

Effekt von Mischung und Konkurrenz auf die Kronenmorphologie von Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Jochen Dieler

Technische Universität München, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Jochen.Dieler@lrz.tum.de

1 Einleitung

Zu Beginn der geregelten Forstwirtschaft lag der Fokus rein auf der nachhaltigen Holzproduktion, was zu einer verstärkten Begründung und Ausweitung von Reinbeständen führte (HARTIG 1804, S. 40), während gegenwärtig Mischbestände mehr und mehr Bedeutung zukommt (SCHERER-LORENZEN et al. 2005). Die Gründe für das steigende Interesse an naturnahen Mischbeständen sind darauf zurückzuführen, dass jene die heutigen Ansprüche an ökologische, ökonomische und sozio-ökonomische Waldfunktionen in gleicher oder besserer Weise erfüllen als naturfernere Reinbestände (OLSTHOORN et al. 1999). Eine früher wie heute entscheidende Thematik im Zusammenhang mit gemischten Waldbeständen, die bereits von den Gründervätern der Forstwissenschaft kontrovers diskutiert wurde (COTTA 1821, HARTIG 1791) ist die Frage nach der Produktivität von Misch- im Vergleich zu Reinbeständen. Vor- und Nachteile in der Naturalproduktion sind nach wie vor von entscheidender Bedeutung für die praktische Forstwirtschaft, so dass eine pro oder contra Entscheidung für Mischbestände direkt mit der Leistung der ökologischen Stabilität, Resilienz, Biodiversität oder Landschaftsästhetik verbunden ist.

Bisherige Analysen zu Mischbeständen von Fichte und Buche, die von großer Relevanz in Mitteleuropa sind, erbringen Mehr- bzw. Minderleistungen von Mischbeständen in der Größenordnung von -46 bis +138 % (ASSMANN 1961, KENNEL 1965, METTIN 1985, PETRI 1966, PRETZSCH und SCHÜTZE 2005, 2009, WIEDEMANN, 1942). Auf der Basis von 23 langfristigen waldwachstumskundlichen Versuchen, die einen Gradienten von trocken bis feuchten und nährstoffarmen bis -reichen Standorten in Mitteleuropa abdecken, stellen PRETZSCH et al. 2010 eine erste Arbeitshypothese zur Produktivitätsrelation zwischen Rein- und Mischbeständen auf, wonach Mehrzuwächse von Mischbeständen bei hoher Standortgüte auf Konkurrenzreduktionseffekte und bei geringer Standortgüte oder bei abiotischem Stress auf Facilitation zurückzuführen sind (vgl. auch CALLAWAY und WALKER 1997). Neben Vergleichen von periodischen oder langfristigen Zuwachsgängen (z. B. PRETZSCH et al. 2010) werden Ressourcennutzungseffizienzen (z. B. RICHARDS et al. 2010) auf Bestandesebene als unspezifische Indikatoren zur Aufdeckung von Mehr- oder Minderzuwächsen angewandt. Allen gemein ist, dass sie vielmehr auf die Frage „ob Produktivitätsunterschiede auftreten“ abzielen und nicht „warum“. Um Letztere weiter zu erhellen, ist es notwendig Mischungseffekte von der Bestandes- bis hin zu Einzelbaum- oder sogar Organebene zu verfolgen. Ein Aspekt hierbei betrifft das Kronenexpansionsvermögen bei intra- und interspezifischen Konkurrenz. Während die Metabolic scaling theory (MST) konstante Skalierungsexponenten der Baum- und Kronenallometrie annimmt (ENQUIST et al. 2009, WEST et al. 1999), lassen Mischbestände plastische, art-spezifische Reaktionen als Folge interspezifische Konkurrenzinteraktionen erwarten. Der Formentwicklung kommt eine hohe Bedeutung für das Verständnis von Mischungseffekten zu. Während plastische Reaktionsmuster des Pflanzenwachstums durch Konkurrenzprozesse weitgehend nachgewiesen sind (PURVES et al. 2007, THORPE et al. 2010), finden sich in der Literatur nur sehr vereinzelte Untersuchungen zur Wirkung von Baumartenmischung auf die Formentwicklung (PETRI 1966, ROTHE 1997, PRETZSCH und SCHÜTZE 2005, 2009).

Im Einzelnen fragt die Analyse nach intra- und interspezifischen Konkurrenzeffekten auf die horizontale und vertikale Formentwicklung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand.

2 Material und Methoden

2.1 Datengrundlage

Als Datenbasis für die Analyse der strukturellen Allometrie von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand dienen 23 langfristige waldwachstumskundliche Versuche aus dem Flachland und Mittelgebirge und Bayern mit 76 Parzellen und insgesamt 260 Aufnahmen. Im Einzelnen handelt es sich um die Fichtenversuche Denklingen 05, Freising 813, Fürstenfeldbruck 612, Sachsenried 68, Sachsenried 607, Traunstein 146, Vohenstrauß 622, Zusmarshausen 603 und Zwiesel 111, die Buchenversuche Arnstein 638, Fabrikschleichach 15, Gerelzhofen 627, Starnberg 91, Waldbrunn 105, Waldbrunn 106 und Zwiesel 111 und die Buchen-Fichten-Mischbestände Amberg 833, Freising 813, Nordhalben 811, Schongau 814, Zwiesel 111 und Zwiesel 134. Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die geographische Lage der Versuche differenziert nach Rein- und/oder Mischbestandversuchen.

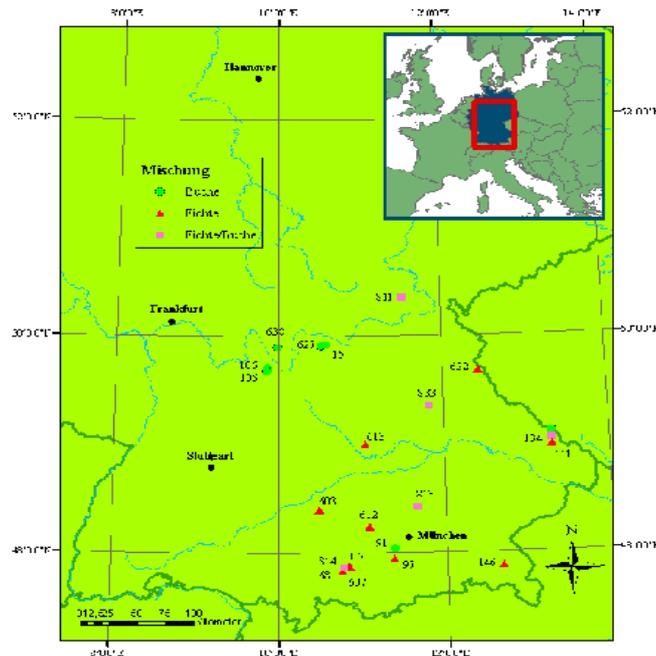


Abbildung 1: Geographische Lage der in die Analyse einbezogenen Versuche. Reinbestände aus Fichte bzw. Buche sind durch Dreiecke bzw. Kreise dargestellt. Fichten-Buchen-Mischbestände sind durch Vierecke symbolisiert.

