

Reaktion von Konkurrenzmodus und Zuwachs auf Kalkung und Beregnung

Eine waldwachstumskundlich-statistische Auswertung des Höglwald-Experiments

Peter Biber¹, Christian Huber², Donna Ankerst³, Wendelin Weis⁴

¹*Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising*

²*Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising*

³*Lehrstuhl für Mathematische Statistik, Parkring, 85748 Garching-Hochbrück*

⁴*Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising*

Zusammenfassung

Die Arbeit berichtet von einer Auswertung des süddeutschen Fichten-Kalkungs- und Versauerungsexperimentes Höglwald nach 21 Jahren Beobachtung. Der Versuch besteht aus sechs Parzellen in einem wüchsigen Altbestand, die fünf Behandlungsvarianten (Kalkung, Beregnung, saure Beregnung, Kalkung mit Beregnung, Kalkung mit saurer Beregnung) und eine unbehandelte Referenzfläche umfassen. Gekalkt wurde einmalig 1984, die Beregnung erstreckte sich auf die Jahre 1984 bis 1990.

Mit Hilfe eines linearen gemischten Modells wurden Behandlungseffekte auf den Durchmesserzuwachs sowie auf den vorherrschenden Konkurrenzmodus untersucht, wobei Varianzinhomogenität, zeitliche Autokorrelation auf Baum- und Zufallseffekte auf Parzellenebene berücksichtigt werden mussten.

Kalkung führte mit Verzögerung zeitlich begrenzt zu deutlichen Zuwachseinbußen und veränderte signifikant den Konkurrenzmodus in Richtung einer mehr größensymmetrischen Konkurrenz, die eine stärkere Limitierung durch bodengebundene Ressourcen anzeigt. In dem durch die Trockenjahre 1997 und 2003 geprägten Beobachtungszeitraum der Vegetationsperioden 1996-2004 lässt sich ein deutlicher Zuwachseinbruch nachweisen, der auf beiden Beregnungsvarianten signifikant stärker auftritt. Für diesen Zeitraum lässt sich auch eine generelle Veränderung des Konkurrenzmodus hin zur Größensymmetrie nachweisen.

Generell reagierten die untersuchten Bestände nur zeitweise auf die Behandlung. Weder führte zusätzliche Beregnung zu Zuwachssteigerungen, noch brachte saure Beregnung anhaltende Zuwachseinbußen mit sich. Jedoch macht zeitweise Beregnung die Bäume offensichtlich anfälliger für Trockenheit. Die Ergebnisse zur Kalkung deuten darauf hin, dass die gekalkten Bestände temporär von eher lichtlimitierten zu mehr nährstoff- und wasserlimitierten Systemen gemacht wurden. Die beobachteten Zuwachsverluste bestätigen Ergebnisse finnischer und norwegischer Studien und zeigen Forschungsbedarf speziell für Deutschland, wo Waldkalkung nach wie vor zur gängigen Praxis gehört.

Die Ergebnisse untermauern die Limitation-Caused-Matter-Partitioning-Hypothese (LCMP), die unterschiedliche Größen-Zuwachsverteilungen innerhalb von Pflanzenpopulationen in Abhängigkeit von der Art der Ressourcenlimitierung (Licht vs. bodengebundene Ressourcen) vorhersagt.

Summary

This study evaluated growth and yield parameters of Norway spruce at the liming and acidification experiment Höglwald 21 years after the start of the experiment. The experiment consists of six plots in a well-growing mature stand. The plots comprise five treatments (liming, irrigation, acid irrigation, liming combined with irrigation, liming combined with acid irrigation) and one untreated reference. Liming took place once in 1984, both kinds of irrigation were conducted from 1984 until 1990.

We used a linear mixed model for analyzing treatment effects on diameter increment and the prevailing mode of competition. Variance inhomogeneity, temporal autocorrelation on tree level and random effects on parcel level had to be taken into account.

With some delay, liming caused temporarily significant increment losses and significantly changed the mode of competition towards size-symmetry which indicates stronger limitation by soil-bound resources. For the observation period 1996-2004 which contains the extreme dry years 1997 and 2003 we can show a marked increment loss that is most pronounced on both irrigation variants. For this period we find as well an overall tendency towards a size-symmetric competition mode.

In general, treatment reactions prevailed only temporarily. Neither did the increment increase due to additional irrigation, nor did acid irrigation induce long-lasting increment losses. However, temporary irrigation seems to make trees more vulnerable to drought. The results obtained for liming indicate that the limed stands shifted temporarily from more light-limited to more water-limited systems. The liming-induced increment losses confirm results obtained by studies from Finland and Norway. There is need for more research especially for German conditions, where forest liming is a more prominent treatment than in any other country.

Our results corroborate the Limitation-Caused-Matter-Partitioning-Hypothesis (LCMP) which predicts different size-increment distributions dependent on the prevailing kind of resource limitation (light limitation vs. limitation by soil-bound resources).

1 Einleitung

Im Zuge der "Waldsterbensdiskussion" der 1970er und 1980er Jahre wurde Waldkalkung neben der Reduktion von Schwefelemissionen als zentrale Gegenmaßnahme zur sogenannten sauren Deposition eingeführt. (ULRICH et al. 1979, ULRICH 1980, 1981, 1982) – bis heute ist etwa ein Drittel der deutschen Waldfläche mindestens einmal gekalkt worden (ANONYMUS, 2003).

Nach wie vor wird jedoch die Kalkung kontrovers diskutiert. Während sie einerseits als Puffer gegen die Versauerung von Böden und als Kompensation von Nährstoffverlusten gilt (HÜTTL und ZÖTTL 1992), wird auch von unerwünschten Wirkungen berichtet. Dazu gehören Verlust an organischem Material und CO₂-Freisetzung (KREUTZER 1995, NOHRSTEDT 2001, HUBER et al. 2006a), erhöhte NO₃⁻-Auswaschung, Austrag von basischen Kationen (DE BOER et al. 1993, MARSCHNER et al. 1992, GEARY und DRISCOLL 1996, HUBER et al. 2006a), Stamm- und Wurzelfäulen (KREUTZER 1995) reduziertes Baumwachstum (NILSEN 2001, SAARSALMI und MÄLKÖNEN, 2001). Über die Langzeitwirkung der Waldkalkung ist wenig bekannt (BURKE und RAYNAL 1998).

Versauerung kann die Nährstofffreisetzung aus Mineralisierung verringern, die Kationenaufnahme durch Pflanzen erschweren oder über Aluminiumtoxizität direkt auf Feinwurzeln wirken (DELHAIZE und RYAN 1995). Jedoch sind einige Nährstoffe, wie Phosphor und Mangan, unter mäßig sauren Bedingungen sogar besser verfügbar.

Um zur Klärung der Effekte von Bodenversauerung und Waldkalkung auf eine breite Palette von ökologischen und ertragskundlichen Parametern in älteren Fichtenbeständen (*Picea abies* L. KARST.) beizutragen wurde 1983 das Höglwald-Experiment initiiert (KREUTZER und BITTERSOHL 1986, KREUTZER et al. 1991, KREUTZER und WEISS 1998). Seither ist bereits eine Reihe von deskriptiven waldwachstumskundlichen Auswertungen publiziert worden (RÖHLE 1991, 1986, 1987, HUBER et al. 2004a). Allerdings lag bisher keine inferenzstatistische Auswertung der Kalkung und sauren Beregnung auf ertragskundlich relevante Parameter vor. Die vorliegende Studie unternimmt den Versuch, trotz des aus statistischer Sicht nicht unproblematischen Experimentdesigns Signifikanzaussagen zu treffen.

Wichtige Hypothesen dieser Untersuchung sind, dass Wachstumsreaktionen auf Kalkung, Beregnung und künstliche Versauerung von der Zeit nach der Behandlung abhängen und dass die Behandlungseffekte sich nicht nur im Zuwachs der Bäume, sondern auch in dessen Verteilung auf die Bäume im Bestand äußern. Letztere Annahme entspricht der *Limitation-Caused Matter Partitioning* (LCMP) Hypothese (PRETZSCH und BIBER 2010, PRETZSCH und DIELER 2010, WICHMANN 2001, HARA 1993, WEINER 1990). Die LCMP Hypothese postuliert, dass diese Verteilung davon abhängt, ob auf dem gegebenen Standort das Wachstum eher durch bodengebundene (Wasser, Nährstoffe) oder durch Licht limitiert wird (s.u.).

