



DEUTSCHER VERBAND  
FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN

**Sektion Ertragskunde**

2014

# Tagungsbericht



Jahrestagung  
02. - 04. 06. 2014  
Lenzen an der Elbe

Brandenburg

# Analyse der Wirkung von Bestandesdichte und Wuchsbedingungen auf Struktur und Wachstum der Eiche (*Quercus robur* L.) auf Basis einer europäischen Nelder-Versuchsreihe

## Versuchskonzept, Auswertungsmethoden, Ergebnisse

Enno Uhl, Peter Biber, Hans Pretzsch

Lehrstuhl für Waldwachstumskunde TU München

### Zusammenfassung

Der vorliegende Beitrag präsentiert eine Erweiterung der ursprünglichen Versuchskonzeption und Auswertungsmethodik von Nelder-Versuchen im Rahmen einer europaweiten Nelder-Versuchsserie zur Baumart Eiche (*Quercus robur* L.). Aktuelle Fragestellungen aus der forstlichen Wissenschaft und Praxis erfordern neben bestandesbezogenen Zustands- und Zuwachsgrößen in zunehmendem Maße Informationen über die Strukturentwicklung und das Wachstum von Einzelbäumen. Klassische Versuchsanlagen zielen jedoch überwiegend auf die Ableitung von flächenbezogenen Summen- und Mittelwerten. In den 1960er-Jahren entwickelte Nelder ein Versuchsdesign mit konzentrisch angeordneten Pflanzlinien zur Untersuchung von Standraumeffekten auf die Ertragsleistung von Gemüsesorten. Sein Konzept rückte die Einzelpflanze als Untersuchungseinheit in den Vordergrund, erlaubt aber gleichzeitig flächenbezogene Aussagen zur Produktivität.

Wir i) stellen die Versuchsserie vor, ii) führen Konkurrenzindizes als Surrogat für den Standraum ein, iii) zeigen erste Ergebnisse von Flächen mit Wiederholungsmessungen und iv) diskutieren den Wert solcher Experimente für ökologische Fragestellungen.

### Abstract

Most today's approaches in forest science and practice require information about structure and growth of individual trees rather than - or in addition to - sum and mean values of growth and yield at forest stand level provided by classic experimental designs. By inventing the wheel design Nelder (1962) turned to the individual tree level as basic information unit. Such trials provide valuable insights into the dependency of growth on stand density at particular sites.

Here we present an extension of the original design and evaluation by Nelder. (i) We established Nelder wheels along an environmental gradient through Europe in atlantic climate in Belgium and Germany, mediterranean climate in Italy, and continental climate in Hungary. Such disjunct Nelder wheels along an environmental gradient can be regarded and analysed as a two-factor design with the factors site condition and stand density. ii) We introduce competition indices as surrogate variable for growing space, iii) show first results from remeasured trials and iv) discuss the value of this type of experiment for ecological issues.

### Einleitung

Die Frage nach der Plastizität von Bäumen und Beständen hinsichtlich ihrer Raumbesetzung und Raumnutzungseffizienz bei unterschiedlichem Ressourcenangebot interessiert aus mehrerer Hinsicht. Raumbesetzung und -nutzungseffizienz entscheiden über die Produktivität von Waldbeständen. Aus forstbetrieblicher Sicht sowie unter dem Gesichtspunkt der CO<sub>2</sub>-Bindung durch Biomasseallokation nimmt die Produktivität eine entscheidende Rolle in der Entscheidungskette für waldbauliche Maßnahmen ein. Auch die morphologische Struktur der Bäume, die über Qualitätsmerkmale entscheidet, ist ein Ergebnis des Raumangebots und der Raumbesetzung. Das Ressourcenangebot wird nicht allein über das Standraumangebot gesteuert sondern auch über die am jeweiligen Wuchsort herrschenden Standortbedingungen. Durch den globalen Wandel unterliegen diese einem Änderungsprozess. Damit erhält die eingangs genannte Frage aktuell an Relevanz.

