *Rt*, *Rc* oder *Rs*.  $BT_{ijkl}$  ist eine Dummy-Variable, die den Bestandestyp charakterisiert (Reinbestand = 1; Mischung = 0).  $g_{ijklm}$  steht für die Einzelbaumgrundfläche im betrachteten Dürrejahr (cm<sup>2</sup>). Standortbedingungen werden durch die Variablen Site Index ( $SI_{ijk}$ , m) und den Ariditätsindex nach De Martonne ( $DMI_{ijkl}$ , mm °C<sup>-1</sup>) repräsentiert. Die Parameter  $b_i - b_{ijk}$  beschreiben Zufallseffekte auf der Untersuchungsebene Land, Triplet-Gruppe und Triplet ( $(b_i \sim N(0, \tau_1^2))$ ,  $(b_{ij} \sim N(0, \tau_2^2))$  und  $(b_{ijk} \sim N(0, \tau_3^2))$ ). Der Parameter  $\varepsilon_{ijklm}$  repräsentiert einen unabhängigen und identisch verteilten Fehler ( $\varepsilon_{ijklm} \sim N(0, \sigma^2)$ ). Die Auswahl der im vollständigen Modell (Gleichung 6) eingebetteten, weniger komplexen finalen Modelle, basiert auf dem Akaike Information Criterion (*AIC*) (Akaike, 1981) und der biologischen Plausibilität der Ergebnisse.

### 3 Ergebnisse und deren Einordnung in den wissenschaftlichen Diskurs

#### Einfluss des Bestandestyps (Mischung vs. Reinbestand) auf die Trockenstressreaktion der Eiche

Untersuchte Eichen zeigten im Durchschnitt über alle Standorte hinweg für ausgewählte Dürrejahre in Mischung mit Kiefer eine signifikant höhere Resistenz und Resilienz als in benachbarten Eichen-Reinbeständen ( $p < 0,001$ ) (Tab. 3, Abb. 3).

**Tabelle 3. Ergebnisse der linearen gemischten Modelle basierend auf Gleichung 5.**  
**Table 3: Results of the linear mixed-effect model based on Equation 5.**

Abh. Variable	Statistik	Interzept	BT
		$a_0$	$a_1$
Rt	Wert	<b>86,6***</b>	<b>-2,1***</b>
	SF	2,6	0,6
Rc	Wert	<b>129,8***</b>	-1,6
	SF	3,7	1,0
Rs	Wert	<b>106,0***</b>	<b>-3,7***</b>
	SF	1,6	0,6

*Rt: Resistenz (%). Rc: Erholung (%). Rs: Resilienz (%). BT: Fixer Effekt „Bestandestyp“ (Reinbestand = 1, Mischung = 0). Anzahl Beobachtungen für jedes Modell n = 5.120. Fett markierte Werte sind signifikant auf dem Niveau  $p < 0.001$  (\*\*\*),  $p < 0.01$  (\*\*),  $p < 0.05$  (\*). Nur fixe Effekte sind aufgeführt.*

*Rt: Resistance (%). Rc: Recovery (%). Rs: Resilience (%). BT: Fixed Effekt stand type (monoculture = 1, mixture = 0). Number of observations for each model n = 5.120. Bold values are significant at the level  $p < 0.001$  (\*\*\*),  $p < 0.01$  (\*\*),  $p < 0.05$  (\*). Only fixed effects are displayed.*

Förderliche interspezifische Interaktionen könnten durch ökologische Komplementarität erklärt werden (Complementary Effect Hypothesis (Aarssen, 1997; Loreau and Hector, 2001; Fargione et al., 2007)), welche sich a) aus einer Förderung der Umweltbedingungen der einen durch die andere Art (Facilitation) (Callaway, 2007; Brooker et al., 2008), oder b) durch eine Verringerung der interspezifischen Konkurrenz, zumeist durch Nischendifferenzierung, (Kelty, 1992; Man and Lieffers, 1999) ergeben kann. Beide Typen der interspezifischen Interaktion (a, b) können zur selben Zeit wirksam sein und sind in der Praxis nur schwer voneinander zu trennen (Forrester and Bausch, 2016).

