| Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz | Heft 19 (2020) | S. 51–69 | 6 Fig., 2 Tab. + Anh. | urn:nbn:de:0041-afsv-01946 |
|---|---|---|---|---|

Scopus Indexed Journal

**Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz – *Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation***

www.afsv.de/index.php/waldoekologie-landschaftsforschung-und-naturschutz

# Die Bedeutung des Bodens für die Standortbindung von Baumarten in Deutschland

*The relevance of the soil for the habitat specificity of tree species in Germany*

Karl Heinz Mellert, Axel Göttlein & Nicole Wellbrock

***Abstract***

*In ecological niche models (ENM), the soil regularly plays a subordinate role compared to the climate. The German Forest Soil Inventory (BZE II) offers an ideal database for the realistic assessment of the contribution of soil properties to the habitat specificity of tree species. The factors of soil chemistry were the C/N ratio and the base saturation (BS), the available water capacity (AWC) as soil physical parameters, the average temperature in the vegetation period (Tmp) and the climatic water balance (CWB) as climate and water budget parameters. Among the possible modeling techniques, Maxent proved to be particularly suitable, since this machine learning method requires only a few observations and the aim was to analyze the habitat specificity of as many tree species as possible. Only for eight out of 40 tree species too few observations were available for modeling. In 20 cases, the overall model quality was low, especially because of a weak limitation of tree species due to the climate (period 1970–2000) and the prevailing soil conditions within Germany (soil indifferent tree species). According to the models, there is a strong dependency on soil chemistry for 17 tree species. The soil was hardly relevant for three tree species compared to the climate. The impact of AWC was generally small. For most tree species, the occurrences were more determined by the C/N ratio than by BS. For the tree species most dependent on the soil, however, the variable importance of the BS was similarly large. The strong influence of the C/N ratio is also due to the recycling of nutrients to the soil humus via the litter and is therefore not a purely soil-based effect. The results are fundamentally in line with previous assessments of tree species requirements. However, deviating findings as well as diverging expert opinions on habitat specificity underscore the need for data-based methods to objectify and readjust our knowledge. With the help of data-based ecograms, the site-specific preferences and tolerances of rare and interesting alternative tree species in climate change could be estimated, for which there are hardly any relevant references available in Central Europe.*

**Keywords:** *forest site, available water capacity, soil chemistry, base saturation, C/N ratio, climatic water balance, national forest soil inventory, ecological niche modeling, species distribution modeling, alternative tree species*

**Zusammenfassung**

In ökologischen Nischenmodellen spielt der Boden gegenüber dem Klima regelmäßig eine untergeordnete Rolle. Die Zweite Bundesweite Bodenzustandserhebung im Wald (BZE II) bietet eine ideale Datenbasis zur realistischen Abschätzung des Beitrags von Bodeneigenschaften für die Standortsbindung von Baumarten. Als Faktoren der Bodenchemie wurden das C/N-Verhältnis und die Basensättigung (BS), die nutzbare Feldkapazität (available water capacity, AWC) als bodenphysikalische Parameter und die Vegetationszeittemperatur sowie die klimatische Wasserbilanz (climatic water balance, CWB) als Klima- bzw. Wasserhaushaltsparameter verwendet. Unter den möglichen Modellierungstechniken erwies sich Maxent als besonders geeignet, da dieses Maschinenlernverfahren mit wenigen Beobachtungen auskommt und so das Ziel verfolgt werden konnte, die Standortsbindung von möglichst vielen Baumarten zu analysieren. Nur für acht von 40 Baumarten standen zu wenige Beobachtungen für eine Modellbildung zur Verfügung. In 20 Fällen war die Modellgüte insgesamt gering, was v. a. auf eine schwache Limitierung der Baumarten durch das Klima (Periode 1970–2000) und die vorherrschenden Bodenbedingungen (bodenvage Baumarten) innerhalb Deutschlands zurückgeführt werden kann. Für 17 Baumarten besteht nach den Modellen eine starke Abhängigkeit von der Bodenchemie. Nur für drei Baumarten war der Boden im Vergleich zum Klima kaum relevant. Der Einfluss von AWC war generell gering. Die Vorkommen waren bei den meisten Baumarten stärker an das C/N-Verhältnis gebunden als an die BS. Für die am stärksten vom Boden abhängigen Baumarten war die Variablenwichtigkeit der BS jedoch ähnlich groß. Der starke Einfluss des C/N-Verhältnisses beruht auch auf der Rückwirkung der Streu auf den Bodenhumus und ist daher kein rein bodenbürtiger Effekt. Die Resultate stehen zwar grundsätzlich im Einklang mit bisherigen Einschätzungen zu den Baumartenansprüchen. Abweichende Befunde sowie die z. T. auch untereinander divergierenden

Expertenmeinungen zur Standortsbindung unterstreichen die Notwendigkeit datengestützter Verfahren zur Objektivierung und Nachjustierung unseres Wissens. Mithilfe von datenbasierten Ökogrammen konnten die Standortspräferenzen bzw. -toleranzen auch von seltenen und im Klimawandel interessanten Alternativbaumarten eingeschätzt werden, zu deren Standortsbindung in Mitteleuropa bisher kaum relevante Publikationen vorhanden sind.

**Schlüsselwörter:** forstlicher Standort, nutzbare Wasserspeicherkapazität, Bodenchemie, Basensättigung, C/N-Verhältnis, klimatische Wasserbilanz, Nationale Waldbodeninventur, ökologische Nischenmodellierung, Artenverbreitungsmodellierung, Alternative Baumarten

## 1 Einleitung

Mit dem Klimawandel steht die Forstwirtschaft in Deutschland vor großen Herausforderungen, insbesondere benötigt sie Planungsgrundlagen für den an vielen Stellen notwendigen Waldumbau (Kölling & Zimmermann 2014, Pluess et al. 2016). Artverbreitungs- (SDMs) und Nischenmodelle (ENM) für die Ableitung der (künftigen) standörtlichen Klimarisiken (Falk & Mellert et al. 2011, Thurm et al. 2018) sind hierfür eine wichtige Basis. Bei der Baumartenwahl steht i. d. R. die klimatische Angepasstheit im Vordergrund (Zimmermann et al. 2013, Pecchi et al.2019). Allerdings kommen unter dem Druck von Schadereignissen an vielen Standorten nun Baumarten ins Spiel, die dort bisher kaum in Betracht gezogen worden wären. Mit dem Wechsel der Baumarten stellt sich daher häufig die Frage, ob die klimatisch geeigneten Alternativbaumarten auch mit den Bodenverhältnissen am Standort zurechtkommen.

In der Standortskunde werden die drei Standortsfaktoren Lage, Klima und Boden unterschieden (Lyr et al 1992; AK Standortskartierung 2016). In der Artverbreitungs- und Nischenmodellierung ist der Boden aber regelmäßig ein unterschätzter Standortsfaktor (Thuiller 2013, Diekmann et al. 2015). Der Boden ist aber ein Schlüsselkompartiment für die Baumartenwahl (Burschel & Huss 2003, AK Standortskartierung 2016) und Waldproduktivität (z. B. Mellert et al. 2014, Burggraef et al. 2016, Brandl et al. 2019). In der Praxis ist Expertenwissen zur Ökologie der Baumarten für die Baumartenwahl (Burschel & Huss 2003) bis heute ein zentraler Baustein. Die verbalen Einstufungen und Kennziffern beruhen auf jahrzehntelanger Beobachtung von Ökologen und Erfahrung von Forstleuten (z. B. Ellenberg et al. 2001, Leibundgut 1991, Otto 1994). Selbst in moderne Standortsinformationssystemen gehen Bodeneigenschaften v. a. als expertenbasierte Regeln ein (Taeger et al. 2019, Thurm & Falk 2019), da Bodeneffekte in den Modellen meist nur unzureichend abgebildet werden. Allerdings sind die empirischen Definitionen der Standortspräferenzen bzw. -toleranzen von Baumarten unvermeidlich mit einer subjektiven Komponente behaftet. Zudem sind die Erfahrungen auch vom Untersuchungsgebiet der verschiedenen Experten abhängig, haben also nur eine beschränkte regionale Gültigkeit und sind daher nicht immer kompatibel. Fortschritte bei der Objektivierung und Quantifizierung von Bodeneinflüssen auf Baumarten sind daher für die Forstpraxis unmittelbar relevant. Gerade angesichts sich ändernder Standortsbedingungen im Klimawandel gewinnt die Fundierung dieses Wissens durch Daten zunehmend an Bedeutung.

Da die Nährstoffnachhaltigkeit durch den Klimawandel eine noch größere Bedeutung erhält, ist standortsgerechte Baumartenwahl für die Zukunft immer wichtiger.

Als größter und einheitlichster Waldbodendatensatz in Europa stellt die zweite deutschlandweite Bodenzustandserhebung (BZE II; Wellbrock et al. 2016) eine hervorragende Datengrundlage für die Ermittlung der Standortsbindung von Baumarten bereit, nämlich Messwerte der entscheidenden Bodenparameter. Dabei geht es darum, die Standortsbindung von Baumarten quantitativ zu beschreiben.

Der konzeptionellen Idee des Ökogramms folgend (Ellenberg & Leuschner 2010), erstellen wir Nischenmodelle basierend auf den drei standortsgebundenen Hauptwachstumsfaktoren, Wärme (1), Wasser (2), Nährstoffe (3). Diese Umweltfaktoren sind nicht nur eng mit der Autökologie der Baumarten verbunden, sondern beeinflussen auch deren Synökologie und damit ihre Bindung an bestimmte Waldstandorte.

Folgende Variablen werden als Proxy für die Wachstumsfaktoren1–3 verwendet:

1. Durchschnittstemperatur in der forstlichen Vegetationsperiode (Mai bis September)
2. (a) klimatische Wasserbilanz in der forstlichen Vegetationsperiode (Mai bis September)
   (b) nutzbare Feldkapazität des Bodens
3. (a) BS des Bodens als Proxy für die Verfügbarkeit von Ca, K, und Mg
   (b) C/N-Verhältnis des Oberbodens als Proxy für die Verfügbarkeit von N

Die gezielte Vorauswahl von wenigen, allenfalls schwach korrelierten Variablen vermeidet Multikollinearität der Prädiktoren (Dormann et al. 2013) und steht im Einklang mit dem Sparsamkeitsprinzip der Wissenschaft (Parsimonie, Mellert et al. 2011). Die Modellierung zielt auf die Quantifizierung der Bedeutung von Boden und Klima für die Standortsbindung von Baumarten in Deutschland anhand von forstlichen Standortsparametern ab, wobei die Effekte der Bodenchemie im Vordergrund stehen. Die Arbeitsziele sind im Einzelnen:

- Berücksichtigung einer möglichst großen Zahl von Baumarten, insbesondere auch von potentiellen Alternativbaumarten
- Gruppierung von Baumarten nach dem Beitrag von Boden vs. Klima
- Identifizierung artspezifischer Optima hinsichtlich Basen- und Stickstoffversorgung
- Visualisierung von Bodeneffekten in Form von Ökogrammen
- Diskussion von statistischen Befunden und Expertenwissen

Die Basensättigung und das C/N-Verhältnis sind zentrale Parameter für die Nährstoffverfügbarkeit (AK Standortskartierung 2016). Basensättigung bestimmt den Säurezustand von Böden und die Ca-, Mg-, und K-Verfügbarkeit. Da einige Baumarten sehr spezifische Ansprüche an den Basenhaushalt stellen, ist die BS ein guter Indikator für die Charakterisierung von Waldgesellschaften und die Einnischung der Baumarten (Walentowski et al. 2013, Walthert 2013).

**Tab. 1:** Untersuchte Baumarten mit lateinischen und deutschen Namen sowie Kurzbezeichnung, Toleranzniveau gegenüber Nährstoffmangel nach Otto (1996) = „Otto (orig.)“, daraus abgeleiteter Nährstoffanspruch = „Otto (inv.)“, Ansprüche an das Nährstoffangebot nach Leibundgut (1991) = „Leibundgut“, ökologischen Zeigerwerten (Ellenberg 1991) für Bodenreaktion = „R-Zahl“ und für Stickstoff = „N-Zahl“, Anzahl der Präsenzen. Toleranzniveau gegenüber Nährstoffmangel (Otto 1996): 1 = sehr niedrig, 2 = niedrig, 3 = mittel, 4 = hoch, 5 = sehr hoch. Ansprüche an das Nährstoffangebot (Leibundgut 1991): 0 = sehr geringe, 1 = geringe, 2 = geringe bis mittlere, 3 = mittlere, 4 = mittlere bis hohe, 5 = hohe Ansprüche; R-Zahl: 1 = Starksäurezeiger, 3 = Säurezeiger, 5 = Mäßigsäurezeiger, 7 = Schwachsäure/-basenzeiger, 9 = Basen- und Kalkzeiger, X = indifferent; N-Zahl: 1 = N-ärmst, 3 = N-arm, 5 = mäßig N-reich, 7 = ± N- reich, 8 = Stickstoffzeiger, 9 = übermäßig N-reich, X = indifferent.

