

## Gesetzmäßigkeiten der Kronenformentwicklung und Wuchsräumbesetzung. Querschnittsanalyse auf der Basis langfristiger Versuchsflächen

Hans Pretzsch

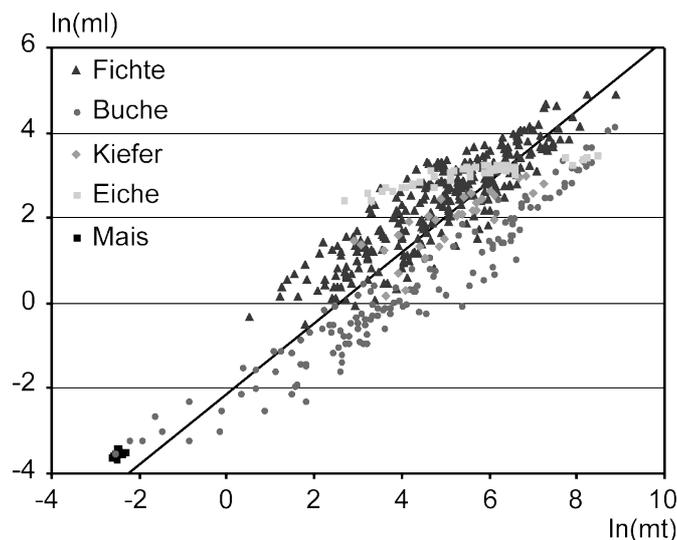
Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München  
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising

### 1 Einleitung

Arbeiten über die Größen- und Formentwicklung von Organen, Individuen und Populationen krautiger und holziger Pflanzen haben für die Forstwissenschaft wichtige Gesetzmäßigkeiten enthüllt (ENQUIST et al. 2009; WEST et al. 1997, 2009). Demnach bestehen relativ einfache allometrische Zusammenhänge zwischen dem pflanzeninternen Gefäßsystem, der Organgrößenverteilung, der Kronen- und Wurzelstruktur, der Bestandesstruktur und der Pflanzenzahlverteilung in Beständen. Die Theorie der Allometrie geht von allometrisch idealen Pflanzen aus, die durch innere Eigenschaften bedingt immer ähnlichen Trajektorien folgen (PRETZSCH 2010). Die Größenverhältnisse sind das Ergebnis funktioneller Optimierung und repräsentieren die evolutionäre Anpassung an die Umweltbedingungen. Angelpunkt ist die metabolischen Skalierung (NIKLAS 1994, 2004), wonach für den Zusammenhang zwischen der Blattfläche  $la$  und der gesamten oberirdischen Pflanzenmasse  $mt$  aufgrund des fraktalen inneren Leitungsbahnsystems von Pflanzen gilt

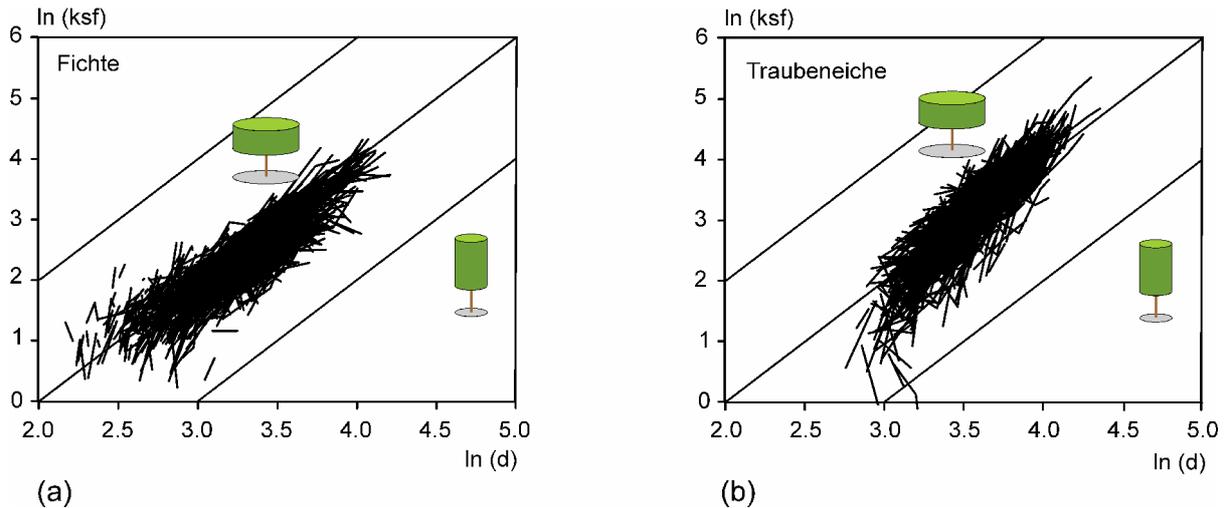
$$la \propto mt^{3/4},$$

d. h. wenn die Pflanzenmasse  $mt$  um 1 % zunimmt, dann steigt die Blattfläche  $la$  nicht wie bei geometrischer Skalierung um  $2/3$ , sondern um  $3/4$  Prozent an. Die Überprüfung dieses von WEST et al. (1997) aus der inneren Pflanzenstruktur theoretisch abgeleiteten Zusammenhangs mit Daten bayerischer Baumanalysen zeigt Abbildung 1.



**Abb. 1:** Metabolische Skalierung der Blattmasse ( $ml$ ) versus gesamter oberirdischer Pflanzenmasse ( $mt$ )  $ml \propto mt^{\alpha_{ml,mt}}$  resultiert in Exponenten nahe  $\alpha_{ml,mt} = 3/4$ . Dargestellt ist eine Auswertung zusammengeführter Daten von Fichten ( $n=280$ ), Buchen ( $n=145$ ), Kiefern ( $n=31$ ) und Eichen ( $n=52$ ) sowie Mais ( $n=12$ , nicht in der Datengrundlage für die Regressionsanalyse enthalten). Die SMA-Regression erbringt für den Zusammenhang zwischen Blattmasse  $ml$  und Gesamtmasse  $mt$   $\alpha_{ml,mt} = 0.83 \pm 0.020$ . Analoge Regressionsanalysen zur Skalierung von Blattfläche ( $la$ ) über Pflanzenmasse ( $mt$ ) erbringen  $\alpha_{la,mt} = 0.74 \pm 0.016$ , und Blattmasse ( $ml$ ) versus Stammmasse ( $ms$ )  $\alpha_{ml,ms} = 0.79 \pm 0.017$ .

Offenbar trifft die Beziehung über die Arten Fichte, Kiefer, Buche und Eiche zu; auf die Ausgleichsline trifft auch die Blattflächen-Biomassen-Relation von Mais, der nicht in die Regressionsrechnung einbezogen wurde. Die Allgemeingültigkeit dieser Beziehung erstaunt auch deshalb, weil andererseits die äußerlich sichtbare Form (Kronenbreite, Höhe usw.) in breitem Rahmen variieren kann (Abbildung 2). Vorliegender Beitrag analysiert, inwieweit diese scheinbar divergierenden Beobachtungen – stabile Skalierung zwischen Blattfläche und Blattmasse, aber breite Variation und Abweichung der strukturellen Allometrie von den Annahmen für die allometrisch ideale Pflanze – zusammenpassen.



**Abb. 2:** Skalierung der Kronenschirmfläche (ksf) gegenüber dem Stammdurchmesser (d) für Fichte und Traubeneiche, dargestellt im doppelt-logarithmischen (logarithmus naturalis) Koordinatensystem. Die Analyse der Wiederholungsaufnahmen nach dem Ansatz  $\alpha_{y,x} = \ln(y_2 / y_1) / \ln(x_2 / x_1)$  (vgl. Abschnitt 2) erbringt für Fichte  $\alpha_{ksf,d} = 1.86 (\pm 0.14 SE)$  und eine Schwankung der Allometriexponenten zwischen  $\min - \max = -37.8$  to  $19.3$ ; für die Eiche gilt  $\alpha_{ksf,d} = 2.78 (\pm 0.12 SE)$  und  $\min - \max = -30.2$  to  $19.7$ .