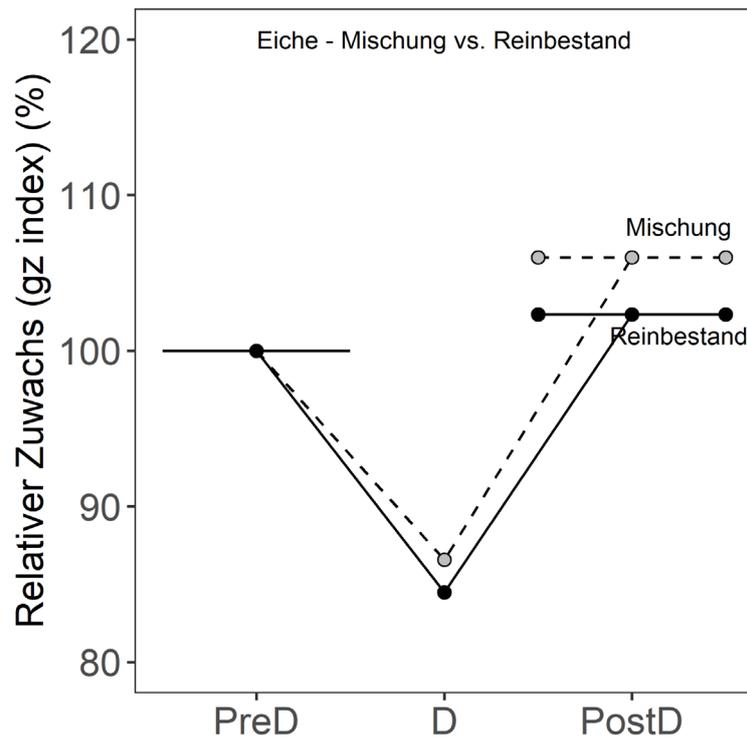


Abbildung 3. Gegenüberstellung der Zuwachsreaktion der Eiche in Misch- und Reinbeständen. Durchschnittliche erwartete Zuwachsreaktion in ausgewählten Dürrejahre (D) und durchschnittliche Zuwachsniveaus in der Vor- (PreD) und Nachperiode (PostD) gemäß der Modellergebnisse nach Gleichung 5. Bedingt durch die Beziehung zum durchschnittlichen Zuwachs in der Vorperiode, entsprechen die Zuwächse in D und PostD jeweils der Resistenz (Rt) und der Resilienz (Rs).

*Figure 3: Growth responses of oak in mixtures versus monocultures. Mean predicted growth reaction in selected drought years (D) and mean growth levels in the pre- (PreD) and post-drought (PostD) periods according to model results based on Equation 5. Due to the relation to growth before drought, growth during (D) and after (PostD) drought equals the resistance (Rt) and Resilience (Rs).*

Eine komplementäre Nutzung der Resource Licht, bedingt durch Unterschiede in der Schattentoleranz, Kronenarchitektur und Blattphänologie, kann als vorherrschender Treiber förderlicher Mischungseffekte unter durchschnittlichen Wuchsbedingungen in Eichen-Kiefern-Mischungen angesehen werden, wenn Wasser kein limitierender Faktor ist (Pretzsch et al., 2019; Steckel et al., 2019). Unter akuter Dürre ist allerdings davon auszugehen, dass wasserbezogene komplementäre Effekte an Bedeutung gewinnen. Im Fall der Mischung von Eiche und Kiefer könnten sich diesbezüglich Komplementarität aus Unterschieden in der Wasseraufnahmestrategie ergeben; so wird die Eiche gemeinhin als anisohydrische und die Kiefer als isohydrische Art klassifiziert (Irvine et al., 1998; Zang et al., 2011; Poyatos et al., 2013; Martínez-Sancho et al., 2017). Während isohydrische Arten unter Trockenstress den Wasserverbrauch und den Zuwachs bereits früh reduzieren, transpirieren und produzieren anisohydrische Arten weiter bis die Wasserressourcen erschöpft sind (McDowell et al., 2008; Domec and Johnson, 2012; Kumagai and Porporato, 2012). Dabei neigen anisohydrische Arten unter länger andauernder Dürre zur Reduktion der Blattfläche, um so den Wasserbedarf zu verringern und den Transpirationsfluss aufrecht zu erhalten (Maseda and Fernández, 2006). Eine Abtrennung von Zweigen ist in diesem Zusammenhang bei der Eiche üblich und verhindert Embolien (Klugmann and Roloff, 1999). Die vorbeugende Strategie isohydrischer Arten kann hingegen Stressschäden, wie Entlaubung, Feinwurzelverlust oder Kavitation des Xylemgewebes verhindern. Dies resultiert oftmals in einer vergleichsweise stärkeren Erholung im Vergleich zu anisohydrischen Arten (Hartmann, 2011). Genau diese Reaktionsmuster konnten im Rahmen der aktuellen Untersuchung in Reinbeständen von Eiche und Kiefer festgestellt werden, wobei die Eiche eine signifikant höhere Resistenz, aber gleichzeitig eine geringere Erholung aufwies (Steckel et al., 2020). Vor diesem Hintergrund ist zu vermuten, dass der positive