2 Material und Methoden

Der Höglwald-Versuch liegt in Süddeutschland, etwa 70 km nordwestlich von München (11°04'E, 48°17'N) auf einer Seehöhe von 540 m. Die jährliche Mitteltemperatur (1984-2004) beträgt 7,9°C und 13,8°C in den Monaten Mai bis Oktober. Die jährlichen Niederschläge belaufen sich im Durchschnitt auf 940 mm. Der Boden ist eine Parabraunerde, die aus pleistozänen Lössablagerungen auf tertiären schluffigen Sanden entstanden ist. Humusform ist ein typischer Moder. In den stark versauerten oberen 40 cm des Mineralbodens ist die Basensättigung geringer als 10% nimmt aber unterhalb von 60 cm auf etwa 50% zu (KREUTZER und WEISS 1998). Weitere Details zu Bodenchemie, Bodenphysik, Einträgen und Bestandescharakteristika finden sich bei KREUTZER und BITTERSOHL (1986), KREUTZER et al. (1991), WEIS et al. (2007), Ammer und Huber (2007), Röhle (1987, 1986, 1991), HUBER et al. (2004a,b).

2.1 Versuchsdesign

Der Höglwald-Versuch besteht aus sechs 900 m² großen Parzellen in einem bei Versuchsanlage 1983 76 Jahre alten wüchsigen Fichtenbestand (Abbildung 1). Folgende Behandlungsvarianten wurden realisiert: Keine Behandlung (Parzelle A1), Kalkung (A2), Beregnung (C1), saure Beregnung (B1), Kalkung und Beregnung (C2), Kalkung und saure Beregnung (B2). Von 1984 bis einschließlich 1990 wurden zwischen Mai und November 14- bis 16-mal mit je 10-12 mm bewässert. Die Beregnung erfolgte mit destilliertem Wasser, das durch Salzzugabe auf die chemische Zusammensetzung von Freilandniederschlag eingestellt wurde (WEIS et al. 2007). Für die saure Beregnung wurde dasselbe Wasser mit Schwefelsäure auf einen pH-Wert von 2,6 bis 2,8 gebracht. Gekalkt wurde einmalig im April 1984 durch manuelle Ausbringung von 4 t/ha feingemahlten Dolomit (KREUTZER 1995, HUBER et al. 2004a, HUBER et al. 2006b).

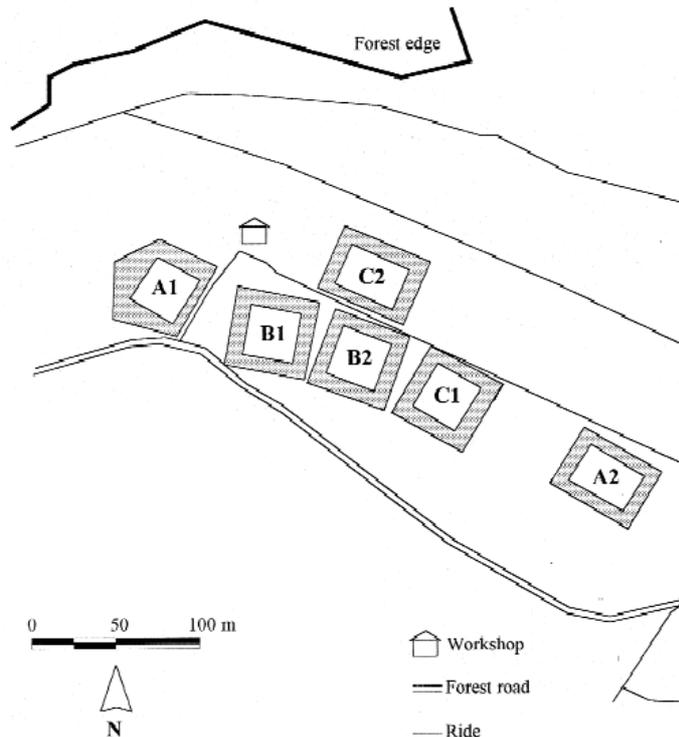


Abbildung 1: Lage der einzelnen Parzellen des Höglwald-Experiments.

Außer einzelnen Ausfällen durch Windwurf und Borkenkäfer blieben die Parzellen seit Beginn des Experimentes ungestört. Bedeutende Reduktionen der Bestandesdichte blieben demzufolge aus. Ertragskundliche Aufnahmen fanden statt im Frühjahr 1983 (1983F), Herbst 1988 (1988H), Frühjahr 1992 (1992F), Herbst 1995 (1995H) und im Frühjahr 2005 (2005F). Jede Aufnahme umfasste eine Vollaufnahme der Brusthöhendurchmesser. Eine Vollaufnahme der Höhen erfolgte 1983; 2005 wurden die Höhen von ca. 60% aller Bäume gemessen, während die anderen Aufnahmen Höhenmessungen nur an kleinen Zufallsstichproben vorsahen.

2.2 Datenanalysen

Ertragskundliche Bestandskennwerte wurden mit den am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde implementierten Standardverfahren berechnet. Kleine Unterschiede zwischen den hier und 1993 und früher publizierten Werten gehen darauf zurück, dass im Rahmen dieser Studie ein neues Höhenkurvensystem angepasst wurde. Für die Volumenberechnung wurden die Schaftholzformzahlgleichungen von KENNEL (1965) verwendet. Die im Vergleich zur Parzellenzahl (6) große Anzahl von Behandlungsvarianten (4, Keine Behandlung, Kalkung, Beregnung, Saure Beregnung) ließ eine inferenzstatistische Analyse von Behandlungseffekten auf Bestandskennwerte nicht zu.

Eine formale Analyse der einzelbaumweisen Brusthöhendurchmesser d und der damit verbundenen Durchmesserzuwächse id über das Konzept der Durchmesser-Zuwachsgeraden (PRODAN 1965) kann jedoch unter den Bedingungen des Höglwald-Experiments zu Einsichten über die Bestandesdynamik führen. Die Durchmesserzuwächse id verstehen sich als mittlerer jährlicher Zuwachs zwischen einer gegebenen und der nachfolgenden Aufnahme. Tabelle 1 zeigt die Anzahl der verfügbaren Durchmesserzuwächse.

Tabelle 1: Anzahl der verfügbaren Durchmesserzuwächse id nach Parzelle und Aufnahme.

Parzelle	1983	1988 Herbst	1992	1995 Herbst	Alle
	Frühjahr		Frühjahr		
Unbehandelt (A1)	65	66	61	53	245
Kalkung (A2)	51	51	51	48	201
Saure Beregnung (B1)	58	58	55	52	223
Saure Beregnung mit Kalkung (B2)	54	53	53	49	209
Normale Beregnung (C1)	56	57	52	47	212
Normale Beregnung mit Kalkung (C2)	60	61	58	53	232
Gesamt	344	346	330	302	1322

Die Durchmesserzuwachsgerade geht von der Beobachtung aus, dass in homogenen, einschichtigen Beständen, der Zusammenhang zwischen id und d linear und durch die Parameter β_0 (Intercept) und β_1 (Steigung) beschrieben ist:

$$id = \beta_0 + \beta_1 \cdot d, \quad \beta_1 > 0 \quad \text{Gleichung 1}$$

Werden die Durchmesser d parzellen- und aufnahmeweise durch Subtraktion des jeweiligen Grundflächenmitteldurchmessers d_g zentriert, dann entspricht der Intercept β_0 dem Zuwachs eines Baumes mit dem Durchmesser d_g . Da der d_g den Volumenmittelstamm des Bestandes repräsentiert, besteht ein enger Zusammenhang zwischen seinem Durchmesserzuwachs und dem Volumenzuwachs des gesamten Bestandes. Wir verwenden daher in den folgenden Analysen ausschließlich die zentrierten Durchmesserwerte, die im Folgenden mit der Variablenbezeichnung d gemeint sind. Da Konkurrenz und Stammdurchmesser in schwach oder nicht durchforsteten Beständen stark (negativ) miteinander korrelieren, ist d ein guter Weiser für die Konkurrenz, der ein Baum in einem gegebenen Bestand ausgesetzt ist. Somit kann die Steigung β_1 als Indikator für die konkurrenzbedingte Verteilung der Ressourcen über die Bäume im Bestand dienen. Wenn sich β_1 signifikant ändert, muss das als Hinweis auf eine Änderung des so genannten Konkurrenzmodus (engl. *mode of competition*) im Sinne von PRETZSCH und BIBER (2010), PRETZSCH und DIELER (2010), WICHMANN (2001), HARA (1993), WEINER (1990) interpretiert werden.