Es wird aufgedeckt, dass die große Plastizität der Krone und ihre breite Abweichung von festen ein- oder zweidimensionalen Skalierungen dazu beiträgt, die Kronenvolumen-Baumvolumen-Skalierung stabil zu halten. Das Kronenvolumen bildet das Trägersystem für die Blattfläche und skaliert ähnlich in Beziehung zum Baumvolumen wie die Blattfläche zur Baummasse. Mit anderen Worten gewährleistet die strukturelle Plastizität, dass die metabolische Skalierung auf der 3/4-Trajektorie bleiben kann. Sichtbare Struktur und metabolische Prozesse bedingen sich gegenseitig.

Zunächst wird geprüft, (i) wie sich die vertikale und laterale Kronenexpansion unter Konkurrenz verändert und wie das sich daraus ergebende Kronenvolumen über dem Baumvolumen skaliert. Dann wird (ii) untersucht, wie sich Baumarten in der Skalierung ihrer Struktur unterscheiden und ob übergreifend gültige Zusammenhänge bestehen. Schließlich wird der Zusammenhang zwischen metabolischer und struktureller Skalierung hergestellt. Konsequenzen für die Weiterentwicklung der Theorie der Allometrie (Erweiterung der Hypothese von allometrisch idealen Pflanzen), die Forstwissenschaft (Erfassung und Modellierung der Krone) und die Forstwirtschaft (Inventur und Durchforstung von Waldbeständen) werden diskutiert.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Material

Eine erste wichtige Datenbasis für die vorliegende Analyse bilden die langfristigen ertragskundlichen Versuchsflächen in Bayern, deren erste Aufnahmen bis in das Jahr 1870 zurückreichen. Insgesamt wurden 80 Versuchsflächen der Baumarten Fichte ( $n = 36$ ), Kiefer ( $n = 6$ ), Buche ( $n = 23$ ) und Traubeneiche ( $n = 25$ ) ausgewählt; es handelt sich durchweg um Reinbestände. Eine analoge Auswertung beschäftigt sich mit Mischbeständen. Maßgeblich für die Auswahl war, dass mit den Versuchsflächen ein möglichst breites Spektrum an Standortbedingungen abgedeckt wird; die Oberhöhenbonitäten auf den Versuchsflächen reichen von 19,3 m bis 44,9 m im Alter 100. Um außerdem ein breites Spektrum an Bestandesdichten in die Untersuchung einzuschließen, reichen die Dichten von völlig unbehandelten Beständen bis hin zu Solitärversuchen; das spiegeln die Bestandesdichteindizes wider, die von  $SDI = 266$  (Solitärversuche) bis 1.967 (self-thinning-Bedingungen) reichen.

Für alle einbezogenen Versuchsbestände liegen Baumpositionen, Stamm- und Kronengrößen sowie in Anhalt an GRUNDNER und SCHWAPPACH (1952) berechnete oberirdische Baumvolumina vor. Insgesamt umfasst der Datensatz mehr als 10.000 Beobachtungen an Fichten ( $n = 4.375$ ), Kiefern ( $n = 683$ ), Buchen ( $n = 2.006$ ) und Eichen ( $n = 3.358$ ). Die Baumdurchmesser reichen von 3,0 bis 103,4 cm, die Höhen von 4,7 bis 46,3 m, die Kronenschirmflächen von 0,4 bis 318,4 m<sup>2</sup> und das oberirdische Baumvolumen von 0,002 bis 20,042 m<sup>3</sup>. Der Überschirmungsindex und Dichteindex der Einzelbäume (vgl. Abschnitt 2.3 „Bestimmung der Konkurrenzsituation der Einzelbäume“) reicht von  $uebi = 0$  bis 0,82 und die Dichte von  $sdi = 30$  bis 1.161.

Für die artübergreifende Analyse der Baumallometrie wurden insgesamt 126 Ertragstafeln für 52 Baumarten analysiert, wovon 30 der Gruppe der Angiospermen und 22 den Gymnospermen zuzurechnen sind. Als Gattungen wurden eingeschlossen *Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Cunninghamia*, *Eucalyptus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Larix*, *Nothofagus*, *Picea*, *Pinus*, *Populus*, *Prunus*, *Pseudotsuga*, *Quercus*, *Robinia*, *Shorea*, *Thuja* und *Tilia*. Aus den Ertragstafeln wurden die mittleren Baumdurchmesser, Höhen, Volumina, Standflächen und Standräume abgegriffen bzw. berechnet. Standflächen und Standräume für die Mittelstämme wurden als Quotient aus Bestandesfläche (10.000 m<sup>2</sup>) und Baumzahl pro ha ermittelt. Um sicherzustellen, dass die so ermittelte Standfläche bzw. der Standraum mit der Kronenschirmfläche bzw. dem Kronenvolumen übereinstimmt, wurden nur solche Ertragstafeln in die Analyse einbezogen, die maximale oder hohe Dichte (undurchforstete Bestände, leicht und mäßig durchforstete Bestände) abbilden.

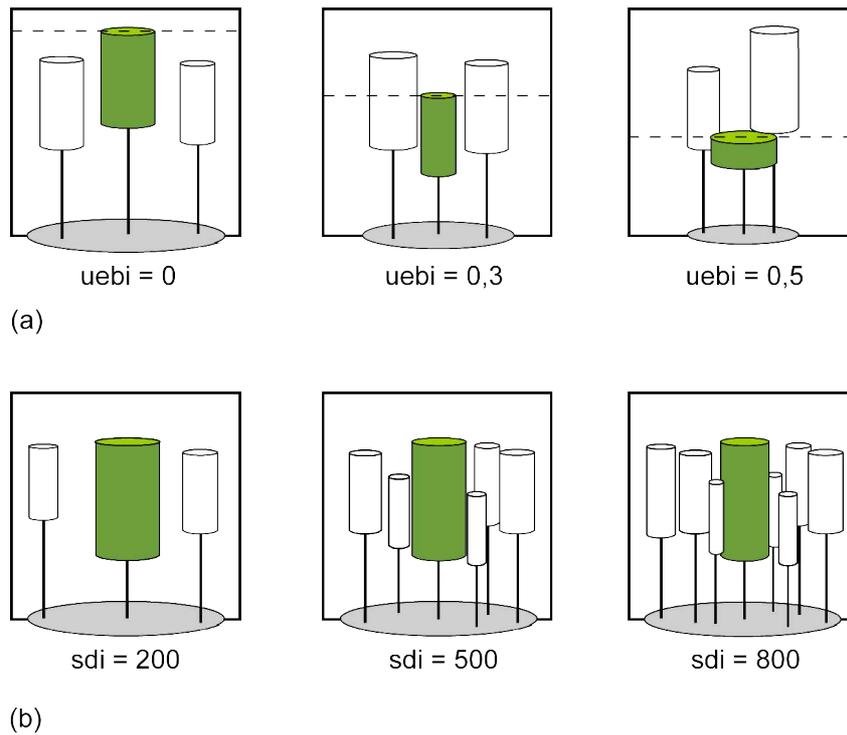
## 2.2 Skalierung der Baumstruktur

Die Ableitung der Skalierungsexponenten aus den Versuchsflächendaten basiert auf den Wiederholungsmessungen von Durchmesser, Höhe, Kronenbreite usw. In Anhalt an NIKLAS (2004) wurde die Skalierung von Organgröße  $y$  gegenüber  $x$  durch den Allometrieexponenten  $\alpha_{y,x} = \ln(y_2 / y_1) / \ln(x_2 / x_1)$  ermittelt, wobei  $y_1$  und  $y_2$  sowie  $x_1$  und  $x_2$  aus Wiederholungsaufnahmen bekannt sind. Vorteil dieser Differenzenmethode ist es, dass sie unabhängig vom benutzten Algorithmus der Regressionsanalyse (OLS, RMA usw.) ist (PRETZSCH et al. 2010). Aus den Ertragstafeldaten wurden die Skalierungsexponenten  $\alpha_{\bar{y},\bar{x}}$ , basierend auf den Mittelstammwerten, regressionsanalytisch ( $\ln(\bar{y}) = \ln(\beta) + \alpha_{\bar{y},\bar{x}} \ln(\bar{x})$ ) mit dem Verfahren der standardisierten Hauptachsenregression (SMA-Verfahren, auch bekannt als Reduced major axis- oder RMA-Verfahren) abgeleitet. Dabei wurde das R-Software, package „smatr“ nach WARTON et al. (2006) angewandt (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009).

Die Skalierungsanalyse der Einzelbaumentwicklung auf den Versuchsflächen geht also von Wiederholungsmessungen aus, aus denen über Quotientenbildung die Steigung  $\alpha_{y,x}$  der Allometrie-Trajektorie abgeleitet wird. Die Skalierungsanalyse auf Grundlage der Mittelstammwerte aus den Ertragstafeln basiert auf der Regressionsanalyse der logarithmierten Mittelstammdimensionen und Anwendung des Ausgleichsverfahrens SMA.

