

Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand: Analyse des Kronenraumes zur Erklärung von Mischungseffekten

Jochen Dieler

Technische Universität München

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

Jochen.Dielers@lrz.tum.de

1 Einleitung

Während der starke Einfluss der Land- auf die Forstwirtschaft zu einer vermehrten Begründung und Ausweitung von Reinbeständen führte, die das explizite Ziel einer effizienten Holzproduktion verfolgten (HARTIG 1804, S. 40), gewinnen gegenwärtig Mischbestände mehr und mehr Bedeutung (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). Die bereits von den Gründervätern der Forstwissenschaft kontrovers diskutierte Frage nach der Produktivität von Misch- im Vergleich zu Reinbeständen (COTTA 1821, HARTIG 1791) erfährt gegenwärtig eine wiederkehrende Relevanz. Einerseits werden Argumente für Mischbestände mit Aspekten der ökologischen Stabilität, Resilienz, Biodiversität oder Landschaftsästhetik verbunden, diese Argumente stehen und fallen jedoch mit der Produktivitätsfrage, die eine zentrale Bedeutung für die praktische Forstwirtschaft einnimmt.

Bisherige Analysen zur Produktivität von Fichten-Buchen-Mischbeständen konnten Mehr- bzw. Minderleistungen gegenüber Reinbeständen selbiger Arten in der Größenordnung von -46 bis +138 % (KENNEL 1965, PETRI 1966, PRETZSCH und SCHÜTZE 2009, PRETZSCH ET AL. 2010) aufdecken. Die Untersuchung von PRETZSCH ET AL. 2010 ergab zudem, dass 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). Letztere werden als Schlüsselprozesse in der Mischbestandsforschung gesehen. So resultiert die Produktivität einer Art im Mischbestand aus dem Gleichgewicht von Konkurrenz und Facilitation zwischen Pflanzen (VANDERMEER 1989). Diese Prozesse werden im Mischbestand wesentlich durch die beigemischte Art beeinflusst. Beispielsweise führt die Beimischung von Fichte zu Buche zu einer Reduktion der Konkurrenz, die sich in einem gesteigerten Kronenexpansionsvermögen ausdrückt (DIELER und PRETZSCH 2012) oder andersherum verbessert die Streu der Buche die Nährstoffverfügbarkeit für Fichte (ROTHER 1997), was Facilitation gleichkommt.

Bei der Aufdeckung von Ursachen für Produktivitätssteigerungen kommt dem Kronenraum eine hohe Bedeutung zu (OLIVER und LARSON 1996). Einerseits beeinflusst Konkurrenz um Raum zwischen Pflanzen den Kronenraum und formt diesen wiederum direkt (PURVES ET AL. 2007). Andererseits stellt der Kronenraum das Trägersystem der Blattfläche dar, welche ein wichtiger Indikator für Ressourcenaufnahme und Raumfüllungsprozesse darstellt, wodurch sich die Zuwachsleistung proportional zur Blattfläche verhält (ENQUIST ET AL. 1998).

Um das Wissen über die häufig berichteten Produktivitätssteigerungen von Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen zu verbessern und möglichen Ursachen dafür nachzugehen, behandelt die Untersuchung im Einzelnen folgende Fragen: (i) Unterscheiden Rein- und Mischbestände von Fichte und Buche in ihrem Blattflächenindex und in der Gap Fraction? (ii) Ist die schirmflächenbezogene Blattfläche im Mischbestand gegenüber dem Erwartungswert der benachbarten Reinbestände verändert? (iii) Lassen Mischbestände Differenzen in der Blattflächeneffizienz erkennen?

2 Material und Methoden

Als Datenbasis für die Analyse der Blattfläche und der bestandesbezogenen Blattflächeneffizienz von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand dienen fünf langfristige waldwachstumkundliche Versuche aus dem Flachland und Mittelgebirge Bayerns. Auf diesen Versuchen wurden insgesamt acht Triplets bestehend aus je einem Reinbestand von Buche und Fichte und einem Fichten-Buchen-Mischbestand ausgewählt. Im Einzelnen handelt es sich um die Mischbestandsversuche Freising 813, Schongau 814, Nordhalben 811, Zwiesel 111 und Zwiesel 134/135. Mit Ausnahme der beiden letzteren Versuche wurden jeweils zwei Triplets untersucht. Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die geographische Lage der Versuchsflächen.

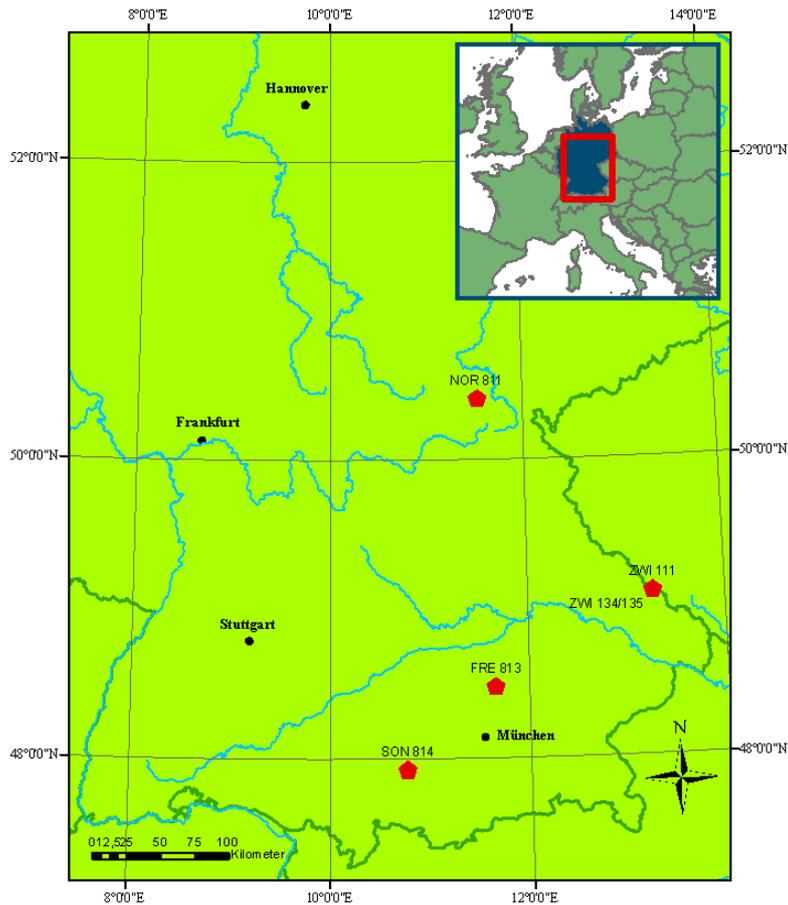


Abbildung 1: Geographische Lage der in die Analyse einbezogenen Versuche. An jedem Versuch wurden Triplets bestehend aus Rein- und Mischbeständen von Fichte und Buche untersucht.