***Tab. 1:*** *Examined tree species with Latin and German names and short description, tolerance level against nutrient deficiency according to Otto (1996) = “Otto (orig.)”, derived nutrient requirement = “Otto (inv.)”, nutrient requirement according to Leibundgut (1991) = “Leibundgut”, ecological indicator values (Ellenberg 1991) for soil reaction = “R-Zahl” and for nitrogen = “N-Zahl”, number of presences = “Anzahl”. Tolerance level against nutrient deficiency (Otto 1996): 1 = very low, 2 = low, 3 = medium, 4 = high, 5 = very high. Nutrient requirement (Leibundgut 1991): 0 = very low, 1 = low, 2 = low to medium, 3 = medium, 4 = medium to high, 5 = high requirements; R-Zahl: 1 = strong acid pointer, 3 = acid pointer, 5 = moderate acid pointer, 7 = weak acid / base pointer, 9 = base and lime pointer, X = indifferent; N-Zahl: 1 = N-poorest, 3 = N-poor, 5 = moderately N-rich, 7 = ± N-rich, 8 = nitrogen pointer; 9 = excessively N-rich, X = indifferent.*

| Artname | Deutsche Namen | Kürzel | Otto (orig.) | Otto (inv.) | Leibundgut | R-Zahl | N-Zahl | Anzahl |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Abies alba* | Weißtanne | Aalba | 4 | 2 | 3 | X | X | 195 |
| *Acer campestre* | Feldahorn | Acamp | 2 | 4 | 3 | 7 | 6 | 78 |
| *Alnus glutinosa* | Schwarzerle | Aglut | 2 | 4 | 4 | 6 | X | 53 |
| *Acer platanoides* | Spitzahorn | Aplat | 2 | 4 | 3 | X | X | 84 |
| *Acer pseudoplatanus* | Bergahorn | Apseu | 2 | 4 | 5 | X | 7 | 371 |
| *Betula pendula* | Sandbirke | Bpend | 5 | 1 | 1 | X | X | 395 |
| *Betula pubescens* | Moorbirke | Bpube | 5 | 1 | 0 | 3 | 3 | 64 |
| *Carpinus betulus* | Hainbuche | Cbetu | 2 | 4 | 3 | X | X | 275 |
| *Castanea sativa* | Edelkastanie | Csati | | | 2 | 4 | X | 21 |
| *Fraxinus excelsior* | Esche | Fexce | 1 | 5 | 5 | 7 | 7 | 272 |
| *Fagus sylvatica* | Rotbuche | Fsylv | 3 | 3 | 3 | X | X | 845 |
| *Juglans regia* | Walnuss | Jregi | 2 | 4 | 4 | 7 | 7 | 23 |
| *Larix kaempferi* | Japanische Lärche | Lkaem | | | 2 | | | 39 |
| *Picea abies* | Europäische Fichte | Pabie | 4 | 2 | 2 | X | X | 779 |
| *Prunus avium* | Vogelkirsche | Paviu | | | 4 | 7 | 5 | 187 |
| *Pseudotsuga menziesii* | Douglasie | Pmenz | | | 3 | | | 146 |
| *Prunus padus* | Traubenkirsche | Ppadu | | | 5 | 7 | 6 | 51 |
| *Prunus serotina* | Spätblühende Traubenkirsche | Psero | | | | | | 150 |
| *Pinus sitchensis* | Sitkafichte | Psitc | | | | | | 16 |
| *Pinus strobus* | Strobe | Pstro | | | 3 | | | 15 |
| *Pinus sylvestris* | Waldkiefer | Psylv | 5 | 1 | 2 | X | X | 606 |
| *Populus tremula* | Aspe | Ptrem | 5 | 1 | 2 | X | X | 80 |
| *Quercus petraea* | Traubeneiche | Qpetr | 4 | 2 | 2 | X | X | 406 |
| *Quercus robur* | Stieleiche | Qrobu | 3 | 3 | 4 | X | X | 467 |
| *Quercus rubra* | Roteiche | Qrubr | | | 3 | | | 89 |
| *Robinia pseudoacacia* | Robinie | Rpseu | | | 2 | | | 26 |
| *Sorbus aria* | Mehlbeere | Saria | 1 | 5 | 3 | 7 | 3 | 31 |
| *Sorbus aucuparia* | Vogelbeere | Saucu | 5 | 1 | 2 | 4 | X | 692 |
| *Sorbus torminalis* | Elsbeere | Storm | 1 | 5 | 3 | 7 | 4 | 26 |
| *Tilia cordata* | Winterlinde | Tcord | 3 | 3 | 2 | X | 5 | 46 |
| *Tilia platyphyllos* | Sommerlinde | Tplat | 2 | 4 | 4 | X | 7 | 15 |
| *Ulmus glabra* | Bergulme | Uglab | 1 | 5 | 3 | 7 | 7 | 29 |

Das C/N-Verhältnis ist ein Indikator für Stickstoffumsatz und -verfügbarkeit und korrespondiert ebenfalls mit dem Wachstum und der Konkurrenzfähigkeit von Baumarten (Walthert 2013).

Als wesentliche Kriterien für die Standortsbindung von Baumarten und deren artspezifische Differenzierung verwenden wir die Modellgüte (a), die Variablenwichtigkeit (b) und die Form der Effekte (c), dargestellt als Ökogramm. Anhand der ersten beiden Kriterien erfolgt eine überblickende Einordnung von 32 Baumarten nach Standortspräferenzen. Zur Ermittlung der bodenspezifischen Ansprüche der Baumarten wird die Form der Effekte analysiert, insbesondere als datenbasierte Ökogramme (Weber et al. 2015, Mellert et al. 2018a). In der Diskussion werden statistische Befunde und Expertenwissen gegenübergestellt.

# 2 Material & Methoden

## *2.1 Baumarten*

Als Zielgröße unserer Analyse wurden Präsenz-Absenzdaten (PA-Daten) der jeweiligen Baumart aus den Bestandes- und Vegetationsaufnahmen der BZE II verwendet. Hierbei wurde jegliches Vorkommen in Baum-, Strauch- oder Krautschicht als Präsenz gewertet. Bestandsdaten entstammen der BZE II (Wellbrock et al. 2016) bzw. der Harmonisierten Bestandsinventur (Hilbrig et al. 2014) und den Vegetationsaufnahmen nach Anleitung der BZE II (Wellbrock et al. 2006).

Ausgangspunkt unserer Analyse sind Daten zu 40 Baumarten aus einer Vorstudie, für welche die Basenamplitude univariat hergeleitet wurde (Mellert et al. 2020a). Die hier durchgeführte multiple Analyse erfordert größere Stichproben, wodurch nur eine geringe Anzahl von Baumarten untersucht werden kann. Da das verwendete Modellierungsverfahren (siehe Abschnitt Modell) bereits mit kleinen Stichproben ($N \geq 15$) auskommt, konnten in dieser Studie immerhin 32 Baumarten einbezogen werden. Tabelle 1 liefert einen Überblick über die untersuchten Baumarten und ihre Beziehungen zu den Eigenschaften nach Leibundgut (1991), Ellenberg et al. (2001) und Otto (1994).

## *2.2 Klima*

Als Klimavariablen wurden die Durchschnittstemperatur in der Vegetationsperiode (Mai bis September) (Tmp) und die klimatische Wasserbilanz (CWB) für den Standortsfaktor Klima verwendet (Lyr et al 1992; AK Standortskartierung 2016) (Tab. 2). Es handelt sich dabei um speziell für die BZE II berechnete Klimadaten (Dietrich et al. 2019). Im Rahmen von Voruntersuchungen wurde getestet, inwieweit das Verhältnis aus aktueller und potentieller Transpiration (Tratio) als physiologisch besser fundierter Trockenstressindikator anstelle von CWB, die Nischenmodelle verbessern kann. Tratio wurde von Schmidt-Walther et al. (2019) für die BZE-Inventurpunkte aus umfangreichen Wasserhaushaltsimulationen berechnet. In der Vorhersage von Baumartenvorkommen erwies sich das Modell mit dem einfachen Klimaparameter CWB (CWB-Modell) als Prädiktor aber als generell äquivalent, in einigen Fällen sogar als überlegen gegenüber dem Tratio-Modell. Tmp und CWB haben sich bereits als Prädiktoren in Artverbreitungsmodellen bewährt (Falk & Mellert 2011, Mellert et al. 2018a).

## *2.3 Boden*

Grundlage für die Auswertung waren Daten des Thünen Instituts für Waldökosysteme (TI) aus der zweiten deutschlandweiten Bodenzustandserhebung (BZE II; Wellbrock et al. 2016), für welche die Proben von den Bundesländern in den Jahren 2006 und 2007 genommen wurden. Obwohl einzelne Bundesländer bis in eine größere Bodentiefe beprobt haben, betrachten wir in unserer Analyse die Tiefenstufen bis zu einer maximalen Bodentiefe von 90 cm, da diese für den gesamten bundesdeutschen Datensatz zur Verfügung stehen. Von der Analyse wurden Moore und grundwasserbeeinflusste Böden ausgeschlossen, da die verwendeten bodenchemischen Parameter als an die Bodenfestphase gebundene Größen die Nährstoffverfügbarkeit derartiger Standorte nicht adäquat wiedergeben. Böden, die im Unterboden stark versauert (BS < 30 %) sind, im Oberboden aber durch Kalkung oder basische Staubeinträge eine Basensättigung größer 50 % aufweisen (Versauerungstyp 6), wurden nicht mit einbezogen. Für die Analyse standen rund 1300 BZE-Punkte zur Verfügung.

Bei den Nährstoffen stützen wir unsere Analyse auf Kennwerte für den Basenhaushalt und den N-Haushalt. Dies ist notwendig, da bspw. basenreiche Waldböden nicht zwingend auch stickstoffreich sind und umgekehrt (Rehfuess 1990, Blume et al. 2015). Die Differenzierung folgt zudem der Beobachtung, dass viele Baumarten entlang von Basen- und Stickstoffgradienten spezifische Präferenzen besitzen (R- und N-Zahl, Ellenberg et al. 2001).

Für die Charakterisierung von bodenverfügbaren Basenkationen K, Mg, Ca wurden die austauschbar gebundenen Elementanteile herangezogen. Die Basensättigung (BS) ist der Anteil von Na, K, Ca und Mg am Bodenaustauscher und gilt als wichtigster bodenchemischer Parameter zur Einschätzung der Standortseignung von Baumarten (Taeger et al. 2016, Mellert et al. 2020a). Die BS wurde auf Grundlage der Basenvorräte bis 90 cm Bodentiefe berechnet. Die Bestimmung der austauschbaren Elementvorräte von Na, K, Mg und Ca erfolgte aus den mittels Ammonium- bzw. (bei karbonathaltigen Böden) Bariumchloridperkolation bestimmten austauschbaren Elementgehalten sowie den entsprechenden bodenphysikalischen Eingangsgrößen (Trockenrohdichte, Grobbodenanteil bis 90 cm Bodentiefe).

Als Referenzparameter für die N-Verfügbarkeit wurde das C/N-Verhältnis des Oberbodens herangezogen (AK Standortskartierung 2016). Das C/N-Verhältnis des humosen Oberbodens korreliert signifikant mit Baumartenvorkommen in nationalen (Walthert et al. 2013) und internationalen Studien (Cools et al. 2014). Die C- und N-Vorräte wurden aus der Elementaranalyse sowie den entsprechenden bodenphysikalischen Eingangsgrößen (Trockenrohdichte, Grobbodenanteil) für den humosen Oberboden (organische Auflage und Mineralboden bis 10 cm Bodentiefe) hergeleitet.

Die nutzbare Feldkapazität des Bodens (AWC) ist eine wichtige Komponente des Bodenwasserhaushalts. Sie bestimmt die Bodenwasserspeicherkapazität. Damit ist die AWC ein entscheidender Puffer, der es Bäumen ermöglicht, Trockenperioden zu überleben (Bréda et al., 2006). Da die AWC mit dem Feinbodenvorrat korreliert, ist sie auch ein (schwacher) Indikator für die Nährstoffvorräte des Bodens. Details zu den bodenphysikalischen und bodenchemischen Analyseverfahren sind im Handbuch der Forstlichen Analytik (GAFA 2005,

**Tab. 2:** Modellprädiktoren für die Standortsbindung von Baumarten, Kurzbezeichnung und Wertebereich nach Perzentilen.

***Tab. 2:*** *Model predictors (Prädiktor) for the habitat specificity, abbreviation (Kürzel) and range of values as percentiles (Perzentile).*

| Prädiktor | Kürzel | | Perzentil: 5 | 25 | 50 | 75 | 95 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Basensättigung (0–90 cm) | BS | % | 5,7 | 11,6 | 24,0 | 64,9 | 99,9 |
| C/N-Verhältnis (Humus + 0–10 cm) | CN | | 13,7 | 17,4 | 21,0 | 24,5 | 30,2 |
| Nutzbare Feldkapazität (0–90 cm) | AWC | l/m² | 75 | 107 | 126 | 143 | 184 |
| Klimatische Wasserbilanz (Monate 5–9) | CWB | l/m² | -222 | -121 | -39 | 48 | 245 |
| Durchschnittstemperatur (Monate 5–9) | Tmp | °C | 13,1 | 14,3 | 14,9 | 15,6 | 16,5 |

2014) bzw. in der Arbeitsanleitung für die BZE II (Wellbrock et al. 2006) beschrieben.

## *2.4 Statistische Modelle*

Für die statistische Modellierung wurde Maxent eingesetzt (Philips et al. 2006) und zwar in der im R-Paket dismo (Hijmans et al. 2017) implementierten Version. Die Modellbildung durch Maxent erfolgt auf Basis der Maximum-Entropie-Methode, einer Technik des maschinellen Lernens. Für viele Anwendungen in der Artverbreitungs- und Nischenmodellierung ist Maxent sehr vorteilhaft, weil Präsenzdaten für die Modellerstellung ausreichen und auf die Erhebung von Absenzdaten verzichtet werden kann (Peterson et al. 2011). Wenn Absenzdaten fehlen, werden sog. Background-Punkte generiert und als Absenzen verwendet. Allerdings werden bei der Modellbildung die Absenzen im Bereich von Präsenzen weniger stark gewichtet. Das Verfahren steht damit zwischen Presence-Only (PO)-Ansätzen, bei den Absenzen ganz vernachlässigt werden (z. B. BIOCLIM, Busby et al. 1991) und PA-Ansätzen, welche Absenzen und Präsenzen gleichermaßen wichten (z. B. Falk & Mellert 2011). Maxent-Modelle können allerdings auch beim Vorliegen von Absenzdaten vorteilhaft sein, und zwar wenn es sich dabei um sog. unsichere Absenzen handelt (Hirzel & Le Lay 2008). Dies ist beim BZE II-Datensatz der Fall. Denn es kann viele Gründe dafür geben, warum eine Baumart an einem Inventurpunkt trotz standörtlicher Eignung fehlt (waldbauliche Behandlung, Waldgeschichte, etc.). Bei seltenen Baumarten wiegt das Problem besonders schwer. Deswegen ist gerade bei solchen Baumarten das PO-Verfahren oftmals der sinnvollere Weg, um die ökologische Amplitude zu bestimmen (Mellert et al. 2020a).

Zudem ist Maxent für unsere Studie auch deshalb besonders geeignet, weil dieses Verfahren mit wenigen Beobachtungen auskommt (≥ 10 Beobachtung; Wisz et al. 2008) und so das Ziel verfolgt werden konnte, die Standortsbindung von möglichst vielen Baumarten zu analysieren. Voranalysen ergaben, dass auf unserer Datenbasis aussagekräftige Modelle ab 15 Präsenzen möglich sind.