## 2.3 Bestimmung der Konkurrenzsituation von Bäumen

Ausgehend von der räumlich expliziten Einmessung von Baumpositionen und Kronen lassen sich von allen Einzelbäumen auf den Versuchsflächen Maßzahlen für deren Übershirmung und seitliche Einengung ermitteln. In die Konkurrenzanalyse eines Baumes  $k$  wurden alle die Nachbarn einbezogen, deren Abstand geringer ist als der mittlere Kronendurchmesser des Baumes  $k$ . Die Ermittlung des mittleren Kronendurchmessers in Abhängigkeit von Durchmesser und Höhe erfolgte nach PRETZSCH und BIBER (2010). Um die relative Positionierung eines Baumes innerhalb des Kronenraumes zu bestimmen, wurde der Übershirmungsindex  $uebi$  berechnet: Dafür wird zunächst die Höhe des größten Baumes in dem beschriebenen Einflussbereich bestimmt ( $h_{max}$ ). Dann wird die Höhe des betreffenden Baumes in der Relation zu  $h_{max}$  gesetzt und der Übershirmungsindex  $uebi$  resultiert als  $uebi_k = 1 - h_k / h_{max}$ . Je höher  $uebi_k$ , desto stärker ist der Baum  $k$  unterdrückt und je begrenzter ist sein Zugang zur Strahlung (Abb. 3). Die seitliche Einengung von Baum  $k$  wird über den Bestandesdichteindex  $sdi_k$  innerhalb des beschriebenen individuellen Einflussbereiches bestimmt, wobei  $sdi_k = N_{beob} (25 / d_q)^{\alpha_{N,dq}}$ . Der Index  $sdi_k$  wird in Anhalt an REINEKE (1933) berechnet, wobei  $N_{beob}$  die Baumzahl pro ha innerhalb des oben beschriebenen Einflussbereiches (konzentrischer Kreis um Baum  $k$  mit einem Radius, der dem Kronendurchmesser entspricht) ist,  $d_q$  der quadratische Mitteldurchmesser in demselben Einflussbereich. Für die Kalkulation von  $sdi$  vernachlässigen wir, dass die Allometrieoeffizienten nach PRETZSCH und BIBER (2005) artspezifisch sind und unterstellen die verallgemeinerte Beziehung  $\alpha_{N,d} = -1.605$  nach REINEKE (1933).



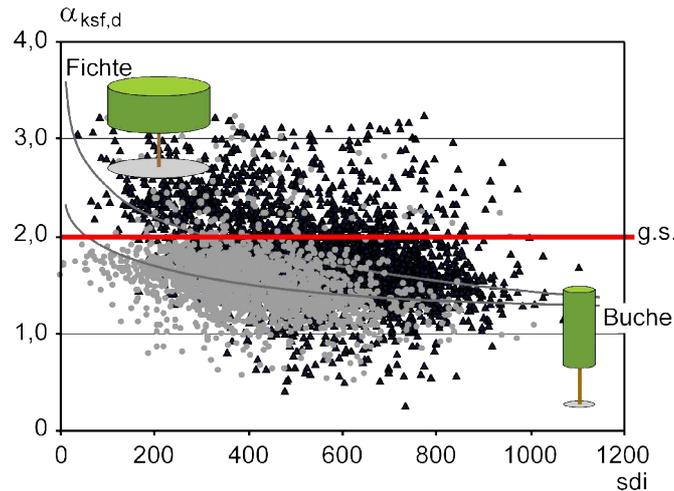
**Abb. 3:** Überschirmungsindex uebi und Dichteindex sdi quantifizieren die vertikale bzw. laterale Konkurrenzierung der Baumkrone innerhalb einer vorgegebenen Einflusszone (grauer Kreis). (a) uebi = 0, 0,3, und 0,5 bezeichnen die Stellung eines vorherrschenden, mitherrschenden bzw. unterständigen Baumes. (b) sdi = 200, 500, 800 indizieren geringe, mittlere bzw. hohe Packungsdichte in der Einflusszone.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Kronenallometrie in Abhängigkeit von Konkurrenz

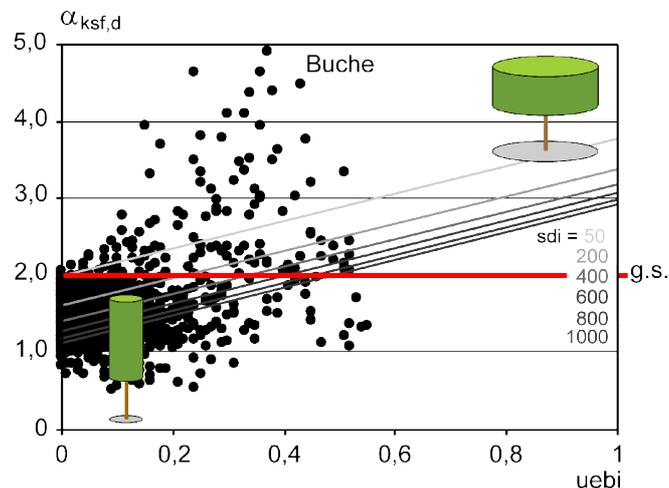
Für die Analyse des Zusammenhangs zwischen Kronenallometrie und Konkurrenz stehen uns von allen einbezogenen Bäumen die Allometrikoeffizienten zwischen unterschiedlichen Dimensionsgrößen, z. B. von  $h$  versus  $v$ ,  $ksf$  versus  $v$  und  $h$  versus  $d$ , zur Verfügung, sowie die Konkurrenzvariablen uebi und sdi. Im Folgenden werden unterschiedliche Allometrieexponenten auf ihre funktionale Abhängigkeit von diesen Konkurrenzvariablen untersucht.

Zunächst prüfen wir am Beispiel von Fichte und Buche, ob die Kronenschirmflächen-Baumdurchmesser-Allometrie von der Bestandesdichte (sdi) abhängt (Abb. 4). Es ist erkennbar, dass die Allometrikoeffizienten zwischen  $\alpha_{ksf,d} = 0,5$  und  $4,0$  variieren. Sie konzentrieren sich also nicht um den Erwartungswert bei geometrischer Gleichheit, der bei  $\alpha_{ksf,d} = 2,0$  liegen würde. Vielmehr zeigt sich eine deutliche Abhängigkeit der Allometrieexponenten von der Bestandesdichte, die durch den sdi repräsentiert wird. Weiter stellen wir einen klaren artspezifischen Unterschied zwischen Fichte und Buche fest. Die Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie der Fichte ist im Durchschnitt größer als jene der Buche und fällt steiler ab, wenn die Konkurrenz zunimmt.



**Abb. 4:** Allometrischer Zusammenhang zwischen Kronenschirmfläche (ksf) und Baumdurchmesser (d)  $\alpha_{ksf,d}$  für Fichte (n=4.208) und Buche (n=1.932) in Abhängigkeit von der Dichte sdi. Der Zusammenhang wurde ausgeglichen durch OLS-Regression  $\alpha_{ksf,d} = 4,692 (\pm 0,10) - 0,47 (\pm 0,02) \ln(sdi)$ ,  $R^2=0,18$  and  $p<0,001$  bzw.  $\alpha_{ksf,d} = 2,834 (\pm 0,10) - 0,22 (\pm 0,02) \ln(sdi)$ ,  $R^2=0,10$  and  $p<0,001$  (Standardfehler der Koeffizienten in Klammern).

Weiter prüfen wir am Beispiel der Buche, ob neben der Bestandesdichte (sdi) auch die Überschirmung (uebi) einen Einfluss auf die Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie ausübt (Abb. 5). Wieder sehen wir eine breite Variation der Exponenten der Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie. Mit zunehmender Überschirmung steigt der Allometrieexponent an. Weiter steigt der Allometrieexponent mit abnehmender Bestandesdichte. Das heißt, dass sowohl starke Überschirmung (die zum Schattenhabitus führt) als auch starke Auflichtung des Bestandes (die ein ausladendes Solitärwachstum ermöglicht) das Kronenbreitenwachstum in Relation zum Durchmesserwachstum fördert.

