

# Verfrühter Fruchtabwurf in Schweizer Buchenbeständen im Hitze- und Trockensommer 2018

Anita Nussbaumer<sup>1,\*</sup>, Katrin Meusburger<sup>1</sup>, Maria Schmitt<sup>1</sup>, Peter Waldner<sup>1</sup>, Regula Gehrig<sup>2</sup>, Matthias Haeni<sup>1</sup>, Andreas Rigling<sup>1</sup>, Ivano Brunner<sup>1</sup>, Anne Thimonier<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL

<sup>2</sup>Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie, MeteoSchweiz

## Abstract

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) zeigt mit ihrer Fortpflanzungsstrategie ein klares Mastverhalten, das heisst, sie produziert nur in einzelnen Jahren sehr grosse Mengen an Blüten und Früchten (Bucheckern). Bisher wurde angenommen, dass die Buche zu den Baumarten gehört, die bei erfolgter Bestäubung in aller Regel auch Früchte produziert. Im Schweizer Hitze- und Trockensommer 2018 reagierte die Buche an einigen Standorten aber anders: Nach einer sehr starken Blüte entwickelten sie nur wenige Früchte, oder sie warfen die unvollständig entwickelten Früchte bereits Mitte des Sommers ab. Die Analyse von Messdaten der letzten 15 bis 19 Jahre von drei Buchenuntersuchungsflächen der Langfristigen Waldökosystem-Forschung (LWF) zeigt, dass starke Hitzewellen und langanhaltende Trockenheit während der Fruchtentwicklung zu einem Abbruch der Fruchtproduktion führen können. Diese extremen Wetterverhältnisse funktionieren somit als «Umweltveto». In Jahren mit vergleichbaren Bedingungen während der Fruchtentwicklung waren die Durchschnittstemperaturen im Sommer um 1.5 °C höher, und der Niederschlag war um 45% niedriger als im langjährigen Mittel. Der angenommene Zweijahreszyklus der Buchenblüte kann somit nicht nur durch ungünstige Wetterbedingungen während der Bestäubung, sondern auch während der Fruchtentwicklung unterbrochen werden.

**Keywords:** drought, heatwave, European beech, mast seeding, fruit abortion  
**doi:** 10.3188/szf.2021.0166

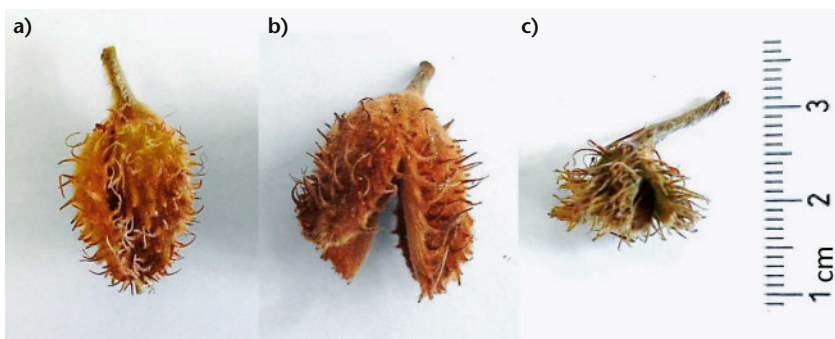
\* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail anita.nussbaumer@wsl.ch

**A**ngesichts des aktuellen Klimawandels herrscht grosse Ungewissheit darüber, ob und wie Waldbäume ihr Fortpflanzungsverhalten bei steigenden Temperaturen und einer Verschiebung der Niederschläge vom Sommer in den Winter anpassen können (NCCS 2018). Bei der Rotbuche (= Buche, *Fagus sylvatica*) ist bekannt, dass Mastjahre, das heisst Jahre mit einer hohen Produktion von Bucheckern (im Folgenden als Früchte bezeichnet), zum Teil witterungsgesteuert sind: Sie treten typischerweise auf, wenn zuerst ein kühler und nasser Sommer und ein Jahr später ein warmer und trockener Sommer vorausgegangen sind. Zudem begünstigen warme und trockene Wetterbedingungen während der Blüte im Mastjahr eine erfolgreiche Bestäubung (Lebourgeois et al 2018, Nussbaumer et al 2018 und darin aufgeführte Quellen).

Eine aktuelle Studie in Europa, in der die Fruktifikationsintensität auf Untersuchungsflächen des International Co-operative Programme on Assess-

ment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests (ICP Forests) ausgewertet wurde, zeigt für Buchen grundsätzlich einen Zweijahreszyklus für Mastjahre (Nussbaumer et al 2016). Die Studie bestätigt damit, was von Matthews (1955) schon in den 1950er-Jahren beobachtet wurde. Er vertrat auch die Hypothese, dass dieser Zweijahreszyklus durch ungünstige Wetterbedingungen gestört werden kann. Als Ursache für eine Fehlmast vermutete er vor allem Spätfrost während der Blüte. Bogdziewicz et al (2018) haben dafür den Begriff «Umweltveto» eingeführt. Sie hatten dieses Phänomen primär bei Eichenarten (*Quercus sp.*) beobachtet.

Die Buche galt bisher als Baumart, die nach erfolgreicher Bestäubung in aller Regel auch Früchte produziert (Geburek et al 2012, Pearse et al 2016). Dabei wird in aktuellen Ressourcenbudget-Modellen davon ausgegangen, dass das Blütenaufkommen und damit die Pollenkonzentration einen bestimmten Schwellenwert erreichen muss, damit eine erfolgreiche Be-