Die Auswahl der Mischbestände beschränkte sich ausschließlich auf solche Versuche, bei denen beide Arten intensiv durchmischte sind. Gruppenmischungen wurden nicht berücksichtigt. Neben den speziell für die vorliegende Studie erhobenen hemisphärischen Fotos zur Ableitung des Blattflächenindex standen flächenbezogene Ertragswerte, wie bspw. Grundflächen oder Grundflächenzuwachs aus den turnusmäßigen Aufnahmen, zur Verfügung. Das Datenmaterial deckt einen Rahmen des Mitteldurchmessers von 18,9 – 61,0 cm und des Stand-Density-Index von 269 – 1265 N ha⁻¹ (REINEKE 1933) ab.

Der Blattflächenindex, LAI, ist als die gesamte, einseitige Blattfläche über einer Einheit Bestandesfläche definiert (Gleichung 1). Für die physiologische Aktivität der Pflanzen stellt die Blattfläche eine wichtige Bezugsgröße dar und ist damit von hoher Relevanz für Fragen der Produktivität von Pflanzen bzw. Beständen (vgl. ENQUIST ET AL. 1998).

$$\text{LAI} = \frac{\text{Blattfläche}}{\text{Bestandesfläche}} \left(\frac{\text{m}^2}{\text{m}^2} \right). \quad (1)$$

Zur Analyse der Blattfläche wurde auf eine indirekte, optische Methode mittels hemisphärischer Fotografie zurückgegriffen. Alle hemisphärischen Aufnahmen wurden mit der Kamera Nikon Coolpix P5100, montiert auf einen Stativ in 1 m Höhe über dem Waldboden, in Verbindung mit einer FishEye-Linse durchgeführt. Die zum Einsatz gekommene Hardware der Firma Régent Instruments, Kanada war mit einem sogenannten „O-Mount“ ausgestattet, wodurch eine zeitaufwendige horizontale Ausrichtung der Kamera im Gelände entfiel. Die Aufnahmezeitpunkte lagen zwischen dem 19.07. und 01.08.2011, wobei die Aufnahmen jedes Triplets am gleichen Tag erfolgten. Auf diese Weise war die Vergleichbarkeit innerhalb und zwischen den Triplets gewährleistet. Je Bestand erfolgten Aufnahmen an vier Aufstellungspunkten, um Heterogenität in der Bestandesstruktur zu berücksichtigen.

Die Auswertung der hemisphärischen Fotos erfolgte mit der Software WINScanopy Pro 2009a (REGENT INSTRUMENTS INC. 2009). Der Auswertung und Berechnung des LAIs liegt dabei die ‚gap fraction theory‘ zu-

grunde (CAMPBELL 1986). Die Lichttransmission durch ein idealisiertes Kronendach wird dabei zunächst durch den Zenithwinkel beschrieben. Im Falle der vorliegenden Studie wurde für diesen 35° gewählt, um Randeffekte möglichst auszuschließen und den Anteil an holzigem Material im Bild möglichst gering zu halten. Die LAI-Berechnung auf Basis der GapFraction (Bestandeslücken) basiert in WinScanopy auf der Umkehrung des Lambert-Beer'schen Gesetz (BRÉDA 2003)

$$LAI = \frac{-\ln(P_o(\Theta, \omega)) \cos\Theta}{k(\Theta, \alpha) CI(\Theta)} \quad (2)$$

wobei

Θ = Zenithwinkel [zum Einsatz kam 35°]

ω = Azimuthwinkel des Anteils der hemisphärischen Projektionsebene an der Bildebene

$P_o(\Theta, \omega)$ = Gap Fraction

$\cos \Theta$ = Gap Fraction Korrektur ‚Zenith‘

k = Extensionskoeffizient, abhängig vom Θ und dem Blattwinkel α , i.d.R. unbekannt

[Anwendung fand $k = 0.4$, Mittelwert von Fichte und Buche nach BRÉDA 2003]

CI = Klumpungsindex, räumliche Verteilung der Blätter.

Der LAI berücksichtigt bei dieser Methode Blatt- und Holzanteile.

Weiterhin charakterisiert die Software die Bestandeslücken, definiert als das Verhältnis der Anzahl von Himmelspixel zur Gesamtzahl der Pixel des Bildes, im hemisphärischen Foto. Die Unterscheidung, ob einzelne Pixel des Bildes der überschirmenden Krone oder dem Himmel zuzuordnen sind, erfolgt auf Basis von Farben, einerseits durch voreingestellte Skalen, andererseits durch Anlernen der Software. Dabei kann zwischen ‚gaps‘ und ‚in-crown gaps‘ durch die Vorgabe von Schwellenwerten der Pixelanzahl (= max. Anzahl von Pixeln je definiertem Himmel, gewählte Einstellung 7500px) differenziert werden. Diese sind analog des LAIs wie folgt definiert:

$$\text{GapFraction} = \frac{\text{unbeschränkte Bestandesfläche [Abb.2 gelbe und blaue Flächen]}}{\text{Bestandesfläche}} \left(\frac{\text{m}^2}{\text{m}^2} \right) \quad (3)$$

$$\text{GapFraction in - crown} = \frac{\text{unbeschränkte Bestandesfläche [Abb.2 gelbe Flächen]}}{\text{Bestandesfläche}} \left(\frac{\text{m}^2}{\text{m}^2} \right) \quad (4)$$

Die Software stellt verschiedene LAIs zur Verfügung, wobei für die vorliegende Analyse der LAI(2000)G-log zum Einsatz kam, da dieser hinsichtlich des Zenithwinkels variabel zu verwenden ist und die Klumpung (CI) über die logarithmische Mittelung der GapFractions aus verschiedenen Bereichen des Bildes kompensiert und damit berücksichtigt. Abbildung 2 zeigt beispielhaft für das Triplet der Wuchserie Schongau 814 ein hemisphärisches Foto sowie zwei Analysen der Gapfraction differenziert nach ‚gaps‘ und ‚in-crown gaps‘.

