

# Räumliche und zeitliche Variation von Mischungseffekten in Abhängigkeit von Umweltbedingungen

---

Hans Pretzsch

Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München

## 1 EINLEITUNG

Eine für den vermehrten Anbau von Mischbeständen entscheidende Frage ist, wie produktiv diese im Vergleich zu Reinbeständen sind. Kenntnisse über die Vor- und Nachteile von Mischbeständen gegenüber Reinbeständen mit Blick auf die Produktivität haben ganz besonderen Einfluss auf die Entscheidung von Waldbesitzern für oder wider gemischte Waldbestände (Olsthoorn et al., 1999). In temperierten mitteleuropäischen Wäldern liegen die Zuwächse von Mischbeständen gegenüber jenen benachbarter Reinbestände im Großen und Ganzen bei 125 bis 75 %, d. h. in günstigen Fällen kommt es zu Mehrzuwächsen von 25 %, in ungünstigen zu Minderzuwächsen von 25 %. Im Folgenden werden beispielhaft einige grundlegende Arbeiten genannt, die diesen Wertebereich belegen. Vergleiche auf der Basis der Volumenleistung, der Wertleistung oder des ökonomischen Gesamtergebnisses unter Berücksichtigung von Risiko, Holzpreis oder Erntekosten können selbstverständlich anders ausfallen (Griess und Knoke, 2011; Knoke et al. 2005). Über den Zusammenhang zwischen Mischungseffekten und Standortbedingungen wurden wiederholt konzeptionelle Überlegungen angestellt (Callaway und Walker, 1997), die u.a. in die Stress-Gradienten-Hypothese mündeten. Die empirischen Grundlagen hierzu sind aber was Waldbestände betrifft noch sehr lückenhaft. Ausnahmen bilden beispielsweise die Untersuchungen von Jensen (1983) über Fichten-Tannen-Mischbestände in Dänemark, von Frivold und Kolström (1999) zu Mischbeständen aus Birke und Kiefer in Finnland, Schweden und Norwegen und von Mielikäinen (1980, 1985) zur Mischung aus Kiefer und Birke sowie Fichte und Birke in Süd- und Mittelfinnland. Diesen Untersuchungen ist gemeinsam, dass maximale Mehrzuwächse von Misch- gegenüber Reinbeständen bei + 15 % liegen und dass sich die Mehrzuwächse mit den Standortbedingungen und mit der Entwicklungsphase der Bestände aber signifikant verändern können (Frivold und Frank, 2002).

Bisherige Mischbestandsuntersuchungen konzentrierten sich vor allem auf die Beschreibung und Quantifizierung von Mehr- und Minderzuwächsen in Misch- gegenüber Reinbeständen (Forrester et al., 2006; Kelty, 1992; Morin et al., 2011; Pretzsch et al., 2010). Worin die Ursachen von Mischungseffekten liegen, wie sich Mischungseffekte auf Baumzuwachs- und Bestandesdichte auswirken, wie sie je nach Baumartenkombination ausfallen und wie sie von den jeweils vorherrschenden Standortbedingungen abhängen, ist bisher weitgehend ungeklärt. Solche Kenntnisse sind aber essentiell für einen gezielten Einsatz von Mischung als Maßnahme zur Produktionssteigerung und Stabilisierung von Waldbeständen (Griess und Knoke, 2011).

Der vorliegende Aufsatz gibt eine Übersicht über den Effekt von Baumartenmischung auf die Bestandesproduktivität, zeigt wie Mehr- und Minderzuwächse infolge von Mischung durch Standortbedingungen modifiziert werden und wie sich die periodischen Witterungsbedingungen auf Mischungseffekte auswirken können. Die dargestellten Mischungsreaktionen werden in ihrer Relevanz für die ökologische Theorie und Modellbildung, die waldbauliche Praxis und die Vorsorge gegenüber Klimaänderungen diskutiert.

## 2 ERGEBNISSE

Im Folgenden bezeichnen  $p_1$  und  $p_2$  die Zuwachsleistung der Arten 1 bzw. 2 im Reinbestand und  $p_{1,2}$  die Leistung des jeweiligen Mischbestandes. Der Leistungsanteil der beiden Arten im Mischbestand wird mit  $pp_{1,(2)}$  bzw.  $pp_{(1),2}$  bezeichnet, wobei  $p_{1,2} = pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}$ . Die Produktivität der Arten im Mischbestand, hochskaliert auf einen Hektar, wird  $p_{1,(2)}$  bzw.  $p_{(1),2}$  genannt. Die Hochskalierung erfolgt über ihren Mischungsanteil, d. h.

$p_{1,(2)} = pp_{1,(2)} / m_1$  bzw.  $p_{(1),2} = pp_{(1),2} / m_2$ . Die Mischungsanteile der Arten ( $m_1, m_2$ ) wurden auf Basis des jeweiligen Vorrats an oberirdischer Biomasse (in  $t\ ha^{-1}$ ) berechnet. Eventuelle Mehr- oder Minderzuwächse des Gesamtbestandes werden im Folgenden über den Kennwert der relativen Produktivität berechnet

$RPA_{1,2} = p_{1,2} / (p_1 \times m_1 + p_2 \times m_2)$ .

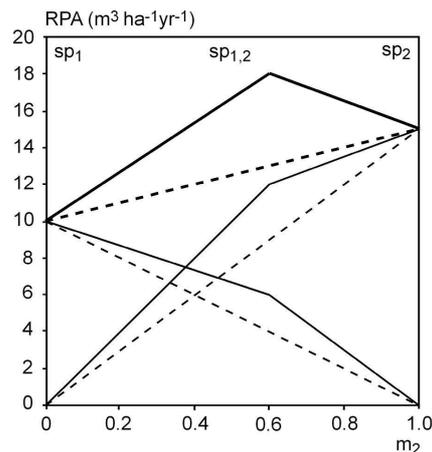
Der Beitrag der einzelnen Arten zum Mehr- oder Minderzuwachs des Mischbestandes gegenüber einem benachbarten Reinbestand beträgt

$$RPA_{1,(2)} = p_{1,(2)} / p_1$$

bzw.

$$RPA_{(1),2} = p_{(1),2} / p_2$$

Die Ergebnisse solcher numerischer Mischungsanalysen können in Kreuzdiagrammen veranschaulicht werden (Abb. 1). Diese zeigen die Mischungsreaktionen in Abhängigkeit vom Mischungsanteil in Zwei-Arten-Mischbeständen. Die Produktivität der zwei Reinbestände wird auf der linken bzw. rechten Ordinate dargestellt. Die Abszisse zeigt den Mischungsanteil an ( $m_1$  bzw.  $m_2$ ). Die sich kreuzenden gebrochenen Linien im unteren Teil der Grafik repräsentieren die erwartete Produktivität beider Arten ohne Mischungseffekt.



