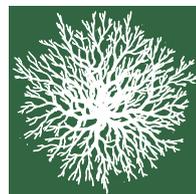


# Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen



Journal forestier suisse  
Rivista forestale svizzera  
Swiss Forestry Journal

ISSN 0036-7818 (Print) • ISSN 2235-1469 (Internet)  
[www.forstverein.ch](http://www.forstverein.ch)

Zweimonatliche wissenschaftliche Zeitschrift des Schweizerischen Forstvereins

Journal scientifique bimensuel de la Société forestière suisse

Bimonthly scientific journal by the Swiss Forestry Society

The journal is covered by AGRIS, CAB Abstracts, HoWiLit, Scopus and Swiss Wildlife Information Service (SWIS), Wildlife & Ecology Studies Worldwide.

#### Finanzielle Unterstützung • Soutien financier • Financial support

- Bundesamt für Umwelt (BAFU) • Office fédéral de l'environnement (OFEV)
- Akademie der Naturwissenschaften Schweiz (SCNAT) • Académie suisse des sciences naturelles (SCNAT)
- die Schweizer Kantone • les cantons suisses

#### Herausgeber • Editeur • Publisher

Schweizerischer Forstverein, Geschäftsstelle, Obstgartenstrasse 27,  
CH-8006 Zürich, Telefon +41 44 350 08 02, [info@forstverein.ch](mailto:info@forstverein.ch)

#### Chefredaktorin • Rédactrice en chef • Editor-in-chief

Barbara Allgaier Leuch  
Mythenstrasse 2, CH-8308 Illnau, Telefon +41 52 347 21 79, [szf@forstverein.ch](mailto:szf@forstverein.ch)

#### Inserate • Annonces • Advertisements

Stämpfli AG, Inseratemanagement,  
Wölflistrasse 1, Postfach, CH-3001 Bern,  
Telefon +41 31 300 63 82, [inserate@staempfli.com](mailto:inserate@staempfli.com)

#### Copyright

Reprints only with the approval of the publisher

#### Mitgliedschaft • Affiliation • Membership

beim Schweizerischen Forstverein • à la Société forestière suisse

- Einzelmitglied • membre individuel: CHF 200.– (EUR 175.–)
- Kollektivmitglied • membre collectif: CHF 400.– (EUR 350.–)
- Familienmitgliedschaft • membre famille: CHF 325.– (EUR 285.–)
- Studierende • étudiants: CHF 100.– (EUR 85.–)

In der Mitgliedschaft sind das Abonnement der Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen und der Zugang zur elektronischen Zeitschrift inbegriffen • L'abonnement du Journal forestier suisse et l'accès au Journal électronique sont inclus dans l'affiliation.

#### Abonnement • Abonnement • Subscription

Switzerland: CHF 175.–  
International: EUR 130.–  
Internet access for individual subscribers is free.

EXCELLENCE IN PROJECT MANAGEMENT

# CYCAD

Ihr Spezialist für  
Gruben, Steinbrüche  
und Deponien.



Cycad AG • Langmauerweg 12 • CH-3011 Bern  
+41 31 318 7744 • [info@cycad.ch](mailto:info@cycad.ch) • [www.cycad.ch](http://www.cycad.ch)

Ich will die Schweizerische Zeitschrift für  
Forstwesen abonnieren • Mitglied beim  
Schweizerischen Forstverein werden



Je m'abonne au Journal forestier  
suisse • J'adhère à la Société  
forestière suisse



I subscribe to the Swiss Forestry Journal •  
I apply for membership of the  
Swiss Forestry Society



# Natürliche Baummortalität in Mitteleuropa: Mortalitätsraten und -muster im Vergleich

**Lisa Hülsmann** Waldressourcen und -management, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL (CH); Waldökologie, ETH Zürich (CH); Theoretische Ökologie, Universität Regensburg (DE)\*  
**Harald Bugmann** Waldökologie, ETH Zürich (CH)  
**Peter Meyer** Waldressourcen/Naturwald, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (DE)  
**Peter Brang** Waldressourcen und -management, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL (CH)

## Natürliche Baummortalität in Mitteleuropa: Mortalitätsraten und -muster im Vergleich

Die Mortalität von Bäumen ist einer der Schlüsselprozesse in der Walddynamik. Da Bäume sehr alt werden können und verschiedene, sich gegenseitig beeinflussende Faktoren an deren Tod beteiligt sind, ist es schwierig, Mortalitätsprozesse im Wald zu untersuchen. Von besonderem Wert für Mortalitätsstudien sind Daten von langfristigen Inventuren aus unbewirtschafteten Wäldern. Solche Daten aus Naturwaldreservaten in der Schweiz und in Deutschland wurden in der vorliegenden Studie verwendet, um 1) Mortalitätsraten für 18 Gehölzarten abzuleiten und 2) Mortalitätsmodelle für diese Arten zu entwickeln. Die ermittelten Mortalitätsraten wiesen eine grosse Variabilität zwischen den Reservaten auf und waren in Beständen mit vielen jungen Bäumen sowie mit einem hohen Anteil von kurzlebigen Pionierarten besonders hoch. Bei der Berechnung von Mortalitätsraten muss besonders auf eine einheitliche Kluppschwelle sowie eine Normierung des Beobachtungszeitraums geachtet werden. Modelle zur Vorhersage der Einzelbaum mortalität können mithilfe des Stammdurchmessers sowie des Grundflächenzuwachses gebildet werden. Sie weisen darauf hin, dass insbesondere schwache und schlecht wachsende Bäume starben. Es gibt jedoch auch artspezifische Unterschiede. So hatten kurzlebige Arten überwiegend eine hohe Mortalitätswahrscheinlichkeit. Wenig schattentolerante Arten zeigten bei geringen Durchmessern und einem langsamen Wachstum ein höheres Mortalitätsrisiko als schattentolerante Arten. Ausgelöst wurde die Mortalität in den Naturwaldreservaten in der Schweiz und in Deutschland vor allem durch Konkurrenz sowie durch Trockenheit und Frost. Altersbedingte Mortalität, wie sie für einen ukrainischen Buchenurwald nachgewiesen wurde, war hingegen in den Reservaten nicht zu finden. Mortalitätsraten und -muster der Reservate werden in Zukunft immer mehr denen von Urwäldern ähneln. Dennoch wird es noch etliche Jahrzehnte oder Jahrhunderte unbeeinflusster Waldentwicklung dauern, bis sich ein ähnlicher Sukzessionszustand einstellen wird.

**Keywords:** mortality rates, mortality patterns, natural forest reserves, primeval beech forest, tree mortality  
**doi:** 10.3188/szf.2018.0166

\* Universitätsstrasse 31, DE-93053 Regensburg, E-Mail [lisa.huelsmann@ur.de](mailto:lisa.huelsmann@ur.de)

**I**m Gegensatz zu Sämlingen und jungen Bäumen, die häufig in grosser Anzahl auftreten, aber nur eine geringe Überlebenswahrscheinlichkeit haben, ist die Mortalitätswahrscheinlichkeit etablierter Bäume deutlich geringer. Umso mehr gilt dies in bewirtschafteten Wäldern, da dort die Konkurrenz künstlich gering gehalten wird und viele der weniger vitalen Bäume entnommen werden, bevor sie sterben (Bravo-Oviedo et al 2006). Über die geringe Anzahl von geeigneten Untersuchungsobjekten für Mortalitätsstudien hinaus wird das Verständnis des Mortalitätsprozesses dadurch erschwert, dass meistens mehr als eine Ursache am Absterben beteiligt ist (Franklin et al 1987). So ist es oft unmöglich, festzustellen, ob ein Baum der Konkurrenz von Nachbarbäumen, der Trockenheit oder einem Schädling

zum Opfer gefallen ist, da sich die Effekte dieser Faktoren gegenseitig verstärken können. Oft wird eine «Hintergrundmortalität», also das «reguläre» Absterben von Bäumen aufgrund von Konkurrenz sowie kleinräumigen Störungen, von einer «störungsbedingten Mortalität» als Folge von Grossereignissen wie Wind oder Feuer unterschieden. Diese Abgrenzung ist jedoch stark subjektiv beeinflusst und in der Praxis oft willkürlich.