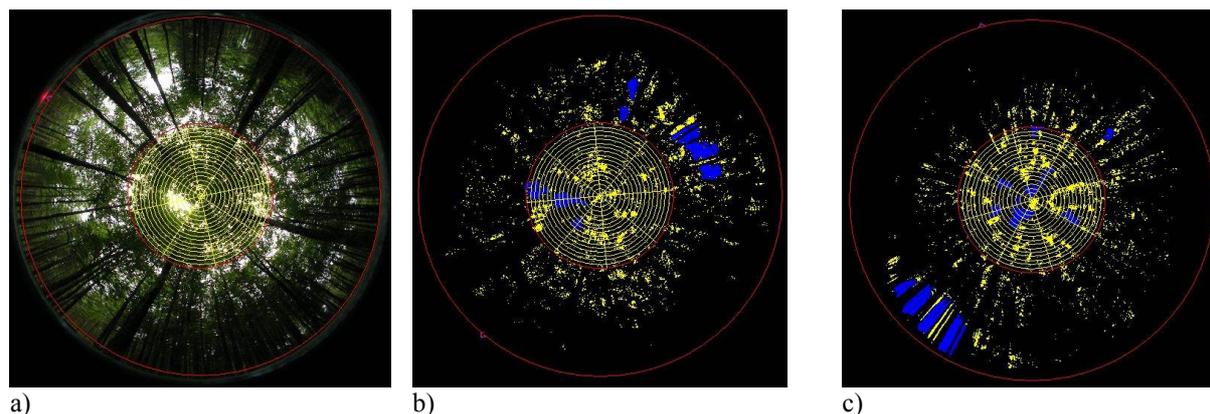


Abbildung 2: Hemisphärische Fotos der Wuchserie Schongau 814 (Triplet). Dargestellt sind Buchen-Reinbestand (links), Fichten-Buchen-Mischbestand (mitte) und Fichten-Reinbestand (rechts). Die Fotos unterscheiden sich im Bearbeitungszustand der Software WinScanopy. In (a) ist der Zenithwinkel von 35° dargestellt, innerhalb dessen das Programm die Blattfläche analysiert. Die Fotos (b) und (c) zeigen neben den Zenithringen die Gap-Erkennung, die sich in Lücken (Gaps) (blau) und Kronenlücken (in-crown gaps) (gelb) teilen.

Oben genannte Indizes (Gleichungen 2-4) kamen bei der deskriptiven Beschreibung der Kronenstruktur (Frage i) zum Einsatz. Für Frage (ii) nach den schirmflächenbezogenen Blattflächenrelationen zwischen Rein- und Mischbeständen wurde ein weiterer Index gebildet

$$LA_{cpa} = \frac{LAI}{\text{Bestandesfläche} \cdot (\text{GapFraction} - \text{GapFraction in crown})} \left(\frac{m^2}{m^2} \right), \quad (5)$$

der die Blattfläche je überschirmter Bestandesfläche normiert und im weiteren LA_{cpa} genannt wird. Für den Bestandsvergleich war es notwendig, die vier Aufstellungen je Bestand zu mitteln. Weiterhin bedurfte es der Berücksichtigung der Baumartenanteile, m , von Fichte und Buche im Mischbestand, die der Software WinScanopy nicht zu entnehmen sind, um einen erwarteten \hat{LA}_{cpa} für die Linearkombination der Reinbestände zu errechnen ($\hat{LA}_{cpa} = LA_{cpa\ fi} \times m_{fi,(bu)} + LA_{cpa\ bu} \times m_{(fi),bu}$). Zur Ableitung der Mischungsanteile, m , wurde auf die Kronenfunktionen von Dieler (2011) zurückgegriffen (Gleichungen 6 und 7), die die Schirmfläche, cpa , von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand in Abhängig des Brusthöhendurchmessers, d , und der umgebenen Konkurrenz, ausgedrückt durch den sdi in einem Suchradius des zweifachen Kronenradius (vgl. PRETZSCH UND DIELER 2012), schätzen. Die Schirmflächenanteile wurden explizit für jede hemisphärische Aufstellung in einem Radius von $r = \tan \alpha \times h_o$ ($\alpha = \frac{\text{Öffnungswinkel } 35^\circ}{2}$ und $h_o = \text{Oberhöhe des Bestandes} = \text{Ankathete}$), der sich nach trigonometrischen Prinzip ergibt, errechnet.

$$\text{Fichte: } \ln(cpa) = -2,523 + 1,610 \times \ln(d) - 0,126 \times 10^{-3} \times \ln(d) \times \ln(sdi) - 0,208 \times 10^{-1} \times \ln(d) \times me_{bu,fi} \quad (6)$$

$$\text{Buche: } \ln(cpa) = -1,853 + 1,595 \times \ln(d) - 0,189 \times 10^{-3} \times \ln(d) \times \ln(sdi) - 0,586 \times 10^{-1} \times \ln(d) \times me_{bu,fi} \quad (7)$$

(zwischen Rein- und Mischbestandsbaum wird durch die dummy-codierte Variable $me_{bu,fi}$ unterschieden: Reinbestand = 0, Mischbestand = 1)

Mittels dieser Routine konnte die in WinScanopy ermittelte überschirmte Bestandesfläche (vgl. Gleichung 5) nach Fichte und Buche aufgeteilt und so die Mischungsanteile für die Berechnung von \hat{LA}_{cpa} abgeleitet werden.

Bei Frage (iii) wird geprüft, ob Mischbestände effizienter mit der Blattfläche umgehen. Hierzu wurde auf die flächenbezogenen Grundflächenzuwächse der Versuche, die turnusmäßig bei den ertragskundlichen Aufnahmen der Versuche ermittelt werden, zurückgegriffen. Diese Aufnahmen lagen bei den ausgewählten Versuchen bis zu fünf Jahre im Vergleich zur Blattmessung zurück, wobei angenommen wurde, dass die Blattfläche innerhalb dieser kurzen Zeiträume konstant ist. Die Zuwachseffizienz ergab sich wie folgt

$$eff_{LA_{cpa}} = \frac{iG}{LA_{cpa}} \left(\frac{\left(\frac{m^2}{ha \times a} \right)}{\left(\frac{m^2}{m^2} \right)} = \frac{m^2}{ha \times a} \right) \quad (8)$$

und beschreibt den Grundflächenzuwachs pro ha Blattfläche und Jahr.