Mischungseffekt auf die Eiche, durch die konservative Trockenstressreaktion der Kiefer zurückzuführen ist, die der Eiche in Mischung eine höhere Wasserversorgung beschert als in benachbarten Reinbeständen (s. Loreau and Hector, 2001; Pretzsch et al., 2013). Darüber hinaus können Unterschiede in der Wurzelverteilung, der Wurzelarchitektur oder Durchwurzelungsaktivität ebenfalls zu einer Verbesserung der Ausnutzung begrenzter Bodenwasserressourcen führen (Schume et al., 2004; Forrester et al., 2010; Schwendenmann et al., 2014). Dieser Faktor erscheint im Falle der betrachteten Eichen-Kiefern-Mischungen ebenfalls plausibel, da sich die Wurzelmorphologie, obgleich beide Arten allgemein als Pfahlwurzler bezeichnet werden (z.B. Pretzsch, 2019), mitunter erheblich unterscheidet. So ist das Wurzelsystem der Kiefer auf vielen Standorten nur flach und ohne tiefreichende Pfahlwurzel ausgebildet, wobei die Eiche in der Regel eine starke Pfahlwurzel ausbildet, welche im Laufe der individuellen Entwicklung zusehends durch ein tiefreichendes Netzwerk an dichten Herzwurzeln ersetzt wird (Jones, 1959; Carlisle and Brown, 1968). Darüber hinaus neigen Eiche und Kiefer in Mischung generell zu einer Nutzung tieferer Wasserressourcen und zu partieller Nischenkomplementarität (Bello et al., 2019a). Zusätzliche Komplementarität in der Wassernutzung ergibt sich aus saisonalen Unterschieden in der Ausbildung der Feinwurzeln (Konôpka et al., 2005). Unter verbesserten Wuchsbedingungen (d.h. in der Nachperiode *PostD*) ist davon auszugehen, dass sich die Interaktion von Eiche und Kiefer von Förderung zu Konkurrenz gewandelt hat, so wie es die Stress-Gradienten-Hypothese (Bertness and Callaway, 1994) vorsieht (del Rio et al., 2014). Die Eiche könnte in der Nachperiode somit einen Wettbewerbsvorteil erhalten haben, der zu einer höheren Resilienz im Vergleich mit Eichenreinbeständen geführt hat. Es kann angenommen werden, dass wenn Wasser nicht mehr der limitierende Faktor ist, Wettbewerb um Licht wieder stärkere ausgeprägt ist. Dies resultiert in einem stärker asymmetrischen Modus der Konkurrenz (Hara, 1988; Schwinning and Weiner, 1998; Pretzsch and Biber, 2010; Pretzsch et al., 2018). Unter diesen Wuchsbedingungen ist die Eiche, bedingt durch ihre vergleichsweise große Kronenplastizität (Longuetaud et al., 2013), eher in der Lage einen Wettbewerbsvorteil zu sichern als die Kiefer. Die höhere Resilienz der Eiche in Mischung könnte zudem durch eine kontinuierlichere Mineralisierung bedingt sein (Pretzsch et al., 2013).

Die beobachtete Verbesserung der Trockenstressreaktion der Eiche durch die Mischung von Baumarten deckt sich mit vorangegangenen Studien zu anderen Baumartenmischungen (Lebourgeois et al., 2013; Pretzsch et al., 2013; Metz et al., 2016; Gazol et al., 2017; Mölder et al., 2019) und Untersuchungen, die von einer positiven Wirkung der Baumartenmischung auf die Trockenstressreaktion der Eiche berichten (del Rio et al., 2014; Bello et al., 2019b). Demgegenüber konnten ebenfalls neutrale Mischungseffekte in Bezug auf die Eiche in Eichen-Kiefern-Mischungen aufgezeigt werden (Merlin et al., 2015; Toigo et al., 2015; Bello et al., 2019b; Nothdurft and Engel, 2019). Allerdings muss berücksichtigt werden, dass die genannten Studien nur eine begrenzte Allgemeingültigkeit besitzen, da sie lokal angelegt und somit nur einen kleinen Teil der möglichen Wuchsbedingungen reflektieren, wobei die vorliegende Studie das Wuchsverhalten in Eichen-Kiefern-Mischungen entlang eines Großteils des natürlichen Verbreitungsgebiets in Europa abdeckt. Darüber hinaus wurden in den meisten dieser Studien lediglich dominante Bäume beprobt, was zu einer Verzerrung der Ergebnisse geführt haben könnte.

### **Einfluss ökologischer Wuchsbedingungen auf die Trockenstressreaktion der Eiche in Mischung und Reinbestand**

Komplementaritätseffekte können durch den Umweltkontext beeinflusst werden, welcher die Verfügbarkeit der limitierenden Ressource (z.B. Licht, Wasser, mineralische Nährstoffe) auf räumlicher und zeitlicher Ebene bestimmt. Nach dem konzeptionellen Gerüst von Forrester (2014) ist zu erwarten, dass die förderliche Wirkung der Komplementarität dann zunimmt, wenn die Mischung von Baumarten die Verfügbarkeit, Aufnahme oder Nutzeneffizienz der limitierenden Ressource verbessert. Unter guter Wasser- und Nährstoffversorgung, wo der Wettbewerb um Licht steigt, da größere Blattflächen ausgebildet werden, sind interspezifische Interaktionen, die den Lichtgenuss erhöhen erwartungsgemäß bedeutender als auf armen Standorten, wo eine Limitierung eher mit den Bodenbedingungen assoziiert ist. Die Resistenz der Eiche zeigte sich im Durchschnitt über alle Standorte als signifikant positiv von der Wasserversorgung (*DMI*) beeinflusst ( $p < 0,01$ ) (Tab. 4). Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Pretzsch et al. (2013), welche eine Zunahme der Resistenz mit der Wasserversorgung für Fichte, Buche und Traubeneiche feststellen konnten.