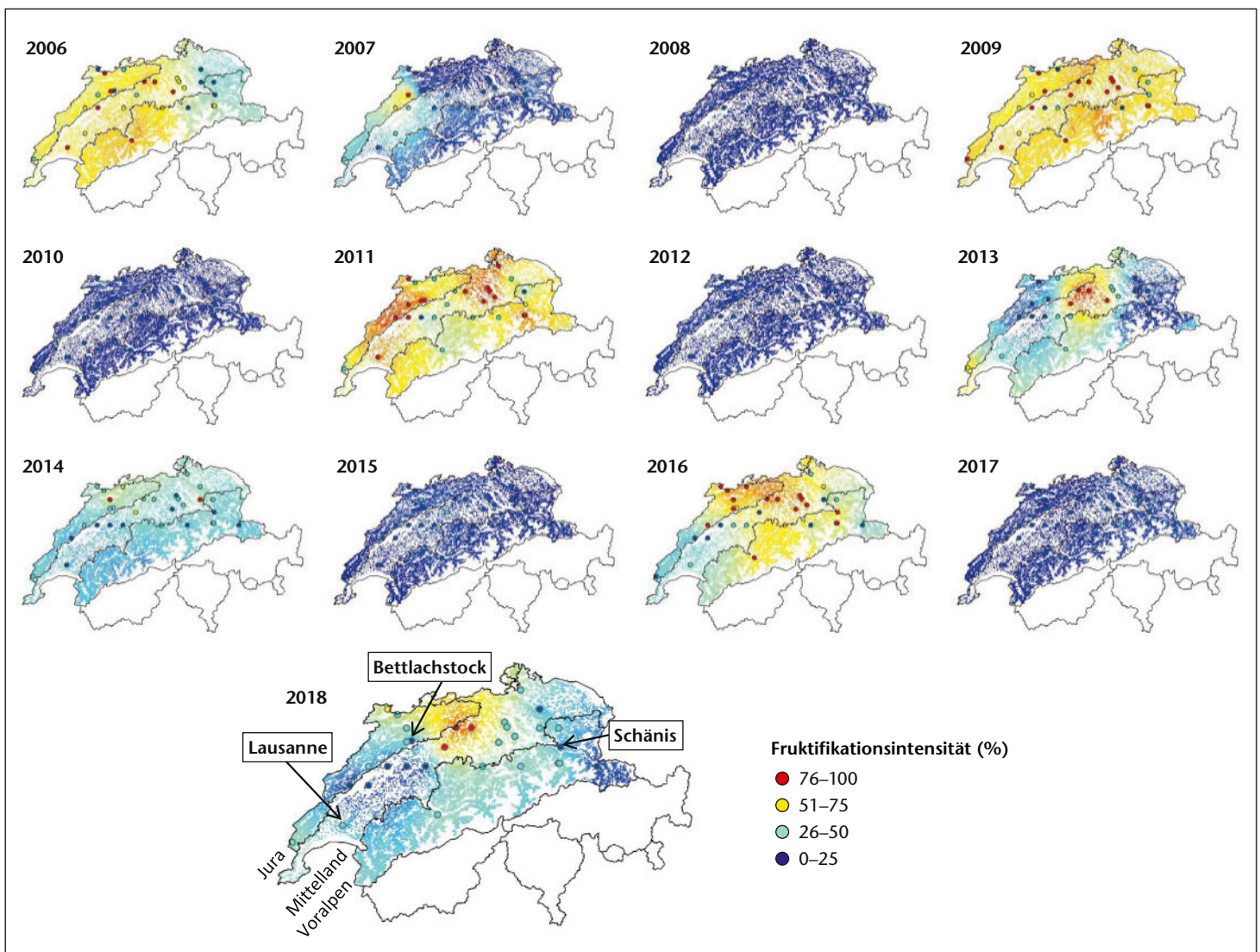


**Abb 1** Entwicklungsstadien der Bucheckern: a) sich normal entwickelnde Frucht Mitte Sommer; b) normal entwickelter Becher nach Freisetzen der Bucheckern im Herbst; c) unvollständig entwickelte Frucht, wie sie zwei Monate vor dem üblichen Freisetzen der Bucheckern im Sommer 2018 in den Streufallen gefunden wurde. Fotos: Anita Nussbaumer

et al 2016). Frühere Studien zeigten, dass die Buche während Mastjahren tendenziell einen kleineren Stammzuwachs hat und weniger Blätter produziert (Eichhorn et al 2008, Drobyshev et al 2010). Dies wird als Hinweis auf eine Ressourcenverschiebung von vegetativen zu generativen Baumorganen verstanden.

Während des extrem heissen und trockenen Sommers 2018 in Europa (Buras et al 2020, Schuldt et al 2020) haben sich an Schweizer Buchenstandorten die Früchte teilweise nicht richtig entwickelt (Abbildung 1) und waren nur an einigen Standorten reichlich vorhanden (Abbildung 2). Gleichzeitig war die Pollenkonzentration im Frühling 2018 sehr hoch, weshalb davon ausgegangen werden kann, dass die Bestäubung erfolgreich war. Diese Beobachtungen führten zur Vermutung, dass die langanhaltende Hitzeperiode und die Trockenheit im Sommer bei der Buche einen Abbruch der Fruchtentwicklung auslösten. Zudem wurden zwischen Mitte Juli und Anfang August eine frühe Blattverfärbung sowie teilweise auch Laubfall beobachtet (Rigling et al 2019,

stäubung mit nachfolgender Fruchtentwicklung stattfinden kann (Crone & Rapp 2014, Venner et al 2016, Bogdziewicz et al 2019). Theorien zur Ressourcendynamik gehen davon aus, dass sich die Ressourcenverteilung zu verschiedenen Baumorganen während Mastjahren ändert (Crone & Rapp 2014, Pearse



**Abb 2** Fruktifikationsintensität der Buche in den Jahren 2006 bis 2018 in der Schweiz nördlich der Alpen von dunkelblau (geringe Fruktifikation) bis rot (starke Fruktifikation). Die eingefärbte Fläche entspricht der Buchenverbreitung anhand des Artenverbreitungsmodells der Buche nach Wüest et al (2020). Messungen und Schätzungen stammen von der Langfristigen Waldökosystem-Forschung (LWF), vom Sanasilva-Programm und von weiteren von der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL langfristig beobachteten Beständen (Nussbaumer et al 2016).

Wohlgemuth et al 2020). Das Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie (MeteoSchweiz) bestätigt, dass die Schweiz 2018 die stärkste Hitzewelle und die Ostschweiz zusätzlich den trockensten Sommer seit Messbeginn im Jahr 1864 erlebte (MeteoSchweiz 2018, 2019).

In der vorliegenden Studie untersuchten wir Langzeitmessreihen (15 bis 19 Jahre) von drei Flächen der Langfristigen Waldökosystem-Forschung (LWF; Schaub et al 2011) an Buchenstandorten im Schweizer Mittelland, im Jura und in den Voralpen (Nussbaumer et al 2020; Abbildung 2), um die folgenden Fragen zu beantworten:

- Führen langanhaltende Hitzeperioden und Trockenheit im Sommer bei der Buche zu einem frühzeitigen Abwurf der Früchte?
- Verändert sich bei der Buche die Blattbiomasseproduktion in Mastjahren im Vergleich zu Jahren mit niedriger Fruktifikation?
- Kann anhand der Pollen- und Fruktifikationsdaten ein Zweijahreszyklus bei der Buchenblüte erklärt werden?

## Material und Methoden

### Untersuchungsflächen und Datenerhebung

Die LWF-Flächen sind Teil des ICP-Forests-Level-II-Messnetzes. Seit 15 bis 19 Jahren werden Mess- und Beobachtungsdaten erhoben. Die drei Buchenstandorte der LWF befinden sich oberhalb von Lausanne (VD), auf dem Bettlachstock (SO) und in Schänis (SG; Abbildung 2, Tabelle 1).

Die Datenerhebung auf den LWF-Flächen folgt den Vorgaben des ICP Forests<sup>1</sup>. Für die Streusamm-

lung sind zehn Streufallen mit einer Grundfläche von 0.25 m<sup>2</sup> installiert, die in der Regel alle zwei bis acht Wochen geleert werden. Winterstreu wird aber erst nach der Schneeschmelze im Frühling eingesammelt. Nach dem Trocknen werden die Proben in verschiedene Fraktionen sortiert und die durchschnittliche Trockenmasse pro Fläche und Sammelperiode bestimmt. Daraus wird die jährliche Biomasse jeder Fraktion pro Hektare für das Vegetationsjahr (April bis März) berechnet. In unserer Studie verwendeten wir die Fraktionen Früchte (Bucheckern und Bucheckerbecher in allen Entwicklungsstadien, Abbildung 1 und 3) und Buchenblätter.

Die durchschnittlichen Lufttemperaturen werden mit meteorologischen Messstationen innerhalb der Untersuchungsfläche erfasst (Rebetez et al 2018). Die Niederschlagsmengen werden mittels Depositionssammlern gemessen (Thimonier et al 2019). Diese Messmethoden folgen ebenfalls den Vorgaben des ICP Forests<sup>1</sup>. Die Temperaturen werden jede Minute gemessen und zu zehnmündlichen Durchschnittswerten zusammengefasst. Der Niederschlag wird mit 16 trichterförmigen Sammlern als Kronentraufe kontinuierlich aufgefangen und alle zwei Wochen eingesammelt. Niederschlag in Form von Schnee wird mit vier Eimern pro Fläche gesammelt, die alle zwei (Schänis) oder vier (Bettlachstock) Wochen geleert werden.