Für unsere Analyse haben wir den Maxent-Algorithmus auf lineare und quadratische Funktionen sowie Interaktionen beschränkt. Damit werden kontinuierliche Responsekurven gewährleistet (keine Brüche oder Sprünge) (Austin 1985). Zur Visualisierung als Ökogramm wurden die Schätzwerte von Maxent mit der Favorability-Funktion von Real et al. (2006) auf einen Vorkommensschwellenwert (VSW) von 0,5 standardisiert.

### 2.4.1 Gütekriterien

In Maxent werden die Modelle mittels Area under the Curve (AUC) bewertet (Philips et al. 2006). Für die Berechnung von AUC werden für jeden möglichen Schwellenwert die resultierenden Klassifikationsergebnisse ermittelt und in einem Diagramm die Richtig-Positiv-Rate gegen die Falsch-Positiv-Rate als Receiver-Operation-Curve (ROC) aufgetragen. AUC ist die Fläche unter der ROC-Kurve, die nahe der Diagonalen bei einer Fläche von 0,5 einen Zufallsprozess beschreibt. Ein perfektes Modell ist durch den Maximalwert von 1 gekennzeichnet. Alle Modelle wurden einer 5-fachen Kreuzvalidierung unterzogen. Die Gütemasse bezieht sich, sofern nicht anders vermerkt, auf den Testdatensatz. Hierbei wurden die Ergebnisse aus der Kreuzvalidierung (AUC, Variablenwichtigkeit) gemittelt. Die Güte der Modelle wurde nach den AUC-Klassen nach Swets (1988) bewertet. Modelle mit einer geringen Performanz (AUC < 0,7) zeigen an, dass die entsprechenden Baumarten-Vorkommen nur eine schwache Beziehung zu den Umweltfaktoren an den BZE2-Punkten haben, d. h. sie sind innerhalb Deutschlands gegenwärtig eher als standortsvag einzustufen.

### 2.4.2 Wichtigkeit der unabhängigen Variablen

Maxent liefert drei verschiedene Maße für die Wichtigkeit der unabhängigen Variablen im Modell (Variable Importance):

1. Percent Contribution (PC)
2. Permutation Importance (PI)
3. Jackknife test of Variable Importance (JI)

Das erste Maß (PC) beschreibt die Beiträge der Prädiktoren im Modellbildungsprozess, welche für das finale Modell wenig Bedeutung haben. In unserer Studie haben wir die PC daher nicht verwendet.

Die PI hängt nur vom endgültigen Modell ab, nicht vom Pfad, über den das Modell kalibriert wurde. Der Beitrag für jede Variable wird bestimmt, indem die Werte dieser Variablen zufällig zwischen den Trainingspunkten (sowohl Präsenzen als auch Absenzen/Background) permutiert und die resultierende Abnahme der Trainings-AUC gemessen werden.

Bei der Jackknife Importance wird der Beitrag der Variablen durch gezieltes Weglassen einzelner Prädiktoren aus dem Modell ermittelt. Auf dieser Basis kann der individuelle Einfluss von Variablen bewertet werden, ohne den Anteil, der auf der Korrelation mit anderen Variablen beruht.

Die PI misst dagegen die gesamtheitliche Wichtigkeit der Variablen im vollständigen Modell mit allen Parametern und ist neben der Modellgüte Grundlage für die Gruppierung der Baumarten. Wie sich zeigte, korrespondiert auch die aus den partiellen Effekten visuell abgeleitete Effektstärke eines Prädiktors (Steilheit und Verlauf) insgesamt besser mit der PI als mit der JI.

### 2.4.3 Gruppierung der Baumarten

In einem ersten Schritt wurden die Modellergebnisse in Gruppen von Baumarten mit unterschiedlich starker Bindung an Boden und Klima eingeteilt. Diese Gruppen unterschiedlicher ökologischer Eigenschaften sind eine Grundlage für die weitere Auswertung. Hierfür wurde ein sogenanntes modell-basiertes Clustering auf der Grundlage von AUC und PI mit dem Paket mclust (Fraley et al. 2007) mit den Standardeinstellungen berechnet. Beim modellbasierten Clustern wird angenommen, dass die unterschiedlichen Gruppen der Daten jeweils einer eigenen Verteilung folgen. Die Gruppeneinteilung wird mithilfe des Maximum-Likelihood-Verfahrens vorgenommen.

### 2.4.4 Ökogramme

Die multiplen Modelle von Maxent sind die Grundlage für die Darstellung von Ökogrammen. Hierbei wurden die partiellen Effekte im zweidimensionalen Nischenraum dargestellt. Ergänzt wird die Darstellung durch ein Polygon, welches den durch Präsenzen definierten Vorkommensbereich der Baumarten einschließt. Vorkommen, die als Ausreißer zu werten sind (Rousseeuw et al. 1999), wurden nicht berücksichtigt. Durch die Darstellung des Vorkommensbereichs ist erkennbar, wo die Modellprojektion über den durch Präsenzen abgedeckten Bereich hinaus extrapoliert. Je weiter eine Zone des Ökogramms vom Vorkommensbereich entfernt ist, desto stärker ist die Extrapolation.

In die Ökogramme wurde zudem der Kernpräsenzbereich (Mellert et al. 2020a) als Rechteck eingezeichnet. Dies entspricht der einfachsten Form von rektilinearen Nischenmodellen vom Typ BioClim (Busby 1991). Neben ihrer Einfachheit liegt ein wichtiger Vorteil dieser Modelle darin, dass sie sich allein auf die Präsenzen der Baumarten beziehen. Mögliche Störeffekte durch irreführende Absenzen sind hierbei ausgeschlossen (Hirzel & LeLay et al. 2008). Bei einer univariaten Betrachtung entspricht der Kernpräsenzbereich dem Bereich der Box von Boxplots, welche die mittleren 50 % der Werte umschließt. In den Ökogrammen wird dieser Bereich entlang zweier Achsen dargestellt. Im zweidimensionalen Diagramm umschließt die Box 25 % der Vorkommen einer Baumart, da für jeden Parameter jeweils die mittleren 50 % der Werte (0,5 * 0,5 = 0,25) dem Kernpräsenzbereich zugeordnet werden. Der Kernpräsenzbereich fokussiert in den Ökogrammen also auf die zentralen 25 % der Vorkommen. Der Vergleich mit den Ergebnissen von Maxent zeigt, inwieweit der modellierte Optimalbereich der Nische mit der Häufung von Präsenzen im Kernbereich übereinstimmt.

### 2.5 Software

Alle statistischen Analysen wurden mit dem Statistikprogramm R (R CORE TEAM 2017) mit den Paketen dismo (Hijmans et al. 2017), rmaxent (Baumgartner et al. 2019) und mclust (Fraley et al. 2007) durchgeführt.

## 3 Ergebnisse & Diskussion

### *3.1 Variablenwichtigkeit im Überblick*

Die Wichtigkeit der Variablen wird nach PI und der JI bewertet. Die Variablenwichtigkeit variiert innerhalb der Baumarten stark (Abb. 1). Unter den Prädiktorvariablen bestimmt das C/N-Verhältnis die Vorkommen der untersuchten Baumarten an BZE-Inventurpunkten insgesamt am stärksten und zwar sowohl gesamtheitlich nach PI als auch hinsichtlich ihrer individuellen Bedeutung nach JI. Die Basensättigung rangiert an zweiter Stelle. An dritter und vierter Stelle stehen diesbezüglich die Klimaparameter, wobei CWB im Mittel bedeutender ist als die Vegetationszeittemperatur.

Die Wichtigkeit der AWC ist – abgesehen von wenigen Ausnahmen – gering. Dies kann u.a. daran liegen, dass Deutschland im humiden Mitteleuropa liegt und trockene Grenzstandorte, die das Vorkommen der Baumarten stark

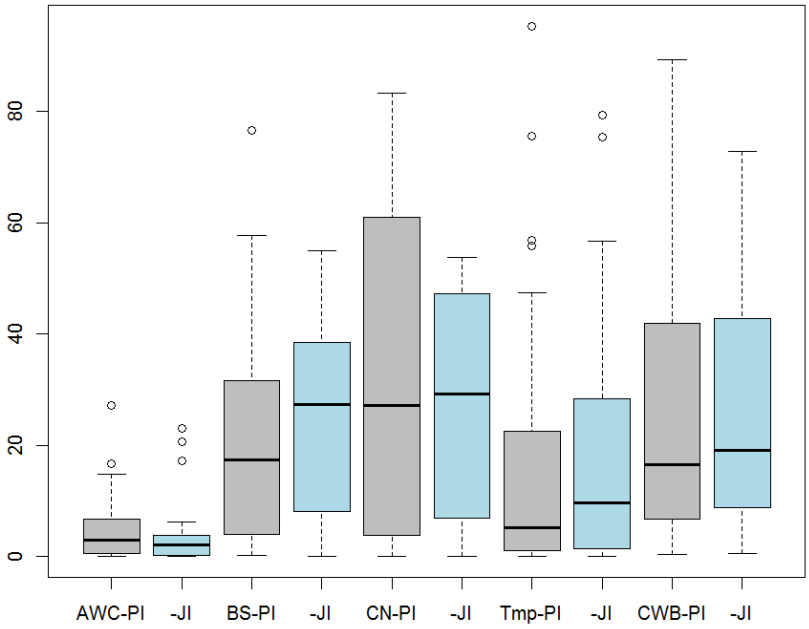


**Abb. 1:** Variablenwichtigkeit der Modell-Prädiktoren (Abkürzungen siehe Tab. 2): Permutation Importance (PI, graue Boxplots) und Jackknife-Test basierte Importance (JI, blaue Boxplots).

***Fig. 1:*** *Variable Importance of model predictors (abbreviations see Table 2): Permutation Importance (PI, grey boxplots) and Jackknife-test based importance (JI, blue boxplots).*

limitieren, im Datensatz der BZE nicht stark repräsentiert sind. In einer europaweiten Untersuchung erhärtete sich die Annahme, dass die AWC an der xerischen Verbreitungsgrenze der Baumarten als wichtiger Puffer anzusehen ist, um Trockenzeiten zu überstehen (Mellert et al. 2018b).

### 3.2 Gruppierung der Baumarten

Die statistische Klassifikation nach dem Einfluss von Boden vs. Klima (Abb. 2) ergibt vier Gruppen von Baumarten. Baumarten mit starker Bindung an Bodenparameter (Klasse I, blau), indiziert durch eine hohe Wichtigkeit von Bodenvariablen (PI > 0,33) bei hoher Modellgüte (AUC > 0,8). Baumarten mit deutlicher Bindung an Bodenparameter (Klasse II, grün), angezeigt durch eine mittlere Wichtigkeit von Bodenvariablen (PI ca. bei 0,33 bis 0,67) bei mittlerer Modellgüte (AUC meist zwischen 0,7 und 0,8). Modelle mit hoher Güte (AUC > 0,8) aber geringem Einfluss von Bodenparametern (PI < 0,33) deuten darauf hin, dass die Baumartenvorkommen stark vom Klima bestimmt werden (Klasse III, schwarz). Modelle geringer Güte (AUC < 0,7) zeigen, dass die entsprechenden Baumarten innerhalb der deutschen Bodeninventurdaten nur in geringem Maße von Boden- und Klimafaktoren abhängen (Gruppe IV, grau). Generell sind die Ergebnisse von Modellen mit geringer Güte mit Vorsicht zu interpretieren.

Insgesamt 17 Spezies, namentlich die Baumarten der Gruppe I und II, zeigen eine deutliche Bindung an die Bodenchemie. Die Wichtigkeit von Bodenvariablen beträgt bei diesen Arten mindestens (PI > 0,33), und die Modellgüte ist mindestens ausreichend (AUC > 0,7). Darunter sind auch zwei Baumarten, die Ellenberg et al. (2001) als bodenvag einstuft (Cbetu, Aplat), die aber nach anderen Experten (Otto 1996, Leibundgut 1991, Taeger et al. 2016) mindestens eine schwache Bindung zu bestimmten Bodeneigenschaften zeigen.

