

Zuwachsallokation entlang der Stammachse bei Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) in Abhängigkeit von der Bestandesdichte und Wuchskonstellation

Enno Uhl und Andreas Rais
Lehrstuhl f. Waldwachstumskunde, TU München

Zusammenfassung

In der forstlichen Literatur werden sowohl physiologisch-strukturelle als auch mechanische Faktoren diskutiert, die Einfluss auf die kontinuierliche Zuwachsallokation entlang der Stammachse von Bäumen nehmen (siehe Assmann, 1961). Als mechanische Einflussgrößen auf die Zuwachsallokation werden beispielsweise Winddruck, Hangneigung und zunehmende mechanische Belastung bei zunehmender Baumgröße genannt. Im Hinblick auf physiologisch-strukturelle Wechselwirkungen wird insbesondere der Zusammenhang zwischen Versorgungspotenzial durch Assimilation und Nährstoffversorgung einerseits und Verbrauch durch die Baumorgane andererseits betrachtet (z. B. Sterba 1981, Mette et al. 2015). Die Kenntnis über die Zuwachsallokation ist deshalb von waldbaulichem Interesse, weil die resultierende Schaftform aus volumetrischer Sicht und aus Stabilitäts- und Holzqualitätsgründen relevant ist.

Der Beitrag berichtet über vorläufige Ergebnisse einer Untersuchung zum Zusammenhang zwischen inter- und intraannuellen Schwankungen in der Ressourcenversorgung auf die Zuwachsallokation entlang der Stammachse. Er stützt sich auf Stammanalysen von ca. 160 Douglasien, die im Zuge einer Durchforstung von zwei langfristigen Standraum- und Durchforstungsversuchen gewonnen wurden.

Der Vortrag fokussiert in diesem Zusammenhang auf die Fragen i) ob sich die Zuwachsallokation entlang der Stammachse bei Veränderung der Wuchsbedingungen ändert und ii) ob eine mögliche Änderung der Zuwachsallokation zusätzlich durch Baum- und Bestandsattribute modifiziert werden. Betrachtet werden dabei insbesondere die Attribute Baumgröße, soziale Stellung und Konkurrenz

Die Formzahl der Douglasien hat im Alter von 20 bis 40 Jahren stetig zugenommen. Zunehmende Dominanz der Bäume führt zu einer Reduktion der Formzahl. In günstigen und ungünstigen Zuwachsjahren kommt es zu einer deutlichen Verschiebung der Zuwachsallokation entlang der Stammachse, stärkere Reaktion zeigt dabei der untere Stammbereich. Die Konkurrenzsituation der Bäume hat auf das Zuwachsverteilungsmuster wenig Einfluss.

Einleitung

Die Stamm- bzw. Schaftform stellt eine relevante formbeschreibende Eigenschaft von Bäumen dar. Sie wird sowohl zur Volumetrierung von Bäumen verwendet als auch zur Einschätzung ihrer Stabilität und Qualität. In der forstlichen Literatur wird in diesem Zusammenhang eine Vielzahl formbeschreibender Kennwerten beschrieben. Das Höhen-Durchmesser Verhältnis (h/d -Wert) stellt beispielsweise einen einfach zu ermittelnden Wert aus Schaftlänge und Brusthöhendurchmesser dar, mit Hilfe dessen qualitative Aussagen über die Stabilität und die Voll- bzw. Abholzigkeit eines Stammes getroffen werden können. Zur Volumenbestimmung haben sich in der forstlichen Praxis als schaftformbeschreibende Kenngrößen Formzahlen durchgesetzt. Diese beschreiben im Prinzip die Abweichung des tatsächlichen Volumens eines Stammes vom Volumen eines Zylinders, das über seinen Durchmesser und seine Länge berechnet wird. Für die wichtigsten Wirtschaftsbaumarten wurde aus empirischen Daten entsprechende Formzahlen abgeleitet und sind in den gängigen Massenermittlungsverfahren (z.B. Massenreihen, Formhöhenartef) hinterlegt. Schaftformfunktionen und Ausbauchungsreihen zeichnen den Verlauf der Durchmesserabnahme vom Stammfuß bis zur Schaftspitze detaillierter nach.

