

AUSWIRKUNGEN VON WALDBRÄNDEN AUF DAS WACHSTUM VON ÜBERLEBENDEN HEIMISCHEN BÄUMEN

Institut für Botanik
Leopold-Franzens-Universität Innsbruck

MASTERARBEIT

zur Erlangung des akademischen Grades
Master of Science (MSc)

vorgelegt von

TOBIAS PICHLER

Innsbruck, Dezember 2021

Betreuung:

Univ.-Prof. Mag. Dr. Stefan Mayr

Dr. Andreas Bär

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt durch meine eigenhändige Unterschrift, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle Stellen, die wörtlich oder inhaltlich den angegebenen Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht.

Die vorliegende Arbeit wurde bisher in gleicher oder ähnlicher Form noch nicht als Magister-/Master-/Diplomarbeit/Dissertation eingereicht.

Datum: _____ Unterschrift: _____

Danksagungen

Ein herzliches Dankeschön...

...an Univ.-Prof. Mag. Dr. Stefan Mayr für den Themenvorschlag, die kompetente Betreuung, die hilfreichen Anregungen und die viele Geduld.

...an Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Walter Oberhuber für die Zweitbetreuung, die kompetente und freundliche Unterstützung bei den Jahrringmessungen und die hilfreichen Ratschläge.

...an Andreas Bär für die Zusammenarbeit auf der Brandfläche, die angenehme Arbeitsatmosphäre, die viele Geduld und die außerordentlich kompetente fachliche und organisatorische Unterstützung in allen Belangen.

...gebührt all meinen Freunden, die mich während meinem Studium begleitet haben.

...abschließend an meine Freundin Laura und meiner großartigen Familie für ihre grenzenlose Unterstützung in jeglicher Hinsicht.

Zusammenfassung

Klimatische und ökologische Veränderungen, hervorgerufen durch den Klimawandel, führen auch zu einer Zunahme der Häufigkeit und Intensität von Waldbränden im Alpenraum. Direkte sowie indirekte feuer- bzw. hitzeinduzierte Schädigungen von Bäumen können dabei zu Beeinträchtigungen von Wachstumsprozessen führen, wodurch die Produktion von Biomasse verringert wird. Um die Auswirkungen von feuerbedingten Schädigungen bei überlebenden Bäumen zu erfassen, wurde das sekundäre Dickenwachstum von zentraleuropäischen Baumarten nach einem Waldbrand untersucht. Im Rahmen von dendrochronologischen Untersuchungen wurden Jahrringbreiten von *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* vermessen. Zudem wurden intra-annuelle Wachstumsschwankungen in den Brandfolgejahren mit hochauflösenden Banddendrometern analysiert und der Wasserzustand (Tree Water Deficit; TWD) der Bäume abgeschätzt. Die Messungen ergaben für *P. abies* und *P. sylvestris* eine geringe Resistenz mit erheblichen Wachstumseinbrüchen im Brandjahr. *P. abies* wies eine geringe Erholung bzw. Resilienz auf, *P. sylvestris* hingegen zeigte eine resiliente Wachstumsreaktion und erholte sich in den Brandfolgejahren vollständig. *F. sylvatica* hatte eine hohe Resistenz und Resilienz, erst in späteren Brandfolgejahren wurde bei *F. sylvatica* ein Rückgang im Wachstum registriert. TWD-Werte waren bei brandgeschädigten Individuen von *P. abies* geringer als bei unbeschädigten, für *P. sylvestris* wurden nur geringe Unterschiede gefunden. Bei *F. sylvatica* wurden bei brandgeschädigten Individuen höhere TWD-Werte festgestellt. Kurzfristige Wachstumseinbrüche im Brandjahr (*P. abies*, *P. sylvestris*) können vor allem auf Kronenbeschädigungen zurückgeführt werden, während dauerhafte Beeinträchtigungen im Wachstum (*P. abies*) das Ergebnis von hitzeinduzierten Schädigungen im Phloem, Kambium und Xylem sein dürften. Pilzbefall und Fäulnis (*F. sylvatica*) könnten das Wachstum in späterer Folge negativ beeinflusst haben. Artspezifische Unterschiede im Wasserzustand (TWD-Werte) waren im Wesentlichen auf das Stomataverhalten zurückzuführen. Sowohl bei den kurz- als auch den langfristigen Effekten von Waldbränden auf überlebende Bäume waren somit ausgeprägte Unterschiede zwischen den untersuchten heimischen Arten festzustellen. Ein verbessertes Wissen über diese artspezifischen Auswirkungen ist für die zukünftige Bewirtschaftung heimischer Wälder unter erhöhtem Brandrisiko von Bedeutung.

Abstract

Climatic and ecological changes caused by climate change result in an increased frequency and intensity of forest fires in Alpine regions. Direct and indirect fire- or heat-induced damage of trees can affect tree growth. To assess the effects of fire-induced impairments in surviving trees, the growth of central European tree species after a forest fire was investigated. Tree ring widths of *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, and *Fagus sylvatica* were measured via dendrochronological analyses to determine fire-related growth responses. In addition, intra-annual growth fluctuations in post-fire years were analysed with high-resolution dendrometers and tree water relations (Tree Water Deficit; TWD) were estimated. *P. abies* and *P. sylvestris* revealed low resistance with severe decreases in growth during the fire year. *P. abies* also indicated slight recovery and resilience. *P. sylvestris* showed a resilient growth response and trees fully recovered in post-fire years reaching growth rates similar to pre-fire levels. *F. sylvatica* had high resistance and resilience and growth reductions were only observed several years after the fire. TWD values of *P. abies* were lower in fire-affected compared to unaffected individuals. In contrast, only minor differences were found for *P. sylvestris*. Fire-affected individuals of *F. sylvatica* revealed higher TWD values than unaffected trees. Short-term growth reductions during the fire year (*P. abies*, *P. sylvestris*) can be attributed to crown damage, while permanent growth reductions (*P. abies*) were probably caused by heat-induced damage of phloem, cambium, and xylem. In consequence, fungal attack and decay (*F. sylvatica*) often have a negative impact on the growth of fire-affected trees. Species-specific effects in tree water relations, mainly influenced by stomata regulations, were observed. Studied tree species thus showed very different short- and long-term reactions on fire damage. Improved knowledge of these differences will be important for future forest management under increased fire risks.

Inhaltsverzeichnis

| | |
|---|------------|
| Eidesstattliche Erklärung | I |
| Danksagungen | II |
| Zusammenfassung | III |
| Abstract | IV |
| 1 Einleitung und Theorie | 1 |
| 1.1 Feuerökologie | 1 |
| 1.2 Brandklassifizierung..... | 3 |
| 1.3 Wirkung und Folgen von Waldbränden..... | 5 |
| 1.3.1 Prozesse der Wärmeübertragung | 6 |
| 1.3.2 Effekte auf die Baumphysiologie | 7 |
| 1.4 Klimawandel und Feuer | 13 |
| 1.5 Baumwachstum und Umwelt | 15 |
| 1.5.1 Radiales Dickenwachstum und Tree Water Deficit (TWD)..... | 16 |
| 1.5.2 Basal Area Increment (BAI) und Stressindizes | 17 |
| 1.6 Zielsetzung | 20 |
| 2 Material | 21 |
| 2.1 Baummaterial..... | 21 |
| 2.2 Untersuchungsgebiet..... | 22 |
| 3 Methoden | 25 |
| 3.1 Studiendesign | 25 |
| 3.2 Klimatologische Untersuchungen | 26 |
| 3.3 Dendrochronologie | 27 |
| 3.3.1 Bohrkern-Entnahme | 27 |
| 3.3.2 Präparation der Bohrkern..... | 28 |
| 3.3.3 Messung Jahrringbreiten..... | 28 |
| 3.3.4 Allgemeine Wachstumsparameter | 29 |
| 3.3.5 Basal Area Increment (BAI) | 31 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| 3.3.6 | Stressindizes..... | 31 |
| 3.4 | Dendrometeranalysen | 33 |
| 3.4.1 | Dendrometer | 33 |
| 3.4.2 | Radiales Dickenwachstum | 33 |
| 3.4.3 | Tree Water Deficit (TWD)..... | 34 |
| 3.5 | Statistische Auswertung | 35 |
| 4 | Ergebnisse | 36 |
| 4.1 | Klimadaten..... | 36 |
| 4.2 | Dendrochronologie | 38 |
| 4.2.1 | Allgemeine Wachstumsparameter | 38 |
| 4.2.2 | Wachstumsdaten | 40 |
| 4.2.3 | Stressindizes..... | 49 |
| 4.3 | Dendrometeranalysen | 52 |
| 4.3.1 | Radiales Dickenwachstum | 52 |
| 4.3.2 | Tree Water Deficit (TWD)..... | 56 |
| 4.4 | Wachstumskorrelation | 61 |
| 5 | Diskussion | 63 |
| 5.1 | Umweltbedingungen und Baumwachstum..... | 63 |
| 5.1.1 | Klimatische Umweltbedingungen | 63 |
| 5.1.2 | Konkurrenz..... | 66 |
| 5.2 | Auswirkungen von Waldbränden auf das Baumwachstum | 69 |
| 5.2.1 | Effekte im Brandjahr..... | 69 |
| 5.2.2 | Effekte in den Brandfolgejahren | 72 |
| 5.2.3 | Tree Water Deficit (TWD)..... | 77 |
| 5.2.4 | Methodische Gegenüberstellung | 79 |
| 5.3 | Conclusio | 82 |
| 6 | Literaturverzeichnis | 85 |

1 Einleitung und Theorie

1.1 Feuerökologie

Brände treten als natürlicher Störfaktor in verschiedenen Ökosystemen unserer Erde auf. Sie haben Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetation, die Strukturierung der Landschaft und die Biodiversität von Pflanzen und Tieren (Flannigan et al., 2000). Zudem wirken sich Brände wesentlich auf diverse Nährstoffzyklen (z. B. Kohlenstoffhaushalt) aus, und tragen zur Produktivitätsregulation und Stabilität in Ökosystemen bei (Heinselman, 1973).

Das Muster, wie Brände in einem bestimmten Ökosystem auftreten, wird als Feuerregime beschrieben und über die folgenden sechs Eigenschaften charakterisiert: Auftrettsfrequenz, Brandgröße, Brandintensität, Saisonalität, Art des Feuers und Brandstärke (Flannigan et al., 2000). Dabei haben die lokalen Faktoren im Ökosystem, wie z. B. Vegetationszusammensetzung, Struktur und Masse des Brennmaterials, Sukzessionsstadium, Landmanagement, Klima und Wetter sowie Topografie, einen entscheidenden Einfluss auf das vorherrschende Feuerregime. Veränderungen des Brennmaterials oder langfristige Variationen von Lufttemperatur, Niederschlag oder Luftfeuchte können dabei drastische Auswirkungen auf die Brandeigenschaften haben. Beispielsweise steht nach längeren Trockenperioden mit wenig Niederschlag vermehrt ausgetrocknetes und somit brennbares Pflanzenmaterial zu Verfügung, welches zu einer Erhöhung von Brandintensität, -stärke und -größe führen kann. Des Weiteren haben jahreszeitlich bedingte Dynamiken von Biomasse (Auf- und Abbau pflanzlichen Materials) und der Wassergehalt im Ökosystem Einfluss auf Brandsaisonalität und -frequenz. Während die lokalen Faktoren somit ausschlaggebend für das vorherrschende Feuerregime sind, werden diese zum Teil selbst durch Brandereignisse beeinflusst (z.B. Reduktion der Biomasse, Änderung von Sukzessionsstadium, Artenzusammensetzung und -vielfalt). Durch diese

Wechselbeziehung wird in feuergeprägten Ökosystemen langfristig ein dynamisches Gleichgewicht zwischen Bränden und lokaler Faktoren aufgebaut (Thonicke et al., 2001).

1.2 Brandklassifizierung

Waldbrände lassen sich grundlegend in Boden-, Oberflächen- und Kronenfeuer unterteilen (Michaletz & Johnson, 2007). Diese Klassifizierung basiert auf der Verbrennungsart und dem Brandmaterial, was wiederum im engen Zusammenhang zur Brandintensität steht (siehe Abb. 1).

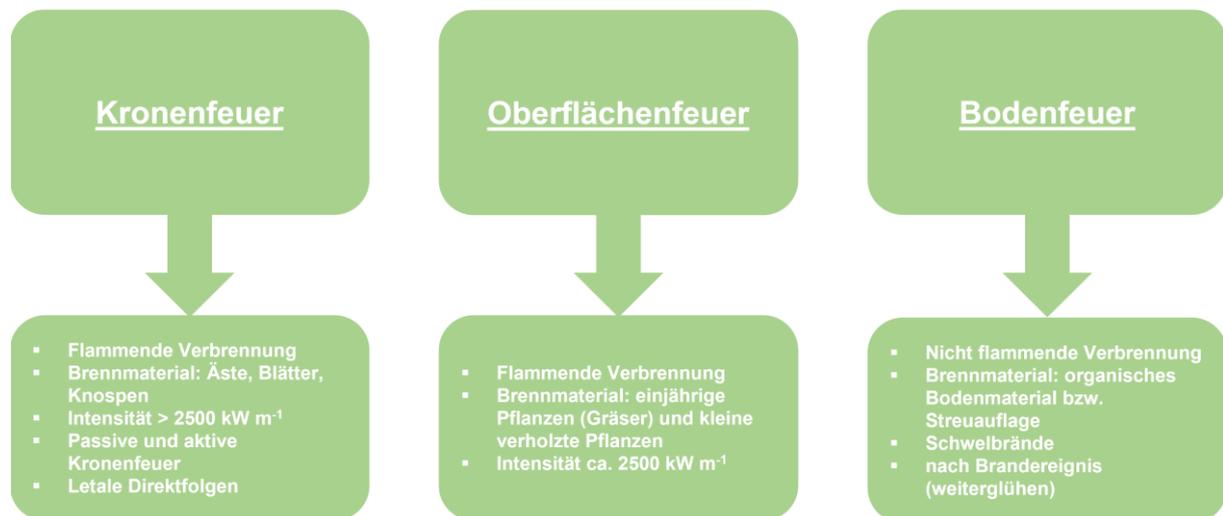


Abbildung 1: Brandklassifizierung anhand vom Brennmaterial und Verbrennungsart nach Michaletz & Johnson (2007).

Bodenfeuer beschränken sich auf die Verbrennung von organischem Material im Boden bzw. der Streuauflage. Sie treten oft nach einem eigentlichen Brandereignis auf und können über mehrere Tage hinweg weiterglühen. Zudem sind sie charakterisiert durch Schwelbrände (Michaletz & Johnson, 2007).

Oberflächenfeuer werden definiert als flammende Verbrennung von feinem Brandmaterial am Waldboden, wie beispielsweise Gräser, andere einjährige Pflanzen, kleinere vorholzte Sträucher und Jungbäume im Bodenbereich. Oberflächenfeuer zeigen eine etwas höhere Intensität als Bodenfeuer (abhängig vom Feuerregime ca. 2500 kW m^{-1} ; Michaletz & Johnson, 2007). Boden- und Oberflächenfeuer haben in den meisten Fällen eine mäßige bis geringe Intensität und dadurch auch keine direkten letalen Folgen für die betroffenen Bäume. Durch die Schädigungen können in den darauffolgenden Jahren jedoch spezifische Beeinträchtigungen auftreten, die die physiologischen Prozesse der Bäume beeinträchtigen (Bär et al., 2019a).

Kronenfeuer sind Waldbrände mit hoher Intensität. Charakterisiert sind Kronenfeuer durch das Abbrennen der Baumkronen inklusive Astwerk, Belaubung und Knospen.

Kronenfeuer können unterteilt werden in passive und aktive Kronenfeuer. Passive Kronenfeuer setzen für die Verbrennung einen Hitzefluss von einem Bodenfeuer Richtung Krone voraus, aktive Kronenfeuer zeigen hingegen einen vom Bodenfeuer unabhängigen Verbrennungsprozess in der Baumkrone (Michaletz & Johnson, 2007). Durch ihre hohe Intensität führen Kronenfeuer in den meisten Fällen zu einem unverzüglichen Absterben von betroffenen Bäumen und Sträuchern, sofern diese nicht über hitzeresistente Organe verfügen, über die sie in den kommenden Jahren neu austreiben können. In dieser Hinsicht spielen epikormische Knospen eine grundlegende Rolle. Dabei handelt es sich um Knospen, die sich unter der Borke des Stamms oder der Äste befinden und auch nach einem Waldbrand mit einer hohen Intensität neu austreiben können. Angiospermen, vor allem Sträucher, zeigen im Vergleich zu den Nadelbäumen ein hohes Potenzial über diesen Weg neu auszutreiben, wodurch Laubbaumbestände zumeist schneller regenerieren (Pausas & Keeley, 2017).

Die Feuerintensität beschreibt die freiwerdende Energie beim physischen Prozess der Verbrennung von organischem Material. Somit stellt die Feuerintensität den zeitabhängigen Energiefluss (Wärme) in Abhängigkeit von der Verbrennung des Materials dar. Die Feuerintensität von Waldbränden ist oft nicht bekannt, zudem kann sie die Beschädigungen oder Sterberaten von Bäumen nach einem Waldbrand oft nicht erklären, da sie zumeist kaum mit der maximalen Temperatur, Verweildauer des Waldbrandes, Ausmaß von Schwelbränden oder Bodenerwärmung korreliert, diese Faktoren jedoch ausschlaggebend für die Vitalität der Bäume sind (Keeley, 2009). Die Feuerintensität kann deshalb in der Regel nicht als der ausschlaggebende Faktor bei Waldbränden angesehen werden.

1.3 Wirkung und Folgen von Waldbränden

Wie in Kapitel 1.1 erwähnt, haben Waldbrände grundlegende Auswirkungen auf Ökosysteme. Sie beeinflussen die Sukzession, Produktivität, Stabilität und Diversität von Flora und Fauna und greifen in Energie- und Nährstoffkreisläufe ein. Zudem reduzieren sie Biomasse, kontrollieren die Ausbreitung von Schädlingspopulationen und invasiven Arten und erhalten biologische und biogeochemische Prozesse (Keane et al., 2007).

Die Folgen von Waldbränden auf Ökosystemebene basieren wesentlich auf der Summe der Schädigungen an einzelnen Baumindividuen. Ausschlaggebend für die Schädigung von Bäumen ist die Hitzeübertragung zwischen dem Feuer und dem Pflanzengewebe. Verbrennung ist eine exotherme Reaktion, bei der gasförmige Kohlenwasserstoffe mit dem Sauerstoff der Atmosphäre oxidieren. Damit eine Verbrennung von festem organischem Material stattfinden kann, muss zunächst eine Pyrolyse stattfinden. Als Pyrolyse wird eine endotherme Reaktion der Zersetzung von festen organischen Komponenten in flüchtige gasförmige Moleküle bezeichnet. Abhängig von der Feuerintensität und der Verweildauer des Feuers wird bei Waldbränden Energie in Form von Hitze freigesetzt, die anschließend auf das Pflanzengewebe übertragen wird. Eine Schädigung der Bäume wird insbesondere durch die Übertragung von Hitze in teilungsfähiges Gewebe von Wurzeln, Baumstämmen und Blättern hervorgerufen (Michaletz & Johnson, 2007). Erreicht das Pflanzengewebe eine Temperatur von über 60 °C, werden Proteine denaturiert, und es kommt zu nicht reversiblen Zellnekrosen, die letztendlich zum Absterben von Zellen und Geweben führen (Hood et al., 2018; Bär et al., 2019a).

Diese Wärmeübertragung vom Feuer auf das Pflanzengewebe findet mittels Wärmekonvektion, Wärmeleitung und Wärmestrahlung statt. Im folgenden Abschnitt werden diese drei grundlegenden Prozesse der Wärmeübertragung beschrieben und erläutert, in welcher Art und Weise sie bei einem Waldbrand auftreten.

1.3.1 Prozesse der Wärmeübertragung

Die Übertragung der freigesetzten thermischen Energie bei Verbrennung von festem Brennmaterial (Hitze) auf Organe bzw. Gewebe von Bäumen stellt die Grundlage für alle weiteren physiologischen und letztendlich ökologischen Auswirkungen von Bränden dar (Michaletz & Johnson, 2007; O'Brien et al., 2018). Die Wärmeübertragung kann dabei über Konduktion, Konvektion und Wärmestrahlung erfolgen (vgl. Abb. 2).

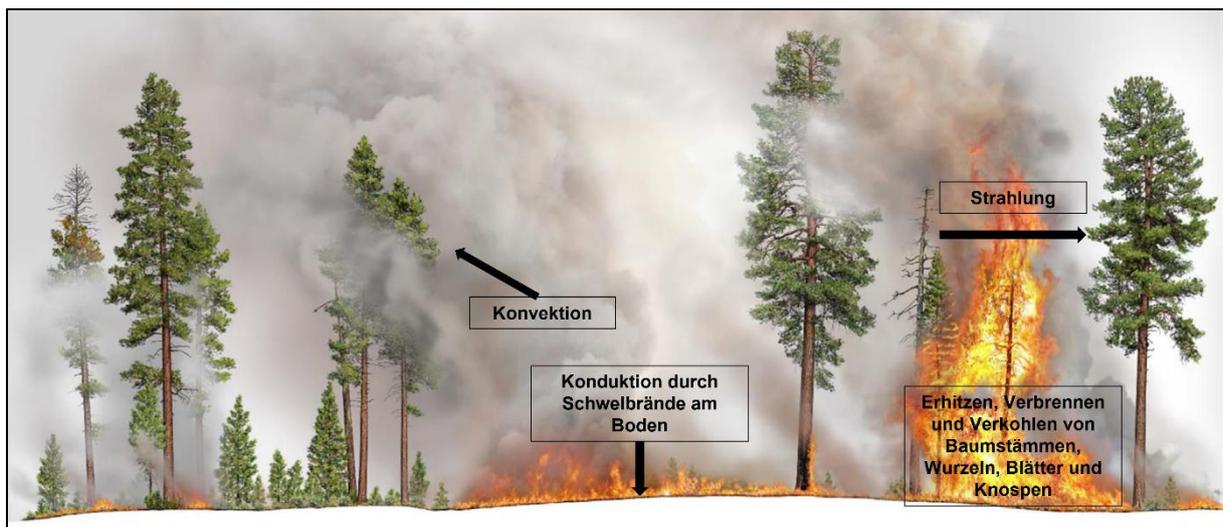


Abbildung 2: Thermische Energie (Wärme) wird durch Konvektion, Konduktion und Wärmestrahlung während einem Waldbrandes auf lebende Gewebe von Bäumen übertragen (in Anlehnung an Hood et al., 2018).

Die Konduktion ist ein Mechanismus des Transports von thermischer Energie in Festkörpern und ist auch unter den Begrifflichkeiten Wärmeleitung oder Wärmediffusion bekannt. Wärmekonduktion beschreibt die Energieübertragung in Form von Hitze zwischen Atomen und Molekülen. Energiereiche Teilchen geben dabei Energie an Teilchen niedrigeren Energieniveaus ab. Bei der Wärmeübertragung über Konduktion tritt keine Massenbewegung auf. Somit ist sie die einzige Möglichkeit der Wärmeübertragung in festen Materialien (Incropera et al., 2006) und ist damit auch Grundlage für den Wärmetransport in Böden und Pflanzenteilen (Hood et al., 2018; Michaletz, 2018; O'Brien et al., 2018).

Die Konvektion beschreibt den Transport von thermischer Energie in flüssigen und gasförmigen Fluiden über die Bewegung von Atomen und Molekülen, welche Wärme mitführen. Treibende Kräfte hinter der Wärmeströmung sind dabei Temperatur-, Dichte-, Druck- oder Konzentrationsunterschiede im Fluid (Incropera et al., 2006). Wird Wärme von Fluiden über Oberflächen fester Körper (z.B. Pflanzenteile) aufgenommen,

wird Energie ebenso wie bei der Konduktion auf molekularer Ebene über Diffusion entlang eines Temperaturgradienten weitergegeben (Michaletz & Johnson, 2007). Bei der Konvektion wird zwischen der natürlichen Konvektion und der zwanghaften Konvektion unterschieden. Natürliche Konvektion basiert ausschließlich auf einem Dichteunterschied, welcher durch einen Temperaturgradienten zwischen Festkörper und Fluid hervorgerufen wird. Unter Einwirkung der Gravitationskraft kommt es folglich innerhalb des Fluids zum Absinken von Bereichen mit höherer Dichte und umgekehrt. Bei der erzwungenen Konvektion wird der Massentransfer hingegen durch das Einwirken einer externen Kraft (z.B. Wind) hervorgerufen (Michaletz & Johnson, 2007). Die Wärmestrahlung beschreibt die Emission von Energie eines festen Körpers oder einer Flüssigkeit (Temperatur > 0 K) in Form von elektromagnetischen Wellen oder Photonen mit einer Wellenlänge von 0,1 bis 100 µm (Incropera et al., 2006). Die Wärmestrahlung basiert auf Veränderungen der Elektronenkonfiguration, wodurch Vibrationen und Rotationen von Molekülen und Atomen hervorgerufen werden. Die Wärmestrahlung von Festkörpern und Flüssigkeiten liegt keinem Temperaturgradienten zugrunde. Voraussetzung für die Übertragung von Wärme mittels Strahlung ist eine barrierefreie räumliche Anordnung der Objekte zwischen denen ein Wärmeaustausch erfolgen soll (Michaletz & Johnson, 2007). Die Wärmestrahlung stellt einen zentralen Mechanismus dar, wie Wärme während eines Brandes in Richtung Gewebeoberflächen von Bäumen transportiert wird.

1.3.2 Effekte auf die Baumphysiologie

Waldbrände mit hoher Intensität (Kronenfeuer) und entsprechender Verweildauer führen meist zum unmittelbaren Tod betroffener Bäume durch den Konsum von Kronenkomponenten und die damit einhergehende Verbrennung von Belaubung und Meristemen (Michaletz & Johnson, 2007; Hood et al., 2018).

In Bereichen eines Waldbrandes mit geringerer Feuerintensität, oder beim Auftreten von reinen Boden- bzw. Oberflächenfeuern, stellt das Brandereignis oft keine direkte letale Bedrohung für adulte Bäume dar (Michaletz & Johnson, 2007; Bär et al., 2018; Hood et al., 2018). Vielmehr hinterlassen Brände von geringer bzw. moderater Feuerintensität Bäume mit verschiedenen Verletzungen, welche neben der Feuerintensität auch von der Isolationsfähigkeit der Borke, der Bestandshöhe, der

Architektur der Wurzeln und der Hitzeresistenz der Knospen abhängig sind (Bär et al., 2020; Bär et al., 2021). Hitzeinduzierte Nekrosen können in den Folgejahren des Brandes wichtige physiologische Prozesse einschränken, welche zu Wachstumseinbußen und letztlich auch zum Absterben betroffener Bäume führen können (Post-Fire Mortality; Kavanagh et al., 2010; Bär et al., 2019a). Diese indirekten Antworten in der langfristigen pflanzlichen Funktion werden auch als sekundäre Brandeffekte bezeichnet („second-order fire effects“; Bär et al. 2019; Abb. 3).

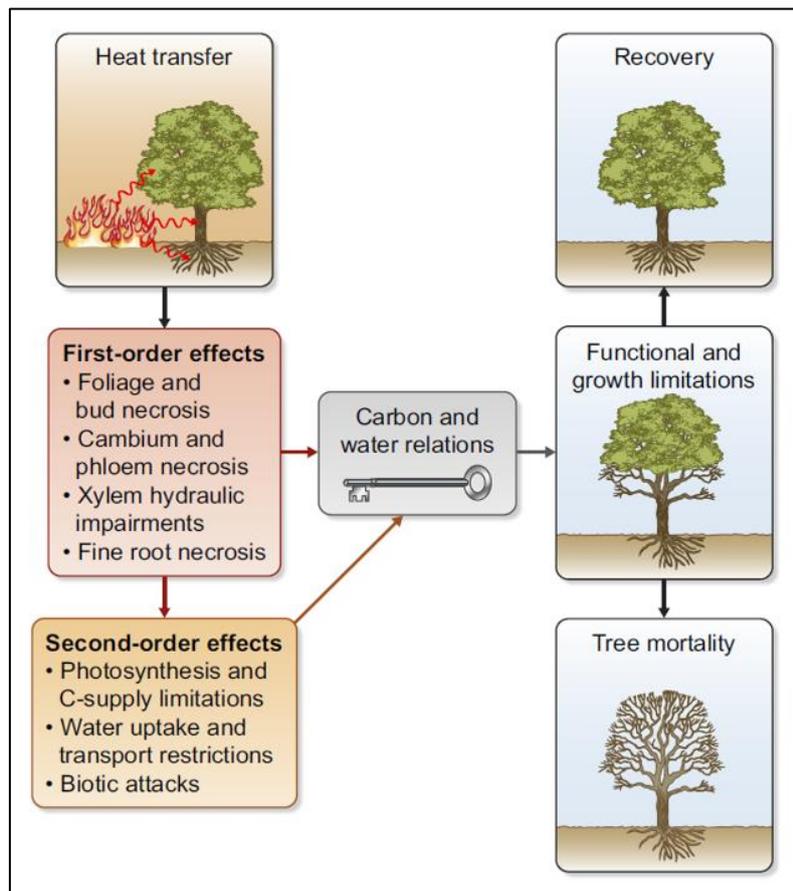


Abbildung 3: Auswirkungen von Bränden auf Bäume. Die Einwirkung von Hitze auf Baumstämme, Äste, Wurzeln, Knospen und Blättern führen zu Nekrosen in funktionsrelevanten Organen und Geweben („first-order effects“). Diese primären Verletzungen können in weiterer Folge sekundäre Brandeffekte („second-order effects“) auslösen. Primäre und sekundäre Effekte resultieren in einer Veränderung des Wasser- bzw. Kohlenstoffkreislaufs der Bäume. Je nach Regenerationsfähigkeit und den herrschenden Umweltbedingungen können sich Bäume in den Folgejahren des Brandes Erholen oder Absterben (aus Bär et al. (2019).

Überlebende Bäume, welche eine verminderte physiologische Funktionalität aufweisen, zeigen deshalb in der Regel ein geringeres Wachstum sowie eine erhöhte Sterblichkeit (Bär et al., 2019a). Allerdings haben Untersuchungen (Valor et al., 2015; 2018) auch belegt, dass eine geringere Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser sowie eine erhöhte stomatäre Leitfähigkeit (höhere Photosyntheserate) von überlebenden Blättern zu einer erhöhten Produktivität von überlebenden Bäumen nach einem

Waldbrand führen können. Jedoch werden diese positiven Effekte limitiert, wenn hohe Anteile der Belaubung beim Brand konsumiert werden und das verbleibende Blattwerk den Kohlenhydratbedarf des gesamten Baums nicht abdecken kann (Valor et al., 2018).

Der Stamm von Bäumen spielt bei Waldbrand-bedingten Schädigungen eine bedeutende Rolle, da er ein zentrales Organ des Baumes darstellt und durch die Nähe zum Boden besonders betroffen ist. Grundlegend gibt es zwei Theorien, wie sich hitzeinduzierte Verletzungen des Stammes sekundär auf Funktionalität und Sterblichkeit von Bäumen auswirken: die Kambiumnekrosen-Hypothese und die Xylemdysfunktion-Hypothese (Kavanagh et al., 2010; Michaletz et al., 2012; Bär et al., 2018; Michaletz, 2018; Bär et al., 2019a).

Die Kambiumnekrosen-Hypothese besagt, dass Phloem und Kambium bei unzureichender Borkenisolation letale Temperaturen erreichen können. Durch hitzeinduzierte Nekrosen im Phloem kommt es zu einer Beeinträchtigung des Transports von nicht strukturgebundenen Kohlenhydraten (Zucker und Stärke), etwa von den Blättern Richtung Wurzeln. Hohe Flammentemperaturen, eine lange Verweildauer des Brandes und hohen Konvektionsraten können dazu führen, dass der gesamte Baumumfang betroffen ist. Stammumfassende Nekrosen im Phloem haben zur Folge, dass die gesamte Versorgung des Wurzelsystems mit nicht strukturgebundenen Kohlenhydraten blockiert wird. Folglich muss Wurzelmetabolismus und Feinwurzelsystemwachstum mit dem in der Wurzel gespeicherten Kohlenstoff aufrecht gehalten werden. Die Kohlenstoffreserven der Wurzeln können deren Wachstum über mehrere Jahre hinweg aufrechterhalten (Noel, 1970; Tyree & Zimmermann, 2002). Sobald sie jedoch aufgebraucht sind, wird der Wurzelmetabolismus limitiert und die Wurzelproduktivität letztendlich eingestellt. Die Reduzierung der Biomasse im Feinwurzelsystem führt zu einer geringeren Wasser- und Nährstoffaufnahme aus dem Boden und dadurch auch zu einer Unterversorgung der oberirdischen Organe. Eine geringere Wasseraufnahme der Wurzeln verursacht zudem tiefere Wasserpotenziale im Xylem, die ein Schließen der Stomata triggern, um weitere Wasserverluste und die Bildung von Embolien zu verhindern. Längere Zeiträume, in denen die Stomata geschlossen sind, führen jedoch zu einer Reduktion der Kohlenstoffassimilierung in den Blättern (Michaletz et al., 2012; Bär et al., 2019a), was unter anderem zu limitiertem Dicken- und Längenwachstum führt.

Das Kambium hat die grundlegende Aufgabe Xylem und Phloem zu regenerieren. Konsequenz von hitzeinduzierten Nekrosen im Kambium ist somit der Verlust der Regenerationsfähigkeit der Bäume, was zum Absterben der Bäume führen kann. Nekrosen im vaskulären Kambium initiieren die Kompartimentierung von beschädigtem Gewebe und den Wundverschluss, dadurch schützen sich Bäume vor Schädlingspopulationen und Pathogenen. Zudem wird dadurch die physiologische Funktionalität der Bäume aufrechterhalten (Smith & Sutherland, 2001; Stambaugh et al., 2017). Der Prozess der Wundschließung ist abhängig vom Schweregrad und Größe der Wunde und es kann je nach Baumart mehrere Jahre dauern, bis die volle Funktionalität wieder gegeben ist (Stambaugh et al., 2017).