Die Bodenmatrixpotenziale zur Erfassung des pflanzenverfügbaren Wassers werden alle zwei Wochen mit Manometern gemessen. Die Tensiometer sind an acht Messpunkten in 15, 30, 50 und 80 cm

<sup>1</sup> ICP Forests Manual (versions 2016); <http://icp-forests.net/page/icp-forests-manual> (18.03.2021)

	Bettlachstock	Lausanne	Schänis
Waldtyp <sup>1</sup>	<i>Cardamino-Fagetum tilietosum</i>	<i>Milio-Fagetum</i>	<i>Cardamino-Fagetum tilietosum</i>
Hauptbaumarten	Rotbuche, Weisstanne	Rotbuche	Rotbuche
Bodentypen	Rendzina, braune Rendzina	Braunerde, Stagnosol	Stagnosol
Höhenlage	1100–1200 m	800 m	700–770 m
Region	Jura	Mittelland	Voralpen
Durchschnittliche Hangneigung	66%	7%	60%
Exposition	Süd	Nordost	West
Durchschnittliche Jahrestemperatur <sup>2</sup>	6.7 °C	7.8 °C	8.8 °C
Durchschnittlicher Jahresniederschlag <sup>3</sup>	1180 mm	1120 mm	1820 mm
Durchschnittstemperatur Sommer <sup>2,4</sup>	14.3 °C	15.5 °C	16.6 °C
Durchschnittsniederschlag Sommer <sup>3,4</sup>	222 mm	197 mm	433 mm
Streusammelungsperioden	2002–2007, 2010–2018 <sup>5</sup>	2000–2018	2005–2018
Pollen-Messstationen (MeteoSchweiz 2020)	Neuchâtel, La-Chaux-de-Fonds, Basel	Lausanne	Buchs SG
Entfernung Pollenstationen	35–50 km	10 km	30 km

**Tab 1** Charakteristiken der untersuchten Flächen. 1) nach Ellenberg und Klötzli (1972); 2) Meteorologische Werte der Freiland-Messstationen der LWF-Flächen (Rebetez et al 2018), Mittelwerte der jeweiligen Streusammelungsperioden (Bettlachstock inklusive 2008 und 2009); 3) Depositionsdaten der Freiland-Messstationen der LWF-Flächen (Thimonier et al 2019), Mittelwerte der jeweiligen Streusammelungsperioden (Bettlachstock inklusive 2008 und 2009); 4) Durchschnitt der Monate Juni, Juli und August; 5) unvollständige Streusammlungen in den Jahren 2008 und 2009.





Abb 3 Normal entwickelte Bucheckern Mitte des Sommers. Foto: Iben Margrete Thomsen

Bodentiefe permanent installiert. Sie messen bis zu einem Bodenmatrixpotenzial von  $-900$  hPa (zuverlässige Messungen bis  $-700$  hPa).

Die Pollenkonzentration wird von MeteoSchweiz mit volumetrischen Pollenfallen des Hirst-Typs gemessen<sup>2</sup> (Gehrig 2019), und das Annual Pollen Integral (API<sub>n</sub>) wird berechnet, indem die tägliche durchschnittliche Pollenkonzentration für das Jahr aufsummiert wird (Galán et al 2017).

#### Statistische Methoden

Zur Darstellung der Maststärke wurden Fruktifikationsintensitäten im Zeitraum von 2006 bis 2018 mittels Empirical Bayesian Kriging in ArcGIS Desktop (Version 10.7.1) räumlich inter-beziehungsweise extrapoliert (Krivoruchko & Gribov 2014; Abbildung 2). Die analysierten Daten wurden von der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL erhoben und umfassen Messungen und Beobachtungen von der LWF, vom Sanasilva-Programm und von einem zusätzlichen WSL-Messnetz. Die Mess- und Schätzwerte wurden in Prozent des Maximums pro Standort umgerechnet. Die potenzielle Buchenverbreitung in der Schweiz nördlich der Alpen stammt aus einem neu entwickelten Artenverbreitungsmodell (Wüest et al 2020).

Um die Variabilität von Umweltfaktoren zwischen verschiedenen Blütejahren (Jahre mit einem API<sub>n</sub> grösser als  $1000$  Pollen  $\times$  Tag  $m^{-3}$ ) in den beiden untersuchten Jahreszeiten zu bestimmen, wurden für jede Fläche der saisonale Mittelwert, die Standardabweichung und der Variationskoeffizient des Niederschlags ( $CV_{prec}$ ), der Durchschnittstemperatur ( $CV_{temp}$ ) und der Bodenmatrixpotenziale in 15, 30, 50 und 80 cm Tiefe ( $CV_{15}$ ,  $CV_{30}$ ,  $CV_{50}$ ,  $CV_{80}$ ) berechnet.

Die Umweltfaktoren Niederschlag, Temperatur und Bodenmatrixpotenziale in Jahren mit erfolgreicher Bestäubung, aber niedriger Fruchtbiomasse (Jahre mit gescheiterter Fruktifikation,  $n=5$ ) wurden mittels t-Test mit Jahren mit erfolgreicher Fruktifikation (Mastjahre,  $n=5$ ) verglichen. Jahre mit gescheiterter Fruktifikation wurden festgelegt als Jahre, in denen das API<sub>n</sub> grösser als  $1000$  Pollen  $\times$  Tag  $m^{-3}$  und die Fruchtbiomasse kleiner als  $600$  kg  $ha^{-1}$  war. Für den Vergleich der Umweltfaktoren wurde die Abweichung vom langjährigen Mittel des Niederschlags, der Lufttemperaturen und der Bodenmatrixpotenziale in 15, 30, 50 und 80 cm Bodentiefe für den Frühling (April und Mai) und den Sommer (Juni und Juli) berechnet. Am Bettlachstock wurde das Jahr 2016 ausgeschlossen, obwohl es eines der stärksten Mastjahre in der Messreihe war, da für dieses Jahr keine Bodenmatrixpotenzial-Messungen verfügbar sind. Die Messungen von Lausanne wurden nicht einbezogen, weil an diesem Standort in den letzten zwei Jahrzehnten kein Jahr mit gescheiterter Fruktifikation gemessen wurde.

Korrelationskoeffizienten (Pearson's  $r$ ) wurden berechnet, um die Zusammenhänge zwischen Pollen-, Frucht- und Blattproduktion zu analysieren. Die Parameter wurden in Prozent des Maximalwertes pro Untersuchungsfläche umgerechnet. Für die Analyse der Korrelationen zwischen Pollen- und Blattproduktion sowie zwischen Frucht- und Blattproduktion wurden alle gemessenen Jahre verwendet. Für die Korrelation zwischen Pollen- und Fruchtproduktion wurden die Pollenmesswerte unter 10% ausgeschlossen, um eine Verzerrung auszuschliessen, da davon auszugehen ist, dass in Jahren mit wenig Pollen nur wenige Früchte produziert werden können. Für die Auswertungen wurde die Software R (Version 3.6.2; R Core Team 2019) verwendet.

## Resultate

### Jährliche Fruktifikationsintensität

Im Zeitraum von 2006 bis 2018 ist regional eine Tendenz zu einem Zweijahreszyklus von Buchenmast zu erkennen (Abbildung 2). Starke Fruktifikation (Halb- bis Vollmast) im gesamten Verbreitungsgebiet der Buche in der Schweiz trat in den Jahren 2006, 2009, 2011 und 2016 auf. Leermast herrschte in den Jahren 2007 (mit Ausnahme der äussersten Westschweiz), 2008, 2010, 2012, 2015 und 2017. 2014 war die Fruktifikation verbreitet eher tief; 2013 und 2018 war die Fruktifikation nur in der Nordschweiz erfolgreich.