Fünf Baumarten (Fsylv, Pabie, Ptrem, Qpetr, Qrobu) sind in Übereinstimmung mit Ellenberg et al. (2001) als bodenvag

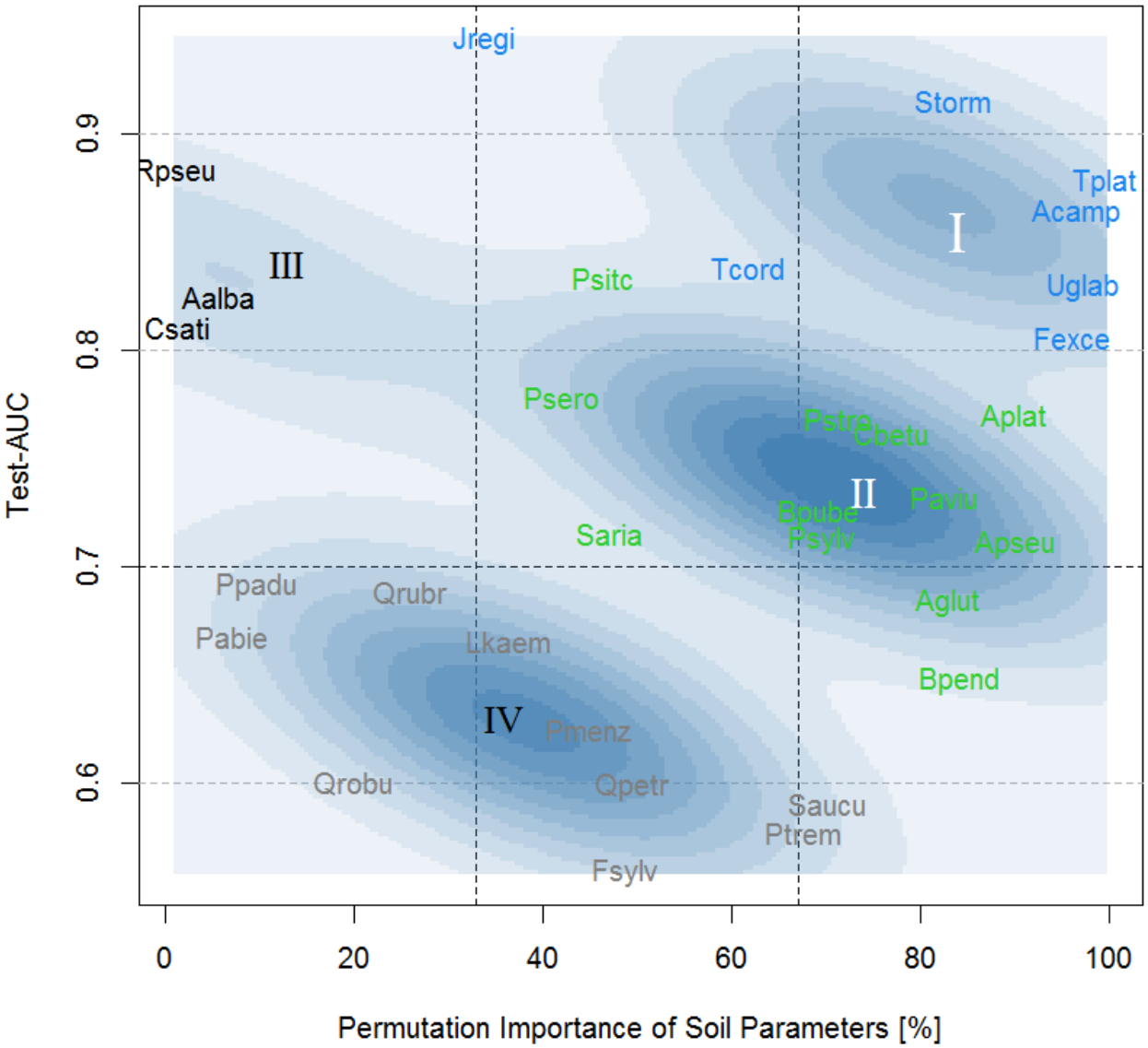


**Abb. 2:** Klassifikation von Baumarten (Kurzbezeichnung siehe Tab. 2) in vier Gruppen (I–V) nach dem Einfluss von Bodenparametern. x-Achse = Variablenwichtigkeit (Permutation Importance, PI); y-Achse = Modellgüte (Test-AUC).

***Fig. 2:*** *Classification of tree species (abbreviations see Table 2) in four groups (I–V) according to the influence of soil parameters. x-axis = Variable Importance (Permutation Importance, PI); y-axis = model performance (Test-AUC).*

anzusehen. Für drei gebietsfremde Alternativbaumarten (Pmenz, Qrubr, Rpseu) mit geringem Bodeneinfluss in unserer Analyse liegt keine Bewertung nach Ellenberg et al. (2001) vor. Die Strobe (Pstro) und die Sitkafichte (Psitc) sind nach Roloff et al. (2008) hinsichtlich des Bodens als wenig anspruchsvoll einzustufen, nach unserer Analyse sind sie deutlich bodenabhängig (Gruppe II). Die Douglasie (Pmenz), die Roteiche (Qrubr) und die Robinie (Rpseu) sind ebenfalls weitgehend tolerant gegenüber Bodeneigenschaften. Auf der basenreichen Seite sind sie aber empfindlich gegenüber Karbonat im Oberboden (Mellert et al. 2020a).

Allerdings gibt es nicht nur bei den statistischen Befunden Diskrepanzen vom Expertenurteil, sondern es weichen auch die Expertenmeinungen bei einigen Baumarten deutlich voneinander ab (Tab. 1). Wie bereits angesprochen, werden von Leibundgut (1991) bzw. Otto (1996) beim Spitzahorn (Aplat) und der Hainbuche (Cbetu) klare Präferenzen bzw. Toleranzen beschrieben. Ellenberg et al. (2001) stuft sie aber als bodenvag ein. Auch bei Leibundgut (1991) bzw. Otto (1996) gibt es abweichende Beurteilungen. Differenzen von einer ordinalen Stufe sind häufig, die Beurteilungen von Bergulme (Ugalb), Mehlbeere (Saria) und Elsbeere (Strom) weichen sogar um mehr als eine ordinale Stufe ab.

## 3.3 *Bodenchemie*

### 3.3.1 Variablenwichtigkeit von C/N-Verhältnis und Basensättigung

Die Bedeutung des C/N-Verhältnisses variiert zwischen den Baumarten stark. Die beiden Maße für die Variablenwichtigkeit korrespondieren gut miteinander. Allerdings wird die individuelle Bedeutung von C/N-Verhältnis bei einigen Baumarten erst im Jackknife-Test erkennbar (Abb. 3a). Der individuelle Einfluss des C/N-Verhältnisses (JI) ist bei den meisten bodenabhängigen Baumarten (Gruppe I und II; Abb. 2) hoch (> 30 %). Innerhalb von Gruppe I ist die Elsbeere (Storm) am wenigsten vom C/N-Verhältnis abhängig, in Gruppe II sind es die Mehlbeere (Saria), die Spätblühende Traubenkirsche (Psero) und die Sitkafichte (Psitc). Für die Baumarten der Gruppen III und IV ist das C/N-Verhältnis generell weniger wichtig. Nur für die Vogelbeere (Saucu), die Edelkastanie (Csati) und v. a. die Buche (Fsylv) besitzt das C/N-Verhältnis eine nennenswerte Bedeutung (> 20 % JI).

Die individuelle Bedeutung der BS wird bei einigen Baumarten ebenfalls erst im Jackknife-Test erkennbar (Abb. 3b). Die Variablenwichtigkeit der BS (JI) ist in Gruppe I besonders hoch und liegt bis auf Walnuss (Jregi) bei > 35 %. Bei stark bodenabhängigen Baumarten ist die Bedeutung der BS also durchweg hoch. Bei den weniger stark vom Boden abhängigen Baumarten (Gruppe II) variiert der Einfluss der BS deutlich von < 10 % bei Kiefer (Psylv) und Mehlbeere (Saria) bis > 40 % bei Spitzahorn (Aplat) und Strobe (Pstro). Unter den bodenvagen Baumarten korrespondiert das Vorkommen der Vogelbeere (Saucu), der Aspe (Ptrem) und der Japanlärche (Lkaem) in geringem Umfang mit der BS.

### 3.3.2 Bodenchemische Optima

In Abbildung 4 sind Baumarten mit deutlicher Bindung zur Bodenchemie (Gruppe I und II aus Abb. 2) dargestellt. Die Farblegende gibt den Bereich wieder, indem das modellierte

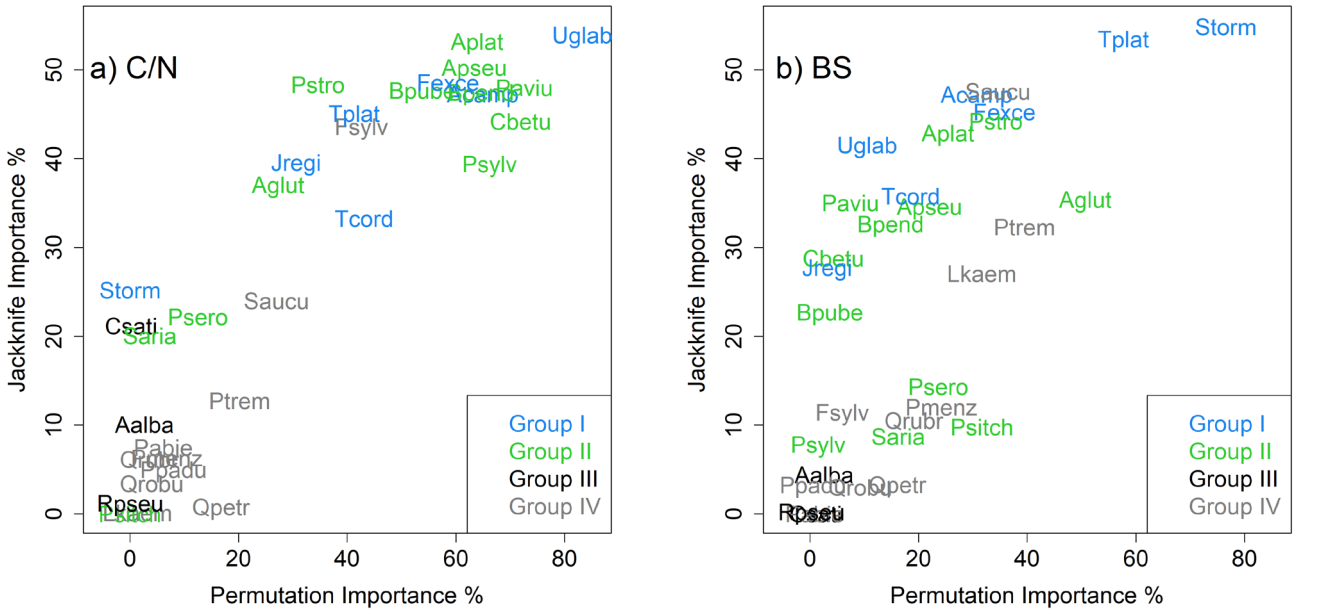


**Abb. 3:** *Variablenwichtigkeit des C/N-Verhältnisses (a) und der Basensättigung (BS) (b) des Bodens für die Baumarten (Abkürzungen siehe Tab. 2): Die Jackknife Importance (JI) gibt den individuellen Einfluss der Variablen wieder, die Permutation Importance (PI) gibt dagegen den gesamten Einfluss der Variablen unter Berücksichtigung von etwaigen Korrelation mit den übrigen Variablen an. Gruppendefinition siehe Abb. 2. Die genaue Lage der Arten kann aus den Tabellen im Anhang entnommen werden.*

***Fig. 3:*** *Variable importance of the C/N ratio (a) and the base saturation (BS) (b) of the soil for the tree species (abbreviations see table 2): The Jackknife Importance (JI) shows the individual influence of the variables, while the Permutation Importance (PI) shows the total influence of the variables, taking into account any correlation with the other variables. Defintion of groups see Fig. 2. The precise positions of species are given in the tables in the annex.*

Optimum (Präferendum) hinsichtlich C/N-Verhältnis und BS liegt. Für stark bodenabhängige Baumarten der Gruppe I liegt regelmäßig die Kombination einer hohen BS mit einem niedrigen C/N-Verhältnis (blau) vor, welche für anspruchsvolle Baumarten, wie den Feldahorn (Acamp), die Esche (Fexce), die Bergulme (Uglab), die Sommerlinde (Tplat) oder Elsbeere (Storm) typisch ist. Die Gruppe II enthält neben anspruchsvollen Baumarten wie der Vogelkirsche (Paviu) auch azidotolerante Baumarten, die bevorzugt bei niedriger BS und hohen CN-Werten auftreten, wie die Moorbirke (Bpube), die Strobe (Pstro) oder die Spätblühende Traubenkirsche (Psero). Auch die Hainbuche (Cbetu), die ihr Optimum bei mittleren Verhältnissen hat, gehört zur heterogenen Gruppe II.

### 3.3.3 Bodenchemische Ökogramme

In Abbildung 5 sind die Befunde zur bodenchemischen Einnischung von einigen Arten dargestellt. Wir zeigen einerseits Fälle, die weitgehend mit Expertenwissen im Einklang stehen und anderseits Beispiele mit Abweichungen dazu. Die Ökogramme wurden nach standörtlichen Schwerpunkten geordnet. In der oberen Reihe sind Baumarten mit hohen Ansprüchen an Basen- und N-Versorgung dargestellt, erkennbar an der hohen Vorkommenswahrscheinlichkeit (grüner Bereich, rechts unten) bei engem C/N-Verhältnis und hoher BS. Der durch Vorkommen abgegrenzte Bereich (graue Linie in Abb. 5) und besonders der Kernpräsenzbereich (rote Linie) weisen ebenfalls auf einen Verbreitungsschwerpunkt auf günstigen Standorten hin. Die ersten beiden Baumarten, Feldahorn (Acamp) und Esche (Fexce) sind der Gruppe I, der stark von Boden abhängigen Baumarten zuzuordnen

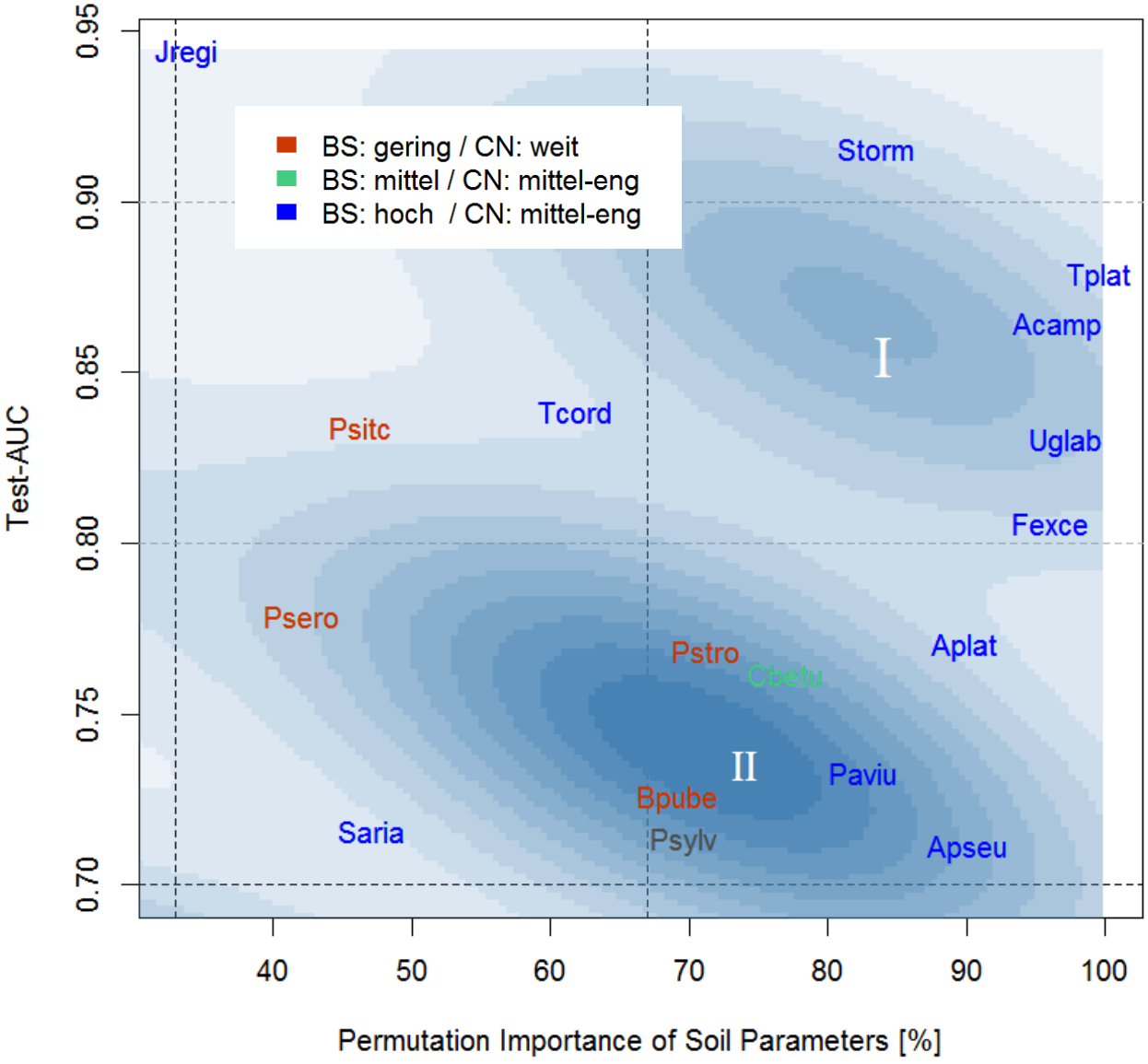


**Abb. 4:** Baumartengruppen I und II mit deutlicher Bodenabhängigkeit (Permutation Importance, PI > 33% ) und höherer Modellgüte (AUC > 0,7). Baumarten sind nach Lage des Optimalbereichs von C/N-Verhältnis und BS farblich differenziert (siehe Legende). Modell der Waldkiefer (Psylv) mit atypischem Optimalbereich (grau); Kurzbezeichnung siehe Tab. 2.