Nach der Xylemdysfunktion-Hypothese kann auch das Xylem und somit das Wassertransportsystem von Bäumen während eines Brandes beeinträchtigt werden (Balfour & Midgley, 2006; Midgley et al., 2011; Thompson et al., 2017). Hitzebedingte Verluste der hydraulischen Funktion können dabei auf nicht-strukturelle und strukturelle Beeinträchtigungen zurückgeführt werden:

Nicht-strukturelle Auswirkungen auf das hydraulische System stellen potenzielle Emboliebildungen während eines Brandes dar, welche die Leitfähigkeit des Xylems herabsetzen können. Durch die hohen Temperaturen während eines Brandes kann es zur Erwärmung des Xylemsafts und folglich zur Herabsetzung von dessen Oberflächenspannung kommen. Eine verringerte Oberflächenspannung hat zur Folge, dass Wasserfäden im Xylem reißen und der Wassertransport so blockiert wird (Michaletz et al., 2012; West et al., 2016; Bär et al., 2019a). Andererseits resultieren Waldbrände in einer abrupten Veränderung der atmosphärischen Bedingungen. Durch heiße und trockene Luft im Kronenbereich steigt der Feuchtegradient zwischen Blatt und Atmosphäre rapide an, wodurch Blätter die Stomata schließen, um einem Wasserverlust vorzubeugen. Die abrupten Veränderungen der atmosphärischen Bedingungen haben jedoch zur Folge, dass die Stomata in der Regel nicht schnell genug reagieren können. Dadurch kommt es zu einem starken Wasserverlust und folglich zu einem dramatischen Abfall in den Wasserpotenzialen (Mayr, 2010; Venturas et al., 2017; Choat et al., 2018; Mayr et al., 2020). Unterschreiten Wasserpotenziale im Xylem kritische Grenzwerte, kann die heiße und trockene Hitzewolke bei Waldbränden Embolien verursachen (Kavanagh et al., 2010; West et al., 2016).

Daneben kann die Hitze eines Brandes auch strukturelle Auswirkungen auf das Xylem haben (Michaletz et al., 2012; West et al., 2016; Bär et al., 2018). Die Zellwände des Xylems bestehen aus den viskoelastischen Polymeren Lignin, Hemizellulose und Zellulose. Über einer kritischen Temperatur von 50 °C verlieren diese Polymere ihre Stabilität und gehen in eine viskose Flüssigphase über. Dabei kann es zu Deformationen kommen, welche sich beim Abkühlen verfestigen und die Strukturen von Leitelementen permanent verändern. Beispielsweise können Zellwände der Leitelemente deformieren, reißen und brechen. Zudem kann es zu strukturellen Veränderungen (Deformationen, Risse, Brüche, Verstopfungen) der Tüpfel kommen (Bär et al., 2019a). Diese strukturellen Veränderungen können zu einer permanenten Verringerung der hydraulischen Leitfähigkeit und zu einem erhöhten Risiko gegenüber trockenheitsinduzierter Emboliebildung führen (Michaletz et al., 2012; West et al., 2016; Bär et al., 2018; Michaletz, 2018; Bär et al., 2019a).

Demnach führen bei brandgeschädigten Bäumen sowohl strukturell als auch nicht-strukturell bedingte Embolien zu einer verminderten hydraulischen Effizienz (Michaletz et al., 2012; Bär et al., 2018; Michaletz, 2018). Physiologisch betrachtet, führt eine geringe hydraulische Effizienz (bzw. hydraulische Leitfähigkeit) zu starken Wasserpotenzialgradienten im Xylem und dadurch zum Wasserverlust in den Zellen. Geringe Wasserpotenziale in den Blättern haben zur Folge, dass Stomata geschlossen werden, wodurch die stomatäre Leitfähigkeit (Austausch zwischen Wasser und Kohlenstoff) limitiert wird. Bäume mit einer reduzierten hydraulischen Effizienz schließen bereits bei kurzen Trocken- oder Hitzephasen ihre Stomata, wodurch die Assimilation von Kohlenstoff und somit die Produktivität der Bäume abnimmt (Thompson et al., 2017). Wenn der assimilierte Kohlenstoff dem metabolischen Bedarf der Bäume nicht gerecht wird, kommt es zu einer Unterversorgung von nicht-strukturell gebundenen Kohlenhydraten. Daraus resultiert ein geringeres Wurzel-, Dicken- und Längenwachstum. Eine verminderte Biosynthese im Feinwurzelbereich führt zu einer geringeren Aufnahme von Wasser und Nährstoffen aus dem Boden, wodurch die Wasserpotenziale in den Blättern weiter abfallen, da weniger Wasser zur Verfügung steht. Über diesen Kaskadeneffekt verringern Bäume kontinuierlich ihr Wachstum bis hin zum physiologischen Kollaps (Michaletz et al., 2012; Michaletz, 2018). Während dieser physiologisch deprivierten Phase zeigen Bäume wiederum eine erhöhte Anfälligkeit für Embolien, die das Baumsterben beschleunigen (Bär et al., 2019a). Das verspätete Absterben von Bäumen nach einem

Waldbrand resultiert somit aus hydraulischen Fehlfunktionen und durch die Unterversorgung von Kohlenstoff (McDowell et al., 2008). Die grundlegenden physiologischen Prozesse nach einem Waldbrand sind in Abb. 4 nochmal graphisch dargestellt.

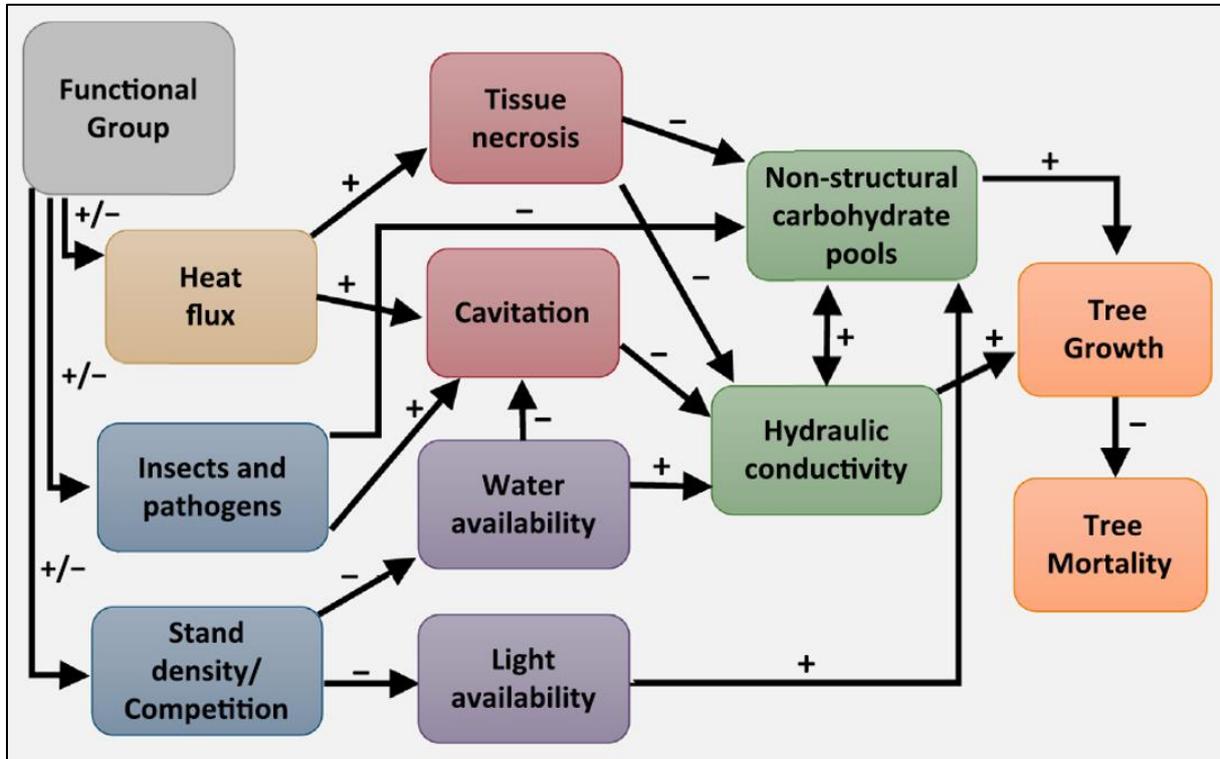


Abbildung 4: Übersicht über die physiologischen Konzepte in Folge eines Waldbrands. Dargestellt sind die positiven und negativen physiologischen Auswirkungen von Hitzeeinwirkung, Pathogenen/Insekten und Konkurrenz auf das Wachsen bzw. Absterben der betroffenen Bäume. Nach Bränden spielt die hydraulische Leitfähigkeit neben der Verfügbarkeit von Kohlenhydraten eine entscheidende Rolle für das Baumwachstum (aus Hood et al. 2018).

1.4 Klimawandel und Feuer

Die Feueraktivität ist hauptsächlich von vier Faktoren abhängig: Klima und Wetter, Brennmaterial, Brandauslöser und Aktivität des Menschen (Johnson, 1992; Swetnam, 1993; Flannigan et al., 2009). Klima und Wetter sind dynamische Faktoren, welche auf Veränderung der Erdbahn, Sonneneinstrahlung und Zusammensetzung der Atmosphäre beruhen. Der vermehrte anthropogene Ausstoß von Treibhausgasen wie Methan, Kohlenstoffdioxid oder Stickoxiden führt seit Beginn der Industrialisierung zu einer beschleunigten Erwärmung der erdnahen Atmosphäre (IPCC, 2014). Dieser menschlich verursachte Temperaturanstieg steht in einer positiven Korrelation zum Auftreten und zur Intensität von Waldbränden (Abb. 5; Gillett et al., 2004; Flannigan et al., 2006; Calder et al., 2015; Michetti & Pinar, 2019).

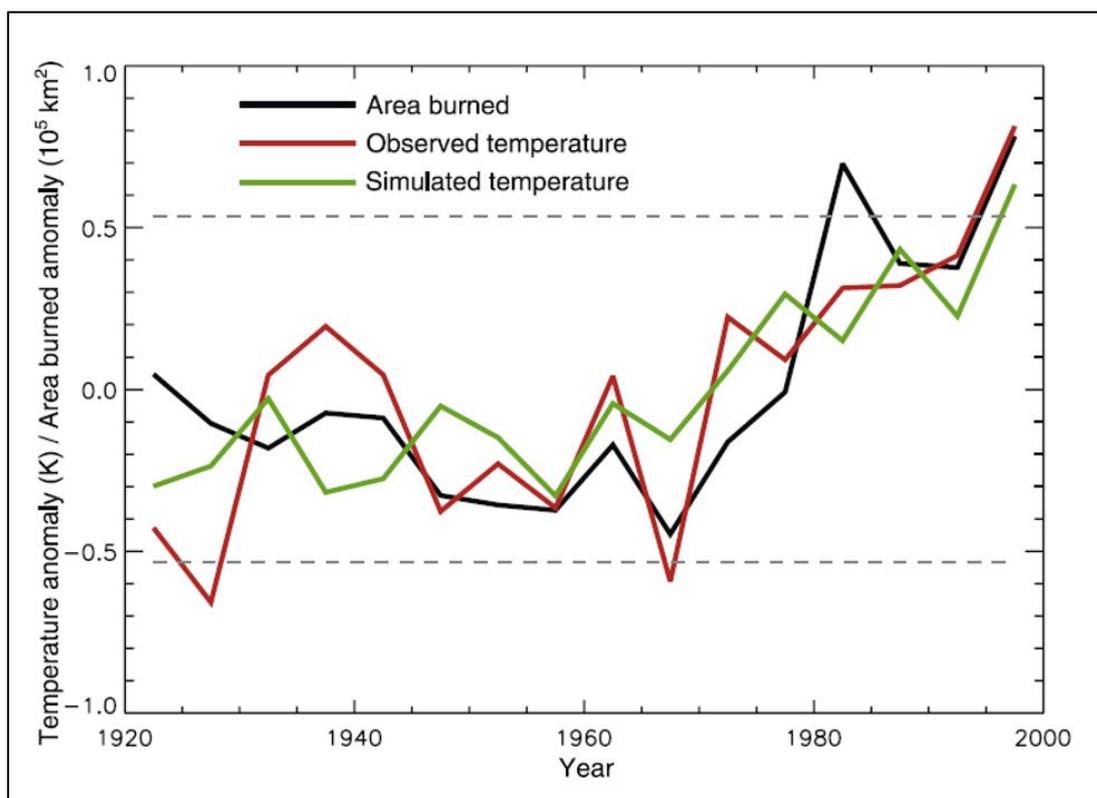


Abbildung 5: Korrelation zwischen Temperatur und abgebrannte Fläche. Dargestellt ist die positive Korrelation der Anomalien von gemessener Temperatur (rote Linie) bzw. simulierter Temperatur (grüne Linie) und abgebrannter Fläche (schwarze Linie) über den Zeitraum von 1920 bis 1999. Für die Temperatur wurden 5-jährige Mittelwerte der Monate von Mai bis August verwendet. Alle Anomalien wurden auf Basis der Mittelwerte vom untersuchten Zeitraum (1920-1999) errechnet (aus Gillett et al., 2004).

Untersuchungen von Abatzoglou & Williams (2016) im Westen von Amerika haben gezeigt, dass sich die kumulativen Brandflächen seit 1984 durch den anthropogenen

Klimawandel vordoppelt haben. Neben der Temperatur spielen auch der Niederschlag (Vasilakos et al., 2009; Michetti & Pinar, 2019), die Feuchtigkeit des Brennmaterials (Tian et al., 2014; Krasovskii et al., 2016), Blitze (Moris et al., 2020) und Wind (Keeley & Syphard, 2019) eine entscheidende Rolle für das Feuerregime und die Auftrittswahrscheinlichkeit von Waldbränden. Die Folgen des Klimawandels sind jedoch nicht einheitlich, sie unterliegen der geographischen Lage (Flannigan et al., 2006). Dabei weisen bestimmte Gebiete durch erhöhte Niederschlagsraten auch eine verminderte Feueraktivität im Vergleich zur Vergangenheit auf. Alpine Regionen offenbaren eine besonders hohe Sensitivität bezogen auf den Klimawandel (Kohler et al., 2010). Die klimatischen Veränderungen haben zur Folge, dass die Länge der Brandsaison und Extremwetterereignisse (Moriondo et al., 2006), Dürre- und Hitzeperioden (Reinhard et al., 2005) und die Häufigkeit und Intensität von Blitzen (Reineking et al., 2010) im Alpenraum zunehmen. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts zeigt sich in den Alpen ein steigendes Brandrisiko (Wastl et al., 2012; Dupire et al., 2017). Umgekehrt tragen Waldbrände auch wesentlich zur Emission von Treibhausgasen bei (Migliavacca et al., 2013). Jährlich werden durch Waldbrände im Mittel 2,5 Pentagramm (Pg) Kohlenstoff (Randerson et al., 2012) in die Atmosphäre emittiert, was ca. einem Drittel der Emission durch fossile Brennstoffe entspricht (Boden et al., 2012). Prognosen bestätigen, dass die Gesamtflächen von Waldbränden und die Feuerintensität klimatisch bedingt zunehmen werden, was einen Emissionsanstieg von Treibhausgasen durch Waldbrände zur Folge haben wird (IPCC, 2013).

1.5 Baumwachstum und Umwelt

Das sekundäre Dickenwachstum von Bäumen steht in engem Zusammenhang zu den vorherrschenden Umweltbedingungen und wird vor allem durch Wasser-, Licht- und Nährstoffverfügbarkeit, sowie Temperatur und Konkurrenz limitiert. Dadurch sind dendrochronologische Untersuchungen eine verhältnismäßig einfache und effektive Methode um relevante Umweltfaktoren, welche das sekundäre Dickenwachstum beeinflussen, zu analysieren (Oberhuber et al., 1998). Besonders an Extremstandorten (z. B. inneralpine Trockentäler, alpine Waldgrenze) bzw. nach Extremereignissen (z.B. ausgeprägte Trockenperioden, Waldbrände) können limitierende Faktoren über dendrochronologische Untersuchungen erfasst und hinsichtlich ihrer Auswirkung auf das Baumwachstum beurteilt werden.

Die Auswirkungen von Störereignissen auf das Baumwachstum und folglich auf Baumbestände zu verstehen, ist besonders nach Waldbränden von großem Interesse. Da Gebirgswälder im alpinen Raum für den menschlichen Lebensraum eine wichtige Schutzfunktion vor Naturgefahren wie Steinschlägen, Lawinen, Erosionen, Rutschungen, Wildbäche, Murenabgänge oder Überflutungen haben (Wehrli et al., 2007), ist es hier besonders wichtig den Zustand und die Dynamik von brandgeschädigten Beständen zu kennen, um forstwirtschaftliche Eingriffe besser planen und durchführen zu können. In Österreich fließen beispielsweise jährlich ca. 120 Millionen Euro in das präventive Schutzwaldmanagement, und im Bundesland Tirol werden für die Schutzwaldpflege und -erhaltung pro Hektar jährlich ca. 80 Euro investiert (Wehrli et al., 2007). Ein besseres Verständnis der Bestandsdynamiken nach Störereignissen (z. B. Waldbrände) könnte dazu beitragen, diese Kosten zu senken. Wie in Kapitel 1.3.2 beschrieben, können hitzeinduzierte Schädigungen des hydraulischen Systems sowie Nekrosen in Phloem und Kambium den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt von Bäumen nachhaltig beeinflussen. Diese Einschränkungen können zu einem verminderten Wachstum bis hin zu einem zeitlich verzögerten Absterben der Bäume führen. Zusätzlich kann das Wachstum der Bäume durch einen niedrigeren Stickstoffgehalt im Boden und durch die Schädigung von Symbiosepartnern limitiert werden (Keeling & Sala, 2012). Solche Wachstumseinbußen nach Waldbränden wurden bereits für mehrere Baumarten dokumentiert und werden oft auch als Vorzeichen für ein potenzielles Absterben

angesehen (Ducrey et al., 1996; Busse et al., 2000; Van Mantgem et al., 2003; Keeling & Sala, 2012).

In umgekehrter Hinsicht können feuerresistente Baumarten, die u.a. stamminterne Gewebe durch eine dicke Borke schützen und Kronenschäden durch autonomen Astabwurf (Erhöhung der Kronenbasis) vermeiden, auch positive Wachstumsreaktionen auf Brandereignisse zeigen (Stone et al., 1999; Gundale et al., 2005). Positive Wachstumsreaktionen werden dabei vor allem durch eine abnehmende Konkurrenz um Nährstoffe, Licht und Wasser gefördert.

Um die Auswirkungen eines Waldbrands auf das Dickenwachstum näher zu beurteilen, können der jährliche Grundflächenzuwachs (Basal Area Increment, BAI) und das radiale Dickenwachstum analysiert werden. Über den BAI lassen sich zudem Stressreaktionen (Resistenz, Erholung und Resilienz) erfassen. Zudem kann der Wasserzustand der Bäume (Tree Water Deficit, TWD) nach dem Brandereignis über die Variation vom Stammradius analysiert werden.

1.5.1 Radiales Dickenwachstum und Tree Water Deficit (TWD)

Das radiale bzw. sekundäre Dickenwachstum beschreibt die Bildung von sekundärem Leitgewebe ausgehend vom Kambium in Baumstämmen. In Wachstumsperioden kommt es zunächst zur Zellteilung von Stammzellen. Je nach Gewebetyp (Holz oder Bast) werden Zellen differenziert und gehen dann in die Zellstreckungsphase über. Dieser Prozess von Zellteilung und Zellstreckung und somit der phänologische Jahresablauf vom sekundären Dickenwachstum wird durch Temperatur, Tageslänge und Chilling (Kältestress) reguliert (Deslauriers et al., 2008; Körner & Basler, 2010). In gemäßigten Breitengraden zeigt sich jahreszeitlich bedingt eine Wachstumsphase zwischen Frühjahr und Frühherbst und eine winterliche Ruhephase. In der Wachstumsphase ist die Zellteilung und Zellstreckung abhängig von klimatischen und ökologischen Faktoren, wodurch die Zuwachsraten im Holzteil stark variieren können (Oberhuber et al., 2014). In dieser Hinsicht haben bereits durchgeführte Untersuchungen gezeigt, dass mit Hilfe des radialen Wachstums von Bäumen, Aussagen über den Zustand und die Wachstumsdynamik getroffen werden können (Pichler & Oberhuber, 2003; Zweifel et al., 2006).

Basierend auf den kurz- und mittelfristigen Variationen im Stammradius kann der Wasserzustand von Bäumen abgeschätzt werden. Das hängt damit zusammen, dass der Stammradius neben den tatsächlichen Wachstumsprozessen (kambiale Zellteilung und Zellstreckung) auch vom Wasserzustand im Stamm beeinflusst wird (Zweifel et al., 2007; Steppe et al., 2012; Zweifel et al., 2016). Wasserbedingte Variationen im Stammradius werden u. a. durch Veränderungen der Wasserpotenzialgradienten im Baum, welche hauptsächlich von Transpiration und Wasserverfügbarkeit im Boden abhängen, verursacht. Bei Transpiration entsteht eine Zugspannung im Xylem (Wasserpotenzial), welche die treibende physikalische Kraft für den Wassertransport in Bäumen darstellt („cohesion-tension theory“; Wheeler & Stroock, 2008), aber auch zu einer Dehydration von lebenden Geweben führen kann. Während des Tages, wenn die Transpiration hoch und das Wasserpotenzial niedrig ist, verlieren Bäume Wasser aus elastischen Gewebetypen im Stamm (Borke, Kambium, Phloem, nicht ausdifferenziertes Xylem). Dieser Wasserverlust ist proportional zu einem Rückgang im Stammradius und kann über das TWD (μm) quantifiziert werden (Zweifel et al., 2016). Ein TWD von 0 μm bedeutet eine fast komplette Wassersättigung im Baumstamm bei Wasserpotenzialen nahe null. Höhere TWD-Werte zeigen hingegen Stresssituationen mit einem Wasserdefizit bei niederen Wasserpotenzialen an (Zweifel et al., 2016; Nehemy et al., 2021). Ist eine entsprechende Wasserverfügbarkeit im Boden gegeben, können Wasserdefizite in Zeiten ohne Transpiration und abnehmender Potenzialgradienten wieder abgebaut werden. Dabei werden erschöpfte Gewebe wieder aufgefüllt und der Stammradius steigt auf sein Ausgangsniveau zurück. Für ökophysiologische Untersuchungen hat das TWD an Wichtigkeit gewonnen und ist mittlerweile eine grundlegende Größe, um physiologische Prozesse in Bäumen zu analysieren (Zweifel et al., 2016; Dietrich et al., 2018; Steppe, 2018).

1.5.2 Basal Area Increment (BAI) und Stressindizes

Ausgehend von Jahringbreiten (jährliches radiales Wachstum) kann der BAI von Bäumen berechnet werden. Der BAI ist eine Kennzahl für das sekundäre Dickenwachstum von Baumstämmen und Ästen. Dabei handelt es sich um einen theoretischen Ansatz zur Standardisierung von Jahringbreiten, um Wachstumstrends

von radialen Zuwächsen zu eliminieren. Das radiale Wachstum von Bäumen unterliegt beispielsweise mit zunehmendem Baumalter, -höhe und -umfang einem abnehmenden Wachstumstrend. Dieser Trend ergibt sich aus der geometrischen Anordnung von neuen Holzschichten im peripheren Bereich der Baumstämme (Biondi & Qeadan, 2008). Voll entwickelte und gesunde Bäume zeigen in Bezug auf das sekundäre Dickenwachstum eine konstante Biomassenproduktivität (Abb. 6; Volumen). Nimmt der Baumumfang jedoch zu, entwickeln Bäume mit gleichbleibender Produktivität geringere Jahrringbreiten (Abb. 6; Durchmesser), da die Querschnittsfläche vergrößert wird (Pretzsch, 2019).

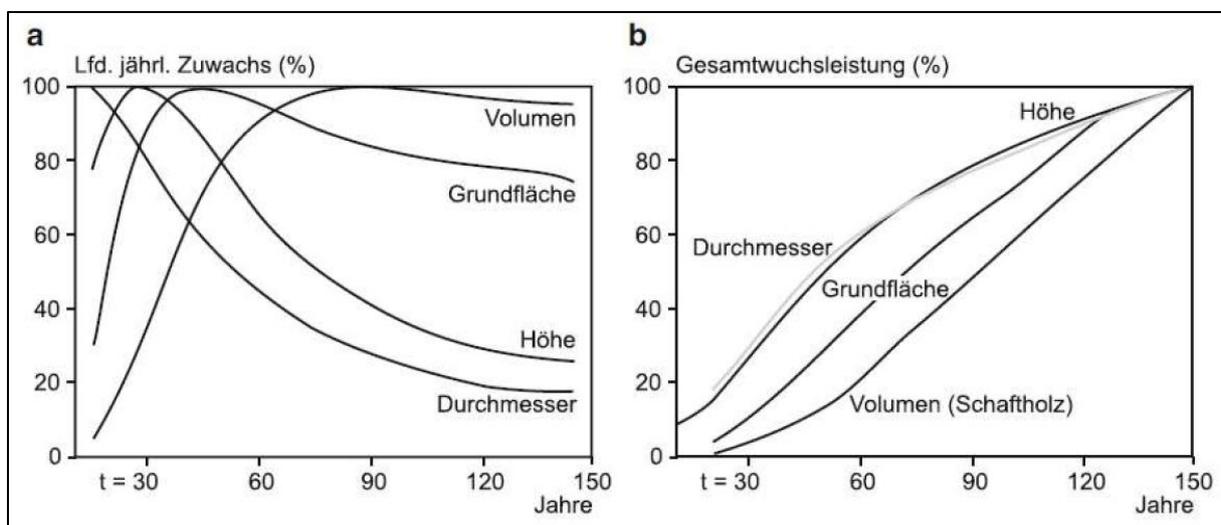


Abbildung 6: Prozentueller jährlicher Zuwachs (a) und prozentuelle Gesamtwuchsleistung (b) in Abhängigkeit des jeweils erreichten Maximalwerts bezogen auf das Baumalter. Dargestellt sind Mittelwerte von Fichten in den österreichischen Alpen. Die Grafik links (a) zeigt jährliche Zuwachsänderungen bezogen auf Volumen, Grundfläche, Höhe und Durchmesser in Abhängigkeit des Baumalters. Die Grafik rechts (b) zeigt die Gesamtwuchsleistung der identischen Parameter in Abhängigkeit des Baumalters (aus Pretzsch, 2019).

Dieser Wachstumstrend kann in zwei grundlegende Phasen gegliedert werden. Zum einen in eine frühe, jugendliche Periode in dem die Wachstumsrate mit zunehmenden Baumalter linear abnimmt und zum anderen eine Periode im höheren Baumalter, bei der sich das Wachstum auf einem konstanten Niveau einpendelt (Cook, 1985; Abb. 6). Waldökologische Untersuchungen haben gezeigt, dass sich der BAI gut eignet, um ökologische und klimatische Auswirkungen auf Einzelbäume und Bestände zu erfassen (Bigler & Bugman, 2003, Piovesan et al., 2008; Voelker et al., 2008; Weber et al., 2008). Zudem können Auswirkungen von Stressfaktoren, wie beispielsweise Waldbrände, über den BAI von voll entwickelten, gesunden Bäumen mit konstanten Zuwächsen (Abb. 6; Grundfläche) erfasst werden (Elvir et al., 2003; Valentine & Mäkelä, 2005).

Basierend auf dem BAI vor, während und nach einem Stressereignis (z. B. Waldbrand, Trockenperiode, Schädlingsbefall) lassen sich Aussagen hinsichtlich der Stressreaktionen von Bäumen treffen. Grundlegenden gibt es drei Stressindizes, die nach einem Stressereignis von Bedeutung sind: die Resistenz, die Erholung und die Resilienz. Die Resistenz beschreibt die Fähigkeit von gestressten Bäumen, das Wachstumsniveau des sekundären Dickenwachstums während einem Stressereignis zu halten. Die Resistenz ist das Verhältnis zwischen dem Zuwachs im Stressjahr und dem mittleren jährlichen Zuwachs vor dem Stressereignis (Serra-Maluquer et al., 2018). Sie zeigt somit die Widerstandsfähigkeit von Bäumen gegenüber einem Stressereignis an. Die Erholung ist definiert als das Verhältnis zwischen dem mittleren jährlichen Zuwachs in den Folgejahren und dem Zuwachs im Stressjahr (Serra-Maluquer et al., 2018). Die Resilienz beschreibt hingegen die Fähigkeit, das Wachstumsniveau von vor dem Stressereignis wieder zu erreichen und ist definiert als Verhältnis zwischen dem mittleren jährlichen Zuwachs in den Folgejahren und dem mittleren jährlichen Zuwachs in den vorhergehenden Jahren (Serra-Maluquer et al., 2018). Grundlegend haben sich die genannten Stressindizes in Vergangenheit bewährt, um Auswirkungen von Stressereignissen auf die Einzelbaum- und Bestandsdynamik abzuschätzen (Martinez-Vilalta et al., 2012; Zang et al., 2014; Serra-Maluquer et al., 2018).

1.6 Zielsetzung

Waldbrandereignisse können nachhaltig physiologische Prozesse und folglich das Wachstum von überlebenden Bäumen limitieren. In der vorliegenden Arbeit sollten die Effekte eines Waldbrandes auf das Wachstum und somit auf die Vitalität drei unterschiedlicher heimischer Baumarten untersucht werden. Dazu wurden auf einer ehemaligen Brandfläche (Absamer Vorberg) an *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* die Auswirkungen des Brandes auf wachstumsrelevante Parameter analysiert.

Es sollten folgende Fragestellungen beantwortet werden:

- (1) Welche Auswirkungen haben direkte sowie indirekte feuer- bzw. hitzeinduzierte Schädigungen auf das radiale Dickenwachstum und auf den jährlichen Grundflächenzuwachs von heimischen Baumarten? Lassen sich interspezifische Unterschiede feststellen?
- (2) Zeigen sich Unterschiede hinsichtlich der Resistenz, Erholung und Resilienz gegenüber dem Brandereignis zwischen den untersuchten Baumarten?
- (3) Zeigen sich art-spezifische Unterschiede im Tree Water Deficit (TWD) zwischen brandgeschädigten Individuen und nicht brandgeschädigten Individuen?
- (4) Zeigen sich zeitliche Veränderungen im TWD in den Brandfolgejahren?

Zudem sollten in dieser Arbeit die beiden verwendeten Methoden zur Wachstumserfassung, der optischen Messung (Jahringbreiten anhand von Bohrkernen) und der automatischen Messung (Banddendrometer), verglichen werden.

2 Material

2.1 Baummaterial

Für die Untersuchungen in dieser Arbeit wurden drei heimische, forstwirtschaftlich relevante Baumarten ausgewählt, die auf der Brandfläche sowie im umliegenden Gebiet Teil des Baumbestandes waren. Neben der Laubbaumart *Fagus sylvatica* L. (Rot-Buche) wurden die beiden Koniferenarten *Picea abies* (L.) Karsten (Gewöhnliche Fichte) und *Pinus sylvestris* L. (Rot-Föhre) untersucht (Nomenklatur nach Fischer et al., 2005).

Für die angestrebten Analysen wurden für jede Art drei brandgeschädigte Baumindividuen ausgesucht. Brandgeschädigte Bäume zeigten einen verkohlten unteren Stammbereich, zumeist mit Pilzbefall. Äste, Triebe und Blätter im Kronenbereich von brandgeschädigten Individuen waren teilweise versengt, der Großteil der Krone sowie der obere Stammabschnitt zeigten jedoch keine Schädigungen. Als Kontrolle wurden jeweils drei Fichten, Rot-Föhren und Rot-Buchen aus angrenzenden, nicht brandgeschädigten Flächen untersucht. Insgesamt wurden somit 18 Baumindividuen verglichen.

2.2 Untersuchungsgebiet

Die Felduntersuchungen für diese Arbeit wurden im Bereich des Absamer Vorberg (Hochmahdkopf; 47°32'N, 11°51'E) oberhalb der Ortschaft Absam (Österreich, Tirol) durchgeführt (Abb. 7).

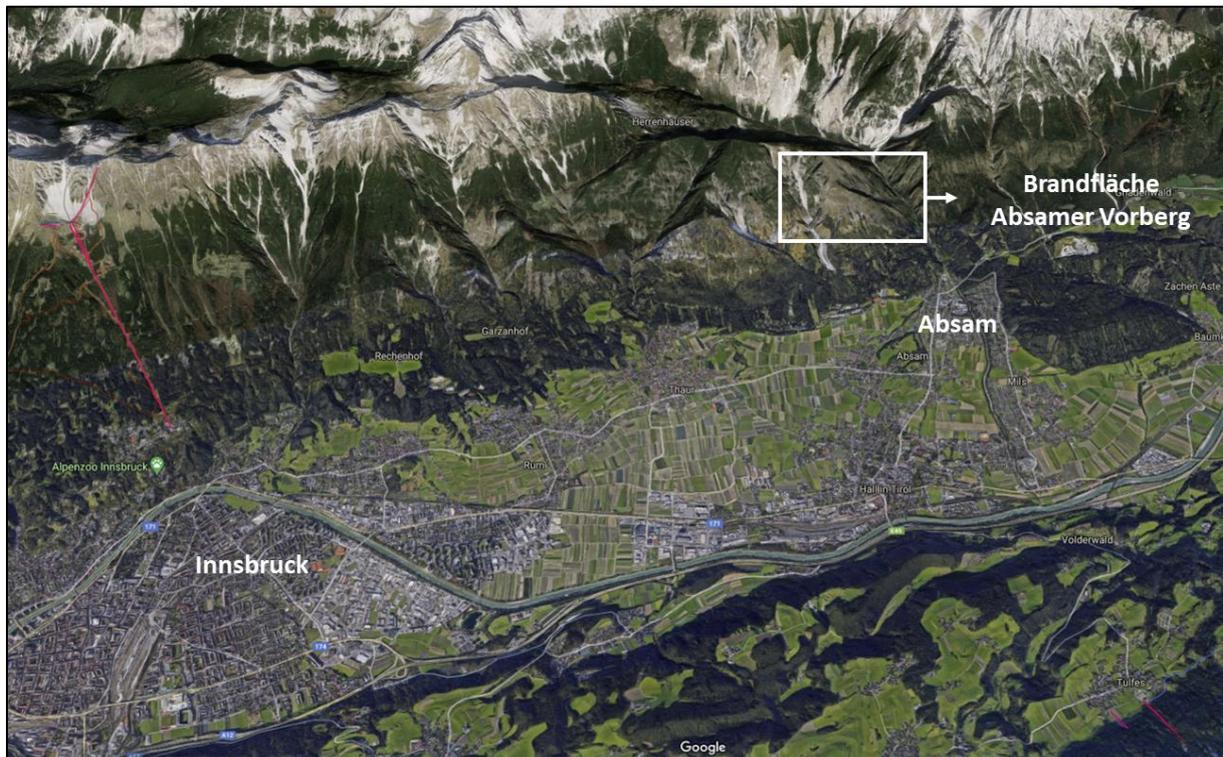


Abbildung 7: Geographische Lage der untersuchten Waldbrandfläche am Absamer Vorberg (Hochmahdkopf), Absam, Tirol, AT (Karte: Google Maps).