Im Endeffekt ist die Ausprägung der Schaftform das Ergebnis der langfristigen Zuwachsverteilung entlang der Stammachse. Diese Zuwachsverteilung steht unter dem Einfluss verschiedenen Faktoren. Zuwachssakkumulation in bestimmten Bereichen der Stammachse können durch mechanische Einflussgrößen wie Winddruck und Hangneigung verursacht werden. Auch wird die zunehmende mechanische Belastung bei Zunahme der Baumgröße als steuernde Größe diskutiert (Assmann, 1961). Physiologisch-strukturelle Wechselwirkungen beeinflussen die axiale Zuwachsverteilung ebenso. Hierbei spielt insbesondere der Zusammenhang zwischen dem Versorgungspotenzial durch Assimilation einerseits und Verbrauch durch die Baumorgane andererseits eine Rolle (z. B. Sterba 1981, Mette et al. 2015). Bei limitierter Ressourcenversorgung, beispielsweise hervorgerufen durch Konkurrenz oder durch Stresssituationen, kann es zu einem Verbrauch der Assimilate bereits in den oberen Baumpartien kommen. Wird dieser Annahme gefolgt, so müßte ein entsprechendes Muster in den Jahrringbreiten entlang der Stammachse und in Folge dessen auch in der Stammform zu finden sein.

Anhand einer Studie über Stammanalysen von Douglasien (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) wird die räumliche und zeitliche Variabilität der Zuwachsallokation entlang der Stammachse untersucht. Der Fokus liegt auf folgenden Fragen:

- i) Ändert sich die Zuwachsallokation entlang der Stammachse mit zunehmendem Alter der Bäume?
- ii) Inwieweit wirken kurzfristige Schwankungen in der Ressourcenversorgung (Trockenstress) auf die axiale Zuwachsallokation?
- iii) Inwieweit wird die axiale Zuwachsallokation durch die jeweilige Konkurrenzsituation modifiziert?

Material

Das Untersuchungsmaterial wurde im Jahr 2010 auf zwei langfristigen ertragskundlichen Versuchsflächen zur Baumart Douglasie im Zuge einer versuchsbedingt anstehenden Durchforstung gewonnen. Die beiden Versuchsflächen sind Bestandteil eines koordinierten Standraumversuchs, der in den 1970er Jahren initiiert wurde (Klädtko et al., 2012). Konkret handelt es sich um die Versuche Heigenbrücken 608 und Ansbach 609. Eine standörtliche Kurzcharakterisierung der beiden Versuchsflächen liefert Tabelle 1. Heigenbrücken 608 zeichnet sich gegenüber Ansbach 609 im Wesentlichen durch höhere Niederschläge aus.

Tabelle 1: Standörtliche Kennwerte der Probebestände

Versuch	Wuchsgebiet	Höhe ü. NN (m)	mittlere Jahres-temperatur (°C)	mittlerer Jahres-niederschlag (mm)	mittlere Temperatur in der Vegetationsperiode (°C)	mittlerer Niederschlag in der Vegetationsperiode (mm)	Bodenart
Heigenbrücken 608	2.2 Buntsandsteinspessart	415	7	1120	15,5	500	anlehmiger bis lehmiger, schluffreicher Sand
	5.6 Südliche						wechselfeuchter
Ansbach 609	Keuperabdeckung	460	8	710	15,1	340	lehmiger Sand über Ton

Der Versuchsaufbau des koordinierten Standraumversuchs umfasst Versuchsglieder mit unterschiedlicher Ausgangsstammzahl (4000, 2000, 1000 Stück pro ha) sowie in der Dichtevarianten jeweils unterschiedliche Pflanzverbände. Alle Versuchsglieder werden nach einer einheitlichen, oberhöhengesteuerten Stammzahlleitkurve durchforstet. Die beiden Versuchsflächen wurden ab 1989 im 5-jährigen Turnus

ertragskundlich vollvermessen (inklusive Stammfußkoordinaten), so dass bis 2009 jeweils 5 Aufnahmen vorlagen.

Pro Versuchsvariante wurden 2010 von mehreren Probestämmen (Tabelle 2) Stammscheiben gewonnen ($N_{\text{Heigenbrücken 608}} = 57$, $N_{\text{Ansbach 609}} = 96$). Obligatorisch wurde je eine Stockscheibe (Entnahmehöhe = 0,2 m) sowie eine Stammscheibe in 1,30 m gewonnen. Entlang der restlichen Stammlänge wurden weitere Stammscheiben im Abstand von 3 bis 4 m entnommen, so dass pro Probestamm 5 bis 9 Stammscheiben vorliegen ($N_{\text{Stammscheiben}} = 1094$).