Die Auswahl der Mischbestände beschränkte sich ausschließlich auf solche Versuche, bei denen beide Arten intensiv durchmischt sind. Gruppenmischungen wurden nicht berücksichtigt. Für alle Versuche lagen Messungen sowohl von Stamm- und Kronendimensionen als auch Einzelbaumpositionen vor. Messungen des Brusthöhendurchmessers, d , wurden mit Umfangmaßband durchgeführt. Jene der Baumhöhe, h , und des Kronenansatz, ka , erfolgten bis in die 1990er Jahre mit dem Höhenmessgerät nach Blume-Leiss und in den darauffolgenden Jahren mit dem Gerät Vertex. Als Kronenansatz wurde der unterste Primäraz angenommen. Folglich definiert sich die Kronenlänge als $kl = h - ka$. Die Kronenablotungen erfolgten mittels optischem Dachlot in acht Himmelsrichtungen (N, NO, ..., NW) und erlaubten die Berechnung des mittleren quadratischen Kronendurchmessers, kd , basierend auf der Gleichung $kd = 2 \times \sqrt{(N^2 + \dots + NW^2) / 8}$, wobei N, etc. der Kronenradius in Nordrichtung ist. Die Schirmfläche, s , ergab sich aus der Kreisfläche des mittleren Kronendurchmessers, kd , wobei $s = (kd^2 / 4) \times \pi$. Für alle Versuche lagen Einzelbaumpositionen vor, sodass eine räumlich-explizite Analyse der umgebenden Konkurrenz möglich ist. Eine Übersicht des Datenmaterials findet sich in Tabelle 1.

Tabelle 1: Merkmale der Versuche gesondert nach Baumarten und Mischung.

Merkmale	Reinbestände		Mischbestände	
	Fichte	Buche	Fichte	Buche
Versuche [N]	10	7	6	
Parzellen [N]	36	23	17	
Aufnahmen [N]	155	56	49	
Durchmesser [min - max]	2.6 - 88.8	4.7 - 110.4	7.1 - 83.9	4.5 - 69.8
Baumhöhe [min - max]	2.8 - 46.3	7.3 - 47.8	11.9 - 45.3	12.7 - 42.0
Kronenlänge [min - max]	1.0 - 25.7	3.1 - 31.9	4.8 - 27.3	4.9 - 33.3
sdi_{local} [min - max]	14 - 1167	22.6 - 1328	189 - 1192	94 - 1338

2.2 Quantifizierung der Konkurrenz

Entsprechend der räumlich erfassten Wuchskonstellation jedes Einzelbaums auf den Versuchsflächen lässt sich ein Konkurrenzmaß der seitlichen Einengung definieren. Die Analyse der Konkurrenzsituation erfolgte dabei innerhalb eines konzentrischen Kreises mit der Position des Baumes, k , als Mittelpunkt und dem Radius, r , der durch den Kronendurchmesser bestimmt wird. Entsprechend der Anwendung des baumgrößenabhängigen Kronendurchmessers wird berücksichtigt, dass sich der mittlere Abstand zum nächsten Nachbarn proportional zu dessen Stammdurchmesser verhält (ENQUIST et al. 2009). Der mittlere Kronendurchmesser errechnete sich in Anhalt an PRETZSCH und BIBER (2010). Die Quantifizierung der horizontalen Konkurrenz bzw. seitlichen Einengung des Baumes, k , basiert auf dem Konzept des stand density index (REINEKE 1933), definiert als $sdi_k = N_{\text{beo}} (25/d_q)^{\alpha_{N,dq}}$ und wird im Folgenden als sdi_{local} bezeichnet. Entsprechend der Formelnotation normiert der Index die Bestandesdichte auf einen mittleren Bezugsdurchmesser von 25 cm, wobei N_{beo} die tatsächliche Stammzahl und d_q der quadratische Mitteldurchmesser innerhalb des Einflussbereichs mit dem Radius, r , und $\alpha_{N,\bar{d}}$ der Allometrikoeffizient zwischen Stammzahl, N , und Mitteldurchmesser, \bar{d} , ist. Für die Berechnung des sdi_{local} wurde die verallgemeinerte Beziehung $\alpha_{N,\bar{d}} = -1.605$ nach Reineke (1933) angenommen.

2.3 Analyse der Baumallometrie

Allometrie beschreibt quantitativ die relative Größenveränderung zweier Pflanzenorgane, eines Teils des Organismus bzw. des Gesamtorganismus in Form der allometrischen Grundgleichung $y = \beta_0 x^{\alpha_{y,x}}$ (NIKLAS 1994). Der Exponent $\alpha_{y,x}$ ist hierbei ein Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeiten der Größe y , ausgedrückt durch die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Größe x und wird als Allometrikoeffizient bezeichnet. Indem dieser die Änderung von y bei 1 %iger Änderung von x ausdrückt, repräsentiert das Maß direkt den internen Allokationsschlüssel zwischen zwei untersuchten Größen und die daraus resultierende Formentwicklung. Die Normalisierungskonstante β_0 dagegen adressiert das Verhältnis zweier Größen hinsichtlich ihrer absoluten Ausprägung, folglich diejenige Dimension, die unabhängig der Körpergröße x die Teilgröße y beeinflusst.

Vorliegende Arbeit nutzt die dem Pflanzenwachstum unterliegende allometrische Beziehung (Gleichung 1) zwischen verschiedenen Dimensionen und Organen, um den Zusammenhang zwischen strukturbeschreibenden Baumattributen (Durchmesser, Kronenlänge, Kronenschirmfläche) der Baumarten Fichte und Buche im Rein- und Mischbeständen quantitativ zu untersuchen. Die log-lineare Transformation (logarithmus naturalis) der allometrischen Grundgleichung ergibt:

$$\ln(y) = \ln(\beta_0) + \alpha_{y,x} \times \ln(x). \quad (1)$$

wobei y und x jeweils die Größe einer Baumdimension, $\alpha_{y,x}$ der Allometrikoeffizient und β_0 die Normalisierungskonstante. Gleichung 1 wurde entsprechend der Forschungsfrage derart erweitert, dass der Allometrikoeffizient $\alpha_{y,x}$ als eine Funktion von Konkurrenz und Nachbarbaumart ausgedrückt wurde.

$$\alpha_{y,x} = f(sdi_{\text{local}}, me_{\text{fi, bu}}) \quad (2)$$

Die umgebende Konkurrenz geht metrisch über den sdi_{local} (vgl. 2.2) in das Modell ein. Der Einfluss der Nachbarbaumart wird über die binäre Dummy-Variable $me_{\text{fi, bu}}$ erfasst und unterscheidet dabei, ob ein Baum im Reinbestand $me_{\text{fi, bu}} = 0$ bzw. im Mischbestand $me_{\text{fi, bu}} = 1$ erwachsen ist. Als Grundmodell der Analyse von Kronenlänge, kl , und Kronenschirmfläche, s , wurde ein log-lineares gemischtes Modell gewählt, um sowohl der geclusterten Datenstruktur als auch den autokorrelativen Effekten bedingt durch Mehrfachbeobachtungen am Einzelobjekt ‚Baum‘ Rechnung zu tragen. Die Integration von Gleichung 2 in das allometrische Grundmodell (Gleichung 1) ergibt:

$$\ln(y_{ijk}) = \beta + \alpha \times \ln(d_{ijk}) + \chi \times \ln(d_{ijk}) \times sdi_{\text{local } ijk} + \delta \times \ln(d_{ijk}) \times me_{\text{fi, bu } ijk} + b_i + b_{ij} + a_i \times \ln(d_{ijk}) + a_{ij} \times \ln(d_{ijk}) + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

mit y , abhängige Variable (hier: Kronenlänge bzw. Kronenschirmfläche); d , Durchmesser, sdi_{local} , horizontale Konkurrenz; $me_{fi, bu}$, dummy-kodierter Mischungseffekt; α , β , γ , δ , Regressionskoeffizienten; Index i , Versuch; Index j , Baum; Index k , Einzelbeobachtung von Baum j auf Versuch i ; b und a , zufällige Effekte auf Ebene i und ij ; ε_{ijk} , Zufallsfehler für Beobachtung k an Baum i auf Versuch j .