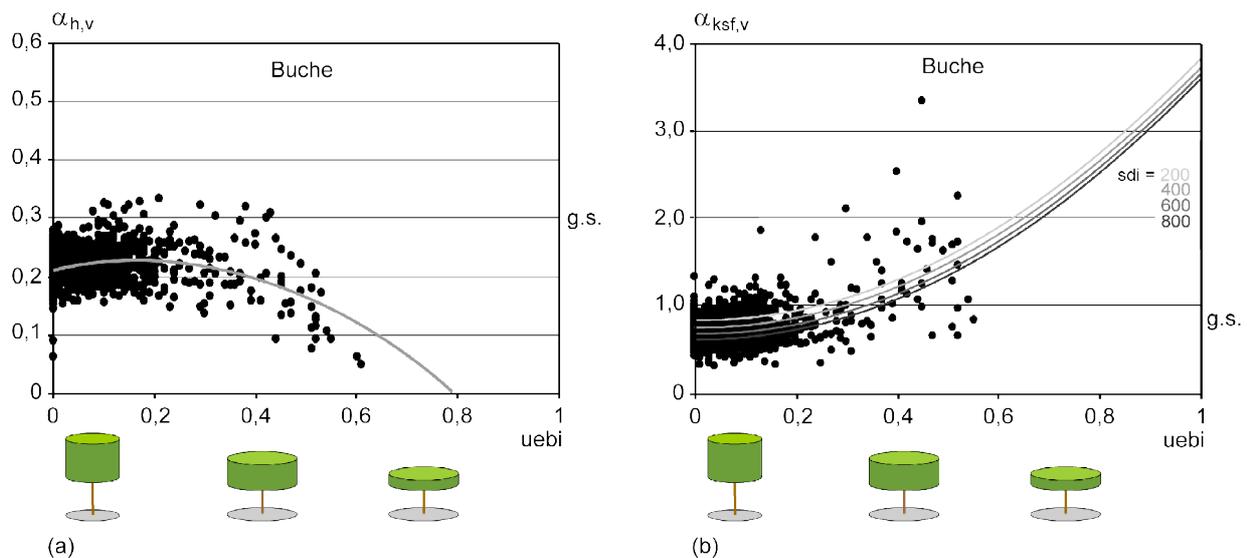


**Abb. 5:** Allometrischer Zusammenhang zwischen Kronenschirmfläche (ksf) und Baumdurchmesser (d)  $\alpha_{ksf,d}$  für Buche (n=1.916) in Abhängigkeit von der Überschirmung uebi und Dichte sdi. Der Zusammenhang wurde ausgeglichen durch OLS-Regression:  $\alpha_{ksf,d} = 3,125 (\pm 0,120) + 1,779 (\pm 0,092)uebi - 0,288 (\pm 0,020) \ln(sdi)$ ,  $R^2=0,21$  und  $p<0,001$  (Standardfehler der Koeffizienten in Klammern).

Noch interessanter sind die Allometrien zwischen Höhe und Baumvolumen sowie Kronenschirmfläche und Baumvolumen, denn Kronenschirmfläche und Höhe spannen das Kronenvolumen bzw. den Wuchsraum auf. Das Baumvolumen steht in engem Zusammenhang zu der Pflanzenmasse. Und das Kronenvolumen repräsentiert, ähnlich wie die Blattfläche, die Ressourcennutzung, metabolische Aktivität und Raumbesetzung. Der

Zusammenhang zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen ( $kv \propto v^{\alpha_{kv,v}}$ ) repräsentiert quasi die strukturelle Analogie zum Zusammenhang zwischen Blattfläche und Pflanzenmasse ( $la \propto mt^{3/4}$ ).

Abbildung 6 zeigt für die Buche die Höhen-Volumen-Allometrie und Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie; diese bilden die Komponenten der Kronenvolumen-Volumen-Allometrie. Der aufgedeckte gegenläufige Zusammenhang, wie er sich für die Buche darstellt, gilt auch für die weiteren untersuchten Baumarten Fichte, Kiefer und Eiche. Demnach folgt der Zusammenhang zwischen Überschirmung und der Höhen-Volumen-Allometrie einem (von unten betrachtet) konkavem Kurvenverlauf, während die Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie konvexen Verlauf hat. Mit Blick auf die Bestandesdichte reagieren beide Allometrieexponenten ebenfalls gegenläufig: Im Falle der Höhen-Volumen-Allometrie bewirkt eine Absenkung der Dichte auch eine Absenkung der Allometrieexponenten. Dagegen liegen die Verhältnisse bei der Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie anders herum: Mit abnehmender Dichte steigen die Allometrieexponenten an.



**Abb. 6:** Skalierung von (a) Baumhöhe versus Baumvolumen  $\alpha_{h,v}$  und (b) Kronenschirmfläche versus Baumvolumen  $\alpha_{ksf,v}$  in Abhängigkeit von uebi und sdi, dargestellt für die Baumart Buche. Die Zusammenhänge wurden ausgeglichen durch OLS-Regression  $\alpha_{h,v} = 0,157(\pm 0,009) + 0,153(\pm 0,019)uebi - 0,511(\pm 0,044)uebi^2 + 0,009(\pm 0,002)\ln(sdi)$ ,  $R^2=0,14$ ,  $n = 1.414$ ,  $p < 0,001$  und  $\alpha_{ksf,v} = 1,610(\pm 0,062) + 3,013(\pm 0,130)uebi^2 - 0,150(\pm 0,010)\ln(sdi)$ ,  $R^2=0,33$ ,  $n = 1.374$  und  $p < 0,001$  (Standardfehler der Koeffizienten in Klammern).

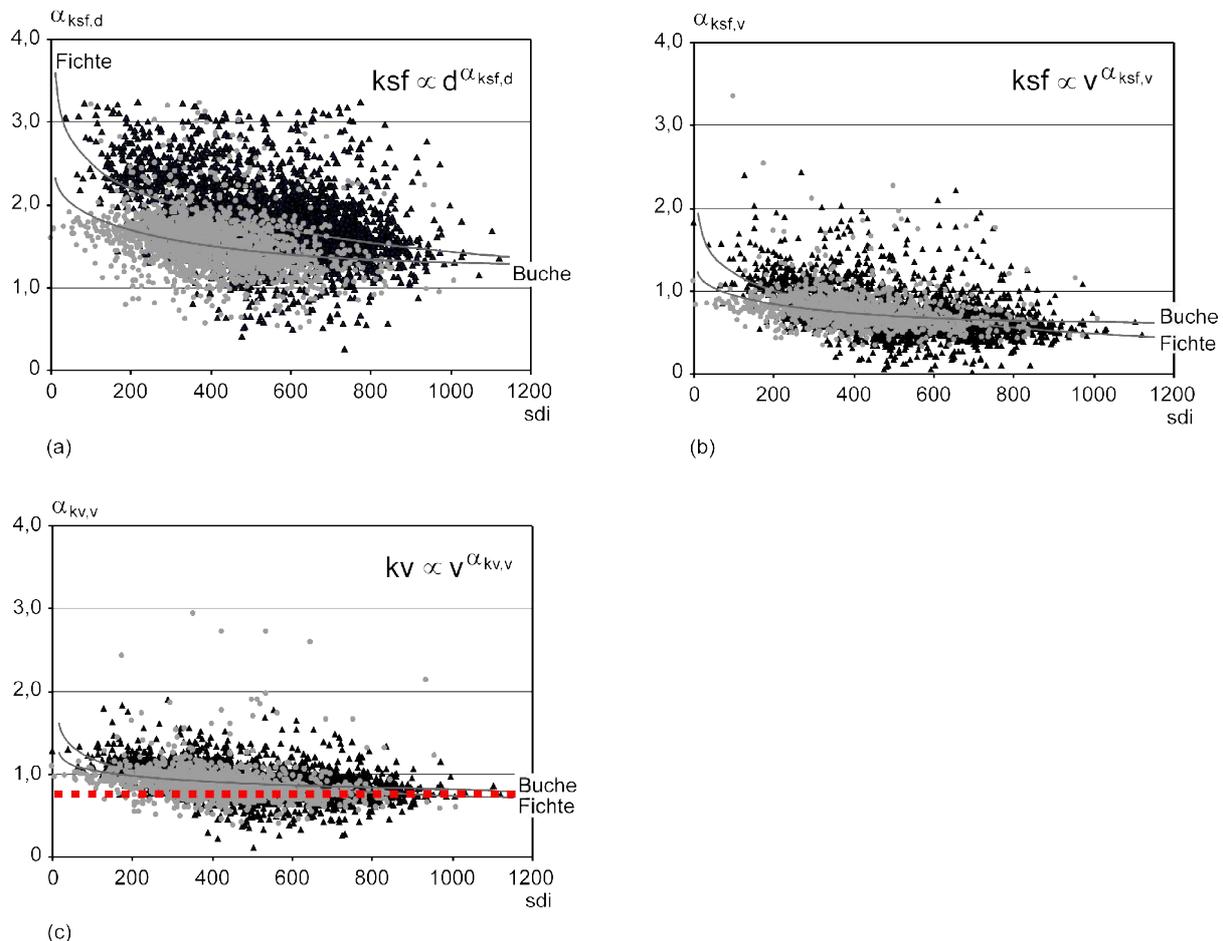
Daraus folgt für die Kronenplastizität: Die Allometrieexponenten Höhe-Baumvolumen und Kronenschirmfläche-Baumvolumen, die das Kronenvolumen aufspannen, können in breitem Umfang variieren. Allerdings ist die Kronenplastizität in der Hinsicht begrenzt, dass jenseits von uebi-Werten von 0,7 und jenseits von sdi-Werten von 800 bis 1.000 (also bei extremer Überschirmung und extremer Bestandesdichte) Bäume nicht mehr überleben können. Weiter stellen wir eine Gegenläufigkeit zwischen Höhen-Volumen- und Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie fest. Wird ein Baum eingengt oder freigestellt, so reagieren Höhe oder Kronenbreite in einer Weise, dass das Kronenvolumen über dem Baumvolumen immer etwa konstant skaliert. Diese Gegenläufigkeit der Höhen-Volumen- und Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie, die zur Stabilisierung des Kronenvolumens beiträgt, stellen wir für alle Baumarten fest. In jedem Fall ergibt sich eine negative Korrelation zwischen den Allometrikoeffizienten  $\alpha_{h,v}$  und  $\alpha_{ksf,v}$ .