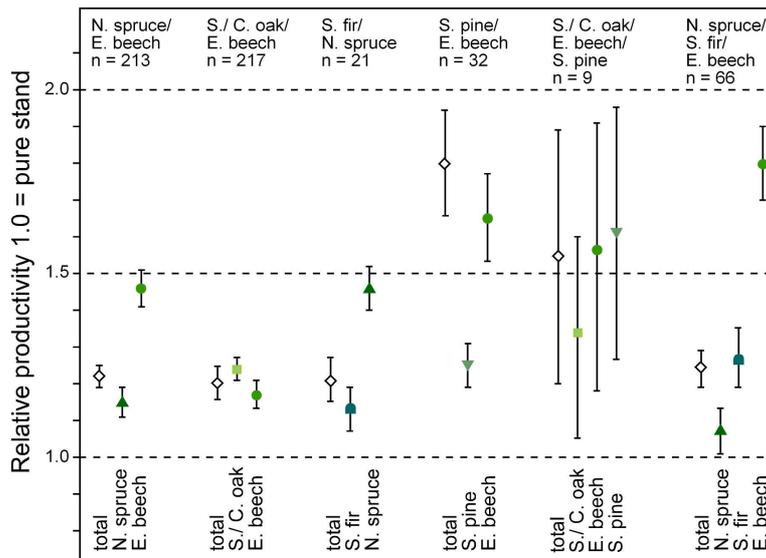
**Abb. 1:** Kreuzdiagramm zur Quantifizierung und Visualisierung von Mischungseffekten in Mischbeständen aus 2 Baumarten. Auf der linken bzw. rechten Ordinate ist die Produktivität der Reinbestände skaliert, auf der Abszisse der Mischungsanteil, die gestrichelten Linien repräsentieren die Erwartungswerte bei identischer Produktivität von Misch- und Reinbeständen, die durchgezogenen Linien repräsentieren die Mischungsreaktionen auf der Ebene des Gesamtbestandes (obere dachförmige Linie) und Artebene (untere von unten konkav verlaufende Streckenzüge).

Die obere, waagerechte, gebrochene Verbindungslinie zeigt die entsprechende erwartete relative Produktivität des Bestandes insgesamt an. Abweichungen der Arten bzw. des Bestandes insgesamt von diesen Referenzlinien nach oben oder unten zeigen Mehr- oder Minderzuwächse des Mischbestandes gegenüber dem Reinbestand an. In dem Beispiel auf Abb. 1 weist der Mischbestand für die Arten 1 und 2 Mischungsanteile von  $m_1=0.4$  bzw.  $m_2=0.6$  auf, und der relative Mehrzuwachs des Bestandes insgesamt gegenüber dem benachbarten Reinbeständen beträgt 40 % (relative Produktivität von Misch- versus Reinbestand =  $RPA_{1,2}=1,40$ ). Dass beide Arten zu dem Mehrzuwachs beitragen, wird sichtbar indem die auf ihnen gemessenen Zuwächse (durchgezogene Linien) über den Erwartungswerten liegen (gebrochene Linien im unteren Teil der Kreuzdiagramme).

Um die Mischungsreaktionen von Beständen mit unterschiedlichem Produktivitätsniveau zusammenfassend in einer Grafik darstellen zu können, wird die Produktivität beider Reinbestände häufig auf 1.0 standardisiert und jene der Mischbestände in Relation dazu aufgetragen (vgl. Abb. 3).

## 2.1 Mittlere Mehr- und Minderzuwächse im Mischbestand gegenüber Reinbeständen

Auf Bestandesebene liegen die relativen Mehrzuwächse im Misch- gegenüber dem Reinbestand (RPA-Werte) im Mittel zwischen +21 % und +80 % (Abb. 2). Auf Ebene der beteiligten Baumarten liegen die entsprechenden relativen Mischungsreaktionen zwischen +13 % und +80 %. Mit einer Ausnahme (Weißtanne in der Mischung Fichte/Tanne/Buche) liegt die Produktivität im Mischbestand signifikant ( $p < 0.05$ ) über der Produktivität der benachbarten Reinbestände. Abb. 2 basiert auf mehreren 100 Triplets, die aus Mischbestandsparzellen aus 2 - 3 Baumarten bestehen und benachbarte Reinbestände mit einschließen. Abb. 2 zeigt die mittleren Mischungsreaktionen; in dem Datensatz kommen auch neutrale und negative Mischungsreaktionen vor.



**Abb. 2:** Relative Produktivität von Mischbeständen im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen (1.0-Linie repräsentiert die Produktivität von Reinbeständen). Dargestellt sind die Mischungsreaktionen auf Bestandes- und Artenebene für weit verbreitete Mischungen aus Fichte/Buche, Eiche/Buche, Tanne/Fichte, Kiefer/Buche, Eiche/Buche/Kiefer und Fichte/Tanne/Buche nach Pretzsch (2013).

Die Angaben für Mischbestände aus Fichte und Buche basieren auf der Querschnittsauswertung von Pretzsch et al. (2010), welche die vielen Einzelinformationen über Mischungseffekte dieser Baumarten in Europa erstmals zusammenfasste. Zusammengetragen wurden die Daten von 23 langfristig beobachtete Versuchsflächen, die einen ökologischen Gradienten von nährstoffarmen und trockenen Standorten bis nährstoffreichen und feuchten Standorten in Mitteleuropa repräsentieren. In Abhängigkeit von den Standortbedingungen reicht die Bestandesproduktivität der Mischbestände von -46 % bis +138 % in Relation zu den benachbarten Reinbeständen. Im Mittel beträgt die Bestandesproduktivität der Mischbestände 120 %. Während die Fichte geringe Mehrzuwächse aber auch Produktivitätsverluste in Mischung zeigt, schneidet die Buche überwiegend positiv ab.

Weiter sind die Mischungsreaktionen von Eiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) nach einer Querschnittsauswertung von Pretzsch et al. (2013) dargestellt. Diese Baumartenmischung ist schon gegenwärtig von großer praktischer Relevanz und wird bei veränderten Klimabedingungen in der Bedeutung vermutlich weiter zunehmen. Die in Abb. 2 dargestellten Mittelwerte basieren auf 37 langfristig beobachteten Versuchsflächen in Polen, Deutschland und in der Schweiz, wiederum mit einer weiten Streuung der Standortbedingungen. Im Mittel produzieren die Bestände 30 % mehr als benachbarte Reinbestände. Beide Arten gewinnen durch die Mischung und tragen zu dem Mehrzuwachs auf Bestandesebene bei.

Basierend auf 15 langfristigen Versuchsflächen in Mischbeständen aus Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.), Tanne (*Abies alba* Mill.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Bayerischen Wald und den Bayerischen Alpen mit insgesamt 46 Versuchspartellen wurden die Mischungseffekte dieser für Süddeutschland wichtigen Baumartenkombination untersucht. Die mittleren relativen Mehrzuwächse durch Mischung betragen 124 % im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen. Hier tragen insbesondere Fichte und Buche zum Mehrzuwachs bei, während die Tanne den geringsten Nutzen aus der Baumartenmischung ziehen kann.

Die Auswertung zur Baumartenkombination Tanne (*Abies alba* Mill.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) basiert auf 21 Versuchsflächen in Dänemark und Deutschland. Hier liegt der Mischungseffekt auf Bestandesebene ähnlich wie bei den zuvor genannten Mischungen; die Fichte profitiert in dieser Baumartenkombination besonders stark.

Die Untersuchung der Baumartenkombination Kiefer und Buche basiert auf lediglich 32 Triplets in Süddeutschland, so dass die Mehrzuwächse bis zu 80 % auf Bestandesebene und 20 % bis 60 % auf Artenebene nur schwach mit Daten abgesichert sind.