Für die Modellanpassung wurde die lmer Funktion des R-Pakets lme4 (Bates et al. 2011) angewendet. lmer bedient sich dabei der Methode REML (restricted maximum likelihood criterion) zur Schätzung der Varianzkomponenten. Alternativmodelle bezogen auf die Struktur der gemischten Effekte wurden anhand des Akaike's Information Criterion (AIC; Akaike 1974) und Schwarz's Information Criterion (BIC; Schwarz 1978) verglichen was schließlich zu dem finalen Modell (Gleichung 3) führte. Für die zufälligen Effekte a_i , a_{ij} , b_i und b_{ij} als auch den Zufallsfehler ε_{ijk} gilt die Annahme der Normalverteilung und Varianzgleichheit. Abbildung 2 zeigt einen Vergleich der vorhergesagten versus der beobachteten Werte. Für die gesamte Statistik wurde das Statistikpaket R 2.13 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011) verwendet.

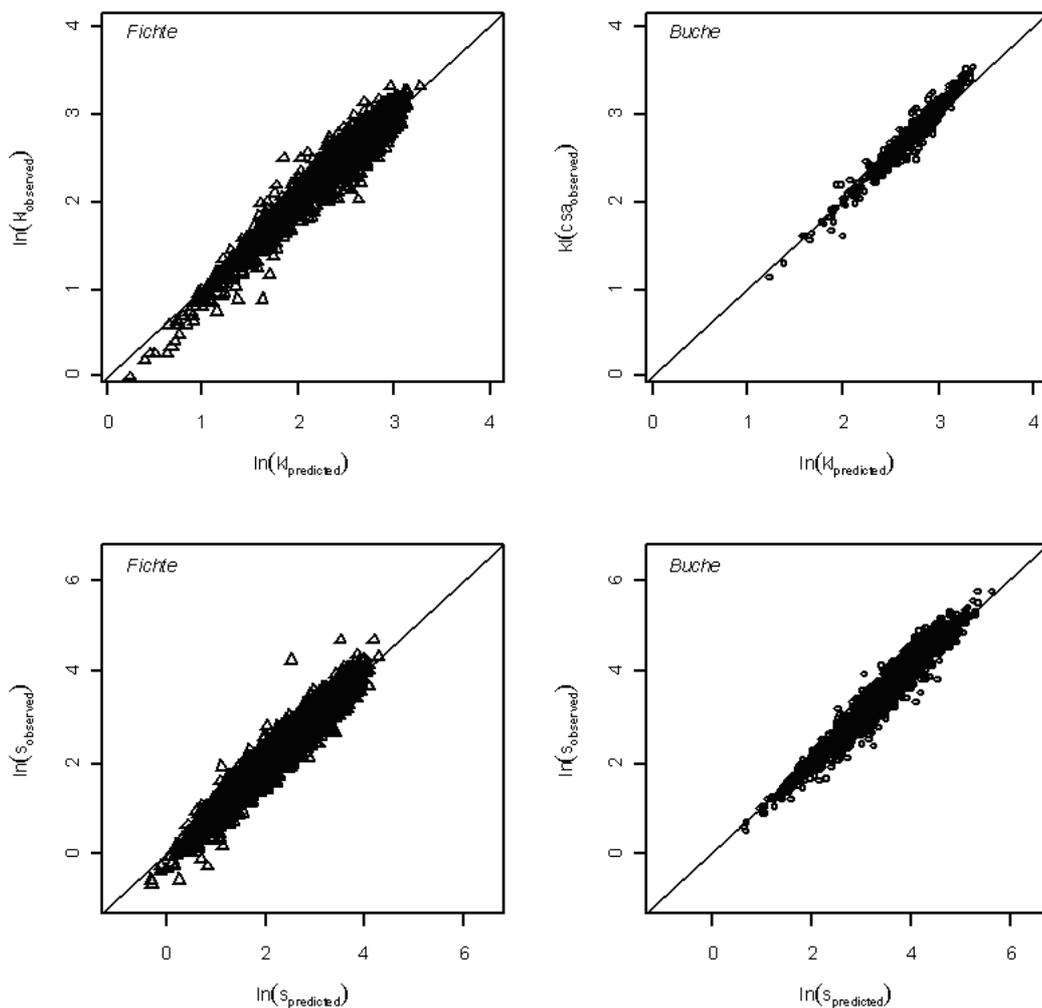


Abbildung 2: Goodness of fit für die angepassten Modelle der Kronenlänge, kl (oben) und Kronenschirmfläche, s (unten). Fichte ist mit Dreiecken, Buche mit Kreisen dargestellt.

3 Ergebnisse

Im Folgenden wird der Zusammenhang zwischen Kronenausdehnung und Stammdimension von Fichte und Buche in Rein- und Fichten-Buchen-Mischbeständen betrachtet. Die Kronenausdehnung differenziert sowohl zwischen vertikaler (Abschnitt 3.1) als auch horizontaler Ausprägung (Abschnitt 3.2). Es wird insbesondere geprüft, ob Unterschiede in der Formentwicklung auf Konkurrenz- und/oder Mischungseffekte zurückzuführen sind.

3.1 Zusammenhang zwischen Kronenlänge und Durchmesser in Abhängigkeit von Konkurrenz und Mischung

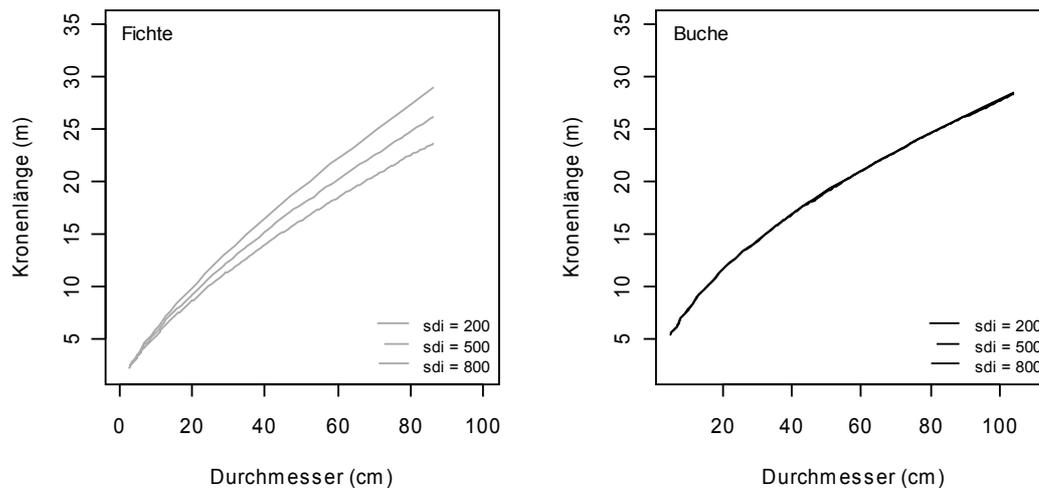


Abbildung 3: Funktioneller Zusammenhang zwischen Kronenlänge, kl , und Durchmesser, d , bei Fichte (links) und Buche (rechts) im Reinbestand in Abhängigkeit der Konkurrenz, sdi_{local} . Die Kurvenverläufe verwenden die Parameter β , α und χ (Tabelle 2).