Die Berechnung der Kronenvolumen-Baumvolumen-Allometrie ( $\alpha_{kv,v}$ ) läuft auf eine Multiplikation der zwei bisher gesondert betrachteten Dimensionsgrößen Höhe und Kronenbreite ( $kv = h \times ksf$ ) und auf eine Addition der Allometrieexponenten hinaus ( $kv = h \times ksf = v^{\alpha_{h,v} + \alpha_{ksf,v}}$ , d. h.  $\alpha_{kv,v} = \alpha_{h,v} + \alpha_{ksf,v}$ ). Aufgrund der Gegenläufigkeit beider Allometrien ( $\alpha_{h,v}$ ,  $\alpha_{ksf,v}$ ) bei Zunahme der Konkurrenz, liefert ihre Addition relativ konstante Werte zwischen  $\alpha_{kv,v} = 0,7-0,9$ . Ähnlich wie die Blattflächen-Pflanzenmassen-Allometrie ( $la \propto mt^{3/4}$

) relativ stabil entlang der 3/4-Trajektorie verläuft, verläuft auch die Kronenvolumen-Baumvolumen-Allometrie ( $k_v \propto v^{3/4}$ ) relativ konstant entlang einer Trajektorie, die ähnliche Steigung aufweist. Während also die einzelnen Komponenten der Allometrie, d. h. Zusammenhänge zwischen ein- oder zweidimensionalen Variablen (h, d, ksf) beträchtlich variieren können, ist der Zusammenhang zwischen dreidimensionalen Größen aufgrund deren Interaktion geringer.

### 3.2 Kronenallometrie und Baumart

Abbildung 7 zeigt anhand der drei allometrischen Beziehungen Kronenschirmfläche versus Durchmesser, Kronenschirmfläche versus Baumvolumen und Kronenvolumen versus Baumvolumen, dass der Einfluss der Konkurrenz auf die Skalierungsparameter beim Übergang von eindimensionalen zu zweidimensionalen und dreidimensionalen Skalierungsrelationen abnimmt. Ursache hierfür ist die im letzten Abschnitt dargestellte Interaktion zwischen vertikaler und lateraler Kronenexpansion. Darüber hinaus zeigt Abbildung 7, dass sich bei diesem Übergang von ein- zu dreidimensionaler Skalierung auch die zwei dargestellten Baumarten annähern. Während es bei der Allometrie zwischen Kronenschirmfläche und Durchmesser und jener zwischen Kronenschirmfläche und Volumen noch deutliche baumartenspezifische Unterschiede gibt, wird der Einfluss der Konkurrenz und der Baumart auf die Skalierungsexponenten beim Zusammenhang Kronenvolumen versus Baumvolumen geringer; der Skalierungsexponent konvergiert hier gegen den Erwartungswert allometrisch idealer Pflanzen von 3/4.

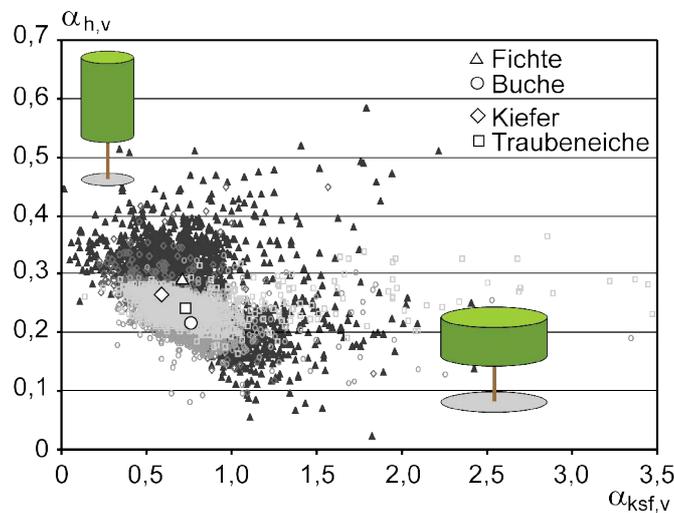


**Abb. 7:** Zusammenhang zwischen Skalierungsexponenten der Krone und Dichte sdi für Fichte und Buche. Beim Übergang von  $\alpha_{ksf,d}$  zu  $\alpha_{ksf,v}$  und  $\alpha_{kv,v}$  nimmt der Einfluss der Dichte ab und die Baumarten werden sich in der Ausprägung des Zusammenhanges ähnlicher. Der Skalierungsexponent  $\alpha_{kv,v}$  liegt unabhängig von Konkurrenz und Art nahe bei 3/4.

Die Unterschiede, die hier für zwei Arten dargestellt sind, wurden für Fichte, Kiefer, Buche und Eiche varianzanalytisch geprüft. Demnach bestehen zwischen den Arten signifikante Unterschiede, solange wir die