Signifikante Interaktionsterme deuten in unserer Studie zudem darauf hin, dass der beobachtete Mischungseffekt nicht auf allen Standorten gleich war, sondern von der standörtlichen Wasserversorgung beeinflusst wurde; so nahm die Vorteilhaftigkeit der Mischung gegenüber dem Reinbestand hinsichtlich der Resistenz und Resilienz der Eiche mit zunehmender Wasserversorgung zu ( $p < 0,001$ ) (Tab. 4, Abb. 4a,c). Gegensätzlich verhielt es sich bezüglich der Erholung der Eiche, welche auf besonders gut mit Wasser versorgten Standorten in Reinbeständen stärker ausgeprägt war als in Mischungen ( $p < 0,05$ ) (Tab. 4, Abb. 4b). Im Einklang mit diesen Ergebnissen, konnte bereits eine generelle Abhängigkeit der Trockenstressreaktion von den Standortsbedingungen aus vielen Regionen Europas berichtet werden (Forrester et al., 2016; Streele et al., 2019). Wie bereits von Nothdurft and Engel (2019) gezeigt wurde, kann die Resistenz von Eiche und Kiefer unter bestimmten klimatischen Bedingungen durch Mischung auch verringert werden. In der aktuellen Studie zeigt sich deutlich, dass die förderliche Wirkung der Mischung auf die Trockenstressreaktion über einen weiten Wasserversorgungsgradienten durch Europa Gültigkeit besitzt. Allerdings zeigt sich auf den trockensten Standorten, dass die Resistenz durch Mischung auch gemindert werden kann. Dies könnte darauf hindeuten, dass Bäume auf trockenen Standorten bereits eine Akklimatisierung erfahren haben, welche in einer weniger stark ausgeprägten Zuwachsreaktion mündet, welche Komplementaritätseffekte unterbindet. Darüber hinaus kann in dürregefährdeten Gebieten der komplementäre Effekt auch durch Konkurrenz ersetzt werden (González de Andrés et al., 2018), falls keine Nischenkomplementarität oder Facilitation in der Netto-Wassernutzung vorliegt (Grossiord et al., 2014). Die Ergebnisse unserer Studie bestätigen vorherige Arbeiten, die eine differenziertere Betrachtung fordern und aufzeigen, dass die Mischung von Baumarten nicht immer die Trockenstressreaktionen verbessern, sondern stattdessen eng mit den räumlichen und zeitlichen Variationen in den vorherrschenden Umweltbedingungen verbunden sind (Grossiord et al., 2014; Forrester et al., 2016; Bonal et al., 2017; Streele et al., 2019).

Tabelle 4: Ergebnisse der Modelle basierend auf Gleichung 6.  
 Table 4: Results of models based on Equation 6.

Abh. Variable	n	Statistic	Interzept	BT	g	SI	DMI	BT*g	BT*SI	BT*DMI
			a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	a <sub>4</sub>	a <sub>5</sub>	a <sub>6</sub>	a <sub>7</sub>
Rt		Estimate	<b>69,294***</b>	<b>14,517***</b>	-	-	<b>0,450**</b>	-	-	<b>-0,433***</b>
		SE	5,637	2,827			0,131			0,072
Rc		Estimate	<b>144,004***</b>	<b>-11,669*</b>	-	-	-0,372	-	-	<b>0,261*</b>
		SE	12,017	4,581			0,298			0,117
Rs		Estimate	<b>98,742***</b>	<b>9,985***</b>	-	-	0,190	-	-	<b>-0,355***</b>
		SE	6,961	2,774			0,179			0,071

Rt: Resistenz (%). Rc: Erholung (%). Rs: Resilienz (%). BT: Fixer Effekt „Bestandestyp“ (Reinbestand = 1, Mischung = 0). g: Einzelbaumgrundfläche im Dürrejahr (cm<sup>2</sup>). SI: Site Index (baumartenspezifisch) (m). DMI: De Martonne Ariditäts Index (De Martonne, 1926) (mm °C<sup>-1</sup>). Anzahl Beobachtungen für jedes Modell n = 5.120. Fett markierte Werte sind signifikant auf dem p < 0.001 (\*\*\*), p < 0.01 (\*\*), p < 0.05 (\*). Nur fixe Effekte sind aufgeführt.

Rt: Resistance (%). Rc: Recovery (%). Rs: Resilience (%). BT: Fixed Effect stand type (monoculture = 1, mixture = 0). g: tree basal area during the selected drought events (cm<sup>2</sup>). SI: Site Index (species-specific) (m). DMI: De Martonne aridity index (De Martonne, 1926) (mm °C<sup>-1</sup>). Number of observations for each model n = 5.120. Bold values are significant at the level p < 0.001 (\*\*\*), p < 0.01 (\*\*), p < 0.05 (\*). Only fixed effects are displayed.