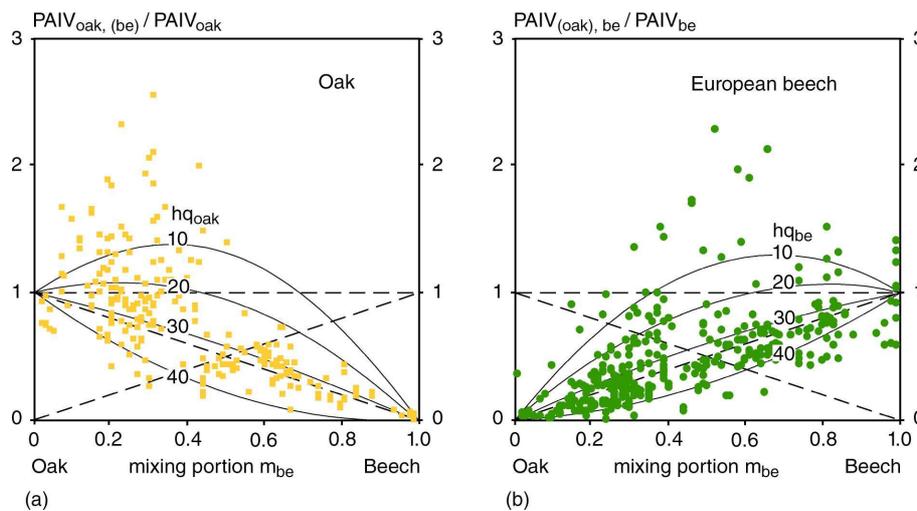
Noch schmaler ist die Datenbasis für die im Flachland und Hügelland wichtige Artenkombination aus Eiche, Buche und Kiefer, für welche mittlere Mehrzuwächse von etwa 50 % auf Bestandesebene und Zuwachsgewinne zwischen 30 und 60 % auf Artenebene festgestellt werden konnten (Pretzsch, 2013).

Die breiten Schwankungen der Mittelwerte in Abb. 2 deuten auf die bisher noch geringe Absicherung dieser Werte durch Versuchsanlagen hin. Die Auswertung zu der Artenkombination Eiche/Buche/Kiefer basiert lediglich

auf Versuchsfeldern im Steigerwald und Spessart und bedarf weiterer quantitativer Untermauerung. Das Ausmaß der Mischungseffekte scheint bei Kombinationen von 3 Arten noch höher zu sein, als bei 2-Arten-Mischbeständen. Sollte sich dieser Trend bestätigen, dann würde die für Graslandverhältnisse festgestellte Sättigungskurve zwischen Produktivität und Artenvielfalt auch für Waldbestände Gültigkeit erhalten (Hector et al. 1999).

## 2.2 Modifikation von Mischungseffekten durch lokale Standortbedingungen

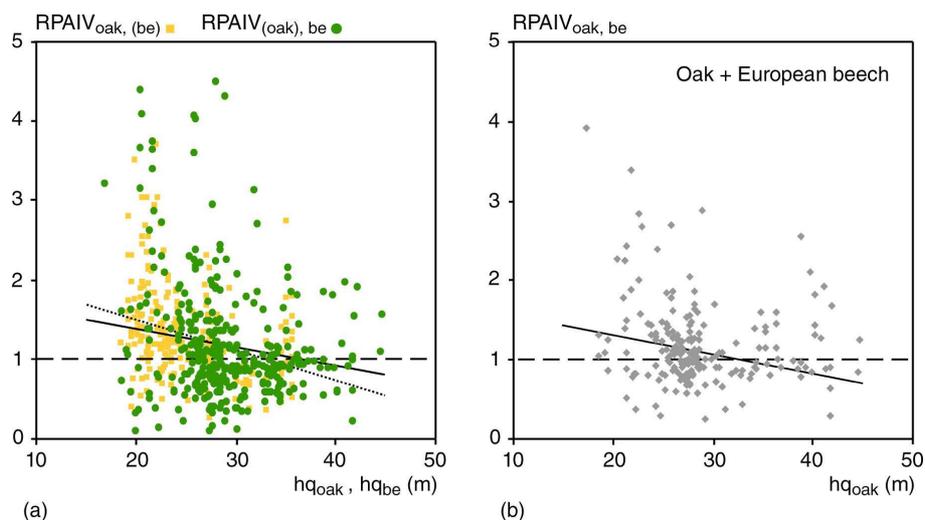
Für die folgende Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Mehr- bzw. Minderzuwachsen im Misch- gegenüber dem benachbarten Reinbestand wird die Oberhöhenbonität als unspezifischer Weiser der Standortbedingungen verwendet. Die Standortbedingungen, repräsentiert durch Umweltfaktoren und Ressourcenversorgung, wären aufschlussreicher als Erklärungsvariablen für Mischungseffekte; für die Mehrzahl der einbezogenen, zum Teil historischen Versuchsfeldenaufnahmen sind solche Informationen aber nicht verfügbar. Deshalb dient die Oberhöhenbonität im Alter 100 nach den gängigen Ertragstabellen von Assmann und Franz (1963) für die Fichte, von Schober (1967) für die Buche, von Wiedemann (1943) für die Kiefer, von Hausser (1956) für die Tanne und von Jüttner (1955) für die Trauben- und Stieleiche verwendet.



**Abb. 3:** Relative Produktivität von Eiche (links) und Buche (rechts) in Eichen- Buchen- Mischbeständen visualisiert in Form von Kreuzdiagramm der relativen Produktivität. Sichtbar wird die Mischungsreaktion von Eiche und Buche in Abhängigkeit von Mischungsanteil und Höhenbonität. Beide Arten zeigen auf ärmeren Standorten starke positive Mischungsreaktionen und auf reicheren Standorten neutrale bis negative Effekte der Mischung auf die Bestandesproduktivität.

Die 37 langfristigen Mischbestandsversuche aus Eiche und Buche in Polen, Deutschland und der Schweiz werden auf Abb. 3 zur Analyse der Abhängigkeit von Mischungseffekten von der Standortbonität herangezogen. Basierend auf der relativen Produktivität der Arten im Misch- gegenüber dem Reinbestand, ihrem Mischungsanteil und der Oberhöhenbonität wurde das in Abb. 3 grafisch dargestellte Modell angepasst (vgl. Pretzsch et al. 2013). Der Volumenzuwachs im Mischbestand liegt im Vergleich zum Reinbestand je nach Standortbedingungen und Mischungsanteil bei + 50 % bis - 10 %, für beide Baumarten gilt, dass die Oberhöhenbonität einen signifikant negativen Einfluss auf die relative Produktivität besitzt. Um den Effekt der Standortbedingungen auf den Mischungseffekt hervorzuheben; wurden Höhenwerte von 10 – 50 m in das Modell eingesetzt. Auf Standorten mit geringer Standortbonität ( $hg < 25m$ ) profitieren beide Baumarten signifikant von der Mischung. Ihre relative Produktivität überschreitet sogar die 1.0-Linie der benachbarten Reinbestände. Auf mittelmäßigen Standorten ( $hg = 25-30m$ ) zeigen beide Baumarten noch immer positive Effekte, sie überschreiten aber nicht mehr das Zuwachsniveau der benachbarten Reinbestände. Auf fruchtbaren Standorten ( $hg > 35m$ ) verursacht die Mischung bei beiden Baumarten leichte Zuwachsverluste gegenüber den benachbarten Reinbeständen, angedeutet durch den von unten gesehen konvexen Verlauf der Linie  $hg = 40m$ .

Abb. 4 macht den Rückgang der Mehrzuwächse im Mischbestand mit zunehmender Standortqualität noch deutlicher. Abb. 4 (links) zeigt den Zusammenhang zwischen der relativen Produktivität (Mischbestand gegenüber Reinbestand) über der Mittelhöhenbonität im Alter 100 für Eiche ( $hg_{Ei}$ ) und Buche ( $hg_{Bu}$ ) getrennt und die Ausgleichsgerade für die Produktivität des Mischbestandes insgesamt (rechts).



**Abb. 4:** Effekt der Mischung auf die Produktivität von Eiche und Buche im Eichen- Buchen- Mischbestand (links) und auf die Produktivität des Mischbestandes insgesamt (rechts) in Abhängigkeit von der Höhenbonität. Die 1.0-Linie repräsentiert das Produktivitätsniveau benachbarter Reinbestände. Auf Baumarten- und Gesamtbestands-Ebene ist die Mischungsreaktion auf ärmeren Standorten am höchsten, und sie ist mit zunehmender Höhenbonität rückläufig.