***Fig. 4:*** *Tree species groups I and II with marked soil dependence (Permutation Importance, PI > 33%) and higher model quality (AUC > 0.7). Tree species are differentiated in color according to the position of the optimal range of C/N ratio and BS (see legend). Model of Scots pine (Psylv) with atypical optimal range (gray); Abbreviations see Table 2.*

(Abb. 5). Die Vogelkirsche (Paviu) gehört zur Gruppe II mit etwas geringerer Bodenabhängigkeit, zeigt aber einen ganz ähnlichen Schwerpunkt. Diese Befunde stehen grundsätzlich im Einklang mit Ellenberg et al. (2001), der diesen Baumarten ebenfalls hohe Zeigerwerte für Reaktion (R = 7) zuordnet (Tab. 1). Auch die Zeigerwerte für Stickstoff sind relativ hoch, allerdings mit absteigenden N-Zahlen von der Esche (N = 7), über den Feldahorn (N = 6) zur Vogelkirsche (N = 5). Auch nach Otto (1996) handelt es sich bei den drei Baumarten um anspruchsvolle Spezies, wobei der Anspruch von Fexce zu Paviu abnimmt. Die Einstufungen von Fexce und Paviu decken sich mit der Bewertung von Leibundgut (1991), Acamp wird von ihm jedoch nur ein mittlerer Nährstoffanspruch zugeordnet.

In der mittleren Reihe in Abbildung 5 sind Baumarten der Gruppe I und II mit mittleren bis hohen Ansprüchen an die Basenversorgung und geringeren Ansprüchen an die N-Versorgung dargestellt. Je steiler die Gradienten parallel zur y-Achse verlaufen, desto stärker ist der Einfluss der BS auf die Vorkommenswahrscheinlichkeit einer Baumart. Der Einfluss der BS ist bei der Elsbeere (Storm) (R = 7, N = 4) und Mehlbeere (Saria) (R = 7, N = 3) höher als bei der Sommerlinde (Tplat) (R = X, N = 7). Der Kernpräsenzbereich von Saria reicht im Gegensatz zu Storm und Tplat aber bis in den Bereich geringer BS hinein, was auf eine vergleichsweise hohe Toleranz gegenüber Basenarmut hindeutet. Bei Saria und Storm steht der Befund in Einklang mit Ellenberg et al. (2001), der beide Baumarten als Schwachsäure- bzw. Schwachbasenzeiger (R = 7) einordnet, Tplat hinsichtlich der Bodenreaktion aber als indifferent einstuft. Diese Einstufung von Tplat wird aber nicht von allen Experten geteilt. Taeger et al. (2016) sehen bereits bei mittelgründig versauerten Böden ein erhöhtes Anbaurisiko der Sommerlinde. Nach Leibundgut (1991) und Otto (1996) hat die Sommerlinde einen hohen Nähstoffanspruch, der sich nach Ellenberg et al. (2001) aber nur auf die Stickstoffversorgung (N = 7) bezieht. Saria und Storm sind nach Ellenberg et al. (2001) Zeiger für N-arme bzw. mäßig N-arme Böden.

In der untersten Reihe in Abbildung 5 sind Ökogramme von Baumarten der Gruppe II mit geringen Ansprüchen an Basen- und/oder N-Versorgung dargestellt (rot gekennzeichnete Baumarten in Abb. 4). Im Ökogramm ist dies an der hohen Vorkommenswahrscheinlichkeit und dem Kernpräsenzbereich bei weitem C/N-Verhältnis und geringer BS erkennbar. Hierdurch unterscheiden sich die Baumarten der letzten Reihe von den Baumarten der beiden oberen Reihen. Idealtypisch ist das Ökogramm der Strobe (Pstro), bei dem beide bodenchemische Parameter einen Effekt ausüben und das Optimum im entsprechenden Bereich invers zu den vorangegangenen Arten links oben liegt. Nach Leibundgut (1991) benötigt die Strobe zwar ein mittleres Nähstoffangebot. Roloff et al. (2008) betonen jedoch, dass sie auf Standorten mittlerer Qualität kaum mit Laubbaumarten konkurrieren kann. Anders auf leichteren, sandigen oder kiesigen Böden mittlerer Textur oder noch ärmeren Standorten, wo die Art oft den Laubbäumen überlegen ist.

Wie bereits aus der Variablenwichtigkeit abzuleiten war (Abb. 5, Variablenwichtigkeit liegt nahe bei 0), ist die Vorkommenswahrscheinlichkeit der Sitkafichte (Psitc) in Deutschland nicht vom C/N-Verhältnis abhängig. Bei der Moorbirke (Bpube) ist es umgekehrt, hier konnte keine Abhängigkeit von der BS gefunden werden. Ihr Schwerpunkt liegt im Vergleich zu den Baumarten der ersten beiden Reihen auf Standorten mit weiterem C/N-Verhältnis. Beide Baumarten haben ihren Kernpräsenzbereich jedoch bei geringer BS und weitem C/N-Verhältnis.

Bpube wird von Ellenberg et al. (2001) als indifferent und von Leibundgut (1991) und Otto (1996) als Baumart mit geringen Nährstoffansprüchen bzw. hoher Nährstoffmangeltoleranz eingestuft (Tab. 1). Für die bodenchemische Präferenz bzw. Toleranz von Psitc liegt keine Experteneinstufung vor (Tab. 1). In ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet besiedelt sie sandige bzw. saure Standorte, aber auch Rohböden (Cummings 2014).

Insgesamt kann festgestellt werden, dass die Ergebnisse grundsätzlich im Einklang mit dem Expertenwissen stehen. So werden die Arten der oberen beiden Reihe in Abbildung 5 von den Experten übereinstimmend als anspruchsvoll eingestuft, während die Spezies der in der unteren Reihe aufgeführten Baumarten als genügsam gelten.

Im Detail treten aber auch widersprüchliche Einstufungen zutage. Abweichende Einschätzungen betreffen einerseits die genaue Stellung der Baumarten hinsichtlich ihrer Nährstoffansprüche (Ellenberg et al. 2001, Leibundgut 1991, Otto 1996) und andererseits die Bedeutung des Basen- und Stickstoffhaushalts (Ellenberg et al. 2001). Während der Basenmangel und die damit verbundene Bodenchemie für Pflanzen (Ellenberg & Leuschner 2010) und insbesondere auch manche Baumarten eine direkte physiologische Limitierung darstellen (Weber-Blaschke & Rehfuess 2002, Weber-Blaschke et al. 2008), wirkt Stickstoff eher indirekt über die Wuchskraft und damit die Konkurrenzfähigkeit der Arten. Da BS und CN (negativ) korreliert sind, ist eine kausale Trennung der Effekte auf die Standortsbindung sowohl aus der Erfahrung heraus als auch auf Basis einer Querschnittsstudie problematisch. Was statistische Modelle aber liefern, ist eine quantitative und nachvollziehbare Beschreibung der Korrelationsmuster.

Neben dem prinzipiellen Problem von subjektiven Einschätzungen können Widersprüche auch auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen bei der Standortscharakterisierung beruhen. Die vegetationskundlichen Befunde der Experten stützen sich stark auf die flachwurzelnde Bodenvegetation, welche v. a. die Oberbodenverhältnisse anzeigt. Summarische Parameter wie die BS des Bodens bis 90 cm Tiefe repräsentieren das standörtlich verfügbare Nährstoffpotential im Wurzelraum von Bäumen. Manche Baumarten, wie der Feldahorn, die Esche oder die Vogelkirsche können im Oberboden basenarme Verhältnisse tolerieren, brauchen aber insgesamt ein hohes Basenangebot, mindestens im Unterboden (Mellert et al. 2020a).

Am Ende dieses Abschnitts wollen wir noch kurz auf bodenvage Baumarten eingehen (Gruppen III und IV). Diese Baumarten zeigen zwar eine weniger starke Bindung an die Bodenchemie, dennoch gibt es selbstverständlich eine Abhängigkeit vom Nährstoffstatus des Bodens, die sich bei diesen Baumarten aber erst anhand von Vorkommen v. a. in einem standörtlichen Extrembereich zeigt (Leuschner et al. 2009), der in unseren Daten zu schwach repräsentiert ist. Die Ableitung von Präferenzen und Toleranzgrenzen für bodenvage Baumarten erfordern Responsegrößen, die die physiologische Reaktion der Bäume anzeigen, wie Ernährungszustand (Mellert et al. 2018c, Fäth et al. 2019) oder das Wachstum (Brandl et al. 2019, Mellert & Göttlein

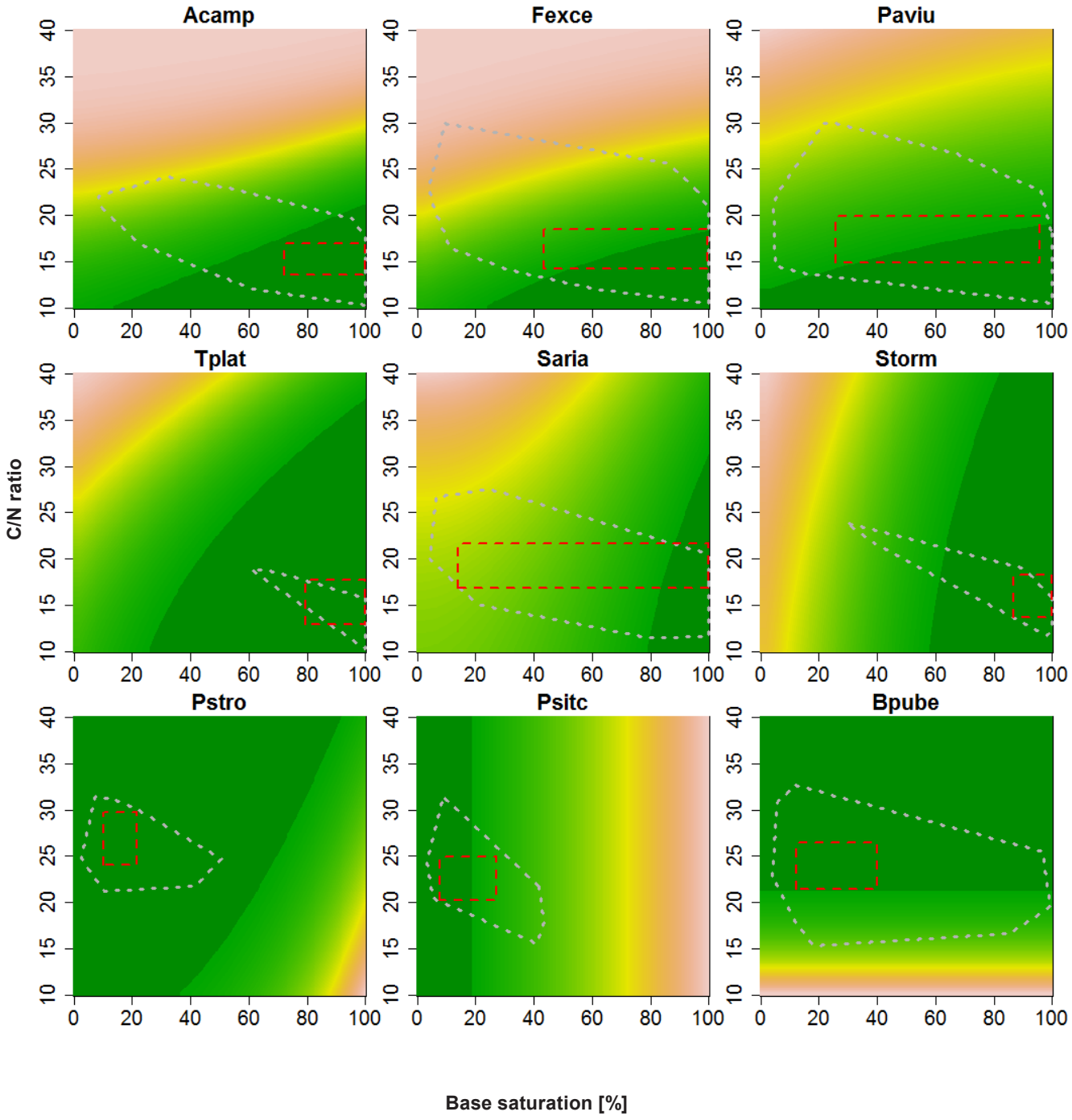


**Abb. 5:** Datenbasierte Ökogramme – Partielle Effekte von C/N-Verhältnis vs. Basensättigung [%]. Obere Reihe: Baumarten mit hohen Ansprüchen an Basen- und N-Versorgung; Mittlere Reihe: Baumarten mit hohen bis mittleren Ansprüchen an Basenversorgung und geringeren Ansprüchen an die N-Versorgung; Untere Reihe: Baumarten mit geringen Ansprüchen an Basen- und N-Versorgung. Gültigkeitsbereich des Modells = graues Polygon schließt den Bereich mit beobachteten Vorkommen ein; Kernpräsenzbereich enthält die mittleren 25 % der registrierten Vorkommen der Baumart = rotes Rechteck.