Die Süd- bis Südost-exponierte Untersuchungsfläche befindet sich am westlichen Eingang des Halltals im Naturpark Karwendel. Im März 2014 kam es in diesem Gebiet zum flächenmäßig größten Waldbrand Österreichs in den letzten 20 Jahren. Der Brand wurde anthropogen ausgelöst und betraf eine Gesamtfläche von 126 Hektar (ha). 70 ha (50 ha davon Waldfläche) waren dem Feuer direkt ausgesetzt. Die Brandfläche erstreckt sich von 880 Meter über dem Meeresspiegel (m.ü.M.) bis auf eine Höhe von 1738 m.ü.M und wies zum Großteil eine starke Hangneigung auf. Die Brandintensität wurde nach Begutachtung in drei Brandklassen unterteilt: Bodenfeuer, Kronenfeuer und Vollbrand. Flächen mit Bodenfeuer wiesen eine Verbrennung bzw. Versengung der Bodenvegetation auf. Auf Flächen mit Kronenfeuer wurden Baumkronen teilweise oder komplett versengt, zeigten jedoch keinen Strukturverlust. Flächen, in denen die Vegetation vom Feuer komplett konsumiert wurde (verkohlte Reste), wurden als

Vegetationsbestände wurden vom Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft (BFW; Institut für Waldinventur) im Auftrag der Tiroler Landesregierung durchgeführt (Regner, 2014). Alle erhobenen Daten von Regner (2014) wurden anhand von flugzeuggestützten Laserscannig-Daten erstellt. Durch den Waldbrand im Jahr 2014 verlor der Objekt- und Standortschutzwald auf der Brandfläche „Absamer Vorberg“ seine Schutzwirkung gegenüber Lawinen, Steinschlägen, Erosionen und Wildbachereignissen. Neben den Wald- und Grasbeständen, wurden auch Schutzbauten gegen Lawinen und Wildbachereignisse zerstört. Auf Grund der erhöhten Gefahr für angrenzende Siedlungsräume, Infrastruktureinrichtungen und landwirtschaftliche Nutzflächen, wurde im Jahr 2015 das flächenwirtschaftliche Projekt „Brandfläche Absamer Vorberg“ vom Tiroler Forstdienst und dem Land Tirol gestartet. Neben der Erneuerung von Schutzbauten (z. B. Gleitsneeböcke und Runsenverbauungen) wurden für eine rasche Wiederbewaldung Jungbäume gesetzt und heimischen Gras- und Baumsamen ausgesät. In den Folgejahren wurden weitere Aufforstungs- und Pflegemaßnahmen umgesetzt, um dem hohen Wilddruck im Gebiet entgegenzuwirken.

3 Methoden

3.1 Studiendesign

Um die Auswirkungen eines Waldbrandes auf das Wachstum und die Vitalität der genannten Baumarten zu untersuchen, wurden Analysen und Messungen an brandgeschädigten (Brandfläche) und nicht brandgeschädigten Bäumen (Kontrollfläche) auf der Brandfläche am Absamer Vorberg durchgeführt. Zur Ermittlung von standortbedingten Wachstumsunterschieden zwischen Bäumen aus der Brand- bzw. Kontrollfläche im Zeitraum vor dem Brand 2014 wurden Dendrochronologien erstellt. Dafür wurden von den Untersuchungsbäumen Bohrkerne entnommen und anschließend die Jahresringbreiten im Labor mit Hilfe eines optischen Messgeräts erfasst. Dendrochronologische Untersuchungen zeigten neben dem Wachstum vor dem Brand auch die Auswirkungen des Feuers auf das sekundäre Dickenwachstum im Brandjahr 2014 und in den Brandfolgejahren (2015-2020). Zur Ermittlung des radialen Dickenwachstums in den Brandfolgejahren wurden die untersuchten Bäume im April 2016 zudem mit hochauflösenden Banddendrometern ausgestattet. Über Datenlogger wurden die Stammumfänge der Bäume in Zeitabständen von zehn Minuten erfasst. Die Dendrometerdaten wurden zudem verwendet, um die Auswirkungen des Waldbrandes auf das hydraulische System (Tree Water Deficit; TWD) der Bäume zu erfassen.

3.2 Klimatologische Untersuchungen

Klimatologische Daten für den Zeitraum von 1950 bis 2020 wurden von der Messstation Innsbruck-Universität entnommen. Für den exakten Standort der untersuchten Bäume liegen keine kontinuierlichen Klimadaten für den ausgewählten Zeitraum vor. Die Messstation Innsbruck-Universität liegt ca. 11 km von der Brandfläche Absamer Vorberg entfernt und ist somit die Messstation mit dem geringsten Abstand zur Untersuchungsfläche. Die Messstation Innsbruck-Universität (47°26'N, 11°39'E) liegt auf einer Höhe von 609 m.ü.M. und somit rund 300-400 Meter tiefer als die untersuchte Brandfläche. Klimamessstation und Brandfläche sind klimatologisch betrachtet an Standorten in einem inneralpinen Trockental (Inntal).

Datensätze für Monatsmitteltemperaturen und Monatsniederschlagssummen wurden von der Datenbank HISTALP bezogen (<http://www.zamg.ac.at/histalp/dataset/station/csv.php>). Anschließend wurden die Jahresmitteltemperaturen und Jahresniederschlagssummen für den Zeitraum 1950 bis 2020 berechnet. Des Weiteren wurden für jedes Jahr die frühjährlichen Niederschlagssummen (April, Mai, Juni) ermittelt, da ein enger Zusammenhang zwischen dem Niederschlag im Frühjahr und dem jährlichen Flächenzuwachs (BAI; Basal Area Increment) von Koniferenarten an inneralpinen Trockenstandorten besteht (Oberhuber et al., 1998; Gruber et al., 2010; Schuster & Oberhuber, 2013).

3.3 Dendrochronologie

3.3.1 Bohrkern-Entnahme

Die Entnahme der Bohrkern wurde an frostfreien und trockenen Tagen im Zeitraum von Anfang Oktober bis Ende November 2020 durchgeführt. Bohrkern wurden an Baumindividuen entnommen, deren Wachstum seit dem Jahr 2016 mit Hilfe von Banddendrometern beobachtet wurde. Für die Bohrungen wurden Baumabschnitte ohne Wuchsanomalien, Wunden oder Äste ausgesucht. Die Entnahme der Bohrkern erfolgte mit Hilfe eines Zuwachsbohrers (Modell MATTSON, Schweden; Länge: 40 cm, Kerndurchmesser: 5,15 mm) und wurde auf Installationshöhe der Banddendrometer durchgeführt. Dadurch konnten angebrannte und potenziell geschädigte Bereiche an der Stammbasis exkludiert werden und die Daten der Bohrkernanalyse mit den Zuwachsdaten der Banddendrometer verglichen werden.

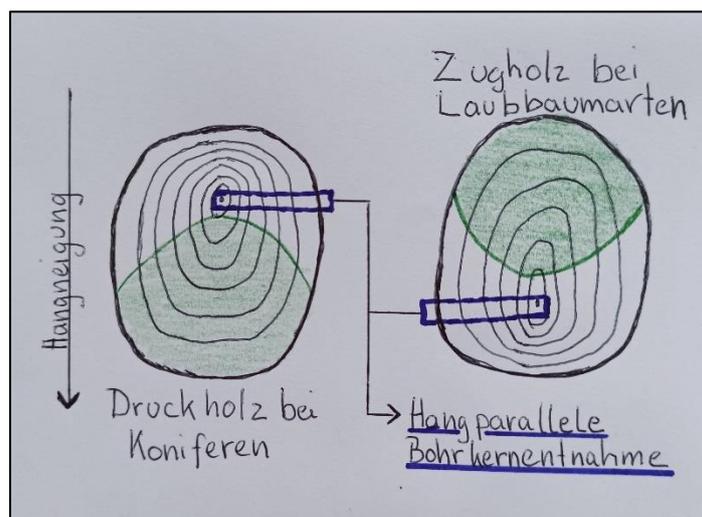


Abbildung 9: Hangparallele Bohrkernentnahme bei Baumindividuen in starker Hangneigung.

Für die Bohrkern-Entnahme wurde der Zuwachsbohrer im rechten Winkel zur Stammachse angesetzt und auf die Position vom Mark ausgerichtet. Die Bohrerschneide wurde im Uhrzeigersinn bis zum Erreichen des Marks eingedreht. Anschließend wurden die Bohrkern mit der Zunge des Bohrers aus der hohlen Bohrerschneide entnommen. Dazu wurde diese langsam und ohne großen Kraftaufwand in den Zwischenraum zwischen Bohrerschneide und Bohrkern geschoben. Dann wurde der Bohrer um eine Umdrehung aus dem Baumstamm

gedreht. Dadurch wurden die Bohrkerne am inneren Ende vom restlichen Stamm gelöst. Anschließend wurden die Bohrkerne mit der Zunge aus der Bohrschneide extrahiert. Von den untersuchten Bäumen wurden jeweils zwei Bohrkerne entnommen. Auf Grund der starken Hangneigung im Untersuchungsgebiet wurden die Bohrkerne hangparallel entnommen, um die Wahrscheinlichkeit von Druck- bzw. Zugholz in den Bohrkernproben zu minimieren (Abb. 9). Die Bohrkerne wurden beschriftet und für den beschädigungsfreien Transport in PVC-Röhrchen gelagert. Die Bohrschneide wurde anschließend wieder aus dem Baumstamm entfernt. In der Folge wurden die Bohrkerne bei Zimmertemperatur getrocknet und gelagert.

3.3.2 Präparation der Bohrkerne

Die getrockneten Bohrkerne wurden mit Heißkleber auf eingekerbten Holzleisten fixiert. Dabei wurde die Faserrichtung des Holzes beachtet und die Bohrkerne so fixiert, dass die Leitelemente des sekundären Xylems senkrecht von oben nach unten verliefen. Die Position der fixierten Bohrkerne war somit identisch zur Position im Baumstamm. Mit Industrieklingen wurden auf der Bohrkernoberseite (Querschnittsfläche) flache und glatte Oberflächen präpariert. Durch die Verwendung von Kreidestaub auf der Schnittfläche wurde eine Kontrasterhöhung erzeugt (Fritts, 1971; Pilcher, 1990; Schuster & Oberhuber, 2013).

3.3.3 Messung Jahrringbreiten

Die Jahrringbreiten der Bohrkerne wurden mit einem Auflichtmikroskop (Olympus, SZ 61; Vergrößerung bis 60x) bei 30-60-facher Vergrößerung (Auflösung 0,001 mm) gemessen. Für die Messungen wurde das Mikroskop mit einem digitalen Messtisch (LINTAB 4; Rinntech, Heidelberg, Deutschland) gekoppelt und die Jahrringdaten mit dem Programm TSAP-WIN (Rinntech, Heidelberg, Deutschland) aufgenommen und ausgewertet. Die Messungen wurden von innen (idealerweise Mark) nach außen (Kambium) durchgeführt. Bei Bohrkernen, die nicht exakt durch das Mark verliefen, wurden die fehlenden Jahrringe anhand der Krümmungsradien und der Jahrringbreite des marknächsten Jahrrings abgeschätzt. Gemessene Jahrringbreiten wurden mit Referenzchronologien auf die richtige Datierung überprüft. Als Referenzchronologien

für die Koniferenarten wurden Mittelkurven von regionalen Beständen (Tschirgant K130; Oberhuber & Mayr, 1998) (Innsbruck K101, Pfunds K115; Oberhuber and Kofler, 2002) der Rot-Föhre verwendet. Für die Datierung sind diese Referenzchronologien auch für die Fichten repräsentativ. Als Referenzchronologien für die Rot-Buchen wurden Mittelkurven von regionalen Rot-Buchenbeständen (Innsbruck-Kranebitten; Lechtal) verwendet. Signifikante Gleichläufigkeit (GLK) und t-Wert wurden mit Hilfe der Referenzchronologien überprüft.

3.3.4 Allgemeine Wachstumsparameter

Die statistischen Parameter Baumalter (BA), mittlere Jahringbreite (JRB), Autokorrelation (AK) und mittlere Sensitivität (MS) wurden unter Verwendung der Software TSAP-Win ermittelt. Anhand der Jahringanalyse wurden diese statistischen Kennwerte für jeden einzelnen Baum ermittelt. Auf Grund der unterschiedlichen Anzahl an Jahringen zwischen den untersuchten Bäumen wurden die Parameter JRB, AK und MS nur für die Jahre 1984 bis 2013 erfasst. Die Auswirkungen des Waldbrands im Jahr 2014 wurden bei diesen Kennwerten nicht berücksichtigt. Die angeführten Parameter wurden analysiert, um Wachstumsunterschiede vor dem Waldbrandereignis zwischen den Bäumen aus der Brandfläche und denen der Kontrollgruppe zu erheben. Für jeden Parameter wurde pro Baumart jeweils Mittelwert und Standardfehler für die Bäume aus der Brandfläche bzw. Kontrollfläche errechnet ($n=3$).

Das BA wurde anhand der auf den Bohrkernen gezählten Jahrringe ermittelt. Da die Bohrkernkerne in einer Stammhöhe von 2-3 Metern entnommen wurden, konnte das exakte BA nicht direkt bestimmt werden. Durch die kegelförmige Anordnung der Jahrringe, kommt es bei einer senkrecht zum Baumstamm verlaufenden Bohrkernentnahme zu einer Vernachlässigung aller Jahrringe, die gebildet wurden, bevor der Baum die Höhe der Bohrkernentnahme erreicht hatte. Experimente zum BA von Smith & Lewis (2007) haben ergeben, dass bei einer Bohrkernentnahme auf einer Höhe von 1,50 Metern ca. 30 Jahrringe vernachlässigt werden. Für die vorliegenden Untersuchungen (Höhe Bohrkernentnahme 2-3 Meter) wurden deshalb zu den gezählten Jahringen weitere 50 Jahre addiert (siehe Abb. 10).

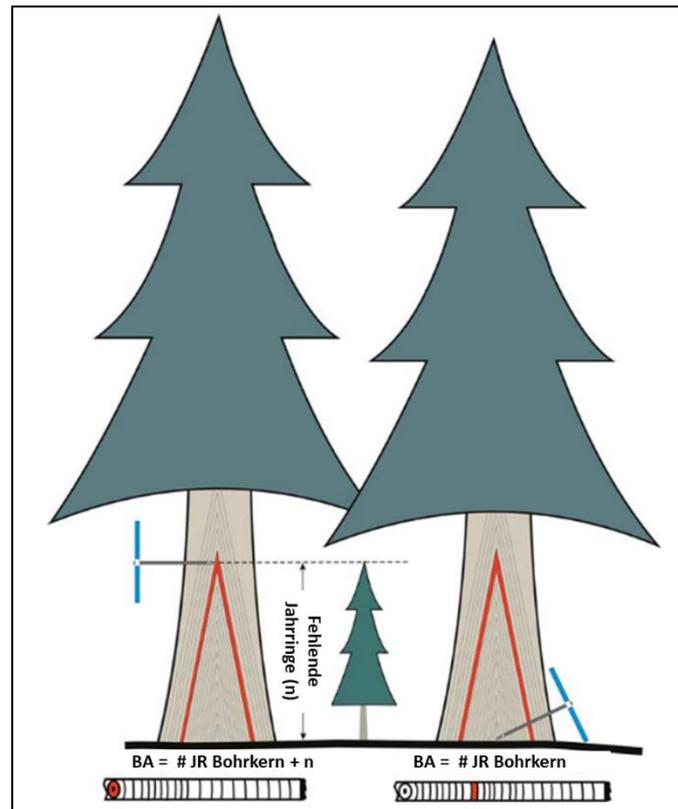


Abbildung 10: Bestimmung des Baumalters. Fehlende Jahrringe müssen bei einer senkrechten Bohrkerntnahme zu den auf dem Bohrkern gezählten Jahrringen addiert werden (in Anlehnung an Smith & Lewis, 2007).

Die JRB wurde aus den Mittelwerten der gemessenen Jahrringbreiten errechnet. BA, AK und MS der Bäume wurden über die Funktion „Statistiktabelle“ in der Software TSAP-Win berechnet. Berechnungen dieser Kennwerte wurde anhand von Einzelbaumkurven der Jahrringbreiten von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* errechnet ($n=3$). Die Auswirkungen der Wachstumsbedingungen des Vorjahres auf das Wachstum der Bäume im aktuellen Jahr wurden anhand von AK-Werten erfasst, wobei höhere AK-Werte auf einen höheren Einfluss der Vorjahrsbedingungen auf das Wachstum im aktuellen Jahr hindeuten (Oberhuber et al., 2001). Die MS der Bäume ist ein Maß für die Stärke der Schwankungen in den Jahrringbreiten. Sie gibt somit an, wie sensitiv das Wachstum der Bäume auf limitierende Umweltbedingungen (z.B. Wasserverfügbarkeit, Temperatur oder Licht) reagiert. Stärkere Schwankungen der Jahrringbreiten bedeuten eine höhere MS und somit eine größere Abhängigkeit von wachstumslimitierenden Klimafaktoren (Weber et al., 2015).

3.3.5 Basal Area Increment (BAI)

Um den Wachstumstrend im radialen Zuwachs zu eliminieren, wurden für die Wachstumsanalysen die jährlichen Grundflächenzuwächse (Basal Area Increment, BAI) berechnet. Der BAI wurde für die Jahre im Zeitraum von 1965 bis 2020 berechnet. Ausgangspunkt für die Berechnung waren die gemessenen Jahrringbreiten, der Stammradius und die Borkendicke der Bäume. Der Stammdurchmesser wurde mit einem Messband am Baum auf Höhe der Bohrkernentnahme bestimmt und der entsprechende Radius berechnet. Die Borkendicke wurde anhand des jeweiligen Bohrkerns abgeschätzt und vom Stammradius abgezogen, um den Radius des sekundären Xylems zu berechnen. Von diesem Wert wurde anschließend die jeweils im Vorjahr gemessene Jahrringbreite Jahr für Jahr abgezogen und so der Stammradius nach jeder Wachstumsperiode für die Jahre 1965 bis 2020 ermittelt. Ausgehend von diesen Stammradien (r ; cm) wurden mit (Gleichung 1) die Grundflächen nach jeder Wachstumsperiode (A ; cm²) im Zeitraum von 1965 bis 2020 berechnet:

$$A = r^2 * \pi \quad (\text{Gleichung 1})$$

Für jedes Jahr (n) wurde der BAI (cm²) berechnet:

$$BAI_{(\text{Basal Area Increment})} = A_{(n)} - A_{(n-1)} \quad (\text{Gleichung 2})$$

wobei $A_{(n)}$ die Grundfläche des zu betrachtenden Jahres und $A_{(n-1)}$ die Grundfläche des entsprechenden Vorjahres darstellt.

3.3.6 Stressindizes

Auf Grundlage vom BAI wurden Stressindizes ermittelt, welche zur Quantifizierung von Stressreaktionen von brandgeschädigten Bäumen dienen. Für die Berechnung der Stressindizes wurden nur die brandgeschädigten Bäume herangezogen. Als Stressjahr wurde das Brandjahr 2014 definiert. Insgesamt wurden drei Stressparameter für die Bäume erhoben: die Resistenz, die Erholung und die Resilienz. Für die vorliegende Untersuchung beschreibt die Resistenz die

Widerstandsfähigkeit der untersuchten Bäume gegenüber dem Waldbrand. Die Erholung gibt an, ob das Wachstum der brandgeschädigten Bäume in den Folgejahren regenerierte. Letztlich gibt die Resilienz an, ob ein gestresster Baum nach einem Störereignis (hier Brandjahr) wieder auf sein ehemaliges Wachstumsniveau zurückkehren kann (Pretzsch, 2019).

Die Berechnungen der Stressindizes erfolgte anhand folgender Parameter: der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs aus den letzten drei Jahren (2011-2013) vor dem Brand ($MW\ BAI_{vorher}$), der jährliche Grundflächenzuwachs im Brandjahr 2014 ($BAI_{Brandjahr}$) und der mittlere jährliche Grundflächenzuwachs aus den drei folgenden Jahren (2015-2017) nach dem Brand ($MW\ BAI_{nachher}$).

Die Resistenz der Bäume wurde anhand von Gleichung 3 (Gleichung 3 berechnet:

$$Resistenz = \frac{BAI_{Brandjahr}}{MW\ BAI_{vorher}} \quad (\text{Gleichung 3})$$

Der Resistenz-Indexwert gibt an, ob das Wachstum im Vergleich zu den vorhergehenden Jahren im Brandjahr vermindert (Indexwert < 1), gleichbleibend (Indexwert = 1) oder erhöht (Indexwert > 1) war (Pretzsch, 2019).

Die Berechnung der Erholung erfolgte über Gleichung 4:

$$Erholung = \frac{MW\ BAI_{nachher}}{BAI_{Brandjahr}} \quad (\text{Gleichung 4})$$

Der Indexwert der Erholung gibt an, ob das Wachstum der Bäume in den Brandfolgejahren im Vergleich zum Brandjahr vermindert (Indexwert < 1), gleichbleibend (Indexwert = 1), oder erhöht (Indexwert > 1) war (Pretzsch, 2019).

Die Resilienz der Bäume wurde wie folgt berechnet:

$$Resilienz = \frac{MW\ BAI_{nachher}}{MW\ BAI_{vorher}} \quad (\text{Gleichung 5})$$

Der Resilienz-Indexwert gibt an, ob das sekundäre Dickenwachstum in den Brandfolgejahren im Vergleich zu den Jahren vor dem Brand vermindert (Indexwert < 1), gleichbleibend (Indexwert = 1) oder erhöht (Indexwert > 1) war (Pretzsch, 2019).

3.4 Dendrometeranalysen

3.4.1 Dendrometer

Zur Erfassung des radialen Dickenwachstums sowie des Tree Water Deficit (TWD) der Bäume aus der Brandfläche bzw. Kontrollfläche wurden automatische Banddendrometer vom Typ DRL26C (EMS, Brno, Tschechien) verwendet. Die Banddendrometer wurden im März 2016 auf einer Höhe von 2-3 Metern installiert und Ende November 2020 von den untersuchten Bäumen entfernt. Während des Beobachtungszeitraums wurden Stammumfangsänderungen mit Hilfe der Banddendrometer im 10-Minuten-Takt mittels Datenlogger aufgezeichnet. In regelmäßigen Abständen wurden die Banddendrometer von Mitgliedern der Arbeitsgruppe Ökophysiologie (Institut für Botanik; Universität Innsbruck) ausgelesen. Für die Auswertungen wurden Daten von Anfang April 2016 bis Anfang Oktober 2020 herangezogen.

3.4.2 Radiales Dickenwachstum

Um Unterschiede im radialen Dickenwachstum zwischen brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Bäumen festzustellen, wurden die Veränderungen (Variationen) der Baumstammradien von April 2016 bis Oktober 2020 erhoben. Die Zuwächse im Stammumfang wurden mit Hilfe von Banddendrometern gemessen. Daraus wurde anhand von Gleichung 6 (Gleichung 6) die Stammradiusvariation berechnet:

$$r = \frac{U}{2\pi} \quad \text{(Gleichung 6)}$$

wobei r den Baumstammradius (mm) und U den Baustammumfang (mm) darstellt. Mittelwert sowie Standardfehler der Variation im Baumstammradius wurden anschließend für jeden Aufzeichnungszeitpunkt berechnet und grafisch dargestellt. Zusätzlich wurden die jährlichen Zuwächse im Stammradius für die Jahre 2016, 2017, 2018, 2019 und 2020 berechnet. Für die Berechnungen der Zuwächse wurden nur die wachstumsrelevanten Monate von April bis Oktober in Betracht gezogen. Jährliche

radiale Zuwächse der Baumstämme von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* wurden graphisch dargestellt. Verglichen wurden jeweils brandgeschädigte und nicht brandgeschädigte Individuen.

3.4.3 Tree Water Deficit (TWD)

Ausgehend von der Variation im Stammumfang (bzw. Radius) der untersuchten Bäume wurde das TWD der untersuchten Arten ermittelt. Die Erfassung des TWD beruhte auf der Grundlage, dass der Stammradius von Bäumen neben den tatsächlichen Wachstumsprozessen (kambiale Zellteilung und Zellstreckung) auch vom Wasserzustand im Stamm beeinflusst wird (Zweifel et al., 2016).

Die Berechnung vom TWD wurde mit Hilfe des R-Packages „dendrRoAnalyst“ (Aryal et al., 2020) durchgeführt. Wie in Kapitel 3.4.2 (Gleichung 6) wurden die Stammumfänge zunächst in Stammradien umgerechnet. Anschließend wurden Tagesmittelwerte für den Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 ermittelt. Die Daten wurden folglich auf sprunghafte Artefakte überprüft. Für die Berechnung vom TWD wurde das Zero-Growth Konzept (Zweifel et al., 2016) verwendet. Dabei wurden die Daten in zwei Kategorien unterteilt: zum einen das reversible Schrumpfen und Ausdehnen vom Baumstamm (TWD), wenn der aktuelle Stammradius (SR_t) geringer war als das bisherige Maximum (SR_{max}) und auf der anderen Seite der irreversible Stammzuwachs (GRO), wenn SR_t größer war als SR_{max} . Aus der Differenz zwischen SR_{max} und SR_t (bei $SR_t < SR_{max}$) wurde das TWD der Bäume berechnet. Zeitlichen Abschnitten mit irreversiblen Zuwachs (GRO; $SR_t > SR_{max}$) wurde ein TWD-Wert von Null zugewiesen. Verlaufsdigramme der TWD-Mittelwerte von jeweils drei Bäumen aus der Brand- bzw. Kontrollfläche von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* wurden für die Wachstumsperioden zwischen 2016 und 2020 erstellt.

3.5 Statistische Auswertung

Alle statistischen Auswertungen wurden mit der Software SPSS Statistics 26 (IBM Co., Armonk, NY, USA), Microsoft Excel 2016 (Microsoft Co., Redmond, WA, USA) oder R Version 4.0.5 (RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>) durchgeführt. Für die Mittelwertvergleiche wurden die Daten mit dem Shapiro-Wilk-Test auf Normalverteilung überprüft. Normalverteilte Stichproben wurden mit dem Levene Test auf Varianzhomogenität geprüft. Für Mittelwertvergleiche mit Varianzhomogenität wurde ein Student's t-Test durchgeführt. Daten mit heterogenen Varianzen wurden mit dem Tamhane-Test analysiert. Nicht normalverteilte Stichproben wurden mit dem Mann-Whitney-U-Test auf signifikante Unterschiede geprüft.

Zur Gegenüberstellung der unterschiedlichen Messmethoden wurde eine Wachstumskorrelation zwischen den an den Bohrkernen gemessenen Jahrringbreiten und den mittels Dendrometer erfassten jährlichen radialen Zuwächsen für den Zeitraum von 2016 bis 2020 (Folgejahre des Brands) erstellt. Für jeden Baum (sechs Bäume pro Baumart) wurden für jedes Jahr (2016, 2017, 2018, 2019 und 2020) der jährliche radiale Zuwachs (berechnet aus den mittels Dendrometer gemessenen Veränderungen im Stammumfang) und die gemessene Jahrringbreite in einem Punktdiagramm gegeneinander aufgetragen. Auf Basis der 90 Datenpunkte (30 pro Baumart) wurde eine lineare Regression berechnet.

Alle grafischen Darstellungen wurden mit den Programmen Microsoft Excel und R Version 4.0.5 erstellt.

4 Ergebnisse

4.1 Klimadaten

Jahresmitteltemperaturen, Jahresniederschlagssummen und Niederschlagssummen der Monate April bis Juni im Zeitraum von 1950 bis 2020 der Klimamessstation Innsbruck Universität sind in Abb. 11 dargestellt.

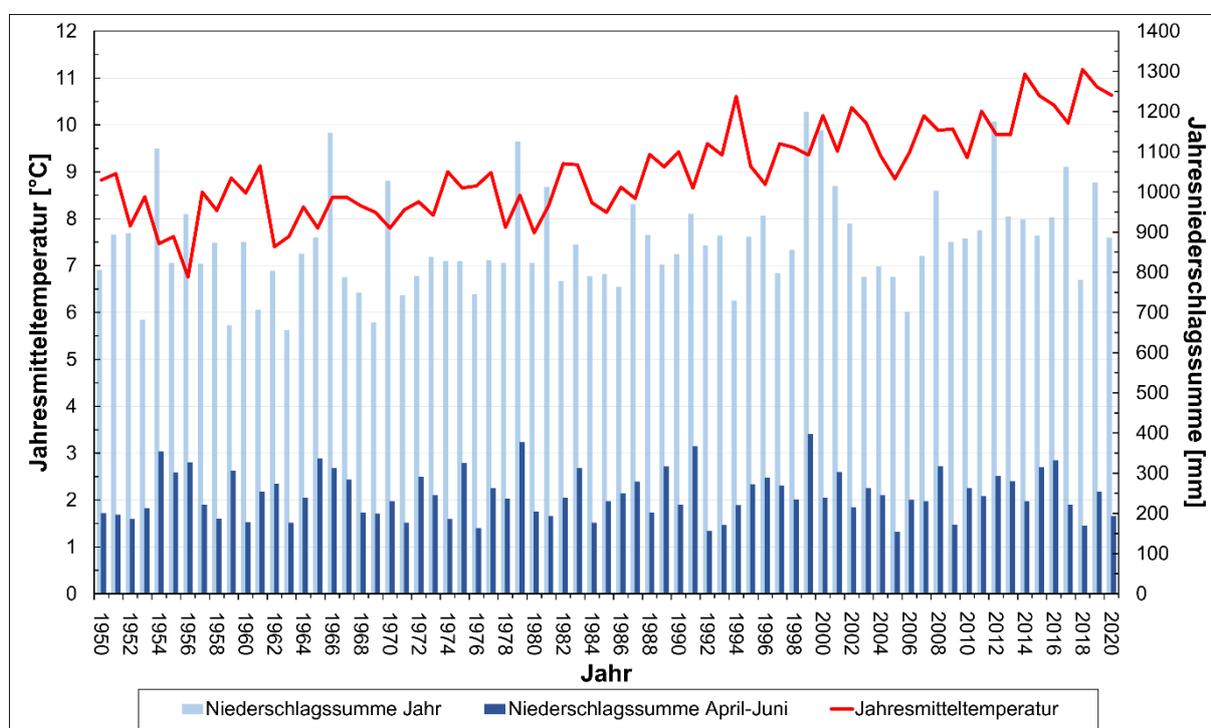


Abbildung 11: Klimadaten Messstation-Innsbruck Universität. Jahresmitteltemperatur (rote Linie; °C), jährlichen Niederschlagssummen (hellblaue Balken; mm) und die Niederschlagssummen der Monate April bis Juni (dunkelblaue Balken; mm) sind für den Zeitraum 1950 bis 2020 dargestellt.

In den Jahren von 1950 bis 2020 ist ein Anstieg der Jahresmitteltemperatur zu verzeichnen. Mit 6,8 °C wurde im Jahr 1956 die niedrigste Jahresmitteltemperatur gemessen. Die höchsten Jahresmitteltemperaturen wurden im Brandjahr 2014 (11,1 °C) und im Jahr 2018 (11,2 °C) gemessen. Das bedeutet eine Temperaturdifferenz von +4,4 °C zwischen den wärmsten und dem kältesten Jahr im angegebenen Zeitraum. Ein ansteigender Trend in der Jahresmitteltemperatur ist besonders ab dem Jahr 1980 ersichtlich.

Bezüglich Jahresniederschlagssummen bzw. Niederschlagssummen in den Monaten April bis Juni ist kein Trend über den angegebenen Zeitraum erkennbar. Die Jahre 1954, 1966, 1979, 1999, 2000 und 2012 waren mit einer jährlichen Niederschlagssumme von > 1100 mm die niederschlagreichsten Jahre im untersuchten Zeitraum. Die Niederschlagssummen in den Monaten April bis Juni waren in den Jahren 1954, 1965, 1979, 1991 und 1999 mit einer Summe zwischen 350 und 400 mm am höchsten. Für das Brandjahr 2014 wurden eine Jahresniederschlagssumme von 931 mm und eine Niederschlagssumme in den Monaten April bis Juni von 230 mm erfasst. Die Jahresniederschlagssumme im Brandjahr lag somit knapp über dem jährlichen Durchschnitt (874 ± 14 mm) und die Niederschlagssumme in den Monaten April bis Juni knapp unterhalb des langjährigen Durchschnitts (248 ± 7 mm). Eine Korrelation zwischen Jahresmitteltemperaturen und Niederschlag konnte aus den Daten nicht abgeleitet werden.

4.2 Dendrochronologie

4.2.1 Allgemeine Wachstumsparameter

Für die Ermittlung der allgemeinen Wachstumsparameter wurden für jede Art jeweils drei Bäume aus der Brandfläche (brandgeschädigt) bzw. drei Bäume aus der Kontrollfläche (nicht brandgeschädigt) untersucht. Die ermittelten Daten dienten u.a. dem Wachstumsvergleich vor dem Brandjahr 2014. Mittelwerte und Standardfehler wurden für die Parameter Baumalter (BA), mittlere Jahrringbreite (JRB), Autokorrelation (AK) und mittlere Sensitivität (MS) für Bäume der Brand- bzw. Kontrollflächen bestimmt und in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 1: Vergleich der allgemeinen Wachstumsparameter für den Zeitraum vor dem Brand von 1984 bis 2013. Baumalter, mittlere Jahrringbreite, Autokorrelation und mittlere Sensitivität wurde für Picea abies, Pinus sylvestris und Fagus sylvatica jeweils an Bäumen (n=3) der Brand- und Kontrollfläche bestimmt (MW ± SE). Signifikante Unterschiede (p<0,05) zwischen Brandfläche und Kontrollfläche wurden mit einem Sternchen markiert.

| | <i>P. abies</i> | <i>P. sylvestris</i> | <i>F. sylvatica</i> |
|-------------------------------------|-----------------|----------------------|---------------------|
| <i>Baumalter [Jahre]</i> | | | |
| Brandfläche | 106,3 ± 0,9 | 138,3 ± 16,3 | 150,3 ± 11,8 |
| Kontrollfläche | 155,7 ± 29,2 | 150,7 ± 6,2 | 139,7 ± 27,6 |
| <i>Mittlere Jahrringbreite [µm]</i> | | | |
| Brandfläche | 2422 ± 382* | 1208 ± 344 | 1019 ± 268 |
| Kontrollfläche | 1178 ± 341* | 1352 ± 861 | 1212 ± 538 |
| <i>Autokorrelation</i> | | | |
| Brandfläche | 0,75 ± 0,05* | 0,43 ± 0,27 | 0,58 ± 0,10 |
| Kontrollfläche | 0,37 ± 0,17* | 0,51 ± 0,09 | 0,55 ± 0,26 |
| <i>Mittlere Sensitivität [%]</i> | | | |
| Brandfläche | 15,7 ± 2,0 | 21,0 ± 2,0 | 27,3 ± 1,2 |
| Kontrollfläche | 15,0 ± 1,2 | 23,7 ± 3,5 | 25,0 ± 3,0 |

Für das BA gab es bei keiner der drei untersuchten Arten signifikante Unterschiede zwischen den brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Bäumen. *P. abies* aus der Kontrollfläche (155,7 ± 29,2 Jahre) waren tendenziell älter als *P. abies* aus der Brandfläche (106,3 ± 0,9 Jahre). Im interspezifischen Vergleich lagen die Mittelwerte

aller untersuchten Gruppen zwischen 106 und 156 Jahren. Ähnlich zur Fichte, war auch das BA der Rot-Föhren aus der Brandfläche ($150,7 \pm 6,2$ Jahre) höher als jenes der Rot-Föhren aus der Kontrollfläche ($138,3 \pm 16,3$ Jahre). Der Unterschied zwischen den Gruppen war bei *P. sylvestris* jedoch geringer als bei *P. abies*. Mit einem BA von $150,3 \pm 11,8$ Jahren waren die brandgeschädigten Rot-Buchen geringfügig älter als die Rot-Buchen aus der Kontrollfläche. Diese wiesen ein BA von $139,7 \pm 27,6$ Jahren auf.