Für den paarweisen Effizienzvergleich zwischen Rein- und Mischbestand wurde ein Erwartungswert $\hat{eff}_{LA_{cpa}}$ für den aus der Linearkombination der Reinbestände zusammengesetzten Mischbestand errechnet. Der erwartete Grundflächenzuwachs \hat{iG} ergab sich dabei aus $\hat{iG} = iG_{fi} \times m_{fi,(bu)} + LA_{bu} \times m_{(fi),bu}$. Die Mischungsanteile, m , wurden für \hat{iG} auf Basis der raumdichtegewichteten Grundflächenanteile gebildet (vgl. PRETZSCH 2009, S. 354-356). Diese Methodik unterschied sich von jener, die für \hat{LA}_{cpa} angewendet wurde, um kongruent zu anderen Untersuchungen zu Produktivitätsvergleichen zwischen Rein- und Mischbeständen zu sein (vgl. PRETZSCH ET AL. 2010). Im Übrigen wurde \hat{iG} testweise auf Basis der schirmflächenbezogenen Mischungsanteile berechnet und mit dem Ansatz der raumdichtegewichteten Grundflächenanteile verglichen. Die Ergebnisse unterschieden sich nur minimal und wiesen analoge Tendenzen auf.

Für die gesamte Statistik wurde das Statistikpaket R 2.13 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011) verwendet.

3 Ergebnisse

Im Folgenden wird auf die Analyse des Kronenraums von Fichte und Buche in Rein- und Fichten-Buchen-Mischbeständen eingegangen. Neben dem Blattflächenindex und der Blattfläche richtet sich der Fokus dabei auf die Blattflächeneffizienz. Es wird insbesondere geprüft, ob Produktivitätsunterschiede zwischen Rein- und Mischbeständen auf Dichte- und/oder Effizienzunterschiede zurückzuführen sind.

3.1 Deskriptive Analyse des Kronenraums

Abbildung 3 zeigt die gemessenen Bestandeslücken differenziert nach GapFraction und GapFraction in-crown (vgl. Gleichungen 3 und 4) je Triplet. Bezogen auf die GapFraction (Abb. 3 oben) ist zu erkennen, dass im Mittel über alle Versuche hinweg eine Reihung der GapFraction vom Reinbestand Fichte (23 %) > Mischbestand (16 %) > Reinbestand Buche (14 %) besteht. Im Durchschnitt zeigen Fichten-Reinbestände eine um 44 % höhere GapFraction, während der ungeschirmte Anteil an der Bestandesfläche in den Buchen-Reinbeständen geringer ausfällt (-14 %). Dieses Bild setzt sich bezogen auf die „Lichtflecken“ im Kronenraum fort (Abb. 3 unten), wobei Buchen-Reinbestände und Fichten-Buchen-Mischbestände im Mittel die gleiche GapFraction in-crown erbringen. Gleichzeitig nimmt die Streuung zwischen den Versuchen zu. Die Kronen der Buche im Reinbeständen sind dichter als jene von Fichte und Buche im Mischbestand, ausgedrückt durch eine Reduktion der GapFraction in-crown von 14 %.

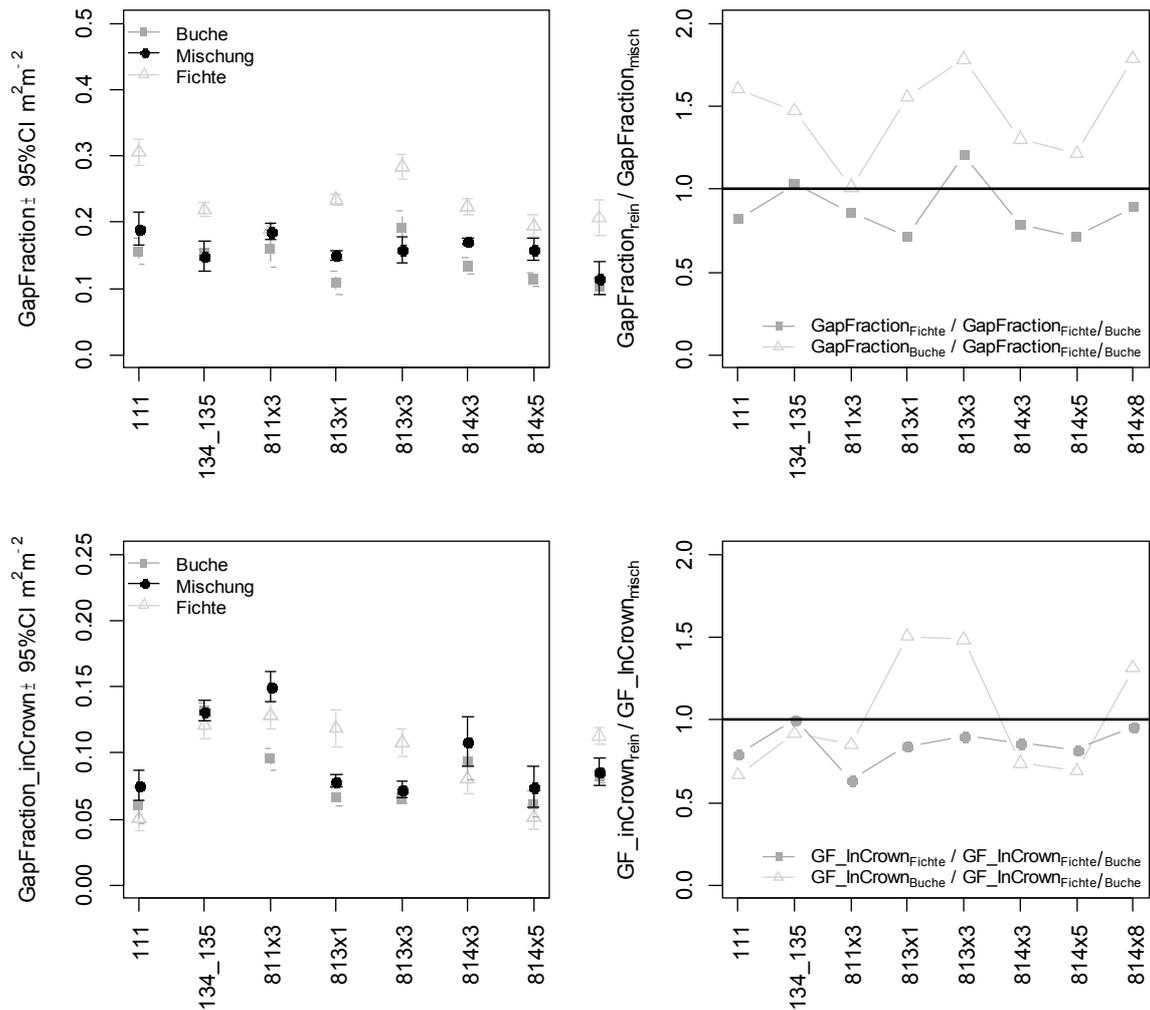


Abbildung 3: Vergleich der GapFraction (oben) und GapFraction in-crown (unten) zwischen Fichten-Reinbeständen, Buchen-Reinbeständen und Fichten-Buchen-Mischbeständen. Dargestellt sind der Mittelwert $\pm 95\%$ Konfidenzintervall (links) und jeweils das Verhältnis zwischen Fichten-Reinbestand bzw. Buchen-Reinbestand und Mischbestand (rechts) über die untersuchten Versuche.