Knapp dargestellt deuten große Steigungen auf *größenasymmetrische* Konkurrenz hin, ein Konkurrenzmodus, der sich einstellt, wenn Licht die das Wachstum limitierende Ressource ist, während flachere Steigungen mehr *größensymmetrische* Konkurrenz anzeigen, die vorherrscht, wenn das Wachstum durch bodengebundene Ressourcen wie Wasser und Nährstoffe limitiert wird. Obwohl die Durchmesserzuwachsgerade von Einzelbauminformationen ausgeht, geben ihre Parameter β_0 und β_1 Auskunft über die Bestandesebene: Wenn sich eine Behandlung auf β_0 auswirkt, dann ändert sie den Zuwachs des gesamten Bestandes, während eine Veränderung von β_1 anzeigt, dass die entsprechende Behandlung die Art der Limitierung des Wachstums geändert hat. So würde man z.B. nach einer wirksamen Düngung oder Bewässerung mit einer Zunahme von β_1 rechnen.

Um das Höglwald-Experiment statistisch auf Behandlungseffekte und Beobachtungsperiodeneffekte im Hinblick auf β_0 und β_1 zu untersuchen, wurde ein gemischtes lineares Modell gewählt. Die genannten Effekte wurden als fixe Effekte in das Modell integriert, wobei allerdings keinerlei Interaktionen von Kalkung und Beregnung berücksichtigt wurden, da diese wegen fehlender Wiederholungen nicht von unbeobachteten Parzelleneffekten unterschieden werden könnten. Parzellenspezifische Zufallseffekte auf Intercept und Steigung wurden in das Modell aufgenommen, das sich wie folgt darstellt:

$$\begin{aligned} id_{ijk} = & \beta_{0.1} + \beta_{0.2} \cdot P2_k + \beta_{0.3} \cdot P3_k + \beta_{0.4} \cdot P4_k \\ & + L_j \cdot (\beta_{0.5} + \beta_{0.6} \cdot P2_k + \beta_{0.7} \cdot P3_k + \beta_{0.8} \cdot P4_k) \\ & + IRN_j \cdot (\beta_{0.9} + \beta_{0.10} \cdot P2_k + \beta_{0.11} \cdot P3_k + \beta_{0.12} \cdot P4_k) \\ & + IRA_j \cdot (\beta_{0.13} + \beta_{0.14} \cdot P2_k + \beta_{0.15} \cdot P3_k + \beta_{0.16} \cdot P4_k) \\ & + d_{ijk} \cdot [\beta_{1.1} + \beta_{1.2} \cdot P2_k + \beta_{1.3} \cdot P3_k + \beta_{1.4} \cdot P4_k \\ & + L_j \cdot (\beta_{1.5} + \beta_{1.6} \cdot P2_k + \beta_{1.7} \cdot P3_k + \beta_{1.8} \cdot P4_k) \\ & + IRN_j \cdot (\beta_{1.9} + \beta_{1.10} \cdot P2_k + \beta_{1.11} \cdot P3_k + \beta_{1.12} \cdot P4_k) \\ & + IRA_j \cdot (\beta_{1.13} + \beta_{1.14} \cdot P2_k + \beta_{1.15} \cdot P3_k + \beta_{1.16} \cdot P4_k)] \\ & + b_j + c_j \cdot d_{ijk} + \varepsilon_{ijk}. \end{aligned} \quad \text{Gleichung 2}$$

Die Indizes i, j, k stehen für Baum i auf Parzelle j in der Beobachtungsperiode k . $k = 1$ zeigt die erste Beobachtungsperiode (1983F-1988H) an, die als Referenz benutzt wird, $k = 2$ die zweite (1988H-1992F), $k = 3$ die dritte (1992F-1995H) und $k = 4$ die vierte Periode (1995H-2005F). Entsprechend sind $P2_k, P3_k, P4_k$ ein Satz von Indikatorvariablen, die für $k = 2, 3, 4$ jeweils den Wert 1, sonst 0 annehmen. L ist eine weitere Indikatorvariable mit dem Wert 1 für gekalkte und 0 für nicht gekalkte Parzellen. IRN ist 1 für (nicht saure) Beregnung, sonst 0, IRA ist 1 für saure Beregnung und sonst 0. Mit β sind alle zu schätzenden Parameter der fixen Effekte bezeichnet, wobei das Subskript 0 (β_0) das jeweilige β als behandlungs- und zeitspezifische Komponente des Intercept der Durchmesserzuwachsgerade (gemäß Gleichung 1) identifiziert. Das Subskript 1 (β_1) deutet entsprechend auf eine Komponente der Steigung (gemäß Gleichung 1) hin. Alle (zentrierten) Durchmesser d_{ijk} sind in mm gegeben, und die Durchmesserzuwächse id_{ijk} sind die jährlichen Zuwächse der jeweiligen Beobachtungsperiode mit der Einheit mm/Jahr. Demzufolge haben alle Regressionsparameter, die zum Intercept der Durchmesserzuwachsgerade (Gleichung 1) beitragen ($\beta_{0.1}, \dots, \beta_{0.16}$) die Einheit mm/Jahr, während alle, die zur Steigung beitragen ($\beta_{1.1}, \dots, \beta_{1.16}$), die Einheit 1/Jahr haben.

Die parzellenspezifischen Zufallseffekte werden als unabhängig voneinander und normalverteilt angenommen ($b_j \sim N(0, \tau_b^2)$; $c_j \sim N(0, \tau_c^2)$), sie sind unabhängig von den Fehlern auf Bauebene, ε_{ijk} . Da je Baum bis zu vier

Durchmesserzuwächse vorliegen, muss für die Fehler eine Kovarianzstruktur angenommen werden, die zeitliche Autokorrelation berücksichtigt (GREGOIRE et al. 1995, PINHEIRO und BATES 2000, FORTIN et al., 2007):

$$\text{Cov}(\varepsilon_{ijk}, \varepsilon_{ijk'}) = \sigma^2 \rho^{|t_k - t_{k'}|} \quad \text{Gleichung 3}$$

Dabei sind die Indizes i, j, k ebenso definiert wie in Gleichung 2, wobei k' eine Beobachtungsperiode darstellt, die entweder gleich oder ungleich k ist. t ist dabei die Zeit am Ende der jeweiligen Beobachtungsperiode, σ^2 ist die Restvarianz und ρ zeigt die Stärke der Autokorrelation an.

Zusätzlich zur Autokorrelation wurde Varianzhomogenität in Betracht gezogen (PINHEIRO und BATES 2000, FORTIN et al. 2007):

$$\text{Var}(\varepsilon_{ijk}) = \sigma^2 \cdot \exp(2\delta \cdot i \hat{d}_{ijk}), \quad \text{Gleichung 4}$$

Dabei steht $i \hat{d}_{ijk}$ für den erwarteten Durchmesserzuwachs von Baum i auf der Parzelle j in der Periode k , und δ ist ein Parameter, der im Zuge der Modellanpassung geschätzt wird. Die Modellannahmen wurden grafisch geprüft.

Auf der Basis des linearen gemischten Modells wurden folgende Hypothesen geprüft:

H0₁: Weder Kalkung noch saure noch normale Beregnung beeinflussen den Intercept der Durchmesserzuwachsgerade zu irgendeinem Zeitpunkt.

H0₂: Weder Kalkung noch saure noch normale Beregnung beeinflussen die Steigung der Durchmesserzuwachsgerade zu irgendeinem Zeitpunkt.

H0₃: Es gibt keine periodenspezifischen Effekte, die den Intercept oder die Steigung der Durchmesserzuwachsgeraden unabhängig von der Behandlung beeinflussen.

Alle hier gezeigten statistischen Auswertungen wurden mit der freien Software R version 2.13.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011), und dem R-package nlme (PINHEIRO et al. 2011) durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1 Bestandeswerte

Abbildung 2 zeigt die Entwicklung der Oberhöhen und der Bestandesvolumina auf allen sechs Parzellen. Außer auf der unbehandelten und der lediglich gekalkten Parzelle folgen die Oberhöhen sehr eng der Ertragstafel von ASSMANN und FRANZ (1963), Bonität 40. Die unbehandelte Parzelle weist eine deutlich geringere, die lediglich gekalkte Parzelle eine etwas höhere Bonität auf. Die Bestandesvolumina zeigen deutliche Unterschiede auf den verschiedenen Parzellen, die allerdings schon vor der experimentellen Behandlung manifest waren. Die Volumina beginnen zwischen 947 VfmD/ha (unbehandelt) und 1213 VfmD/ha (lediglich gekalkt) und enden zwischen 1196 VfmD/ha (unbehandelt) und 1615 VfmD/ha (lediglich gekalkt). Alle Parzellen zeigen höhere Volumina als die Ertragstafelreferenz.