Mit einer JRB von 1019 ± 268 μm wiesen die Rot-Buchen aus der späteren Brandfläche den geringsten Wert aller untersuchten Gruppen auf. Im intraspezifischen Vergleich war die JRB von *F. sylvatica* aus der Kontrollfläche mit 1212 ± 538 μm geringfügig höher. Die JRB bei brandgeschädigten Individuen (1208 ± 344 μm) und nicht brandgeschädigten Individuen (1352 ± 861 μm) von *P. sylvestris* lagen in einem ähnlichen Bereich. Bezüglich der JRB bestanden bei *P. sylvestris* und *F. sylvatica* keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Gruppen. Für die JRB von *P. abies* sind hingegen signifikante Unterschiede zwischen Bäumen aus der Brandfläche bzw. Kontrollfläche festgestellt worden ($p < 0,05$). Mit einer JRB von 2422 ± 382 μm zeigten Fichten aus der Brandfläche im Vergleich zu den Fichten der Kontrollfläche (1178 ± 341 μm) ein doppelt so starkes sekundäres Dickenwachstum. Auch im interspezifischen Vergleich war die JRB von brandgeschädigten Fichten deutlich höher als die restlichen untersuchten Gruppen.

Für die AK wurde bei *P. abies* ebenfalls ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden untersuchten Baumbeständen gefunden. Fichten aus der Brandfläche zeigten einen doppelt so hohen Autokorrelationswert ($0,75 \pm 0,05$) im Vergleich zu Fichten aus der Kontrollfläche ($0,37 \pm 0,1$). Im interspezifischen Vergleich wiesen die brandgeschädigten Fichten die höchste AK auf. Für *P. sylvestris* und *F. sylvatica* wurden bei der AK keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen festgestellt. AK-Werte von *P. sylvestris* aus der Brandfläche ($0,43 \pm 0,27$) waren geringfügig niedriger als von *P. sylvestris* aus der Kontrollfläche ($0,51 \pm 0,09$). Brandgeschädigte Rot-Buchen ($0,58 \pm 0,10$) zeigten im Mittel minimal höhere Autokorrelationswerte als nicht brandgeschädigte Rot-Buchen ($0,55 \pm 0,26$).

Im interspezifischen Vergleich wiesen Rot-Buchen aus der Kontrollfläche ($25,0 \pm 3,0$ %) bzw. Rot-Buchen aus der Brandfläche ($27,3 \pm 1,2$ %) die höchsten MS auf. Nicht brandgeschädigte Fichten ($15,0 \pm 1,2$ %) zeigten hingegen die geringste MS. Fichten aus der Brandfläche hatten eine minimal höhere MS ($15,7 \pm 2,0$ %). Die MS lag bei *P.*

sylvestris für beide Gruppen zwischen *P. abies* und *F. sylvatica*, wobei die Rot-Föhren aus der Kontrollfläche sensitiver auf Umweltbedingungen reagierten (MS: $23,7 \pm 3,5$ %) als die Rot-Föhren aus der Brandfläche (MS: $21,0 \pm 2,0$ %). Im intraspezifischen Vergleich gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Gruppen bezüglich der MS.

4.2.2 Wachstumsdaten

4.2.2.1 *Picea abies*

In Abb.12 wurde der jährliche Grundflächenzuwachs (Basal Area Increment; BAI) von *P. abies* aus der Brand- bzw. Kontrollfläche für den Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt.

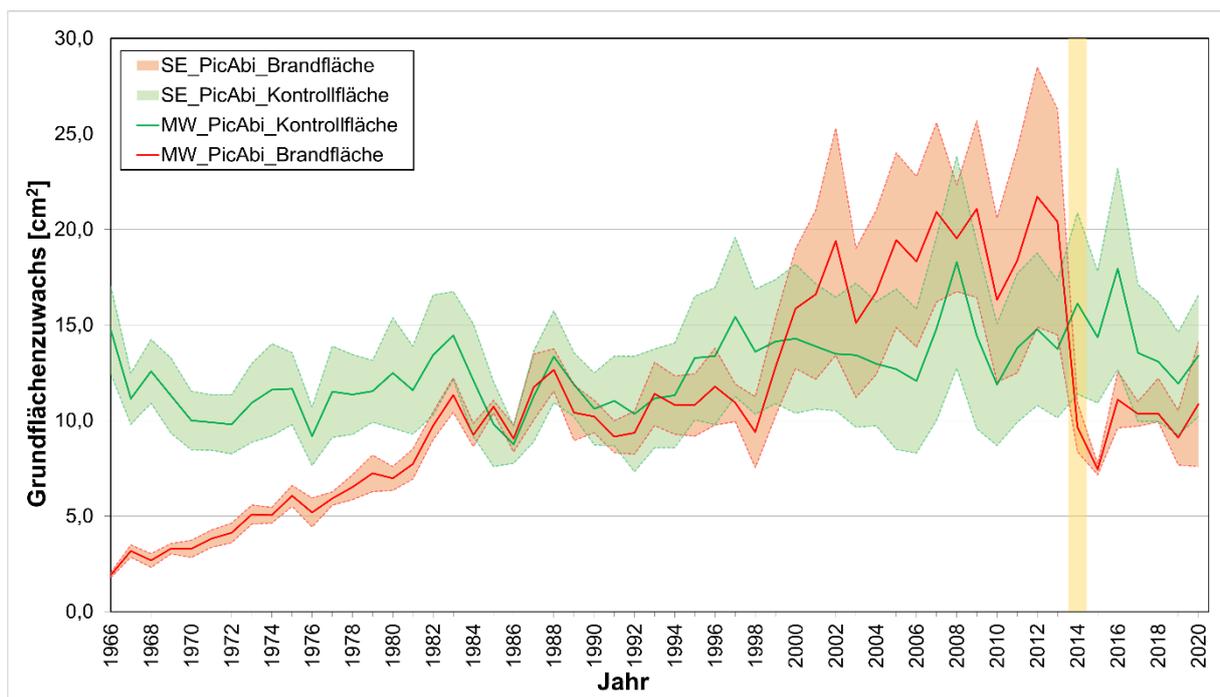


Abbildung 12: Grundflächenzuwachs von *Picea abies* (PicAbi). Der Grundflächenzuwachs (cm^2) ist für den Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt und zeigt die mittleren Wachstumsverläufe ($n=3$) für Bäume aus der Brandfläche (rote Linie) und Bäume aus der Kontrollfläche (grüne Linie). Die Linien und farblich transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert (MW) \pm Standardfehler (SE). Der gelbe Balken kennzeichnet das Brandjahr 2014.

Fichten aus der späteren Brandfläche wiesen im Zeitraum von 1966 bis 2013 einen steigenden Trend im BAI auf. Das Jahr 1966 war mit einem BAI von $1,9 \text{ cm}^2$ das Jahr mit dem geringsten Flächenzuwachs. Mit $21,7 \text{ cm}^2$ wies das Jahr 2012 hingegen den höchsten BAI auf. Besonders markante Wachstumsschübe wurden in den Zeiträumen

von 1976 bis 1983 (Differenz BAI = 6,1 cm²) und von 1998 bis 2002 (Differenz BAI = 10,0 cm²) verzeichnet. Für *P. abies* aus der Brandfläche wurden im Zeitraum von 1966 bis 2014 (Brandjahr) einige rapide Wachstumseinbrüche verzeichnet. In den Jahren 1976 (5,2 cm²), 1984 (9,2 cm²), 1986 (9,1 cm²), 1998 (9,4 cm²), 2003 (15,1 cm²) und 2010 (16,3 cm²) kam es im Vergleich zu den vorhergehenden Jahren zu markanten Rückgängen des sekundären Dickenwachstums. *P. abies* aus der Brandfläche verzeichnete im Brandjahr 2014 (gelber Balken) einen massiven Wachstumseinbruch. Der BAI verringerte sich im Vergleich zum Vorjahr um 10,7 cm² und stellte somit einen Wachstumseinbruch von mehr als 50 % dar. Mit einem BAI von 7,5 cm² wurde im Jahr 2015 der geringste Wert nach dem Brand registriert. In den Folgejahren 2016, 2017, 2018, 2019 und 2020 kam es lediglich zu einer leichten Wachstumserholung.

Fichten aus der Kontrollfläche hatten im Zeitraum von 1966 bis 2020 einen gleichbleibenden Grundflächenzuwachs. Der geringste BAI wurde im Jahr 1986 (8,7 cm²) verzeichnet. Das höchste sekundäre Dickenwachstum wurde hingegen im Jahr 2008 (18,3 cm²) registriert. Im Vergleich zu den vorhergehenden Jahren kam es bei den nicht brandgeschädigten Fichten in den Jahren 1967 (11,2 cm²), 1976 (9,2 cm²), 1986 (8,7 cm²), 2010 (11,9 cm²), 2015 (14,4 cm²) und 2017 (13,5 cm²) zu Einbrüchen im sekundären Dickenwachstum. Für die Jahre 1983 (14,5 cm²), 1997 (15,4 cm²), 2008 (18,3 cm²) und 2016 (18,0 cm²) wurden überdurchschnittlich hohe Grundflächenzuwächse registriert. Im Vergleich zu den brandgeschädigten Fichten, zeigten die Fichten aus der Kontrollfläche keinen Wachstumseinbruch im Brandjahr 2014. Im Vergleich zum Vorjahr 2013 (13,7 cm²) wurde im Brandjahr 2014 (16,1 cm²) sogar ein größerer BAI erfasst.

Um die Auswirkungen des Waldbrandes auf das Wachstum der Bäume zu beurteilen, wurde der mittlere BAI von Fichten aus der Brand- bzw. Kontrollfläche in den fünf vorhergehenden Jahren mit dem mittleren BAI in den fünf Folgejahren des Brands verglichen. Das Brandjahr 2014 wurde dabei nicht berücksichtigt. In Abb. 13 & 14 wurden die Ergebnisse des Wachstumsvergleiches von *P. abies* dargestellt.

Die dargestellten Ergebnisse in Abb. 13 offenbarten vor dem Brandereignis im Jahr 2014 signifikant höheren Zuwachsraten der brandgeschädigten Fichten verglichen mit den Individuen aus der Kontrollfläche. Fichten aus der Brandfläche hatten im Zeitraum von 2009 bis 2013 einen mittleren BAI von $19,6 \pm 0,9$ cm². Im selben Zeitraum wiesen

die Fichten aus der Kontrollfläche hingegen einen um $5,9 \text{ cm}^2$ geringeren mittleren BAI auf ($13,7 \pm 0,5 \text{ cm}^2$).

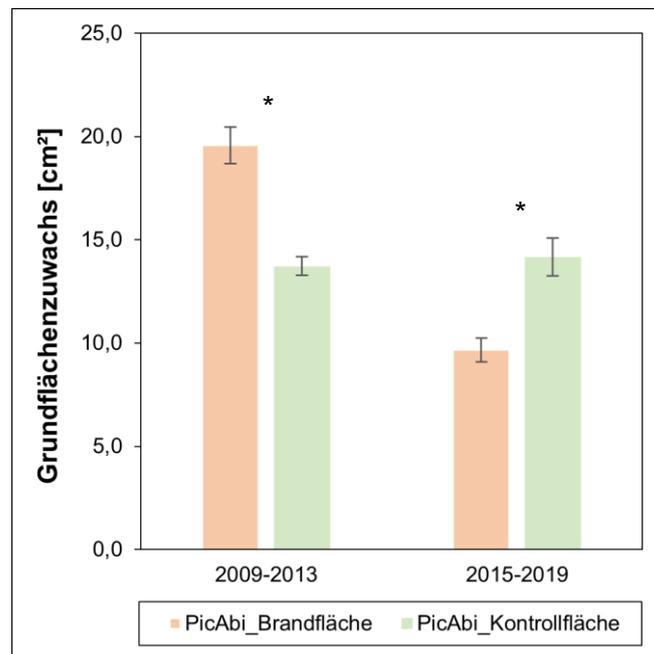


Abbildung 13: (1) Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Picea abies* (PicAbi). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm^2) sind für die Jahre 2009-2013 (vor Brandereignis) bzw. für die Jahre 2015-2019 (nach Brandereignis) dargestellt ($MW \pm SE$; $n=3$). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen den Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p < 0,05$).

Die Daten belegten zudem einen signifikanten Wachstumsunterschied von brandgeschädigten Fichten im Vergleich zu Fichten aus der Kontrollfläche in den Brandfolgejahren (Zeitraum von 2015-2019). Im Gegensatz zum Zeitraum 2009-2013 wiesen die Fichten aus der Brandfläche ($9,7 \pm 0,6 \text{ cm}^2$) im Zeitraum von 2015-2019 einen signifikant geringeren mittleren BAI auf als die Fichten aus der Kontrollfläche ($14,2 \pm 0,9 \text{ cm}^2$). Die Differenz der ermittelten Mittelwerte zwischen brandgeschädigten Bäumen und nicht brandgeschädigten Individuen betrug dabei $-4,5 \text{ cm}^2$.

Als Ergänzung zu Abb. 13 wurden für *P. abies* die Wachstumsunterschiede vor und nach dem Brand zusätzlich auf Basis der Brand- bzw. Kontrollfläche verglichen und in Abb. 14 dargestellt.

Bei Bäumen aus der Kontrollfläche wurden keine signifikanten Wachstumsunterschiede zwischen den Zeiträumen 2009-2013 und 2015-2019 festgestellt. Die Differenz der mittleren BAI der Jahre 2009-2013 und 2015-2019 lag bei $0,5 \text{ cm}^2$. Im Gegensatz dazu wurde für die brandgeschädigten Fichten im Zeitraum nach dem Brand ein signifikant geringeres Wachstum registriert (Differenz = $9,9 \text{ cm}^2$).

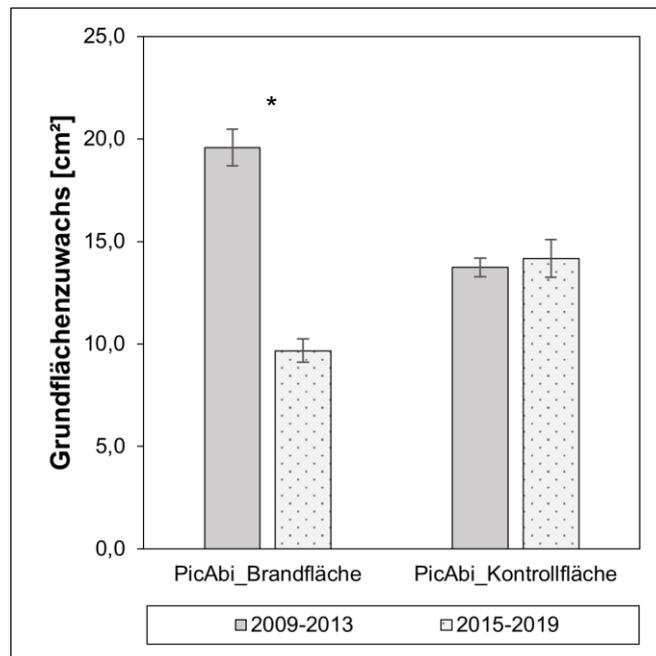


Abbildung 14: (2) Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Picea abies* (PicAbi). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm^2) vor dem Brandereignis (2009-2013; graue Balken) und nach dem Brandereignis (2015-2019; gepunktete Balken) sind für die Brandfläche bzw. Kontrollfläche dargestellt (MW \pm SE; $n=3$). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen dem Wachstum vor bzw. nach dem Brandereignis auf der jeweiligen Untersuchungsfläche ($p < 0,05$).

4.2.2.2 *Pinus sylvestris*

In Abb.15 wurden der BAI von *P. sylvestris* aus der Brand- bzw. Kontrollfläche im Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt.

Die Messungen der brandgeschädigten Rot-Föhren ergaben im Zeitraum von 1966 bis 2020 einen leicht abfallenden Trend mit einem zwischenzeitlichen sprunghaften Anstieg im sekundären Dickenwachstum im Zeitraum von 1992 bis 1998. Im Jahr 1992 ($5,3 \text{ cm}^2$) wurden der geringste BAI registriert, der höchste Wert wurde im Jahr 1998 ($15,8 \text{ cm}^2$) erfasst. Im Zeitraum von 1992 bis 1998 wurde ein deutlicher Wachstumsanstieg bei *P. sylvestris* aus der Brandfläche verzeichnet. Vor dem Brandjahr 2014 wurden in den Jahren 1970 ($7,5 \text{ cm}^2$), 1992 ($5,3 \text{ cm}^2$), 1996 ($9,5 \text{ cm}^2$), 2002 ($12,7 \text{ cm}^2$) und 2006 ($10,6 \text{ cm}^2$) Wachstumseinbrüche im Vergleich zu den vorhergehenden Jahren erfasst. Neben dem Jahr 1998 wiesen die Jahre 2003 ($15,3 \text{ cm}^2$) und 2004 ($15,2 \text{ cm}^2$) den höchsten BAI auf. Im Brandjahr 2014 ($8,1 \text{ cm}^2$) ergaben die Messungen bei den brandgeschädigten Rot-Föhren einen Wachstumseinbruch von 36 %. Dies entsprach einer Wachstumsdifferenz von $4,5 \text{ cm}^2$ im Vergleich zum Vorjahr 2013. In den Brandfolgejahren kam es zu einer Wachstumserholung bis hin zu einem BAI von $14,1 \text{ cm}^2$ im Jahr 2019.

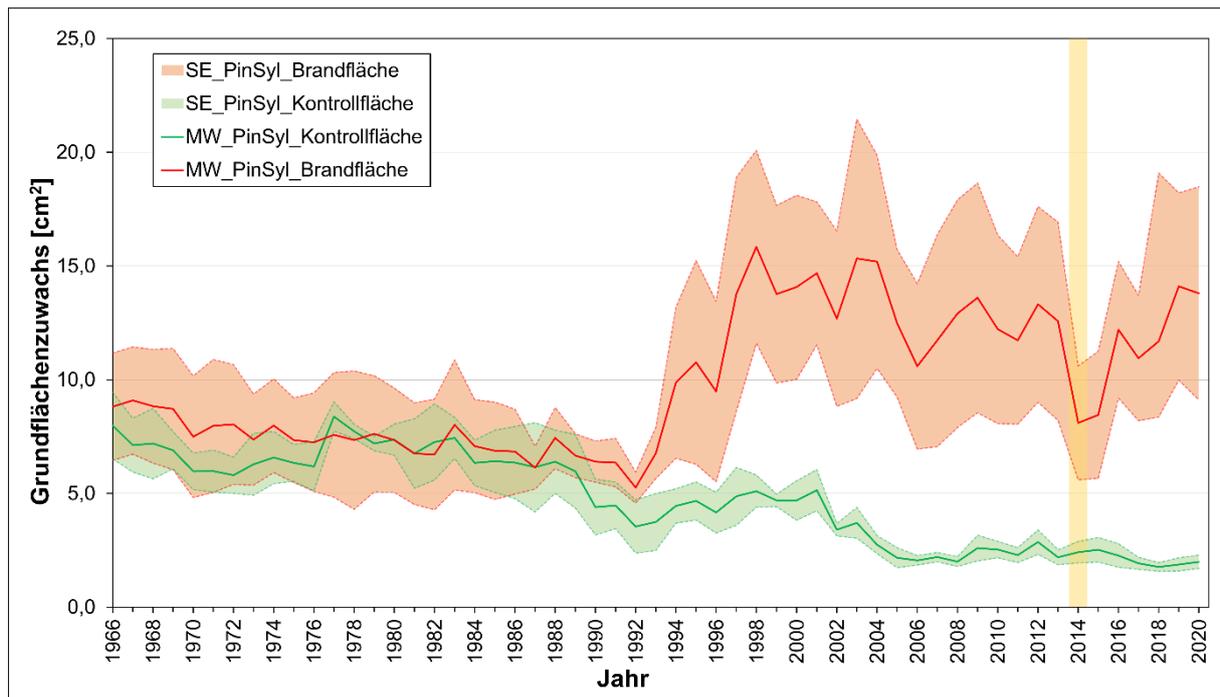


Abbildung 15: Grundflächenzuwachs von *Pinus sylvestris* (PinSyl). Der Grundflächenzuwachs (cm^2) ist für den Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt und zeigt die mittleren Wachstumsverläufe ($n=3$) für Bäume aus der Brandfläche (rote Linie) und Bäume aus der Kontrollfläche (grüne Linie). Die Linien und farblich transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert (MW) \pm Standardfehler (SE). Der gelbe Balken kennzeichnet das Brandjahr 2014.

Für nicht brandgeschädigte Rot-Föhren wurde ein negativer Wachstumstrend im untersuchten Zeitraum erfasst. Die Wachstumsdaten ergaben mit zunehmender Zeit geringere BAI. Im Jahr 1977 wurde mit $8,4 \text{ cm}^2$ der höchste BAI nachgewiesen. Der Geringste wurde im Jahr 2018 erfasst ($1,8 \text{ cm}^2$). In den Zeiträumen von 1977 bis 1992 (Differenz = $4,9 \text{ cm}^2$) und von 2001 bis 2006 (Differenz = $3,0 \text{ cm}^2$) wurden die größten Einbrüche im sekundären Dickenwachstum gefunden. Der BAI von *P. sylvestris* lag im Zeitraum zwischen 1990 und 2020 fast ausschließlich unterhalb von $5,0 \text{ cm}^2$ (Ausnahmen: 1998 und 2001 mit jeweils $5,1 \text{ cm}^2$ Zuwachs). Im Gegensatz zu den brandgeschädigten Rot-Föhren, wiesen die nicht brandgeschädigten Individuen keinen Wachstumseinbruch im Brandjahr 2014 auf. Im Vergleich zum vorhergehenden Jahr konnte ein leicht gesteigertes Wachstum festgestellt werden (Wachstumsdifferenz = $0,2 \text{ cm}^2$). Die Folgejahre von 2015 bis 2020 zeigten keine Besonderheiten im Wachstumsmuster.

In Abb. 16 & 17 wurden Vergleiche von Grundflächenzuwächsen von brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Rot-Föhren vor bzw. nach dem Brand graphisch dargestellt.

Die Ergebnisse in Abb. 16 belegten einen signifikanten Wachstumsunterschied zwischen den Rot-Föhren aus der Brandfläche und der Kontrollfläche für den Zeitraum vor dem Brand. Im Zeitraum von 2009-2013 wurde bei den brandgeschädigten Rot-Föhren ($12,7 \pm 0,3 \text{ cm}^2$; roter Balken) ein fünfmal höherer mittlerer BAI erfasst als bei den Rot-Föhren aus der Kontrollfläche ($2,5 \pm 0,1 \text{ cm}^2$; grüner Balken). Die Differenz zwischen Bäumen aus der Kontrollfläche und der Brandfläche betrug $-10,2 \text{ cm}^2$. Zudem ergaben die Daten einen signifikanten Wachstumsunterschied in den Brandfolgejahren zwischen den brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Rot-Föhren. Verglichen mit den Rot-Föhren aus der Kontrollfläche ($2,1 \pm 0,1 \text{ cm}^2$), wiesen die Rot-Föhren aus der Brandfläche ($11,5 \pm 0,8 \text{ cm}^2$) auch im Zeitraum von 2015-2019 höhere Zuwachsraten im sekundären Dickenwachstum auf. Die Differenz zwischen den beiden Gruppen betrug $-9,4 \text{ cm}^2$.

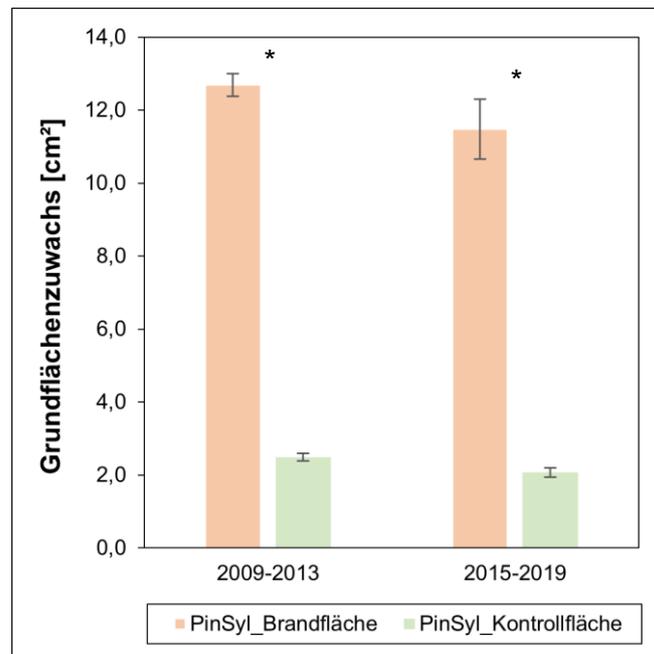


Abbildung 16: (1) Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Pinus sylvestris* (PinSyl). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm^2) sind für die Jahre 2009-2013 (vor Brandereignis) bzw. für die Jahre 2015-2019 (nach Brandereignis) dargestellt ($MW \pm SE$; $n=3$). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen den Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p < 0,05$).

Als Ergänzung zu Abb. 16 wurden die Wachstumsunterschiede bei *P. sylvestris* vor und nach dem Brand zusätzlich auf Basis der Brand- bzw. Kontrollfläche verglichen (Abb. 17).

Weder bei Bäumen aus der Brandfläche noch bei denen aus der Kontrollfläche wurden signifikante Wachstumsunterschiede zwischen den Zeiträumen 2009-2013 und 2015-2019 festgestellt. Die Daten der brandgeschädigten (Differenz = $1,2 \text{ cm}^2$) und nicht

brandgeschädigten (Differenz = 0,4 cm²) Rot-Föhren ergaben jeweils vor dem Brand einen höheren mittleren BAI als nach dem Brand. Bäume aus der Kontroll- bzw. Brandfläche hatten grundlegend unterschiedliche Wachstumsraten mit ähnlichen Wachstumsmuster bezogen auf die untersuchten Zeiträume.

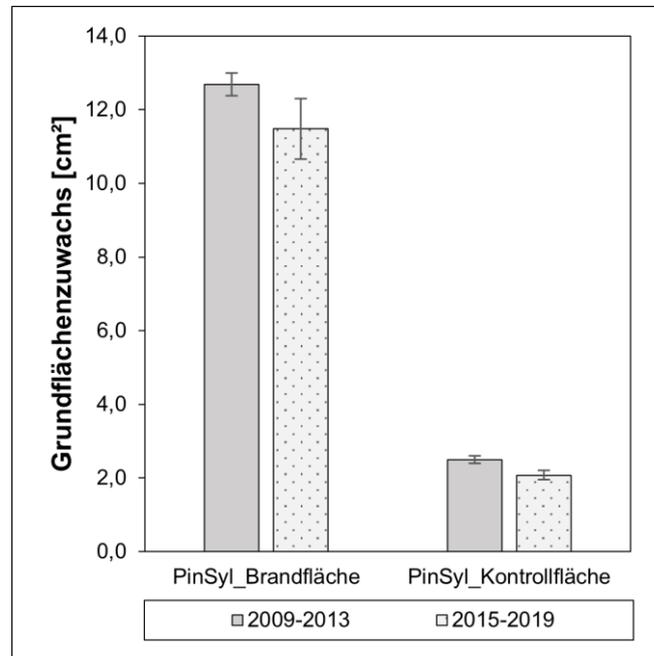


Abbildung 17: (2) Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Pinus sylvestris* (PinSyl). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm²) vor dem Brandereignis (2009-2013; graue Balken) und nach dem Brandereignis (2015-2019; gepunktete Balken) sind für die Brandfläche bzw. Kontrollfläche dargestellt (MW ± SE; n= 3). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen dem Wachstum vor bzw. nach dem Brandereignis auf der jeweiligen Untersuchungsfläche (p<0,05).

4.2.2.3 *Fagus sylvatica*

In Abb. 18 wurde der Vergleich vom BAI von *F. sylvatica* aus der Brand- bzw. Kontrollfläche für den Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt.

Der BAI der brandgeschädigten Rot-Buchen hatte im untersuchten Zeitraum einen gleichbleibenden Wachstumstrend mit einem sprunghaften Anstieg (1993-2001) bzw. einem rapiden Wachstumsrückgang (2001-2011). Vom Jahr 1993 (11,3 cm²) bis zum Jahr 2001 (31,8 cm²) wurde ein starker Anstieg im sekundären Dickenwachstum erfasst. Die Differenz des Grundflächenzuwachses in diesem Zeitraum betrug 20,5 cm². Mit 31,8 cm² wurde im Jahr 2001 auch der höchste Wert im untersuchten Zeitraum festgestellt. Der geringste BAI wurde für das Jahr 2020 erfasst (7,1 cm²). Verglichen mit den jeweils vorhergehenden Jahren, wurden für die Jahre 1986 (9,0 cm²), 1972 (12,0 cm²), 1976 (10,4 cm²), 1984 (10,8 cm²), 1991 (11,5 cm²), 2002 (26,3 cm²), 2003

(21,6 cm²), 2010 (17,3 cm²), 2011 (9,8 cm²), 2016 (19,3 cm²), 2019 (14,3 cm²) und 2020 (7,1 cm²) markante Wachstumseinbrüche erfasst. Verglichen mit den Jahren vorher und nachher, wurden in den Jahren 1971 (15,0 cm²), 1988 (17,4 cm²), 2001 (31,8 cm²), 2008 (23,2 cm²), 2009 (23,1 cm²), 2015 (24,3 cm²), und 2018 (24,0 cm²) ein erhöhter BAI festgestellt. Im Brandjahr 2014 hatten die brandgeschädigten Rot-Buchen einen BAI von 17,2 cm² und damit eine um 1,9 cm² höhere Zuwachsrate als im Jahr 2013. In den Brandfolgejahren wiesen die Jahre 2019 (14,3 cm²) und 2020 (7,1 cm²) einen Rückgang im BAI auf.

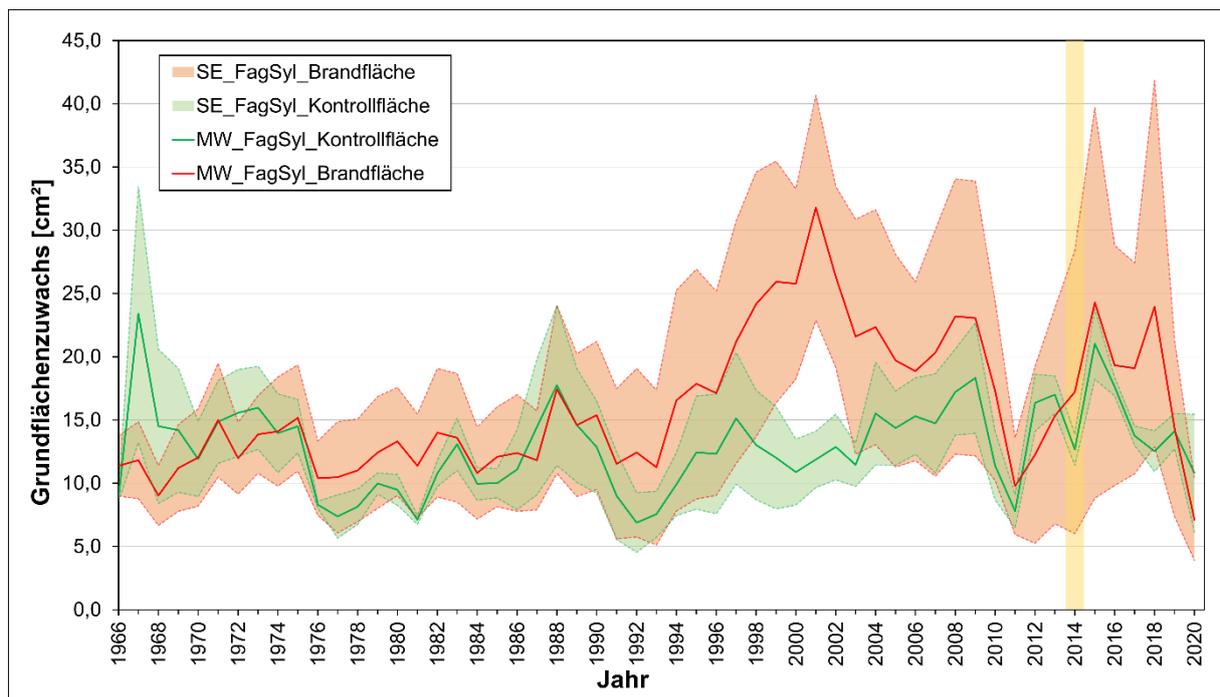


Abbildung 18: Grundflächenzuwachs von *Fagus sylvatica* (FagSyl). Der Grundflächenzuwachs (cm²) ist für den Zeitraum von 1966 bis 2020 dargestellt und zeigt die mittleren Wachstumsverläufe ($n=3$) für Bäume aus der Brandfläche (rote Linie) und Bäume aus der Kontrollfläche (grüne Linie). Die Linien und farblich transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert (MW) \pm Standardfehler (SE). Der gelbe Balken kennzeichnet das Brandjahr 2014.

Nicht brandgeschädigte Rot-Buchen zeigten einen gleichbleibenden Wachstumstrend über den Zeitraum von 1966 bis 2020. Markante Wachstumseinbrüche wurden in den Jahren 1970 (11,9 cm²), 1976 (8,3 cm²), 1981 (7,1 cm²), 1984 (10,0 cm²), 1991 (9,0 cm²), 1992 (6,9 cm²), 2010 (11,4 cm²), 2011 (7,8 cm²), 2014 (12,7 cm²) und 2020 (10,8 cm²) erfasst. In den Jahren 1967 (23,4 cm²), 1973 (16,0 cm²), 1984 (10,8 cm²), 1988 (17,8 cm²), 1997 (15,1 cm²), 2004 (15,5 cm²), 2009 (18,3 cm²), 2012 (16,4 cm²) und 2015 (21,0 cm²) wurde hingegen ein starkes sekundäres Dickenwachstum gefunden. Im Brandjahr 2014 hatten Rot-Buchen aus der Kontrollfläche einen BAI von 12,7 cm². Der Wachstumsrückgang zum Vorjahr 2013 betrug 4,3 cm².