Die lange Lebensdauer von Bäumen und das komplexe Wirkungsgefüge, das ihr Absterben bestimmt, erschweren die Untersuchung der Baummortalität. Ein besseres Verständnis wäre aber dringend erforderlich, da der Tod eines Baumes den Bestand oft drastisch verändert (Harper 1977). Er führt zu anderen Lichtverhältnissen, schafft Platz

und Ressourcen für Nachbarbäume und die Verjüngung und hinterlässt Totholz, ein wichtiges Element für die Biodiversität im Wald (Doerfler et al 2017). Ökologen wie Forstwissenschaftler sind daher daran interessiert, die Baum mortalität zu quantifizieren und zu verstehen, welche Prozesse am Tod beteiligt sind (Steinkamp et al 2015). Mortalität kann basierend auf verschiedenen Kenngrößen quantifiziert werden, zum Beispiel als Anteil des Volumens, der Grundfläche oder der Anzahl der Bäume. Auf Letzterem beruhen die folgenden Analysen.

Eine besonders vielversprechende Datenquelle zur Untersuchung der Baum mortalität stellen lange beobachtete Versuchsflächen in unbewirtschafteten Wäldern dar (Bravo-Oviedo et al 2006). Inventurdaten aus solchen Beständen ermöglichen die Berechnung von natürlichen Mortalitätsraten und eine detaillierte Analyse der Mortalitätsmuster, also welche Bäume unter welchen Bedingungen am ehesten von Mortalität betroffen sind (Wunder et al 2008). Inventurdaten aus Naturwäldern können zudem zur Entwicklung von empirischen Mortalitätsfunktionen verwendet werden, die den Einfluss von Baum- und Bestandsvariablen auf die Mortalitätswahrscheinlichkeit von Einzelbäumen beschreiben. Solche empirisch abgeleiteten Mortalitätsmodelle haben ein hohes Potenzial, Vorhersagen der Waldentwicklung verlässlicher und wirklichkeitstreu zu machen. In Zeiten eines sich ändernden Klimas und möglicher Verschiebungen des Artenspektrums sind klimasensitive Mortalitätsmodelle, welche die unterschiedlichen Überlebensstrategien einzelner Baumarten berücksichtigen, besonders gefragt.

Im vorliegenden Artikel, der auf der Dissertation von Hülsmann (2016) beruht, werden zum einen die Mortalitätsraten vieler Gehölzarten in unbe-

wirtschafteten Wäldern Mitteleuropas vergleichend dargestellt. Zum anderen werden empirische Mortalitätsmodelle verwendet, um jene Bäume zu identifizieren, die besonders von Mortalität betroffen sind. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Modelle in erster Linie für die Vorhersage von Baum mortalität in Simulationsmodellen entwickelt und Prädiktoren entsprechend stark selektiert wurden (Hülsmann et al 2016, Hülsmann et al 2018). Dennoch lassen sich mithilfe der empirischen Zusammenhänge auch die wichtigsten Mortalitätsmuster und -prozesse sowie entsprechende Artunterschiede ableiten.

Insbesondere sollen die folgenden Fragen beantwortet werden: 1) Welche Mortalitätsraten sind in unbewirtschafteten Wäldern in Mitteleuropa zu erwarten, und wodurch lassen sich die festgestellten Unterschiede erklären? 2) Was zeichnet absterbende Bäume aus, und welche Unterschiede bestehen zwischen den Baumarten? 3) Inwiefern unterscheidet sich die Mortalität von Buchen in sekundären – also nicht mehr bewirtschafteten – Naturwäldern von derjenigen in noch nie bewirtschafteten Urwäldern?

## Material und Methoden

### Inventurdaten aus unbewirtschafteten Wäldern

Für die Analyse wurden zwei umfangreiche Datensätze aus Naturwaldreservaten in der Schweiz (CH) und in Deutschland (Niedersachsen; NI) kombiniert (Abbildung 1; Meyer et al 2006, Heiri et al 2011, Meyer et al 2015).<sup>1</sup> Die ersten Reservate wurden ab 1948 (CH) beziehungsweise 1970 (NI) wissenschaftlich untersucht; zum Teil in Wäldern, die bereits damals seit längerer Zeit nicht – vereinzelt sogar noch nie – bewirtschaftet worden waren. Seitdem wurden auf sogenannten Kernflächen alle Bäume mit einem Brusthöhdurchmesser (BHD) von mehr als 4 cm (CH) beziehungsweise 7 cm (NI) mit Nummern versehen und in Intervallen von 4 bis 27 Jahren aufgenommen. Heute stehen für einige Kernflächen bis zu sechs Aufnahmen zur Verfügung. Insgesamt umfassen die beiden Netzwerke ungefähr 180 000 Bäume auf mehr als 400 Kernflächen in über 100 Reservaten. Zwar wurden bereits einzelne Schweizer Reservate für Mortalitätsstudien verwendet (Wunder et al 2008, Rohner et al 2012); der nun vorliegende Datensatz beider Netzwerke ist jedoch in seinem Umfang einmalig in Europa.

Für die Mortalitätsuntersuchungen wurden Kernflächen mit mindestens drei Inventuren ausgewählt. Die Mortalität wurde nur für jene Baumarten statistisch modelliert, für die mindestens 20 Bäume pro Kernfläche zur Verfügung standen. Zudem soll-

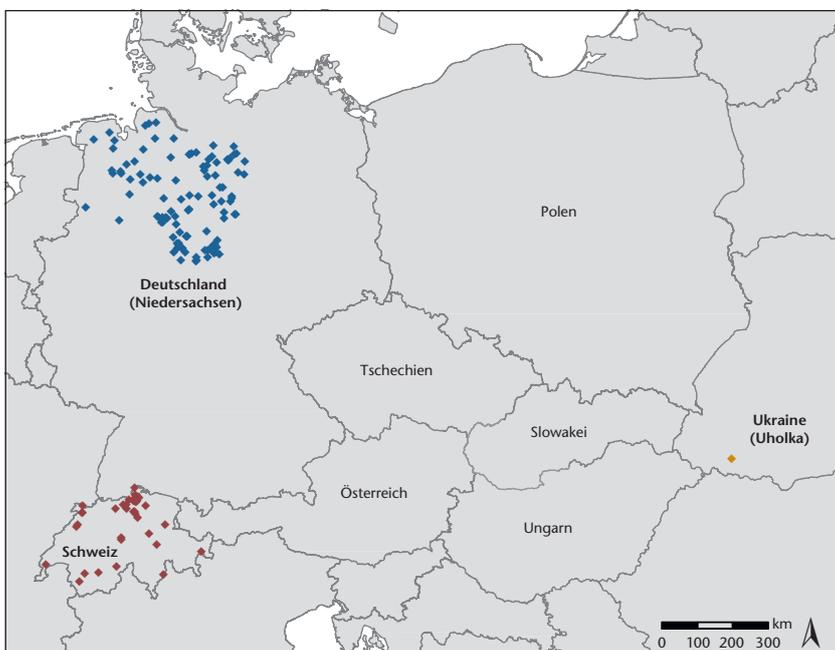


Abb 1 Lage der Naturwaldreservate in der Schweiz (CH) und in Deutschland (Niedersachsen; NI) sowie Lage des ukrainischen Urwalds Uholka (UA).