***Fig. 5:*** *Data-based ecograms – Partial effects of C/N ratio vs. base saturation [%]. Top row: tree species with high demands on base and N supply; Middle row: tree species with high to medium demands on base supply and lower demands on N supply; Bottom row: Tree species with low demands on base and N supply. Scope of the model = gray polygon encloses the area with observed occurrences; The core presence area contains the middle 25 % of the registered occurrences of the tree species = red rectangle.*

2013, Manghabati et al. 2018). Nischenmodelle auf der Basis von Vorkommensdaten sind nur ein erster Einstieg in die Beschreibung der Art-Umweltbeziehung.

### 3.4 Bodenchemie und Wasserhaushalt

In der oberen Reihe in Abbildung 6 sind Ökogramme von Baumarten mit hohen Ansprüchen an Basenversorgung und Wasserhaushalt dargestellt. Die Optima von Esche, Bergahorn und Bergulme liegen bei hohen Werten sowohl der CWB als auch der BS (rechter oberer Bereich des Ökogramms). Auch nach der Expertenerfahrung bevorzugen diese Baumarten basenreiche, frische Standorte (Leibundgut 1991, Ellenberg et al. 2001, Otto 1996). Bei Bergahorn und Esche zeigt sich an ihrer Trockengrenze der Effekt, dass diese Baumarten unter basenreichen Bedingungen eine geringere CWB ertragen als unter basenärmeren Bedingungen. Dies entspricht der Beschreibung in den Ökogrammen von Ellenberg (Ellenberg & Leuschner 2010) und den Befunden aus einer Studie auf der Basis von europäischen Daten (Mellert et al. 2018a). Bei der Bergulme ist dieser Effekt weniger stark ausgeprägt (vgl. auch Mellert et al. 2018a).

Die mittlere Reihe in Abbildung 6 enthält Baumarten mit hohen Ansprüchen an die Basenversorgung und geringen Ansprüchen an den Wasserhaushalt. Die Optima dieser Baumarten liegen entsprechend bei hoher BS und niedriger CWB (rechter unterer Bereich). Die datenbasierten Ökogramme entsprechen dem Expertenwissen, nachdem diese wärmeliebenden Baumarten über eine hohe Trockentoleranz verfügen, aber basenreichere Standorte benötigen (Leibundgut 1991, Ellenberg et al. 2001, Otto 1996). Diese Charakteristik trifft auch für weitere bisher eher selten forstlich genutzte Baumarten zu, die heute als klimaresistente Spezies der Zukunft gelten, wie die Walnuss, die Vogelkirsche, den Speierling, die Sommerlinde und mit Einschränkung auch für die Hainbuche (Mellert & Göttlein 2018, LWF 2019, 2020).

In der unteren Reihe sind Baumarten mit geringen Ansprüchen an Basenversorgung und Wasserhaushalt aufgeführt. Die Vorkommensbereiche dieser Baumarten liegen im Ökogramm links unten, bei niedriger BS und niedriger CWB. Bei allen drei Arten handelt es sich um gebietsfremde, aus Nordamerika eingeführte Baumarten. Der Strobe werden von Leibundgut (1991) mittlere Ansprüche an Nährstoffe und Wasserhaushalt zugeschrieben, für die übrigen Arten fehlt eine Einschätzung von mitteleuropäischen Experten. Wie bereits im Abschnitt über die bodenchemischen Ansprüche angesprochen, wachsen die Sitkafichte und die Strobe in ihren Herkunftsgebieten auch auf sauren, nährstoffarmen Böden (Roloff et al. 2008). Obwohl die Strobe von Niinements & Valldares (2008) als nicht trockentolerant eingestuft wird, kommt sie offenbar mit trocken-warmen Klimabedingungen gut zurecht, bereits jährliche Niederschläge von ca. 500 mm sollen schon ausreichend sein (Roloff et al. 2008). Im natürlichen Areal der Sitkafichte herrscht dagegen relativ mildes, maritimes Klima mit vielen Nebeltagen, hoher Luftfeuchtigkeit und ausgeglichenen Temperaturen. Es ist daher nicht überraschend, dass sie beim Wasserhaushalt eher als anspruchsvoll eingestuft wird (Drought tolerance 1,52; Niinements & Valldares 2008). In Deutschland wurde die Siktafichte aber, wie die Waldkiefer, häufig in Gebieten mit negativer CWB angebaut. Im Gegensatz zur Waldkiefer (siehe Abb. A2) zeigt das Ökogramm der Sitkafichte aber eine deutliche Trockengrenze.

Während unsere Ergebnisse zur Sitkafichte hinsichtlich des Wasserhaushalts nicht mit der Literatur in Einklang gebracht werden können, korrespondieren die Einschätzungen von *P. serotina* sehr gut mit den vorliegenden Analysen aus Deutschland. Auch im Herkunftsgebiet sind die meisten Standorte, auf denen sie anzutreffen ist, sauer und relativ nährstoffarm. Niinements & Valldares (2008) stufen sie hinsichtlich der Trockenheitstoleranz wie die Traubeneiche ein (Drought tolerance 3,02).

Mellert & Göttlein (2018) haben darauf hingewiesen, dass in Deutschland im Klimawandel Alternativbaumarten v. a. für saure Standorte gebraucht werden, da Baumarten mit Trockentoleranz in diesem Bereich rar sind. Nach der vorliegenden Analyse sind unter den Laubbaumarten v. a. die Vogelbeere und die eben besprochene Spätblühende Traubenkirsche (Psero) interessant. Durch ihre gute Streuqualität können beide Arten zur Verbesserung der Bodenfruchtbarkeit gerade auf ungünstigen Standorten beitragen (Roloff et al. 2008). *P. serotina* ist die größte und forstlich wichtigste Prunus-Art Nordamerikas und zählt dort zu den begehrtesten Möbelhölzern. In Deutschland ist die forstliche Relevanz der Baumart bisher jedoch sehr gering (Petersen 2015).

Nach unseren Analysen sind unter den Nadelbaumarten die Sitkafichte als Ersatzbaumart für die Fichte und die Strobe als Alternative zur Waldkiefer gerade auf basenarmen Standorten interessant. Stroben werden heute aber wegen ihrer hohen Anfälligkeit gegenüber Strobenblasenrost (*Cronartium ribicola*) in Deutschland kaum mehr angebaut. Weil derartig genügsame Baumarten für die Forstwirtschaft immer wichtiger werden, sollte man sie als Optionen aber nicht von vornherein ausschließen, denn beobachtete Resistenzbildungen (Rahkola 2015) lassen auf geeignetes Pflanzmaterial hoffen.

### 3.5 Möglichkeiten und Grenzen datenbasierter Ansätze

Das Potential datengetriebener Entscheidungsunterstützungssysteme für den Waldbau im Klimawandel ist hoch (Pecchi et al. 2019). Gaston et al. (2014) zeigen in einer Studie zur Baumartenwahl, dass die Ergebnisse von ENMs bzw. SDMs mindestens so gut sind, wie über Jahrzehnte gewonnenes Expertenwissen. Für praxistaugliche Modelle sind geeignete Daten aber ganz entscheidend. Die vorliegende Auswertung nutzt Messdaten der Bodenzustandserhebung als Informationsquelle zur Standortsbindung von Baumarten. Damit sollen die im Wesentlichen auf Expertenwissen beruhenden Erkenntnisse zur Ökologie der Baumarten ergänzt und erweitert werden. Mit den Auswertungen wird ein Weg aufgezeigt, wie die Standortsbindung von Baumarten anhand von Beobachtungsdaten besser eingeordnet, ihre Standortsansprüche visualisiert, objektiviert und weiter spezifiziert werden können.

Wenngleich die Einordnung der Baumarten anhand der hier vorliegenden größten einheitlichen Datengrundlage Mitteleuropas in Bezug auf unser bisheriges Wissen über ihre Ökologie generell gelungen erscheint, ist die Beziehung der Arten zur Umwelt zu komplex und vielschichtig, um die ökologischen Nischen aller untersuchten Baumarten vollständig darzustellen. Insbesondere für seltene Arten wäre ein dichteres Beobachtungsnetz erforderlich, um die Befunde besser abzustützen. Die Erfassung der klimatischen Limits von

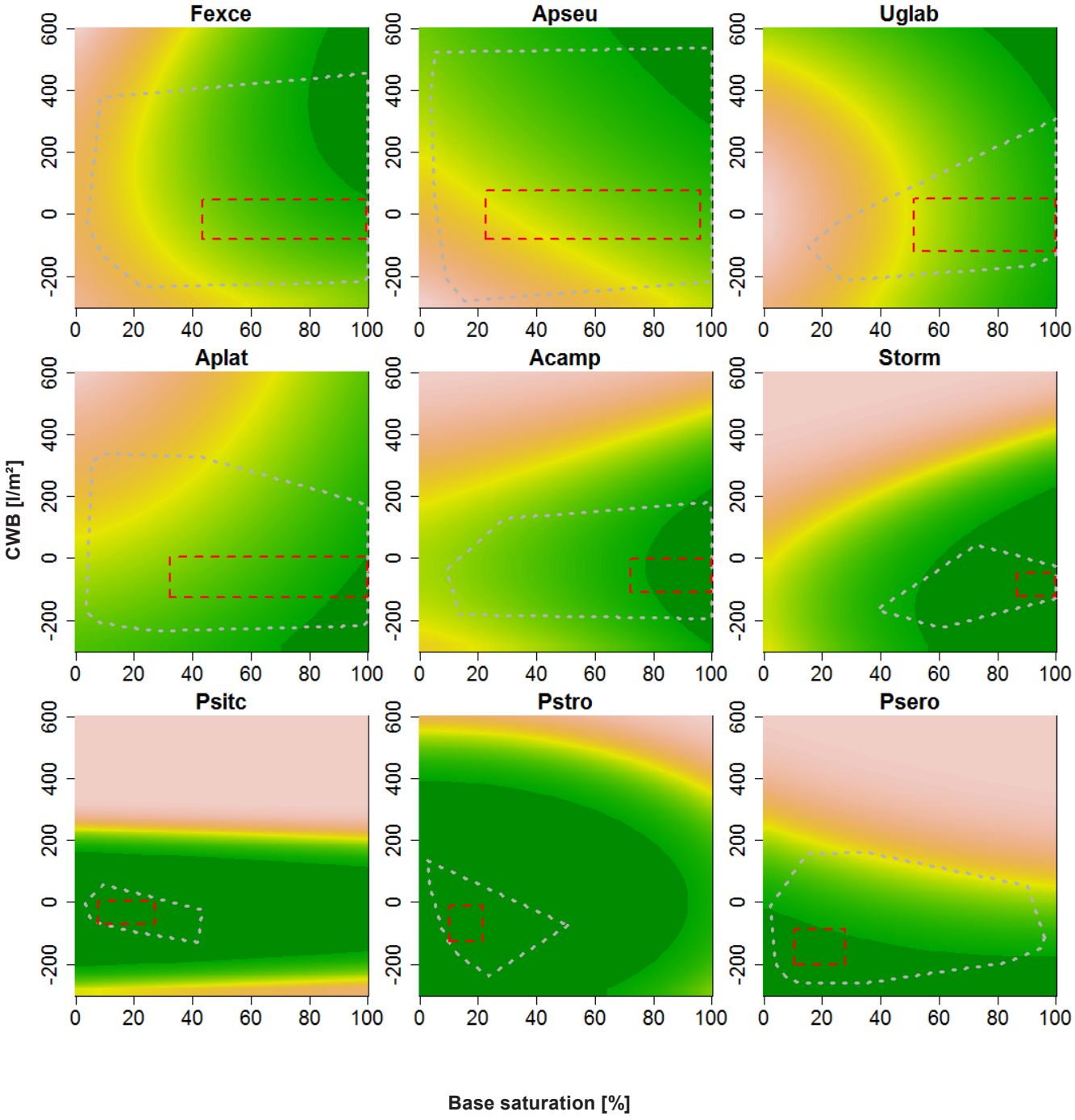


**Abb. 6:** Datenbasierte Ökogramme – Partielle Effekte von CWB [l/m²] vs. Basensättigung [%]. Obere Reihe: Baumarten mit hohen Ansprüchen an Basen- und N-Versorgung; Mittlere Reihe: Baumarten mit hohen bis mittleren Ansprüchen an Basenversorgung und geringeren Ansprüchen an die N-Versorgung; Untere Reihe: Baumarten mit geringen Ansprüchen an Basen- und N-Versorgung. Gültigkeitsbereich des Modells = graues Polygon schließt den Bereich mit beobachteten Vorkommen ein; Kernpräsenzbereich enthält die mittleren 25 % der registrierten Vorkommen der Baumart = rotes Rechteck.

***Fig. 6:*** *Data-based ecograms – Partial effects of CWB [l/m²] vs. base saturation [%]. Top row: tree species with high demands on base and N supply; Middle row: tree species with high to medium demands on base supply and lower demands on N supply; Bottom row: Tree species with low demands on base and N supply. Scope of the model = gray polygon encloses the area with observed occurrences; The core presence area contains the middle 25 % of the registered occurrences of the tree species = red rectangle.*

Arten, deren Verbreitungsgrenzen weit außerhalb Deutschlands liegen, erfordern Analysen auf kontinentaler Ebene, die bisher nur in Ausnahmefällen geeignete Bodenkennwerte einschließen (z. B. Mellert et al. 2018b). Andererseits konnten aus der univariaten Auswertung nationaler Bodeninventurdaten bereits für die Praxis nützliche bodenchemische Orientierungswerte abgeleitet werden (Walthert et al. 2004, Mellert et al. 2020a, Mellert et al. 2020b). Anhand der hier aus multiplen Modellen abgeleiteten Maßzahlen zur Standortsbindung und der Visualisierung von Effekten im Ökogramm kann die Bedeutung einzelner Bodenfaktoren für einige Baumarten nun noch besser eingeordnet werden.