In Abb. 19 & 20 wurden Vergleiche von Grundflächenzuwächsen von brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Rot-Buchen vor bzw. nach dem Brand graphisch dargestellt.

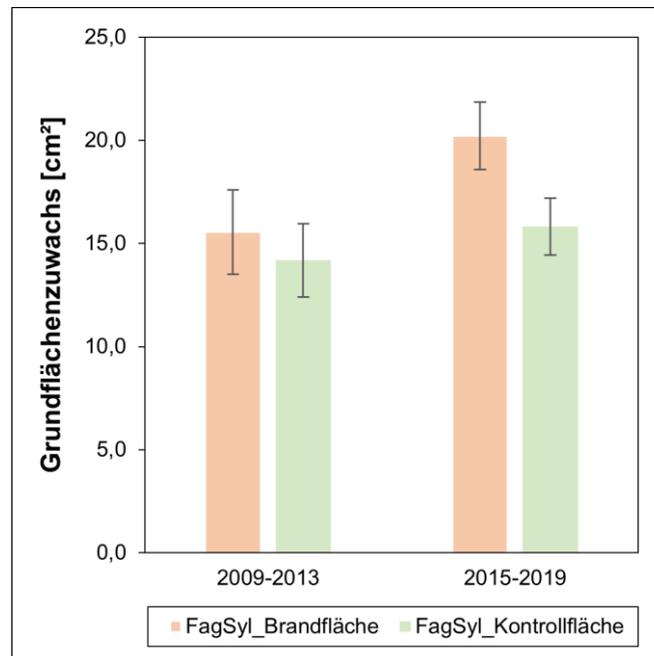


Abbildung 19: Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Fagus sylvatica* (FagSyl). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm²) sind für die Jahre 2009-2013 (vor Brandereignis) bzw. für die Jahre 2015-2019 (nach Brandereignis) dargestellt (MW ± SE; n= 3). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen den Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p < 0,05$)

Die Ergebnisse in Abb. 19 belegten, dass im Zeitraum vor bzw. nach dem Brand keine signifikanten Unterschiede im Grundflächenzuwachs zwischen Rot-Buchen aus der Brand- bzw. Kontrollfläche festgestellt wurden. Brandgeschädigte Rot-Buchen ($15,5 \pm 2,0$ cm²) hatten im Zeitraum vor dem Brandereignis (2009-2013) einen höheren mittleren BAI als die Individuen aus der Kontrollfläche ($14,2 \pm 1,8$ cm²). Die Differenz der BAI zwischen den nicht brandgeschädigten und brandgeschädigten Individuen betrug für den Zeitraum nach dem Brand $-1,3$ cm². Rot-Buchen aus der Brandfläche ($20,2 \pm 1,6$ cm²) zeigten in den Brandfolgejahren (2015-2019) einen höheren mittleren BAI als die nicht brandgeschädigten Individuen ($15,8 \pm 1,4$ cm²). Die Differenz zwischen den nicht brandgeschädigten und brandgeschädigten Individuen betrug dabei $-4,4$ cm².

Als Ergänzung zu Abb. 19 wurde das Wachstum der Rot-Buche vor und nach dem Brand zusätzlich auf Basis der Brand- bzw. Kontrollfläche verglichen (Abb. 20).

Für *F. sylvatica* aus der Brandfläche wurde kein signifikanter Unterschied im mittleren BAI zwischen den Zeiträumen 2009-2013 und 2015-2019 festgestellt. Die Differenz

des mittleren BAI zwischen den Zeiträume 2009-2013 und 2015-2019 betrug $-4,7 \text{ cm}^2$. Auch für die Rot-Buchen aus der Kontrollfläche wurden keine signifikanten Unterschiede im mittleren BAI zwischen den beiden untersuchten Zeiträumen gefunden. Die Differenz zwischen dem Zeitraum 2009-2013 und 2015-2019 betrug $-1,6 \text{ cm}^2$.

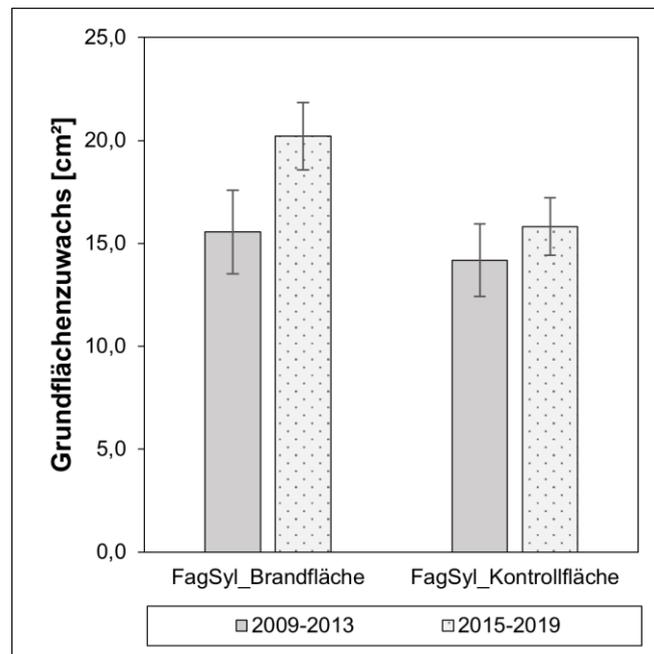


Abbildung 20: (2) Auswirkungen des Waldbrandes auf den Grundflächenzuwachs von *Fagus sylvatica* (FagSyl). Die mittleren jährlichen Grundflächenzuwächse (cm^2) vor dem Brandereignis (2009-2013; graue Balken) und nach dem Brandereignis (2015-2019; gepunktete Balken) sind für die Brandfläche bzw. Kontrollfläche dargestellt ($MW \pm SE$; $n = 3$). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen dem Wachstum vor bzw. nach dem Brandereignis auf der jeweiligen Untersuchungsfläche ($p < 0,05$).

4.2.3 Stressindizes

Um die Auswirkungen des Waldbrandes auf das Wachstum der Bäume zu erfassen, wurden die Stressindizes Resistenz, Erholung und Resilienz von Fichten, Rot-Föhren und Rot-Buchen aus der Brandfläche berechnet und verglichen. Als Stressjahr wurde das Brandjahr 2014 definiert. Für die Berechnungen wurde der BAI im Brandjahr (2014), der mittlere BAI in den drei Jahren vor dem Brand (2011-2013) und der mittlere BAI in den drei Jahren nach dem Brand (2015-2017) verwendet.

In Abb. 21 wurden die Indexwerte für Resistenz, Erholung und Resilienz der brandgeschädigten Bäume von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* graphisch dargestellt.

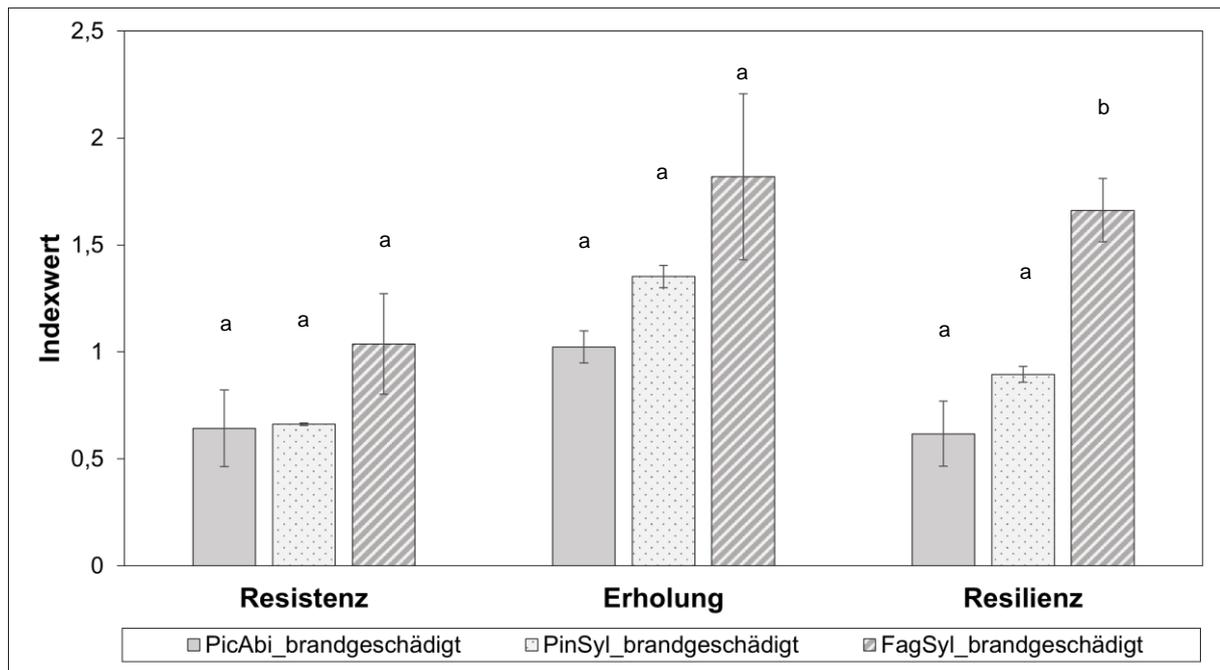


Abbildung 21: Stressindizes (Resistenz, Erholung und Resilienz) für brandgeschädigte Bäume von *Picea.abies* (PicAbi), *Pinus sylvestris* (PinSyl) und *Fagus Sylvatica* (FagSyl). Indexwerte der Resistenz, Erholung und Resilienz sind für die untersuchten Baumarten dargestellt (MW \pm SE; n=3). Unterschiedliche Buchstaben signalisieren signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Baumarten ($p < 0,05$).

Bezogen auf das Brandjahr 2014 hatten die Rot-Buchen die höchste Resistenz gegenüber dem Brandereignis (Indexwert = $1,04 \pm 0,24$). Im Vergleich zu den drei vorhergehenden Wachstumsjahren bedeutete dies eine vierprozentige Erhöhung des sekundären Dickenwachstums im Brandjahr. Für *P. abies* und *P. sylvestris* ergaben die Daten Wachstumseinbußen im Brandjahr bezogen auf die drei vorhergehenden Jahre. Fichten (Indexwert Resistenz = $0,64 \pm 0,18$) zeigten im Brandjahr um 36 % geringere Grundflächenzuwächse. Die Fichte hatten somit die geringste Resistenz gegenüber dem Brandereignis. Eine ähnlich geringe Resistenz wiesen die Rot-Föhren (Indexwert Resistenz = $0,66 \pm 0,01$) auf, welche einen Wachstumsrückgang von 34 % verzeichneten. Zwischen den einzelnen Baumarten wurden bezüglich Resistenz keine signifikanten Unterschiede festgestellt.

Die Daten belegten, dass die Laubbaumart *F. sylvatica* die beste Erholung nach dem Brandereignis aufwies. Mit einem Indexwert von $1,82 \pm 0,39$ hatten die Rot-Buchen ein stark erhöhtes Wachstum in den drei Folgejahren verglichen mit dem Brandjahr 2014. Neben den Rot-Buchen wurde auch für die Rot-Föhren eine Erholung in den Folgejahren nach dem Wachstumseinbruch im Brandjahr gefunden. Der Indexwert für die Erholung von *P. sylvestris* lag bei $1,35 \pm 0,05$. Eine geringfügige Erhöhung des mittleren BAI in den Folgejahren im Vergleich zum Brandjahr wurde bei den Individuen von *P. abies* aus der Brandfläche festgestellt. Die Daten ergaben für die Fichten einen

Indexwert der Erholung von $1,02 \pm 0,08$. Dieser Indexwert ließ auf eine minimale Erholung der Fichten in den Folgejahren schließen. Die Fichten zeigten im interspezifischen Vergleich somit neben der geringsten Resistenz auch die geringste Erholung. Für die Indexwerte der Erholung wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Baumarten nachgewiesen.

Dieser Trend setzte sich auch bei der Resilienz fort. Diese beschreibt das Verhältnis vom mittleren BAI in den drei Jahren nach dem Brand zum mittleren BAI in den drei Jahren vor dem Brand. Mit einem Wert von $1,66 \pm 0,15$ wurde bei *F. sylvatica* der höchste Indexwert für die Resilienz erfasst. Rot-Buchen hatten in den drei Folgejahren einen höheren mittleren BAI als in den drei Jahren vor dem Brand. Verglichen mit *P. abies* und *P. sylvestris* wurden signifikante höhere Indexwerte gezeigt. *P. sylvestris* wies einen Indexwert der Resilienz von $0,90 \pm 0,04$ auf. Das sekundäre Dickenwachstum der Rot-Föhren war somit nach dem Brand geringer als in den vorhergehenden Jahren. Die geringste Resilienz wurde bei den Fichten nachgewiesen ($0,62 \pm 0,15$). Im interspezifischen Vergleich wurde somit bei *P. abies* der stärkste Wachstumsrückgang in den Brandfolgejahren festgestellt. Die Ergebnisse der Stressindizes belegten eine starke Beeinträchtigung des Wachstums bei *P. abies*, sowie eine ausbleibende feuerbedingte Stressreaktion der Rot-Buchen. Die Rot-Föhren zeigten eine verminderte Zuwachsrate im Brandjahr gefolgt von einer raschen Erholung im sekundären Dickenwachstum.

4.3 Dendrometeranalysen

4.3.1 Radiales Dickenwachstum

Unter Verwendung von Banddendrometern wurde über die Veränderung der Stammumfänge die Variation der Baumstammradien für *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* für den Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 erfasst. In Abb. 22 wurden die Verlaufsdiagramme von Bäumen aus der Brand- bzw. Kontrollfläche von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* dargestellt.

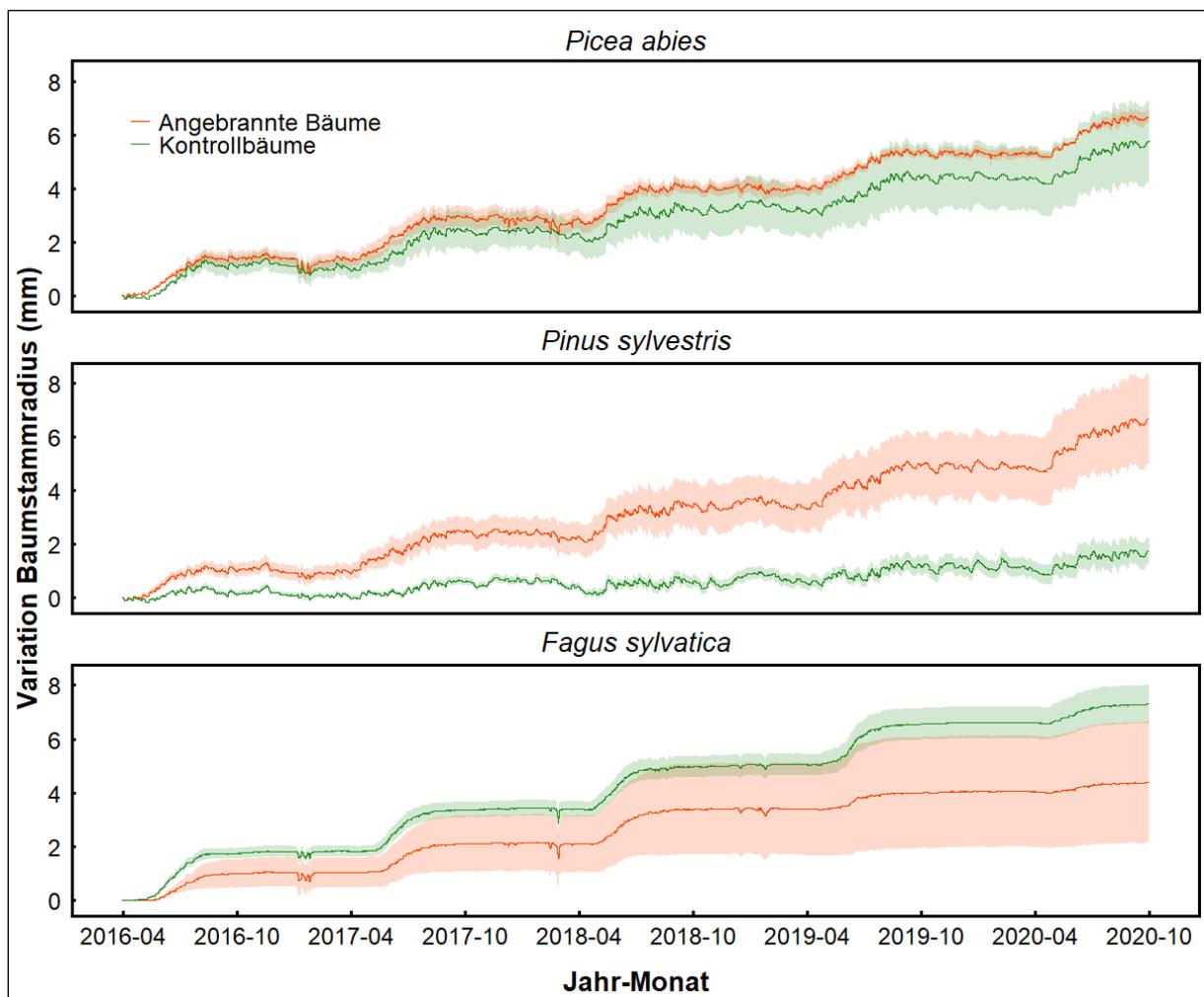


Abbildung 22: Variation des Baumstammradius von *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* nach dem Waldbrand. Die Variation der Stammradien ist für den Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 dargestellt. Rote Verlaufslinien (brandgeschädigte Bäume) und grüne Verlaufslinien (nicht geschädigte Bäume) geben jeweils die mittlere Variation pro Art an ($n=3$). Die transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert \pm Standardfehler.

Die jährlichen Wachstumsperioden beschränkten sich bei allen drei Arten auf die Monate von April bis August. Für Bäume aus der Brand- bzw. Kontrollfläche aller drei

Arten wurden fünf Wachstumsperioden (eine Wachstumsperiode pro Jahr) erkannt. Bei Rot-Föhren aus der Kontrollfläche waren diese Wachstumsperioden auf Grund der geringen jährlichen Zuwächse jedoch schwerer zu identifizieren. Kurzfristige Variationen im Stammradius (tägliche Veränderungen) waren bei *P. abies* und *P. sylvestris* im Vergleich zu *F. sylvatica* deutlich stärker ausgeprägt. Zudem wurden sowohl bei *P. abies* als auch bei *P. sylvestris* Perioden in den Wintermonaten (Anfang Dezember bis Ende März) beobachtet, in denen es zu Verringerungen im Stammradius kam. Stark ausgeprägt waren diese Rückgänge in den Wintermonaten 2017/18 und 2019/20.

Bei *P. abies* hatten brandgeschädigte Bäume ($6,7 \pm 0,2$ mm) über den kompletten Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 einen geringfügig höheren radialen Zuwachs als nicht brandgeschädigte Bäume ($5,7 \pm 1,2$ mm). Ähnlich zu *P. abies* wiesen auch die brandgeschädigten Rot-Föhren ein höheres Wachstum auf als die Individuen aus der Kontrollfläche. Über den Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 wurde bei den Rot-Föhren aus der Brandfläche ein radiales Wachstum von $6,7 \pm 1,4$ mm verzeichnet. Das stellt im Vergleich zu den Rot-Föhren aus der Kontrollfläche ($1,8 \pm 0,4$ mm) eine fast viermal höhere Wachstumsrate dar. Im Gegensatz zu den beiden Nadelbaumarten hatten die nicht brandgeschädigten Bäume von *F. sylvatica* im Zeitraum von April 2016 bis Oktober 2020 einen höheren radialen Zuwachs als die brandgeschädigten Individuen. Der Zuwachs im Stammradius betrug bei den Rot-Buchen aus der Kontrollfläche $6,8 \pm 0,5$ mm, bei denen aus der Brandfläche hingegen nur $4,4 \pm 1,8$ mm. In den Wintermonaten der Zeitperioden 2016/17, 2017/18 und 2018/19 wurde bei den Rot-Buchen aus der Brandfläche und Kontrollfläche abrupte, kurzfristige Rückgänge im Stammradius erfasst.

Zusätzlich zum zeitlichen Verlauf der Variation im Baumstammradius (Abb. 22), wurde mit Hilfe der Banddendrometerdaten der jährliche radiale Zuwachs berechnet. Ein Vergleich im radialen Jahreszuwachs wurde zwischen brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Individuen jeder Baumart für die Wachstumsperioden (April bis Oktober) im Zeitraum von 2016 bis 2020 erstellt (siehe Abb. 23, 24 & 25).

In Abb. 23 wurden die jährlichen radialen Zuwächse von Fichten aus der Brand- bzw. Kontrollfläche im Zeitraum von 2016 bis 2020 grafisch dargestellt. Fichten aus der Brandfläche und Kontrollfläche zeigten in keiner Wachstumsperiode von 2016 bis 2020 signifikante Unterschiede im jährlichen radialen Wachstum. In den Wachstumsperioden 2016, 2017 und 2018 hatten jeweils brandgeschädigte Fichten

ein höheres radiales Wachstum als die Individuen aus der Kontrollfläche. In der Wachstumsperiode 2017 wurden sowohl für *P. abies* aus der Brandfläche (1758 μm) als auch für die Bäume aus der Kontrollfläche (1726 μm) die höchsten jährlichen radialen Zuwächse erfasst. Im Folgejahr 2018 wurde für die Fichten aus der Kontrollfläche der geringste radiale Zuwachs registriert (1002 μm). In den Wachstumsperioden 2019 und 2020 wiesen die Fichten aus der Kontrollfläche jeweils höhere radiale Zuwachsraten auf als brandgeschädigte Individuen. In der Wachstumsperiode 2020 wurde bei den brandgeschädigten Fichten der geringste jährliche Zuwachs gefunden (1095 μm).

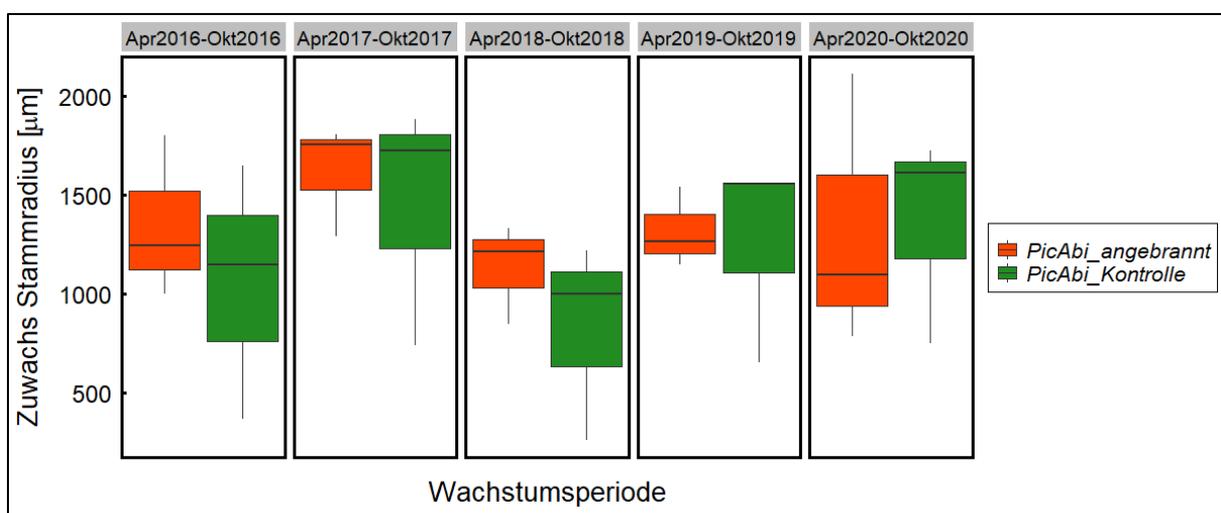


Abbildung 23: Jährlicher radialer Zuwachs bei *Picea Abies* (*PicAbi*) nach dem Brand im Zeitraum von 2016 bis 2020. Der jährliche Grundflächenzuwachs wurde jeweils für die Wachstumsperiode von April bis Oktober erfasst. Gegenübergestellt sind Fichten aus der Brandfläche (rote Boxplots) und Kontrollfläche (grüne Boxplots) ($n=3$). Die Boxplots zeigen jeweils den Median (horizontale Linie), den Abstand zwischen oberen und unteren Quartil (gefärbter Kasten) und das Maximum bzw. Minimum (Whisker, vertikale Linie). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p<0,05$).

In Abb. 24 wurden die jährlichen radialen Zuwächse von brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Rot-Föhren im Zeitraum von 2016 bis 2020 dargestellt. Der mittlere radiale Zuwachs von den Individuen aus der Brandfläche lag alle Jahre über dem Zuwachs der Individuen aus der Kontrollfläche. Signifikante Wachstumsunterschiede zwischen den beiden Gruppen wurden für die Wachstumsperioden 2016, 2017, 2018 und 2019 gefunden. In der Wachstumsperiode 2018 wurden sowohl für brandgeschädigte (773 μm) als auch nicht brandgeschädigte (158 μm) Individuen von *P. sylvestris* die geringsten radialen Zuwächse verzeichnet. Die höchsten wurden hingegen in der Wachstumsperiode zwischen April und Oktober 2020 gemessen (Brandfläche = 1441 μm ; Kontrollfläche = 724 μm).

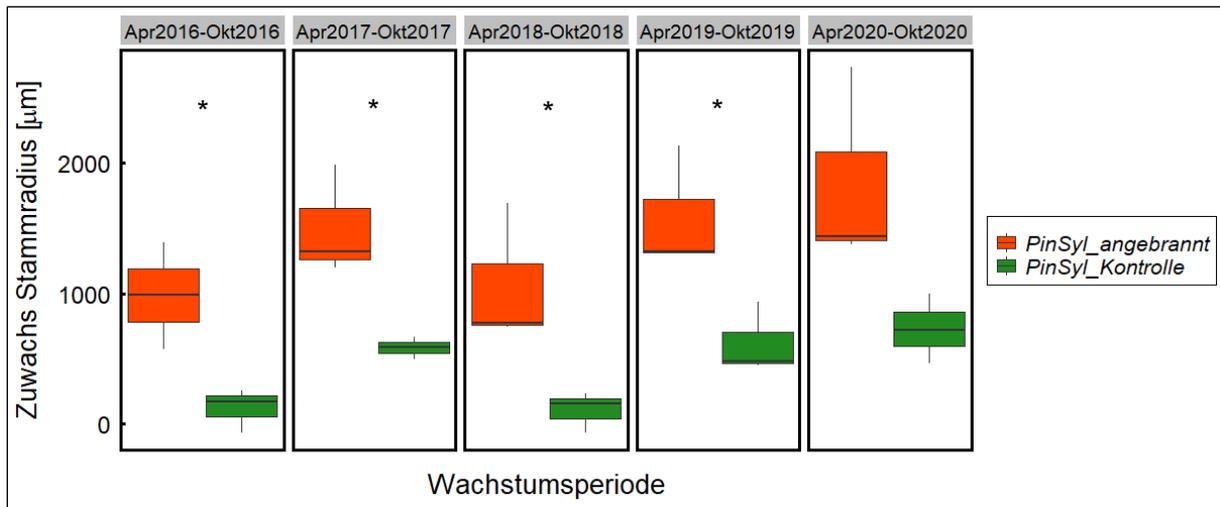


Abbildung 24: Jährlicher radialer Zuwachs bei *Pinus sylvestris* (PinSyl) nach dem Brand im Zeitraum von 2016 bis 2020. Der jährliche Grundflächenzuwachs wurde jeweils für die Wachstumsperiode von April bis Oktober erfasst. Gegenübergestellt sind Rot-Föhren aus der Brandfläche (rote Boxplots) und Kontrollfläche (grüne Boxplots) ($n=3$). Die Boxplots zeigen jeweils den Median (horizontale Linie), den Abstand zwischen oberen und unteren Quartil (gefärbter Kasten) und das Maximum bzw. Minimum (Whisker, vertikale Linie). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p<0,05$).

Aus den ausgelesenen Dendrometerdaten wurden neben den Nadelbaumarten auch die jährlichen radialen Zuwächse von *F. sylvatica* für den Zeitraum von 2016 bis 2020 analysiert (Abb. 25).

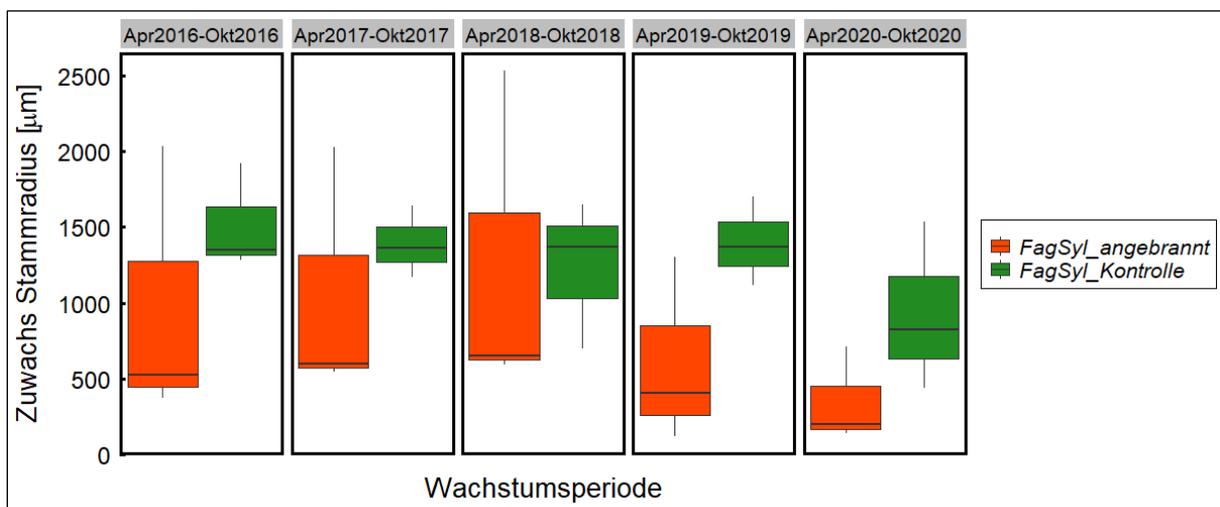


Abbildung 25: Jährlicher radialer Zuwachs bei *Fagus sylvatica* (FagSyl) nach dem Brand im Zeitraum von 2016 bis 2020. Der jährliche Grundflächenzuwachs wurde jeweils für die Wachstumsperiode von April bis Oktober erfasst. Gegenübergestellt sind Rot-Buchen aus der Brandfläche (rote Boxplots) und Kontrollfläche (grüne Boxplots) ($n=3$). Die Boxplots zeigen jeweils den Median (horizontale Linie), den Abstand zwischen oberen und unteren Quartil (gefärbter Kasten) und das Maximum bzw. Minimum (Whisker, vertikale Linie). Sternchen markieren signifikante Unterschiede zwischen Bäumen der Brandfläche und Bäumen der Kontrollfläche ($p<0,05$).

Tendenziell hatten nicht brandgeschädigte Rot-Buchen in jeder Wachstumsperiode ein stärkeres mittleres Wachstum als brandgeschädigte Rot-Buchen. Jedoch konnten keine statistisch signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Rot-Buchen aus der Kontrollfläche zeigten, mit Ausnahme der Wachstumsperiode von April 2020 bis

Oktober 2020 (825 μm), einen relativ konstanten mittleren radialen Jahreszuwachs (zwischen 1300-1400 μm). Verglichen mit den vier vorhergehenden Wachstumsperioden, wiesen auch die brandgeschädigten Rot-Buchen im Jahr 2020 ein vermindertes radiales Wachstum auf (194 μm). Jährliche radiale Zuwächse in den vorhergehenden Jahren lagen zwischen 400 und 700 μm .

4.3.2 Tree Water Deficit (TWD)

Anhand der angebrachten Banddendrometer wurde über die Variation im Baumstammradius das TWD (μm) in den Wachstumsperioden (April bis Oktober) der Jahre 2016, 2017, 2018, 2019 und 2020 berechnet.

4.3.2.1 *Picea abies*

In Abb. 26 wurde das TWD von brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Individuen von *P. abies* in den Wachstumsperioden von 2016 bis 2020 dargestellt. Im Vergleich zu den Individuen aus der Brandfläche hatten die Fichten aus der Kontrollfläche in den untersuchten Zeiträumen höhere maximale TWD-Werte. Speziell im Frühjahr und im Spätsommer (z.B: April - Juli 2016) wurden bei nicht brandgeschädigten Fichten deutlich höhere Wasserdefizite nachgewiesen, während brandgeschädigte Fichten in den gleichen Perioden weniger starke Stammradiusabnahmen zeigten und öfter ihre maximale Wasserkapazität (TWD = 0 μm) erreichten. So wurde zum Beispiel in der Zeit von Juli bis Oktober 2016 bei Fichten aus der Brand- bzw. Kontrollfläche die maximale Wasserkapazität über einen längeren Zeitraum nicht erreicht. Besonders nicht brandgeschädigte Individuen hatten in den Monaten August und September ein hohes TWD mit Werten bis zu ca. 350 μm (September 2016). Auch in der zweiten Hälfte der Wachstumsperiode 2017 (Juli bis Oktober) wurde bei den Fichten aus der Kontrollgruppen TWD-Spitzenwerte von bis zu ca. 330 μm (August) gemessen. Für die Wachstumsperiode 2018 wurden Wasserdefizitperioden im Frühjahr (April-Mai) und in den Monaten Juli bis September für brandgeschädigte und nicht brandgeschädigte Individuen gefunden. Fichten aus der Kontrollfläche wiesen im August 2018 die höchsten TWD-Werte im untersuchten

Zeitraum auf (400-500 μm). Ähnlich zur Wachstumsperiode 2018 wurden in den Wachstumsperioden 2019 und 2020 Defizitperioden in den Monaten April bis Mai bzw. im September festgestellt. Die TWD-Maxima (ca. 300 μm) lagen jedoch beachtlich tiefer als im Jahr 2018.