Auch die Bestandeszuwächse übersteigen zumeist die Ertragstafelreferenz (Abbildung 3). Sie beginnen zwischen 17,6 VfmD/ha/Jahr (unbehandelt) und 22,7 VfmD/ha/Jahr (lediglich gekalkt und gekalkt mit normaler Beregnung). Sie enden zwischen 13,4 VfmD/ha/Jahr (gekalkt mit normaler Beregnung) und 17,8 VfmD/ha/Jahr (lediglich gekalkt). Bis zum Alter 89 zeigen die Zuwächse keinen klaren Alterstrend, fallen aber während der letzten Beobachtungsperiode auf Werte nahe der Ertragstafelreferenz. Die ungekalkten Parzellen zeigen in den ersten drei Perioden tendenziell zunehmende Zuwächse, die aber in der vierten Periode auf untereinander sehr ähnliche Werte zurückgehen. Demgegenüber weisen die Zuwächse der gekalkten Parzellen Minima in der zweiten Beobachtungsperiode auf, am deutlichsten auf der nicht und der sauer beregneten Variante.

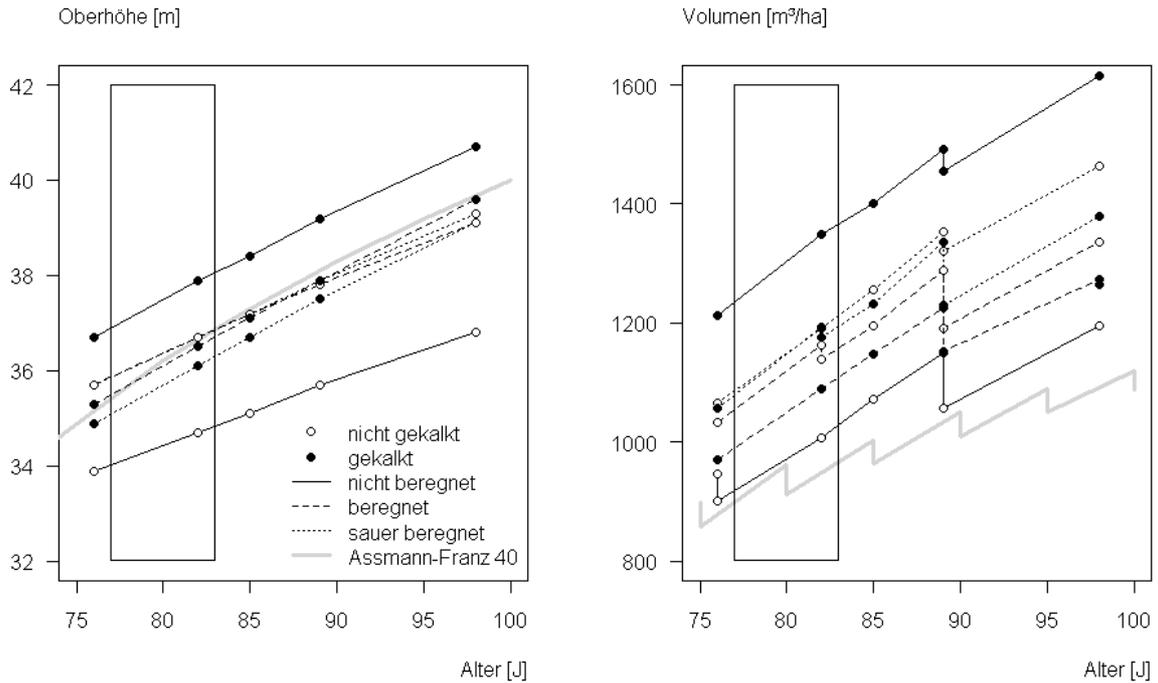


Abbildung 2: Entwicklung der Oberhöhen und Volumina auf den einzelnen Parzellen des Höglwald-Experiments im Vergleich mit der Oberhöhenbonität 40 (mittleres Ertragsniveau) nach ASSMANN und FRANZ (1963). Das Rechteck zeigt den eigentlichen Behandlungszeitraum. Dessen linke Kante markiert den Zeitpunkt der einmaligen Kalkung und den Beginn der Beregnung, die horizontale Ausdehnung des Rechtecks repräsentiert den Beregnungszeitraum.

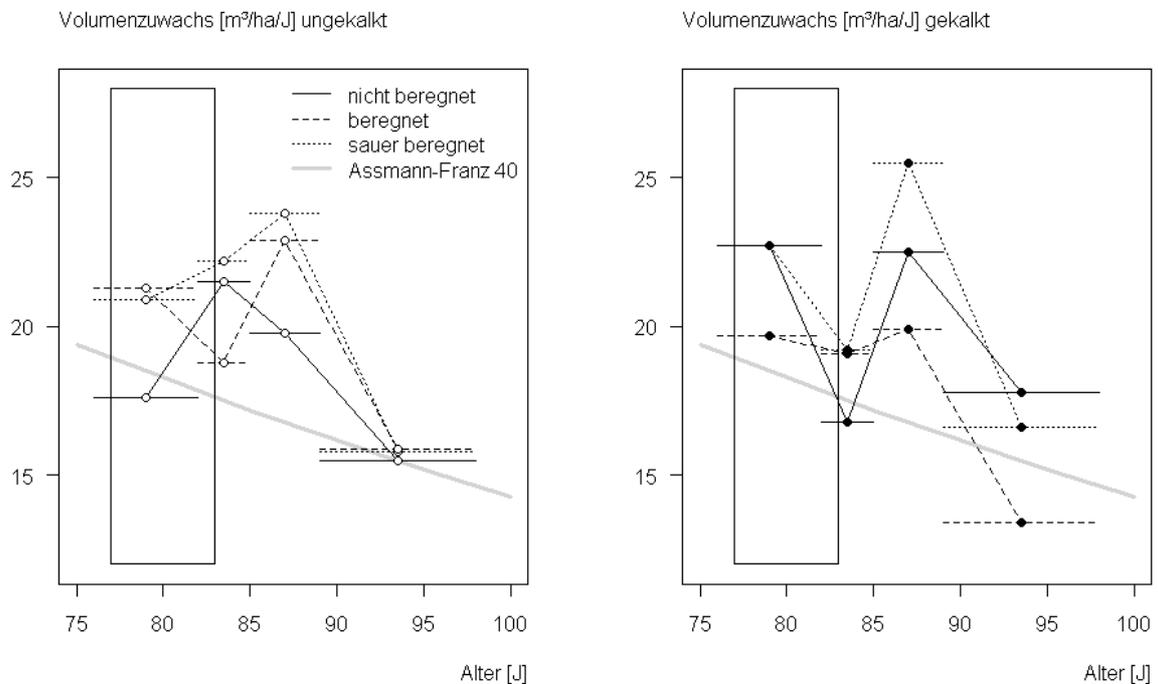


Abbildung 3: Entwicklung der Volumenzuwächse auf den einzelnen Parzellen (links die ungekalkten, rechts die gekalkten Varianten). Das Rechteck zeigt den eigentlichen Behandlungszeitraum analog zu Abbildung 2.

3.2 Durchmesserzuwachsgerade

In den Tabellen 2 und 3 werden die fixen Effekte (β_0 , β_1) des linearen gemischten Modells nach Gleichung 2 gezeigt; sie werden zur Prüfung der Hypothesen dieser Arbeit benötigt. Ergänzend zeigt Tabelle 4 die Schätzer für

die Zufallseffekte und die Parameterschätzer für Varianzfunktion und Autokorrelation. Tabelle 2 führt die Parameterschätzer für $\beta_{0,1} - \beta_{0,16}$ aus Gleichung 2 an – sie repräsentieren die Behandlungs- und Periodeneffekte auf den Intercept der Durchmesserzuwachsgeraden (H_{01} und H_{03}). $\beta_{0,1}$, das den Durchmesserzuwachs des Grundflächenmittelstammes unter unbehandelten Bedingungen in der ersten Beobachtungsperiode schätzt beträgt 2,71 mm/Jahr ($p < 0,001$). In den darauf folgenden Perioden ist keine signifikante Abweichung von diesem Zuwachs festzustellen ($\beta_{0,2}, \beta_{0,3}$) während in der letzten Beobachtungsperiode (1995H-2005F) ein signifikanter Abfall um 0,55 mm/Jahr ($\beta_{0,4}, p < 0,01$) stattfindet, was im Einklang mit den deskriptiven Darstellungen der Bestandeszuwächse steht (Abbildung 3).