Bei beiden Baumarten nimmt die relative Produktivität mit der Zunahme der Standortbonität signifikant ab. Durch Einsetzen von  $hg = 20\text{m}$  in das lineare Modell resultiert  $RPA_{Ei,(Bu)} = 1.49$  und  $RPA_{(Ei),Bu} = 1.38$ , was gleichbedeutend mit einer Steigerung des Zuwachses im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand von 49 % bei der Eiche und 38% bei der Buche ist. Unter mittleren Standortbedingungen (repräsentiert durch  $hg = 30\text{m}$ ) steigt die Produktivität bei Eiche und Buche um + 11 % bzw. + 15 % im Vergleich zum Reinbestand. Auf nährstoffreichen fruchtbaren Standorten ( $hg = 40\text{m}$ ) sagt das Modell einen Verlust von 27 % für die Eiche und 8 % für die Buche an Produktivität vorher. Auf Bestandesebene ist das gleichbedeutend mit Mehrzuwächsen bzw. Verlusten von + 32 %, + 7 % und - 18 % bei Höhenbonitäten von  $hg_{Ei} = 20, 30, 40\text{m}$ . Die zumeist positive Mischungsreaktion auf Bestandesebene kann als mutualistische Reaktion zwischen Eiche und Buche auf armen Standorten verstanden werden, als neutrale Mischungsreaktion auf mittelmäßigen Standorten und antagonistische Reaktion unter günstigen Standortbedingungen.

### 2.3 Zeitliche Variation von Mischungseffekten auf Bestandes- und Baumebene

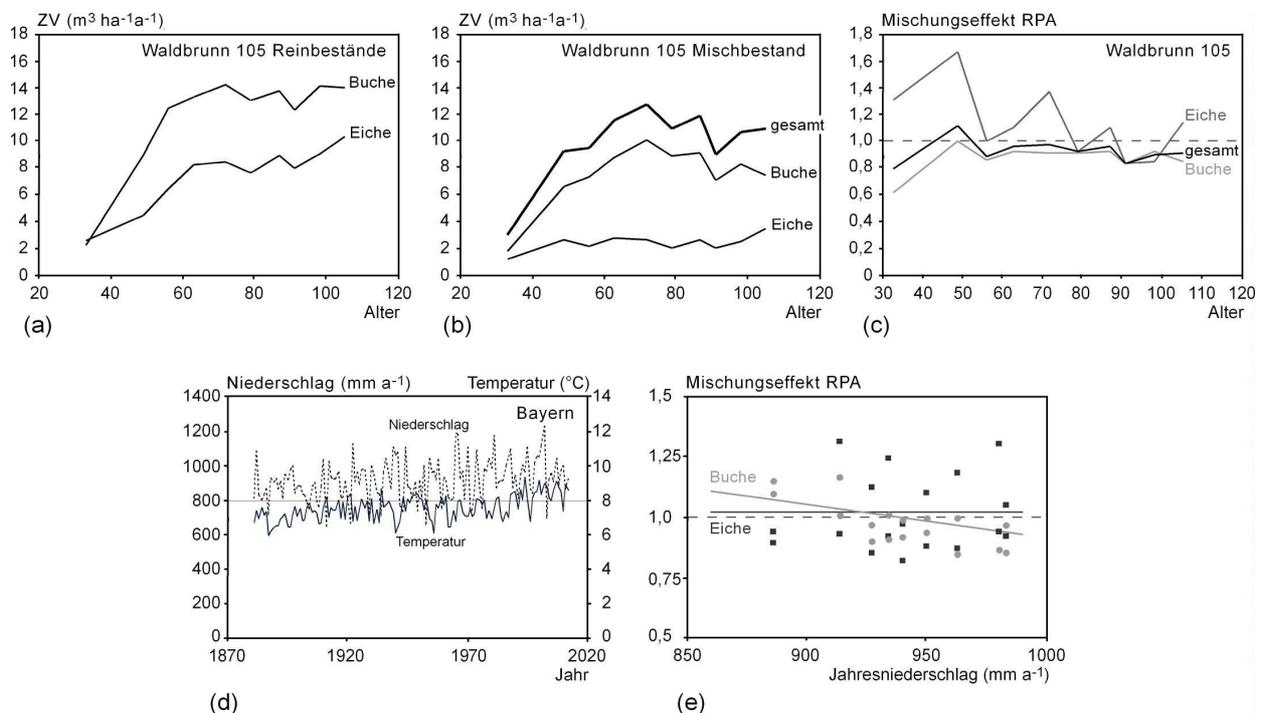
Das klassische Versuchsdesign für Mischbestandsanalysen besteht aus Reinbeständen der betreffenden Arten und Mischbeständen mit unterschiedlichen Mischungsverhältnissen und Mischungsstrukturen. Bestenfalls werden Rein- und Mischbestände seit Jahrzehnten in regelmäßigem Turnus ertragskundlich aufgenommen. Die Zuwachsperioden zwischen den Wiederholungsaufnahmen haben in der Regel eine Länge von fünf bis zehn Jahren. Dank der synchronen Aufnahme von Rein- und Mischbeständen können für jede Zuwachsperiode die entsprechenden Mischungseffekte durch Vergleich der Produktivitäten von Misch- mit Reinbestandsparzellen berechnet werden. Derartige Analysen zeigen, dass die Mischungseffekte innerhalb des Bestandeslebens beträchtlich variieren. Das hängt sicher mit dem unterschiedlichen Rhythmus der gemischten Baumarten, Störungen, eventuellen waldbaulichen Eingriffen, aber auch mit den Witterungsbedingungen in der jeweiligen Periode zusammen.

Liegen für den Beobachtungszeitraum und die einzelnen Zuwachsperioden langfristige Zeitreihen der jährlichen Witterungsbedingungen (Niederschlag, Temperatur usw.) vor, so lässt sich untersuchen, inwieweit die periodenspezifischen Mischungseffekte mit den periodischen Witterungsbedingungen korrelieren. Durch die Analyse des Zusammenhangs zwischen periodischen Witterungsbedingungen und Mischungseffekten kann geprüft werden, ob günstige Witterungsbedingungen Mischungseffekte mit Blick auf die Bestandesproduktivität eher erhöhen oder mindern. Derartige Fragestellungen sind angesichts des Klimawandels und des zunehmenden Auftretens von klimatischen Extremereignissen aktuell von besonderem Interesse.

Abb. 5a bis e zeigt eine solche Analyse am Beispiel der Eichen- Buchen- Mischbestandsversuchsfläche Waldbrunn 105, die seit den 1930er Jahren unter Beobachtung steht und so zu den ältesten Mischbestandsversuchsflächen in Deutschland zählt. Abb. 5a zeigt den Entwicklungsgang des jährlichen Volumenzuwachses auf den Reinbestandsparzellen seit Beginn der Beobachtung im Herbst 1935. Der Zuwachsgang über dem Alter zeigt nicht den glatten, lehrbuchartigen Verlauf mit unimodaler Entwicklung, sondern steigt bis in die Gegenwart an und

schwankt von Periode zu Periode. Abb. 5b zeigt die analoge Entwicklung für Eiche und Buche im Mischbestand und für den Mischbestand insgesamt.