Tabelle 2: Mittelwert und Spannweite ausgewählter Dimensionsgrößen der Probestämme ($N = 153$) und Konkurrenzindizes. Zum Zeitpunkt der Fällung (2010) hatten die Bäume ein Alter von 41 Jahren.

	BHD (cm o.R.)	Höhe (m)	Volumen (dm ³)	SDI _{lokal} (N ha ⁻¹)	Soziale Klasse
Maximum	45,1	32,6	1886	547	0,90
Mittelwert	26,9	26,3	714	823	1,05
Minimum	20,7	21,5	354	1270	1,45

Methoden

Stammscheibenanalyse als Grundlage für die Charakterisierung der Schaftform und Zuwachsallokation

Auf Grundlage der Jahrringbreitenmessung (vier Himmelsrichtungen) und mit Hilfe des lehrstuhleigenen Stammanalyseprogramms („Dauber“-Programm) wurde die Schaftentwicklung jedes Probestaums rekonstruiert. Für jedes Jahr konnte die echte Formzahl ($F_{0,1}$) ermittelt werden, die im Zuge der statistischen Auswertung als schaftformbeschreibender Parameter verwendet wurde.

Um günstige und ungünstige Zuwachsjahre während der Beobachtungszeit des Versuchs zu identifizieren, wurde das rekonstruierte Volumenwachstum des „Dauber“-Programms verwendet. Dabei wurde zunächst aus den einzelnen Jahreszuwachswerten eine Wachstumskurve mittels kubischen Splines modelliert. Anschließend wurden für jedes Jahr die Abweichung des realen Messwertes von der Ausgleichskurve (Wachstumskurve) als Maß für die Gunst- bzw. Ungunst der kurzfristigen klimatischen Wuchsbedingungen berechnet. Aus den Werten wurden pro Baum die jeweils drei höchsten bzw. niedrigsten Werte als wuchskräftige bzw. wuchsschwache Jahre herausgefiltert. Abbildung 1 zeigt die Verteilung der Kalenderjahre mit hohem und geringem Zuwachs.

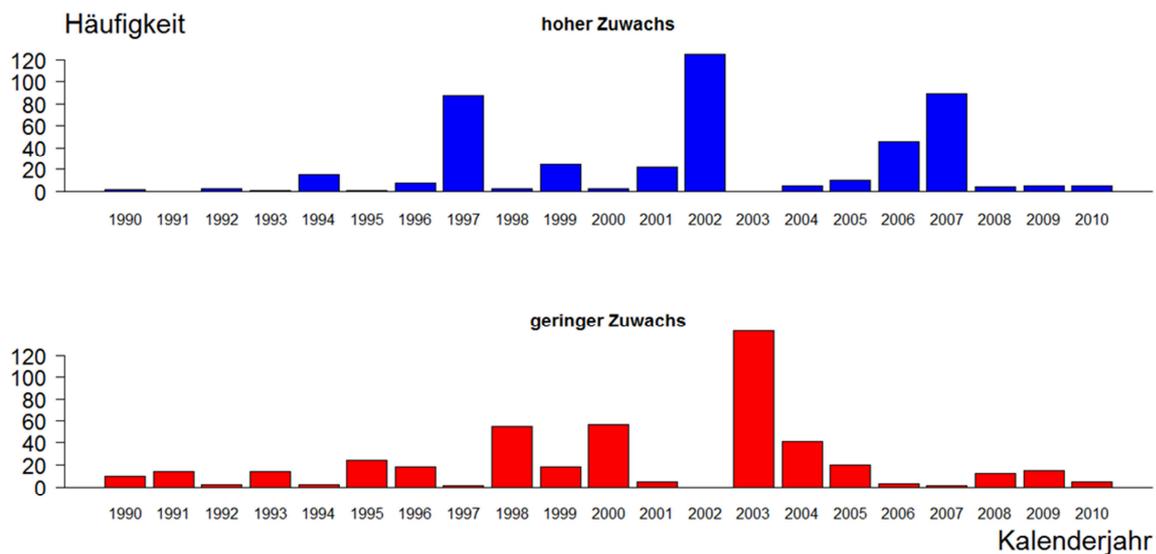


Abbildung 1: Häufigkeitsverteilung von Jahren mit günstigen und ungünstigen Zuwächsen im Vergleich zum erwarteten Wert (Spline).