Abbildung 3 zeigt den Zusammenhang zwischen Kronenlänge und Durchmesser und deren Abhängigkeit von der horizontalen Konkurrenz bei Fichte und Buche im Reinbestand. Die Kronenlänge beider Baumarten steigt mit zunehmender Stammdimension an, wobei die von der Konkurrenz unabhängige Zunahme je Änderung des Stammdurchmessers bei Fichte größer ist als bei Buche (vgl. Parameter α in Tabelle 2). Bezogen auf den Einfluss der Konkurrenz (Parameter χ in Tabelle 2) ist zu erkennen, dass Fichte mit einer signifikanten Änderungen reagiert, während Buche keine Abhängigkeit zeigt. Letzteres führt dazu, dass sich die Kronenlänge der Fichte unter Konkurrenz einfluss reduziert. Bezogen auf einen Stammdurchmesser von 40 cm ist dies gleichbedeutend mit einer Kronenlänge von 16.5 m bei sdi_{local} von 200 bis hin zu $kl = 14.0$ m bei $sdi_{local} = 800$. Dagegen erreicht Buche eine Kronenlänge von 16.9 m bei 40 cm Durchmesser unabhängig des sdi_{local} .

Tabelle 2: Statistik für das Modell der Schätzung der Kronenlänge in Abhängigkeit von Durchmesser, Konkurrenz und Mischung für Fichte und Buche.

Parameter	Variable	Fichte ^a		Buche ^b	
		$N_{Fichte}: 1826 (rein), 416 (misch)$		$N_{Buche}: 678 (rein), 280 (misch)$	
$\beta (\pm SE)$		0.104 (± 0.220)	$p < 0.001$	0.836 (± 0.185)	$p < 0.001$
$\alpha (\pm SE)$	$\ln(d)$	0.748 (± 0.061)	$p < 0.001$	0.541 (± 0.048)	$p < 0.001$
$\chi (\pm SE)$	$\ln(d) \times sdi$	$0.062 \cdot 10^{-3} (\pm 0.009 \cdot 10^{-3})$	$p < 0.001$	$-0,001 \cdot 10^{-3} (\pm 0.013 \cdot 10^{-3})$	$p > 0.05$
$\delta (\pm SE)$	$\ln(d) \times me_{bu,fi}$	$0.895 \cdot 10^{-2} (\pm 0.010)$	$p > 0.05$	0.022 (± 0.011)	$p < 0.05$

^a $a_i = N(0, \sigma_1^2 = 0.48)$, $a_{ij} = N(0, \sigma_2^2 = 0.46)$, $b_i = N(0, \sigma_3^2 = 0.04)$, $b_{ij} = N(0, \sigma_4^2 = 0.03)$, $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma_5^2 = 0.02)$

^b $a_i = N(0, \sigma_1^2 = 0.27)$, $a_{ij} = N(0, \sigma_2^2 = 0.38)$, $b_i = N(0, \sigma_3^2 = 0.02)$, $b_{ij} = N(0, \sigma_4^2 = 0.02)$, $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma_5^2 = 0.04)$

Unter Reinbestandverhältnissen erbringt der Einfluss der horizontalen Konkurrenz auf die vertikale Ausdehnung der Krone folglich einen signifikanten Einfluss bei Fichte, jedoch keinen Erklärungsbeitrag bei Buche. Rückt der Blick weiter zu möglichen Mischbestandseffekten auf die Skalierung zwischen Kronenlänge und Durchmesser, so zeigt sich folgendes Bild. Die auf analoge Baumdimension, d , und Konkurrenz einfluss, sdi_{local} , normierte Kronenlänge, kl , lässt bei Buche einen positiven Mischungseffekt erkennen, während interspezifische Interaktionen bei Fichte nur einen tendenziell positiven Einfluss ($p > 0.05$) ausüben (Parameter δ , Tabelle 2). Abbildung 4 legt diesen Effekt durch die nach oben verlagerte (gestrichelte) Kurve der Buche im Mischbestand im Vergleich zum (durchgezogenen) Verlauf der Kronenlänge innerhalb der Reinbestände bei eingesetzter Konkurrenz von $sdi_{local} =$

500 dar. Wieder bezogen auf einen Stammdurchmesser von 40 cm und $sdi_{local} = 500$ erbringt der Mischungseffekt einen mittleren Anstieg der Kronenlänge von 16.9 m auf 18.4 m im Falle der Buche.

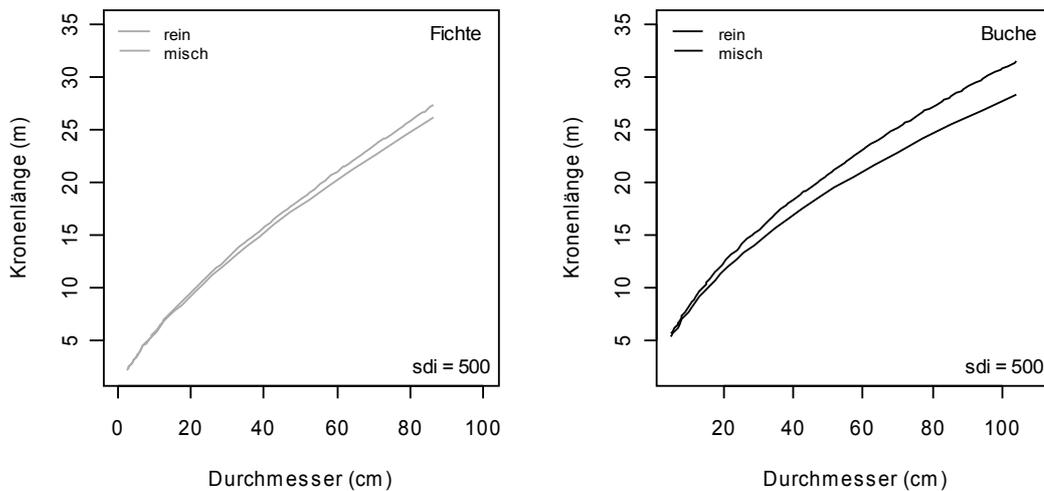


Abbildung 4: Kronenlängen-Durchmesser-Allometrie bei Fichte (links) und Buche (rechts) im Rein- und Mischbestand. Für die Darstellung wurde eine mittlere Konkurrenz von $sdi_{local} = 500$ ins Modell (Gleichung 3, Tabelle 2) eingesetzt.

In direktem Zusammenhang mit der absoluten Veränderung der Kronenlänge steht die relative Formentwicklung der Baumkrone quantitativ beschrieben durch den Allometriekoeffizient $\alpha_{kl,d}$. Durch Umformung von Gleichung 3 erhält man $\alpha_{kl,d} = \alpha + \chi \times sdi_{local} + \delta \times me_{fi, bu}$. Dabei drückt $\alpha_{kl,d}$ die prozentuale Änderung der Kronenlänge bei 1%igem Durchmesserzuwachs aus. Dieser verdeutlicht, inwieweit Konkurrenz und Mischung auf den Allokationsschlüssel zwischen Kronenlänge und Durchmesser einwirken (vgl. Abbildung 7).

Zusammengefasst erbringt die Analyse, dass die Veränderung der Kronenlänge von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand im Falle der Fichte im Wesentlichen auf Konkurrenzeffekte und bei Buche auf interspezifische Interaktionseffekte zurückzuführen ist.