<sup>1</sup> für Details siehe auch [www.waldreservate.ch](http://www.waldreservate.ch) und [www.naturwaelder.de](http://www.naturwaelder.de) (12.2.2018)

Arten	Gesamt	Nieder-sachsen	Schweiz	Tote Bäume	Anzahl Reservate	Anzahl Kernflächen
<i>Abies alba</i> (Weisstanne)	7140	0	7140	1147	7	31
<i>Acer campestre</i> (Feldahorn)	1183	0	1183	256	5	19
<i>Acer pseudoplatanus</i> (Bergahorn)	1399	24	1375	255	12	26
<i>Alnus incana</i> (Grauerle)	1252	0	1252	734	5	11
<i>Betula pendula</i> (Hängebirke)	1847	300	1547	723	7	14
<i>Carpinus betulus</i> (Hagebuche)	5789	1637	4152	1283	19	28
<i>Cornus mas</i> (Kornelkirsche)	1123	0	1123	215	1	10
<i>Corylus avellana</i> (Hasel)	1427	0	1427	739	8	14
<i>Fagus sylvatica</i> (Buche)	26 645	6899	19 746	4018	40	118
<i>Fraxinus excelsior</i> (Esche)	7645	142	7503	1715	19	52
<i>Picea abies</i> (Fichte)	12 965	458	12 507	2209	20	59
<i>Pinus mugo</i> (Bergföhre)	7376	0	7376	1250	4	21
<i>Pinus sylvestris</i> (Waldföhre)	2925	317	2608	519	10	24
<i>Quercus pubescens</i> (Flaumeiche)	2968	0	2968	429	2	15
<i>Quercus</i> spp. (Stiel- und Traubeneiche)	7250	832	6418	1536	22	48
<i>Sorbus aria</i> (Mehlbeere)	1546	0	1546	492	8	23
<i>Tilia cordata</i> (Winterlinde)	1911	0	1911	344	8	16
<i>Ulmus glabra</i> (Bergulme)	631	20	611	137	4	11
<b>Gesamt</b>	<b>93 022</b>	<b>10 629</b>	<b>82 393</b>	<b>18 001</b>	<b>54</b>	<b>197</b>

**Tab 1** Anzahl der vorliegenden Beobachtungen, aufgeschlüsselt nach Baum- und Straucharten sowie nach den beiden Ländern. Aufgeführt ist auch die Anzahl der Reservate beziehungsweise Kernflächen, aus denen die Beobachtungen stammen. Es ist zu beachten, dass in früheren Inventuren in den Schweizer Reservaten nicht zwischen *Quercus petraea* und *Q. robur* unterschieden wurde, weshalb die beiden Arten gemeinsam ausgewertet werden mussten (*Quercus* spp.).

ten pro Baumart mindestens 10 Kernflächen vorliegen, sodass die Daten potenziell einen breiten Umweltgradienten widerspiegeln. Kernflächen, die von sehr grossen Störungen («stand replacing disturbances») betroffen waren, wurden ausgeschlossen (Pfywald, CH: Mortalität durch Feuer; Bruchberg, NI: Borkenkäferbefall). Auswertbar waren Daten von 18 Gehölzarten aus fast 200 Kernflächen (Tabelle 1). Diese stammen aus 54 Reservaten, die auf einer Höhe zwischen 4 und 2097 m über dem Meer liegen. Auch klimatisch sind verschiedenste Umweltbedingungen abgedeckt. Die Jahresmitteltemperaturen liegen zwischen  $-0.1$  und  $10.3$  °C; der mittlere Jahresniederschlag zwischen 568 und 2426 mm.

Für einen Vergleich der Mortalitätsmuster der Buche in ehemals bewirtschafteten und in nahezu ursprünglichen Wäldern wurden zudem drei Inventuren einer 10-ha-Fläche hinzugezogen, die seit dem Jahr 2000 im 5-Jahres-Rhythmus in einem Buchenurwald in der Westukraine (UA) durchgeführt wurden (Abbildung 1). Diese detaillierteren Untersuchungen erfolgten mithilfe eines stärker selektierten Datensatzes aus Reservaten mit einem nennenswerten Buchenanteil (vgl. Hülsmann et al 2016).

### Mortalitätsraten

Im ersten Schritt wurde die Mortalität auf Bestandesebene mithilfe von Mortalitätsraten analysiert. Diese wurden für jede Kernfläche, Inventurperiode und Baumart getrennt berechnet, sofern mehr

als zehn Beobachtungen vorlagen. Zudem wurden nur Bäume mit BHD  $\geq 7$  cm verwendet, um die Vergleichbarkeit zwischen den beiden Reservatsnetzwerken (CH/NI) zu gewährleisten. Der Anteil abgestorbener Bäume ( $m$ ) wurden dann auf einen Zeitraum von 10 Jahren skaliert:

$$m_{10} = 1 - (N_0/N_1)^{10/t} \quad (1)$$

wobei  $N_0$  und  $N_1$  die Anzahl lebender Bäume am Anfang beziehungsweise am Ende der Mortalitätsperiode sind. Auf die Berechnung jährlicher Mortalitätsraten wurde verzichtet, da diese in grafischen Darstellungen sehr hohe Einzelwerte überbetonen und nur einen geringen Kontrast der zumeist eher tiefen Mortalitätsraten aufweisen (siehe Abbildung 2). Da die Kernflächengrösse stark variiert, wurden die Mortalitätsraten in der grafischen Darstellung sowie für die Berechnung von Mittelwerten mit der Anzahl der zugrundeliegenden Beobachtungen gewichtet.

### Mortalitätsmodelle

Im zweiten Schritt wurde die Mortalitätswahrscheinlichkeit von Einzelbäumen modelliert. Im Unterschied zu Mortalitätsraten kann mithilfe solcher Einzelbaummodelle der Einfluss von Baum- und gegebenenfalls auch Umweltvariablen auf die Mortalität untersucht werden. Zu diesem Zweck wurden jeweils drei aufeinanderfolgende Inventuren von Bäumen, die in der ersten und zweiten Inventur als

lebend und in der dritten als tot oder lebend registriert worden waren, kombiniert. Diese Beobachtungen wurden dazu verwendet, die Mortalitätswahrscheinlichkeit zwischen der zweiten und dritten Inventur zu modellieren. Als Prädiktor wurde zum einen der BHD der zweiten Inventur verwendet, um zu berücksichtigen, dass Bäume mit geringem Durchmesser einen schlechteren Zugang zu Ressourcen wie Licht und Nährstoffen haben. Gleichzeitig kann mithilfe des BHD als Grösßenmerkmal auch ein allfälliger Alterstrend der Mortalität abgebildet werden. Zusätzlich zum BHD wurde der baumspezifische jährliche relative Grundflächenzuwachs (relGZ) zur Vorhersage der Mortalität verwendet (Hülsmann et al 2017). Dieser wurde mithilfe der Grundfläche (G) der ersten und der zweiten Inventur als mittlere jährliche Wachstumsrate während des Zeitraums ( $\Delta t$ ) bestimmt:

$$\text{relGZ} = \left(\frac{G_2}{G_1}\right)^{\frac{1}{\Delta t}} - 1 \quad (2)$$

Die Wachstumsgrösse relGZ ist vergleichsweise unabhängig vom BHD und spiegelt die Vitalität des Baums wider. Der Einfluss von BHD und relGZ auf die Mortalitätswahrscheinlichkeit wurde in ver-

schiedenen Kombinationen mit ansteigender Komplexität getestet. Ergänzend wurden Umweltvariablen hinzugezogen, um den Einfluss von Temperatur und Niederschlag sowie von Bestandesgrössen wie Dichte, Bestandesalter und -struktur auf die Mortalität zu untersuchen.