Für die gefilterten Jahre wurde für drei Stammscheiben, die jeweils den unteren, den mittleren und oberen Stammabschnitt repräsentieren (siehe Abbildung 2), die prozentuale Abweichung des Grundflächenzuwachses vom modellierten Zuwachs berechnet.

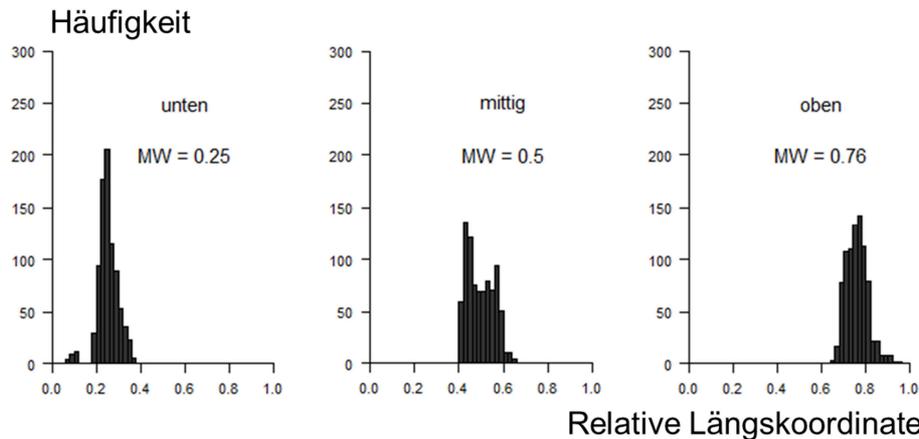


Abbildung 2: Die untersuchten Stammscheiben für die Stammkompartimente „unten“, „mittig“ und „oben“ wurden im Mittel in den Quartalspunkten der Stammachse entnommen.

Zwischen den jeweiligen Wertepaaren der prozentualen Abweichung des Grundflächenzuwachses im unteren und im oberen Stammsegment wurde schließlich die lineare Steigung für die baumindividuellen günstigen und ungünstigen Zuwachsjahre berechnet.

Gemischte Modelle mit Baum- und Bestandeskennwerten

Für jede Vollaufnahme wurde eine baumindividuelle Einschätzung der Konkurrenzsituation vorgenommen. Dazu wurde auf Basis eines Probekreises um jeden Baum ein lokaler Bestandsdichtewert (SDI_{lokal} [$n \text{ ha}^{-1}$]) berechnet sowie die soziale Klasse auf Basis der relativen Höhe des Probebaumes zu seinen nächsten fünf Nachbarn eingewertet.

Der Einfluss von Baumkennwerten (BHD bzw. Alter, Kronenlänge), Konkurrenzsituation (SDI_{lokal} , soz.Klasse) sowie vom Standort auf die Formzahl ($F_{0,1}$) bzw. auf die Steigung (m) zwischen der prozentualen Zuwachsveränderungen im unteren und oberen Stammabschnitt in günstigen bzw. ungünstigen Jahren wurde mit Hilfe von gemischten linearen Modellen getestet. Dabei wurde als Grundmodell folgender Zusammenhang unterstellt:

$$F_{0,1}, m = f(\text{Alter}, SDI_{\text{lokal}}, \text{soz.Klasse}, \text{Kronenlänge}, \text{Standort})$$

Nicht signifikante Parameter wurden sukzessive aus dem Modell entfernt.

Ergebnisse

Langfristige Entwicklung der Formzahl

Bis zum Alter 41 nahm die Formzahl ($F_{0,1}$) der Probebäume kontinuierlich zu (signifikant).

Weiterhin wirkte sich die Dominanz der Bäume, ausgedrückt durch den Parameter soz.Klasse signifikant negativ ($p < 0,01$) auf die Formzahl aus. Die Bestandsdichte (SDI_{lokal}) zeigte in ihrer Tendenz einen positiven Einfluss ($p < 0,1$) auf die Formzahlausprägung. Die Kronenlänge der Bäume sowie der Standort, hier lediglich differenziert nach Ansbach 609 und Heigenbrücken 608, wiesen keinen signifikanten Einfluss auf die Formzahl auf.