<sup>2</sup> Pollen monitoring network; [www.meteoswiss.admin.ch/home/measurement-and-forecasting-systems/land-based-stations/pollen-monitoring-network.html](http://www.meteoswiss.admin.ch/home/measurement-and-forecasting-systems/land-based-stations/pollen-monitoring-network.html)

Standort	Jahreszeit	Niederschlag (mm)		Temperatur (°C)	
		langjähriges Mittel ± Standardabweichung	Variationskoeffizient (CV, in %)	langjähriges Mittel ± Standardabweichung	Variationskoeffizient (CV, in %)
Bettlachstock	Frühling	146.6 ± 76.4	52	8.4 ± 1.7	20
Lausanne	Frühling	106.7 ± 48.3	45	9.6 ± 1.3	14
Schänis	Frühling	240.5 ± 122.7	51	11.3 ± 1.7	15
Bettlachstock	Sommer	167.1 ± 61.1	37	14.7 ± 2.1	14
Lausanne	Sommer	146.4 ± 55.8	38	15.7 ± 1.8	12
Schänis	Sommer	335.2 ± 170.6	51	16.5 ± 1.5	9
Bettlachstock	Frühling und Sommer	313.7 ± 89.6	29	11.6 ± 1.3	11
Lausanne	Frühling und Sommer	253.1 ± 80.6	32	12.7 ± 0.9	7
Schänis	Frühling und Sommer	575.7 ± 183.8	32	13.9 ± 1.0	7

**Tab 2** Langjährige Mittel, Standardabweichungen und Variationskoeffizienten (Standardabweichung/Mittelwert) der Wetterbedingungen in Blütejahren (APIn höher als 1000 Pollen × Tag m<sup>-3</sup>) für die drei Buchenstandorte. Anzahl Blütejahre in Bettlachstock: n = 9, Lausanne: n = 6, Schänis: n = 6.

Standort	Bodentiefe	Frühling		Sommer	
		langjähriges Mittel ± Standardabweichung (hPa)	Variationskoeffizient (CV, in %)	langjähriges Mittel ± Standardabweichung (hPa)	Variationskoeffizient (CV, in %)
Bettlachstock	15 cm	-104.6 ± 106.3	101.6	-155.8 ± 89.4	57.4
Lausanne	15 cm	-52.6 ± 32.1	61	-184.4 ± 75.3	40.8
Schänis	15 cm	-20.2 ± 16.7	82.7	-160.2 ± 91.8	57.3
Bettlachstock	30 cm	-47.6 ± 54.4	114.3	-170.3 ± 134.8	79.2
Lausanne	30 cm	-43.8 ± 35.2	80.4	-199.8 ± 82.7	41.4
Schänis	30 cm	-14.2 ± 10.7	75.4	-125.2 ± 90.3	72.1
Bettlachstock	50 cm	-31.4 ± 31.2	99.4	-130.3 ± 124.6	95.6
Lausanne	50 cm	-37.5 ± 33.6	89.6	-202.3 ± 72.9	36
Schänis	50 cm	-11.6 ± 7.1	61.2	-93.2 ± 65.8	70.6
Bettlachstock	80 cm	-48.7 ± 58.4	119.9	-183.3 ± 75.0	40.9
Lausanne	80 cm	-38.5 ± 28.9	75.1	-168.4 ± 78.4	46.6
Schänis	80 cm	-8.0 ± 3.4	42.5	-38.8 ± 34.6	89.2

**Tab 3** Langjährige Mittel, Standardabweichungen und Variationskoeffizienten (Standardabweichung/Mittelwert) der Bodenmatrixpotenziale in Blütejahren (APIn höher als 1000 Pollen × Tag m<sup>-3</sup>) für die drei Buchenstandorte. Anzahl Blütejahre in Bettlachstock: n = 9, Lausanne: n = 6, Schänis: n = 6.

### Variabilität von Umweltfaktoren in Blütejahren

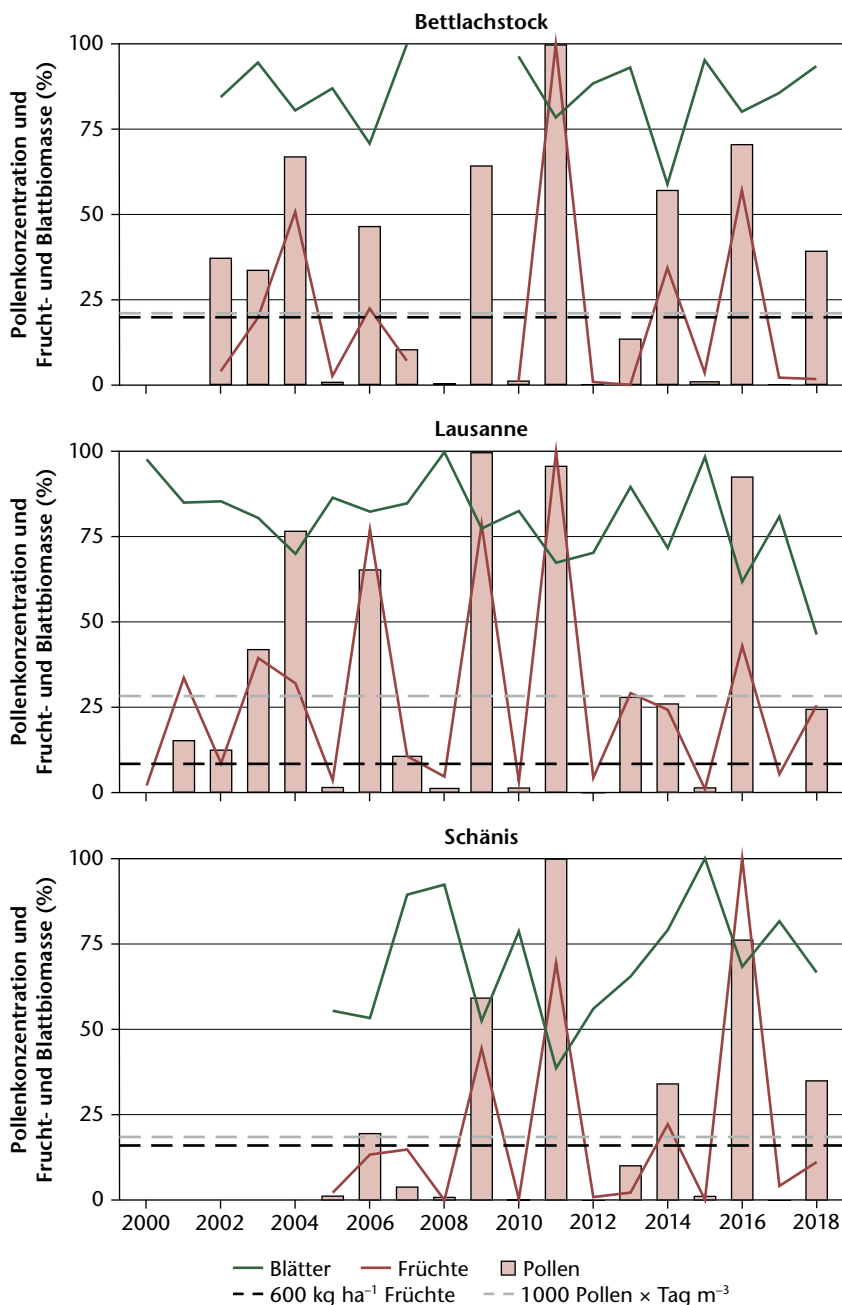
Die Variabilität von Niederschlag und Durchschnittstemperaturen im Frühling von Blütejahren war in Lausanne am tiefsten (Tabelle 2). Im Sommer von Blütejahren war der CV<sub>prec</sub> am Bettlachstock am tiefsten und in Schänis am höchsten, während CV<sub>temp</sub> in Schänis am tiefsten und am Bettlachstock am höchsten war (Tabelle 2). Die Bodenmatrixpotenziale variierten im Frühling von Blütejahren abhängig von der Bodentiefe unterschiedlich stark, und im Sommer waren CV<sub>15</sub>, CV<sub>30</sub> und CV<sub>50</sub> in Lausanne deutlich geringer als an den anderen beiden Standorten (Tabelle 3).