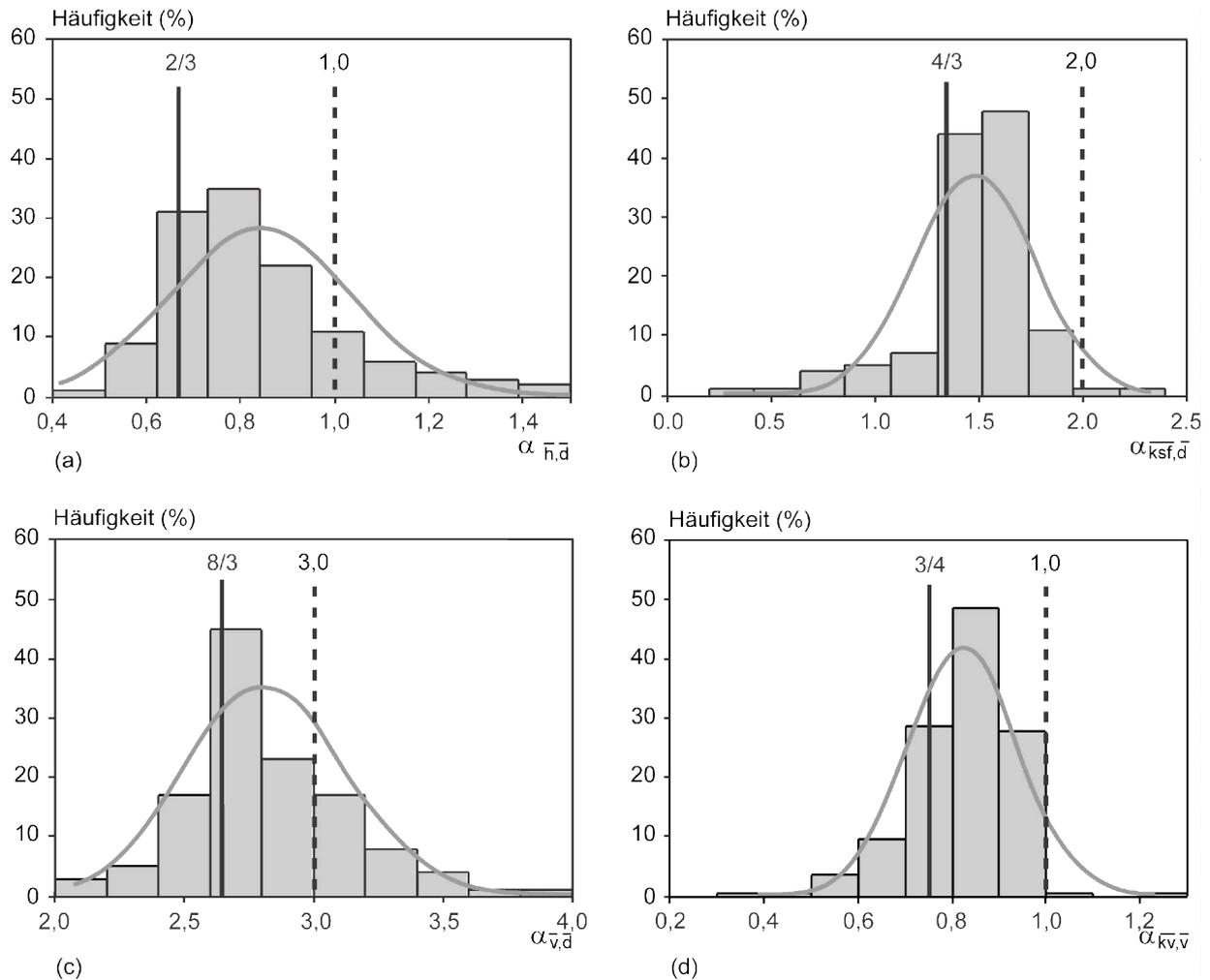
Skalierungsexponenten Kronenschirmfläche versus Durchmesser, Höhe versus Kronenschirmfläche, Höhe versus Volumen betrachten. Die Unterschiede werden aber geringer und lösen sich auf, wenn wir zu Zusammenhängen zwischen Kronenschirmfläche und Volumen bzw. Kronenvolumen und Baumvolumen übergehen. Bei letztgenannter Beziehung bestehen keine Unterschiede mehr zwischen den Baumarten Buche und Eiche und auch Fichte und Buche sind kaum mehr in den Skalierungsexponenten zu unterscheiden. Die Ergebnisse basieren auf einer varianzanalytischen Auswertung auf der Basis von insgesamt circa 10.000 Skalierungsexponenten der vier genannten Baumarten.

Hinter dieser Annäherung der Baumarten beim Übergang zu dreidimensionalen Skalierungsrelationen steckt die negative Korrelation zwischen Höhen-Volumen-Allometrie und Kronenschirmflächen-Volumen-Allometrie, die wir auch bei der Analyse des Konkurrenzeinflusses auf die Kronenform gesehen haben (vgl. Abschnitt 3.1). Abbildung 8 führt die individuellen Skalierungsexponenten der Baumarten Fichte, Kiefer, Buche und Traubeneiche in einer Grafik zusammen; ausgefüllte Symbole repräsentieren die Individualwerte, leere Symbole die Mittelwerte für die Baumarten. Sowohl die Individualwerte als auch die Mittelwerte lassen einen trade-off zwischen vertikaler und lateraler Kronenausdehnung erkennen. Das Produkt aus Höhe und Kronenschirmfläche, das den Standraum und (bei unterstellter Proportionalität zwischen Höhe und Kronenlänge nach MCMAHON and KRONAUER (1976)) auch das Kronenvolumen repräsentiert, bleibt demnach über die Baumarten hinweg relativ stabil.



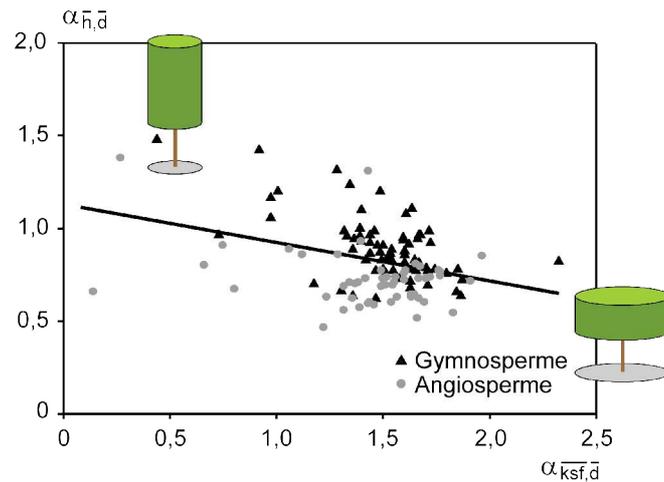
**Abb. 8:** Zusammenhang zwischen vertikaler und lateraler Skalierung der Krone ( $\alpha_{h,v}$  bzw.  $\alpha_{ksf,v}$ ) von Fichte (Dreiecke), Buche (Kreise), Kiefer (Rechtecke) und Eiche (Rauten). Dargestellt sind die Ausprägungen für die Einzelbäume (ausgefüllte Symbole) und die Mittelwerte der Arten (leere Symbole). Erwartungswerte für die Skalierung allometrisch idealer Pflanzen (West et al., 2009) sind  $\alpha_{h,v} = 0,25$  bzw.  $\alpha_{ksf,v} = 0,50$ .

Um diese bemerkenswerte Variation der Höhen- und Kronenschirmflächen-Allometrie und Konstanz der Kronenvolumen-Baumvolumen-Allometrie zwischen den Baumarten zu erhärten, wurden aus insgesamt 126 Ertragstafeln von 52 Arten die Allometrieexponenten Mittelhöhe versus Mitteldurchmesser, Kronenschirmfläche versus Durchmesser, Stammvolumen versus Durchmesser und Kronenvolumen versus Durchmesser über SMA-Regression (vgl. Abschnitt 2.2) ermittelt. Abbildung 9 zeigt die Häufigkeitsverteilungen der gefundenen Skalierungsexponenten und unterstreicht, dass bei den ein- und zweidimensionalen Skalierungsexponenten erhebliche Variation zwischen den Arten besteht, dass aber die Skalierung Kronenvolumen gegenüber Stammvolumen über alle Arten hinweg erstaunlich stabil und nahe bei  $3/4$  liegt. In die Häufigkeitsdiagramme sind neben den Erwartungswerten für die Skalierung bei geometrischer Gleichheit auch die Erwartungswerte für die Skalierung allometrisch idealer Pflanzen eingetragen.



**Abb. 9:** Häufigkeitsverteilung der Skalierungsexponenten  $\alpha_{\bar{h},\bar{d}}$ ,  $\alpha_{\overline{ksf},\bar{d}}$ ,  $\alpha_{\bar{v},\bar{d}}$ , and  $\alpha_{\overline{kv},\bar{v}}$  für 52 Arten, berechnet auf der Grundlage von 126 Ertragstafeln (vgl. Abschnitt 2.1). Erwartete Skalierungsexponenten sind durch durchgezogene vertikale Balken (allometrisch ideale Pflanzen) bzw. durch gebrochen vertikale Balken (euklidische geometrische Skalierung) dargestellt. Als Referenz ist die jeweilige Normalverteilung eingetragen.  $\alpha_{\bar{h},\bar{d}}$ , Skalierung von Mittelhöhe gegen Mittedurchmesser;  $\alpha_{\overline{ksf},\bar{d}}$ , Skalierung der Kronenschirmfläche gegen Mittedurchmesser;  $\alpha_{\bar{v},\bar{d}}$ , Skalierung des Stammvolumens gegen Mittedurchmesser;  $\alpha_{\overline{kv},\bar{v}}$ , Skalierung des Kronenvolumens gegen Stammvolumen.