In der Ertragskunde zielen deshalb Standraumversuche auf die Ableitung von Zusammenhängen zwischen dem Standraumangebot, welches auch gleichbedeutend für das Ressourcenangebot aufgefasst werden kann und der Entwicklung von Waldbeständen. Die Beschreibung der Bestandesentwicklung erfolgt in der Regel über Bestandessummenwerte, beispielsweise über den laufenden jährlichen Zuwachs oder die Gesamtwuchsleistung bzw. über die Charakteristik des Bestandesmittelstammes in Form seines Durchmessers, seines h/d-Verhältnisses oder seines Volumens.

Aufgrund der auf Waldstandorten häufig kleinflächig vorkommenden Standortvielfalt wurden Standraumversuche in der Regel in einer randomisierten, in Blöcken organisierten Versuchsanlage verwirklicht. Die für Versuchsanlagen zur Verfügung stehenden Waldflächen limitierten hierbei die Zahl der abgebildeten Faktorstufen.

Auf Basis von Ergebnissen aus Versuchsanlagen mit Gemüsepflanzen wies Nelder (1962) darauf hin, dass die Variabilität der Pflanzenentwicklung weniger von der kleinräumigen Standortvielfalt als vielmehr von der Charakteristik der einzelnen Pflanze selbst beeinflusst wird. Er entwickelte daraufhin ein systematisches Versuchsdesign für Standraumversuche, mit dessen Hilfe sowohl unterschiedliche Pflanzdichten als auch die räumliche Anordnung der Pflanzen (Pflanzverbände) abgebildet werden können. Bei diesem Design werden die Pflanzen auf Schnittpunkten zwischen konzentrischen Kreisen und radial verlaufenden Speichen gepflanzt. Die Radien der sukzessiven Kreise sowie die Winkel zwischen den Speichen definieren dabei das approximierten, flächenbezogene Standraumangebot der einzelnen Pflanze (Nelder, 1962). Solche Versuchsanlagen bieten gegenüber klassischen Anlagen die Vorteile, dass sie einen geringeren Flächenverbrauch aufweisen sowie darin, dass durch die Implementierung der Faktorstufen in einer Versuchspartelle weniger Randeffekte auftreten.

Obwohl Nelder das Design und die Methodik für die Untersuchung landwirtschaftlicher Nutzpflanzen konzipierte, wurde es aufgrund der Vorteile rasch in der Forstwissenschaft adaptiert. Denn hier resultierten Standraumversuche, die eine gewisse Spanne an Faktorstufen abdecken in großflächige Versuchsanlagen, die mit einem enormen Messaufwand verbunden sind. In Nelder-Anlagen können dagegen auf relativ kleiner Fläche viele Varianten getestet werden. Beispiele für solche Anlagen finden sich beispielsweise für die Baumart Kiefer bei Spellmann und Nagel (1992) und für Douglasie bei Redmond et al. (2005).

Im Nelder-Rad repräsentiert die Anzahl der Pflanzen pro Kreis die Stichprobengröße für eine Faktorstufe. Aufgrund des approximierten, rechnerischen Standraumes für die Pflanzen auf einem konkreten Kreis, lassen sich für diesen Kreis Bestandesdichtewerte wie Stammzahl/ha oder Grundfläche/ha ermitteln. Varianzanalytisch kann damit der Effekt der Bestandesdichte auf die Entwicklung von Mittelstämmen nachvollzogen werden (Faber, 1982 und 1985; Dippel, 1982, Spellmann & Nagel, 1992). Abbildung 1 zeigt beispielhaft die Entwicklung (durchschnittliche Zuwachsraten) der Pflanzhöhe und des Pflanzenvolumens in Abhängigkeit der Bestandesdichte (Zunahme durch abnehmende Kreisnummer auf der x-Achse) von sechsjährigen Stieleichen (*Quercus robur* L.) der Nelder-Anlage ING 650 bei Kösching.