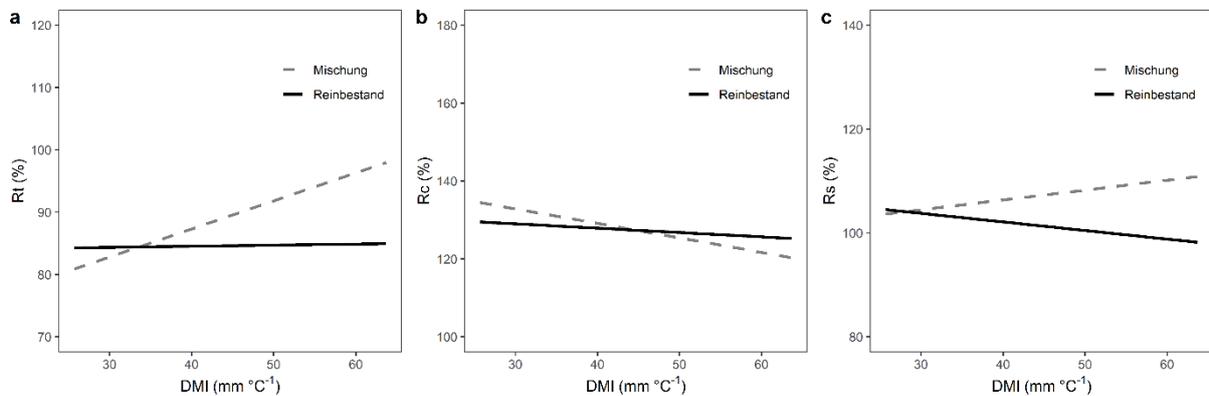


Abbildung 4: Einfluss der standörtlichen Wasserversorgung, repräsentiert durch den DMI, auf die durchschnittliche Trockenstressreaktion der Eiche in Mischung (gestrichelte graue Linie) und Reinbestand (durchgezogene schwarze Linie). Die Linien repräsentieren Modell-schätzungen basierend auf Gleichung 6. Andere Variablen als DMI wurden auf die entsprechenden Mittelwerte des Datensatzes gesetzt.  
 a) Resistenz (Rt), b) Erholung (Rc), c) Resilienz (Rs).

Figure 4: Influence of the site water supply, represented by the DMI, on the mean drought stress reaction of oak in mixtures (dashed grey line) and monocultures (solid black line). The lines represent model estimates based on Equation 6. Variables other than DMI were set at the respective means as obtained from the data.

#### **4 Schlussfolgerungen**

Die Ergebnisse dieser Studie untermauern die Bedeutung von Baumartenmischungen als zielführende waldbauliche Anpassungsstrategie zur Verringerung der Dürreanfälligkeit in Europa. Durch die Verbesserung der Resistenz und Resilienz wird die Vitalität der Eiche erhöht und die Anfälligkeit gegenüber sekundären Schädlingen und Krankheitserregern verringert. Die vorliegende Untersuchung verdeutlicht die große Bedeutung großangelegter Studien entlang weiter ökologischer Gradienten für die Quantifizierung von Mischungseffekten. Derzeitige Klimaprognosen deuten darauf hin, dass die Wasserversorgung in Süd- und großen Teilen Westeuropas bis zum Ende des 21. Jahrhunderts deutlich geringer ausfallen werden (höhere Temperatur, geringerer Niederschlag), während die Bedingungen in Nordeuropa und Teilen Zentraleuropas eher konstant bleiben werden (höhere Temperatur, höherer Niederschlag) (Jacob et al., 2014). Dabei ist davon auszugehen, dass ein substantieller Anteil der europäischen Wälder auf Standorten mit einer Wasserversorgung von  $\text{DMI} < 30 \text{ mm } ^\circ\text{C}^{-1}$  stocken werden. Das Klima wird zudem unberechenbarer, d.h. häufigere und immer intensivere Dürreereignisse sind zu befürchten (Spinoni et al., 2018). Vor dem Hintergrund dieser erwarteten klimatischen Veränderungen und den Ergebnissen der vorliegenden Studie, erscheint die Mischung von Eiche und Kiefer insbesondere in Nordeuropa und großen Teilen Zentraleuropas zielführend, wo eine drastische Abnahme der durchschnittlichen Wasserversorgung unwahrscheinlich, aber eine Zunahme immer intensiverer Dürreereignisse zu erwarten ist.

#### **Förderung**

Diese Arbeit wurde im Rahmen des von der EU geförderten ERA-Net SUMFOREST Projekts REFORM (2816ERA02S) und des Horizon 2020 Marie Skłodowska-Curie Fördervertrags 778322 finanziert.

#### **Danksagung**

Dank gilt allen Projektpartnern im Projektverbund REFORM und den entsprechenden nationalen Förderinstitutionen (s. Steckel et al., 2020). Ein weiterer Dank gilt den Bayerischen Staatsforsten AÖR (BaySF) und dem Landesbetrieb Forst Brandenburg für die Bereitstellung der deutschen Untersuchungsbestände.