In Abbildung 10 ist am Beispiel des Zusammenhangs Mittelhöhe versus Durchmesser und Kronenschirmfläche versus Durchmesser die signifikante Abnahme der Höhenexpansion bei Kronenbreitenexpansion dargestellt. Dieser Zusammenhang zeigt, dass zwischen den Allometriexponenten derartige Wechselwirkungen bestehen, dass ein- und zweidimensionale Relationen stark streuen können, trotzdem aber stabile dreidimensionale Skalierungszusammenhänge bestehen bleiben. Das gewährleistet eine Kronenplastizität, die über alle Arten die konkurrenzübergreifende metabolische Skalierung und Einhaltung der  $\frac{3}{4}$ -Trajektorie determiniert.



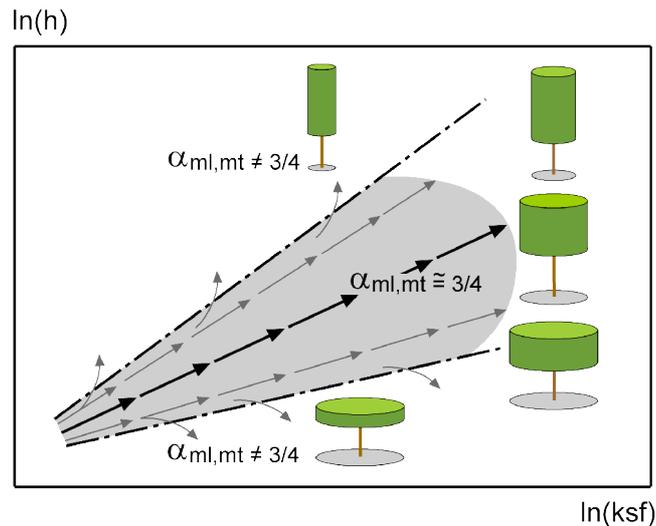
**Abb. 10:** Negativer Zusammenhang zwischen den Skalierungsexponenten  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{ksf,d}$  dargestellt für 52 Baumarten aus 126 Ertragstafeln. Dargestellt sind die auf der Basis der Ertragstafeln ermittelten Allometrieexponenten für gymnosperme Arten (Dreiecke) und angiosperme Arten (Kreise) sowie die über OLS Regression ermittelte Ausgleichsgerade über alle Arten  $\alpha_{h,d} = 1,131 - 0,206 \alpha_{ksf,d}$  ( $n=126$ ,  $p < 0,001$ ,  $r^2 = 0,13^{***}$ ,  $F_{1,124} = 18,97$ ).

#### 4 Diskussion und Folgerungen

Für die Baumarten Fichte, Kiefer, Buche und Eiche wird die Kronenplastizität unter Konkurrenz (bei Übershirmung bzw. seitlicher Einengung) analysiert. Konkurrenz kann die Krone in sehr unterschiedlicher Weise verformen; es können schmale aber langgezogene Kronen oder ausladende aber kurze Kronen entstehen. Die allometrische Beziehung zwischen Kronenvolumen und Größe des Baumes (Größe ausgedrückt durch Volumen bzw. Gewicht) folgt aber in weitem Rahmen der Skalierung  $k_v \propto v^{3/4}$ . Grund hierfür ist die gegenläufige Reaktion von Baumhöhe und Kronenbreite auf Konkurrenz. Während die Skalierung von Höhe versus Baumgröße und Kronenbreite versus Baumgröße in breitem Rahmen schwanken und von den Erwartungswerten für allometrische Skalierung ( $\alpha_{h,v} = 1/4$ ,  $\alpha_{ksf,v} = 2/4$ ) abweichen können, liegt die Skalierung des Kronenvolumens versus Baumvolumen relativ stabil bei  $\alpha_{kv,v} = 3/4$ . Damit entspricht sie etwa der metabolischen Skalierung zwischen Blattfläche  $la$  und Gesamtmasse der Pflanze für die nach WEST et al. (1997, 2009) gilt  $la \propto mt^{3/4}$ .

Die artübergreifende Analyse der Höhen-Volumen- und Kronenbreiten-Volumen-Allometrie erbringt ein ähnliches Muster. Es gibt Arten (insbesondere gymnosperme Arten), die lange und schmale Kronen ausbilden, während andere (angiosperme Arten) eher zu kürzeren und breiteren Kronen neigen. Wieder variiert die Skalierung der Baumdimensionen Höhe und Kronenbreite für sich betrachtet ganz erheblich und weicht entsprechend stark von Erwartungswerten bei metabolischer Skalierung (WEST et al. 2009) ab. Aber die Skalierung des Kronenvolumens über dem Pflanzenvolumen schwankt auch über die Arten hinweg wesentlich geringer und liegt bei  $\alpha_{kv,v} = 3/4$ .

Demnach kann Skalierung zwischen ein- oder zweidimensionalen Baumd dimensionsgrößen sowohl inner- als auch zwischenartlich erheblich schwanken. Das verleiht der Krone hohe Plastizität und hält die Kronenvolumen-Baumvolumen-Skalierung stabil auf der 3/4-Trajektorie. Das gewährleistet das für die Blatto rgane notwendige und für die metabolische 3/4-Skalierung unverzichtbare Trägersystem (Abb. 11). Es besteht also eine Analogie zwischen metabolischer Skalierung  $la \propto mt^{3/4}$  und Skalierung der Struktur  $k_v \propto v^{3/4}$ , sodass ferner  $la \propto kv$ . Für die Oberfläche ( $o$ ) und das Volumen ( $v$ ) stereometrischer Körper gilt  $o \propto v^{2/3}$  bzw.  $v \propto o^{3/2}$ , woraus sich  $la \propto kof^{3/2}$  ergibt. Wenn die Kronenoberfläche um 1 % zunimmt, steigt die Blattfläche also um 1,5 % an. Das offenbart die fraktal-ähnliche Raumfüllung der Krone mit Blattmasse. Und es bedeutet, dass das Kronenvolumen  $kv$  (nicht Kronenoberfläche  $kof$ ) proportional zur Blattfläche ist. Damit wird das Kronenvolumen zum aussagekräftigen Indikator für Ressourcenaufnahme, Mischungsanteile, Raumfüllungs- und Ausdünnungsprozesse (PRETZSCH 2006, ZEIDE 1987).



**Abbildung 11:** Zusammenhang zwischen Skalierung der Struktur und metabolischer Skalierung in schematischer Darstellung. Mit zunehmender Größe erweitern Bäume entweder die Länge oder die Breite ihrer Krone und damit die Haltevorrichtung für die Blattorgane. Wenn die Konkurrenz (seitliche Einengung, Überschirmung ihrer Krone) die Plastizität und Anpassungsfähigkeit ihrer Kronen überfordert und das Kronenvolumen (Produkt aus Länge und Breite) nicht gehalten werden kann, dann wird auch  $\alpha_{ml,mt} < 3/4$ , d. h. die Bäume können nicht mehr der  $3/4$  Trajektorie folgen und fallen aus.

Daraus ergeben sich folgende Konsequenzen für die Weiterentwicklung der Theorie der Allometrie (Erweiterung der Hypothese von allometrisch idealen Pflanzen), die Forstwissenschaft (Erfassung und Modellierung der Krone) und Forstwirtschaft (Inventur und Durchforstung von Waldbeständen).

Die Skalierungsfaktoren für allometrisch ideale Pflanzen (ENQUIST et al. 2009; WEST et al. 2009) werden relativiert was die Zusammenhänge zwischen ein- und zweidimensionalen Baummerkmalen betrifft. Hier werden große Variationen, gleichbedeutend mit Plastizität festgestellt. Allerdings kommt es zu bisher nicht näher beachteten Interaktionen zwischen einzelnen Allometriexponenten, die letztlich auf relativ stabile aggregierte allometrischen Zusammenhänge zwischen dreidimensionalen Zusammenhängen wie z. B. zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen hinauslaufen.

Für die Beschreibung der Leistungsfähigkeit der Krone und die Modellierung des Zuwachses scheint das Kronenvolumen geeigneter zu sein als die Kronenoberfläche, denn das Volumen, nicht die Oberfläche ist proportional zur Blattfläche und damit zur Ressourcenversorgung, Assimilation und Produktivität. Das Oberflächen-Inhalt-Gesetz von RUBNER (1931) und die Annahmen zum Oberflächen-Inhalt-Verhältnis von BERTALANFFY (1951) bei der Aufstellung von Wachstumsfunktionen, die auf dem Zusammenspiel zwischen Oberfläche und Inhalt beruhen – also alle Zusammenhänge, die euklidisch-geometrische Skalierung zwischen Kronenoberfläche und Kroneninhalt unterstellen – müssen überdacht werden (PRETZSCH 2009). Denn nach den hier dargestellten Ergebnissen nutzen Kronen den Raum durch fraktale Raumfüllung effizienter als in bisherigen euklidisch-geometrischen Ansätzen angenommen (ZEIDE 1987).