In der ersten Beobachtungsperiode zeigen sich keine signifikanten Behandlungseffekte ($\beta_{0,5}, \beta_{0,9}, \beta_{0,13}$), was bemerkenswert ist, weil diese Periode den größten Teil der Zeitspanne abdeckt, in der tatsächlich behandelt wurde. In der zweiten Periode reduziert Kalkung jedoch den Zuwachs signifikant um 0,83 mm/Jahr ($\beta_{0,6}, p < 0,001$), was nahezu einem Drittel des Zuwachses der unbehandelten Variante in der ersten Periode entspricht ($\beta_{0,1}$).

Darüber hinaus gibt es nur zwei signifikante Behandlungseffekte, die für die vierte Periode (1995H-2005F) nachgewiesen werden können. Zusätzlich zu dem generellen Zuwachseinbruch in dieser Periode ($\beta_{0,4} = -0,56$ mm/Jahr) führen normale und saure Beregnung zu einer weiteren Reduktion von 0,47 mm/Jahr bzw. 0,56 mm/Jahr ($\beta_{0,12}, \beta_{0,16}$). Das heißt, dass in Periode 4 beide Beregnungsvarianten im Vergleich zur unbehandelten Referenz in Periode 1 ($\beta_{0,1}$) mehr als ein Drittel an Zuwachs einbüßen. Somit müssen wegen der Behandlungseffekte auf den Intercept der Durchmesserzuwachsgeraden und wegen periodenspezifischer Effekt H_{01} und H_{03} abgelehnt werden.

Die Parameterschätzer $\beta_{1,1} - \beta_{1,16}$ (Gleichung 2), die analog die Behandlungs- und Periodeneffekte auf die Steigung β_l der Durchmesserzuwachsgeraden (Gleichung 1) darstellen, werden in Tabelle 3 gezeigt. Der Schätzer $\beta_{1,1}$ für unbehandelte Verhältnisse in der ersten Periode beträgt 0,017 1/Jahr und zeigt somit an, dass für jeden Millimeter, um den ein Baum vom Grundflächenmitteldurchmesser d_g abweicht, sich der Zuwachs des d_g um 0,017 mm/Jahr erhöht bzw. senkt, je nachdem, ob die Abweichung des Baumdurchmessers vom d_g positiv oder negativ ist. Beispielsweise ergibt sich für einen Baum, der 100 mm dicker ist als der d_g des Bestandes, in Periode 1 unter unbehandelten Bedingungen ein geschätzter Durchmesserzuwachs von $\beta_{0,1} + \beta_{1,1} * 100 = 2,71 + 1,70 = 4,41$ mm/Jahr. Auf dieselbe Weise resultiert ein Durchmesserzuwachs von $2,71 - 1,70 = 1,01$ mm/Jahr für einen Baum, der um 100 mm dünner ist als der d_g .

Tabelle 2: Schätzwerte aller fixen Effekte des linearen gemischten Modells nach Gleichung 2, die den Intercept einer Durchmesserzuwachsgeraden (Gleichung 1) beschreiben. Fett gedruckte Zahlen: signifikante ($p < 0,05$) Schätzwerte (*, **, ***: $p < 0,05, 0,01, 0,001$).

Behandlung	Beobachtungsperiode	Parameter	Schätzwert	Std.Fehler	p	Signifikanz
Unbehandelt	1 (1983F-1988H)	$\beta_{0,1}$	2.7074	0.2372	0.000	***
Unbehandelt	2 (1988H-1992F)	$\beta_{0,2}$	0.1767	0.1372	0.198	
Unbehandelt	3 (1992F-1995H)	$\beta_{0,3}$	0.0800	0.1762	0.650	
Unbehandelt	4 (1995H-2005F)	$\beta_{0,4}$	-0.5511	0.1829	0.003	**
Kalkung	1	$\beta_{0,5}$	-0.0635	0.2426	0.818	
Kalkung	2	$\beta_{0,6}$	-0.8304	0.1442	0.000	***
Kalkung	3	$\beta_{0,7}$	-0.2045	0.1870	0.274	
Kalkung	4	$\beta_{0,8}$	-0.2469	0.1874	0.188	
Normale Beregnung	1	$\beta_{0,9}$	0.2186	0.2947	0.536	
Normale B.	2	$\beta_{0,10}$	0.1376	0.1729	0.426	
Normale B.	3	$\beta_{0,11}$	-0.0551	0.2228	0.805	
Normale B.	4	$\beta_{0,12}$	-0.4722	0.2268	0.038	*
Saure Beregnung	1	$\beta_{0,13}$	0.3716	0.2967	0.337	
Saure Beregnung	2	$\beta_{0,14}$	-0.0906	0.1742	0.603	
Saure Beregnung	3	$\beta_{0,15}$	0.1576	0.2297	0.493	
Saure Beregnung	4	$\beta_{0,16}$	-0.5578	0.2293	0.015	*

Nur zwei signifikante Abweichungen von $\beta_{1,1}$ lassen sich nachweisen. Von 1988H-1992F reduziert Kalkung die Steigung um 0,004 1/Jahr ($\beta_{1,6}, p < 0,05$), nahezu ein Viertel im Vergleich zur unbehandelten Referenz in Periode 1 ($\beta_{1,1}$), was mit dem signifikanten Zuwachsverlust durch Kalkung ($\beta_{0,6}$, Tabelle 2) zusammenfällt. Auf ähnliche Weise begleitet eine statistisch signifikante Reduktion der Steigung ohne Behandlung um 0,005 1/Jahr in Periode 4 (1995H-2005F) ($\beta_{1,4}, p < 0,05$) den Zuwachsverlust in derselben Periode ($\beta_{0,4}$, Tabelle 2). Aufgrund dieser Ergebnisse müssen H_{02} und H_{03} zurückgewiesen werden.

Zusammengefasst zeigt sich, dass die einmalige Kalkung mit einer Verzögerung von fünf bis sieben Jahren zu signifikanten temporären Zuwachseinbußen führte. Gleichzeitig zeigt die signifikante Reduktion der Steigung der

Durchmesserzuwachsgeraden, dass Kalkung zu einem mehr symmetrischen Konkurrenzmodus führte, was wiederum auf eine stärkere Wachstumslimitierung durch bodengebundene Ressourcen hinweist. Im Zeitraum 1995H-2005F konnte ein ähnlich signifikanter Zuwachsrückgang nachgewiesen werden, wiederum begleitet von einer stärkeren Limitierung durch bodengebundene Ressourcen. Der generelle Zuwachsrückgang in diesem Zeitraum fällt auf beiden berechneten Parzellen nahezu doppelt so groß aus.

Tabelle 3: Schätzwerte aller fixen Effekte des linearen gemischten Modells nach Gleichung 2, die die Steigung einer Durchmesserzuwachsgeraden (Gleichung 1) beschreiben. Fett gedruckte Zahlen: signifikante ($p < 0.05$) Schätzwerte (*, **, ***: $p < 0.05, 0.01, 0.001$).