Die artspezifischen Muster im Blattflächenindex, LAI, sind in Abbildung 4 dargestellt. Die Darstellung lässt erkennen, dass die auf den Versuchen gemessenen, einseitigen LAIs zunächst unabhängig von der Bestandeseinheit zwischen 2,0 und 4,8 schwanken. Als Reihenfolge zwischen den Bestandestypen bezogen auf die Mittelwerte ergibt sich Buche ($3,75 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) > Fichte/Buche ($3,45 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) > Fichte ($2,77 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$). Demnach ist der Blattflächenindex in Buchen-Reinbeständen im Vergleich zu Fichten-Buchen-Mischbeständen um 8 % erhöht, während Fichten-Reinbestände einen um 20 % geringeren LAI erkennen lassen.

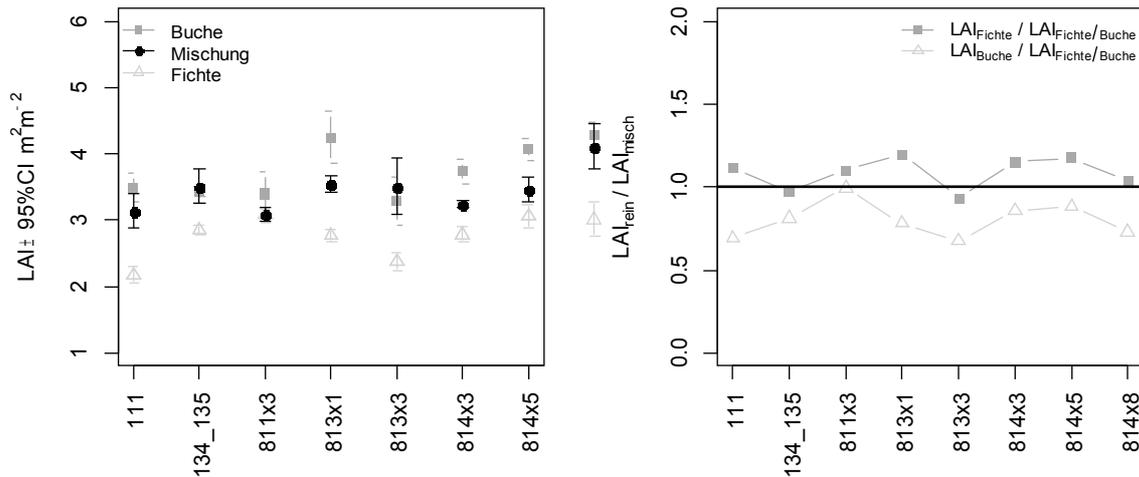


Abbildung 4: Vergleich des einseitigen Blattflächenindex, LAI, von Fichten-Reinbeständen, Buchen-Reinbeständen und Fichten-Buchen-Mischbeständen. Dargestellt sind der Mittelwert $\pm 95\%$ Konfidenzintervall (links) und jeweils das Verhältnis zwischen Fichten-Reinbestand bzw. Buchen-Reinbestand und Mischbestand (rechts) über die untersuchten Versuche.

Zusammengefasst zeigen die Ergebnisse, dass zwischen Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche Unterschiede in der GapFraction und im Blattflächenindex bestehen und dass sich diese Parameter im Mischbestände im Durchschnitt zwischen denen der Reinbestände einstellen.

3.2 Vergleich der schirmflächenbezogene Blattfläche

Während sich der vorige Abschnitt mit der deskriptiven Darstellung von Blattflächenindex und GapFraction beschäftigte, werden letztere Größen im Folgenden in die Blattfläche je m^2 Kronenprojektionsfläche überführt (vgl. Gleichung 5) und in Bezug auf Misch- versus Reinbestand verglichen.

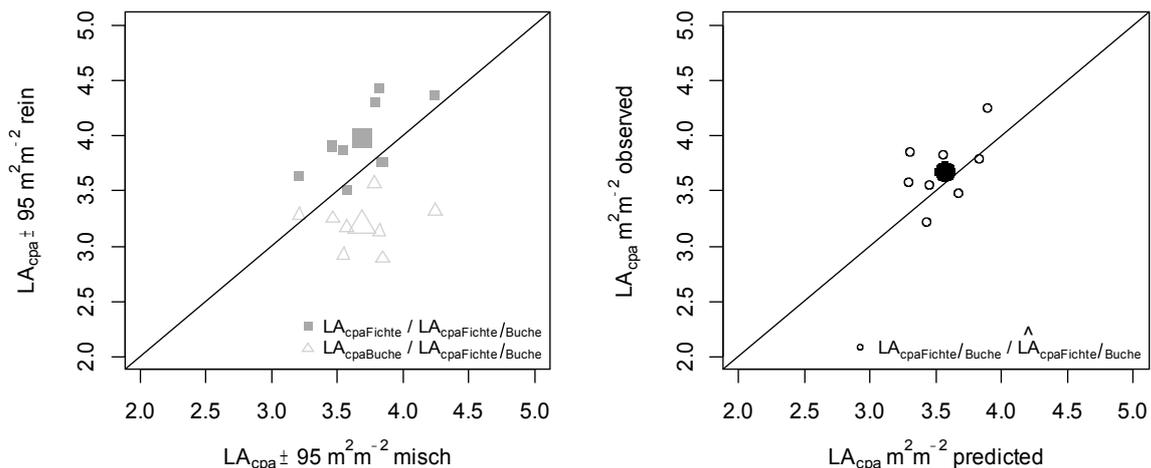


Abbildung 5: Blattfläche pro Kronenprojektionsfläche, LA_{cpa} , ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) von Rein- und benachbarten Mischbeständen im Vergleich. Dargestellt ist die Blattfläche von Fichte und Buche im Reinbestand über jener der benachbarten Mischbestände (links) und die Blattfläche LA_{cpa} der Mischbestände über dem Erwartungswert $\hat{\text{LA}}_{\text{cpa}}$ der Reinbestände (rechts). Der Mittelwert ist durch große Symbole repräsentiert. Die absolute Zunahme der Blattfläche im Mischbestand beträgt im Mittel $0,12 \text{ m}^2 \text{m}^{-2}$, was einem relativen Mischungseffekt von $4,2\%$ entspricht.