### Einfluss von Trockenheit und Hitzeperioden auf die Fruchtentwicklung

Am Bettlachstock trat die Kombination von APIn grösser als 1000 Pollen × Tag m<sup>-3</sup> und Fruchtbio-masse kleiner als 600 kg ha<sup>-1</sup> in den Jahren 2002, 2003 und 2018 auf, in Schänis in den Jahren 2006 und 2018 (Abbildung 4). Die stärksten Mastjahre am Bettlachstock waren die Jahre 2004, 2011 und 2014

(sowie 2016, in diesem Jahr wurden jedoch keine Bodenmatrixpotenzial-Messungen erfasst), in Schänis die Jahre 2011 und 2016.

Bei der Analyse der Witterungsbedingungen und Bodenmatrixpotenziale im Frühling zeigten sich keine Unterschiede zwischen Jahren mit einer gescheiterten Fruktifikation und Mastjahren (Tabelle 4). Bei den Witterungsbedingungen im Sommer hingegen gab es grosse Unterschiede: Die Niederschlagsmengen waren in Jahren mit gescheiterter Fruktifikation um 45% niedriger als im langjährigen Mittel und signifikant tiefer als in Jahren mit erfolgreicher Mast (Abbildung 5, Tabelle 4). Gleichzeitig waren die Durchschnittstemperaturen im Sommer um 1.5 °C höher als im langjährigen Mittel und signifikant höher als in Jahren mit erfolgreicher Mast (Abbildung 5, Tabelle 4). Bei den Bodenmatrixpotenzialen im Sommer zeigten sich keine deutlichen Unterschiede, die Werte waren aber in Jahren mit gescheiterter Fruktifikation tiefer (trockenere Böden) und in Mastjahren höher (feuchtere Böden) als im langjährigen Mittel (Abbildung 5, Tabelle 4). Betrachtet man beide Jahreszeiten zusammen,



**Abb 4** Annual Pollen Integral (API;  $\text{Pollen} \times \text{Tag} \text{ m}^{-3}$ ) sowie Blatt- und Fruchtbiomasse ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) der Buche in Prozent des gemessenen Höchstwerts der untersuchten Buchenflächen. Schwellenwerte für die Definition für Jahre mit unvollständig entwickelten Früchten: mehr als  $1000 \text{ Pollen} \times \text{Tag} \text{ m}^{-3}$  und weniger als  $600 \text{ kg ha}^{-1}$  Früchte pro Jahr. Am Bettlachstock wurde der Streufall in den Jahren 2008 und 2009 unvollständig gesammelt.

zeigte sich bei den Niederschlagsmengen und bei den Bodenmatrixpotenzialen kein Unterschied, die Durchschnittstemperaturen hingegen waren auch hier in Jahren mit gescheiterter Fruktifikation höher (Tabelle 4).

### Beziehungen zwischen Pollen-, Frucht- und Blattproduktion

Pollenkonzentration und Fruchtproduktion zeigten eine starke positive Korrelation und die Blattproduktion war in Jahren mit hoher Pollenkonzentration beziehungsweise Fruchtproduktion reduziert (Abbildung 6).

## Diskussion

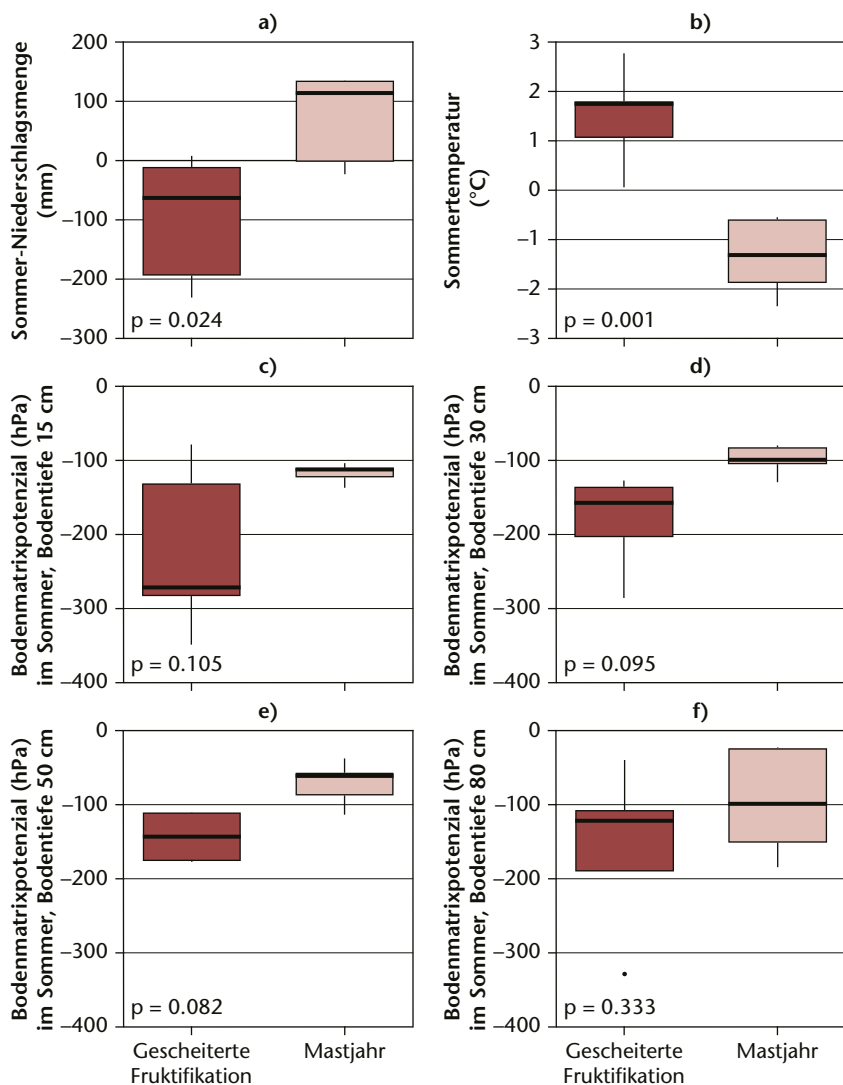
Das Phänomen, dass die Buche bei ungünstigen Witterungsbedingungen ihre Früchte während deren Reifung abwirft, wurde unseres Wissens noch nie wissenschaftlich beschrieben. Unsere Beobachtung deutet darauf hin, dass Hitzewellen und langanhaltende Trockenheit im Sommer ein «Umweltveto» darstellen, vergleichbar mit Spätfrost während der Bestäubung (Bogdziewicz et al 2018). Ein solcher Entwicklungsstopp wurde für Wälder der gemässigten Breiten bisher nur für einzelne Arten und nur im Zusammenhang mit Frost- oder Insektenfrassschäden beschrieben (Williamson 1966, Stephenson 1981). Für Obstbäume ist bekannt, dass intakte Früchte frühzeitig abgeworfen werden können, meist als Folge von Blattreduktion durch Frassschäden, frühzeitigem Laubfall oder starkem Schattenwurf (Stephenson 1981).