Die Erfassung von Baummerkmalen, Kronendimensionen, Blattflächen, Kronenlängen, die Abschätzung der Produktivität sowie die Artenerkennung kann sich die hier dargestellten artspezifischen aber auch artübergreifenden Zusammenhänge für die Fernerkundung zu Nutze machen.

Schließlich ergeben sich auch praktische Konsequenzen, z. B. für die Durchforstung und die zu erwartenden Zuwachsreaktionen auf Durchforstungen. Wenn die Blattfläche (und damit die Zuwachsleistung) nicht degressiv mit dem Exponenten  $2/3$  wie nach der Rubner-Regel bisher angenommen, sondern proportional zum Kronenvolumen ansteigt, dann kann zusätzlicher Standraum bzw. zusätzliche Standfläche wesentlich effizienter genutzt werden, als nach den bisherigen theoretischen Vorstellungen angenommen ( $la \propto kv$  bzw.  $la \propto kof^{3/2}$  anstelle von bisher angenommen  $la \propto kv^{2/3}$  bzw.  $la \propto kof$ ).

## 5 Zusammenfassung

Die Entwicklung von Kronenmerkmalen  $y$  lässt sich in Abhängigkeit von der Baumgröße  $x$  über die allometrische Gleichung  $y \propto x^{\alpha_{y,x}}$  beschreiben. Von besonderem Interesse ist die Entwicklung der vertikalen Kronenausdehnung (Kronenlänge) und der horizontalen Kronenausdehnung (Kronenschirmfläche). Diese Maße

beschreiben die Kronenmorphologie, spannen zugleich den Wuchsraum des Baumes auf und bestimmen so u. a. Raumbesetzung, Bestandesdichte und Selbstausdünnung. Vorliegender Beitrag konzentriert sich auf die allometrischen Beziehungen Baumhöhe versus Baumvolumen ( $h \propto v^{\alpha_{h,v}}$ ) und Kronenquerschnittsfläche versus Baumvolumen ( $ksf \propto v^{\alpha_{ksf,v}}$ ) bzw. deren Beitrag zur Kronenvolumen-Baumvolumenallometrie ( $kv \propto v^{\alpha_{kv,v}}$ ).

(i) Es wird gezeigt, wie die Kronenallometrie ( $\alpha_{h,v}, \alpha_{ksf,v}$ ) innerhalb einer Baumart von der Konkurrenzsituation, insbesondere von der Übershirmung und seitlichen Einengung eines Baumes abhängt. Die Analyse erfolgt für Fichte, Kiefer, Buche und Eiche auf der Basis langfristiger Versuchsflächendaten. (ii) Auf Grundlage derselben Daten und 126 Ertragstafeln von circa 50 weiteren Baumarten wird verdeutlicht, wie die genannte Kronenallometrie zwischen den Arten variiert. (iii) Schließlich wird die Skalierung des Wuchsraum analysiert, der sich als Produkt  $kv = h \times ksf$  bzw. als  $kv \propto v^{\alpha_{h,v} + \alpha_{ksf,v}}$  aus dem Zusammenwirken der Allometrieexponenten  $\alpha_{h,v}$  und  $\alpha_{ksf,v}$  ergibt. Es wird deutlich, dass die vertikale und laterale Kronenausdehnung zwar innerhalb und zwischen den Arten in breitem Rahmen variieren kann. Die Allometrien  $\alpha_{h,v}$  und  $\alpha_{ksf,v}$  wirken aber so zusammen, dass die Allometrie Wuchsraum *versus* Baumvolumen  $kv \propto v^{\alpha_{h,v} + \alpha_{ksf,v}}$  erstaunlich stabil skaliert und nahe bei  $\alpha_{h,v} + \alpha_{ksf,v} = 3/4$  liegt.

Die Analogie zwischen metabolischer Skalierung Blattfläche  $\propto$  Baummasse<sup>3/4</sup> (WEST et al. 1997; ENQUIST et al. 2009) und der hier betrachteten strukturellen Skalierung Wuchsraum  $\propto$  Baumvolumen<sup>3/4</sup> wird offensichtlich. Wuchsraum wird zum Surrogat für Blattfläche, Baumvolumen zum Surrogat für Baummasse. Offenbar werden Bäume durch interne Eigenschaften nahe der metabolische 3/4-Skalierung gehalten, ihre strukturelle Plastizität erlaubt ihnen aber beträchtliche Variationen in Höhe und Breite (PRUVES et al. 2007). Letztlich bleibt die Kronenraum-Volumen-Allometrie ähnlich wie die Blattmassen-Baummassen-Allometrie aber immer nahe 3/4. Aus diesen allometrischen Gesetzmäßigkeiten ergeben sich praktische Konsequenzen für die Kronenentwicklung, Bestandesdynamik und Durchforstungsreaktionen.

## 6 Danksagung

Die Auswertung ist im Rahmen des Sonderforschungsbereiches SFB 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert worden. Sie gründet zum Teil auf den langfristigen Versuchsflächen des Ertragskundlichen Versuchswesens in Bayern, das dankenswerterweise über das Projekt W07 vom Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten gefördert wird. Mein Dank richtet sich weiter an Dr. Cory Matthew, Jochen Dieler und Gerhard Schütze für die Mitwirkung bei der Aufbereitung und -auswertung der Daten und an Ulrich Kern für die Anfertigung der Grafiken.

## 7 Literatur

- BERTALANFFY von, L.: Theoretische Biologie: II. Band, Stoffwechsel, Wachstum, 2<sup>nd</sup> edn. A Francke AG, Bern, 418 S., 1951
- ENQUIST, B.J.; WEST, G.B.; BROWN, J.H.: Extension and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics, PNAS 106(17):7046-7051, 2009
- GRUNDNER, F.; SCHWAPPACH, A.: Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Bestände. Verlag Paul Parey, Berlin, 1952
- McMAHON, T.A.; KRONAUER, R.E.: Tree structures. Deducing the principle of mechanical design, J Theor Biol 59: 443-466, 1976
- NIKLAS, K.J.: Plant Allometry. Univ Chicago Press, Chicago, IL, 1994
- NIKLAS, .K.J.: Plant allometry: is there a grand unifying theory? Biol. Rev. 79:871-889, 2004
- R DEVELOPMENT CORE TEAM: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. ISBN: 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>, 2009
- PRETZSCH, H.: Species-specific allometric scaling under self-thinning. Evidence from long-term plots in forest stands, Oecologia 146:572-583, 2006
- PRETZSCH, H.: Re-Evaluation of Allometry: State-of-the-Art and Perspective Regarding Individuals and Stands of Woody Plants, Progress in Botany 71: 339-369, 2010
- PRETZSCH, H.: Forest dynamics, growth and yield, Springer, Berlin, Heidelberg. 664 p, 2009
- DVFFA – Sektion Ertragskunde, Jahrestagung 2010

- PRETZSCH, H.; BIBER, P.: A re-evaluation of Reineke's rule and Stand Density Index. *For Sci* 51: 304-320, 2005
- PRETZSCH, H.; BIBER, P.: Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe, *Can. J. For. Res.* 40(2): 370-384, 2010
- PRETZSCH H.; DIELER, J.; MATYSSEK R.; WIPFLER, P.: Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution*, 158:1061-1070, 2010
- PRUVES D.W.; LICHSTEIN, J.W.; PACALA, St.W.: Crown plasticity and competition for canopy space: A new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species, *Plos ONE* 9:1-11, 2007
- REINEKE, L.H.: Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J Agr Res* 46: 627-638, 1933
- RUBNER, M.: Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. *Proc preuß Akad Wiss Physik-Math Kl* 16/18, Berlin, Wien, 1902 p, 1931
- WARTON, D.I.; WRIGHT, I.J.; FALSTER, D.S.; WESTOBY, M.: Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81:259-291, 2006
- WEST, G.B.; BROWN, J.H.; ENQUIST, B.J.: A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122-126, 1997
- WEST, G.B.; ENQUIST, B.J.; BROWN, J.H.: A general quantitative theory of forest structure and dynamics, *PNAS* 106(17):7040-7045, 2009
- ZEIDE, B.: Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. *For Sci* 33: 517-537, 1987