Die Abb.en 5a bis b fassen also die Entwicklungsgänge auf dem Triplet Waldbrunn 105 zusammen und sind Ausgangspunkt für die in Abb. 5c dargestellte Mischungsanalyse. Grundlage der Darstellung sind die Mischungseffekte RPA die nach dem in Abschnitt 2 dargestellten Formelansatz errechnet wurden. Die 1.0-Linie zeigt den Erwartungswert für neutrale Mischungseffekte an. Die Linien für Eiche, Buche und den Mischbestand insgesamt zeigen die relative Produktivität vom Misch- gegenüber dem Reinbestand. Werte über der 1.0-Linie zeigen positive Mischungseffekte auf die Bestandesproduktivität an, Werte unter 1.0 Zuwachsminderungen in Folge von Mischung. Auch diese Graphik lässt erhebliche zeitliche Variation der Mischungseffekte erkennen mit überwiegend positiven Mischungsreaktionen in der ersten Hälfte des Bestandeslebens und geringeren und zum Teil negativen Mischungsreaktionen in der zweiten Hälfte. Die Analyse des Zusammenhangs zwischen diesen Mischungseffekten und den periodischen Witterungsbedingungen geht von den langfristigen Zeitreihen der Niederschlags- und Temperatur-Entwicklung in Bayern aus, die auf Abb. 5d dargestellt ist. Auch diese Linien zeigen die bekannten jährlichen Variationen, aber auch langfristige Entwicklungstrends, die insbesondere seit den 1960er Jahren ansteigende Temperaturen bei etwa gleich bleibenden Jahresniederschlägen indizieren. Aufbauend auf diesen Klimazeitreihen wurden für alle Zuwachsperioden die entsprechenden mittleren periodischen Niederschläge und mittleren periodischen Temperaturen errechnet und dann mit den Mischungseffekten korreliert.



**Abb. 5:** Analyse der zeitlicher Variation von Mischungseffekten am Beispiel der Eichen-Buchen-Mischbestandsversuchsfläche Waldbrunn 105. Dargestellt sind (a) die Zuwachsverläufe auf Bestandesebene im Reinbestand, (b) die entsprechenden Zuwachsverläufe auf Art- und Bestandesebene im benachbarten Mischbestand seit 1935, (c) die relativen Mischungseffekte für Eiche, Buche und Gesamtbestand, (d) die Verläufe des jährlichen Niederschlages und der Jahresmitteltemperatur für Bayern und (e) der Zusammenhang zwischen relativen Mischungseffekten und Jahresniederschlag für Eiche und Buche.

Vor dieser Analyse wurden die Mischungseffekte regressionsanalytisch geglättet (Angleich einer Geraden), sodass in die Analyse zwischen Witterungsbedingungen und Mischungseffekten nur die Residuen um den langfristigen Trend der Mischungseffekte einfließen. Dieser methodische Schritt wurde vorgenommen, um Mischungseffekte, die nicht auf Variation von Witterungsbedingungen sondern auf artspezifischen Rhythmen der Zuwachsentwicklung beruhen, zu eliminieren. Abb. 5e zeigt den Zusammenhang zwischen relativen Mischungseffekten und Jahresniederschlag für Eiche und Buche. Demnach ergibt sich für die Eiche kein Zusammenhang zwischen den periodischen Niederschlagsbedingungen und den periodischen Mischungseffekten. Bei der Buche sind die Mischungseffekte bei geringen Niederschlägen am höchsten und sie nehmen in niederschlagsreichen Jahren ab. Die Eiche scheint also durchweg, unabhängig von den periodischen Witterungsbedingungen, von der Mischung geringfügig zu profitieren. Der Gewinn der Buche dagegen ist in

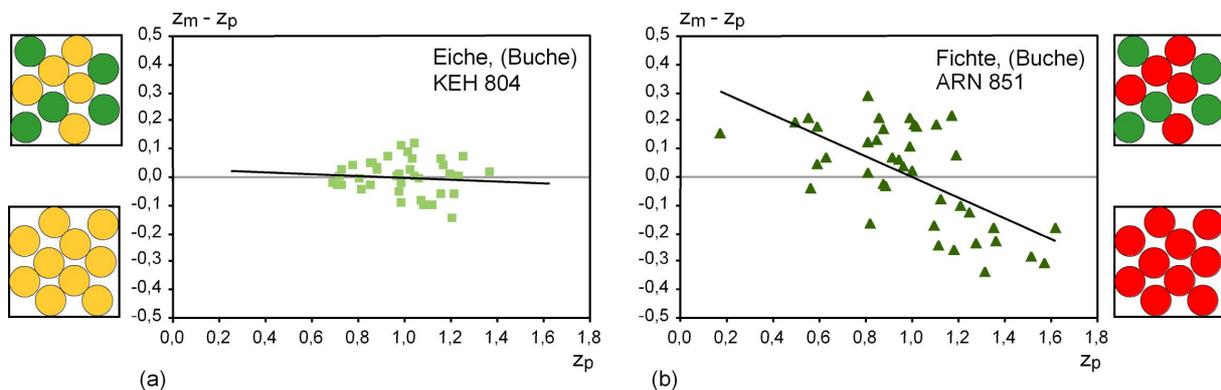
niederschlagsarmen Jahren hoch (aber nicht auf Kosten der Eiche) und in niederschlagsreichen Jahren gering (ohne dass dadurch die Eiche profitieren würde). Eine solche Tendenz würde wiederum der eingangs angesprochenen Stress-Gradienten-Hypothese entsprechen (Callaway, 1998; Callaway and Walker, 1997).

Leider stehen für derartige Analysen des Zusammenhangs zwischen periodischen Witterungsbedingungen und periodischen Mischungseffekten nur sehr wenige langfristig beobachtete Versuchsflächen zur Verfügung. Im hiesigen Beispiel ist die Anzahl der verfügbaren Zuwachsperioden mit  $n=10$  besonders hoch; in den meisten Fällen sind Mischbestandsversuche aber neueren Datums und nur ein bis dreimal aufgenommen worden. Eine weitere Beeinträchtigung derartiger Analysen rührt von Störungseinflüssen, die neben der periodenspezifischen Witterung den Mischungseffekt modifizieren können, beispielsweise waldbauliche Eingriffe, biotische oder abiotische Kalamitäten, oder extreme Witterungsereignisse, die nicht in den langfristigen Klimazeitreihen zum Ausdruck kommen.

Je länger die Dauer der Zuwachsperioden zwischen den Folgeaufnahmen ist, desto unbestimmter wird die Zuordnung der Mittelwerte von Niederschlag und Temperatur zu den entsprechenden Zuwachsbedingungen. Bei einjährigen Zuwachsperioden wäre diese Zuordnung am eindeutigsten, je länger die Beobachtungsperioden dauern, desto unschärfer wird die Aussagekraft der Witterungsbedingungen für den Zuwachs. Denn zuwachsrelevante Klimaausschläge, Extremereignisse oder mehrjährige Trockenperioden mit langfristigen Zuwachsfolgen werden durch die periodische Mittlung der Klimaparameter verdeckt. Gleiches gilt für die Berechnung von mittleren Zuwächsen, hinter denen sich mehr oder weniger starke Schwankungen, Extremwerte oder Folgen von extrem hohen und niedrigen Zuwächsen verbergen können, die durch Mittlung verloren gehen. Um in der Zuordnung zwischen Witterungsbedingungen und Zuwachs bestimmter zu werden, wurde die Analyse auf Bestandesebene nicht weiter vertieft, sondern durch folgende Analyse auf Baumebene und mit Hilfe von Bohrkernen ergänzt.

## 2.4 Zeitliche Variabilität von Mischungseffekten, untersucht auf der Basis von Bohrkernen

Während sich die bisherigen Ergebnisse auf die räumliche Variation von Mischungseffekten entlang ökologischer Gradienten bezogen, bzw. auf die zeitliche Variation zwischen Aufnahmen auf Bestandesebene, werden im Folgenden 559 Bohrkernanalysen aus Rein- und Mischbeständen aus Fichte/Buche und Buche/Eiche in Süddeutschland eingesetzt, um die zeitliche Variation von Mischungseffekten auf Baumebene zu analysieren (Rio et al. 2013). Basierend auf dem Grundflächenzuwachs von Einzelbäumen in Rein- und Mischbeständen auf unterschiedlichen Standorten wird die jährliche Variation von Mischungseffekten analysiert.