Im Falle des Hitzesommers 2018 in der Schweiz führten wahrscheinlich frühzeitige Blattverfärbung und Laubfall zu einer Einschränkung der verfügbaren Ressourcen und somit zu einem vorzeitigen Fruchtabwurf (Crone & Rapp 2014, Pearse et al 2016; Abbildung 6). Allerdings steht unsere Beobachtung im Widerspruch zu den Erkenntnissen von Geburek et al (2012), die davon ausgingen, dass die Buche nach erfolgreicher Bestäubung in aller Regel Früchte produziert. Im Unterschied zu Arten, die jedes Jahr grosse Mengen an Pollen produzieren (zum Beispiel Eichen- und Föhrenarten), ist die Pollenproduktion bei der Buche auch in Mastjahren limitiert, sodass man davon ausgehen kann, dass die Blüten- und Fruchtentwicklung für die Buche ressourcenintensiver sind (Geburek et al 2012).

Laut Waring (1987) und Dobbertin (2005) folgt die Ressourcenverteilung einer Hierarchie: Am wichtigsten sind Blattproduktion und Knospenentwicklung, gefolgt von Wurzel- und Stammwachstum. Nur in Mastjahren werden Ressourcen zur Fruchtentwicklung hin verschoben. Falls die Bedingungen für die Fruchtproduktion schlecht sind, stoppt der Baum offensichtlich die Ressourcenverteilung zu den Früchten, um einen Ressourcenverlust zu verhindern. Stattdessen werden für das nächste Jahr Blütenknospen angelegt. Dies sieht man zum Beispiel am Bettlachstock in den Jahren 2002 bis 2004: 2002 und 2003 kam es zu einem verfrühten Fruchtabwurf, und erst 2004 war wieder ein Mastjahr (Abbildung 4). Die Pollenmessungen in diesen Jahren zeigen jedoch, dass die Buche in allen drei Jahren blühte (Abbildung 4). 2005 war die Pollenkonzentration dagegen wieder sehr niedrig. In erfolgreichen Mastjahren werden offensichtlich keine Blütenknospen angelegt, sodass im darauffolgenden Jahr die Pollenkonzentration niedrig ist.

In Lausanne traten in Sommern von Blütejahren weniger extreme Wetterverhältnisse auf als am





**Abb 5** Unterschiede bei den Wetterbedingungen (a: Niederschlag, b: Temperatur) und den Bodenmatrixpotenzialen (c: in 15 cm Bodentiefe, d: 30 cm, e: 50 cm, f: 80 cm) im Sommer zwischen Jahren mit gescheiterter Fruktifikation und Mastjahren. Dargestellt sind die Abweichungen vom langjährigen Mittel. p-Werte stammen von t-Tests. Jahre mit gescheiterter Fruktifikation: 5; Mastjahre: 5.

Bettlachstock und in Schänis, was die Abwesenheit von Jahren mit gescheiterter Fruktifikation in Lausanne erklären kann (Tabelle 3). Das ausgeglichene Niederschlagsregime bildet sich auch in den Bodenmatrixpotenzialen ab (Tabelle 4). Diese zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen erfolgreichen Mastjahren und Jahren mit gescheiterter Fruktifikation. Ausschlaggebend für diesen fehlenden Zusammenhang könnte die Messmethode mit Tensiometern sein, die keine Erfassung von trockenen Bodenverhältnissen erlaubt. Zudem könnten erhöhte Lufttemperaturen zu Hitzestress im Kronenraum führen und die Photosynthese beeinträchtigen, sodass nicht genügend Ressourcen für die Fruchtentwicklung zur Verfügung stünden.

Die oben erwähnten Erkenntnisse von Waring (1987) und Dobbartin (2005), dass in Mastjahren die Ressourcen prioritär in Fruchtentwicklung investiert werden, erklären auch die Reduktion der Blattproduktion während Mastjahren auf den LWF-Flächen. Eine neue europäische Studie über Änderungen der Ressourcenverteilung zwischen vegetativen und generativen Pflanzenteilen in Mastjahren zeigt, dass bei der Buche die Masse der einzelnen Blätter in Mastjahren reduziert ist (Nussbaumer et al in review). Dabei kann dieser Verlust bei günstigen Standortbedingungen kompensiert werden, vor allem auf warmen und trockenen Standorten, während dies an den kühleren und frischen Standorten des Alpenbogens in Frankreich und in der Schweiz nicht möglich ist (Nussbaumer et al in review).

Unsere Ergebnisse stützen die Annahme, dass die Buchenblüte grundsätzlich einem Zweijahreszyklus folgt, wie dies schon von Matthews (1955) beobachtet wurde. Wir präsentieren hier aber ein neues Modell, das sich am Modell für den Olivenbaum

Parameter	Jahreszeit	Bodentiefe	t-Wert	df	p-Wert	Jahre mit gescheiterter Fruktifikation*	Mastjahre*
Niederschlag (mm)	Frühling		0.46	7.93	0.659	-5	-33
Niederschlag (mm)	Sommer		-2.85	7.26	<b>0.024</b>	-99	71
Niederschlag (mm)	Frühling und Sommer		-1.6	7.91	0.15	-104	38
Temperatur (°C)	Frühling		0.3	7.99	0.768	0.7	0.3
Temperatur (°C)	Sommer		4.94	7.58	<b>0.001</b>	1.5	-1.3
Temperatur (°C)	Frühling und Sommer		2.71	5.96	<b>0.035</b>	1.1	-0.5
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Frühling	15 cm	-0.73	4.33	0.5	-54	-93
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Frühling	30 cm	-0.61	5.24	0.57	-24	-47
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Frühling	50 cm	-0.79	4.64	0.467	-18	-32
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Frühling	80 cm	-1.51	4.04	0.204	-10	-56
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Sommer	15 cm	2.07	4.11	0.105	-223	-117
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Sommer	30 cm	2.15	4.15	<i>0.095</i>	-241	-100
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Sommer	50 cm	2.23	4.48	<i>0.082</i>	-196	-72
Bodenmatrixpotenzial (hPa)	Sommer	80 cm	1.04	6.98	0.333	-158	-96

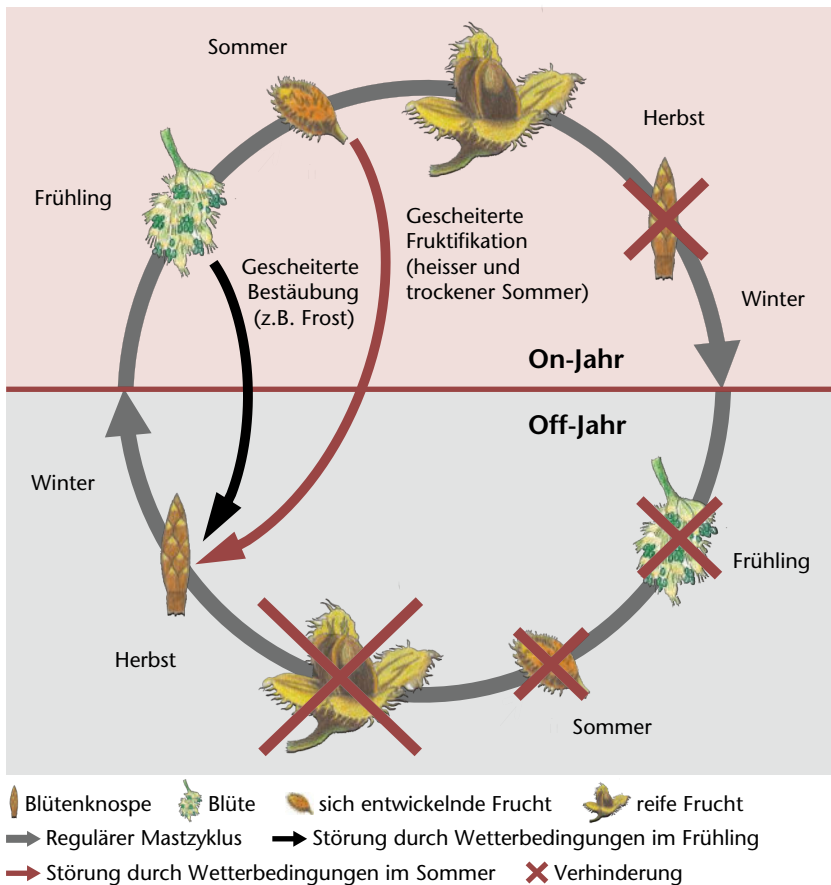
**Tab 4** Resultate der t-Tests, die Wetterbedingungen und Bodenmatrixpotenziale in Jahren mit gescheiterter Fruktifikation mit Mastjahren vergleichen. Jahre mit gescheiterter Fruktifikation: 5; Mastjahre: 5. Fett geschriebene p-Werte:  $p < 0.05$ , kursiv geschriebene p-Werte:  $p < 0.1$ . df = Freiheitsgrade. \*: Abweichung vom langjährigen Mittel.