## Literatur

- Aarssen, L.W., 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80, 183–184.
- Aas, G., 1991. Kreuzungsversuche mit Stiel-und Traubeneichen (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* Mattl. Liebl.). *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 162, 141–145.
- Akaike, H., 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16, 3–14. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(81\)90071-3](https://doi.org/10.1016/0304-4076(81)90071-3).
- Albert, M., Hansen, J., Nagel, J., Schmidt, M., Spellmann, H., 2015. Assessing risks and uncertainties in forest dynamics under different management scenarios and climate change. *For. Ecosyst.* 2, 1–21. <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0036-5>.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M. et al, 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>.
- Bello, J., Hasselquist, N.J., Vallet, P., Kahmen, A., Perot, T., Korboulewsky, N., 2019a. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil* 437, 93–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>.
- Bello, J., Vallet, P., Perot, T., Balandier, P., Seigner, V., Perret, S. et al, 2019b. How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *For. Ecol. Manag.* 432, 436–445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.044>.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4).
- Biber, P., 2013. Kontinuität durch Flexibilität - Standardisierte Datenauswertung im Rahmen eines waldwachstumskundlichen Informationssystems. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 184, 167–176.
- Björse, G., Bradshaw, R., 1998. 2000 years of forest dynamics in southern Sweden: suggestions for forest management. *For. Ecol. Manag.* 104, 15–26. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00162-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00162-X).
- Bonal, D., Pau, M., Toigo, M., Granier, A., Perot, T., 2017. Mixing oak and pine trees does not improve the functional response to severe drought in central French forests. *Ann. For. Sci.* 74, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0671-9>.
- 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>.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G. et al, 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96, 18–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>.
- Callaway, R.M., 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer Netherlands, Dordrecht, the Netherlands.
- Carlisle, A., Brown, A.H.F., 1968. *Pinus Sylvestris* L. *J. Ecol.* 56, 269–307. <https://doi.org/10.2307/2258078>.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>.
- Cook, E.R., Peters, K., 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41, 45–53.
- De Martonne, 1926. Une nouvelle fonction climatologique: L'indice d'aridité. *La Météorologie* 21, 449–458.
- del Rio, M., Schütze, G., Pretzsch, H., 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biol.* 16, 166–176. <https://doi.org/10.1111/plb.12029>.
- del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I. et al, 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *J. Ecol.* 105, 1032–1043. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12727>.
- Della-Marta, P.M., Haylock, M.R., Luterbacher, J., Wanner, H., 2007. Doubled length of western European summer heat waves since 1880. *J. Geophys. Res.* 112, 1–11. <https://doi.org/10.1029/2007JD008510>.
- Dirnberger, G.F., Sterba, H., 2014. A comparison of different methods to estimate species proportions by area in mixed stands. *Forest Systems* 23, 534–546.
- Domec, J.-C., Johnson, D.M., 2012. Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behavior of *Vitis vinifera* L. cultivars? *Tree Physiol.* 32, 245–248. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps013>.
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J.H.R., Clark, C., Harpole, W.S. et al, 2007. From selection to complementarity: Shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proc. Biol. Sci.* 274, 871–876. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0351>.

- Floret, C., Galan, M.J., LeFloc'h, E., Orshan, G., Romane, F., 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: Tools for studying vegetation? *J. Veg. Sci.* 1, 71–80. <https://doi.org/10.2307/3236055>.
- Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manag.* 312, 282–292. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.003>.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports* 2, 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>.
- Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M. et al, 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *J. Appl. Ecol.* 53, 1725–1734. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12745>.
- Forrester, D.I., Theiveyanathan, S., Collopy, J.J., Marcar, N.E., 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii plantation. *For. Ecol. Manag.* 259, 1761–1770. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.036>.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Anderegg, W.R.L., Vicente-Serrano, S.M., 2017. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 26, 166–176. <https://doi.org/10.1111/geb.12526>.
- González de Andrés, E., Camarero, J.J., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y.-H., Sangüesa-Barreda, G. et al, 2018. Tree-to-tree competition in mixed European beech-Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. *J. Ecol.* 106, 59–75. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12813>.
- Griess, V.C., Knoke, T., 2011. Can native tree species plantations in Panama compete with Teak plantations? An economic estimation. *New For.* 41, 13–39. <https://doi.org/10.1007/s11056-010-9207-y>.
- Grossiord, C., 2018. Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.15667>.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Češko, E. et al, 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *PNAS* 111, 14812–14815. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411970111>.
- Hamanishi, E.T., Campbell, M.M., 2011. Genome-wide responses to drought in forest trees. *Forestry* 84, 273–283. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr012>.
- Hara, T., 1988. Dynamics of size structure in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* 3, 129–133. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90175-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90175-9).
- Hartmann, H., 2011. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon?: - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biol.* 17, 642–655. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02248.x>.
- Holmes, R.L., Adams, R.K., Fritts, H.C., 1986. Tree-ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin with procedures used in the chronology development work including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, AZ, USA.
- Hugershoff R, 1936. Die mathematischen Hilfsmittel der Kulturingenieurs und Biologen: Herleitung von gesetzmäßigen Zusammenhängen als Manuskript veröffentlicht, Dresden.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Irvine, J., Perks, M.P., Magnani, F., Grace, J., 1998. The response of Pinus sylvestris to drought: Stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol.* 18, 393–402.
- IUSS Working Group WRB, 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015: International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106, Rome, Italy.
- Jacob, D., Petersen, J., Eggert, B., Alias, A., Christensen, O.B., Bouwer, L.M. et al, 2014. EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research. *Reg. Environ. Change* 14, 563–578. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0499-2>.
- Johann, K., 1993. DESER-Norm 1993. Normen der Sektion Ertragskunde im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten zur Aufbereitung von waldwachstumskundlichen Dauerversuchen. Proc. Dt. Verb. Forstl. Forschungsanst., Sek. Ertragskd., in Unterreichenbach-Kapfenhardt.
- Jones, E.W., 1959. Quercus L. *J. Ecol.* 47, 169–222. <https://doi.org/10.2307/2257253>.
- Kelty, M.J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands, in: Kelty, M.J., Larson, B.C., Oliver, C.D. (Eds.), *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests: A Festschrift for David M. Smith*. Springer Netherlands, Dordrecht, the Netherlands, pp. 125–141.