Behandlung	Beobachtungsperiode	Parameter	Schätzwert	Std.Fehler	p	Signifikanz
Unbehandelt	1 (1983S-1988A)	$\beta_{1,1}$	0.0172	0.0033	0.00	***
Unbehandelt	2 (1988A-1992S)	$\beta_{1,2}$	-0.0008	0.0019	0.66	
Unbehandelt	3 (1992S-1995A)	$\beta_{1,3}$	-0.0031	0.0024	0.19	
Unbehandelt	4 (1995A-2005S)	$\beta_{1,4}$	-0.0053	0.0024	0.03	*
Kalkung	1	$\beta_{1,5}$	-0.0004	0.0033	0.91	
Kalkung	2	$\beta_{1,6}$	-0.0038	0.0019	0.04	*
Kalkung	3	$\beta_{1,7}$	0.0008	0.0024	0.74	
Kalkung	4	$\beta_{1,8}$	0.0000	0.0024	0.99	
Normale Beregnung	1	$\beta_{1,9}$	-0.0007	0.0040	0.86	
Normale B.	2	$\beta_{1,10}$	0.0035	0.0023	0.12	
Normale B.	3	$\beta_{1,11}$	0.0013	0.0028	0.64	
Normale B.	4	$\beta_{1,12}$	-0.0001	0.0029	0.98	
Saure Beregnung	1	$\beta_{1,13}$	-0.0015	0.0040	0.71	
Saure Beregnung	2	$\beta_{1,14}$	-0.0001	0.0022	0.96	
Saure Beregnung	3	$\beta_{1,15}$	0.0023	0.0028	0.42	
Saure Beregnung	4	$\beta_{1,16}$	0.0001	0.0028	0.97	

Tabelle 4: Schätzer für Autokorrelation und Streuung (wie in den Gleichungen 2, 3 und 4 definiert) des linearen gemischten Modells.

Parameter	Estimate
τ_1 [$b_j \sim N(0, \tau_1^2)$], Zufallseffekt des Intercepts auf Parzellenebene	0.239
τ_2 [$c_j \sim N(0, \tau_2^2)$] Zufallseffekt der Steigung auf Parzellenebene	0.003
σ Standardabweichung der Residuen	0.689
ρ Autocorrelationsparameter	0.785
δ Parameter der Varianzfunktion	0.205

4 Diskussion

Aus theoretischer Sicht stellen die Ergebnisse dieser Untersuchung eine weitere Bestätigung der Limitation-Caused Matter Partitioning (LCMP) Hypothese dar (PRETZSCH und BIBER 2010, WICHMANN 2001, HARA 1993, WEINER 1990). Alle im Höglwald-Experiment durchgeführten Behandlungsvarianten hatten letztlich zum Ziel, die Verfügbarkeit von bodengebundenen Ressourcen zu beeinflussen. Ebenso wirkt Trockenheit, die während der letzten Beobachtungsperiode häufiger auftrat. Insofern war zu erwarten, dass die durch Kalkung und Trockenheit hervorgerufenen Zuwachsverluste mit einer Veränderung des Konkurrenzmodus in Richtung Symmetrie gekoppelt sind.

Die allgemein sehr gute Wuchsleistung im Höglwald-Experiment wird trotz standörtlicher Bedingungen – niedrige pH-Werte in der Humusschicht und im oberen Mineralboden - erreicht, die als eher ungünstig für das Wadlwachstum gelten. Auch zusätzlicher Säureeintrag im Experiment beeinträchtigte das Wachstum nicht. Nach Marschner (1991) wirkt sich Bodenversauerung vor allem über H^+ - und Al-Toxizität, verminderte Nährstoffversorgung durch erhöhte Auswaschung, gehemmte Kationenaufnahme, geringere P- und Mo-Löslichkeit und gestörtes Wurzelwachstum auf das Pflanzenwachstum aus.

Im Höglwald wurden nach saurer Beregnung hohe Protonenkonzentration im Sickerwasser mit vermehrter Auswaschung von Ca und Mg beobachtet (WEIS et al. 2007), einhergehend mit verlangsamtem Feinwurzelswachstum (HAHN und MARSCHNER 1998a), zeitweise geringeren Ca- und Mg-Konzentrationen in Kurzwurzeln (HAHN und MARSCHNER 1998b) und geringeren interzellulären Mn-, K- und P-Konzentrationen in mykorrhizierten Wurzeln (NOWOTNY et al. 1998).

Die genannten Beeinträchtigungen durch künstliche Versauerung wurden jedoch nur im bereits stark versauerten oberen Mineralboden untersucht, was die Tatsache außer Acht lässt, dass das Wurzelsystem von Fichten im Höglwald in Tiefen von bis zu zwei Metern vordringt, wobei ca. 30% der Feinwurzelbiomasse unterhalb von 0,4 m gefunden werden (KREUTZER et al. 1991). Zudem blieb die Basensättigung unterhalb von 0,6 m sogar nach sechs Jahren saurer Beregnung größer als 30% (WEIS et al. 2007). Im gesamten Untersuchungszeitraum zeigte saure Beregnung kaum Auswirkungen auf die Elementkonzentrationen in den Nadeln (HUBER et al. 2006a). Dies trotz deutlicher Hinweise auf Al-Stress durch die Parameter Ca:Al sowie Mg:Al, vgl. ROST-SIEBERT (1984) sowie CRONAN und GRIGAL (1995). Zusammen mit der Abwesenheit von Wasserstress durch die Beregnung könnte dies erklären, warum weder das Wachstum noch der Konkurrenzmodus signifikant auf die Versauerung reagiert haben. Lediglich in der letzten Beobachtungsperiode (1995H-2005F) zeigte die saure Beregnung einen statistisch signifikanten Effekt, der jedoch nicht von dem der normalen Beregnung zu unterscheiden war.

Die Kalkung hatte in der zweiten Beobachtungsperiode (1988H-1992F), etwa vier bis acht Jahre nach der Kalkung, einen starken und höchst signifikant negativen Einfluss auf den Durchmesserzuwachs (Intercept der Durchmesserzuwachsgeraden). Die Ergebnisse des Regressionsmodells (Gleichung 2) passen gut zu den in Abbildung 3 gezeigten Volumenzuwächsen. Letztere deuten darauf hin, dass der Kalkungseffekt ohne irgendwelche Beregnung am stärksten war, das Design des Experiments lässt jedoch keinen Test auf solche Wechselwirkungen zu. Die signifikant negative Wirkung der Kalkung auf die Steigung der Durchmesserzuwachsgeraden in derselben Periode (1988H-1992F) zeigt an, dass dadurch die Limitierung durch bodengebundene Ressourcen zeitweise verstärkt wurde.

KREUTZER (1995) vermutet, dass die Trockenheitsanfälligkeit nach Kalkung erhöht ist. Im Höglwald steigerte Kalkung signifikant das Wachstum von Fein- und mittleren Wurzeln in der Humusschicht, was aber mit einer Abnahme der Feinwurzelbildung im mineralischen Oberboden gekoppelt war (HAHN und MARSCHNER 1998a, KREUTZER 1995). Auch auf anderen Standorten wurde dies beobachtet (Kern et al. 1961, Schneider und Zech 1990). Ursache könnte ein Nährstoffeffekt sein, da sich nach der Kalkung die Mg- und Ca-Versorgung verbessert hatte. In allen Beobachtungsperioden außer 1983F-1988H traten häufig Trockenphasen auf, die möglicherweise in 1988H-1992F auf den gekalkten Flächen zu erhöhtem Trockenstress und damit zu den beobachteten Reaktionen von Zuwachs und Konkurrenzmodus beigetragen haben.

Auch chemische Auswirkungen der Kalkung können Änderung von Zuwachs und Konkurrenzmodus mitverursacht haben: Nach KREUTZER (1995) war der im Experiment verwendete Dolomit innerhalb von sechs Jahren nach der Ausbringung vollständig aufgelöst. Maximale pH-Werte im Humusausfluss wurden zwischen 1989 und 1991 beobachtet; HCO_3^- zeigte erhöhte Konzentrationen während es vor der Kalkung nicht nachgewiesen werden konnte (KREUTZER 1995). Die Fichte ist allerdings gut an saure Böden angepasst und verfügt über verschiedene Stressvermeidungs- und Stresstoleranzstrategien (KREUTZER 1995). Kalkung führte durchweg zu erhöhten Ca-Konzentrationen in den Nadeln, in den meisten Fällen allerdings ohne statistische Signifikanz (HUBER et al. 2006a). Jedoch haben Koniferen einen relativ geringen physiologischen Bedarf an Ca (Gülpen et al. 1995) und ein großer Teil des in Koniferennadeln gefundenen Ca ist in Calciumoxalatkristalle umgewandelter Überschuss (FINK 1991).