Abbildung 5 (links) gibt zunächst einen ersten Überblick zur Blattfläche LA_{cpa} in den Rein- und Mischbeständen. Die ausgefüllten Vierecke repräsentieren den paarweisen Vergleich der Fichten-Reinbestände und Fichten-Buchen-Mischbestände, die leeren Dreiecke jenen der Buchen-Reinbestände. Angenommen Rein- und Mischbestände würden analoge Werte aufweisen, dann lägen alle Punkte auf der Winkelhalbierenden (eingezeichnete Gerade). Im linken Diagramm befinden sich jedoch die meisten Punkte der Fichten-Reinbestandsvergleich unterhalb und des Buchen-Reinbestandsvergleich oberhalb dieser Linie und spiegeln eine Reduktion bzw. Steigerung gegenüber den benachbarten Mischbeständen wider. Die Reduktion fällt bei Fichte im Durchschnitt stärker aus (-13 %) als die Zunahme bei Buche (+7 %). Letztere Unterschiede sind für den nachfolgenden Punkt von Relevanz.

Von eigentlichem Interesse ist nämlich, wie der Mischbestand im Vergleich zum Erwartungswert der Reinbestände, der sich durch Linearkombination entsprechend der Mischungsproportion der Baumarten in der Mischung ergibt, abschneidet. Dieser Vergleich ist im rechten Streudiagramm von Abbildung 5 dargelegt. Der paarweise Vergleich zwischen LA_{cpa} und \hat{LA}_{cpa} erbringt, dass die Blattflächenrelation der analysierten Flächen zwischen 0,93 und 1,16 schwanken, d.h. dass die beobachtete Blattfläche im Mischbestand gegenüber dem Erwartungswert der Reinbestände um 7 % geringer bzw. 16 % höher ist, wobei die Blattfläche im Mischbestand in der Mehrzahl der Fälle höher ist. Dieses drückt sich ebenfalls im Mittelwert des Quotienten aus, der $1.042 \pm 0,021$ SE beträgt und auf dem Niveau $p \leq 0.1$ signifikant verschieden von 1 ($LA_{cpa} = \hat{LA}_{cpa}$) ist.

3.2 Blattflächeneffizienz im Rein- und Mischbestand

Die Ergebnisse des vorherigen Abschnitts erbringen, dass das Kronendach im Mischbestand im Mittel eine höhere Blattflächendichte zeigt als das der benachbarten Reinbestände. Damit konnte ein erster Ansatzpunkt für Ursachen der zumeist erhöhten Produktivität in Mischbeständen erbracht werden. Offen ist jedoch und das ist zugleich Gegenstand der im Folgenden dargelegten Untersuchungsergebnisse, ob Produktivitätssteigerungen zusätzlich durch Effizienzveränderungen erklärt werden können.

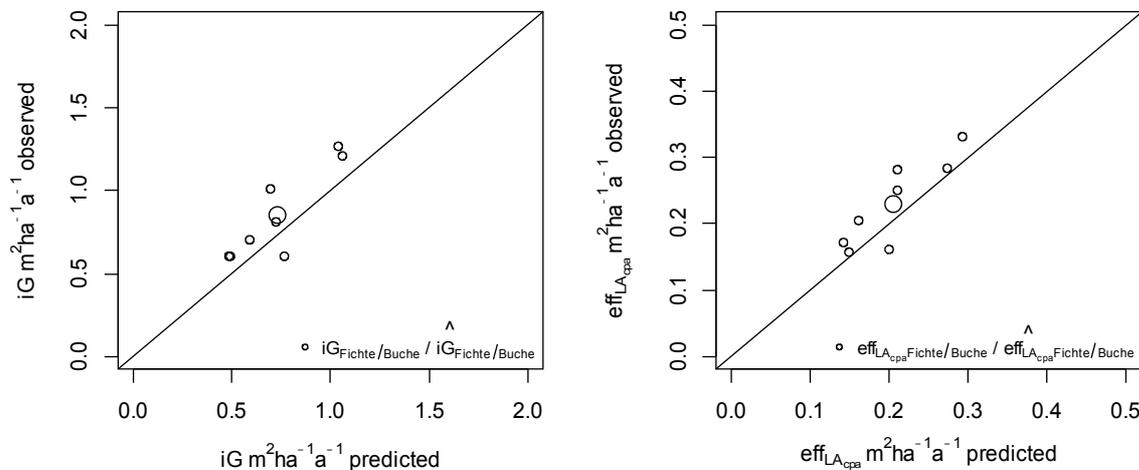


Abbildung 6: Grundflächenzuwachs ($m^2 ha^{-1} a^{-1}$) und Blattflächeneffizienz (iG / LA_{cpa} , $m^2 ha^{-1} a^{-1}$) im Vergleich. Dargestellt ist der Grundflächenzuwachs (links) und die Blattflächeneffizienz (rechts) im Mischbestand über dem Erwartungswert der Linearkombination der Reinbestände. In beiden Fällen zeigt sich eine Überlegenheit des Mischbestandes.