**Abb 6** Korrelationen zwischen Fruchtbiorasse, Blattbiorasse und Pollenkonzentration der Buche in Prozent des gemessenen Höchstwerts pro LWF-Fläche. Aussergewöhnlich tiefe Blattbiorassewerte wurden in Schänis im Jahr 2011 und in Lausanne im Jahr 2018 gemessen.  $r$  = Pearson's  $r$ .

(*Olea europaea*) von Lavee (2007) orientiert: Es zeigt, wie der Zweijahreszyklus durch ungünstige Wetterbedingungen unterbrochen werden kann (Abbildung 7). Dieser Zweijahreszyklus wird vermutlich teils durch Wetterbedingungen (Umweltvetos), teils durch Ressourcendynamik-Mechanismen gesteuert. Wir postulieren in unserem Modell, dass der Zwei-

jahreszyklus durch folgende ungünstige Bedingungen unterbrochen werden kann: 1) Spätfrost während der Blüte und 2) langanhaltende Regenperioden während der Blüte, die beide eine erfolgreiche Bestäubung verhindern können, sowie 3) Hitzewellen und langanhaltende Trockenheit im Sommer während der Fruchtentwicklung, die zu einem vorzeitigen Fruchtabwurf führen können.



**Abb 7** Modell des Zweijahresmastzyklus der Buche. Ungünstige Wetterbedingungen im Frühling können zu einer Verhinderung der Bestäubung führen (schwarzer Pfeil). Zudem können extrem heisse und trockene Verhältnisse im Sommer zum frühzeitigen Abwurf der Früchte führen (roter Pfeil). In beiden Fällen werden Blütenknospen für das Folgejahr angelegt. On-Jahr: potenzielles Mastjahr, Off-Jahr: Jahr nach einem Mastjahr. In erfolgreichen Mastjahren werden keine Blütenknospen angelegt. Schema nach Lavee (2007). Zeichnungen: Anita Nussbaumer

## Schlussfolgerungen und Ausblick

Bedingt durch den Klimawandel sind in den letzten zwei Jahrzehnten die Maximaltemperaturen in der Schweiz um 1.5 °C gestiegen, was vermehrt zu extremen Hitzewellen führte (Lorenz et al 2019). Die Klimaszenarien für die Schweiz und Mitteleuropa prognostizieren, dass in Zukunft die Sommer vermehrt heiss und trocken sein werden (NCCS 2018). Damit steigt in den nächsten Jahrzehnten die Gefahr für Hitzewellen und langanhaltende Trockenperioden. Das Representative-Concentration-Pathways-(RCP)-8.5-Szenario prognostiziert für die Schweiz bis 2100 einen Temperaturanstieg von 3.3 bis 5.4 °C; dabei werden die Winter zwar tendenziell niederschlagsreicher, die Sommer aber gleichzeitig trockener (NCCS 2018). In Anbetracht dieser Voraussagen ist zu vermuten, dass die Buche Schwierigkeiten haben wird, sich an die zukünftigen Klimaverhältnisse in der Schweiz anzupassen. Es ist wahrscheinlich, dass sie von trocken- und wärmetoleranteren Arten wie den einheimischen Eichenarten abgelöst wird (Hanewinkel et al 2013). Unsere Studie zeigt, dass extrem heisse und trockene Sommer bei der Buche zu einem Abwurf der nicht fertig entwickelten Früchte führen können. Dies kann unter den heutigen Klimaszenarien dazu führen, dass die Buche langfristig Probleme mit der natürlichen Verjüngung bekommen wird, nicht nur in der Schweiz, sondern auch in anderen Regionen Europas. Besser an die zukünftigen Klimabedingungen



angepasste einheimische Arten, die sich besser vermehren, könnten die vormaligen Buchenstandorte erobern.

Eingereicht: 25. Mai 2020, akzeptiert (mit Review): 5. November 2020

## Dank

An Christian Hug für die Koordination der Sanasilva-Inventuren, Oliver Schramm für die Feldarbeit, Anna Brechbühl, Jana Berrocoso und Meret Zimmermann für das Verarbeiten der Streuproben, den lokalen Feldbeobachtern für ihre Feldbeurteilungen, Messungen und Probenahmen sowie an zahlreiche weitere Personen aus den Sanasilva-Feldteams. An Gustav Schneider für den Betrieb von Wetterstationen vor Ort und Elisabeth Graf Pannatier für das Zusammenstellen und Auswerten der Tensiometermessungen sowie Nouredine Hajjar für die Pflege der Tensiometerdaten und an die Waldeigentümer für ihre Zustimmung zur Durchführung dieser Studie.

## Finanzielle Unterstützung

Von der WSL Trockenheits-Initiative 2018/2019 für das Projekt C3 «Wie wirkt sich der Trockensommer 2018 auf die Blatt- und Fruchtentwicklung der Buchen aus?», vom Kanton St. Gallen und von der Stadt Lausanne. Die Auswertungen basieren auf Daten der Langfristigen Waldökosystem-Forschung LWF ([www.lwf.ch](http://www.lwf.ch)), die Teil des International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests ([www.icp-forests.net](http://www.icp-forests.net)) ist, das hauptsächlich durch die WSL und das Bundesamt für Umwelt (BAFU) finanziert wird.