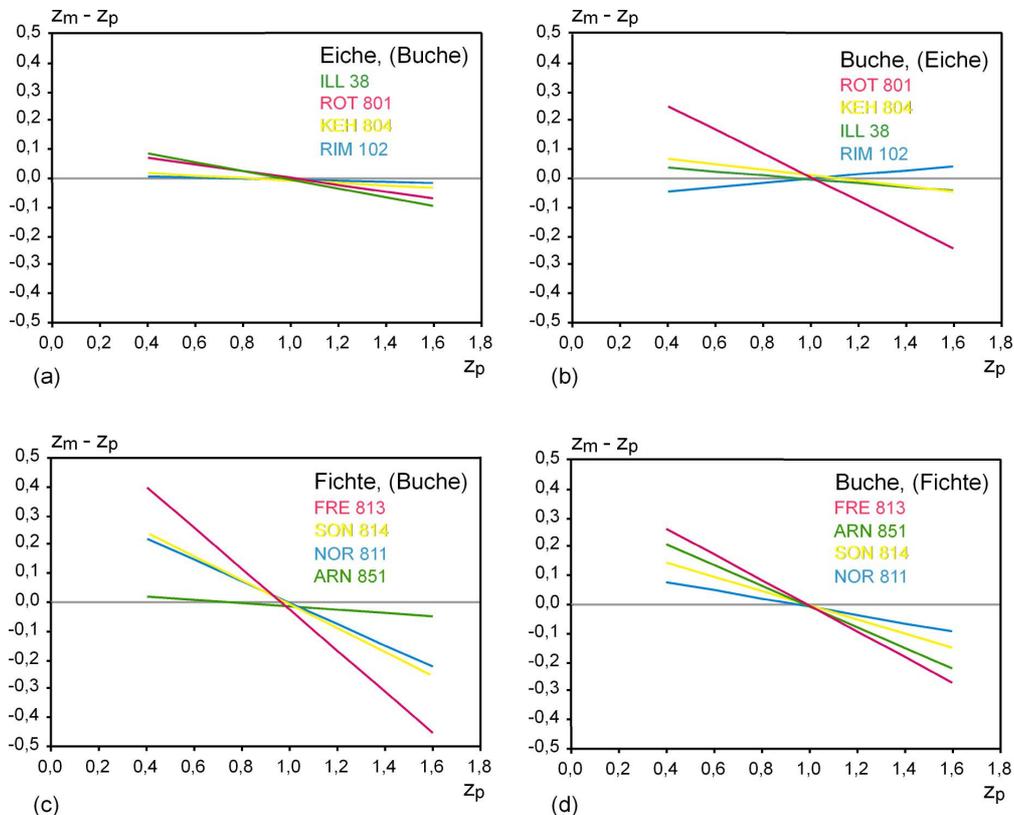


**Abb. 6:** Analyse der zeitlichen Variation von Mischungseffekten, analysiert auf der Grundlage von Bohrkernen. Dargestellt ist beispielhaft (a) die Differenz zwischen dem jährlichen Baumzuwachs im Misch- und Reinbestand in Abhängigkeit vom Baumzuwachs im Reinbestand für die Eiche und (b) der analoge Zusammenhang für die Fichte im Fichten-Buchen-Mischbestand. Auf dem Standort Kelheim 804 erbringen Eichen im Rein- und Mischbestand ähnliche Zuwächse. Auf der Versuchsfläche Arnstein 851 ist der Zuwachs der Fichte im Mischbestand in zuwachsarmen Jahren dem Reinbestand überlegen und in zuwachsstarken Jahren unterlegen.

Abb. 6 zeigt beispielhaft für die Eiche (links) und die Fichte (rechts) wie sie sich im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand in Jahren mit unterschiedlicher Zuwachsleistung (Abszisse) entwickeln. Die Eiche (Abb. 6, links) leistet im Eichen/Buchen-Mischbestand unabhängig von dem Zuwachs des jeweiligen Jahres immer etwa denselben Zuwachs wie im Reinbestand. Die Differenz zwischen dem Zuwachs im Misch- und Reinbestand ( $z_m - z_p$ ) beträgt deshalb immer etwa  $z_m - z_p = 0,0$ . Dagegen profitiert die Fichte im Mischbestand insbesondere in ungünstigen Jahren, während sie in günstigen Zuwachsjahren im Zuwachs unter dem Reinbestand liegt (Abb. 6, rechts). Werden durch die Punktwolken Geraden gelegt, so zeigt deren Steigung an, inwieweit sich Misch- und Reinbestand im Verhalten unterscheiden: x-Achsen-parallele Verläufe zeigen gleiche Entwicklung von Misch- und

Reinbestand an, abfallende Geraden bestätigen die Stress-Gradienten-Hypothese und von links nach rechts zunehmende Geraden stehen im Widerspruch zu dieser Hypothese (Stultz et al., 2007).

Abb. 7 zeigt, dass die Reaktionsmuster in den meisten Beständen der Stress-Gradienten-Hypothese folgen. In zuwachsschwachen Jahren sind die Mischungseffekte besonders hoch, sie sind in mittleren Zuwachsjahren eher neutral und nehmen mit der Zuwachsleistung in günstigen Jahren ab. Demnach steigern zuwachsarme Jahre positive Mischungseffekte und zuwachsstarke Jahre mindern den Vorteil von Misch- gegenüber Reinbeständen.



**Abb. 7:** Zuwachsgang von Bäumen im Misch- gegenüber dem Reinbestand, in Mischbeständen aus Eiche und Buche (oben) und in Mischbeständen aus Fichte und Buche (unten). Von links nach rechts abfallende Ausgleichsgeraden indizieren einen Rückgang positiver Mischungseffekte in zuwachsstarken gegenüber zuwachsschwachen Jahren. In der Mehrzahl der Fälle entspricht das Reaktionsmuster der Stress-Gradienten-Hypothese, wonach die Fördereffekte von Mischung unter ungünstigen Zuwachsbedingungen am höchsten sind (linker Abschnitt der Geraden) und bei besser werdenden Wuchsbedingungen abnehmen (rechter Abschnitt der Geraden).

Es ist hervorzuheben, dass die Zuwachsgänge im Rein- und Mischbestand vor der Differenzenbildung geglättet wurden, so dass absolute Niveauunterschiede aus der Betrachtung eliminiert sind. Die Differenzen  $z_m - z_p$  basieren also auf indizierten, niveaubereinigten Zuwächsen im Misch- und Reinbestand. In absoluter Darstellung läge das Zuwachsniveau der Bäume im Mischbestand zumeist um mehrere Prozente über dem Zuwachsniveau in den benachbarten Reinbeständen.

### 3 DISKUSSION

#### Ursachen für Mischungseffekte

Als wichtigste Ursache für Mehr- und Minderzuwächse durch Mischung wird die Nischenkomplementarität zwischen Arten angesehen, welche den Wettstreit um Ressourcen in Mischbeständen gegenüber Reinbeständen entspannen kann (Morin et al., 2011). Beispielsweise konzentrieren sich in homogenen Reinbeständen aus der flach wurzelnden Fichte die Bewurzelung und Wasseraufnahme auf den oberen Bodenhorizont. In Mischung mit der tendenziell tiefer wurzelnden Buche kann sich die Konkurrenz vermindern, weil beide Baumarten in der Strategie der Raumbesetzung differieren. Eine weitere Ursache für Vorteile von Misch- gegenüber Reinbeständen besteht darin, dass zwei Pflanzen oder Populationen in einer Weise interagieren können, dass die eine Art positive Effekte auf die andere ausübt. Beispiele für eine solche Facilitation sind die Phänomene der atmosphärischen

Stickstoffbindung (Kelty, 1992) oder des hydraulischen Wasseraufstiegs (Dawson, 1993) durch eine Art, mit positivem Effekt auf die Stickstoff- bzw. Wasserversorgung der anderen.