Aus Nadelanalysen kann auch auf eine Behinderung der P-Aufnahme durch Kalkung geschlossen werden (HUBER et al. 2006a). Während die P-Konzentrationen in diesjährigen Nadeln praktisch unverändert blieben, fanden sich niedrigere Werte in älteren Nadeln, die in erster Linie auf Veränderungen in der Humusschicht zurückgeführt werden konnten. HUBER (1997) beobachtete auf den gekalkten Flächen einen Rückgang der Phosphatkonzentrationen in der Bodenlösung unterhalb der Humusaufgabe. Zusätzlich kann das vermehrte Ca aus der Kalkung zusammen mit Al- und Fe-Einlagerung in der Humusschicht durch erhöhte Regenwurmmaktivität (HUBER et al. 2006a, AMMER und HUBER 2007) zu einer Fixierung von P in stabilen Verbindungen geführt haben (Pare und Bernier 1989, GERKE und HERMANN 1992), die für die Baumwurzeln schwer verfügbar sind. Ein Vergleich von Nährstoffkonzentrationen in der oberirdischen Biomasse von gekalkten und nicht gekalkten Fichten im Höglwald erbrachte Hinweise darauf, dass Kalkung ungünstig für die K- und P-Aufnahme sein könnte (WEIS et al. 2009). Signifikant geringere K-Konzentrationen fanden sich in den Nadeln gekalkter Bäume; P-Konzentrationen waren in deren Borke signifikant niedriger. Deshalb erscheint eine mäßige Einschränkung des Wachstums aufgrund reduzierter K- und P-Verfügbarkeit realistisch, die auf den gekalkten Flächen zu den beobachteten Reaktionen von Intercept und Steigung der Durchmesserzuwachsgeraden führte.

Aus der Sicht des Praktikers stellt sich die Frage inwieweit der nachgewiesene Rückgang des Durchmesserzuwachses sich im Volumenzuwachs auf Bestandesebene niederschlägt. Wie PRODAN (1965, S. 450-456) zeigt, beträgt der relative Volumenzuwachs eines Baumes etwa das Dreifache seines relativen Durchmesserzuwachses: $id/d \approx 3 \cdot iv/v$, wobei id und iv der periodische jährliche Durchmesser- bzw. Volumenzuwachs sind und d und v den Durchmesser bzw. das Volumen zu Beginn der Zuwachsperiode darstellen. Wenn id' und iv' der durch Kalkung reduzierte Durchmesser- bzw. Volumenzuwachs sind, dann gilt $\frac{id'/d}{id/d} \approx \frac{3 \cdot iv'/v}{3 \cdot iv/v}$, was sich zu $id'/id \approx iv'/iv$ vereinfacht. Mit anderen Worten ist der relative Verlust an

Volumenzuwachs näherungsweise gleich dem relativen Verlust an Durchmesserzuwachs. Nun ist der Schritt von der Baum- zur Bestandesebene umkompliziert, da der Intercept der Durchmesserzuwachsgeraden, dem

Durchmesserzuwachs des Grundflächenmittelstammes entspricht, der wiederum das durchschnittliche Volumen und den durchschnittlichen Volumenzuwachs eines Baumes im Bestand repräsentiert (PRODAN 1965). Daher ist der relative Durchmesserzuwachsverlust des Grundflächemittelstammes ein guter Näherungswert für den relativen Verlust des Volumenzuwachses auf Bestandesebene.

Nehmen wir 2,71 mm/Jahr ($\beta_{0,1}$, Tabelle 2) als den normalen id und 2,71 mm/Jahr – 0,83 mm/Jahr ($\beta_{0,1} + \beta_{0,6}$, Tabelle 2) als id' , dann ergibt sich $id'/id \approx iv'/iv \approx 70\%$, was eine temporäre (1988H-1992F) Einbuße von 30% des Volumenzuwachses auf Bestandesebene, ausgelöst durch eine einige Jahre vorhergehende Kalkung anzeigt.

Die letzte Zuwachsperiode (1995H-2005F) stellt einen Sonderfall dar – sie enthält mit den Jahren 1997 und 2003 zwei der drei ausgeprägtesten Trockenjahre der gesamten Laufzeit des Experimentes. Dies spricht für Wasserlimitierung als die offensichtliche Ursache für die ohne Behandlung auftretende Reduktion von Intercept und Steigung der Durchmesserzuwachsgeraden in dieser Periode. Ein Alterstrend erscheint weniger wahrscheinlich, da es dafür in den vorhergehenden Perioden kein Anzeichen gibt. Beide Berechnungsvarianten zeigen jedoch eine zusätzliche signifikante Verringerung des Intercept. Die Ergebnisse von HAHN und MARSCHNER (1998a) lassen den Schluss zu, dass Beregnung zu einer Verlagerung der Feinwurzelverteilung nach oben führte. So verschob sich die Wasseraufnahme der beregneten Bestände in die obere Bodenschicht, die in Trockenperioden schnell austrocknet. Verglichen mit unberegneten Flächen nutzen beregnete Bäume somit ein kleineres Bodenvolumen für ihre Wasseraufnahme, was in klimatischen Normaljahren keine Beschränkung darstellt, in Trockenjahren jedoch zu Stress führen kann.

5 Folgerungen

Die Ergebnisse dieser Studie erscheinen übertragbar auf wüchsige wenig durchforstete ältere Fichtenreinbestände unter dem Höglwald vergleichbaren Standortbedingungen. Die beobachteten Reaktionen auf experimentelle Behandlung waren lediglich temporär. Weder steigerte Beregnung den Zuwachs noch führte künstliche Versauerung zu dessen Reduktion. Jedoch kann auf längere Sicht Bewässerung Bäume anfälliger auf Trockenheit machen. Die Untersuchung zeigte auch, dass Kalkung zeitweise das Wachstum beeinträchtigen kann. Arbeiten von SAARSALMI und MÄLKONEN (2001) sowie NILSEN (2001) zeigen, dass in Norwegen und Finnland das Baumwachstum nach Kalkung für längere Zeit reduziert war. Nach wie vor besteht jedoch ein Mangel an Information über die Auswirkungen von Kalkung auf das Waldwachstum unter verschiedenen Standortbedingungen, speziell für deutsche Verhältnisse, wo Waldkalkung häufiger als in den meisten anderen Ländern zur Anwendung kommt.

Neben den genannten Befunden untermauern die Ergebnisse dieser Studie die LCMP-Hypothese, nach der die Steigung der Größen-Zuwachsbeziehung in einem Bestand von der Art der Ressourcenlimitierung abhängt.

Literaturverzeichnis

- AMMER S., HUBER, C. 2007. Die Regenwurmlebensgemeinschaft im Höglwaldexperiment 21 Jahre nach Kalkung - The earthworm community of the Höglwald experiment 21 years after liming. Allgemeine Forst und Jagdzeitung 178:11-12.
- ANONYMUS 2003. Bericht über den Zustand des Waldes. Ergebnisse des Forstlichen Umweltmonitorings. Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft. Referat Öffentlichkeitsarbeit, Berlin.
- ASSMANN E., FRANZ F. 1963. Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. Selbstverlag München.
- BURKE M. K., D. J. RAYNAL. 1998. Liming influences growth and nutrient balances in sugar maple (*Acer saccharum*) seedlings on an acidic forest soil. Environmental and Experimental Botany 39:105-116.
- CRONAN C. S., D. F. GRIGAL. 1995. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. Journal of Environmental Quality 24:209-226.
- DE BOER W., M. P. J. HUNDSCHIED, J. M. T. SCHOTMAN, S. R. TROELSTRA, and H. J. LAANBROEK. 1993. In situ net N transformations in pine, fir, and oak stands of different ages on acid sandy soil, 3 years after liming. Biology and Fertility of Soils 15:120-126.
- DELHAIZE E, P. R. RYAN. 1995. Aluminum Toxicity and Tolerance in Plants. Plant Physiol. 107, 31 5-321.
- FINK, S. 1991. Comparative microscopical studies on the patterns of calcium oxalate distribution in the needles of various conifer species. Botanica Acta 104, 306-315.
- FORTIN, M., G. DAIGLE, C-H UNG, J. BÉGIN, and L. ARCHAMBAULT. 2007. A variance-covariance structure to take into account repeated measurements and heteroscedasticity in growth modelling. Eur J Forest Res 126:573-585.
- GEARY R. J., C. T. DRISCOLL. 1996. Forest soil solutions: Acid/base chemistry and response to calcite treatment. Biogeochemistry 32:195-220.
- GERKE J., HERMANN R. 1992. Adsorption of orthophosphate to humic Fe-complexes and to amorphous Fe-oxide, Z. Pflanzenernär. Bodenkund. 155: 233-236.
- GREGOIRE T.G., SCHABENBERGER O. and BARRETT J.P., 1995. Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. Canadian Journal of Forest Research 25: 137-156.
- DVFFA – Sektion Ertragskunde, Jahrestagung 2012