Für diesen Zweck wurde sowohl der Grundflächenzuwachs der Misch- und benachbarten Reinbestände betrachtet sowie die Blattflächeneffizienz aus dem Grundflächenzuwachs und der Blattfläche gebildet, um mögliche Mischungseffekte zu prüfen. Die Ergebnisse erbringen, dass die untersuchten Mischbestände einen signifikant positiven Mischungseffekt von $1,143 \pm 0,064SE$ ($p \leq 0.05$) hinsichtlich des Grundflächenzuwachses aufweisen (Abbildung 6 links). Damit ist der Zuwachs an Grundfläche um 14 % gegenüber dem Erwartungswert gesteigert. Dieses Bild setzt sich bei Betrachtung der Blattflächeneffizienz fort, die den Grundflächenzuwachs je Blattfläche quantifiziert. Wieder zeigt sich ein positiver Mischungseffekt; bei gleicher Blattfläche ist die Produktion im Mischbestand gegenüber dem Erwartungswert der Reinbestände erhöht. Im Durchschnitt betrug dieser positive Effekt über alle Versuche hinweg $1,107 \pm 0,054SE$ bzw. 17 % und unterscheidet sich signifikant vom

Erwartungswert $\hat{eff}_{LA_{cpa}}$ auf dem Niveau $p \leq 0,1$. Gleichzeitig sind die beide Quotienten \hat{iG}/iG und $\hat{eff}_{LA_{cpa}} / \hat{eff}_{LA_{cpa}}$ positiv korreliert ($r = 0,41$). Somit ist die Blattflächeneffizienz bei solchen Mischbeständen erhöht, die ebenfalls einen höheren Grundflächenzuwachs gegenüber den Reinbeständen aufweisen.

4. Diskussion und Schlussfolgerung

Die vorliegende Arbeit analysiert den Kronenraum mit Blick auf die Blattfläche von Fichte-Buchen-Mischbeständen gegenüber Reinbeständen dergleichen Arten, um Ursachen für zumeist positive Mischungseffekte aufzudecken. Interaktionseffekte durch Baumartenmischung sind im Wesentlichen durch Konkurrenz und Facilitation geprägt (CALLAWAY und WALKER 1997), jedoch mit Blick auf Dichte- und Effizienzeffekte noch wenig verstanden.

Die Blattfläche steuert sowohl das Mikroklima innerhalb und unterhalb des Kronenraums, beeinflusst wichtige Prozesse wie Interception, Strahlungsdurchdringung, Gaswechsel etc. und stellt auf diese Weise bezogen auf Wachstumsprozesse eine Schlüsselvariable dar (BRÉDA 2003). Dies verdeutlicht, dass jede Änderung in der Blattfläche auf den Zuwachs rückkoppelt (ENQUIST ET AL. 1998) und geeignet ist Fragen, „weshalb“ Mischbestände zumeist produktiver als Reinbestände sind, nachzugehen. Die Anwendung der hemisphärischen Fotografie stellt eine indirekte, zerstörungsfreie Methode der Quantifizierung der Blattfläche von Waldbeständen dar und war schon zahlreich Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen (vgl. BRÉDA 2003, LEBLANC ET AL. 2005). Schwachstellen dieser sind jedoch, dass die Auswertung der Fotos mit einer Reihe von Annahmen, wie bspw. die des Extensionskoeffizienten, behaftet ist (BRÉDA 2003). Die vorliegende Studie erhebt nicht den Anspruch auf Richtigkeit der berichteten LAIs, sondern zielt auf den relativen Vergleich zwischen Beständen ab. Gerade vor dem Hintergrund der Frage nach Produktivitätsrelationen zwischen Rein- und Mischbeständen eignet sich die Methode für die Aufdeckung von Differenzen im Kronenraum. Einen Artvergleich zur Aufhellung der artspezifischen Mischungsbeiträge lässt die Analyse nicht zu. Solche Untersuchungen sind in Zukunft notwendig, um die Wirkung interspezifischer Bauminteraktionen weiter zu erhellen und andererseits den Beitrag der jeweiligen Baumart an der Mischbestandsproduktivität zu verstehen.

Modifikation der Blattfläche durch Mischung

Die Analyse erbringt, dass die Blattfläche in Mischbeständen gegenüber dem Erwartungswert der Reinbestände von Fichte und Buche erhöht ist. Die Steigerung beträgt im Durchschnitt über die acht untersuchten Triplets 4,2 % bzw. 0,12 m² Blattfläche je m² überschirmter Bestandesfläche. Diese Blattflächenreaktion deutet auf eine Veränderung der Umwelt- und Wuchsbedingungen in Misch- gegenüber Reinbeständen hin (VANDERMEER 1989). CALLAWAY und WALKER (1997) fassen diese durch interspezifische Interaktionen geprägten Reaktionen mit Konkurrenzreduktion und Facilitation zusammen. Die hier dargelegte Veränderung der Blattflächendichte gibt keinen Aufschluss über die Ursachen, schon allein dadurch, dass der artspezifische Anteil daran nicht zu quantifizieren war. Die Befunde fügen sich jedoch in das Bild von Untersuchungen zu ökologischen und strukturellen Aspekten von Fichten-Buchen-Mischbeständen. So kann eine gesteigerte Blattfläche im Zusammenhang mit einer Änderung des Strahlungshaushalts stehen (LYR et al. 1992, OTTO 1992). In Mischung trifft die Strahlung durch die Asynchronität des Austriebs beider Arten tiefer und intensiver in den Bestand und kann von der Fichte aufgrund der per se längeren Vegetationszeit effizienter genutzt werden. Wechselwirkungseffekte werden umso größer, je intensiver Fichte und Buche miteinander gemischt sind (ELLENBERG et al. 1986). Im gleichen Zusammenhang dazu stehen die Untersuchungsergebnisse von DIELER und PRETZSCH (2012), die bei Buche in Mischung mit Fichte eine im Vergleich zum Reinbestand gesteigerte Kronenexpansion feststellen. Diese wird als Konkurrenzreduktion der Baumartenmischung interpretiert. Ebenso kann die Variabilität der Kronenformentwicklung als Plastizität der Krone interpretiert werden, die notwendig ist, um das Trägersystem der Blattfläche konstant zu halten bzw. zu steigern. Eine weitere Ursache für die erhöhte Blattfläche und die damit effizientere Besetzung des Bestandesraums kann auf einen Dichteeffekt zurückgeführt werden. So belegen PRETZSCH und BIBER (2005) und ZEIDE (1985), dass die Selbstausdünnung der Buche am höchsten im Reinbestand ist und in Mischung absinkt. Im Reinbestand zeigt Buche eine geringere Selbsttoleranz als Fichte, während sich die Reihenfolge im Mischbestand umkehrt.