Die Modelle wurden mithilfe generalisierter logistischer Regression gebildet, um zu korrigieren, dass die Beobachtungen des Absterbens über unterschiedlich lange Zeiträume gemacht wurden (Yang & Huang 2013). Das beste Modell wurde für jede Baumart separat mithilfe einer robusten Modellselektion und dem Brier Score (BS) ausgewählt (Steyerberg et al 2010). Weitere Informationen zur Modellwahl sowie zur Berechnung der Umweltvariablen sind Hülsmann et al (2018) zu entnehmen. Für Hintergrundinformationen zur Analyse der Buchenmortalität wird auf Hülsmann et al (2016) verwiesen.

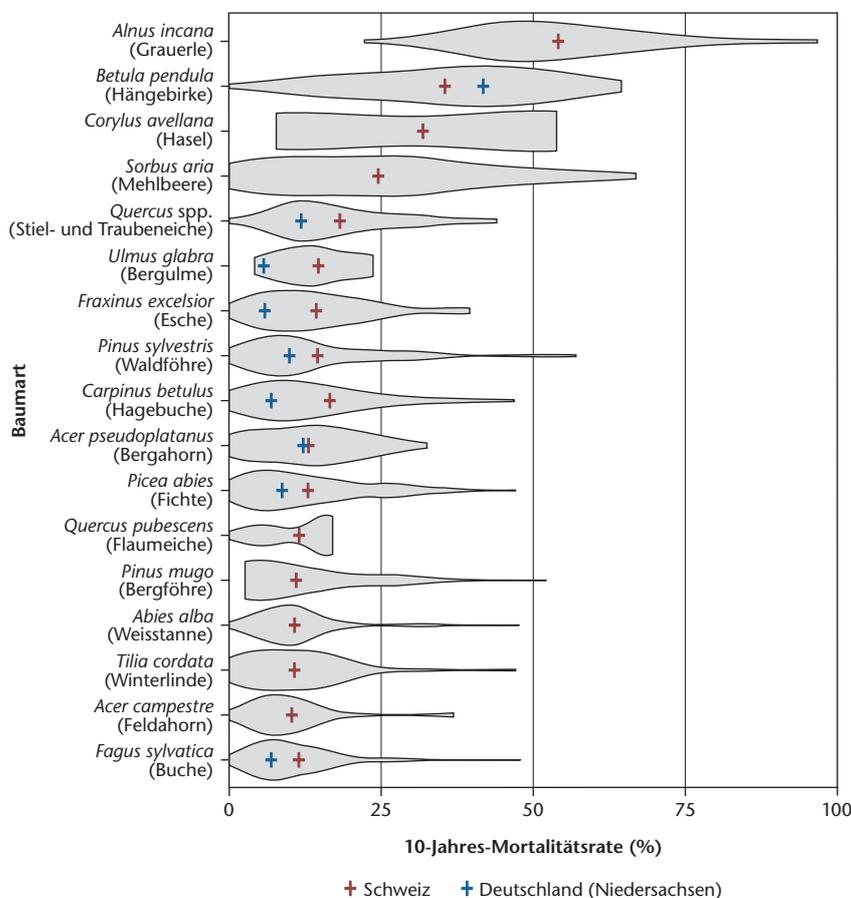
## Resultate

### Mortalitätsraten europäischer Baumarten

Die Mortalitätsraten in den Naturwaldreservaten unterschieden sich zwischen den untersuchten Baumarten stark (Abbildung 2). Während mehr als 25% der Grauerlen, Hängebirken und Haseln in einem Zeitraum von zehn Jahren starben, waren die Mortalitätsraten der übrigen Baumarten deutlich geringer. Mit circa 10% starben besonders wenige Individuen von Buche, Feldahorn, Winterlinde und Weisstanne. Zwischen den einzelnen Kernflächen und Inventurzeiträumen variierten die Mortalitätsraten allerdings bei allen Baumarten erheblich, insbesondere, wenn die Berechnungen auf weniger als 30 Beobachtungen beruhten. Die durchschnittlichen Mortalitätsraten waren in den Schweizer Reservaten für fast alle Arten höher als in den niedersächsischen.

### Mortalitätsmodelle europäischer Baumarten

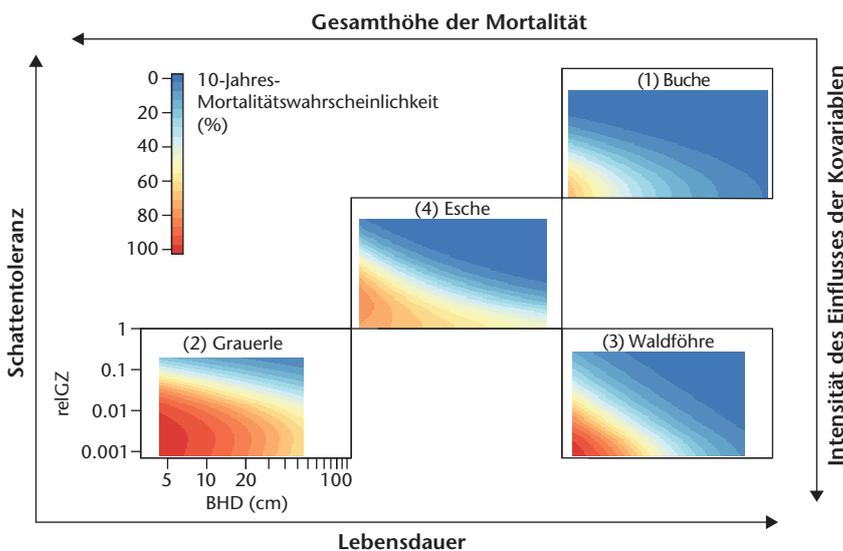
Alle ausgewählten Mortalitätsmodelle enthielten den Zuwachs relGZ als erklärende Variable (Tabelle 2), und 15 von 18 Modellen enthielten auch den BHD (Ausnahmen: Bergföhre, Bergulme und Kornelkirsche). Bei den meisten Arten wurde die Mortalität also sowohl als Funktion des Baumdurchmessers als auch des Wachstums des Baumes beschrieben. Nur bei sechs Arten berücksichtigte das beste Modell den Einfluss von zusätzlichen Umwelt- oder Bestandsvariablen (Tabelle 2). Da die Umwelteinflüsse zum Teil nur einen geringen Gradienten umspannten, was ihre zuverlässige Abbildung im Modell fragwürdig macht, und die Wachstumsvariable relGZ einen Teil der Klima- und Bestandesfaktoren abbildet, werden die zusätzlichen Umwelteffekte an dieser Stelle nicht weiter behandelt (für Details siehe Hülsmann et al 2018).



**Abb 2** Beobachtete 10-Jahres-Mortalitätsraten nach Baumarten, sortiert nach abnehmendem Mittelwert. Dargestellt ist die Verteilung der Mortalitätsraten je Kernfläche und Inventurperiode, die mit der Anzahl zugrundeliegender Beobachtungen gewichtet wurde. Die Mittelwerte je Land sind mit + markiert. Es wurden alle Bäume mit einem BHD  $\geq 7$  cm verwendet, was der Kluppschwelle in Niedersachsen entspricht. Kornelkirschen wiesen nur vereinzelt BHD  $\geq 7$  cm auf und konnten daher nicht berücksichtigt werden.