Vorteile von Mischung sind nach weit verbreiteter Auffassung auf nährstoffarmen und trockenen Standorten deutlicher ausgeprägt als auf fruchtbaren Standorten (Pretzsch, 2013). Die Stress-Gradienten-Hypothese vermutet, dass auf armen Standorten Facilitation vorherrscht, während auf fruchtbaren Standorten Konkurrenz die Oberhand gewinnt (Callaway und Walker, 1997; Maestre et al. 2009). Solche Aussagen über Art und Ausmaß von Mischungsreaktionen und ihrer Abhängigkeit von Standortbedingungen basieren zumeist auf langfristiger Beobachtung von Bäumen oder Beständen entlang ökologischer Gradienten (zum Beispiel entlang von Gradienten, die von nährstoffreichen zu -armen oder von gut wasserversorgten zu trockenen Standorten reichen). Allerdings kann angenommen werden, dass Nischenkomplementarität und Facilitation sich nicht nur darin äußern, dass Bäume oder Bestände auf lange Sicht in Mischung gegenüber Reinbeständen auf produktionschwachen Standorten besser abschneiden als auf fruchtbaren Standorten. Darüber hinaus scheinen solche Mischungseffekte in ungünstigen Jahren deutlicher als in günstigen Jahren auftreten (zum Beispiel in Trockenjahren gegenüber Jahren mit normaler oder überdurchschnittlicher Wasserversorgung). Produktionschwache Standorte dürften u. a. dadurch charakterisiert sein, dass hier eine erhöhte Frequenz an ungünstigen Jahren auftritt. Demnach dürften die langfristigen Mischungseffekte auf die Produktivität in ungünstigen Jahren dort besonders deutlich sichtbar werden und die Mehrzuwächse im Misch- gegenüber Reinbestand in solchen Jahren und auf Standorten wo solche Bedingungen vorherrschen, besonders ausgeprägt sein.

Der aufgezeigte abnehmende Grenznutzen der Mischung mit zunehmender Standortqualität ist gleichbedeutend damit, dass ungünstige Ressourcenversorgung und Umweltfaktoren von Ökosystemen zumindest teilweise durch verstärkte gegenseitige Förderung kompensiert oder überkompensiert werden können. Eine solche Abpufferung von Stress insbesondere auf produktionschwachen Standorten könnte bedeuten, dass auf solchen Standorten Mischung besonders wirksam ist. Das bedeutet weiter, dass bei Ressourcenmangel durch Klimaveränderungen Mischung ein besonders effizientes Mittel der Stabilisierung des Zuwachses werden könnte, und dass den sich häufenden Extremjahren (Hitze, Trockenheit, Nährstoffblockade) auf produktionschwachen Standorten besonders effizient durch geeignete Mischung begegnet werden kann.

### **Praktische Relevanz**

Über den Effekt der Mischung auf Waldfunktionen und -leistungen wie Biodiversität, Waldästhetik, Erholung und Schutz liegen zahlreiche Untersuchungen vor (Gamfeldt et al., 2013). Ebenso wurde die Wirkung von Baumartenmischung auf die Risikovorsorge gegenüber Insektenkalamitäten, Windwurf, Eisbruch sowie gegenüber Holzpreisvolatilität untersucht (Griess und Knoke, 2011; Knoke et al., 2005). Über den Effekt der Mischung auf die Produktivität von Waldbeständen unter weitgehend ungestörten Bedingungen und bei Vollbestockung (mittlerer bis maximaler Bestandesdichte) wurden zwar zahlreiche konzeptionelle Überlegungen angestellt (Kelty, 1992), es liegen aber nur wenig zusammenfassende empirisch basierte Aussagen vor (Pretzsch 2013). Produktivitätssteigerungen durch Mischung unter Normalbedingungen sind aber besonders praxisrelevant, weil sie eine inhärente Wirkung der Mischung darstellen, zwar durch Standortbedingungen modifiziert, aber kaum durch abiotische, biotische oder ökonomische Risiken eliminiert werden können.

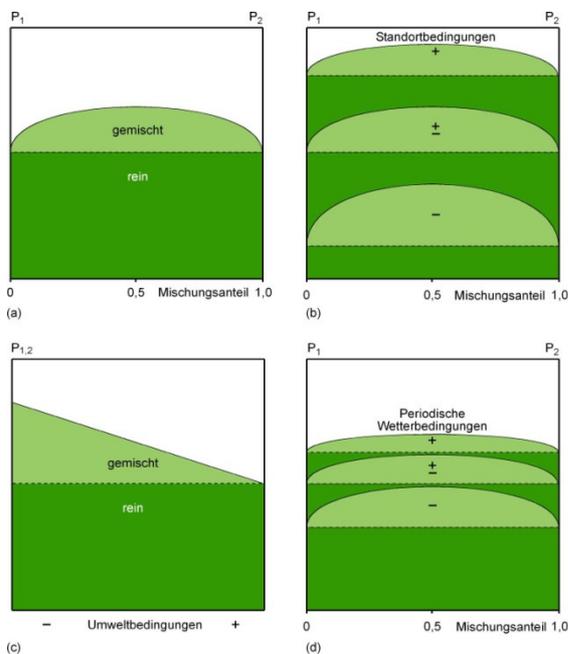
Nach den in Abschnitt 2 gezeigten Ergebnissen kann die Flächenproduktivität von Wäldern durch Mischung signifikant gesteigert werden. Die berichteten mittleren Mehrleistungen von Misch- gegenüber Reinbeständen von 20% sind gleichbedeutend mit einer Erhöhung der Ressourcennutzungseffizienz und einer Verringerung des Landflächenverbrauchs um 20% für die Produktion einer gegebenen Masse von Trockenstoff. Aus den Ergebnissen wird das Grundmuster erkennbar, nach dem die einbezogenen Nadelbaumarten aus Mischung eher Vorteile in der mittleren Produktivität pro Baum beziehen, während die Laubbaumarten ihre Packungsdichte steigern, und auf diese Weise höhere Bestandesproduktivität erzielen. Das allgemeine Reaktionsmuster, wonach Mischungseffekte auf produktionschwachen Standorten besonders signifikant ausfallen bedeutet, dass Mischung sich insbesondere auf produktionschwachen und mittelmäßigen Standorten lohnt, und dass solche Bestände Mängel in der Ressourcenversorgung, wie sie beispielsweise durch ungünstige Klimaveränderungen oder in Extremjahren auftreten, offensichtlich besser abpuffern können.

Die Ergebnisse quantifizieren und differenzieren die von Forstpraktikern unterstellte Annahme der Vorteilhaftigkeit der Mischbestandswirtschaft, die eine essentielle Basis für die seit ein bis zwei Jahrzehnten in die Praxis eingeführten naturnahen Waldbaukonzepte bildet. Die festgestellten mischungsbedingten Mehrzuwächse und ihre Abhängigkeit vom Standort unterstreichen die Notwendigkeit ihrer Berücksichtigung bei der waldbaulichen Planung und der standörtlichen Differenzierung waldbaulicher Behandlungsprogramme. Die aufgezeigten Mischungseffekte deutlich über standraumabhängige Durchforstungseffekte hinaus und sind

ausserdem wesentlich weniger kompliziert zu realisieren. Da Mischung in den meisten Fällen sowohl über eine Steigerung der mittleren Produktivität als auch über Dichtesteigerung wirkt, besteht auch kaum die Gefahr, dass Mischungseffekte bei der Standraumregulierung aufgrund der Dichtereduktion vollständig ausgeschaltet werden. Die Auswertungen zeigen neben einer im Mittel sichtbaren Produktionssteigerung gleichzeitig eine erhebliche Variationsbreite in Abhängigkeit von u. a. Baumartenkombination, Bestandesdichte und Standortqualität. Wenn das Potential von Produktivitätssteigerungen durch Mischung ausgeschöpft werden soll, dann führt nichts an einem besseren Verständnis der biologischen Ursachen für die Mehr- bzw. Minderzuwächse vorbei. Denn nur wenn die Ursachen bekannt sind, können im Rahmen von waldbaulicher Planung und Pflege (Bestandesbegründung, Durchforstung, Ernte) Mehrzuwächse noch besser (räumlich und zeitlich) realisiert und Minderzuwächse vermieden werden.