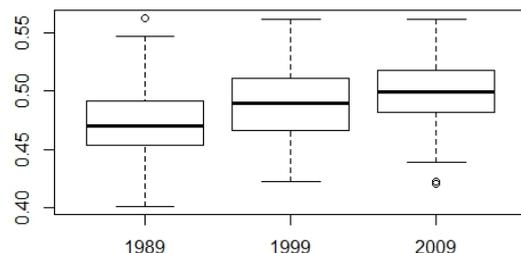


Abbildung 3: Zeitliche Entwicklung der Formzahl ($F_{0,1}$) über die Jahre 1989, 1999 und 2009 der Probebäume von den Versuchsflächen Heigenbrücken 608 und Ansbach 609

Wirkung kurzfristiger Veränderungen der Wuchsbedingungen auf die Zuwachsallokation

Schwankungen in den kurzfristigen Wuchsbedingungen führen zu deutlichen Zuwachsveränderungen. In günstigen Jahren liegt er über den gesamten Stammverlauf über dem erwarteten Zuwachswert in ungünstigen Jahren darunter. Für die ausgewählten Jahre ist das Ausmaß der Abweichung für günstige und ungünstige Jahre in den betrachteten Stammbereichen in etwa gleich. Das untere Stammsegment zeigt dabei eine stärkere Reaktion als im Stamm weiter oben gelegene Abschnitte.

Der BHD zeigt lediglich im Falle der ungünstigen Zuwachsjahre einen signifikanten Einfluss auf die Steigung. Dieser ist so gerichtet, dass sich mit Zunahme der Baumgröße die Veränderung der Zuwachsallokation gegenüber normalen Jahren verstärkt (stärkere Abnahme im unteren und geringere Abnahme im oberen Stammsegment). Die Konkurrenz (SDI_{lokal} , soz.Klasse) hat keinen signifikanten Einfluss auf die jeweilige Steigung in günstigen und ungünstigen Jahren. Jedoch ist die Tendenz so, dass sich eine höhere Konkurrenz sowohl in günstigen als auch in ungünstigen Jahren in stärker ausgeprägten Unterschieden zwischen der Allokation im unteren und im oberen Stamm niederschlägt.

Einen gleichen Effekt (nicht signifikant) zeigt eine zunehmende Kronenlänge.

Standorteffekte, die hier lediglich faktoriell auf Versuchsebene getestet wurden, wirken sich sowohl in günstigen Jahren als auch in ungünstigen Jahren signifikant auf die Steigung aus. Auf dem etwas stärker wasserlimitierte Standort Ansbach 609 ist sowohl die negative Steigung in günstigen Jahren als auch die positive Steigung in ungünstigen Jahren (Abbildung 4) schwächer ausgeprägt als in Heigenbrücken 608.

Diskussion

Den durchschnittlichen Fehler, der bei der Volumenberechnung mit Hilfe von Formzahltabellen auftreten kann, schätzen Kramen und Akça (1995) für Nadelhölzer auf sieben Prozent. Die Formausprägung von Stammschäften folgt Gesetzmäßigkeiten, weist aber aufgrund externer Faktoren eine gewisse Variabilität auf. Für die hier untersuchten Douglasien konnte auf Basis intensiver Stammanalysen die baumbezogene, unechte Formzahl präzise ermittelt werden. Diese steigt bei den untersuchten Probebäumen bis zum Alter 40 kontinuierlich an. Der Zeitraum umfasst die Phase des stärksten Höhenwachstums, verbunden mit einer vollholzigeren Schaftform.

Die Stammzahl-Leitkurven gesteuerte Bestandsbehandlung in den Probebeständen führte allerdings zu einem relativ homogenen Bestandsgefüge mit vergleichbaren Wuchsbedingungen für den einzelnen Baum. Insbesondere die bodengebundenen Ressourcen können von den Bäumen gleichermaßen genutzt werden. Diese Annahme wird dadurch gestützt, dass der Konkurrenzindex (SDI_{lokal}) keinen signifikanten Einfluss auf die Formzahlentwicklung zeigt. Wird jedoch die Ressourcenversorgung durch einen besseren Zugang zu Licht begünstigt (dominante Bäume), stellt sich eine abholzigere Schaftform ein.