Baumart	Formel	Umwelt- oder Bestandsvariable
<i>Abies alba</i> (Weisstanne)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Acer campestre</i> (Feldahorn)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Acer pseudoplatanus</i> (Bergahorn)	$\log(BHD) + \logst(relGZ)$	
<i>Alnus incana</i> (Grauerle)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	+ log(G)
<i>Betula pendula</i> (Hängebirke)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Carpinus betulus</i> (Hagebuche)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Cornus mas</i> (Kornelkirsche)	$\logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Corylus avellana</i> (Hasel)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	+ log(P)
<i>Fagus sylvatica</i> (Buche)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Fraxinus excelsior</i> (Esche)	$\log(BHD) * \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Picea abies</i> (Fichte)	$\log(BHD) + \logst(relGZ)$	+ log(mBHD)
<i>Pinus mugo</i> (Bergföhre)	$\logst(relGZ)$	+ $\sqrt{P}$
<i>Pinus sylvestris</i> (Waldföhre)	$\log(BHD) + \logst(relGZ)$	
<i>Quercus pubescens</i> (Flaumeiche)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	+ log(mT)
<i>Quercus</i> spp. (Stiel- und Traubeneiche)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	+ log(G)
<i>Sorbus aria</i> (Mehlbeere)	$\log(BHD) + \logst(relGZ) + (\logst[relGZ])^2$	
<i>Tilia cordata</i> (Winterlinde)	$\log(BHD) \times \logst(relGZ)$	
<i>Ulmus glabra</i> (Bergulme)	$\logst(relGZ)$	

**Tab 2** Form des jeweils besten artspezifischen Mortalitätsmodells und gegebenenfalls enthaltene Umwelt- oder Bestandsvariablen (G: Bestandesgrundfläche, P: mittlerer Jahresniederschlag, mBHD: mittlerer Durchmesser im Bestand, mT: Jahresmitteltemperatur). Für jede Variable wurde eine geeignete Transformation gewählt (log, Wurzel). Der Durchmesser (BHD) wurde mithilfe des natürlichen Logarithmus, der Zuwachs (relGZ) mithilfe eines modifizierten Zehnerlogarithmus (logst; Stahel 2015) transformiert.



**Abb 3** Mortalitätsmuster in Abhängigkeit von Durchmesser (BHD) und Zuwachs (relGZ) für je eine typische Baumart der vier Mortalitätsgruppen. Die Muster zeigen Unterschiede im Hinblick auf die Gesamthöhe der Mortalität (von rechts nach links ansteigend) sowie auf die Intensität des Einflusses der Kovariablen (BHD und relGZ; von oben nach unten ansteigend). Diese Muster korrelieren mit der Überlebensstrategie der jeweiligen Baumart, die sich in der Lebensdauer (von links nach rechts ansteigend) sowie in der Schattentoleranz (von unten nach oben ansteigend) ausdrückt. Die farbigen Karten beruhen auf Vorhersagen der artspezifischen Mortalitätsmodelle. Enthielten diese eine Umweltvariable (Grauerle), wurde diese auf der Höhe des Medians fixiert.

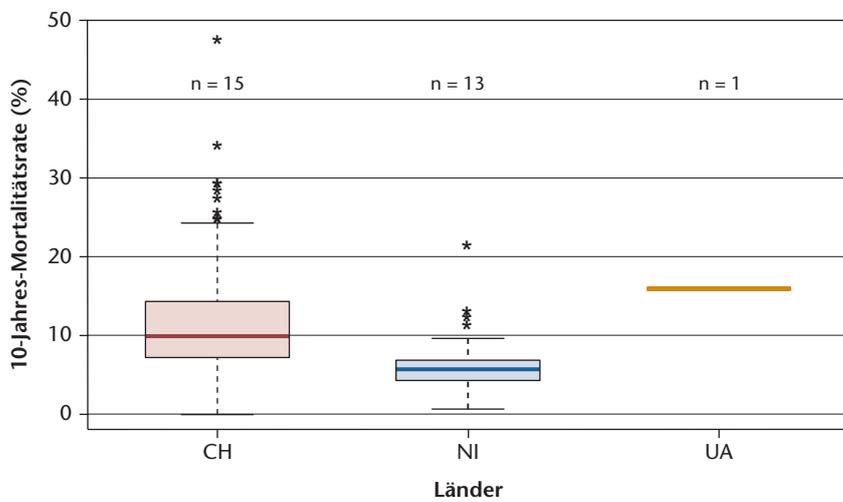
Besonders hohe Mortalitätswahrscheinlichkeiten wiesen schwache und schlecht wachsende Bäume auf (Abbildung 3). Dieser Zusammenhang zeigte sich bei fast allen Baumarten (siehe Hülsmann et al 2018 für die Mortalitätsmuster aller 18 Baumarten). Artspezifische Unterschiede waren hingegen bezüglich der Gesamthöhe der Mortalität sowie im Hinblick auf die Intensität des Einflusses der beiden Kovariablen BHD und relGZ erkennbar. Basierend auf diesen Kriterien konnten die Mortalitätsmuster der 18 Arten in vier Gruppen eingeteilt werden: 1) Überwiegend niedrige Mortalität und schwacher Einfluss von BHD und relGZ: Buche, Bergföhre, Bergulme, Fichte, Kornelkirsche, Weisstanne und Winterlinde; 2) hohe Mortalität auch von starken Bäumen und starker Einfluss des Zuwachses relGZ: Grauerle, Hängebirke, Hasel und Mehlbeere; 3) starker Einfluss von BHD und relGZ: Bergahorn, Flaumeiche, Stiel-/Traubeneiche und Waldföhre; und 4) mässiger Einfluss von BHD und relGZ: Esche, Feldahorn und Hagebuche (Abbildung 3).

### Mortalitätsraten der Buche

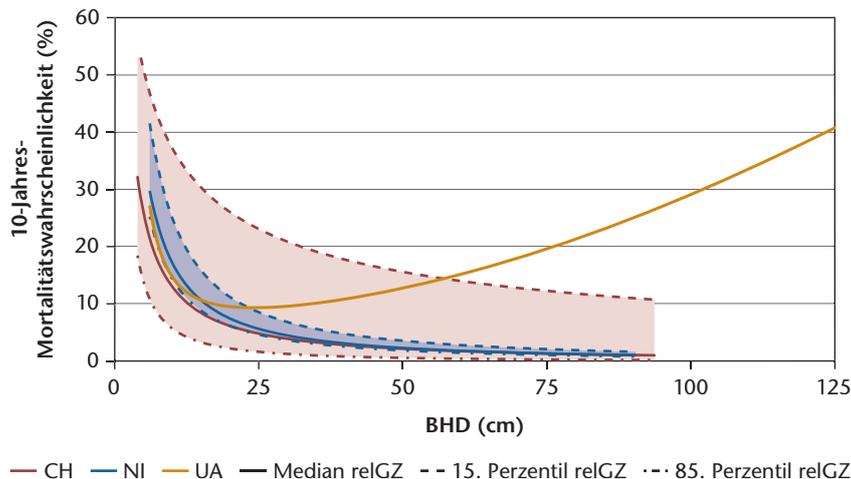
Die Buche hatte unter den untersuchten Arten die niedrigste Mortalitätsrate. Beim genaueren Hinsehen zeigten sich jedoch Unterschiede zwischen den Ländern (Abbildung 4). In der Schweiz waren die 10-Jahres-Mortalitätsraten mit einem Median von 10% deutlich höher als in den niedersächsischen Reservaten, wo der Median nur bei 5.7% lag. In beiden Ländern gibt es allerdings auch deutlich höhere Mortalitätsraten sowie Inventurzeiträume ohne nennenswerte Buchenmortalität. Letzteres ist insbesondere dann der Fall, wenn sich nur wenige Buchen auf einer Kernfläche befanden. Im ukrainischen Urwald starben im untersuchten Zeitraum deutlich mehr Bäume: Dort lag die 10-Jahres-Mortalitätsrate bei 16%.