Relevanz für die Produktivität von Mischbeständen

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen eine gegenüber den Reinbeständen erhöhte Produktivität an Grundfläche der Mischbestände. Für die Einwertung dieser Befunde eignet sich die ‚production ecology equation‘

von MONTEITH (1977). Diese definiert, dass die Produktivität einer Funktion von Ressourcenversorgung, -aufnahme und -nutzungseffizienz folgt:

$$\text{Gross Primary Production (GPP)} = \text{Resource Supply} \times \text{Proportion of Resource Supply Captured} \times \text{Efficiency of Resource Use} \quad (9)$$

Durch Abzug von Respiration und Allokation in andere Gewebe wird Gleichung 9 in die Holz- oder Biomasseproduktion übersetzt. Nehmen wir folglich einen idealisierten Waldbestand an, so kann eine erhöhte Produktivität Resultat einer (i) erhöhten Ressourcenversorgung, (ii) größeren Aufnahmen von verfügbaren Ressourcen oder (iii) effizienteren Nutzung von Ressourcen sein.

Die hier aufgezeigten Befunde fußen demnach auf zwei Gründen. Jede Steigerung der Blattfläche von Bäumen oder Wäldern führt zu einer erhöhten Aufnahme der einfallenden Strahlung, was wiederum in höhere Zuwachsraten mündet. Gleichzeitig deuten die Mischbestände eine Erhöhung der Ressourcennutzungseffizienz an; je Blattfläche steigt der Zuwachs an Grundfläche gegenüber dem Erwartungswert der Reinbestände. Befunde von PRETZSCH und SCHÜTZE (2005) deuten an, dass die Steigerung der Zuwachseffizienz im Wesentlichen auf den Beitrag der Fichte zurückzuführen ist. Während interspezifische Interaktionen der Fichte zu einer Steigerung der Kroneneffizienz bei weitgehend unveränderter Kronenprojektionsfläche führen, reagiert Buche mit einer Vergrößerung der Baumkrone bei konstanter Zuwachseffizienz je Kronenfläche. Das heißt, Fichte vermag v.a. einen Beitrag zur Ressourcennutzungseffizienz zu leisten, während Buche die Fähigkeit der Ressourcenaufnahme steigert. Dieses mag für die Mischung von Fichte und Buche zutreffen, insgesamt scheint aber ein Schlüssel für die gesteigerte Produktivität in der Ressourcennutzungseffizienz begründet zu sein, wie RICHARDS ET AL. (2010) in einer Meta-Analyse darlegen. Während Wechselwirkungen zwischen Mischungsreaktionen und Ressourcenversorgung deutlich besser verstanden sind - unter Stress sind eher wechselseitig positive Reaktionen zu erwarten, bei günstigen Umweltfaktoren und Ressourcenangeboten dagegen eher negative Wechselwirkungen (CALLAWAY und WALKER 1997, PRETZSCH ET AL. 2010) - erfordern die hier adressierten Aspekte eine zunehmende Berücksichtigung bei der Mischbestandsfrage.

5 Zusammenfassung

Im Mittelpunkt des Aufsatzes steht die Frage nach Veränderungen im Kronenraum von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. Von besonderem Interesse ist dabei, inwieweit interspezifische Bauminteraktionen die Blattfläche und die grundflächenbezogene Blattflächeneffizienz beeinflussen. Beide Proportionen sind von großer Bedeutung, da Veränderungen dieser wesentlich auf den Zuwachs rückkoppeln und folglich zur Quantifizierung von positiven und negativen Mischungseffekten herangezogen werden können. Zur Messung der Blattfläche wird die Methode der hemisphärischen Fotografie verwendet.

Die Analyse erbringt, dass sowohl die Blattfläche als auch die Blattflächeneffizienz von acht untersuchten Mischbeständen höher sind als der Erwartungswert der benachbarten Reinbestände, wenn diese bei analogen Baumartenanteilen einen Mischbestand bilden würden. Weiter zeigt sich, dass eine Zunahme der Blattflächeneffizienz mit einer Steigerung der Produktivität im Mischbestand positiv korreliert ist. Bei den geprobten Triplets liefern Dichte- und Effizienzeffekte einen Erklärungswert für den positiven Mischungseffekt bezogen auf den Grundflächenzuwachs.

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

6 Danksagung

Mein Dank gilt dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung des Projektes W07 „Ertragskundliches Versuchswesen“. Ferner danke ich Gerhard Schütze für die Aufbereitung des Datenmaterials.

7 Literatur

- BRÉDA, N.J.J.: Ground based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* 54: 2403-2417, 2003
- CALLAWAY, R.M., WALKER, L.R.: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965, 1997
- CAMPBELL, G.S.: Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology* 36: 317-321, 1986.
- COTTA VON H.: Anweisung zum Waldbau. Amoldische Buchhandlung Dresden, 1828
- DVFFA – Sektion Ertragskunde, Jahrestagung 2012*

- DIELER, J.: Effekt von Mischung und Konkurrenz auf die Kronenmorphologie von Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Tagungsband der Sektion Ertragskunde im DVFFA, Cottbus, S. 57-68, 2011
- DIELER, J., PRETZSCH, H.: Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *Forest Ecology and Management*, submitted, 2012
- ELLENBERG, H., MAYER, R. und SCHAUERMANN, J.: Ökoystemforschung Ergebnisse des Sollingprojektes. UlmerVerlag, Stuttgart, 507 S., 1986
- ENQUIST, B.J., BROWN, J.H., WEST, G.B.: Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 410: 655-660, 1998
- 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
- KENNEL, R.: Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 136: 149-161, 173-189, 1965
- LEBLANC, S.G., CHEN, J.M., FERNANDES, R., DEERING, D.W., CONLEY, A.: Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 129: 187-207, 2005
- LYR, H., POLSTER, H., FIEDLER, H.J.: Gehölzphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1992
- MONTEITH, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: 281: 277-294, 1977
- OLIVER, C.D., LARSON, B.C.: Forest stand dynamics, update edition. New York: John Wiley. 520 p., 1996
- OLSTHOORN, A.F.M., BARTELINK, H.H., GARDINER, J.J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H.J., FRANCO, 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.: Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model. Springer, Berlin, 2009
- 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., DIELER, J.: Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* 169, 637-649, 2012
- PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., DONG, P.H., 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* 67: 712, 2010
- PRUVES, D.W., LICHSTEIN, 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
- REGENT INSTRUMENTS INC.: WinScanopy 2009a - For Hemispherical Image Analysis. Manual. Régent Instrument Inc. Canada, 2009
- REINEKE, L.H.: Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Forest Science* 37:574-592, 1933
- RICHARDS, A.E., FORRESTER, D.I., BAUHUS, J., SCHERER-LORENZEN, M.: The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* 30, 1192-1208, 2010
- 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
- VANDERMEER, J.: The ecology of intercropping, Cambridge University Press, UK, 237 p., 1989
- ZEIDE, B.: Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management* 13(3-4): 149-166, 1985