- GÜLPEN, M., TÜRK, S., FINK, S., 1995. Ca nutrition of conifers. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 158, 519-527.
- HAHN G., H. MARSCHNER. 1998a. Effect of acid irrigation and liming on root growth of Norway spruce. *Plant and Soil* 199: 11-22.
- HAHN G., H. MARSCHNER. 1998b. Cation concentrations of short roots of Norway spruce as affected by acid irrigation and liming. *Plant and Soil* 199: 23-27.
- HARA, T. 1993. Mode of Competition and Size-structure Dynamics in Plant Communities. *Plant Species Biol.*, 8. pp. 75-84.
- HUBER C. 1997. Untersuchungen zur Ammoniakimmission und zum Stoffhaushalt auf ungekalkten und neugekalkten Flächen in einem stickstoffgesättigten Fichtenökosystem (Höglwald). Hieronymus, München (German with English abstract).
- HUBER C., K. KREUTZER, H. RÖHLE, and A. ROTHE. 2004a. Response of artificial acid irrigation, liming, and N-fertilization on elemental concentrations in needles, litter fluxes, volume increment, and crown transparency of a N saturated Norway spruce stand. *Forest Ecology and Management* 200:3-21.
- HUBER C., R. BAIER, A. GÖTTLEIN, and W. WEIS. 2006a. Changes in soil, seepage water and needle chemistry between 1984 to 2004 after liming an N saturated Norway spruce stand at the Höglwald, Germany. *Forest Ecology and Management* 233:11-20.
- HUBER C., W. WEIS, and A. GÖTTLEIN. 2006b. Tree nutrition of Norway spruce as modified by liming and experimental acidification at the Höglwald site, Germany, from 1982 to 2004. *Annals of Forest Science* 63:861-869.
- HUBER C., W. WEIS, M. BAUMGARTEN und A. GÖTTLEIN. 2004b. Spatial and temporal variation of seepage water chemistry after felling and small scale clear-cutting in a N-saturated Norway spruce stand. *Plant and Soil* 267:23-40.
- HÜTTL R. F., H. W. ZÖTTL. 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - Reviewing results from former and recent trials. *Forest Ecology and Management* 61:325-338.
- KENNEL R. 1965. Schaffholzgleichung für die Fichte. Implementiert im Standardprogramm WWVOLUM des Lehrstuhls für Waldwachstumskunde, Technische Universität München.
- KERN K G, W MOLL und H J BRAUN. 1961 Wurzeluntersuchungen in Rein- und Mischbeständen des Hochschwarzwaldes. *Allg. Forst. Jagdztg.* 132, 241-260.
- KREUTZER K., A. GÖTTLEIN, P. PRÖBSTLE, and M. ZULEGER. 1991. Höglwaldforschung 1982-1989 Zielsetzung, Versuchskonzept, Basisdaten. Pages 11-21 In K. Kreutzer and A. Göttlein, editors. *Ökosystemforschung Höglwald*, Paul Parey, Hamburg.
- KREUTZER K., J. BITTERSÖHL. 1986. Investigations about the effects of acid deposition and compensative liming on the forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 105:273-282.
- KREUTZER K., T. WEISS. 1998. The Höglwald field experiments - Aims, concept and basic data. *Plant and Soil* 199:1-10.
- KREUTZER, K., 1995. Effects of forest liming on soil processes. *Plant and Soil* 168-169, 447-470.
- KREUTZER, K., WEISS, T., 1998. The Höglwald field experiment – aims, concept and basic data. *Plant and Soil* 199, 1-10.
- MARSCHNER H. 1991. Mechanisms of adaption of plants to acid soils. *Plant and Soil* 134: 1-20.
- MARSCHNER B., K. STAHR, and M. RENGEL. 1992. Lime effects on pine forest floor leachate chemistry and element fluxes. *Journal of Environmental Quality* 21:410-419.
- NILSEN, P. 2001. Fertilization experiments on forest mineral soils: a review of the Norwegian results. *Scand. J. For. Res.* 16, 541-554.
- NOHRSTEDT, H-Ö., 2001. Response of coniferous forest ecosystems on mineral soils to nutrient additions: a review of Swedish Experiences. *Scand. J. For. Res.* 16, 555-573.
- NOWOTNY I., J. DÄHNE, D. KLINGELHÖFER and G. M. ROTHE. 1998. Effect of soil acidification and liming on growth and nutritional status of mycorrhizal roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Plant and Soil* 199, 29-40.
- PARE D., B. BERNIER. 1989. Origin of the phosphorus deficiency observed in declining sugar maple stands in the Quebec Appalachians, *Can. J. For. Res.* 19, 24-34.
- PINHEIRO, JC and DM BATES, 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer, New York, 528 p.
- PINHEIRO J., BATES D., DEBROY S., SARKAR D. and the R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-101.
- PRETZSCH H., BIBER P. 2010. Size symmetric versus size asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in Central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(2): 370-384.
- PRETZSCH, H., DIELER, J. 2010. The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-010-0510-1.
- PRODAN, M., 1965. *Holzmesselehre*. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 644 p.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. 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>.
- RÖHLE, H., 1991. Entwicklung der wichtigsten ertragskundlichen Kenngrößen des Fichtenaltbestands im Höglwald in der 6jährigen Beobachtungsperiode zwischen 1983 und 1988. Kreuzer, K., Göttlein, A. (editors). Ökosystemforschung Höglwald. Beiträge zur Auswirkung von saurer Beregnung und Kalkung in einem Fichtenaltbestand. Forstwissenschaftliche Forschung 39, Parey, Hamburg, Berlin: 30-34.
- RÖHLE, H. 1986. Ertragskundliche Zustandserfassung und Zuwachs des Fichtenaltbestandes im Höglwald vor der experimentellen Behandlung, Forstwissenschaftliches Centralblatt. (105): 283 - 287.
- RÖHLE, H. 1987. Entwicklung von Vitalität, Zuwachs und Biomassenstruktur der Fichte in verschiedenen bayerischen Untersuchungsgebieten unter dem Einfluß der neuartigen Walderkrankungen, Forstliche Forschungsberichte München, Nr. 83, 122 p.
- ROST-SIEBERT, K. 1984. Untersuchungen zu den toxischen Wirkungen von Al-Ionen auf Keimpflanzen von *Picea abies* (Karst.) und *Fagus sylvatica* (L.). Diss. Univ. Göttingen.
- SAARSALMI, A., MÄLKÖNEN, E., 2001. Forest fertilisation research in Finland: A literature review. Scand. J. For. Res. 16, 514-535.
- SCHNEIDER, B.U. UND W. ZECH. 1990. The influence of Mg fertilization on growth and mineral contents of fine roots in (*Picea abies* [karst] L.) stands at different stages of decline in NE-Bavaria. Water, Air, & Soil Pollution 54, 469-476,
- ULRICH, B., 1980. Die Wälder in Mitteleuropa: Meßergebnisse ihrer Umweltbelastung, Theorie ihrer Gefährdung, Prognose ihrer Entwicklung, Vortrag vor dem Deutschen Forstverein am 24.9.1980, Allg. Forst Zeitschr. 35, 1198–1202.
- ULRICH, B., 1981. Theoretische Betrachtung des Ionenkreislaufs in Waldökosystemen. Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 144, 647-659.
- ULRICH, B., 1982 Gefahren für das Waldökosystem durch saure Niederschläge LÖLF-Mitt. Sonderheft. Landesanstalt für ÖkologieNordrhein-Westfalen, 9-25.
- ULRICH, B., Mayer R., Khanna P.K., 1979 Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosystemen. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen [und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt](#). Band 58, Sauerländer, Frankfurt am Main.
- WEINER, J., 1990. Asymmetric competition in plant populations. Trends in Ecology and Evolution 5, 360-364.
- WEIS W., R. BAIER, C. HUBER, and A. GÖTTLEIN. 2007. Long term effects of acid irrigation at the Höglwald on seepage water chemistry and nutrient cycling. Water, Air, and Soil Pollution: Focus 7:211-223.
- WEIS, W., GRUBER A., HUBER C., GÖTTLEIN A. 2009. Element contents and storage in the above ground biomass of limed and unlimed Norway spruce trees at Höglwald. European Journal of Forest Research 128:437 - 445.
- WICHMANN, L. 2001. Annual Variations in Competition Symmetry in Even-aged Sitka Spruce. Annals of Botany, 88. pp. 145-151.