### Mortalitätsmodelle der Buche

Die Mortalitätsmodelle für die Buche, die getrennt für die drei Länder entwickelt wurden, zeigten, dass sich die Länder nicht nur bezüglich der Mortalitätsraten, sondern auch im Hinblick auf die zugrundeliegenden Muster unterscheiden (Abbildung 5). Die absterbenden Bäume waren in den drei Ländern unterschiedlich gross und wiesen unterschiedliche Wachstumsraten auf. In den Naturwaldreservaten trugen sowohl BHD als auch relGZ dazu bei, die Mortalitätswahrscheinlichkeit einzelner Bäume zu erklären. Von Mortalität besonders betroffen waren schwache Bäume – das heisst solche mit einem BHD <20 cm – sowie langsam wachsende Bäume. In den Schweizer Reservaten erhöhte ein geringer Zuwachs die Mortalitätswahrscheinlichkeit deutlich stärker als in den niedersächsischen Reservaten. In der Ukraine brachte der relGZ keinen nennenswerten Vorteil zur Vorhersage der Mortalität und war im gewählten Modell



**Abb 4** Beobachtete 10-Jahres-Mortalitätsraten der Buche in der Schweiz (CH) sowie in Deutschland (Niedersachsen; NI) und in der Ukraine (Uholka; UA). Dargestellt ist die Verteilung der beobachteten Mortalitätsraten je Kernfläche und Inventurperiode, die mit der Anzahl zugrundeliegender Beobachtungen gewichtet wurde. Es wurden alle Bäume mit einem BHD  $\geq 7$  cm verwendet, was der Kluppschwelle in Niedersachsen entspricht. Für jedes Land ist die Anzahl der berücksichtigten Reservate angegeben.



**Abb 5** Mortalitätswahrscheinlichkeit der Buche in Abhängigkeit des BHD für drei Zuwachsniveaus. Die Vorhersagen beruhen auf den landesspezifischen Modellen für die Schweiz (CH), Deutschland (Niedersachsen; NI) und die Ukraine (Uholka; UA). Der Median und die Quantile wurden basierend auf den relGZ-Werten aller drei Datensätze ermittelt: Median = 0.012, 15. Perzentil = 0.002, 85. Perzentil = 0.028. Die Vorhersagen sind nur für den BHD-Bereich dargestellt, für den Beobachtungen vorlagen. Verändert nach Hülsmann et al (2016).

nicht enthalten. Der Einfluss des BHD war dort zudem gänzlich anders als in den Naturwaldreservaten. Es zeigte sich ein u-förmiger Zusammenhang zwischen BHD und Mortalität, das heisst, Bäume mit einem BHD unter 10 beziehungsweise über 50 cm starben überdurchschnittlich häufig.

## Diskussion

### Mortalitätsraten: Was ist zu erwarten, was ist zu beachten?

Mortalitätsraten sind das Ergebnis einer Vielzahl von Faktoren und geben nicht nur Einblick in ökologische Prozesse, sondern müssen jeweils im

Kontext der Aufnahmemethode bewertet werden. Möchte man typische Mortalitätsraten angeben, sind daher einige Grundsätze zu beachten. Da schwache Bäume besonders häufig sterben, ist der minimal gemessene Durchmesser des zugrunde liegenden Datensatzes entscheidend für die Höhe der Mortalität. Für den Vergleich von Mortalitätsraten sollte die Kluppschwelle daher unbedingt einheitlich gewählt und immer dokumentiert werden. Zudem ist der Zeitraum, das heisst die Länge der Mortalitätsperiode, für welche die Raten gelten, zu vermerken. Gegebenenfalls müssen die Daten auf einen gleichen Zeitraum skaliert werden. Dies kann jedoch bei grossen Mortalitätsunterschieden, also stark inhomogenen Populationen, zu einem Bias der geschätzten Mortalitätsraten führen (Lewis et al 2004). Zuletzt können kleine Probeflächen nur bedingt verlässliche Mortalitätsraten liefern. Je weniger Bäume einer Mortalitätsrate zugrunde liegen, desto höher ist die Streuung der geschätzten Werte. Für Inventurperioden von etwa zehn Jahren und Mortalitätsraten, wie sie in unbewirtschafteten Wäldern Mitteleuropas vorkommen, führten Mindestanzahlen von etwa 30 Bäumen einer Art je Teilfläche zu relativ stabilen Raten.

Insgesamt weisen Mortalitätsraten eine hohe Variabilität auf, was ihre Übertragbarkeit deutlich erschwert. Ohne den Einfluss grossflächiger Störungen liegt die Mortalität in unbewirtschafteten Wäldern in Mitteleuropa für einen Zeitraum von zehn Jahren in der Regel bei circa 10–15%; für kurzlebige Arten wie Grauerle, Hängebirke und Hasel sind hingegen Raten von  $>25\%$  zu erwarten. Deutlich mehr Individuen sterben auch in Beständen mit vielen jungen Bäumen. Die im Vergleich zur Schweiz tieferen Mortalitätsraten in niedersächsischen Reservaten können wahrscheinlich auf den kürzeren Zeitraum ohne forstliche Eingriffe zurückgeführt werden. Allerdings ist auch ein Einfluss des Klimas sowie der Durchforstungsart vor Begründung der Reservate nicht auszuschliessen.

In bewirtschafteten Wäldern in der Schweiz sterben während zehn Jahren etwa 6.8% der Bäume mit einem BHD  $>12$  cm (Schätzungen basieren auf den Daten des 2. und 3. Landesforstinventars; vgl. Etzold et al 2016). Bei gleicher Kluppschwelle ist im Vergleich dazu die Mortalitätsrate in den Schweizer Reservaten mit 12.2% der Bäume deutlich höher (in Niedersachsen 7.4%). Dies deutet darauf hin, dass die Reservate bereits heute deutlich höhere Bestandesdichten und daher eine ausgeprägtere konkurrenzbedingte Mortalität aufweisen (vgl. Meyer & Mölder 2016). Auch die österreichischen Naturwaldreservate befinden sich mehrheitlich in der Vorratsaufbauphase (Lipp et al 2017).