## Literatur

- BOGDZIEWICZ M, STEELE MA, MARINO S, CRONE EE (2018) Correlated seed failure as an environmental veto to synchronize reproduction of masting plants. *New Phytol* 219: 98–108.
- BOGDZIEWICZ M, ZYWIEC M, ESPELTA JM, FERNÁNDEZ-MARTINEZ M, CALAMA R ET AL (2019) Environmental veto synchronizes mast seeding in four contrasting tree species. *Am Nat* 194: 246–259.
- BURAS A, RAMMIG A, ZANG CS (2020) Quantifying impacts of the drought 2018 on European ecosystems in comparison to 2003. *Biogeosciences* 17: 1655–1672.
- CRONE EE, RAPP JM (2014) Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Ann N Y Acad Sci* 1322: 21–34.
- DOBBERTIN M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J For Res* 124: 319–333.
- DROBYSHEV I, ÖVERGAARD R, SAYGIN I, NIKLASSON M, HICKLER T ET AL (2010) Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For Ecol Manag* 259: 2160–2171.
- DROBYSHEV I, NIKLASSON M, MAZEROLLE MJ, BERGERON Y (2014) Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. *Agric For Meteorol* 192–193: 9–17.
- EICHHORN J, DAMMANN I, SCHÖNFELDER E, ALBRECHT M, BECK W ET AL (2008) Assessment of drought resistance of beech exemplified by the 2003 extreme weather conditions. In: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, editor. Ergebnisse angewandter Forschung zur Buche. Göttingen: Universitätsverlag. pp. 109–134.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt Schweiz Anst Forstl Versw* 48: 589–930.
- GALÁN C, ARIATTI A, BONINI M, CLOT B, CROUZU B ET AL (2017) Recommended terminology for aerobiological studies. *Aerobiologia* 33: 293–295.
- GEBUGREK T, HIESS K, LITSCHAUER R, MILASOWSKY N (2012) Temporal pollen pattern in temperate trees: expedience or fate? *Oikos* 121: 1603–1612.
- GEHRIG R (2019) Representativeness of pollen traps: a review of the national pollen network of Switzerland. *Aerobiologia* 35: 577–581.
- HANEWINKEL M, CULLMANN DA, SCHELHAAS MJ, NABUURS GJ, ZIMMERMANN NE (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat Clim Chang* 3: 203–207.
- KRIVORUCHKO K, GRIBOV A (2014) Pragmatic Bayesian Kriging for Non-Stationary and Moderately Non-Gaussian Data. In: Pardo-Igúzquiza E et al, editors. *Mathematics of Planet Earth*. Berlin: Springer. pp. 61–64.
- LAVEE S (2007) Biennial bearing in olive (*Olea europaea*). *Annales, Series Hist Nat* 17: 101–112.
- LEBOURGEOIS F, DELPIERRE N, DUFRÈNE E, CECCHINI S, MACÉ S ET AL (2018) Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests. *Eur J For Res* 137: 349–365.
- LORENZ R, STALHANDSKE Z, FISCHER EM (2019) Detection of a climate change signal in extreme heat, heat stress, and cold in Europe from observations. *Geophys Res Lett* 46: 8363–8374.
- MATTHEWS JD (1955) The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28: 107–116.
- METEOSCHWEIZ (2018) Hitze und Trockenheit im Sommerhalbjahr 2018 – eine klimatologische Übersicht. Fachbericht MeteoSchweiz Nr. 272. Zürich: Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie. 39 p.
- METEOSCHWEIZ (2019) Klimareport 2018. Zürich: Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie. 94 p.
- NCCS (2018) CH2018 – Klimaszenarien für die Schweiz. Zürich: National Centre for Climate Services. 271 p.
- NUSSBAUMER A, WALDNER P, ETZOLD S, GESSLER A, BENHAM S ET AL (2016) Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *For Ecol Manag* 363: 237–251.
- NUSSBAUMER A, WALDNER P, APUHTIN V, AYTAZ F, BENHAM S ET AL (2018) Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe. *For Ecol Manag* 429: 336–350.
- NUSSBAUMER A, MEUSBURGER K, SCHMITT M, WALDNER P, GEHRIG R ET AL (2020) Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Sci Rep* 10: 5334.
- PEARSE IS, KOENIG WD, KELLY D (2016) Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytol* 212: 546–562.
- R CORE TEAM (2019) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- REBETEZ M, VON ARX G, GESSLER A, GRAF PANNATIER E, INNES JL ET AL (2018) Meteorological data series from Swiss long-term forest ecosystem research plots since 1997. *Ann For Sci* 75: 41–48.
- RIGLING A, ETZOLD S, BEBI P, BRANG P, FERRETTI M ET AL (2019) Wie viel Trockenheit ertragen unsere Wälder? Lehren aus extremen Trockenjahren. *Forum für Wissen* 78: 39–51.
- SCHAUB M, DOBBERTIN M, KRÄUCHI N, KAENNEL DOBBERTIN M (2011) Preface – long-term ecosystem research: understanding the present to shape the future. *Environ Monit Assess* 174: 1–2.
- 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 Appl Ecol* 45: 86–103.

- STEPHENSON AG (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 253–279.
- THIMONIER A, KOSONEN Z, BRAUN S, RIHM B, SCHLEPPI P ET AL (2019) Total deposition of nitrogen in Swiss forests: comparison of assessment methods and evaluation of changes over two decades. *Atmos Environ* 198: 335–350.
- VENNER S, SIBERCHICOT A, PÉLISSON PF, SCHERMER E, BEL-VENNER MC ET AL (2016) Fruiting strategies of perennial plants: a resource budget model to couple mast seeding to pollination efficiency and resource allocation strategies. *Am Nat* 188: 66–75.
- WARING RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience* 37: 569–574.
- WILLIAMSON MJ (1966) Premature abscissions and white oak acorn crops. *For Sci* 12: 19–21.
- WOHLGEMUTH T, KISTLER M, AYMONT C, HAGEDORN F, GESSLER A ET AL (2020) Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweiz Z Forstwes* 171:257–269. doi: 10.3188/szf.2020.0257
- WÜEST RO, BERGAMINI A, BOLLMANN K, BALTENSWEILER A (2020) LiDAR data as a proxy for light availability improve distribution modelling of woody species. *For Ecol Manag* 456: 117644.

## Chute précoce des fruits dans les hêtraies suisses au cours de l'été chaud et sec de 2018

Le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) suit une stratégie de reproduction qui se caractérise par une production massive de fruits certaines années, et à l'inverse une production très faible les autres années. Une forte floraison est une condition préalable à la production massive de fruits. En Suisse, au cours de l'été particulièrement chaud et sec de 2018, après une très forte floraison au printemps et des concentrations de pollen très élevées, seuls quelques fruits se sont développés dans certains peuplements de hêtres, ou des fruits pas complètement développés sont tombés prématurément en été. L'analyse des données mesurées au cours des 15 à 19 dernières années sur trois placettes de hêtres du programme de Recherche à long terme sur les écosystèmes forestiers (LWF) a montré que les vagues de chaleur extrêmes et les sécheresses prolongées pendant le développement des fruits peuvent entraîner une interruption de la production de fruits. Ces conditions météorologiques extrêmes fonctionnent donc comme un «veto environnemental». L'analyse des années pour lesquelles, comme en 2018, les fruits se sont mal ou peu développés malgré une pollinisation réussie, a montré que les températures moyennes de ces étés étaient supérieures de 1.5 °C et les sommes des précipitations inférieures de 45% par rapport à la moyenne à long terme. Le cycle supposé de deux ans de fructification massive des hêtres peut être donc interrompu non seulement par des conditions météorologiques défavorables pendant la pollinisation, mais aussi pendant le développement des fruits.

## Early fruit abortion at Swiss beech stands during the hot and dry summer 2018

European beech (*Fagus sylvatica*) shows a distinct reproduction strategy, i.e. mast behaviour, with years of abundant blossom and beechnut production and years of low blossom and fruit production. Beech was thought to be a species which, when pollination is successful, very likely produces fruits. During the very hot and dry summer 2018, however, despite successful pollination in spring, fruits were not produced or were aborted early in summer at some sites in Switzerland. Analysis of measurements from the last 15 to 19 years at three beech sites from the Swiss Long-Term Forest Ecosystem Research Programme (LWF) revealed that extreme heatwaves and prolonged drought during fruit development can lead to fruit abortion. These extreme weather conditions can act as an 'environmental veto' for fruit production. In summers with mast failure, temperatures were 1.5 °C higher and precipitation sums were 45% lower than the long-term average. The suggested biennial mast cycle of European beech can therefore not only be hampered by unfavourable weather conditions during pollination but also by extreme weather conditions during fruit development.