3.2 Zusammenhang zwischen Kronenschirmfläche und Durchmesser in Abhängigkeit von Konkurrenz und Mischung

Der vorige Abschnitt beschäftigte sich mit dem Einfluss von Konkurrenz und Baumartenmischung auf die vertikale Kronenmorphologie, die Kronenlänge. Eine weitere wichtige strukturbeschreibende Dimension der Baumkrone stellt die horizontalen Ausdehnung dar, auch als Kronenschirmfläche bezeichnet.

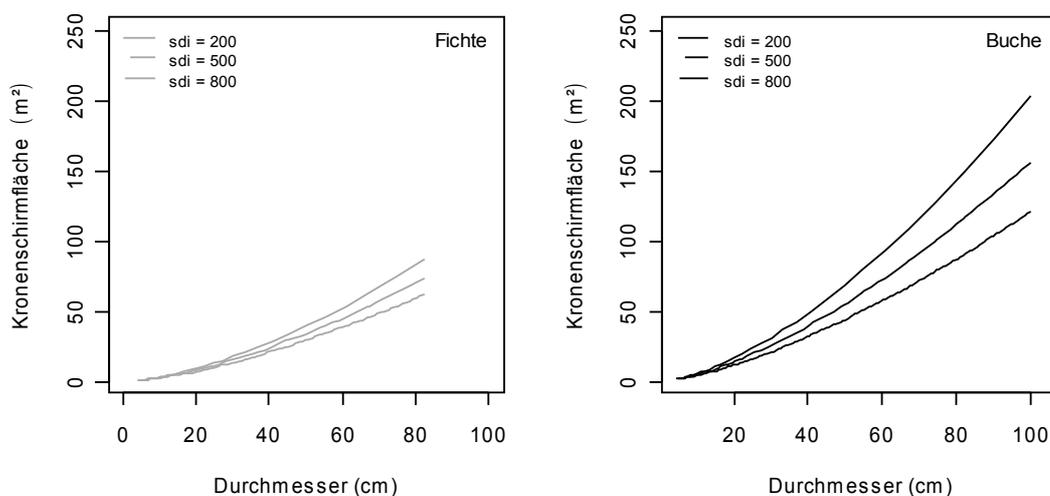


Abbildung 5: Funktioneller Zusammenhang zwischen Kronenschirmfläche, s , und Durchmesser, d , bei Fichte (links) und Buche (rechts) im Reinbestand in Abhängigkeit der Konkurrenz, sdi_{local} . Die Kurvenverläufe verwenden die Parameter β , α und χ (Tabelle 3).

Abbildung 5 zeigt zunächst die Wirkung von Konkurrenz auf die Skalierung zwischen Kronenschirmfläche und Stammdimension im Reinbestand. Die Ergebnisse lassen erkennen, dass beide Baumarten variabel hinsichtlich ihrer horizontalen Kronengröße auf umgebende Konkurrenz reagieren. Allgemein nimmt die Kronenschirmfläche mit Anstieg des sdi_{local} bei analoger Stammdimension ab. Dabei zeigt sich weiter, dass Buche weitaus plastischer auf Konkurrenz reagiert, was sich im Betrag des Parameters χ (Tabelle 3) widerspiegelt. Letzterer drückt sich in der Schichtung der Kurvenverläufe für unterschiedliche Konkurrenzprägungen aus (Abbildung 4). Die Zunahme der Konkurrenz von sdi_{local} 200 auf 500 bis 800 bei einem Stammdurchmesser von 40 cm führt zu einer Reduktion der Kronenschirmfläche von 27.8 m² auf 24.1 m² bis hin zu 21.0 m² bei Fichte und 48.9 m², 39.7 m² und 32.2 m² bei Buche. In relativen Zahlen ausgedrückt, kommt dies mit einer Abnahme von 24 % (Fichte) und 34 % (Buche) bei einem Anstieg des sdi_{local} von 200 auf 800 gleich.

Tabelle 3: Statistik für das Modell der Schätzung der Kronenschirmfläche in Abhängigkeit von Durchmesser, Konkurrenz und Mischung für Fichte und Buche.

Parameter	Variable	Fichte ^a		Buche ^b	
		$N_{Fichte}: 4232 (rein), 925 (misch)$		$N_{Buche}: 1977 (rein), 833 (misch)$	
$\beta (\pm SE)$		-2.523 (± 0.200)	$p < 0.001$	-1.853 (± 0.329)	$p < 0.001$
$\alpha (\pm SE)$	$\ln(d)$	1.610 (± 0.049)	$p < 0.001$	1.595 (± 0.092)	$p < 0.001$
$\chi (\pm SE)$	$\ln(d) \times sdi$	$-0.126 \cdot 10^{-3} (\pm 0.010 \cdot 10^{-3})$	$p < 0.001$	$-0.189 \cdot 10^{-3} (\pm 0.015 \cdot 10^{-3})$	$p < 0.001$
$\delta (\pm SE)$	$\ln(d) \times me_{bu,fi}$	$-0.208 \cdot 10^{-1} (\pm 0.993 \cdot 10^{-2})$	$p < 0.05$	$0.586 \cdot 10^{-1} (\pm 0.018)$	$p < 0.01$

^a $a_i = N(0, \sigma_1^2 = 0.50)$, $a_{ij} = N(0, \sigma_2^2 = 0.59)$, $b_i = N(0, \sigma_3^2 = 0.03)$, $b_{ij} = N(0, \sigma_4^2 = 0.04)$, $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma_5^2 = 0.05)$

^b $a_i = N(0, \sigma_1^2 = 1.11)$, $a_{ij} = N(0, \sigma_2^2 = 1.33)$, $b_i = N(0, \sigma_3^2 = 0.09)$, $b_{ij} = N(0, \sigma_4^2 = 0.07)$, $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma_5^2 = 0.06)$

Das in Tabelle 3 zusammengefasste Modell zur Schätzung der Kronenschirmfläche (Gleichung 3) belegt quantitativ, dass ein Teil der Streuung mit der einwirkenden Konkurrenz erklärt werden kann. Daneben liefert die Wechselwirkung zwischen $\ln(d)$ und $me_{fi, bu}$ bei beiden Baumarten einen zusätzlichen Beitrag. Abbildung 6 lässt erkennen, dass bei beiden Baumarten eine signifikante Abhängigkeit der Kronenschirmflächengröße von der Rein- bzw. Mischzugehörigkeit $me_{fi, bu}$ oder anders ausgedrückt, von intra- bzw. interspezifischen Bauminteraktionen besteht. Beide Baumarten reagieren dabei gegensätzlich in ihrer Kronenschirmfläche. Während sich bei der Mischung von Fichte mit Buche im Vergleich zur Baumart im Reinbestand eine Reduktion ergibt, zeigt Buche eine Zunahme der Kronenschirmfläche im Mischbestand. Das Zusammenwirken von Konkurrenz und interspezifischer Wuchskonstellation drückt sich im Allometrikoeffizient $\alpha_{s,d} = \alpha + \chi \times sdi_{local} + \delta \times me_{fi, bu}$ aus (vgl. Abbildung 7). Im Mischbestand ist $\alpha_{s,d}$ bei Fichte unabhängig der Konkurrenz um -0.02 reduziert und bei Buche um +0.06 erhöht. Parameter δ (Tabelle 3) ist direkt als Prozentwert bezogen auf eine Änderung im Durchmesser um 1 % zu interpretieren. Letzterer führt dazu, dass Fichte und Buche im Mischbestand bei einem Durchmesser von 40 cm und Konkurrenz von $sdi_{local} = 500$ eine Kronenschirmfläche von 24.1 m² bzw. 49.2 m² zeigen, während jene im Reinbestand nur 22.4 m² bzw. 39.7 m² beträgt.