### Mortalitätsmodelle

Die Mortalitätsmuster, die mithilfe der Modelle ermittelt werden konnten, zeigen, dass ein



**Abb 6** Impressionen aus den Naturwaldreservaten Adenberg (CH; a) und Grosser Freeden (DE; b) sowie aus dem Buchenurwald Uholka (UA; c). Fotos: Peter Brang (a und c), Nordwestdeutsche forstliche Versuchsanstalt (b)

Grossteil der absterbenden Bäume einen geringen Durchmesser hat und langsam wächst. Dies legt nahe, dass in Naturwaldreservaten die zur Mortalität führenden Faktoren oft zunächst die Vitalität des Baumes einschränken und erst mittelfristig zum Baumtod führen. Zu diesen Ursachen zählen vor allem Konkurrenz, aber auch Trockenheit und Frost (Vanoni et al 2016). Anders als im ukrainischen Urwald fanden sich in den schweizerischen und niedersächsischen Naturwaldreservaten keine Anzeichen für einen u-förmigen Verlauf der Mortalität, bei der auch starke Bäume überdurchschnittlich oft absterben würden. Dies mag insbesondere eine Folge des vergleichsweise kurzen Zeitraums ohne forstliche Bewirtschaftung sein: Sehr alte und starke Bäume, die typische Indikatoren einer Zerfallsphase wären, sind hier zwar häufiger als im Wirtschaftswald (vgl. Gigantendichte in Heiri et al 2012), jedoch noch immer zu selten, um sich in einer ausgeprägten Mortalität starker Bäume niederzuschlagen.

Unterschiedliche Mortalitätsmuster von Baumarten sind im Hinblick auf ihre Überlebensstrategien zu interpretieren (siehe Abbildung 3; Grime 1977, Brzeziecki & Kienast 1994). So haben kurzlebige Arten überwiegend hohe Mortalitätsraten. Der mortalitätssteigernde Einfluss eines geringen Zuwachses sowie eines geringen Durchmessers wirkt sich insbesondere bei Arten aus, die wenig schattentolerant sind und längere Phasen in der Unterschicht mit geringem Zuwachs schlecht überstehen (Valladares

& Niinemets 2008). Die beschriebenen vier Gruppen bieten für die untersuchten Baumarten Anhaltspunkte, welche Mortalitätsraten zu erwarten sind; die Übergänge zwischen den Gruppen sind allerdings fließend.

Die Mortalitätsmodelle kamen für die meisten Baumarten ohne zusätzliche Umweltvariablen aus. Dies lässt vermuten, dass sich Umwelteinflüsse wie Trockenheit und Bestandsdichte indirekt, d.h. über die Wachstumsvariable, auf die Sterblichkeit auswirken. So lassen sich zwar keine detaillierten Aussagen bezüglich klimatischer Einflüsse auf die Baum mortalität machen. Die entwickelten Mortalitätsfunktionen haben jedoch aufgrund des Zuwachses das Potenzial, klimasensitive Vorhersagen der Mortalität zu generieren.

#### **Mortalität in Buchenurwäldern**

Im ukrainischen Buchenurwald Uholka war die Mortalität deutlich höher als in den schweizerischen und niedersächsischen Naturwaldreservaten. Dies ist insbesondere auf kleinräumige, störungsbedingte Mortalität zurückzuführen, welche durch einen Wintersturm und durch Schneebruch ausgelöst worden war. Frühere Untersuchungen haben gezeigt, dass Stammfäule und Kronenschäden in Uholka häufig sind (Trotsiuk et al 2012, Hobi et al 2015). Solche Phänomene destabilisieren gerade starke Bäume und machen diese anfälliger für Störungsereignisse, was zu einer u-förmigen Mortalitätskurve bezogen

auf den Durchmesser führt (Holzwarth et al 2013). Gleichzeitig waren offensichtlich auch vitale, gut wachsende Bäume von Mortalität betroffen, sodass ein geringer Grundflächenzuwachs kein geeigneter Prädiktor für das Sterben von Buchen in Uholka war. Es ist allerdings zu bedenken, dass die Untersuchungen in der Ukraine ein räumlich und zeitlich begrenztes Fallbeispiel darstellen, das nicht ohne weiteres zu verallgemeinern ist. Störungsereignisse in ähnlichem Ausmass und Muster wurden in den Buchenreservaten in der Schweiz und in Deutschland nicht beobachtet.

## Folgerungen und Relevanz

Die vorliegende Studie legt nahe, dass die Naturwaldreservate in der Schweiz und in Deutschland noch Jahrzehnte brauchen werden, um eine urwaldähnliche Dynamik zu entwickeln. Es ist zu erwarten, dass in Urwäldern tendenziell nicht nur mehr Bäume sterben, sondern dass neben den schwachen auch die sehr starken Individuen ein erhöhtes Mortalitätsrisiko aufweisen (Abbildung 6). Dies ist nicht nur im Hinblick auf den Schutz ungestörter Waldentwicklungsprozesse, sondern auch für die Biodiversität von herausragender Bedeutung. So ist in Zukunft mit einer deutlichen Zunahme der Totholzmenge in den Naturwaldreservaten zu rechnen, da vermehrt starke, alte Bäume absterben werden. Dieser Wandel wird allerdings noch etliche Jahrzehnte oder gar Jahrhunderte in Anspruch nehmen (Meyer & Schmidt 2011, Meyer 2013).

Die Daten aus Naturwaldreservaten haben schon heute einen grossen Nutzen für die Mortalitätsforschung. Zum einen dienen die in Reservaten ermittelten Mortalitätsraten als Referenz für bewirtschaftete Wälder. Zum anderen können langfristige Datenreihen aus permanenten Versuchsflächen Einzelbaumdaten liefern, welche die Ableitung von empirischen Mortalitätsmodellen für walddynamische Simulationen ermöglichen (vgl. Bircher 2015, Hülsmann 2016). Der Nutzen dieser Daten wird weiter zunehmen, da immer längere Zeitreihen vorliegen und die Wälder eine natürlichere Dynamik annehmen werden. ■

Eingereicht: 6. November 2017, akzeptiert (mit Review): 25. Januar 2018

## Dank

Die Autoren danken dem Bundesamt für Umwelt (BAFU) für die langjährige Finanzierung der Schweizer Naturwaldreservatsforschung, den Niedersächsischen Landesforsten für die Betreuung der niedersächsischen Naturwälder und dem Land Niedersachsen für die Finanzierung der Naturwaldforschung. Die vorliegende Studie wurde durch den

Schweizerischen Nationalfonds (SNF) gefördert (Projekt: «Predicting growth-dependent tree mortality: a key challenge for population ecology»). Ein grosser Dank gebührt zudem allen Arbeitskollegen, die die Feldarbeit, die Datenaufbereitung und die Auswertung massgeblich unterstützt haben.