## 4 Schlussfolgerungen

Die Bodenchemie ist für viele Baumarten in Deutschland ein entscheidender Faktor für die Standortsbindung. Bei der Modellierung der Baumarteneignung sollte der Boden in Zukunft daher stärker berücksichtigt werden. Eine angemessene Integration von Bodenparametern in Nischenmodelle scheitert bisher aber v. a. an der Verfügbarkeit geeigneter Daten. Selbst moderne Standortsinformationssysteme sind in Bezug auf den Boden auf die Verschneidung mit Expertenwissen angewiesen, dessen Fundierung nicht immer ganz nachvollziehbar ist. Modellprädiktoren für den Boden beruhen i. d. R. auf interpolierten bzw. projizierten Eingangsdaten und beinhalten daher Unsicherheiten bei den Bodenparametern. Aufgrund der hohen Kosten von Bodenprobenahmen und -analysen bleiben regionalisierte Bodendaten (z. B. Benning et al. 2016) weiter die zentrale Grundlage für die Erstellung von bodensensitiven Modellen für die Klimawandelanpassung. Es sollten aber – wo immer möglich – harte Daten und Modelle von vor Ort gemessenen Bodenparametern zur Referenzierung herangezogen werden. Um die Repräsentanz von Messdaten zu erhöhen, sollte die Datenbasis gezielt verbreitert werden. Als Ausgangspunkt für erweiterte Analysen können bspw. vom Expertenwissen abweichende statistische Befunde genutzt werden. Auf diese Weise kann eine spezifische Vertiefung unseres Wissens über die bodenchemische Standortsbindung u. a. von besonders interessanten Baumarten erreicht werden.

## Danksagung

Wir danken dem Thünen Institut für Waldökosysteme für die Finanzierung dieser Studie. Den Deutschen Bundesländern danken wir für die Erhebung und Breitstellung der Datengrundlagen. Tobias Mette, Paul Schmidt-Walter und Wendelin Weis danken wir für Ihre Unterstützung in Datenfragen, insbesondere zum Klima und Wasserhaushalt.

## Literatur

Arbeitskreis Standortskartierung (2016): Forstliche Standortsaufnahme. IHW Verlag Eching.

Austin, M.P. (1985): Continuum concept, ordination methods, and niche theory. Annual Review of Ecology and Systematics **16** (1): 39–61.

Baumgartner, J.B., Wilson, P.D., Beaumont, L.J., Esperón-Rodríguez, M. (2019): rmaxent: rapid projection and interrogation of Maxent models in R. Online verfügbar unter http://www.speciesonthemove.com/2949.

Bayerische L. f. W. u. F. (2019): Praxishilfe Klima – Boden – Baumartenwahl. Report.

Beck, J., Kölling, C. (2013): Das bayerische Standortinformationssystem. LWF aktuell **94**: 4.

Benning, R., Petzold, R., Gauer, J. (2016): Bodeninformationen in der Standortserkundung – Editorial. Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz **16**: 1–129. Online verfügbar unter https://www.afsv.de/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online_heft-16-1.pdf

Blume, H.-P., Brümmer, G.W., Fleige, H., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I. et al. (2015): Scheffer/Schachtschabel soil science: Springer.

Brandl, S., Falk, W., Rötzer, T., Pretzsch, H. (2019): Assessing site productivity based on national forest inventory data and its dependence on site conditions for spruce dominated forests in Germany. Forest Systems **28** (2): 7.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. (2006): Temperate forest trees and stands under severe drought. A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science **63** (6): 625–644.

Burggraef, L., Schmidt-Walter, P., Hilbrig, L., Schmidt, M. (2016): Standort-Leistungsmodelle als Grundlage für realistische Waldentwicklungsszenarien unter Klimawandel. In: Kohnle, U., Klädtke, J.: Tagungsbericht der Jahrestagung 2016 der Sektion Ertragskunde im DVFFA vom 09.-11.05.2016 in Lyss/Schweiz. 8–19.

Burschel, P., Huss, J. (2003): Grundriss des Waldbaus. Ein Leitfaden für Studium und Praxis.

Busby, J.R. (1991): BIOCLIM – a bioclimate analysis and prediction system. Plant protection quarterly **61**: 8–9.

Cools, N., Vesterdal, L., de Vos, B., Vanguelova, E., Hansen, K. (2014): Tree species is the major factor explaining C:N ratios in European forest soils. Forest ecology and management **311**: 3–16.

Cummings, J. (2014): CABI Encyclopedia of Forest Trees. Reference Reviews.

Diekmann, M., Michaelis, J., Pannek, A. (2015): Know your limits – The need for better data on species responses to soil variables. Basic and Applied Ecology **16** (7): 563–572. DOI: 10.1016/j.baae.2015.08.010.

Dietrich, H., Wolf, T., Kawohl, T., Wehberg, J., Kändler, G., Mette, T. et al. (2019): Temporal and spatial high-resolution climate data from 1961 to 2100 for the German National Forest Inventory (NFI). Annals of Forest Science **76** (1): 6.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G. et al. (2013): Collinearity. A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography **36** (1): 27–46.

Ellenberg, H., Leuschner, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. UTB Ulmer.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl., Scr Geobot **18:** 1–262.

Falk, W., Mellert, K.H. (2011): Species distribution models as a tool for forest management planning under climate change. Risk evaluation of Abies alba in Bavaria. Journal of Vegetation Science **22** (4): 621–634.

Fäth, J., Kohlpaintner, M., Blum, U., Göttlein, A., Mellert, K.H. (2019): Assessing phosphorus nutrition of the main European tree species by simple soil extraction methods. Forest ecology and management **432**: 895–901.

Fraley, C., Raftery, A.E. (2007): Model-based methods of classification. Using the mclust software in chemometrics. Journal of Statistical Software **18** (6): 1–13.

GAFA (2005): Handbuch Forstliche Analytik (HFA). Grundwerk des Gutachterausschusses Forstliche Analytik. Bonn: BMELV & Nordwestdeutsche FVA.

GAFA (2014): Handbuch Forstliche Analytik (HFA). Grundwerk des Gutachterausschusses Forstliche Analytik. 1.–5. Ergänzung des Gutachterausschuss Forstliche Analytik. Bonn: BMELV & Nordwestdeutsche FVA.

Gastón, A., García-Viñas, J.I., Bravo-Fernández, A.J., López-Leiva, C., Oliet, J.A., Roig, S., Serrada, R. (2014): Species distribution models applied to plant species selection in forest restoration. Are model predictions comparable to expert opinion? New forests **45** (5): 641–653.

Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., Hijmans, M. R.J. (2017): Package 'dismo'. Circles **9** (1): 1–68.

Hirzel, A.H., Le Lay, G. (2008): Habitat suitability modelling and niche theory. Journal of Applied Ecology **45** (5): 1372–1381.

Kölling, C. (2010): Macht sauer wirklich lustig. LWF aktuell **78**: 21–24.

Kölling, C., Hoffmann, M., Gulder, H.J. (1996): Bodenchemische Vertikalgradienten als charakteristische Zustandsgrössen von Waldökosystemen. Journal of Plant Nutrition and Soil Science **159** (1), 69–77.

Kölling, C., Zimmermann, L. (2014): Klimawandel gestern und morgen. LWF aktuell **99**: 27.

Leibundgut, H. (1984): Unsere Waldbäume. Eigenschaften und Leben. Huber, Frauenfeld.

Leuschner, C., Köckemann, B., Buschmann, H. (2009): Abundance, niche breadth, and niche occupation of Central European tree species in the centre and at the margin of their distribution range. Forest ecology and management **258** (7): 1248–1259.

Lyr, H., Fiedler, H.J., Tranquillini, W. (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart.

Manghabati, H., Weis, W., Göttlein, A. (2018): Importance of soil extractable phosphorus distribution for mature Norway spruce nutrition and productivity. European Journal of Forest Research **137** (5): 631–642.

Mellert, K.H., Faeth,J., Falk, W., Wellbrock, N., Göttlein, A. (2020): Die ökologische Basenamplitude von Baumarten in Deutschland. AFJZ **7/8**: 184–204.

Mellert, K.H., Fensterer, V., Küchenhoff, H., Reger, B., Kölling, C., Klemmt, H.J., Ewald, J. (2011): Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps. Journal of Vegetation Science **22** (4): 635–646. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01274.x.

Mellert, K.H., Göttlein, A. (2013): Identifikation und Validierung von Schwellenwerten und limitierenden Ernährungsfaktoren der Fichte unter Anwendung neuer Ernährungskennwerte sowie moderner Regressionsverfahren. AFJZ **9** (10): 197–203.

Mellert, K.H., Canullo, R., Mette, T., Ziche, D., Göttlein, A. (2018a): Die klimatische Trockengrenze häufiger Baumarten hängt vom Bodennährstoffstatus ab. Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen **169** (6): 323–331.

Mellert, K.H., Deffner, V., Küchenhoff, H., Kölling, C. (2015): Modeling sensitivity to climate change and estimating the uncertainty of its impact: a probabilistic concept for risk assessment in forestry. Ecological Modelling **316:** 211–216.

Mellert, K.H., Lenoir, J., Winter, S., Kölling, C., Čarni, A., Dorado-Liñán, I. et al. (2018b): Soil water storage appears to compensate for climatic aridity at the xeric margin of European tree species distribution. European Journal of Forest Research **137** (1): 79–92.

Mellert, K.H., Weis, W., Grüneberg, E., Göttlein, A. (2018c): Schwellenwerte für bodenchemische Präferenz- und Mangelbereiche der forstlichen Hauptbaumarten abgeleitet aus Waldernährungsdaten der BZE II. Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz **17**: 55–67.

Mellert, K.H., Wellbrock, N., Göttlein, A. (2020b): pH-Wert als einfaches Hilfsmittel bei der Baumartenwahl. AFZ - DerWald (akzepiert).

Mellert, K.H., Ewald, J. (2014): Nutrient limitation and site-related growth potential of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) in the Bavarian Alps. European Journal of Forest Research **133** (3): 433–451.

Mellert, K.H., Göttlein, A. (2018): Kommt ein Engpass bei der Baumartenwahl im Klimawandel? AFZ - DerWald **20**: 30–33.

Niinemets, Ü., Valladares, F. (2006): Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecological monographs **76** (4): 521–547.

Otto, H.-J. (1994): Waldökologie: Ulmer.

Pecchi, M., Marchi, M., Burton, V., Giannetti, F., Moriondo, M., Bernetti, I. et al. (2019): Species distribution modelling to support forest management. A literature review. Ecological Modelling **411**: 108817.

Petersen, R. (2015): Kurzportrait Spätblühende Traubenkirsche (*Prunus serotina*). Online verfügbar unter http://www.waldwissen.net.

Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B. (2011): Ecological niches and geographic distributions (MPB-49): Princeton University Press.

Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. (2006): Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling **190** (3–4): 231–259.

Piedallu, C., Gégout, J.C., Lebourgeois, F., Seynave, I. (2016): Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. Journal of Vegetation Science.

Pluess, A.R., Augustin, S., Brang, P. (2016): Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt.

R Core Team (2017): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Online verfügbar unter URL https://www.R-project.org/.

Rahkola, T. (2015): Breeding Efforts with Eastern White Pine (Pinus strobus L.) for Resistance to Blister Rust (Cronartium ribicola). Duluth Journal of Undergraduate Biology **2**: 1–11.

Real, R., Barbosa, A.M., Vargas, J.M. (2006): Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. Environmental and Ecological Statistics **13** (2): 237–245.

Rehfuess, K.-E. (1990): Waldböden. Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung: Parey.

Roloff, A., Weisgerber, H., Lang, U., Stimm, B. (2008): Enzyklopädie der Holzgewächse.

Rousseeuw, P.J., Ruts, I., Tukey, J.W. (1999): The bagplot. A bivariate boxplot. The American Statistician **53** (4): 382–387.

Schmidt-Walter, P., Ahrends, B., Meesenburg, H. (2017): Wasserhaushalt und Trockenstress für die BWI quantifiziert. AFZ - Der Wald **72**: 36–39.

Schmidt-Walter, P., Ahrends, B., Mette, T., Puhlmann, H. Meesenburg, H. (2019): NFIWADS. The water budget, soil moisture, and drought stress indicator database for the German National Forest Inventory (NFI). Annals of Forest Science **76** (2): 39.

Soberon, J., Peterson, A.T. (2005): Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas.

Swets, J.A. (1988): Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science **240** (4857): 1285–1293.

Taeger, S., Jantsch, M., Kölling, C. (2016): Einfluss besonderer Standortsfaktoren auf die Baumartenwahl. AFZ-DerWald **4**: 14–18.

Thuiller, W. (2013): On the importance of edaphic variables to predict plant species distributions – limits and prospects. J Veg Sci 24 (4): 591–592. DOI: 10.1111/jvs.12076.

Thurm, E.A., Hernandez, L., Baltensweiler, A., Ayan, S., Rasztovits, E., Bielak, K., Büchsenmeister, R. (2018): Alternative tree species under climate warming in managed European forests. Forest Ecology and Management **430**: 485–497.

Walentowski, H., Ewald, J., Fischer, A., Kölling, C., Türk, W. (2013): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns.

Walthert, L. (2004): Zeigerwerte der häufigsten Pflanzenarten. https://www.wsl.ch/ forest/soil/products/zeiger/pflanzen/kap1_uebersicht.php. Abgerufen am 16.12.2019.

Walthert, L., Pannatier, E.G., Meier, E.S. (2013): Shortage of nutrients and excess of toxic elements in soils limit the distribution of soil-sensitive tree species in temperate forests. Forest ecology and management **297**: 94–107.

Weber, P., Heiri, C., Lévesque, M., Sanders, T., Trotsiuk, V., Walthert, L. (2015): Zuwachs und Klimasensitivität von Baumarten im Ökogramm der kollinen und submontanen Stufe. Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen **166** (6): 380–388.