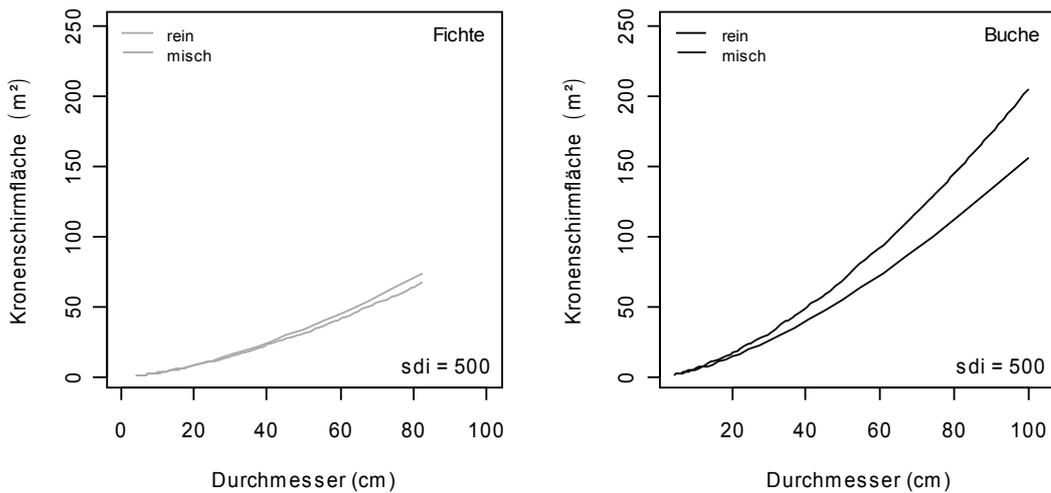
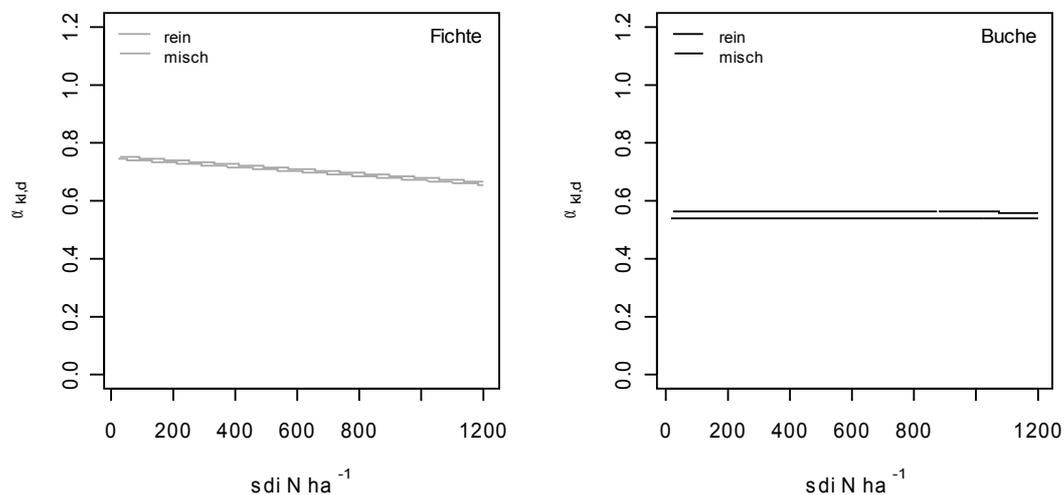


Abbildung 6: Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie bei Fichte (links) und Buche (rechts) im Rein- und Mischbestand. Für die Darstellung wurde eine mittlere Konkurrenz von $sdi_{local} = 500$ ins Modell (Gleichung 3, Tabelle 3) eingesetzt.

4. Diskussion und Schlussfolgerung

Plastizität der Baumkrone und Abweichung von allgemeinen Skalierungsgesetzen

Die artspezifische Raumbesetzung kommt in der strukturellen Kronenallometrie zum Ausdruck. West et al. (1999) und Enquist et al. (2009) postulieren verallgemeinerbare, artübergreifende Allometriegesetze. Kernstück der metabolischen Skalierung ist die 3/4-Skalierung zwischen Blattfläche, la , und oberirdischer Pflanzenmasse, w , $la \propto w^{3/4}$ als Resultat fraktaler innerer Leitungsbahnen (WEST et al. 1999). Die strukturellen Größenbeziehungen der Baumkrone sind als $\alpha_{kl,d} = 2/3$ und $\alpha_{s,d} = 4/3$ zwischen Kronenlänge, kl , Stammdurchmesser, d und Kronenschirmfläche, s , definiert und liegen auf einer konstanten Trajektorie. Um die metabolische 3/4-Skalierung auf den pflanzenindividuellen Wuchsraum und damit auf eine raumbeschreibende morphologische Pflanzenebene zu übertragen, lässt sich nach WEST et al. 2009 das Kronenvolumen, kv , als Trägersystem der Photosyntheseorgane mit der Blattfläche, la , gleichsetzen ($la \propto kv$). Der Zusammenhang zwischen stabiler Wuchsraumbesetzung und festen ein- bzw. zweidimensionalen Skalierungsexponenten steht jedoch im scheinbaren Widerspruch dazu, dass Pflanzen in ihrer Entwicklungsdynamik plastisch auf Konkurrenz reagieren und je nach Wuchskonstellation schmale, lange bzw. weit ausladende, kurze Kronen ausbilden. Daraus wird ersichtlich, welcher Stellenwert der Kronenlänge und der Kronenschirmfläche zukommt, spannen sie doch das Kronenvolumen in horizontaler und vertikaler Richtung auf. Die aufgezeigten Befunde relativieren somit die Annahmen der MST (ENQUIST et al. 2009; WEST et al. 2009) einer konstanten Skalierung zwischen strukturellen Baumattributen. Die Ergebnisse hinsichtlich der Kronenformentwicklung in vertikale und horizontale Richtung und deren Abhängigkeit von Konkurrenz und interspezifischen Bauminteraktionen sind graphisch in Abbildung 7 zusammengefasst.



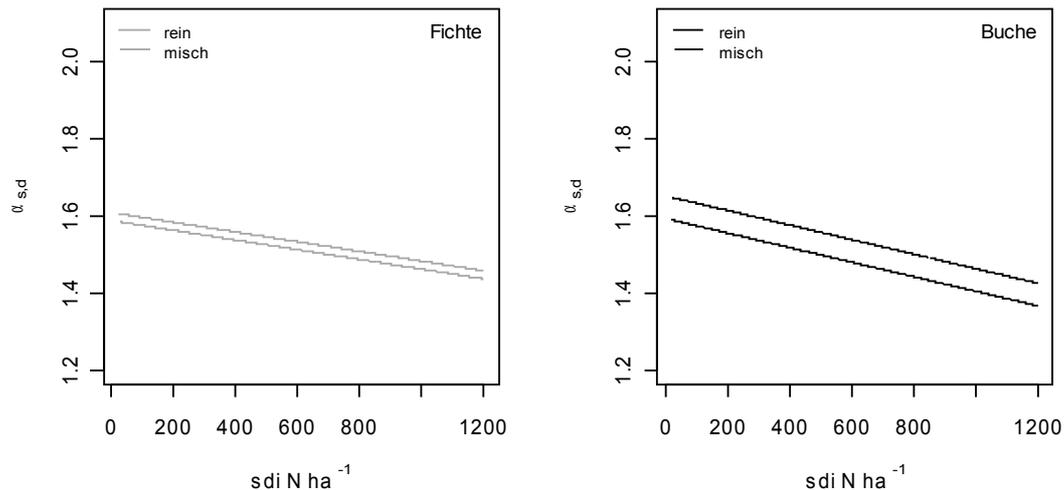


Abbildung 7: Wirkung von Konkurrenz, sdi_{local} , und Mischung auf den Allometrie-Koeffizient $\alpha_{kl,d}$ (oben) und $\alpha_{s,d}$ (unten) bei Fichte (links) und Buche (rechts). Die Allometrie-Koeffizienten ergeben sich aus $\alpha_{kl,d} = \alpha + \chi \times sdi_{local} + \delta \times me_{bu,fi}$ (Tabelle 2) bzw. $\alpha_{s,d} = \alpha + \chi \times sdi_{local} + \delta \times me_{bu,fi}$ (Tabelle 3).