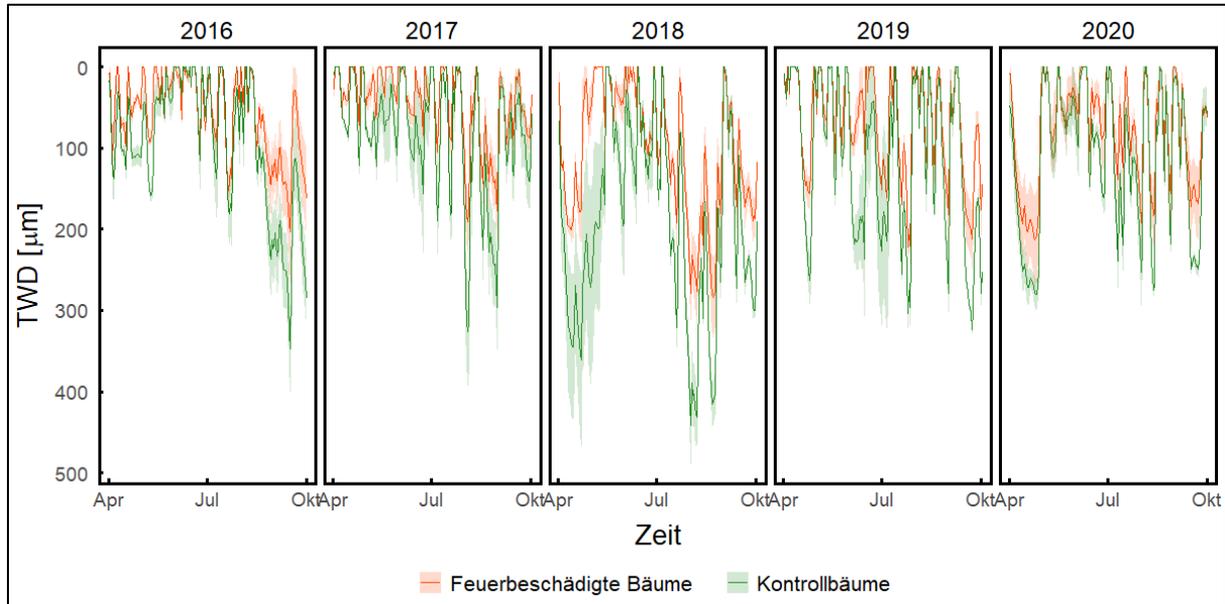


Abbildung 26: Tree Water Deficit (TWD; μm) von *P. abies* in den Folgejahren (2016 -2020) des Brands. Rote Verläufe (feuerbeschädigte Individuen) bzw. grüne Verläufe (Kontrollbäume) zeigen Mittelwerte ($n=3$) über die jeweilige Wachstumsperiode (April bis Oktober). Die transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert \pm Standardfehler Positive TWD Werte zeigen ein durch Wasserdefizit induziertes Schrumpfen der Baumstämme an TWD Werte von 0 μm deuten auf eine maximale Wassersättigung im Baumstamm hin und kennzeichnen Perioden in denen irreversibles Stammwachstum stattfindet.

4.3.2.2 *Pinus sylvestris*

In Abb. 27 wurde das TWD der brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Rot-Föhren für die Wachstumsperioden in den Brandfolgejahren (2016 bis 2020) dargestellt.

Die Messungen ergaben, dass Rot-Föhren aus der Kontrollfläche tendenziell höhere TWD-Werte hatten als Individuen aus der Brandfläche. Besonders in den Jahren 2017 bis 2020 waren jedoch keine markanten Unterschiede zu erkennen und die TWD-Werte der brandgeschädigten Rot-Föhren waren zwischenzeitlich höher als die der nicht brandgeschädigten Individuen. Rot-Föhren aus der Brandfläche bzw. Kontrollfläche zeigten in der Wachstumsperiode 2016 eine Defizitperiode in den Monaten August und September mit TWD-Spitzenwerten (Rot-Föhren aus Kontrollfläche) von knapp 400 μm (September 2016). In den Monaten April, Mai,

August und September der Wachstumsperiode 2017 wurde die fast vollständige Wassersättigung im Stamm regelmäßig erreicht. Eine kurze Defizitperiode wurde Ende Juni bzw. Anfang Juli erfasst mit TWD-Spitzenwerten von ca. 300 μm . Für die Wachstumsperiode 2018 wurden bei *P. sylvestris* für beiden Gruppen die höchsten TWD-Werte festgestellt. In den Monaten April und Mai (TWD-Spitzenwerte ca. 350 μm ; Kontrollfläche) und in den Monaten Juli, August und September (TWD-Spitzenwerte ca. 450 μm ; Brandfläche) wurden längere Defizitperioden erfasst. Eine fast vollständige Sättigung (TWD = 0) wurde in dieser Wachstumsperiode nur selten erreicht und es zeigten sich nur geringe Unterschiede in den TWD-Werten zwischen den beiden Gruppen.

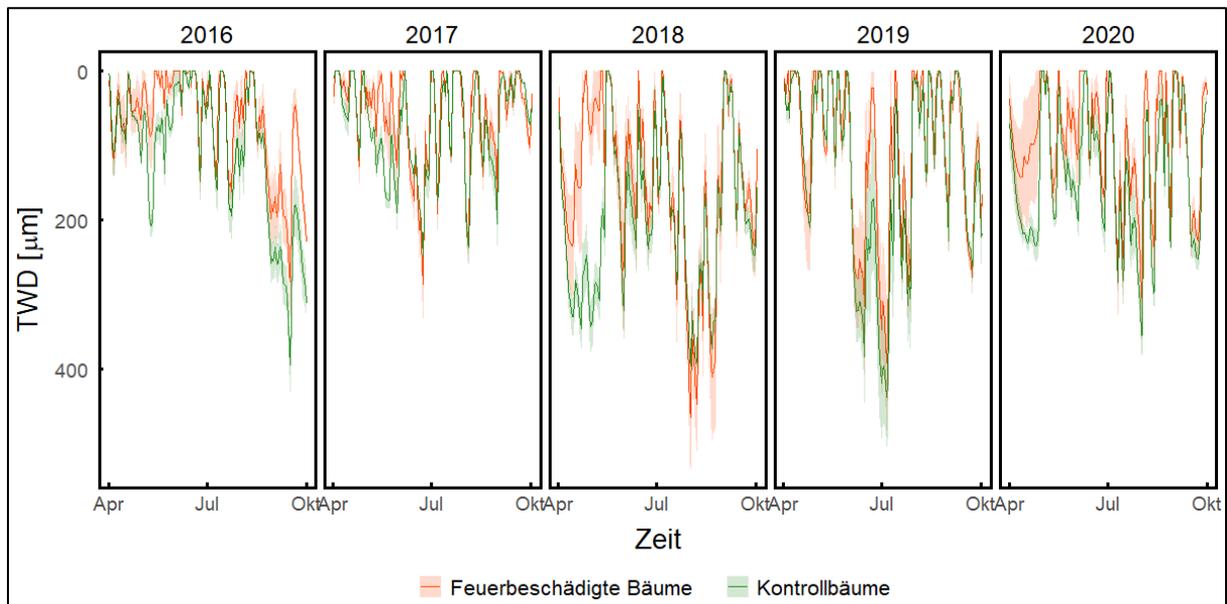


Abbildung 27: Tree Water Deficit (TWD; μm) von *P. sylvestris* in den Folgejahren (2016 -2020) des Brands. Rote Verläufe (feuerbeschädigte Individuen) bzw. grüne Verläufe (Kontrollbäume) zeigen Mittelwerte ($n=3$) über die jeweilige Wachstumsperiode (April bis Oktober). Die transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert \pm Standardfehler Positive TWD Werte zeigen ein durch Wasserdefizit induziertes Schrumpfen der Baumstämme an TWD Werte von 0 μm deuten auf eine maximale Wassersättigung im Baumstamm hin und kennzeichnen Perioden in denen irreversibles Stammwachstum stattfindet.

Für die Wachstumsperiode 2019 wurde eine stärkere Defizitperiode in den Monaten Juni und Juli mit TWD-Spitzenwerten über 400 μm (Kontrollfläche) gefunden. Drei kürzere Defizitperioden wurden in den Wachstumsmonaten 2020 nachgewiesen: im April, im Juli und im September. TWD- Spitzenwerte (Kontrollfläche) wurden Anfang August erfasst (ca. 350 μm). Bei den Rot-Föhren aus der Brandfläche wurden ab der Wachstumsperiode 2018 teilweise höhere Wassersättigungsdefizite nachgewiesen als bei den Individuen aus der Kontrollfläche.

4.3.2.3 *Fagus sylvatica*

In Abb. 28 wurde das TWD von brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Individuen von *F. sylvatica* in den Wachstumsperioden von 2016 bis 2020 grafisch dargestellt.

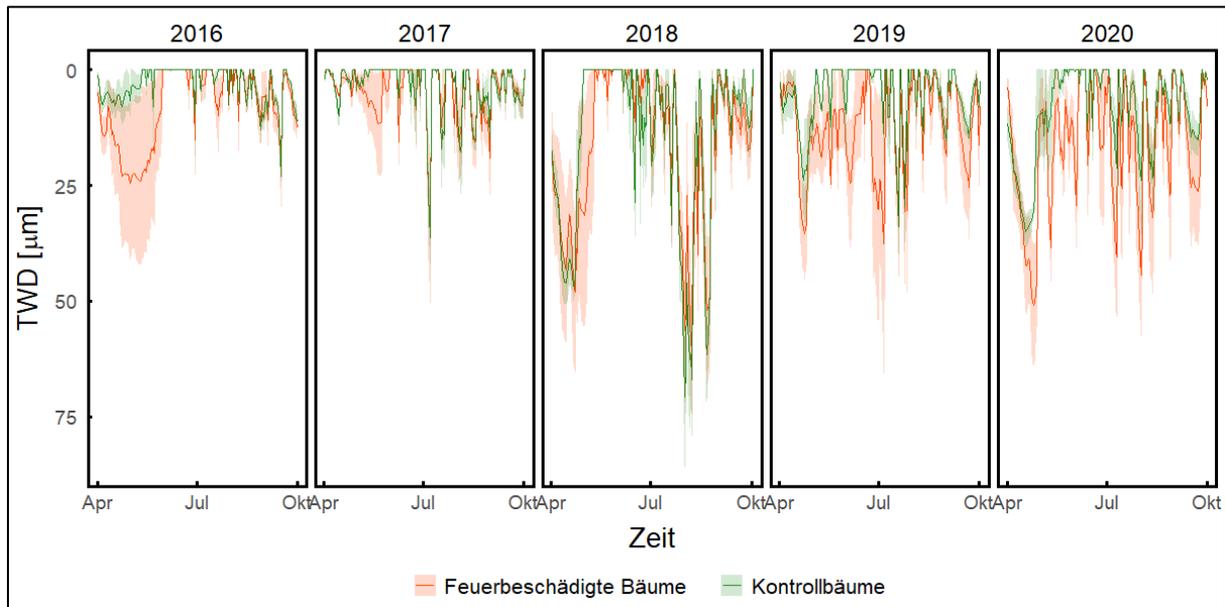


Abbildung 28: Tree Water Deficit (TWD; μm) von *F. sylvatica* in den Folgejahren (2016 -2020) des Brands. Rote Verläufe (feuerbeschädigte Individuen) bzw. grüne Verläufe (Kontrollbäume) zeigen Mittelwerte ($n=3$) über die jeweilige Wachstumsperiode (April bis Oktober). Die transparent hinterlegten Flächen zeigen den Mittelwert \pm Standardfehler Positive TWD Werte zeigen ein durch Wasserdefizit induziertes Schrumpfen der Baumstämme an TWD Werte von $0 \mu\text{m}$ deuten auf eine maximale Wassersättigung im Baumstamm hin und kennzeichnen Perioden in denen irreversibles Stammwachstum stattfindet.

Im Gegensatz zu *P. abies* und *P. sylvestris* hatten brandgeschädigte Rot-Buchen vermehrt ein höheres TWD als nicht brandgeschädigte Individuen (z. B. Frühjahr 2016, 2017, 2019 und 2020). TWD-Spitzenwerte von *F. sylvatica* waren mit bis zu $75 \mu\text{m}$ wesentlich geringere als die der Nadelbaumarten *P. abies* und *P. sylvestris* (bis zu knapp $500 \mu\text{m}$). In allen fünf Wachstumsperioden wurden bei den Rot-Buchen kürzere oder längere Wasserdefizitperioden in den Monaten zwischen April und Juli nachgewiesen. Dabei hatten Individuen aus der Brandfläche höhere TWD-Spitzenwerte (Maximum bei knapp über $50 \mu\text{m}$ im Jahr 2020) als die Individuen aus der Kontrollfläche. Neben der Defizitperiode im Frühjahr zeigten die Rot-Buchen in den Wachstumsperioden 2016 und 2017 keine längeren Defizitperioden. Die fast komplette Wassersättigung im Stamm wurde in den Monaten von Juli bis Oktober für beide Wachstumsperioden regelmäßig erreicht. Neben der frühjährlichen Defizitperiode trat im Zeitraum zwischen Juli und September 2018 für beide Gruppen eine längere

Wasserdefizitperiode auf. In der Wachstumsperiode 2018 wurden bei *F. sylvatica* auch die höchsten TWD-Werte im interannuellen Vergleich (Spitzenwerte $>60 \mu\text{m}$) nachgewiesen. In der Wachstumsperiode 2019 wurden in den Monaten von Juli bis Oktober keine längeren Defizitperioden in der Wassersättigung vom Stamm erfasst. Die fast vollständige Wassersättigung (TWD=0) wurde in regelmäßigen Abständen erreicht. Dasselbe gilt für die Wachstumsperiode 2020.

4.4 Wachstumskorrelation

Für die Wachstumskorrelation in Abb. 29 wurden die an den Bohrkernen gemessenen Jahrringbreiten und die jährlichen Zuwächse, welche über automatische Banddendrometer aufgezeichnet wurden, gegenübergestellt.

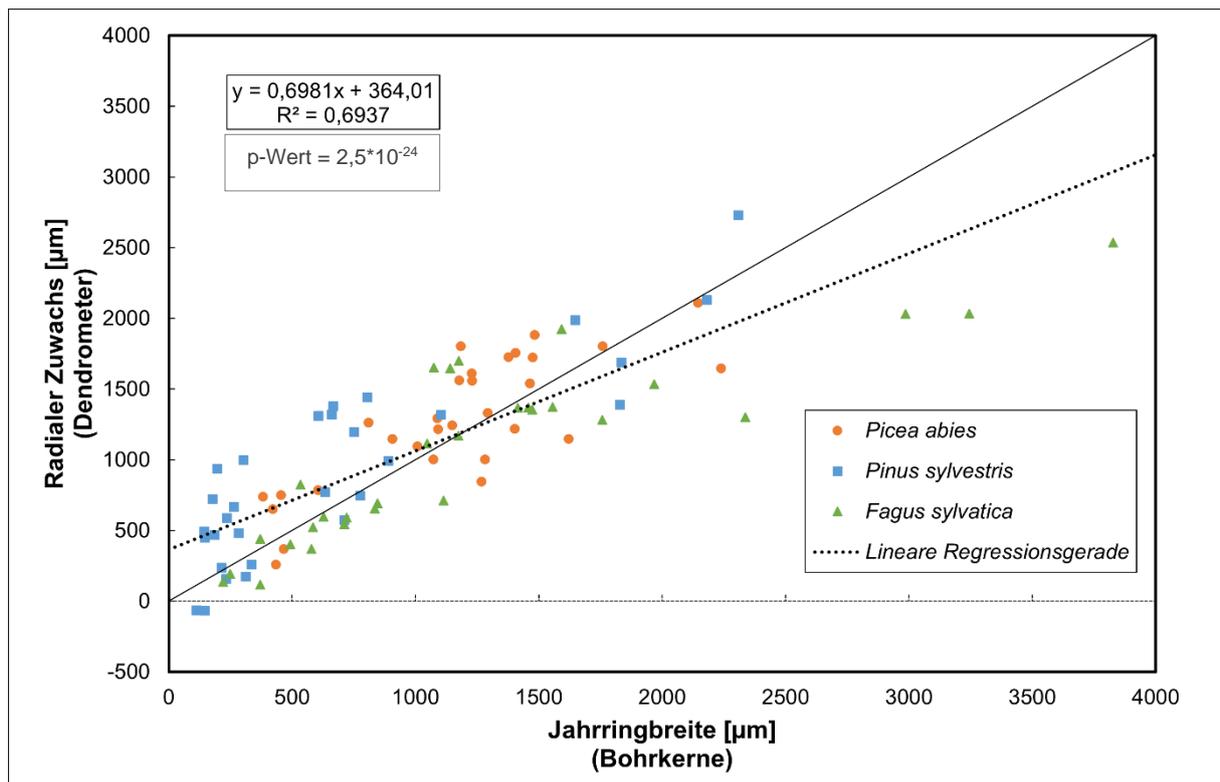


Abbildung 29: Wachstumskorrelation zwischen den an Bohrkernen gemessenen Jahrringbreiten und dem jährlichen radialen Zuwachs, welcher aus den Umfangsänderungen laut Dendrometerdaten berechnet wurde. Die Korrelation basiert auf den Messwerten von *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* für die Jahre 2016, 2017, 2018, 2019 und 2020. Für jeden Messbaum wurde pro Jahr der radiale jährliche Zuwachs (y-Achse) gegen die gemessene Jahrringbreite (x-Achse) aufgetragen. Die gepunktete schwarze Linie zeigt die lineare Regressionsgerade basierend auf allen Datenpunkten. Die schwarze durchgehende Linie zeigt eine Ursprungsgerade ($y=x$). Die Korrelation ist statistisch signifikant ($p < 0,05$).

Die resultierende lineare Regressionsgerade wurde mit Gleichung 7 beschrieben:

$$y = 0,6981x + 364,01 \quad (\text{Gleichung 7})$$

Mit einer Steigung von 0,6981 zeigte die Gleichung der lineare Regressionsgerade, dass das gemessene radiale Wachstum (Banddendrometer) tendenziell unter den gemessenen Jahrringbreiten lag. Das Bestimmtheitsmaß ($R^2 = 0,6937$) der Regressionsgerade gab an, dass rund 70 % der Streuung der y-Werte durch die x-Werte bzw. die Regressionsgeraden erklärt werden konnten. Bei einem

Bestimmtheitsmaß größer als 70 % spricht man von einer guten Übereinstimmung zwischen Datenpunkten und Regressionsgeraden. Die Korrelation zwischen Jahrringbreiten und radialen Zuwachsraten gemessen war mit einem p-Wert von $2,5 \cdot 10^{-24}$ statistisch signifikant ($p < 0,01$). Zur besseren Analyse der dargestellten Datenpunkte wurde eine Ursprungsgerade (zu erwartende Regressionsgerade; $y = x$) im Diagramm dargestellt. Allgemein wurde nachgewiesen, dass die Dendrometerdaten den Zuwachs bei geringeren Jahrringbreiten überschätzten (Regressionsgerade liegt über der Ursprunggeraden) und bei größeren Jahrringbreiten unterschätzten (Regressionsgerade liegt unter der Ursprunggeraden). Der Schnittpunkt zwischen Regressionsgeraden und Ursprungsgeraden lag bei $x = 1205,73$. Artspezifisch lag ein Großteil der Datenpunkte von *F. sylvatica* unterhalb der Ursprungsgerade. Das bedeutete, dass die Dendrometerdaten die optisch gemessenen Jahrringbreiten bei den Rot-Buchen unterschätzten. Bei Individuen von *F. sylvatica* mit dicken Jahrringbreiten wurden in dieser Hinsicht besonders große Unterschiede zwischen den beiden Messmethoden festgestellt. Datenpunkte von *P. sylvestris* lagen mehrheitlich oberhalb der Ursprungsgerade. Der über die Umfangzuwächse (Dendrometer) ermittelte radiale Zuwachs überschätzte somit mehrheitlich den tatsächlichen radialen jährlichen Zuwachs (gemessen an der Jahrringbreite). Datenpunkte von *P. abies* verteilten sich recht homogen um die Ursprungsgerade und ließen somit keinen eindeutigen Unterschied zwischen den beiden Messmethoden erkennen.

5 Diskussion

In der folgenden Diskussion wurden die Ergebnisse der durchgeführten Untersuchungen besprochen und in Kontext mit anderen Studien und Untersuchungen gestellt. Zunächst wurde der Zusammenhang zwischen den auf der Untersuchungsfläche vorherrschenden Umweltbedingungen (Temperatur, Niederschlag und Konkurrenz) und dem Baumwachstum erläutert. Anschließend wurde auf die Auswirkungen des Waldbrandes auf das Baumwachstum sowie auf das Tree Water Deficit (TWD) eingegangen. Abschließend wurden die Unterschiede zwischen den Resultaten der optischen Messung der Jahrringbreiten und der Erfassung des radialen Dickenwachstums mit Banddendrometern besprochen.

5.1 Umweltbedingungen und Baumwachstum

Das Baumwachstum ist grundlegend von biotischen und abiotischen Umweltfaktoren, wie beispielsweise der Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit oder von der vorherrschenden Konkurrenz, abhängig. Der Waldbrandstandort Absamer Vorberg befindet sich im Inntal und somit in einem inneralpinen Trockental, in dem das radiale Dickenwachstum von Bäumen bezogen auf die Wasserverfügbarkeit eine hohe Sensitivität aufweist und von den Niederschlagsmengen begrenzt wird (Schuster & Oberhuber, 2013). Hohe Temperaturen und Wind können zu einer zusätzlichen Austrocknung der Böden beitragen, wodurch das sekundäre Dickenwachstum zusätzlich limitiert wird.

5.1.1 Klimatische Umweltbedingungen

Im Zeitraum vor dem Brandereignis wurden bei den untersuchten Fichten in den Jahren 1976, 1986, 1998, 2003, 2006 und 2010 vergleichsweise geringe Grundflächenzuwächse erfasst (Abb. 12). Laut den vorhandenen Klimadaten (Abb. 11) können diese Wachstumseinbrüche aber nur teilweise durch geringe

Niederschlagssummen oder durch erhöhte Jahresmitteltemperaturen erklärt werden (z.B. geringe Niederschlagssumme April-Juni 1976 oder geringe Jahresniederschlagssumme 2006). Frühere Untersuchungen haben bereits eine geringe artspezifische Toleranz von *P. abies* gegenüber Trockenheit festgestellt (Zang et al., 2014), wobei geringe Niederschlagsmengen zu geringeren Grundflächenzuwächsen führten (Pretzsch et al., 2013; Pretzsch et al., 2014). Zudem ergaben Untersuchungen an weiteren inneralpinen Trockenstandorten, dass das jährliche radiale Dickenwachstum von *P. abies* stark an die Niederschlagssummen (positive Korrelation) und Temperaturen (negative Korrelation) im Zeitraum von Mai bis Juni gebunden ist (Schuster & Oberhuber, 2013). Das Extremjahr mit geringem Grundflächenzuwachs in unsere Untersuchungen nicht mit geringen Frühjahrs- und Jahresniederschlagssummen bzw. hohen Jahresmitteltemperaturen korrelierten, könnte daran liegen, dass die Klimadaten eine zu geringe Auflösung hatten. Detailliertere Klimadaten (Tageswerte der Temperatur und Niederschläge) könnten helfen, einzelne extreme Wuchsjahre auf Basis von Klimaextremen (Trockenperioden, Hitzewellen) zu erklären. Kurzfristige Klimaextreme, wie abwechselnde Warm- und Kälteperioden (oder abwechselnd trockene und feuchte Perioden), können sich bei monatlichen Mittelwerten bzw. monatlichen Niederschlagssummen gegenseitig aufheben, wodurch die Nachweisbarkeit verloren geht. Schuster & Oberhuber (2013) zeigten zudem, dass neben der Temperatur und dem Niederschlag auch atmosphärische Faktoren, wie die relative Luftfeuchte und das Wassersättigungsdefizit der Luft einen ausschlaggebenden Einfluss auf das Wachstum von Koniferen haben. Während diese Faktoren in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht wurden, könnten sie potenziell zu einer besseren Erklärung von Wachstumsanomalien bei *P. abies* beitragen.

Die untersuchten Rot-Föhren zeigten in den Jahren 1992, 1996, 2002 und 2006 geringere Grundflächenzuwächse im Vergleich zu den jeweils vorhergehenden Jahren (Abb. 15). Verminderte Zuwächse in den Jahren 1992 und 2006 können durch geringe Frühjahrs- (April bis Juni - 1992) bzw. Jahresniederschlagssummen (2006) erklärt werden (Abb. 11). Für die Wachstumsminderungen in den Jahren 1996 und 2002 konnten hingegen keine direkten Beziehungen zu den untersuchten Klimadaten hergestellt werden. Wie bereits oben erwähnt, könnte die geringe Auflösung der Klimadaten bzw. nicht untersuchte Faktoren (z.B. Luftfeuchte und Wassersättigungsdefizit) für diese Wachstumsmuster verantwortlich sein.

F. sylvatica hatte in den Jahren 1968, 1976, 1981, 1992, 2003 und 2011 geringe Grundflächenzuwächse verglichen mit den vorhergehenden und nachfolgenden Jahren (Abb. 18). Für die Jahre 1976, 1981 und 1992 wurden jeweils geringe Niederschlagssummen in den Monaten April bis Juni gefunden (Abb. 11). Dies deutete auf eine gewisse Sensitivität der untersuchten Rot-Buchen gegenüber geringen Frühjahrsniederschlägen hin. Jahresniederschlagssummen und Jahresmitteltemperaturen zeigten hingegen keine Auffälligkeiten in den genannten Extremjahren.

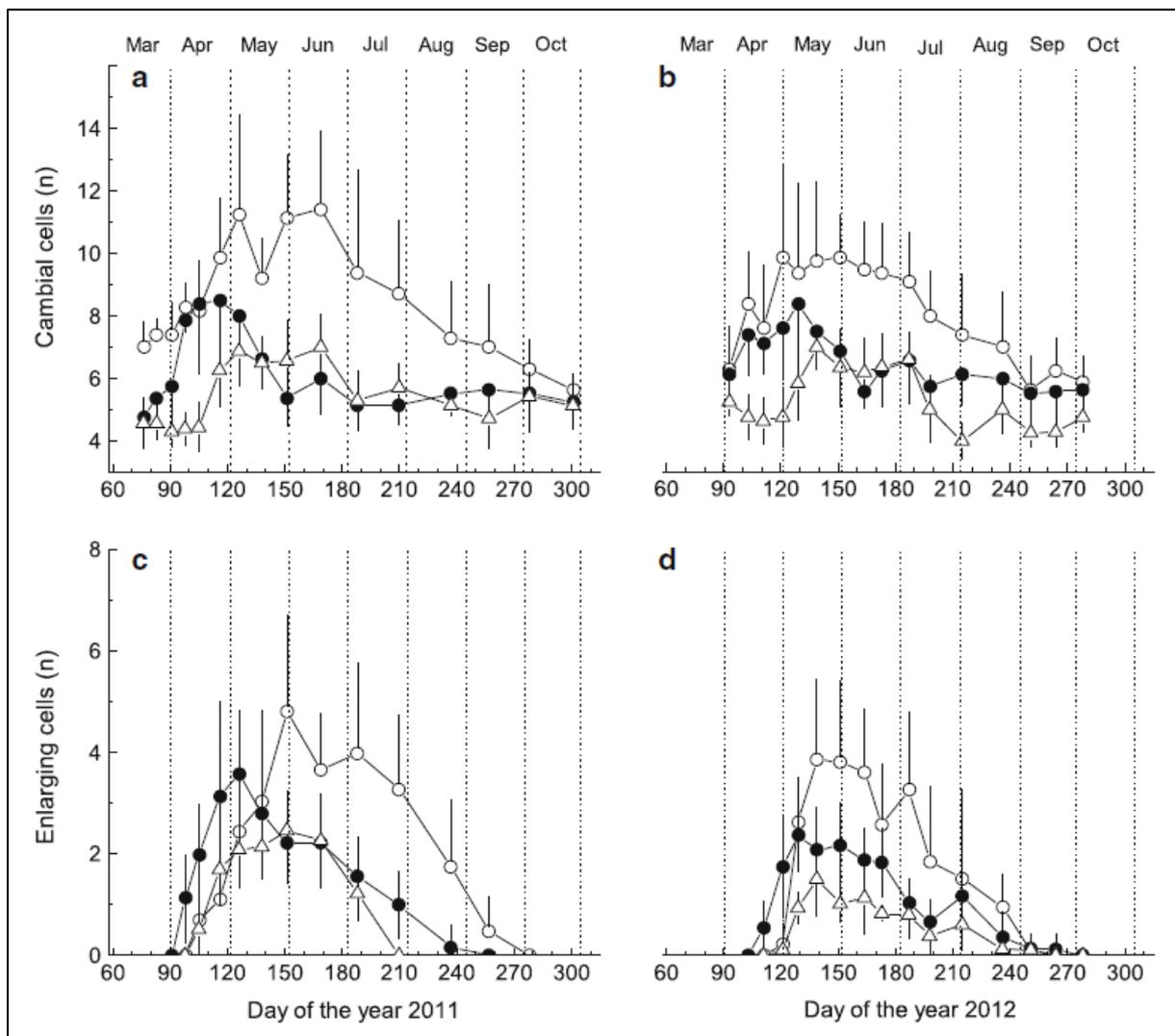


Abbildung 30: Anzahl der Zellen in der kambialen Zone (a und b) und der Zellstreckungszone (c und d) während den Wachstumsperioden 2011 und 2012. Mittelwerte \pm Standardabweichung von *P. abies* (weiße Punkte), *P. sylvestris* (schwarze Punkte) und *L. decidua* (Dreiecke) sind dargestellt (aus Oberhuber et al., 2014).

Untersuchungen von Oberhuber et al. (2014) haben gezeigt, dass verschiedene Baumarten unterschiedliche Wachstumsdynamiken aufweisen (Abb. 30). So beginnt die Bildung von Tracheiden bei *P. sylvestris* in der Regel ca. 10 bis 15 Tage früher als

bei *P. abies* oder *L. decidua*. *L. decidua* hat zudem die kürzeste Wachstumsperiode im interspezifischen Vergleich (Oberhuber et al., 2014). Ausschlaggebend für diese zeitlichen Unterschiede im Wachstum sind artspezifische Grenzwerte für Temperaturen (Begum et al., 2013) und Photoperioden (Körner & Basler, 2010), bei denen die kambiale Zellteilung aktiviert wird. Variierende Umweltbedingungen in den zeitlich versetzten Phasen des Wachstumsoptimums können somit zu unterschiedlichen Wachstumsreaktionen bei Bäumen verschiedener Arten führen. So können Wachstumsunterschiede zwischen den hier untersuchten Arten (Jahre mit verminderter Wuchsleistung divergieren teilweise zwischen den untersuchten Arten) potenziell durch unterschiedliche klimatische Bedingungen in den jeweiligen Wachstumsoptima-Phasen erklärt werden. Um in dieser Hinsicht genauere Aussagen treffen zu können, müssten jedoch Klimadaten mit einer höheren Auflösung herangezogen werden.

5.1.2 Konkurrenz

Vergleicht man die gemessenen Jahrringbreiten zwischen Bäumen aus der Brandfläche und der Kontrollfläche, so zeigten sich bei den Individuen aus der Brandfläche markante Wachstumsanstiege im Zeitraum von ca. 1992 bis 2002 (Abb. 12, 15 & 18). Individuen aus der Kontrollfläche zeigten in diesem Zeitraum hingegen kein stärkeres Dickenwachstum. Abb. 31 zeigt, dass die Bestockung in den Jahren zwischen 1974 bis 2005 besonders im oberen Bereich des Untersuchungsgebiets (spätere Brandflächenstandorte von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica*) deutlich abgenommen hat. Die Auflichtungen waren zu hoher Wahrscheinlichkeit das Ergebnis von forstwirtschaftlichen Schlägerungen. Resultierend aus der Konkurrenz um Licht zeigen Bäume aus dichten Waldbeständen eine stärkere Allokation von Ressourcen in das Längenwachstum verglichen mit dem Dickenwachstum (phototropes Wachstum). Durch Auflichtungen, wie beispielsweise im oberen Bereich des Untersuchungsgebiets, nimmt das Lichtangebot im Kronenbereich zu. Dadurch kommt es zu einer Umverteilung der Allokation von Wachstumsressourcen vom Höhewachstum ins Dickenwachstum (Lang et al., 2010), wodurch die Anstiege im sekundären Dickenwachstum bei den Individuen auf der Brandfläche erklärt werden können.

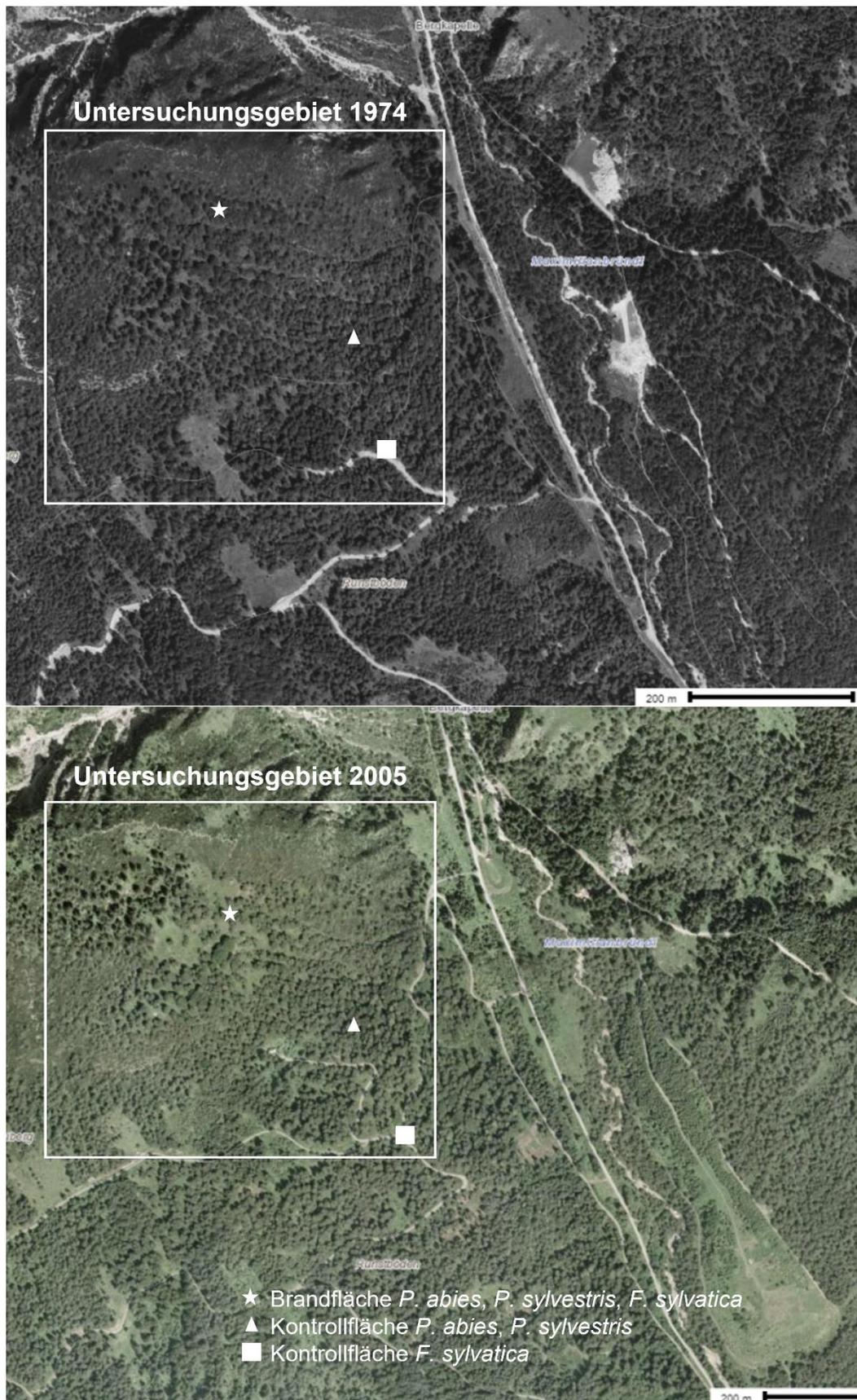


Abbildung 31: Vergleich der Waldbestände zwischen 1974 und 2005. Luftbildaufnahmen zeigen die Bestockung im Untersuchungsgebiet im Jahr 1974 (Karte oben) und 2005 (Karte unten). Dargestellt sind auch die Standorte von *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* aus der Brandfläche (Sternchen), sowie die Standorte von *P. abies* und *P. sylvestris* (Dreieck) und *F. sylvatica* (Quadrat) aus der Kontrollfläche.