## Literatur

- BIRCHER N (2015)** To die or not to die: Forest dynamics in Switzerland under climate change. Zürich: ETH Zürich, PhD Thesis 22775. 201 p.
- BRAVO-OVIEDO A, STERBA H, DEL RÍO M, BRAVO F (2006)** Competition-induced mortality for Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. and *P. sylvestris* L. For Ecol Manage 222: 88–98.
- BRZEZIECKI B, KIENAST F (1994)** Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. For Ecol Manage 69: 167–187.
- DOERFLER I, MÜLLER J, GOSSNER MM, HOFNER B, WEISSER WW (2017)** Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. For Ecol Manage 400: 607–620.
- ETZOLD S, WUNDER J, BRAUN S, ROHNER B, BIGLER C ET AL (2016)** Mortalität von Waldbäumen: Ursachen und Trends. In: Pluess AR, Augustin S, Brang P, editors. Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt. pp. 177–197.
- FRANKLIN JF, SHUGART HH, HARMON ME (1987)** Tree death as an ecological process: the causes, consequences and variability of tree mortality. BioScience 37: 550–556.
- GRIME JP (1977)** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am Nat 111: 1169–1194.
- HARPER JL (1977)** Population biology of plants. London: Academic Press. 892 p.
- HEIRI C, BRANG P, COMMARMOT B, MATTER JF, BUGMANN H (2011)** Walddynamik in Schweizer Naturwaldreservaten: Kennzahlen und Trends. In: Brang P, Heiri C, Bugmann H, editors. Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz. Bern: Haupt. pp. 74–89.
- HEIRI C, BRÄNDLI UB, BUGMANN H, BRANG P (2012)** Sind Naturwaldreservate naturnäher als der Schweizer Wald? Schweiz Z Forstwes 163: 210–221. doi: 10.3188/szf.2012.0210
- HOBİ ML, COMMARMOT B, BUGMANN H (2015)** Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). J Veg Sci 26: 323–336.
- HOLZWARTH F, KAHL A, BAUHUS J, WIRTH C (2013)** Many ways to die – partitioning tree mortality dynamics in a near-natural mixed deciduous forest. J Ecol 101: 220–230.
- HÜLSMANN L (2016)** Tree mortality in Central Europe: Empirically-based modeling using long-term datasets. Zürich: ETH Zürich, PhD Thesis 23782. 219 p.
- HÜLSMANN L, BUGMANN H, COMMARMOT B, MEYER P, ZIMMERMANN S ET AL (2016)** Does one model fit all? Patterns of beech mortality in natural forests of three European regions. Ecol Appl 26: 2463–2477.
- HÜLSMANN L, BUGMANN H, BRANG P (2017)** How to predict tree death from inventory data. Lessons from a systematic assessment of European tree mortality models. Can J For Res 47: 890–900.
- HÜLSMANN L, BUGMANN H, CAILLERET M, BRANG P (2018)** How to kill a tree: empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. Ecol Appl 28: 522–540.
- LEWIS SL, PHILLIPS OL, SHEIL D, VINCETI B, BAKER TR ET AL (2004)** Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. J Ecol 92: 929–944.

- LIPP S, OETTEL J, STEINER H, FRANK G (2017) Leben und Sterben in Naturwaldreservaten. *Forstzeitung* 128 (7): 24–25.
- MEYER P, WEVELL VON KRÜGER A, STEFFENS R, UNKRIG W (2006) Naturwälder in Niedersachsen, Schutz und Forschung (Band 1, Tiefland). Göttingen: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt. 339 p.
- MEYER P, SCHMIDT M (2011) Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For Ecol Manage* 261: 342–352.
- MEYER P (2013) Reifungsprozesse in Buchen-Naturwaldreservaten: Wie schnell werden Wirtschaftswälder zu Urwäldern? *AFZ/Der Wald* 69 (24): 11–13.
- MEYER P, LORENZ K, MÖLDER A, STEFFENS R, SCHMIDT W ET AL (2015) Naturwälder in Niedersachsen, Schutz und Forschung (Band 2, Bergland). Alfeld (Leine): Leinebergland-Druck. 396 p.
- MEYER P, MÖLDER A (2016) Mortalität von Buchen und Eichen in niedersächsischen Naturwäldern. *Forstarchiv* 88: 127–135.
- ROHNER B, BIGLER C, WUNDER J, BRANG P, BUGMANN H (2012) Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. *J Veg Sci* 23: 892–905.
- STAHEL W (2015) *regr0: Building regression models*. R package version 1.0-4/r46. Vienna: R Core Team.
- STEINKAMP J, HICKLER T, GIBSON D (2015) Is drought-induced forest dieback globally increasing? *J Ecol* 103: 31–43.
- STEYERBERG EW, VICKERS AJ, COOK NR, GERDS T, GONEN M ET AL (2010) Assessing the performance of prediction models: a framework for traditional and novel measures. *Epidemiology* 21: 128–138.
- TROTSIUK V, HOBI ML, COMMARMOT B (2012) Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *For Ecol Manage* 265: 181–190.
- VALLADARES F, NIINEMETS Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39: 237–257.
- VANONI M, BUGMANN H, NÖTZLI M, BIGLER C (2016) Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *For Ecol Manage* 382: 51–63.
- WUNDER J, BRZEZIECKI B, ZYBURA H, REINEKING B, BIGLER C ET AL (2008) Growth-mortality relationships as indicators of life-history strategies: A comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos* 117: 815–828.
- YANG Y, HUANG S (2013) A generalized mixed logistic model for predicting individual tree survival probability with unequal measurement intervals. *For Sci* 59: 177–187.

## Mortalité naturelle des arbres en Europe centrale: comparaison des taux et patrons de mortalité

La mortalité des arbres est l'un des processus-clés de la dynamique forestière. Pourtant, son étude est difficile car les arbres peuvent atteindre des âges élevés, et la mort des arbres est le résultat de plusieurs facteurs qui interagissent entre eux. Les données de mesure à long terme des forêts non gérées sont d'une grande importance pour l'étude de la mortalité. De telles données provenant de réserves forestières strictes en Suisse et en Allemagne ont été utilisées dans cette étude pour 1) déterminer les taux de mortalité de 18 essences d'arbres et 2) construire des modèles de mortalité propres à chaque espèce. Les taux de mortalité estimés étaient très variables entre les réserves, et particulièrement élevés dans les peuplements avec de nombreux arbres jeunes et une forte proportion d'espèces pionnières à courte durée de vie. Pour calculer des taux de mortalité précis et comparables, il faut procéder à des ajustements en utilisant le même seuil de mesure et la même période temporelle. Des modèles qui prédisent la probabilité de mortalité des arbres individuels peuvent être construits en fonction du diamètre des tiges et de la croissance en surface terrière. De tels modèles ont révélé que les arbres de petit diamètre et à faible croissance avaient le risque de mortalité le plus élevé. De plus, les patrons de mortalité diffèrent entre les espèces. Les espèces à courte durée de vie présentaient généralement de fortes probabilités de mortalité, et les espèces intolérantes à l'ombre avaient un risque de mortalité plus élevé que celles tolérant l'ombre pour les arbres de petit diamètre et à faible croissance. La compétition ainsi que la sécheresse et le gel ont été identifiés comme les principaux facteurs de mortalité dans les réserves suisses et allemandes. Contrairement à une hêtraie primitive dans l'Ukraine, aucune mortalité liée à l'âge et à la sénescence n'a été observée. Dans les réserves, les taux et patrons de mortalité devraient devenir de plus en plus proches de ceux observés dans les forêts primaires; cependant, plusieurs décennies ou siècles de développement sans gestion seront nécessaires pour atteindre un stade de succession forestière identique.

## Natural tree mortality in Central Europe: a comparison of mortality rates and patterns

Mortality is one of the key processes of forest dynamics. Yet, its investigation is challenging since trees can reach high ages, and tree death is the result of several interacting drivers. Long-term monitoring data from unmanaged forests are of great importance for studying mortality. Such data from strict forest reserves in Switzerland and Germany were used in this study to 1) derive mortality rates for 18 wooden species, and 2) build species-specific mortality models. Estimated mortality rates were highly variable among the reserves, and were particularly high in stands with many young trees and a high share of short-living pioneer species. For the calculation of accurate and comparable mortality rates, adjustments towards the same caliper threshold and mortality period are necessary. Models that predict the mortality probability of individual trees can be built based on stem diameter and basal area growth. Such models revealed that small and slow growing trees had the highest mortality risk. In addition, mortality patterns featured species-specific differences. Short-living species experienced high overall mortality probability. Shade-intolerant species showed a more pronounced mortality risk at small diameter and slow growth than shade-tolerant species. Competition as well as drought and frost were identified as the dominant drivers of tree mortality in the Swiss and German reserves. Pronounced age-related mortality due to senescence was not present, in contrast to a primeval beech forest in Ukraine. In the reserves, mortality rates and patterns should become more and more similar to those of primeval forests; however, it will require several decades or centuries of undisturbed forest development to reach identical successional stage.