Zunächst artunabhängig, jedoch mit Ausnahme von $\alpha_{kl,d}$ bei Buche, zeigt sich eine mit zunehmender Konkurrenz abnehmende Investition in die Baumkrone. Der Einfluss der Baumartenmischung erbringt dagegen artspezifische Muster. Während die Beimischung von Buche zu Fichte auf Kosten der horizontalen Expansion geht, profitiert Buche im Mischbestand sowohl in horizontaler als auch vertikaler Richtung, was im Anstieg sowohl von $\alpha_{kl,d}$ als auch $\alpha_{s,d}$ zum Ausdruck kommt. Letztere Reaktionen sind quantitativ durch den Term $\delta \times me_{bu,fi}$ (Tabelle 2, 3) erfasst. Demnach wird für beide Baumarten eine erhebliche Variation zwischen ein- und zweidimensionalen Kronendimensionen nachgewiesen. Die Variabilität der Kronenformentwicklung kann als Plastizität der Krone interpretiert werden, die notwendig ist, um das Trägersystem der Blattfläche konstant zu halten (PRETZSCH et al. 2011).

Relevanz für Fitness, Konkurrenzfähigkeit und Produktivität von Mischbeständen

Kronenexpansion ist für einen Baum von mehrfachem Nutzen. Direkt wird seine Stellung um die limitierte Ressource der einfallenden Strahlung verbessert, indirekt erlangt er Wettbewerbsvorteile durch Verdrängung bzw. Behinderung von Konkurrenten oder krautiger Begleitvegetation. Beide Effekte beeinflussen die Produktivität positiv im Vergleich zu dessen Konkurrenten und tragen folglich zu einer Maximierung der Fitness bei (Pretzsch 2009).

Innerhalb von Mischbeständen kommen die Kronenmorphologie beeinflussende interspezifische Interaktionseffekte, geprägt durch Konkurrenz und Facilitation, hinzu (CALLAWAY und WALKER, 1997). Die vorliegende Arbeit erbringt für Fichte eine im Mischbestand reduzierte Kronenexpansion in horizontaler Richtung. Diese Reduktion bei gleichbleibendem Stammdurchmesser kann als Effizienzvorteil hinsichtlich der Raumausnutzung bei der Fichte in Mischung mit der offensichtlich konkurrenzstärkeren Buche interpretiert werden (PRETZSCH und SCHÜTZE 2009, STERBA 1999). KENNEL (1965) führt die Steigerung der Wuchseffizienz im Wesentlichen darauf zurück, dass die Fichte im Mischbestand überwiegend eine herrschende Position einnimmt. Der Konkurrenzvorteil der Buche – invers im Sinne von Kely (1992) und Vandermeer (1989) formuliert – die Konkurrenzreduktion kommt dadurch zum Ausdruck, dass längere als auch breitere Baumkronen ausgebildet werden. Demnach stellt die Buche selber den größten Konkurrenten der Buche dar. Mit anderen Worten, intra- und interspezifische Konkurrenz unterscheiden sich in ihrer Qualität. Die Buche vermag damit ihre ohnehin vorhandene Fähigkeit der effizienten Besetzung des Bestandesraums nochmals zu steigern (Pretzsch und Schütze 2005). Neben interspezifischen Interaktionseffekten kommen Effekte des in Mischbeständen veränderten Strahlungshaushaltes (LYR et al. 1992, OTTO 1992) hinzu, die die Kronenmorphologie zusätzlich beeinflussen.

Die hier aufgezeigten Befunde von Konkurrenzreduktionseffekten in Mischbeständen decken sich mit Untersuchungen von PRETZSCH und BIBER (2005) zur Selbstausdünnung innerhalb von Waldbeständen, wonach Buche in Reinbeständen die steilste Stammzahl-Durchmesser-Abnahme zeigt (Buche > Fichte > Kiefer > Eiche). Eine hohe Selbstausdünnung ist dabei mit einer geringen Selbsttoleranz (ZEIDE 1985) gleichzusetzen. PRETZSCH und BIBER (2005) führen weiter aus, dass sich diese Verhältnisse in Mischbeständen umkehren, sodass Buche < Fichte < Kiefer < Eiche. Analog dazu erbringen Ergebnisse von PRETZSCH und SCHÜTZE (2005) eine

Reduktion der Selbstausdünnung von Buche in Mischung mit Fichte um 10 %, dagegen steigt jene der Fichte um 50 %. Eine erhöhte Fähigkeit zur Kronenexpansion und Raumbesetzung bei intraspezifischen Wuchskonstellationen (z. B. Buche) gewährleistet dergleichen im Mischbestand, während eine geringe Effizienz der Raumbesetzung im Reinbestand sich unter Mischbestandsverhältnissen fortsetzt (z. B. Fichte). Die dargelegten Ergebnisse belegen damit welche Bedeutung Untersuchungen zur strukturellen Kronenallometrie für die Konkurrenzfähigkeit und den Erfolg einer Baumart im Rein- und Mischbestand zukommt. Zusätzlich erbringen sie einen Erklärungswert für Produktivitätssteigerungen in Mischbeständen, in denen die Fichte und Buche beteiligt sind (KENNEL 1965, ROTHE 1997, PRETZSCH und SCHÜTZE 2009, PRETZSCH et al. 2010).

Konsequenzen für die Modellierung der Einzelbaumkonkurrenz in Mischbeständen

Frühere publizierte Arbeiten konnten nachweisen, dass die Baumartenmischung von Fichte und Buche die Kronen- bzw. Standraumeffizienz von Fichte, folglich den auf den Wuchsraum bezogenen Zuwachs, signifikant steigert, während bei Buche in erster Linie die Effizienz der Raumbesetzung steigt (PRETZSCH und SCHÜTZE 2005, 2009). Vorliegende Arbeit erbringt zusätzlich eine durch Mischung bedingte Veränderung von Konkurrenzprozessen einhergehend mit Änderungen der Kronenmorphologie im Mischbestand. Diese Interaktionen führen zu multiplikativen anstelle von reinen additiven Mischungseffekten und erfordern Berücksichtigung und Neuparametrierung von Reinbestandswuchsmodellen, wenn diese für Mischbestände Anwendung finden sollen. Bei den meisten Einzelbaumwuchsmodellen (z.B. PRETZSCH et al. 2002, NAGEL et al. 2006), die den Ansatz des ‚potential modifier‘ Ansatz verfolgen, bedarf ein Anstieg der Wuchseffizienz einer Anpassung der ‚modifier‘-Funktion. Die art- und Mischungsspezifische Veränderung der Kronenmorphologie verbunden mit möglichen Überschneidungen oder Verflechtungen der Baumkronen ziehen eine Anpassung der Konkurrenzalgorithmen nach sich, da diese mit Zuwachs- und Mortalitätsprozessen rückkoppeln. Demnach modifizieren interspezifische Bauminteraktionen die drei wichtigen Aspekte der Bestandesdynamik – potentielle Zuwachsrate, räumliche Struktur und deren Reduktionseffekt auf den Zuwachs (z.B. Baumabstand, Kronengröße, etc.) und Bestandesdichte – und erfordern Berücksichtigung für aktuelle und zukünftige Wuchsmodelle.