- Kint, V., Geudens, G., Mohren, G.M.J., Lust, N., 2006. Silvicultural interpretation of natural vegetation dynamics in ageing Scots pine stands for their conversion into mixed broadleaved stands. *For. Ecol. Manag.* 223, 363–370. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.018>.
- Klimo, E. (Ed.), 2000. Spruce monocultures in Central Europe: Problems and prospects. European Forest Institute, Joensuu, Finland. EFI proceedings 33.
- Klugmann, K., Roloff, A., 1999. Ökophysiologische Bedeutung von Zweigabsprüngen (Kladoptosis) unter besonderer Berücksichtigung der Symptomatologie von *Quercus robur* L. *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch* 118, 271–286. <https://doi.org/10.1007/BF02768991>.
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. Forest Res.* 127, 89–101. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2>.
- Konôpka, B., Yuste, J.C., Janssens, I.A., Ceulemans, R., 2005. Comparison of Fine Root Dynamics in Scots Pine and Pedunculate Oak in Sandy Soil. *Plant Soil* 276, 33–45. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-2976-3>.
- Kumagai, T., Porporato, A., 2012. Strategies of a Bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: isohydric or anisohydric? *Plant, cell & environment* 35, 61–71. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02428.x>.
- Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., Mérian, P., 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *For. Ecol. Manag.* 303, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.003>.
- Leuzinger, S., Zotz, G., Asshoff, R., Körner, C., 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol.* 25, 641–650. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.641>.
- Lloret, F., Keeling, E.G., Sala, A., 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 1909–1920. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>.
- Longuetaud, F., Piboule, A., Wernsdörfer, H., Collet, C., 2013. Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest. *Eur. J. Forest Res.* 132, 621–634. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0699-9>.
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>.
- Lüpke, B.v., Ammer, C., Bruciamacchie, M., Brunner, A., Ceitel, J., Collet, C. et al, 2004. Silvicultural strategies for conversion, in: Spiecker, H., Hanson, J., Klimo, E., Sterba, H., Skovskaard, J.-P., Teuffel, K.v. (Ed.), *Norway spruce conversion - Options and Consequences*. Brill Academic Publishers, Leiden, pp. 121–164.
- Man, R., Lieffers, V.J., 1999. Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *The Forestry Chronicle* 75, 505–513. <https://doi.org/10.5558/tfc75505-3>.
- Martínez-Sancho, E., Váscquez Navas, L.K., Seidel, H., Dorado-Liñán, I., Menzel, A., 2017. Responses of Contrasting Tree Functional Types to Air Warming and Drought. *Forests* 8, 1–11. <https://doi.org/10.3390/f8110450>.
- Maseda, P.H., Fernández, R.J., 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* 57, 3963–3977. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl127>.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T. et al, 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *The New phytologist* 178, 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>.
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., Vallet, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For. Ecol. Manag.* 339, 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032>.
- Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.-D. et al, 2016. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biol.* 22, 903–920. <https://doi.org/10.1111/gcb.13113>.
- Mölder, A., Meyer, P., Nagel, R.-V., 2019. Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in Central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. *For. Ecol. Manag.* 437, 324–339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.006>.
- Noack, M., 2011. Growth and nutrition of *Quercus petraea* underplanted in artificial. *2014* 20, 423. <https://doi.org/10.5424/fs/20112003-11034>.
- Nothdurft, A., Engel, M., 2019. Climate sensitivity and resistance under pure- and mixed-stand scenarios in Lower Austria evaluated with distributed lag models and penalized regression splines for tree-ring time series. *Eur. J. Forest Res.* <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01234-x>.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2004. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*, [Nachdr.]. Springer, New York, NY. Statistics and computing.