Untersuchungen von Coomes & Allen (2007) bzw. Das (2012) zeigten ebenfalls einen signifikanten Einfluss der Konkurrenz um Licht und Nährstoffe auf das Wachstum von Bäumen. Dabei wurden artspezifische Unterschiede und eine hohe Komplexität durch den Einfluss der Baumdistanz, der Bestandshöhe und der Baumhöhe erfasst (Das, 2012). Die Zeiträume, in denen ein Wachstumsanstieg in unseren Untersuchungen festgestellt wurde, variierten zwischen den einzelnen Arten. Neben einer zeitlichen Versetzung der Forstmaßnahmen könnten auch interspezifische Unterschiede in der Wachstumsreaktion zwischen *P. abies*, *P. sylvestris* und *F. sylvatica* dafür verantwortlich sein.

5.2 Auswirkungen von Waldbränden auf das Baumwachstum

Das sekundäre Dickenwachstum und somit auch die Jahrringbreiten und der Grundflächenzuwachs (Basal Area Increment, BAI) der Bäume werden wesentlich durch die klimatischen Bedingungen im Wachstumsjahr bestimmt (Pichler & Oberhuber, 2007; Weber et al., 2007; Battipaglia et al., 2009). Zudem können extreme Störereignisse wie Waldbrände starken Einfluss auf das Baumwachstum im Stressjahr und in den Folgejahren haben. Bei Bränden hoher Intensität führen physische Verbrennungsprozesse im Kronenbereich zum Absterben von Blättern und Ästen, wodurch es zu einer verminderten Aufnahme von Kohlenstoff und zu einer daraus resultierenden Wachstumslimitierung kommen kann. Zudem können hitzeinduzierte Beschädigungen im Xylem, Phloem und Kambium der Stämme auftreten, wodurch die hydraulische Leitfähigkeit und die Assimilatverteilung in den Brandfolgejahren nachhaltig beeinträchtigt werden (Kavanagh et al., 2010; Michaletz et al., 2012; Bär et al., 2018; Michaletz, 2018; Bär et al., 2019a). Beeinträchtigungen des Wasser- und Assimilattransports können physiologische Kaskaden in Gang setzen, die schlussendlich zu einer verminderten Kohlenstoffaufnahme (Kapitel 1.3.2) und folglich zu einem reduzierten Wachstum führen.

5.2.1 Effekte im Brandjahr

In der vorliegenden Untersuchung zeigten Individuen der beiden Koniferenarten *P. abies* und *P. sylvestris* aus der Brandfläche jeweils einen kurzfristigen Wachstumseinbruch im Brandjahr 2014 (Abb. 12 & 15). Der Rückgang im sekundären Dickenwachstum war bei *P. abies* mit $-10,7 \text{ cm}^2$ im Vergleich zum Vorjahr größer als der bei *P. sylvestris* ($-4,5 \text{ cm}^2$). Die Bäume aus der Kontrollfläche hatten im Brandjahr hingegen bei beiden Arten ein höheres Wachstum als im Vorjahr (*P. abies*: $2,4 \text{ cm}^2$, *P. sylvestris*: $0,2 \text{ cm}^2$). Die Wachstumsrückgänge der Bäume auf der Brandfläche im Jahr 2014 ließen sich somit dem Brandereignis zuschreiben, ein klimatisch bedingter Wachstumseinbruch konnte hingegen ausgeschlossen werden.

Die Untersuchungen von *F. sylvatica* ergaben ein gegensätzliches Bild. Hier wiesen Individuen aus der Brandfläche im Brandjahr 2014 einen um durchschnittlich $2,4 \text{ cm}^2$

höheren Grundflächenzuwachs als im Vorjahr auf (Abb. 18). Bei den Individuen aus der Kontrollfläche wurde zum Vorjahr eine Wachstumsabnahme von 4,3 cm² festgestellt. Dies deutete darauf hin, dass das sekundäre Dickenwachstum von *F. sylvatica* im Brandjahr durch das Feuer nicht beeinträchtigt worden ist. Unterschiede in der Kronenbeschädigung zwischen den untersuchten Baumarten könnten für die spezifischen Wachstumsreaktionen im Brandjahr verantwortlich sein. Für die untersuchten Bäume aus der Brandfläche wurde im Jahr 2016 eine optische Bewertung des vegetativen Zustandes durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Begutachtung wurden in Tabelle 2 dargestellt.

Tabelle 2: Optische Bewertung der Bäume aus der Brandfläche im Jahr 2016. Kronenschaden, Verkohlte Stammhöhe, Anzahl der geschädigten und abgestorbenen Äste (> 3 Meter) und Baumhöhe wurde für *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* an Bäumen (n=3) der Brandfläche bestimmt (MW ± SE).

| | <i>P. abies</i> | <i>P. sylvestris</i> | <i>F. sylvatica</i> |
|--------------------------------|------------------------|-----------------------------|----------------------------|
| <i>Kronenschaden [%]</i> | 40,0 ± 9,4 | 46,7 ± 2,7 | 13,3 ± 2,7 |
| <i>Verkohlte Stammhöhe [m]</i> | | | |
| Norden | 1,9 ± 0,5 | 3,5 ± 0,6 | 0,7 ± 0,2 |
| Süden | 0,5 ± 0,3 | 1,8 ± 0,9 | 0,3 ± 0,1 |
| Westen | 1,5 ± 0,6 | 3,0 ± 0,6 | 0,4 ± 0,2 |
| Osten | 1,3 ± 0,0 | 1,7 ± 1,0 | 0,5 ± 0,3 |
| <i>Anzahl der Äste > 3m</i> | | | |
| geschädigt | 12,7 ± 1,5 | 7,0 ± 2,2 | 6,3 ± 0,3 |
| abgestorben | 14,7 ± 0,7 | 7,7 ± 0,7 | 3,3 ± 1,4 |
| <i>Baumhöhe [m]</i> | 17,1 ± 1,6 | 11,9 ± 1,0 | 14,1 ± 2,0 |

Rot-Buchen aus der Brandfläche hatten im Vergleich zu den Koniferenarten eine wesentlich geringere Kronenbeschädigung. Zudem waren die Baumstämme bei *F. sylvatica* am geringsten verkohlt und sie zeigten auch die geringste Anzahl an geschädigten und abgestorbenen Ästen (> 3 Meter). Der fehlende Wachstumseinbruch bei *F. sylvatica* im Brandjahr 2014 könnte somit durch die geringen Beschädigungen der Baumkronen, Äste und Baumstämme erklärt werden. Weitere Vergleiche zwischen Koniferen und Laubbaumarten (Franklin et al., 2006; Quevedo et al., 2007; Catry et al., 2010) zeigten, dass Laubbaumarten nach

Waldbränden mit hoher Intensität eine wesentlich höhere Überlebensrate aufweisen als Nadelbaumarten. Beispielsweise ergaben die Untersuchungen von Catry et al. (2010) bei Laubbaumindividuen eine Überlebensrate von 92 %. Koniferen hatten hingegen nur eine Überlebensrate von 11 %. Ähnlich wie in unseren Untersuchungen dürfte die stärkere Kronenbeschädigung für die geringe Überlebensrate bei Koniferen verantwortlich sein. Zudem haben Koniferen im Vergleich zu den Laubbaumarten nur eine geringe Wahrscheinlichkeit über basale Knospen neu auszutreiben. Bei unseren Untersuchungen dürfte auch der Brandzeitpunkt im März ausschlaggebend für die artspezifischen Unterschiede der Kronenbeschädigungen sein. *F. sylvatica* war zum Zeitpunkt noch nicht ausgetrieben, weshalb die Blätter durch das Feuer nicht angegriffen werden konnten. Umgekehrt könnten brandfördernde Harze und Wachse in den Nadeln von *P. abies* und *P. sylvestris* zu höheren Kronenbeschädigungen geführt haben. Eine (untergeordnete) Rolle für die reduzierte Wachstumsleistung im Brandjahr könnten auch hitzebedingte Beeinträchtigungen des hydraulischen Systems im Stammbereich haben (siehe Kapitel 5.2.2).

Die Wachstumseinbrüche bei den Koniferen im Brandjahr spiegelten sich auch in den Indexwerten der Resistenz wider. Im interspezifischen Vergleich hatten die Fichten und Rot-Föhren wesentlich geringere Indexwerte der Resistenz als die Rot-Buchen (Abb. 21). Wie bereits weiter oben erwähnt, kann der Konsum von Kronenmaterial als Hauptgrund für die geringe Resistenz bei *P. abies* und *P. sylvestris* angesehen werden. Somit können massive Wachstumseinbrüche auch bei Bäumen vorkommen, die keine Beeinträchtigungen im Xylem, Kambium oder Phloem aufweisen. Sofern teilungsfähige Gewebe beschädigungsfrei bleiben, können Bäume nach einem Brand wieder austreiben und ähnliche Zuwachsraten wie vor dem Brand erreichen.

Ob Kronenfeuer, und somit die Verbrennung von Blättern und Ästen auftreten, ist grundsätzlich abhängig von der Kronenhöhe und dem Baumalter. Unterschiedliche Studien hatten in dieser Hinsicht einen positiven Einfluss der Kronenhöhe und des Baumalters auf die Überlebensrate von *P. sylvestris* nach einem Waldbrand festgestellt. So ergaben die Untersuchungen von Bruce & Servant (2003) in einem ausgewachsenen Bestand in Schottland keine Mortalität von Individuen mit einer Kronenbeschädigung von über 50 %. Die Kronenbeschädigung bei den hier untersuchten Rot-Föhren betrug knapp unter 50 % und die Individuen zeigten bis zum Untersuchungsende ebenfalls keine Mortalität. Diesen Trend belegen auch die

Ergebnisse von Linder et al. (1998) in einem heterogenem Bestand mit unterschiedlichem Baumalter. Von 100 % (Stammdurchmesser < 2 cm) reduzierte sich die Mortalität bei *P. sylvestris* auf 1,5 % (Stammdurchmesser 40-50 cm). Ältere Bäume weisen neben einer dickeren Borke auch eine höher gelegene Baumkrone auf. Diese beiden Faktoren sind ausschlaggebend für die geringere Vulnerabilität mit zunehmendem Baumalter. Zudem wurden in der Untersuchung von Linder et al. (1998) auch brandgeschädigte Fichten untersucht. Es zeigte sich, dass *P. abies* eine ähnliche Vulnerabilität wie *P. sylvestris* aufwies. *P. abies* und *P. sylvestris* hatten in unserer Untersuchung auch ähnliche Kronenbeschädigungen (siehe Tab. 2), obwohl die Baumhöhe bei den Rot-Föhren im Mittel um 5,2 Meter geringer war als bei den Fichten. Der fehlende Unterschied bei der Kronenbeschädigung könnte damit zusammenhängen, dass Fichten trotz geringerer Baumhöhe artspezifisch einen tieferen Kronenansatz aufweisen als die Rotföhren.

5.2.2 Effekte in den Brandfolgejahren

Hitzewirkungen und Verbrennungsprozesse während eines Waldbrandes können einerseits direkte letale Auswirkungen auf Bäume haben oder andererseits überlebende Bäume mit verschiedenen Hitzeschäden zurücklassen. Vor allem in Bereichen von Waldbränden mit einer geringen Feuerintensität haben Bäume keine direkten letalen Schädigungen. Jedoch kann es vor allem im Stammbereich – in Abhängigkeit des Isolationsvermögens der Borke - zu Schädigungen von kambialen Zellen und Phloem (Dickinson et al., 2004), sowie zu Beeinträchtigungen im hydraulischen System kommen (Michaletz et al., 2012; West et al., 2016; Thompson et al., 2017; Bär et al., 2018). Je nach Ausmaß dieser Schäden im Stamminneren, können nachhaltigen Beeinträchtigungen der Baumphysiologie auftreten, welche sich in den Folgejahren in einem verminderten Wachstum widerspiegeln und schlussendlich auch zum Absterben betroffener Bäume in den Brandfolgejahren führen können.

Die Messungen von radialen Zuwächsen der brandgeschädigten Rot-Buchen ergaben ein geringeres Wachstum als die Individuen aus der Kontrollfläche. Zudem wurde ein markanter Wachstumsrückgang ab dem Jahr 2019 registriert (Abb. 22 & 25). Das abnehmende Wachstum in den Brandfolgejahren könnte ein Hinweis für ein mögliches

verspätetes Absterben der Rot-Buchen sein (Cailleret et al., 2017). Im Gegensatz dazu wurden für die brandgeschädigten Individuen von *P. abies* und *P. sylvestris* in den Brandfolgejahren (April 2016 bis Oktober 2020) höhere radiale Zuwächse verzeichnet als für die Individuen aus der Kontrollfläche (Abb. 22, 23 & 24). Dieser Wachstumseffekt dürfte vor allem auf Unterschiede zwischen lokalen Wachstumsbedingungen zurückzuführen sein. Zudem dürfte auch der prozentuelle Anteil der Kronenschädigung (< 50 %) bei den Koniferen nicht ausreichen, um das Baumwachstum in den Brandfolgejahren negativ zu beeinflussen. In diesem Kontext wurde in vergangenen Studien an *Pinus pinaster* gezeigt, dass die Kronenbeschädigung sehr wohl das Wachstum in den Brandfolgejahren negativ beeinflussen kann (McCormick, 1976), jedoch müsste dafür mehr als die Hälfte der Baumkrone vom Feuer konsumiert werden, was bei den untersuchten Individuen in unserer Untersuchung nicht der Fall war.

Neben der Kronenschädigung können auch hitzeinduzierte Beeinträchtigungen der hydraulischen Leitfähigkeit in engem Zusammenhang mit der Wachstumsleistung von brandgeschädigten Bäumen in den Brandfolgejahren stehen (siehe auch Kap. 1.3.2). Durch hitzebedingte Emboliebildung oder strukturelle Veränderungen der Leitelemente können betroffene Stammbereiche in ihrer wasserleitenden Funktion limitiert werden. Bei gleichbleibender Transpiration steigen durch eine verminderte hydraulische Leitfähigkeit die Zugkräfte (höhere Wasserpotenzialgradienten) in den verbleibenden Leitelementen an. Niedrige Wasserpotenziale im Xylem triggern den vorzeitigen Stomatenschluss in den Blättern, wodurch die stomatäre Leitfähigkeit herabgesetzt wird. Hitzeinduzierte Verluste der hydraulischen Leitfähigkeit können so zu einer verminderten Assimilation von Kohlenstoff führen (Michaletz et al., 2012; Bär et al., 2019a). Die dadurch ausgelöste Unterversorgung an nicht strukturgebundenen Kohlenhydraten kann folglich in einem Wachstumsrückgang resultieren.

Um den hydraulischen Zustand im Stammbereich nach dem Brandereignis abschätzen zu können, wurden für die hier untersuchten Bäume am Ende des Untersuchungszeitraums (Herbst 2020) elektrische Widerstandstomogramme (Electrical Resistivity Tomography; ERT) erstellt. Dabei wurde der elektrische Widerstand im Holz, der von Wassergehalt, Konzentration der gelösten Ionen und Holzdichte abhängig ist, auf einer Stammquerschnittsfläche (Höhe zwischen 60 und 130 cm) gemessen. Die Ergebnisse der Widerstandsmessungen aller Einzelbäume wurden in Abb. 32 dargestellt.

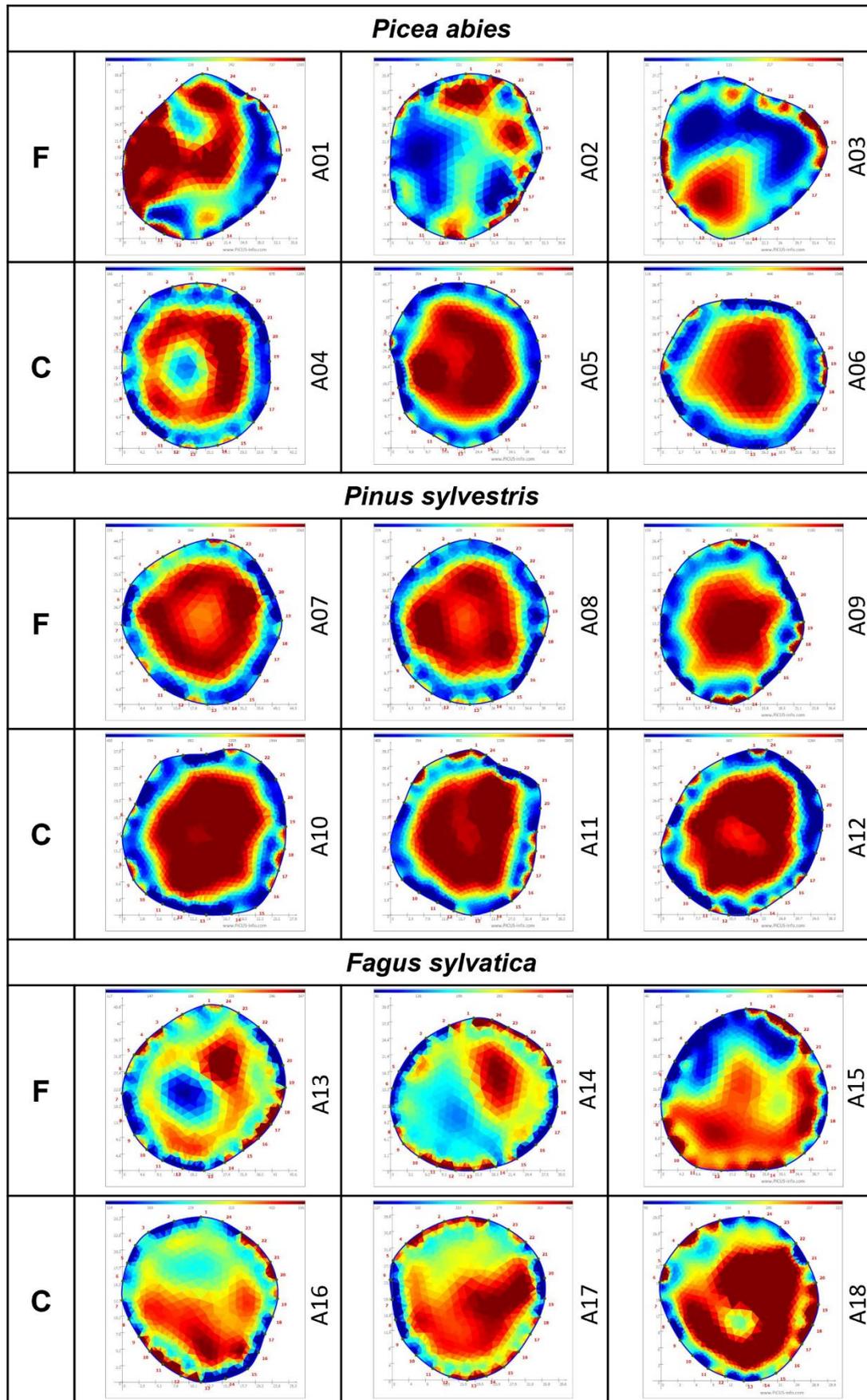


Abbildung 32: Elektrische Widerstandstomogramme (Electric Resistance Tomography; ERT) von brandgeschädigten (F) und nicht brandgeschädigten (C) Baumstammquerschnitten von *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Fagus sylvatica* vom Herbst 2020 auf der Untersuchungsfläche am Absamer Vorberg.

Alle Fichten aus der Kontrollfläche hatten im Inneren typische Kernholzbereiche (keine wasserleitende Funktion) mit hohen elektrischen Widerständen (orange und rote Bereiche) und an der Peripherie (Splintholz; wasserleitende Funktion) geringe elektrische Widerstände (blaue Bereiche). Tomogramme von *P. abies* aus der Brandfläche zeigten im Vergleich zu den Kontrollen stark veränderte Muster. Da bei Koniferen der elektrische Widerstand im Holz eng an den Feuchtigkeitsgehalt geknüpft ist (Bär et al. 2019b), deuten Bereiche im Splintholz mit einem hohen elektrischen Widerstand auf einen Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit hin. Anomalien im Kernholz mit geringen elektrischen Widerständen signalisieren einen hohen Feuchtigkeitsgehalt im Holz. Fäulnis sowie Pilzbefall könnten als primäre Gründe für diese Anomalien angesehen werden. Der beeinträchtigte hydraulische Zustand bei den brandgeschädigten Individuen von *P. abies* deckte sich mit den geringeren Grundflächenzuwächsen in den Brandfolgejahren und der fehlenden Erholung bzw. geringen Resilienz (Abb. 21). Dass die Grundflächenzuwächse von brandgeschädigten Fichten in den Brandfolgejahren nicht mehr das Niveau vor dem Brand erreichten, deutete auf Hitzeschädigungen im Xylem, Kambium und Phloem hin. Diese nachhaltigen Schäden im Wasser- und Kohlenstoffhaushalt scheinen dafür verantwortlich zu sein, dass das Wachstum von *P. abies* in den Brandfolgejahren reduziert war.

Im Gegensatz zu *P. abies* wurden bei Individuen aus der Brandfläche von *P. sylvestris* keine Anomalien in den Widerstandsmustern gefunden. Sowohl brandgeschädigte als auch nicht brandgeschädigte Individuen zeigten einen gut identifizierbaren Splintholzbereich, der sich deutlich vom Kernholzbereich abgrenzte. Die hydraulische Funktionalität bei brandgeschädigten Rot-Föhren bestätigte sich auch bei den Grundflächenzuwächsen in den Brandfolgejahren. Hier wurde für *P. sylvestris* zwar einen Wachstumseinbruch im Brandjahr 2014 und im Folgejahr 2015 erfasst, jedoch kam es zu einer raschen Erholung und in den darauffolgenden Jahren wurden ähnliche Zuwachsraten wie vor dem Brand registriert.

Im Gegensatz zu Fichten und Rot-Föhren wird der elektrische Widerstand bei Rot-Buchen vor allem durch die Holzdichte bestimmt (Bär et al., 2019b), wodurch eine Interpretation der Tomogramme von *F. sylvatica* hinsichtlich hydraulischer Schädigungen nur bedingt möglich war. Da brandgeschädigte Individuen im Brandjahr 2014 und in den Folgejahren 2015, 2016, 2017 und 2018 keine Beeinträchtigungen im sekundären Dickenwachstum aufwiesen, ist anzunehmen, dass die Brandintensität im

Stammbereich der betroffenen Rot-Buchen verhältnismäßig gering war und es zu keinen schwerwiegenden hitzebedingten Schädigungen des hydraulischen Systems kam (siehe auch Stammverkohlung in Tab. 2). Erst in den Jahren 2019 und 2020 wurde ein deutlicher Wachstumseinbruch festgestellt. Verantwortlich dafür dürfte der Pilzbefall in Stammbereichen mit aufgeplatzter Borke sein. Da die Wundschließung und Kompartimentierung bei Verletzungen durch das Feuer oft mehrere Jahre dauert, kann das physiologisch relevante Gewebe der Bäume nicht vor Pilzen, Insekten und anderen Pathogenen geschützt werden (Smith et al., 2016). Stammbereiche mit Fäulnis (Bereiche mit hohem Feuchtigkeitsgehalt), hervorgerufen durch Pilzbefall, wurden auch bei den Tomogrammen der brandgeschädigten Rot-Buchen gefunden: Bereiche mit geringen elektrischen Widerständen (blau) deuteten, im Vergleich zu den Individuen aus der Kontrollfläche, auf Anomalien hin (v.a. bei A14 & 15 in Abb. 32).

Beeinträchtigungen der hydraulischen Leitfähigkeit von brandgeschädigten Bäumen werden vor allem durch den Hitzetransfer ins Splintholz (Xylem) hervorgerufen. Dabei spielt die Isolationsfähigkeit der Borke eine entscheidende Rolle (Brando et al., 2012; Pausas, 2015; Schubert et al., 2016; Bär & Mayr, 2020). Die Isolationsfähigkeit der Borke ist primär von der Borkendicke abhängig und nimmt mit zunehmender Borkendicke exponentiell zu (Brando et al., 2012). Zusätzlich hat ein hoher Wassergehalt in der Borke (Brando et al., 2012) und eine geringe Borkendichte (Bauer et al., 2010; Bär & Mayr, 2020) einen negativen Einfluss auf die Wärmeübertragung durch die Borke. Über das unterschiedliche Isolationsvermögen der Borke können auch die Unterschiede in der Erholung und Resilienz zwischen *P. abies* und *P. sylvestris* gut erklärt werden. *P. sylvestris* besitzt im Vergleich zu *P. abies* eine deutlich dickere und weniger dichte Borke, welche einen hohen Isolationsschutz aufweist (siehe Abb. 33; Bär & Mayr, 2020). Dieser war hoch genug, um die innenliegenden Gewebe (Xylem, Kambium, Phloem) während des Brandereignisses vor letalen Temperaturen zu schützen. Dadurch kam es bei den Rot-Föhren im Vergleich zu den Fichten zu einer stärkeren Wachstumserholung in den Brandfolgejahren (Abb. 21). Das Wachstum von *F. sylvatica* wurde durch das Brandereignis nicht beeinträchtigt und hatte in den Brandfolgejahren höhere Zuwachsraten als vor dem Brand. Dieser positive Wachstumseffekt dürfte hauptsächlich auf die verminderte Vegetationsdichte bzw. verminderte Konkurrenz bezogen auf Nährstoffen und Wasser und den erhöhten Stickstoffgehalt im Boden zurückzuführen sein. Auch in den Untersuchungen von Keeling & Sala (2012) und Gundale et al. (2005) wurden für die feuerresistente

Baumart *Pinus ponderosa* positive Wachstumsreaktionen nach Waldbrandereignissen gefunden. Für die überlebenden Individuen führt der Konsum des Feuers von konkurrierenden Pflanzen dabei zu einem erhöhten Angebot an Nährstoffen und Wasser. Zusätzlich könnten in unsere Untersuchung auch günstige klimatische Bedingungen die Wachstumszunahme bei brandgeschädigten Rot-Föhren bedingt haben.

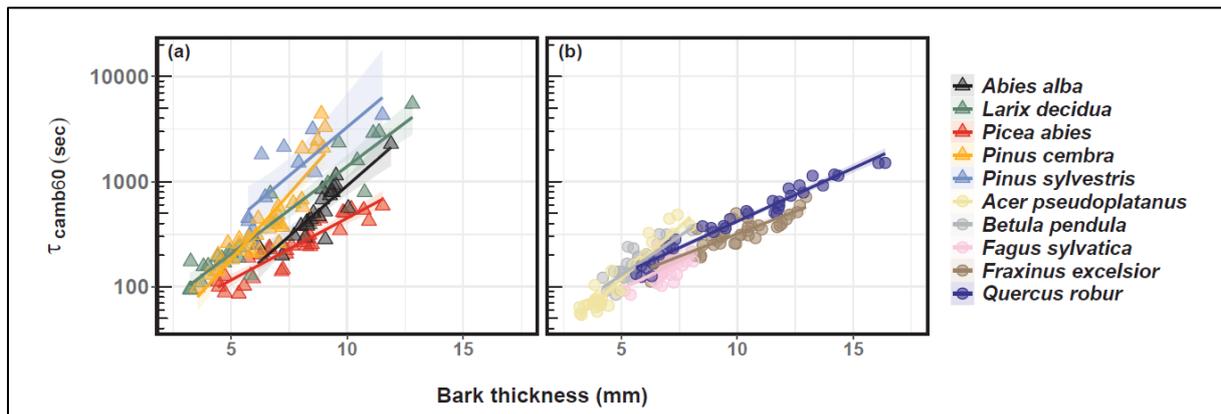


Abbildung 33: Zusammenhang zwischen Borkendicke (mm; Bark thickness) und Zeit bis zum Erreichen einer letalen Kambiumtemperatur (sec; τ_{camb60}) für ausgewählte (a) Koniferen und (b) Laubbaumarten. Die y-Achse ist log 10-skaliert (aus Bär & Mayr, 2020).

5.2.3 Tree Water Deficit (TWD)

Alle wasserabhängigen Prozesse im lebenden Gewebe von Bäumen, die einen Einfluss auf den Stammdurchmesser haben, sind abhängig von Wasserpotenzialgradienten im Baum, welche vor allem durch die Transpiration angetrieben werden (Steppe et al. 2012; Chan et al., 2016; Zweifel et al., 2016; Steppe, 2018). Starke Transpirationsraten in den Blättern führen zu hohen Wasserpotenzialgradienten und demnach zu hohen Spannungen in den Wassersäulen des Xylems. Der damit verbundene Wasserverlust bedeutet auch eine geringe Wassersättigung im Baumstamm und dadurch eine Verringerung des Stammdurchmessers. Individuen von *P. abies* aus der Kontrollfläche zeigten Großteils höhere TWD-Werte als die Individuen aus der Brandfläche. Besonders bei längeren Stressperioden (Frühjahr, Spätsommer) war dieser Unterschied stark ausgeprägt (Abb. 26). Das spiegelte wieder, dass die brandgeschädigten Fichten in Trockenperioden ihre Stomata schneller schlossen als die Individuen aus der Kontrollfläche, um weiteren Wasserverlust und negativeren Wasserpotenzialen

vorzubeugen. Der vorzeitige Stomataschluss dürfte vor allem wegen der hitzeinduzierten Xylemschädigungen im Stamm und die dadurch limitierte hydraulische Leitfähigkeit notwendig sein. Das könnte auch ein Grund dafür sein, dass sich brandgeschädigte Fichten im Wachstum nicht erholen konnten bzw. eine verringerte Resilienz aufwiesen. Möglicherweise wurden die Effekte der hitzeinduzierten Beschädigungen im Stammbereich durch die Bildung von Embolien verstärkt.

Im Vergleich zu den Fichten zeigten Rot-Föhren nur im Jahr 2016 starke Unterschiede im TWD zwischen brandgeschädigten und nicht brandgeschädigten Individuen. In den restlichen Jahren (2017-2020) waren hingegen nur geringe Unterschiede zu erkennen (Abb. 27). Für brandgeschädigte Rot-Föhren wurden keine hitzeinduzierten Beschädigungen im Stammbereich gefunden (Abb. 32), weshalb die Leitungskapazität des Xylems nicht beeinträchtigt war. Deshalb mussten die brandgeschädigten Rot-Föhren die Stomata auch bei längeren Trockenperioden in den Brandfolgejahren nicht schließen. Durch den Wasserverlust über die Transpiration kam es bei den brandgeschädigten Rot-Föhren zu ähnlich hohen TWD-Werten wie bei den Kontrollindividuen. Offene Stomata ermöglichten somit eine kontinuierliche Assimilation von Kohlenstoff, wodurch sich brandgeschädigte Rot-Föhren nach dem Waldbrand schnell erholten und das vorherige Wachstumsniveau in den Brandfolgejahren schnell wieder erreichten.

Im Gegensatz zu *P. abies* und *P. sylvestris* wurden bei den brandgeschädigten Individuen von *F. sylvatica* in den Brandfolgejahren oft höhere TWD-Werte registriert als bei den Bäumen aus der Kontrollfläche. Hierfür könnten standortbedingte Unterschiede zwischen Kontrollfläche und Brandfläche ausschlaggebend gewesen sein. Die Kontrollfläche der Rot-Buchen befanden sich ca. 100-200 Höhenmeter unterhalb der Brandfläche und wies eine östlichere Exposition auf. Zudem waren die Kontrollbäume im Vergleich zu den Individuen auf der Brandfläche vermehrt von umgebenden Bäumen beschattet. Auch Untersuchungen von Zweifel et al. (2005) ergaben, dass die Beschaffenheit von Mikrohabitaten Einfluss auf die Wasserdefizitperioden haben. Grundgebend dafür dürften vor allem Unterschiede in der Temperatur, Luftfeuchte, Wassersättigungsdefizit der Luft und Strahlungsintensität sein, die einen wesentlichen Einfluss auf die Funktion der Stomata und somit auf die Transpiration der Bäume haben.

Grundlegend wurden im Jahr 2018 bei allen untersuchten Baumarten die höchsten TWD-Werte beobachtet (Abb. 26, 27 & 28). Verglichen mit den aufgezeichneten Niederschlagssummen (Abb. 11) wurde hierbei sowohl eine Korrelation zu den Jahresniederschlagssummen als auch zu den Frühjahrsniederschlagssummen (April-Juni) gefunden. Zudem wurden im Frühjahr 2020 starke Wasserdefizitperioden bei allen Arten beobachtet, die ebenfalls auf die geringen Niederschlagssummen in diesem Zeitraum zurückgeführt werden können. Im Gegensatz dazu zeigten die Klimadaten im Jahr 2016 eine hohe Niederschlagssumme von April bis Juni und dementsprechend gab es in diesem Zeitraum auch keine durchgehend längeren Perioden mit hohen TWD-Werten. Daraus kann man schlussfolgern, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Niederschlagssummen und dem TWD im Frühjahr bestand.

5.2.4 Methodische Gegenüberstellung

Hochauflösende Banddendrometer messen den äußeren Stammumfang inklusive der lebenden und abgestorbenen Teile der Borke und werden primär dazu verwendet, intra-annuelle Wachstumsschwankungen zu ermitteln. Dadurch wird nicht nur die Neubildung von Xylem, Phloem und Borke gemessen, sondern auch der Wasserzustand von Holz und Borke. Der Wasserzustand des Baumes trägt somit wesentlich zu den saisonalen und täglichen Schwankungen im Stammradius bei (Oberhuber et al., 2014; van der Maaten et al., 2018). Bei den vorliegenden Messungen vom Absamer Vorberg wurden bei *P. abies* und *P. sylvestris* tägliche und auch saisonale Schwankungen im Stammradius erfasst (Abb. 22). Tägliche Schwankungen können durch die tageszeitlich schwankenden klimatischen Bedingungen erklärt werden. Untertags kommt es bei Trockenheit, Hitze und Sonneneinstrahlung im Stamm einerseits zum Verlust von Wasser aus elastischen Geweben (Borke, Kambium, Phloem, nicht ausdifferenziertes Xylem) durch die Transpiration über die Blätter und andererseits zur Abgabe von Wasser aus äußeren Borkenschichten an die Atmosphäre. Dabei ziehen sich die Gewebe zusammen und der gemessene Stammradius verringert sich. Eine nächtliche Erhöhung der relativen Luftfeuchte führt hingegen durch osmotische Prozesse zum Aufschwellen des abgestorbenen Teils der Borke mit Wasser und das Schließen der Stomata ermöglicht

eine Aufsättigung der elastischen Gewebe im Baum, wodurch der Stammradius vergrößert wird (vgl. Abb. 34).