Weber-Blaschke, G., Heitz, R., Blaschke, M., Ammer, C. (2008): Growth and nutrition of young European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) on sites with different nutrient and water statuses. European Journal of Forest Research **127** (6): 465–479.

Weber-Blaschke, G., Rehfuess, K.E. (2002): Correction of Al toxicity with European ash (*Fraxinus excelsior* L.) growing on acid soils by fertilization with Ca and Mg carbonate and sulfate in pot experiments. Forest ecology and management **167** (1-3): 173–183. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00723-X.

Wellbrock, N., Bolte, A., Flessa, H. (2016): Dynamik und räumliche Muster forstlicher Standorte in Deutschland: Ergebnisse der Bodenzustandserhebung im Wald 2006 bis 2008. Johann Heinrich von Thünen Institut, Federal Research Institute for Rural Areas, Forestry and Fisheries.

Wellbrock, N., Aydin, C.T., Block, J., Deckert, M., Bussian, B., Diekmann, O. et al. (2006): Arbeitsanleitung für die zweite bundesweite Bodenzustandserhebung im Wald (BZE II). Bonn: BMELV.

Wisz, M.S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A., Group, N.P.S.D.W. (2008): Effects of sample size on the performance of species distribution models. Diversity and distributions **14** (5): 763–773.

Wohlgemuth, T., Schütz, M., Keller, W., Wildi, O. (1999): Errechnete Ökogramme für Schweizer Wälder. Bot. Helv **109**: 169–191.

Zimmermann, N.E., Jandl, R., Hanewinkel, M., Kunstler, G., Kölling, C., Gasparini, P. et al. (2013): Potential future ranges of tree species in the Alps. Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks. InTech.

submitted: 26.07.2020
reviewed: 12.10.2020
accepted: 31.10.2020

**Anschriften der Autoren:**

Dr. Karl H. Mellert
AGWA
Planegger Str. 46
81241 München
E-Mail: karl.mellert@online.de

Prof. Dr. Dr. Axel Göttlein
Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2
85354 Freising

Dr. Nicole Wellbrock
Thünen Institut für Waldökosysteme
Alfred-Möller-Straße 1, Haus 41/42
16225 Eberswalde

## Anhang

**Tab. A1:** Datentabellen für Abbildung 3a.

***Tab. A1:*** *Data tables to figure 3a.*

| Species | Group | Ji | Pi |
|---|---|---|---|
| Aalba | 3 | 2,734 | 10,05 |
| Acamp | 1 | 64,951 | 47,05 |
| Aglut | 2 | 27,277 | 36,82 |
| Aplat | 2 | 63,92 | 52,96 |
| Apseu | 2 | 63,386 | 50,04 |
| Bpend | 2 | 64,597 | 47,24 |
| Bpube | 2 | 53,782 | 47,45 |
| Cbetu | 2 | 71,947 | 44,22 |
| Csati | 3 | 0,237 | 21,2 |
| Fexce | 1 | 58,567 | 48,6 |
| Fsylv | 4 | 42,621 | 43,36 |
| Jregi | 1 | 30,613 | 39,32 |
| Lkaem | 4 | 1,4 | 0,13 |
| Pabie | 4 | 6,156 | 7,49 |
| Paviu | 2 | 72,57 | 48 |
| Pmenz | 4 | 6,801 | 6,29 |
| Ppadu | 4 | 8,026 | 4,76 |
| Psero | 2 | 12,522 | 22,22 |
| Psitch | 2 | 0 | 0 |
| Pstro | 2 | 34,603 | 48,35 |
| Psylv | 2 | 66,232 | 39,16 |
| Ptrem | 4 | 20,241 | 12,77 |
| Qpetr | 4 | 16,789 | 0,57 |
| Qrobu | 4 | 4,092 | 3,35 |
| Qrubr | 4 | 3,58 | 6,09 |
| Rpseu | 3 | 0,075 | 0,96 |
| Saria | 2 | 3,704 | 20,08 |
| Saucu | 4 | 26,991 | 24,02 |
| Storm | 1 | 0,08 | 25,24 |
| Tcord | 1 | 43,116 | 33,27 |
| Tplat | 1 | 41,346 | 44,88 |
| Uglab | 1 | 83,243 | 53,67 |

**Tab. A2:** Datentabellen für Abbildung 3b.

***Tab. A2:*** *Data tables to figure 3b.*

| Species | Group | Ji | Pi |
|---|---|---|---|
| Aalba | 3 | 2,652 | 4,42 |
| Acamp | 1 | 30,735 | 47 |
| Aglut | 2 | 50,722 | 35,17 |
| Aplat | 2 | 25,414 | 42,67 |
| Apseu | 2 | 21,997 | 34,37 |
| Bpend | 2 | 14,881 | 32,41 |
| Bpube | 2 | 3,655 | 22,48 |
| Cbetu | 2 | 4,356 | 28,81 |
| Csati | 3 | 1,084 | 0 |
| Fexce | 1 | 35,812 | 45,28 |
| Fsylv | 4 | 6,014 | 11,19 |
| Jregi | 1 | 3,194 | 27,5 |
| Lkaem | 4 | 31,698 | 27,08 |
| Pabie | 4 | 0,924 | 0 |
| Paviu | 2 | 7,449 | 35,02 |
| Pmenz | 4 | 24,173 | 12,04 |
| Ppadu | 4 | 0,559 | 3,04 |
| Psero | 2 | 23,679 | 14,34 |
| Psitch | 2 | 31,682 | 9,8 |
| Pstro | 2 | 34,229 | 44,26 |
| Psylv | 2 | 1,532 | 7,56 |
| Ptrem | 4 | 39,53 | 32,32 |
| Qpetr | 4 | 16,081 | 3,07 |
| Qrobu | 4 | 9,335 | 2,95 |
| Qrubr | 4 | 19,158 | 10,45 |
| Rpseu | 3 | 0,292 | 0 |
| Saria | 2 | 16,291 | 8,72 |
| Saucu | 4 | 34,595 | 47,6 |
| Storm | 1 | 76,617 | 54,88 |
| Tcord | 1 | 18,559 | 35,81 |
| Tplat | 1 | 57,725 | 53,25 |
| Uglab | 1 | 10,564 | 41,31 |

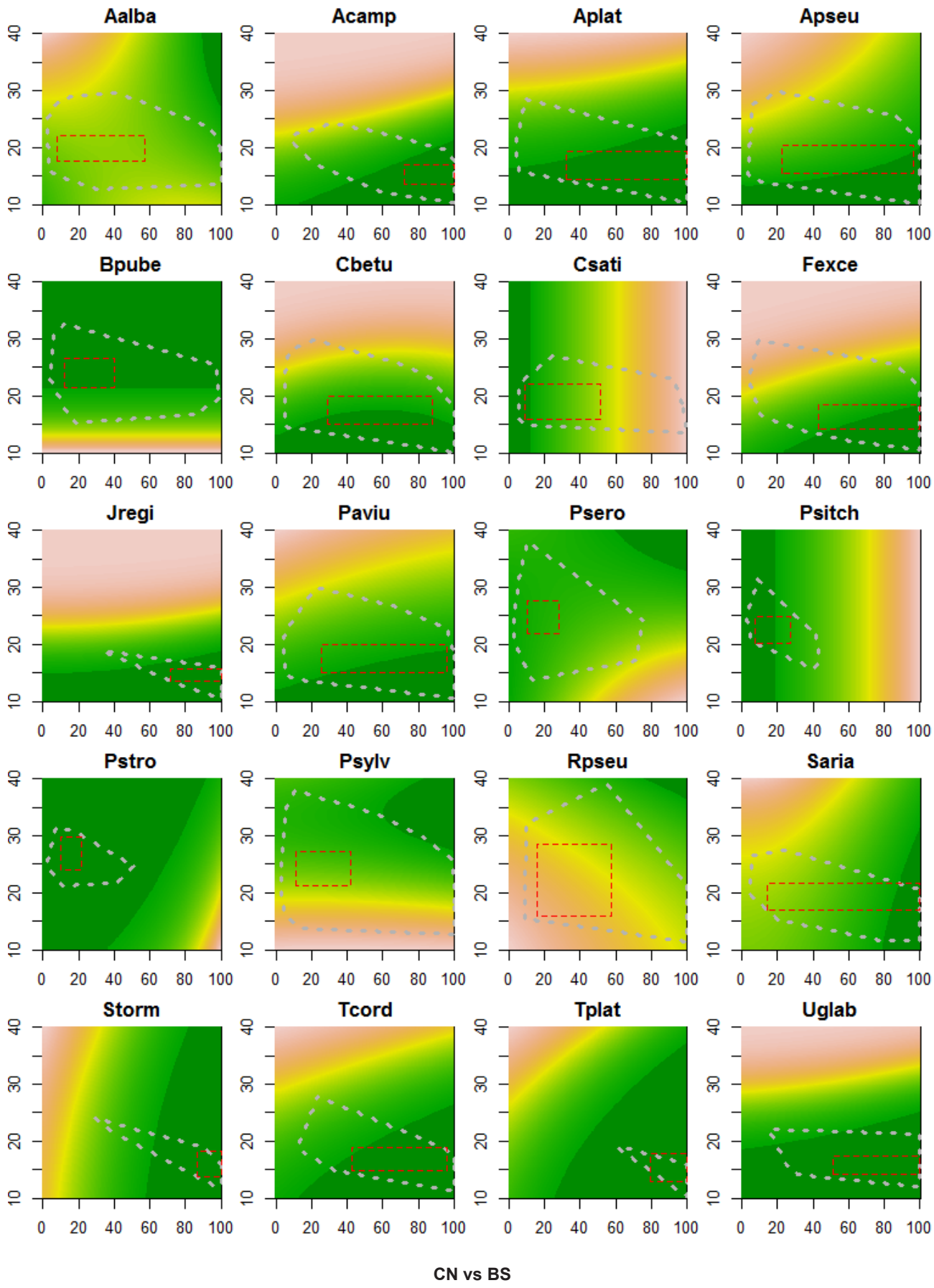


**Abb. A1:** Ökogramme für Baumarten mit deutlicher Standortsbindung (Gruppen I-III; Herleitung siehe Abb. 2).

***Fig. A1:*** *Ecograms for tree species with evident habitat specificity (groups I-III; for derivation see Fig. 2).*

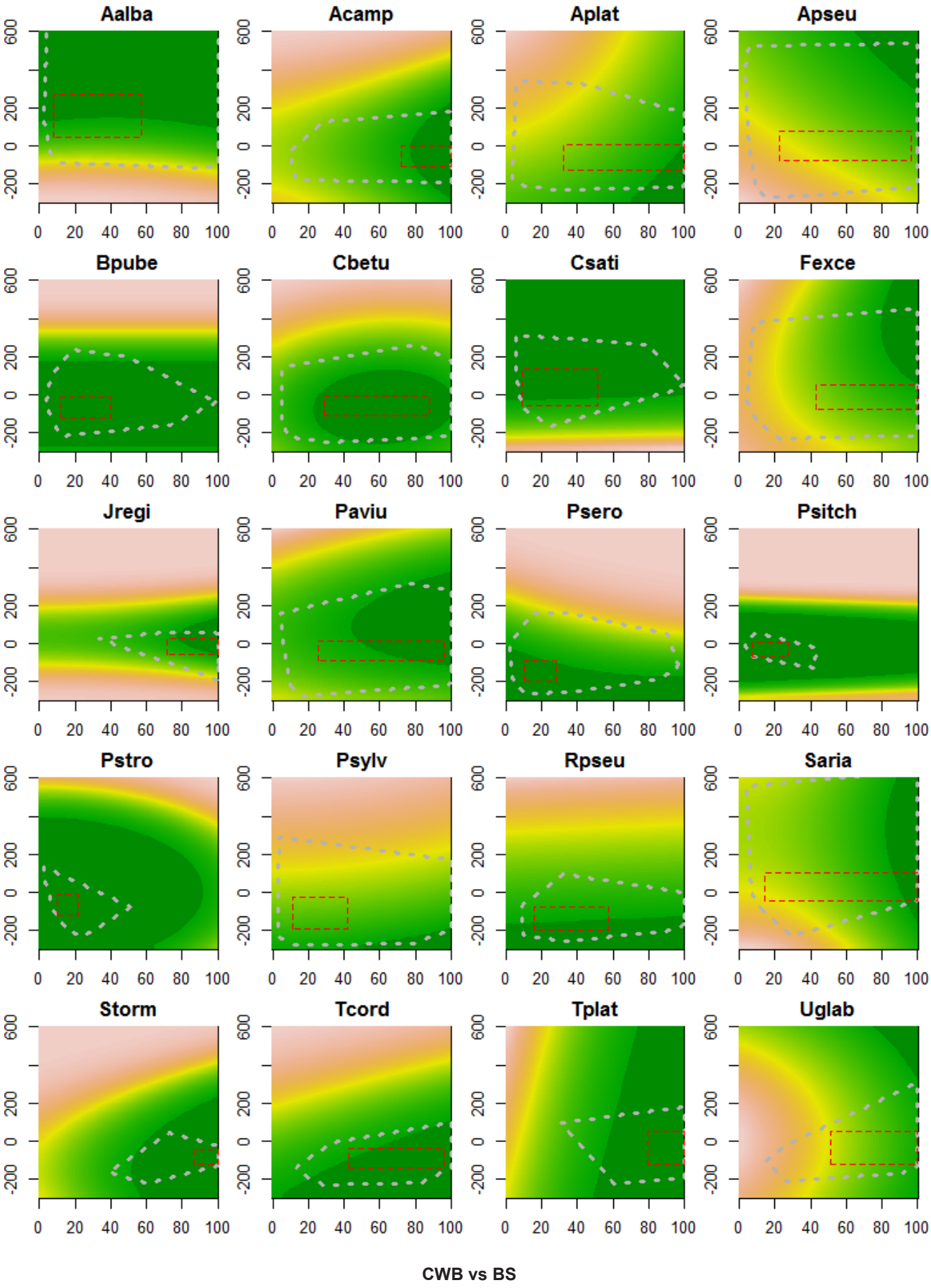


**Abb. A2:** Ökogramme für Baumarten mit deutlicher Standortsbindung (Gruppen I-III; Herleitung siehe Abb. 2).

***Fig. A2:*** *Ecograms for tree species with evident habitat specificity (groups I-III; for derivation see Fig. 2).*