Bei jährlicher Auflösung zeigt die Zuwachsallokation entlang der Stammachse eine hohe Variabilität. Der untere Stammbereich reagiert wesentlich stärker auf Veränderungen der Wuchsbedingungen als der

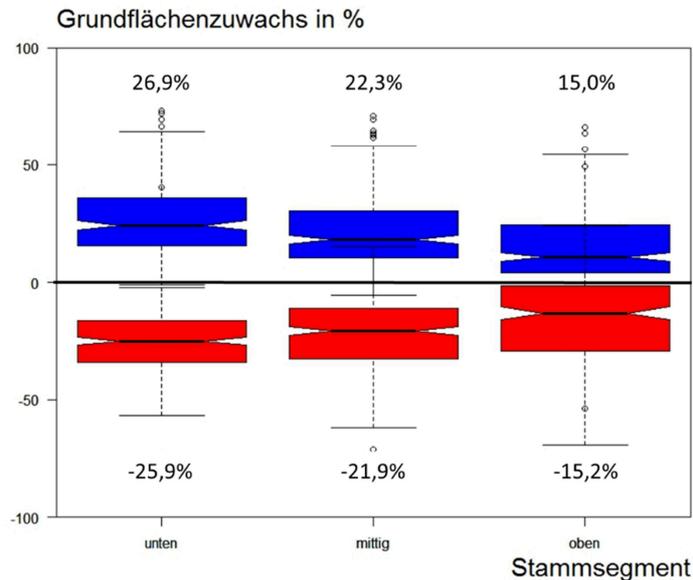


Abbildung 4: Prozentuale Abweichung des Grundflächenzuwachses in unterschiedlichen Stammsegmenten vom modellierten Zuwachs.

obere Stammbereich. Dies gilt sowohl für sich verbessernde als auch für sich verschlechternde Wuchsbedingungen. Wobei die Analyse zunächst nur einen linearen Verlauf der Stammform zwischen dem unteren und oberen Stammabschnitt unterstellt. Zu gleichgerichteten Befunden auf Basis von Schaftformkurven kamen auch Sterba (1980) und Mette et al. (2015) mit ihren Untersuchungen zu anderen Baumarten. Eine Beeinflussung dieser generellen Tendenz durch baum- bzw. bestandsbezogene Strukturparameter konnte in der Studie hier nicht nachgewiesen werden.

Die langfristigen Wuchsbedingungen in Verbindung mit den jährlichen Schwankungen haben allerdings bei den hier untersuchten Stämmen zu keinem gravierenden Versorgungsengpass geführt. Fehlende Jahrringe wurden in keinem Stammabschnitt beobachtet. Jedoch kann die Tatsache, dass sich ungünstige Wuchsbedingungen, beispielsweise durch Wassermangel auf die Schaftform dergestalt auswirken, dass sich die Bäume eher vollholzig entwickeln, aus Stabilitätsgründen relevant werden. Zunehmende Trockenperioden, wie in den vergangenen Jahren aufgetreten sind, scheinen die Zuwachsallokation entlang der Stammachse deutlich zu beeinflussen.

Literatur

- Assmann, F. (1961) Waldertragskunde. Bayerischer Landwirtschaftsverlag München, 490 S.
- Klädtker, J., Kohnle, U., Kublin, E., Ehring, A., Pretzsch, H., Uhl, E., Spellmann, H. und Andreas Weller (2012) Wachstum und Wertleistung der Douglasie in Abhängigkeit von der Standraumgestaltung. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen: March 2012, Vol. 163, No. 3, pp. 96-104.
- Kramer, H., und Akça, A. (1995) Leitfaden zur Waldmesslehre. 3. erw. Aufl. Frankfurt/M. Sauerländer. 266 S.
- Mette, T., Falk, W., Uhl, E., Biber, P., Pretzsch, H. (2015) Increment allocation along the stem axis of dominant and suppressed trees in reaction to drought- results from 123 stem analyses on Norway spruce, Scots pine and European beech. AJFS 123(4):185.254
- Sterba, H. (Radial increment along the bole of trees – problems of measurement and interpretation. IUFRO Symposium, Sep 9-12, 1980; Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien 142(1):34-36