#### 4 ZUSAMMENFASSUNG

Auf langfristigen ertragskundlichen Versuchsflächen liegen die Bestandeszuwächse von Mischbeständen je nach Baumartenkombination um durchschnittlich 10 - 30% über der Produktivität benachbarter Reinbestände (Abb. 8a). Es wurde untersucht, wie die Mischungseffekte von den Umweltbedingungen abhängen. Für alle untersuchten Baumartenkombinationen ergibt sich eine Abnahme des Mehrzuwachses durch Mischung mit zunehmender Höhenbonität (Abb. 8b). Vergleichsuntersuchungen auf permanenten Probeflächen der Forsteinrichtung in Bayern ergaben ähnliche Tendenzen. Demnach fallen Mehrzuwächse durch Mischung auf armen Standorten hoch aus, und sie nehmen mit zunehmender Standortgüte ab.



**Abb. 8:** Zusammenfassung der wichtigsten Mischungsreaktionen in graphischer Form.

(a) Die hier untersuchten Mischbestände leisten im Mittel etwa 20% mehr jährlichen Zuwachs als benachbarte Reinbestände, (b) Zuwachsgewinne durch Mischung sind auf armen Standorten meist höher als auf ungünstigen Standorten. Dabei ist das absolute Zuwachsniveau auf armen Standorten natürlich generell geringer als auf günstigen Standorten. Mischungseffekte sind auf ungünstigen Standorten und in klimatisch ungünstigen Zuwachsperioden höher als auf günstigen Standorten bzw. in zuwachsstarken Zuwachsperioden (c und d).

Neben dieser räumlichen Variation von Mischungseffekten wird die zeitliche Variation zwischen den Aufnahmeperioden langfristiger Versuchsflächen untersucht. Aufgrund der geringen Anzahl verfügbarer langfristiger Versuchsflächen lassen sich solche Zusammenhänge zwischen der zeitlichen Variation von Umweltbedingungen und Mischungseffekten auf Bestandesebene kaum absichern. Deshalb wurde der Zusammenhang zwischen Mischungsreaktionen und Umweltbedingungen auf der Basis von Bohrkernanalysen durchgeführt. Jahrringmuster von Bäumen in Misch- im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen erbringen, dass der Zuwachs in ungünstigen Jahren und erst recht in extremen Trockenperioden in Mischung deutlich günstiger abschneidet als der Zuwachs im Reinbestand (Abb. 8c). Diese Tendenz ist auf der Mehrzahl der untersuchten Versuchsflächen festzustellen. Demnach variieren Mischungseffekte in Raum und Zeit. Sowohl bei der räumlichen, als auch bei der zeitlichen Variation bewirken unterdurchschnittliche Umweltbedingungen besonders positive Mischungseffekte und überdurchschnittliche günstige Wuchsbedingungen geringere oder nur neutrale Mischungseffekte (Abb. 8d). Minderzuwächse durch Klimaextreme oder Klimaveränderungen können so in gewissem Umfang abgepuffert werden.

## 5 LITERATUR

- Assmann E, Franz F (1963) Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. Forstl Forschungsanst München, Inst Ertragskd, 104 p
- Callaway R. M. (1998) Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos*, 82, 561-573.
- Callaway, R. M. und Walker, L. R. (1997): Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.
- Dawson T. E. (1993) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95, 565-574.
- Forrester, D. I., Bauhus, J., Cowie, A. L. und Vanclay, J. K. (2006) Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: A review. *Forest Ecology and Management* 233: 211-230.
- Frivold, L. H. und Kolström, T. (1999) Yield and treatment of mixed stands of boreal tree species in Fennoscandia. 37-45, In: Olsthoorn AFM, Bartelink HH, Gardiner JJ, Pretzsch H, Hekhuis HJ, Franc A (Eds.) Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15.
- Frivold, L. H. und Frank, J. (2002) Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in South-eastern Norway. *Scan J For Res* 17: 139-149.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.-C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, Ch. D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species, *Nature Communications* 4, 1340, doi:10.1038/ncomms2328
- Griess, V. C. und Knoke, Th. (2011) Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research* 41:1141-1158.
- Hausser K (1956) Tannen-Ertragstafel. In: Schober R (ed), Ertragstafeln wichtiger Baumarten, J. D. Sauerländer's Verlag
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, C M., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadly, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Siamantziouras, A. S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S., and Lawton, J. H. (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286(5442): 1123-1127.
- Jensen, A. M. (1983): Growth of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) compared with the growth of Norway Spruce (*Picea abies* (L) Karst.) in pure and mixed stands on sandy soils in the Western parts of Denmark. Reports from department of Forestry, Royal Veterinary and Agricultural University 14: 1-498.
- Jüttner O (1955) Eichenertragstafeln. In: Schober R (ed) (1971) Ertragstafeln der wichtigsten Baumarten. JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, pp 12-25, 134-138
- Kelty, M. J. (1992) Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty M. J. et al. (eds.), The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, S. 125-141.
- Knoke, T., Stimm, B., Ammer, C. und Moog, M. (2005) Mixed forests reconsidered: A forest economics contribution on an ecological concept. *For Eco Mngt* 213: 102-116.
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J. (2009) Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97, 199-205.
- Mielikäinen, K. (1980) Mänty-koivusekametsiköiden rakenne ja kehitys. Summary: Structure and development of mixed pine and birch stands. *Commun. Inst For Fenn* 99: 1-82.
- Mielikäinen, K. (1985) Koivusekoituksen Vaikutus Kuusikon Rakenteeseen ja Kehitykseen, Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway Spruce Stands. *Commun Inst For Fenn* 133: 1-79.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. und Bugmann, H. (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between niches. *Ecology Letters*, DOI 10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x.
- Olsthoorn, A. F. M., Bartelink, H. H., Gardiner, J. J., Pretzsch, H., Hekhuis, H. J. und Franc, A. (Eds.) (1999) Management of mixed-species forest: Silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15, 389 S.

- Pretzsch, H. (2013) Facilitation and competition in mixed-species forests analysed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina*, Bd. 114, Nr. 391: 159-174
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H. und Zingg, A. (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67, DOI:10.1051/forest/2010037.
- Pretzsch, H., Schütze, G. und Uhl, E. (2012) Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x.
- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H.-P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., Zingg, A. (2013) Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient, *European Journal of Forest Research*, DOI 10.1007/s10342-012-0673-y.
- Río, M. del, Schütze, G., Pretzsch, H. (2013) Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe, *Plant Biology*, doi:10.1111/plb.12029.
- Schober R (1967) Buchen-Ertragstafel für mäßige und starke Durchforstung, In: Schober R (1972) *Die Rotbuche 1971*. Schr Forstl Fak Univ Göttingen u Niedersächs Forstl Versuchsanst 43/44, JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 333 S.
- Sthultz C.M., Gehring C.A., Whitham T.G. (2007) Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist*, 173 (1), 135-145.
- Wiedemann E (1943) Kiefern-Ertragstafel für mäßige Durchforstung, starke Durchforstung und Lichtung, In: Wiedemann E (1948) *Die Kiefer 1948*. Verlag M & H Schaper, Hannover, 337 S.