5 Zusammenfassung

Im Mittelpunkt des Aufsatzes steht die Frage, wie sich Baumallokation, -form und -struktur von Fichte und Buche durch intra- und interspezifische Konkurrenz verändern. Von besonderem Interesse ist dabei, inwieweit interspezifische Konkurrenzeffekte die vertikale und horizontale Kronenform beeinflussen. Beide Proportionen sind von großer Bedeutung, da sie die Baumkrone aufspannen. Die Form und Entwicklung der Krone wird durch die allometrische Grundgleichung $y = \beta_0 x^{\alpha_{y,x}}$ analysiert, wodurch sowohl Unterschiede in der Individualentwicklung als auch in der absoluten Ausprägung quantitativ beschrieben werden. Das Untersuchungsmaterial bilden langfristige Versuche aus Bayern, die ein breites Spektrum an Stamm- und Kronendimensionen abdecken.

Konkurrenz führt bei beiden Baumarten zu Allometrieänderungen der Baumkrone. Es zeigt sich, dass je nach betrachtetem Zusammenhang die Einflüsse der Konkurrenz durch Mischungseffekte überlagert werden. Buche profitiert durch Baumartenmischung v.a. von Konkurrenzreduktion durch die Fichte, indem sowohl die Kronenexpansion in horizontaler als auch vertikaler Ausprägung steigt. Für die Fichte trifft Gegenteiliges zu. Während bei der Skalierung zwischen Kronenlänge und Durchmesser kein Mischungseffekt nachzuweisen ist, führen interspezifische Interaktionen zu einer Reduktion der horizontalen Kronengröße.

Die Ergebnisse unterstreichen, dass Analysen des Kronenexpansionsvermögens zur Ursachenanalyse von Mischungseffekten beitragen.

6 Danksagung

Mein Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung des Sonderforschungsbereiches 607 "Wachstum und Parasitenabwehr" und dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung des Projektes W07 „Ertragskundliches Versuchswesen“. Dank gilt ferner Gerhard Schütze für die Aufbereitung des Datenmaterials.

7 Literatur

- AKAIKE, H.: A new look at the statistical identification model. IEEE Trans Automat Control 19(2): 716–723, 1974
 ASSMANN, E.: Waldtragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. München, Bonn, Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 490 S., 1961

- CALLAWAY, R.M., WALKER, L.R.: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965, 1997
- COTTA VON H.: Anweisung zum Waldbau. Amoldische Buchhandlung Dresden, 1828
- ENQUIST, B.J., WEST, G.B., BROWN, J.H.: Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 7046–7051, 2009
- HARTIG, G.L.: Anweisung zur Holzzucht für Förster. Neue Akademische Buchhandlung, Marburg, 1791
- HARTIG, G.L.: Anweisung zur Taxation und Beschreibung der Forste. Heyer, Gießen, 1804
- KELTY, M. J.. Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty, M. J., Larson, B. C., Oliver, C. D. (Hrsg.): *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer, Dordrecht, 125–141, 2001
- KENNEL, R.: Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 136:149–161, 173–189, 1965
- LYR, H., POLSTER, H., FIEDLER, H.J.: *Gehölzphysiologie*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1992
- METTIN C.: Betriebswirtschaftliche und ökologische Zusammenhänge zwischen Standortskraft und Leistung in Fichtenreinbeständen und Fichten/Buchen-Mischbeständen. *AFZ* 40: 803-810, 1985
- NAGEL, J., DUDA, H., HANSEN, J.: Forest Simulator BWINPro7. *Forst und Holz* 61(10): 427-429, 2006
- NIKLAS, K.J.: Plant allometry. The scaling of form and process. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1994
- OLSTHOORN, A.F.M., BARTELINK, H.H., GARDINER, J.J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H.J., FRANC, A.: *Management of mixed-species forest: silviculture and economics*. IBN Scientific Contributions, 1999
- OTTO H.-J.: *Waldökologie*. UTB für Wissenschaft, Eugen Ulmer, Stuttgart, 1994
- PETRI, H.: Versuch einer standortgerechten, waldbaulichen und wirtschaftlichen Standraumregelung von Buchen-Fichten-Mischbeständen. *Mitt. a. d. Landesforstverw. Rhld.-Pfalz, zugleich Mitt. a. d. Koblenz*, Nr. 13, Bd. 1, 145 S., 1966
- PRETZSCH H., BIBER P.: A re-evaluation of Reineke's rule and Stand Density Index. *Forest Science* 51: 304-320, 2005
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G.: Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology* 7: 628-639, 2005
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G.: Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research* 128: 183-204, 2009
- PRETZSCH, H., BIBER, P., DURSKY, J.: The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manage.* 162: 3-21, 2002
- 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: 370-38, 2010
- PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., HOANG HONG, P., KOHNLE, U., NAGEL, J., SPELLMANN, H., ZINGG, A.: Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, accepted, 2010
- PRETZSCH, H., MATTHEW, C., DIELER J.: Allometry of tree crown structure. Relevance for space occupation at the individual plant level and for self-thinning at the stand level. *Ecological Studies*, accepted, 2011
- PRETZSCH, H.: *Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model*. Springer, Berlin, 2009
- PRUVES, D.W., LICHTSTEIN, J.W., PACALA, S.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
- 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>, 2011
- REINEKE, L. H.: Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Forest Science* 37:574-592, 1933
- RICHARDS, A. E., FORRESTER, D. I., BAUHAUS, J., SCHERER-LORENZEN, M.: The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* 30(9): 1192-1208, 2005
- ROTHE, A.: Einfluss des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 163, 174 S., 1997
- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D.: *Forest diversity and function*. *Ecol Studies* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 399 p, 2005
- SCHWARZ, G.: Estimating the dimension of a model. *Anal Stat* 6:461–464, 1978
- STERBA, H.: 20 Jahre Zielstärkennutzung in der „Hirschlacke“, *Stift Schlägl. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 170(9): 170 - 175, 1999
- THORPE, H.C., ASTRUP, R., TROWBRIDGE, A., COATES, K.D.: Competition and trees crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management* 259: 1586-1596, 2010
- VANDERMEER, J.: *The ecology of intercropping*, Cambridge University Press, UK, 237 p., 1989
- WEST, G.B., BROWN, J.H., ENQUIST, B.J.: A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667, 1999
- WEST, G.B., ENQUIST, B.J., BROWN, J.H.: A general quantitative theory of forest structure and dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(17): 7040-7045, 2009

- WIEDEMANN, E.: Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand. Mitteilungen aus der Forstwirtschaft und Forstwissenschaft 13, 1–88, 1942
- ZEIDE, B.: Tolerance and self-tolerance of trees. Forest Ecology and Management 13(3-4): 149-166, 1985