- Potop, V., Boroneanț, C., Možný, M., Štěpánek, P., Skalák, P., 2014. Observed spatiotemporal characteristics of drought on various time scales over the Czech Republic. *Theor. Appl. Climatol.* 115, 563–581. <https://doi.org/10.1007/s00704-013-0908-y>.
- Poyatos, R., Aguadé, D., Galiano, L., Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., 2013. Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine. *The New phytologist* 200, 388–401. <https://doi.org/10.1111/nph.12278>.
- Praciak, A., Pasiecznik, N., Sheil, D., van Heist, M., Sassen, M., Correia, C.S., Dixon, C., Fyson, G., Rushford, K., Teeling, C. (Eds.), 2013. *The CABI encyclopedia of forest trees*. CABI, Oxfordshire.
- Pretzsch, H., 2005. Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots, in: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 41–64.
- Pretzsch, H., 2017. Individual Tree Structure and Growth in Mixed Compared with Monospecific Stands, in: Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 271–336.
- Pretzsch, H., 2019. *Grundlagen der Waldwachstumsforschung*, 2. Aufl. 2019. Springer Berlin, Berlin.
- Pretzsch, H., Biber, P., 2010. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can. J. For. Res.* 40, 370–384. <https://doi.org/10.1139/X09-195>.
- 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. *For. Ecosyst.* 5, 20. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0139-x>.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant biology (Stuttgart, Germany)* 15, 483–495. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x>.
- Pretzsch, H., Steckel, M., Heym, M., Biber, P., Ammer, C., Ehbrecht, M. et al, 2019. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur. J. Forest Res.* 162, 141. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01233-y>.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a Stand-Density Index for Even-Age Forests. *J. Agr. Res.* 46, 627–638.
- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R.S. et al, 2006. Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biol* 8, 556–571. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>.
- Roloff, A., Bärtels, A., Schulz, B., 2008. *Flora der Gehölze: Bestimmung, Eigenschaften und Verwendung*, 3., korr. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- Schlesinger, W.H., Dietze, M.C., Jackson, R.B., Phillips, R.P., Rhoades, C.C., Rustad, L.E. et al, 2016. Forest biogeochemistry in response to drought. *Global Change Biol.* 22, 2318–2328. <https://doi.org/10.1111/gcb.13105>.
- Schröder, J., Röhle, H., Gerold, D., Münder, K., 2007. Modeling individual-tree growth in stands under forest conversion in East Germany. *Eur. J. Forest Res.* 126, 459–472. <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0167-x>.
- Schume, H., Jost, G., Hager, H., 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. *J. Hydrol.* 289, 258–274. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2003.11.036>.
- Schweingruber, F.H., Eckstein, D., Serre-Bachet, F., Bräker, O.U., 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8, 9–38.
- Schwendenmann, L., Pendall, E., Sanchez-Bragado, R., Kunert, N., Hölscher, D., 2014. Tree water uptake in a tropical plantation varying in tree diversity: Interspecific differences, seasonal shifts and complementarity. *Ecohydrol.* 8, 1–12. <https://doi.org/10.1002/eco.1479>.
- Schwinning, S., Weiner, J., 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113, 447–455. <https://doi.org/10.1007/s004420050397>.
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press.
- Spellmann, H., Albert, M., Schmidt, M., Suttmöller, J., Overbeck, M., 2011. Waldbauliche Anpassungsstrategien für veränderte Klimaverhältnisse. *AFZ-Der Wald*, 19–23.
- Spinoni, J., Vogt, J.V., Naumann, G., Barbosa, P., Dosio, A., 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? *Int. J. Climatol.* 38, 1718–1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>.
- Steckel, M., del Río, M., Heym, M., Aldea, J., Bielak, K., Brazaitis, G. et al, 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *For. Ecol. Manag.* 461, 117908. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117908>.

- Steckel, M., Heym, M., Wolff, B., Reventlow, D.O.J., Pretzsch, H., 2019. Transgressive overyielding in mixed compared with monospecific Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands – Productivity gains increase with annual water supply. *For. Ecol. Manag.* 439, 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.038>.
- Sterba, H., del Rio, M., Brunner, A., Condes, S., 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *Forest Systems* 23, 547–559. <https://doi.org/10.5424/fs/2014233-06051>.
- Streel, G. de, Collet, C., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Brazaitis, G. et al, 2019. Contrasting patterns of tree species mixture effects on wood  $\delta^{13}C$  along an environmental gradient. *Eur. J. Forest Res.* <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01224-z>.
- Thurm, E.A., Uhl, E., Pretzsch, H., 2016. Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. *For. Ecol. Manag.* 376, 205–220. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.020>.
- Toigo, M., Vallet, P., Tuilleras, V., Lebourgeois, F., Rozenberg, P., Perret, S. et al, 2015. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea* *Pinus sylvestris* stands. *For. Ecol. Manag.* 345, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.019>.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I., 2009. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *J. Clim.* 23, 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>.
- Wilhite, D.A. (Ed.), 1993. Drought assessment, management, and planning: Theory and case studies. Kluwer Acad. Publ, Boston, MA, USA. Natural resource management and policy 2.
- Zang, C., Rothe, A., Weis, W., Pretzsch, H., 2011. Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 182, 98–112.
- Zerbe, S., 2002. Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *For. Ecol. Manag.* 167, 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00686-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00686-7).
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: A global meta-analysis. *J. Ecol.* 100, 742–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>.