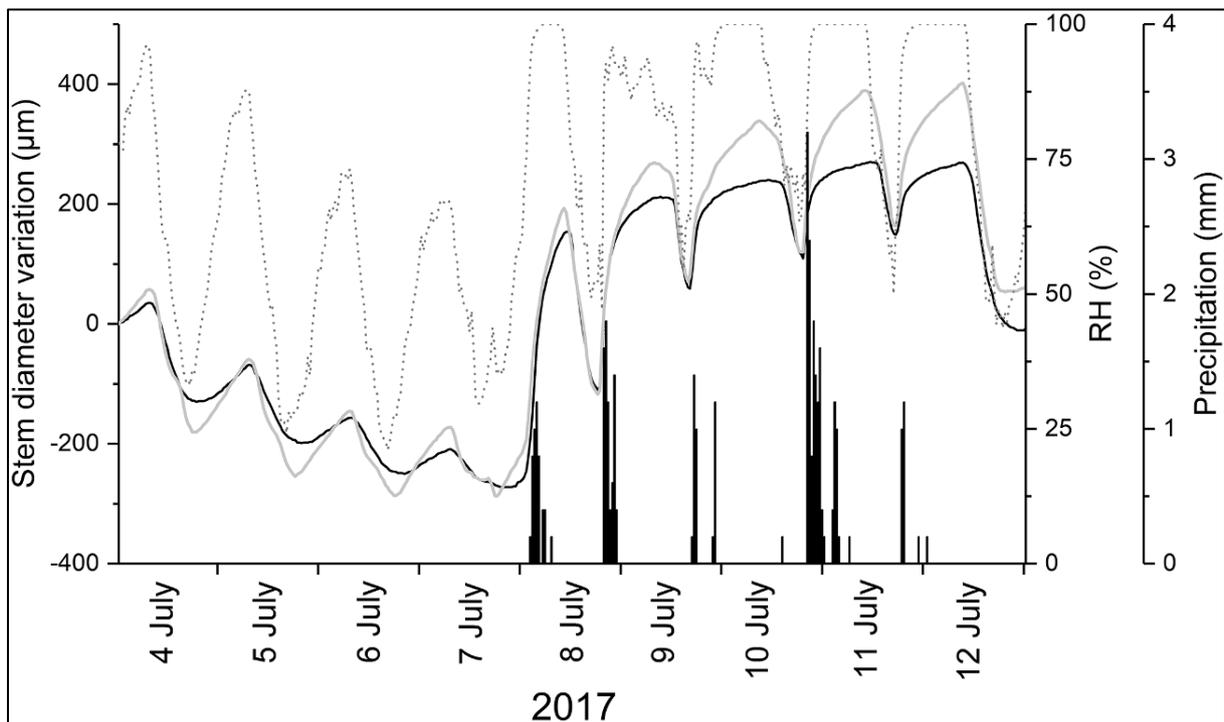


Abbildung 34: Zyklen der täglichen Variation im Stammdurchmesser von *P. sylvestris*. Stammdurchmesser (μm) von lebenden (durchgehende graue Linie) und abgestorbenen (durchgehende schwarze Linie) Individuen Anfang Juli 2017 verglichen mit der relativen Luftfeuchte (%; gepunktete graue Linie) und Niederschlag (mm; Balken)(aus Oberhuber et al., 2020).

Besonders in den Wintermonaten 2017/18 und 2019/20 wurden bei *P. abies* und *P. sylvestris* Rückgänge im Stammradius gezeigt (Abb. 22), die durch die geringe Niederschlagssumme und geringere relative Luftfeuchtigkeit in den Monaten November bis April erklärt werden können. Eine geringe relative Luftfeuchte sowie geringe Niederschlagssummen führten wahrscheinlich zu einer verminderten Wassersättigung in lebenden und abgestorbenen Teilen der Bäume und dadurch zum Schrumpfen im Stammradius. Im interspezifischen Vergleich zeigte *F. sylvatica* geringere tägliche und saisonale Schwankungen. Rot-Buchen besitzen grundlegend eine dünnere Borke als Koniferen, wodurch Wassersättigungsänderungen in diesem Gewebe geringere Auswirkungen auf den Stammradius haben.

Im Gegensatz zu den Banddendrometern werden mit der Jahrringanalyse an Bohrkernen inter-annuelle Wachstumsschwankungen analysiert. Das intra-annuelle Wachstum kann dabei nicht erfasst werden. Grundsätzlich handelt es bei der optischen Messung von Jahrringbreiten um punktuelle Messungen an einer Stelle des Stammes, wodurch die Zuwächse nicht für den gesamten Stammumfang repräsentativ

sind. In unseren Untersuchungen zeigte sich, dass die Dendrometerdaten den Zuwachs bei geringeren Jahrringbreiten etwas über- und bei größeren Jahrringbreiten etwas unterschätzten (Abb. 29). Ausschlaggebend dafür dürfte die Hygroskopizität der Borke sein, die bei geringeren Jahrringbreiten einen stärkeren Einfluss auf den effektiven Stammradius hat. Dieser Effekt war besonders bei *P. sylvestris* zu beobachten. Bei *F. sylvatica* hingegen unterschätzten die Dendrometerdaten zumeist die effektive Jahrringbreite. Im Vergleich zu *F. sylvatica* besitzt *P. sylvestris* eine deutlich dickere Borke, wodurch der Einfluss der relativen Luftfeuchte bei den Dendrometermessungen der Rot-Föhre deutlich höher sein dürfte.

5.3 Conclusio

Mit Bezug auf die formulierten Zielsetzungen dieser Forschungsarbeit (Kapitel 1.6) konnten nachfolgende Schlussfolgerungen getroffen werden:

- (1) Bei den Koniferen *P. abies* und *P. sylvestris* wurden feuerbedingte Wachstumseinbrüche im Brandjahr festgestellt. Die Laubbaumart *F. sylvatica* zeigte hingegen keine Beeinträchtigungen im sekundären Dickenwachstum. *P. abies* (-10,7 cm²) wies den größten Wachstumseinbruch im Brandjahr auf, gefolgt von *P. sylvestris* (-4,5 cm²). Für *F. sylvatica* wurden hingegen trotz des Feuers eine leichte Wachstumszunahme erfasst (0,2 cm²).
- (2) Das Wachstum von *F. sylvatica* hatte die höchste Resistenz (kein Wachstumseinbruch im Brandjahr) gegenüber dem Waldbrand gefolgt von *P. sylvestris* und *P. abies*. Während sich *P. sylvestris* vollständig vom Brand erholte, zeigte *P. abies* in den Brandfolgejahren nur eine minimale Erholung im Wachstum und wies dem entsprechend auch die geringste Resilienz der untersuchten Arten auf. Im Gegenzug dazu ergaben die Untersuchungen von *F. sylvatica* in den Brandfolgejahren ein deutlich stärkeres Wachstum als vor dem Brand.
- (3) Anhand der TWD-Werte konnte festgestellt werden, dass brandgeschädigte Individuen von *P. abies* in Trockenperioden eine höhere Wassersättigung im Stamm aufwiesen als die Individuen auf der Kontrollfläche. Im Vergleich dazu wurden bei *P. sylvestris* nur geringe Unterschiede im Wasserzustand des Stammes (Ausnahme 2016) registriert und für die brandgeschädigten Individuen von *F. sylvatica* wurden höhere Wassersättigungsdefizite nachgewiesen als bei ungeschädigten Individuen. Diese artspezifischen Reaktionen im hydraulischen System sind auf Unterschiede in der Stomataregulation – als Reaktion auf unterschiedliche Schädigungsintensitäten - zurückzuführen.

Bei allen drei Arten wurden vor allem im Frühjahr bzw. Spätsommer längere Wasserdefizitperioden mit hohen TWD-Werten festgestellt. Längere Perioden mit tieferen TWD-Werten traten insbesondere auch während trockenerer Wetterphasen auf.

(4) Hinsichtlich des Methodenvergleiches zwischen der optischen Messung (Jahrringbreiten von Bohrkernen) und der automatischen Messung mittels Banddendrometer wurde festgestellt, dass die Banddendrometer bei schmalen Jahrringen zu einer leichten Überschätzung und bei breiteren Jahrringen zu einer Unterschätzung des radialen Zuwachses tendierten.

Die Ergebnisse der Untersuchungen belegen, dass Waldbrände kurzfristige und langfristige Auswirkung auf das Wachstum von brandgeschädigten Bäumen haben können. Kurzfristige Auswirkungen des Feuers zeigten sich durch Wachstumseinbrüche im Brandjahr und konnten vor allem auf die Kronenbeschädigung zurückgeführt werden. Langfristige Auswirkungen manifestierten sich hingegen in Wachstumsreduktionen in den Brandfolgejahren. Hitzeinduzierte Beschädigungen von pflanzlichen Geweben resultierten dabei in langfristigen physiologischen Beeinträchtigungen des Wasser- und Assimilattransports. Solche physiologischen Beeinträchtigungen können über Kaskadeneffekte zu einem verminderten Wachstum bis hin zum verspäteten Baumsterben führen. Der Schweregrad von feuerinduzierten Schädigungen ist neben der Feuerintensität und der Dauer der Hitzeeinwirkungen auch von artspezifischen Eigenschaften, wie der Isolationsfähigkeit der Borke, Hitzeresistenz von Knospen, Baumhöhe und -alter, Architektur der Wurzel und Krone sowie der Regenerationsfähigkeit abhängig.

Von den untersuchten heimischen Baumarten hatte das Wachstum von *P. abies* die geringste Resistenz und Resilienz gegenüber Waldbränden. Fichten verfügen nur über einen geringen Isolationsschutz durch die Borke, wodurch hitzeinduzierte Beschädigungen von Phloem, Kambium und Xylem während eines Brandes wahrscheinlicher sind. Nekrosen in diesen Geweben führen in den Brandfolgejahren zu einer verminderten physiologischen Funktionalität, wodurch das Wachstum limitiert wird. *P. sylvestris*, die zweite untersuchte Koniferenart, wies gegenüber der direkten

Brandauswirkung eine ähnlich geringe Wachstumsresistenz wie *P. abies* auf. In den Brandfolgejahren wurde jedoch eine rasche Wachstumserholung und folglich auch eine hohe Resilienz bei den Rot-Föhren festgestellt. Durch die hohe Isolationsfähigkeit der Borke werden physiologisch relevante Gewebe besser geschützt, wodurch *P. sylvestris* besser an Waldbrände angepasst ist als *P. abies*. *F. sylvatica* zeigte in der vorliegenden Untersuchung keine negativen Wachstumsveränderungen im Brandjahr bzw. in den ersten vier Jahren nach dem Brand. Diese fehlende kurz-bzw. mittelfristige Wachstumsantwort auf den Brand konnte vor allem durch eine geringe Kronenbeschädigung sowie durch vermutlich geringe Hitzeintensitäten im Stammbereich erklärt werden. Von Vorteil dürfte dabei die fehlende Belaubung zum Brandzeitpunkt im Frühjahr sein. In den späteren Brandfolgejahren kam es jedoch zu deutlichen Wachstumslimitierungen, die vermutlich mit einem nachträglichen Pilzbefall im Stammbereich in Verbindung standen.

Der anthropogen verursachte Klimawandel hat zur Folge, dass längere und intensivere Trocken- und Hitzeperioden auftreten und dadurch die Häufigkeit und Intensität von Waldbränden zunimmt. Vor allem im alpinen Raum, in dem Wälder eine wichtige Schutzfunktion einnehmen, ist es deshalb wichtig, die Auswirkungen von Waldbränden auf das Wachstum von Bäumen zu verstehen, um Dynamiken und Zustände von Beständen möglichst genau abschätzen zu können und entsprechende Maßnahmen für das Schutzwaldmanagement ergreifen zu können.

6 Literaturverzeichnis

- Abatzoglou JT, Williams AP. 2016.** Impact of anthropogenic climate change on wildfire across western US forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **113**: 11770-11775. doi:10.1073/pnas.1607171113, 2016
- Aryal S, Häusser M, Grießinger J, Fan Z, Bräuning A. 2020.** “dendRoAnalyst”: A tool for processing and analysing dendrometer data. *Dendrochronologia* **64**: 125772. doi:10.1016/j.dendro.2020.125772
- Balfour DA, Midgley JJ. 2006.** Fire induced stem death in an African acacia is not caused by canopy scorching. *Austral Ecology* **31**: 892-896. doi:10.1111/j.1442-9993.2006.01656.-
- Bär A, Nardini A, Mayr S. 2018.** Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*. *New Phytologist* **217**: 1484-1493. doi:10.1111/nph.14916
- Bär A, Michaletz ST, Mayr S. 2019a.** Fire effects on tree physiology. *New Phytologist* **223**: 1728-1741. doi:10.1111/nph.15871
- Bär A, Hamacher M, Ganthaler A, Losso A, Mayr S. 2019b.** Electrical resistivity tomography: patterns in *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology* **39**: 1262-1271.
- Bär A, Mayr S. 2020.** Bark insulation: Ten Central Alpine tree species compared. *Forest Ecology and Management* **474**: 118361. doi:10.1016/j.foreco.2020.118361
- Bär A, Schröter DM, Mayr S. 2021.** When the heat is on: High temperature resistance of buds from European tree species. *Plant, Cell & Environment* **44**: 2593-2603. doi:10.1111/pce.14097
- Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, Siegwolf RTW, Cotrufo MF. 2009.** Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *Forest Ecology and Management* **257**: 820-828.
- Bauer G, Speck T, Blömer J, Bertling J, Speck O. 2010.** Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. *Journal of Materials Science* **45**: 5950-5959. doi:10.1007/s10853-010-4680-4
- Begum S, Nakaba S, Yamagishi Y, Oribe Y, Funada R. 2013.** Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* **147**: 46-54. doi:10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x
- Bigler C, Bugmann HMK. 2003.** Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 210-221.

- Biondi F, Qeadan F. 2008.** A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* **64**: 81-96.
- Boden TA, Marland G, Andres RJ. 2012.** *Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO₂ Emissions*. Department of Energy, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn., USA.
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, Bolker B, Christman MC, Coe M, Putz FE. 2012.** Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behaviour. *Global Change Biology* **18**: 630-641. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02533.x
- Bruce M, Servant G. 2003.** Fire and pinewood ecology in Scotland: a summary of recent research at Glen Tanar Estate, Aberdeenshire. *Scottish Forestry* **57**: 33-38.
- Busse MD, Simon SA, Riegel GM. 2000.** Tree-growth and understory responses to low-severity prescribed burning in thinned *Pinus ponderosa* forests of central Oregon. *Forest Science* **46**: 258-268.
- Cailleret M, Jansen S, Robert EMR, Desoto L, Aakala T, Antos JA et al. 2017.** A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology* **23**: 1675-1690. doi:10.1111/gcb.13535
- Calder WJ, Parker D, Stopka CJ, Jimènez-Moreno G, Shuman BN. 2015.** Medieval warming initiated exceptionally large wildfire outbreaks in the Rocky Mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**: 13261-13266.
- Catry FX, Rego F, Moreira F, Fernandes PM, Pausas JG. 2010.** Post-fire tree mortality in mixed forests of central Portugal. *Forest Ecology and Management* **260**: 1184-1192. doi:10.1016/j.foreco.2010.07.010
- Chan T, Höltt, T, Berninge, F, Mäkinen H, Nöjd P, Mencuccini M, Nikinmaa E. 2016.** Separating water-potential induced swelling and shrinking from measured radial stem variations reveals a cambial growth and osmotic concentration signal. *Plant, Cell & Environment* **39**: 233-244. doi:10.1111/pce.12541
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018.** Triggers of tree mortality under drought. *Nature* **558**: 531-539. doi:10.1038/s41586-018-0240-x
- Cook ER. 1985.** *A Time Series Analysis Approach to Tree Ring Standardization*. PhD dissertation, University of Arizona, Tucson, AZ, USA.
- Coomes DA, Allen RB. 2007.** Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* **95**: 1084-1097. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01280.x
- Das A. 2012.** The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research* **42**: 1983-1995. doi:10.1139/x2012-142
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A. 2008.** Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiology* **28**: 863-871.

- Dickinson MB, Jolliff J, Bova AS. 2004.** Vascular cambium necrosis in forest fires: using hyperbolic temperature regimes to estimate parameters of a tissue-response model. *Australian Journal of Botany* **52**: 757-763. doi:10.1071/BT03111
- Dietrich L, Zweifel R, Kahmen A. 2018.** Daily stem diameter variations can predict the canopy water status of mature temperate trees. *Tree Physiology* **38**: 941-952.
- Ducrey M, Duhoux F, Huc R, Rigolot E. 1996.** The ecophysiological and growth responses of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) to controlled heating applied to the base of the trunk. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1366-1374.
- Dupire S, Curt T, Bigot S. 2017.** Spatio-temporal trends in fire weather in the French Alps. *Science of the Total Environment* **595**: 801-817. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.04.027
- Elvir JA, Wiersma GB, A. White AS, Fernandez IJ. 2003.** Effects of chronic ammonium sulfate treatment on basal area increment in red spruce and sugar maple at the Bear Brook Watershed in Maine. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 862-869.
- Fischer MA, Adler W, Oswald K. 2005.** *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Linz, Österreich: OÖ Landesmuseum.
- Flannigan MD, Stocks BJ, Wotton BM. 2000.** Climate change and forest fires. *The Science of the Total Environment* **262**: 221-229.
- Flannigan MD, Amiro BD, Logan KA, Stocks BJ, Wotton BM. 2006.** Forest Fires and Climate Change in the 21ST Century. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* **11**: 847-859. doi:10.1007/s11027-005-9020-7
- Flannigan MD, Krawchuk MA, de Groot WJ, Wotton BM, Gowman LM. 2009.** Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire* **18**: 483-507. doi:10.1071/WF08187
- Franklin J, Spears-Lebrun LA, Deutschman DH, Marsden K. 2006.** Impact of a high-intensity fire on mixed evergreen and mixed conifer forests in the Peninsular Ranges of southern California, USA. *Forest Ecology and Management* **235**: 18-29. doi:10.1016/j.foreco.2006.07.023
- Fritts HC. 1971.** Dendroclimatology and Dendroecology. *Quaternary Research* **1**: 419-449.
- Gillett NP, Weaver AJ, Zwiers FW, Flannigan MD. 2004.** Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. *Geophysical Research Letter* **31**: 1-4. doi:10.1029/2004GL020876
- Gruber A, Strobl S, Veit B, Oberhuber W. 2010.** Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology* **30**: 490-501. doi:10.1093/treephys/tpq003
- Gundale MJ, DeLuca TH, Fiedler CE, Ramsey PW, Harrington MG, Gannon JE. 2005.** Restoration treatments in a Montana ponderosa pine forest: Effects on soil physical, chemical and biological properties. *Forest Ecology and Management* **213**: 25-38. doi:10.1016/j.foreco.2005.03.015

- Heinselman ML. 1973.** Fire in the Virgin Forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research* **3**: 329-382. doi:10.1016/0033-5894(73)90003-3
- Hood SM, Varner JM, van Mantgem P, Cansler CA. 2018.** Fire and tree death: understanding and improving modeling of fire-induced tree mortality. *Environmental Research Letters* **13**. doi:10.1088/1748-9326/aae934
- Incropera FP, DeWitt DP, Bergman TL, Lavine AS. 2006.** *Fundamentals of Heat and Mass Transfer*. New York, USA: John Wiley & Sons.
- IPCC. 2013.** *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 2013*. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- IPCC. 2014.** *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Johnson EA. 1992.** *Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 125 pp.
- Kavanagh KL, Dickinson MB, Bova AS. 2010.** A Way Forward for Fire-Caused Tree Mortality Prediction: Modeling A Physiological Consequence of Fire. *Fire Ecology* **6**: 80-94. doi:10.4996/fireecology.0601080
- Keane RE, Cary GJ, Davies ID, Flannigan MD, Gardner RH, Lavorel S, Lenihan JM, Li C, Rupp TS. 2007.** Understanding Global Fire Dynamics by Classifying and Comparing. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*: 139-148. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, DE.
- Keeley JE. 2009.** Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* **18**: 116-126.
- Keeley JE, Syphard AD. 2019.** Twenty-first century California, USA, wildfires: fuel-dominated vs. wind-dominated fires. *Fire Ecology*. doi:10.1186/s42408-019-0041-0
- Keeling EG, Sala A. 2012.** Changing growth response to wildfire in old-growth ponderosa pine trees in montane forests of north central Idaho. *Global Change Biology* **18**: 1117-1126. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02574.x
- Kohler T, Giger M, Hurni H, Ott C, Wiesmann U, Wymann von Dach S, Maselli D, Ruffault J, Moron V, Trigo RM et al. 2010.** Mountains and climate change: a global concern. *Mountain Research and Development* **30**: 53-55.
- Körner C, Basler D. 2010.** Plant science. Phenology under global warming. *Science* **327**: 1461-1462. doi:10.1126/science.1186473
- Krasovskii A, Khabarov N, Migliavacca M, Kraxner F, Obersteiner M. 2016.** Regional aspects of modelling burned areas in Europe. *International Journal of Wildland Fire* **27**: 811-818. doi:10.1071/WF15012
- Land Tirol. Ministerium für ein lebenswertes Österreich. 27.02.2015.** NATURGEFAHRENMANAGEMENT IN TIROL 2015. Alpenlounge Seegrube, Innsbruck.

- Lang AC, Härrdtle W, Bruelheide H, Geißler C, Nadrowski K, Schuldt A, Yu M, von Oheimb G. 2010.** Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* **260**: 1708-1715. doi:10.1016/j.foreco.2010.08.015
- Linder P, Jonsson P, Niklasson M. 1998.** Tree Mortality after Prescribed Burning in an Old-Growth Scots Pine Forest in Northern Sweden. *Silva Fennica* **32**: 339-349.
- Martínez-Vilalta J, López BC, Loepfe L, Lloret F. 2012.** Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* **168**: 877-888. doi:10.1007/s00442-011-2132-8
- Mayr S. 2010.** Durstige Pflanzen senden Signale. Trockenstress produziert Ultraschall. *Biologie in Unserer Zeit* **40**: 396-402. doi:10.1002/biuz.201010436
- Mayr S, Schmid P, Beikircher B, Feng F, Badel E. 2020.** Die hard: timberline conifers survive annual winter embolism. *New Phytologist* **226**: 13-20.
- McCormick J. 1976.** Recovery of Maritime Pine (*Pinus pinaster*) After Severe Crown Scorch. *Res. Pap. No. 20. Forests Department of Western Australia, Perth.*
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T et al. 2008.** Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought. *New Phytologist* **178**: 719-739. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- Michaletz ST, Johnson EA. 2007.** How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research* **22**: 500-515. doi:10.1080/02827580701803544
- Michaletz ST, Johnson EA, Tyree MT. 2012.** Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. *New Phytologist* **194**: 254-263. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.04021.x
- Michaletz ST. 2018.** Xylem dysfunction in fires: towards a hydraulic theory of plant responses to multiple disturbance stressors. *New Phytologist* **217**: 1391-1393. doi:10.1111/nph.15013
- Michetti M, Pinar M. 2019.** Forest Fires Across Italian Regions and Implications for Climate Change: A Panel Data Analysis. *Environmental and Resource Economics* **72**: 207-246. doi:10.1007/s10640-018-0279-z
- Midgley JJ, Kruger LM, Skelton R. 2011.** How do fires kill plants? The hydraulic death hypothesis and Cape Proteaceae 'fire-resisters'. *South African Journal of Botany* **77**: 381-386. doi:10.1016/j.sajb.2010.10.001
- Migliavacca M, Dosio A, Camia A, Hobourg R, Houston-Durrant T, Kaiser JW, Khabarov N, Krasovskii AA, Marcolla B, San Miguel-Ayanz J et al. 2013.** Modeling biomass burning and related carbon emissions during the 21st century in Europe. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **118**: 1732-1747. doi:10.1002/2013JG002444
- Moriondo M, Good P, Durao R, Bindi M, Giannakopoulos C, Corte-Real J. 2006.** Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research* **31**: 85-95.

- Nehemy MF, Benettin P, Asadollahi M, Pratt D, Rinaldo A, McDonnell JJ. 2021.** Tree water deficit and dynamic source water partitioning. *Hydrological Processes* **35**: 511. doi:10.1002/hyp.14004
- Noel ARA. 1970.** The girdled tree. *The Botanical Review* **36**: 162-195.
- O'Brien JJ, Hiers JK, Varner JM, Hoffman CM, Dickinson MB, Michaletz ST, Loudermilk EL, Butler BW. 2018.** Advances in Mechanistic Approaches to Quantifying Biophysical Fire Effects. *Current Forestry Reports* **4**: 161-177. doi:10.1007/s40725-018-0082-7
- Oberhuber W, Gruber A, Kofler W, Swidrak I. 2014.** Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *European Journal of Forest Research* **133**: 467-479. doi:10.1007/s10342-013-0777-z
- Oberhuber W, Hofbauer W, Kofler W. 2001.** Absterben und Wuchsanomalien der Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) auf Trockenstandorten des Tschirgant-Bergsturzes (Tirol). *Naturwissenschaftlich-medizinischer Verein Innsbruck* **88**: 87-97.
- Oberhuber W, Kofler W. 2002.** Dendroclimatological spring rainfall reconstruction for an inner Alpine dry valley. *Theoretical and Applied Climatology* **71**: 97-106.
- Oberhuber W, Mayr S. 1998.** Dendroklimatologische Untersuchung von Kiefernbeständen (*Pinus sylvestris* L.) auf Schuttmaterial des Tschirgant-Bergsturzes (Tirol). *Naturwissenschaftlich-Medizinischer Verein Innsbruck* **85**: 35-45.
- Oberhuber W, Sehrt M, Kitz F. 2020.** Hygroscopic properties of thin dead outer bark layers strongly influence stem diameter variations on short and long time scales in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Agricultural and Forest Meteorology* **290**: 108026. doi:10.1016/j.agrformet.2020.108026
- Oberhuber W, Stumböck M, Kofler W. 1998.** Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees* **13**: 19-27.
- Pausas JG. 2015.** Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* **29**: 315-327. doi:10.1111/1365-2435.12372
- Pausas JG, Keeley JE. 2017.** Epicormic Resprouting in Fire-Prone Ecosystems. *Trends In Plant Science* **22**: 1008-1015. doi:10.1016/j.tplants.2017.08.010.
- Pichler P, Oberhuber W. 2007.** Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management* **242**: 688-699.
- Pilcher JR. 1990.** Sample preparation, cross-dating and measurement. *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*: 40-51.
- Piovesan G, Biondi F, Di Filippo A, Alessandrini A, Maugeri M. 2008.** Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* **14**:1265-1281.
- Pretzsch H, Rötzer T, Matyssek R, Grams TEE, Häberle KH, Pritsch K, Munch JC. 2014.** Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees* **28**: 1305-1321. doi:10.1007/s00468-014-1035-9

- Pretzsch H. 2019.** *Grundlagen der Waldwachstumsforschung*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Pretzsch H, Schütze G, Uhl E. 2013.** Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology* **15**: 483-495.
- Quevedo L, Rodrigo A, Espelta JM. 2007.** Post-fire resprouting ability of 15 non-dominant shrub and tree species in Mediterranean areas of NE Spain. *Annals of Forest Science* **64**: 883-890. doi:10.1051/forest:2007070
- Randerson JT, Chen Y, van der Werf GR, Rogers BM, Morton DC. 2012.** Global burned area and biomass burning emissions from small fires. *Journal of Geophysical Research* **117**: G04012. doi:10.1029/2012JG002128
- Regner B. 2014.** *Ergänzung zum Technischer Bericht Befliegung und Auswertung Absamer Vorberg (Hochmahdkopf)*. Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft. Institut für Waldagentur, Wien, AT.
- Reineking B, Weibel P, Conedera M, Bugmann H. 2010.** Environmental determinants of lightning- vs. human-induced forest fire ignitions differ in a temperate mountain region of Switzerland. *International Journal of Wildland Fire* **19**: 541-557.
- Reinhard M, Rebetez M, Schlaepfer R. 2005.** Recent climate change: rethinking drought in the context of forest fire research in Ticino, south of Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology* **82**: 17-25.
- Schubert AT, Nano CEM, Clarke PJ, Lawes MJ. 2016.** Evidence for bark thickness as a fire-resistance trait from desert to savanna in fire-prone inland Australia. *Plant Ecology* **217**: 683-696. doi:10.1007/s11258-016-0611-z
- Schuster R, Oberhuber W. 2013.** Drought sensitivity of three co-occurring conifers within a dry inner Alpine environment. *Trees* **27**: 61-69. doi:10.1007/s00468-012-0768-6
- Serra-Maluquer X, Mencuccini M, Martinez-Vilata J. 2018.** Changes in tree resistance, recovery and resilience across three successive extreme droughts in the northeast Iberian Peninsula. *Oecologia* **187**: 343-354.
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT. 2014.** How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment* **37**: 153-161.
- Smith D, Lewis D. 2007.** Dendroglaciology. *Encyclopedia of Quaternary Science*: 988-994.
- Smith KT, Sutherland EK. 2001.** Terminology and biology of fire scars in selected central hardwoods. *Tree-Ring Research* **57**: 141-147.
- Smith KT, Arbellay E, Falk DA, Sutherland EK. 2016.** Macroanatomy and compartmentalization of recent fire scars in three North American conifers. *Canadian Journal of Forest Research* **46**: 535-542.
- Stambaugh MC, Smith KT, Dey DC. 2017.** Fire scar growth and closure rates in white oak (*Quercus alba*) and the implications for prescribed burning. *Forest Ecology and Management* **391**: 396-403. doi:10.1016/j.foreco.2017.02.005

- Steppe K, Cochard H, Lacoïnte A, Améglio T. 2012.** Could rapid diameter changes be facilitated by a variable hydraulic conductance? *Plant, Cell & Environment* **35**: 150-157. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02424.x
- Steppe K. 2018.** The potential of the tree water potential. *Tree Physiology* **38**: 937-940.
- Stone JE, Kolb TE, Corvington WW. 1999.** Effects of Restoration Thinning on Presettlement *Pinus ponderosa* in Northern Arizona. *Restoration Ecology* **7**: 172-182.
- Swetnam TW. 1993.** Fire History and Climate Change in Giant Sequoia Groves. *Science* **262**: 885-889.
- Thompson MTC, Koyama A, Kavanagh KL. 2017.** Wildfire effects on physiological properties in conifers of central Idaho forests, USA. *Trees* **31**: 545-555. doi:10.1007/s00468-016-1489-z
- Thonicke K, Venevsky S, Sitch S, Cramer W. 2001.** The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Mode. *Global Ecology & Biogeography* **10**: 661-677.
- Tian XR, Zhao FJ, Shu LF, Wang MY. 2014.** Changes in forest fire danger for south-western China in the 21st century. *International Journal of Wildland Fire* **23**: 185-195. doi:10.1071/WF13014
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002.** *Xylem structure and the ascent of sap*. New York, NY, USA: Springer.
- Valentine HT, Maekelae A. 2005.** Bridging process-based and empirical approaches to modeling tree growth. *Tree Physiology* **25**: 769-779.
- Valor T, Casals P, Altieri S, González-Olabarria JR, Piqué M, Battipaglia G. 2018.** Disentangling the effects of crown scorch and competition release on the physiological and growth response of *Pinus halepensis* Mill. using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopes. *Forest Ecology and Management* **424**: 276-287. doi:10.1016/j.foreco.2018.04.056
- Valor T, González-Olabarria JR, Piqué M. 2015.** Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *Forest Ecology and Management* **343**: 101-109. doi:10.1016/j.foreco.2015.02.002
- Van der Maaten E, Pape J, van der Maaten-Theunissen M, Scharnweber T, Smiljanic M, Cruz-García R, Wilmking M. 2018.** Distinct growth phenology but similar daily stem dynamics in three co-occurring broadleaved tree species. *Tree Physiology* **38**: 1820-1828. doi:10.1093/treephys/tpy042
- Van Mantgem PJ, Stephenson NL, Mutch LS, Johnson VG, Esperanza AM, Parsons DJ. 2003.** Growth rate predicts mortality of *Abies concolor* in both burned and unburned stands. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1029-1038.
- Vasilakos C, Kalabokidis K, Hatzopoulos J, Matsinos I. 2009.** Identifying wildland fire ignition factors through sensitivity analysis of a neural network. *Natural Hazards* **50**: 125-143. doi:10.1007/s11069-008-9326-3

- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG. 2017.** Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology* **59**: 356-389. doi:10.1111/jipb.12534
- Voelker SL, Muzika RM, Guyette RP. 2008.** Individual tree and stand level influences on the growth, vigor, and decline of red oaks in the Ozarks. *Forest Science* **54**: 8-20.
- Wastl C, Schunk C, Leuchner M, Pezzatti GB, Menzel A. 2012.** Recent climate change: long-term trends in meteorological forest fire danger in the Alps. *Agriculture and Forest Meteorology*. **162-163**: 1-13.
- Weber P, Bugmann HKM, Fonti P, Rigling A. 2008.** Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management* **254**: 96-106.
- Weber P, Bugmann H, Rigling A. 2007.** Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner Alpine dry valley. *Journal of Vegetation Science*. **18**: 777-792.
- 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 für Forstwesen* **166**: 380-388. doi:10.3188/szf.2015.0380
- Wehrli A, Brang P, Maier B, Duc P, Binder F, Lingua E, Ziegner K, Kleemayr K, Dorren L. 2007.** Schutzwaldmanagement in den Alpen – eine Übersicht. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **158**: 142-156.
- West AG, Nel JA, Bond WJ, Midgley JJ. 2016.** Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid post-fire tree mortality. *New Phytologist* **211**: 828-838. doi:10.1111/nph.13979
- Wheeler TD, Stroock AD. 2008.** The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. *Nature* **455**: 208-212. doi:10.1038/nature07226
- Zang C, Hartl-Meier C, Dittmar C, Rothe A, Menzel A. 2014.** Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology* **20**: 3767-3779. doi:10.1111/gcb.12637
- Zweifel R, Zimmermann L, Newbery DM. 2005.** Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiology* **25**: 147-156.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM. 2006.** Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* **57**: 1445-1459.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ. 2007.** Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: Interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany* **58**: 2113-2131. doi:10.1093/jxb/erm050
- Zweifel R, Haeni M, Buchmann N, Eugster W. 2016.** Are trees able to grow in periods of stem shrinkage. *New Phytologist* **211**: 839-849. doi:10.1111/nph.13995