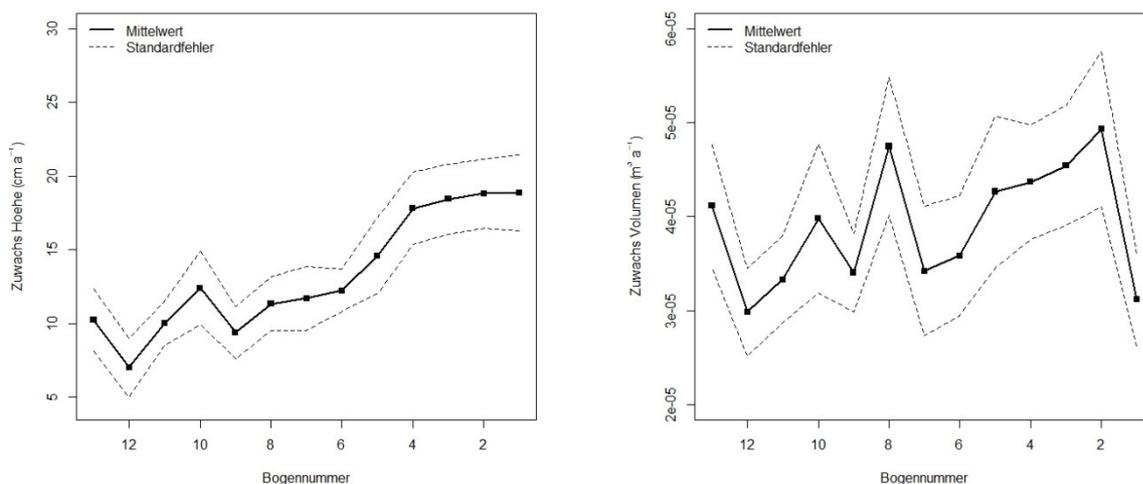


Abb. 1: Durchschnittliche Zuwachsraten der Pflanzhöhe und des Pflanzenvolumens von sechsjährigen Stieleichen in Abhängigkeit von der Bestandesdichte am Beispiel der Versuchsanlage ING650.

An Grenzen stößt diese Auswertungsmethodik, sobald natürliche Mortalität auf der Fläche einsetzt. Der Ausfall einer einzelnen Pflanze beeinflusst den Standraum von bis zu acht Nachbarpflanzen, die entweder auf dem gleichen Kreisbogen oder auf den benachbarten lokalisiert sind. Der vorher über die Lage einer Pflanze auf einem konkreten Kreisbogen definierte Standraum verliert seine Gültigkeit, denn die Standräume für Pflanzen eines Kreises, die als Stichprobe zusammengefasst werden, können dann variieren.

Der vorliegende Beitrag stellt (i) eine, gegenüber der von Nelder (1962) vorgeschlagenen, erweiterte Auswertungsmethodik zur Diskussion, die ihren Fokus auf die Einzelbaumanalytik legt, aber gleichzeitig flächenbezogene Auswertungen zur Bestandesentwicklung erlaubt. Dieser Ansatz berücksichtigt die jeweils aktuelle Konkurrenzsituation des Einzelbaumes bei der Analyse von Raumbesetzung und Raumnutzung. Der approximierter Standraum aus dem Nelderdesign wird durch Konkurrenzindizes ersetzt, die als Surrogate für den Standraum und damit für die Ressourcenversorgung aufgefasst werden können. Er stellt (ii) eine Versuchsserie mit Nelder-Rädern entlang eines europäischen Standortgradienten vor und diskutiert (iii) den Nutzen solcher Versuchsanlagen für die ökologische Forschung.

## Material und Methoden

### *Versuchsserie entlang eines ökologischen Gradienten*

Im Zeitraum von 2008 bis 2013 wurde vom Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München eine Versuchsserie im Nelder-Design eingerichtet. Sie umfasst bis heute insgesamt sechs Versuchsanlagen, wobei jede Anlage aus zwei Nelder-Rädern besteht, die jeweils direkt benachbart liegen. Die abgebildeten Standräume innerhalb eines Rades spannen einen Gradienten von 0,1 m<sup>2</sup> bis 200 m<sup>2</sup> pro Pflanze auf. Dies entspricht Bestandesdichten von  $N = 100.000 \text{ ha}^{-1}$  bis  $N = 50 \text{ ha}^{-1}$ . Damit werden Bestandsdichtewerte simuliert, die Wuchsbedingungen einer Naturverjüngung bis hin zu solitär wachsenden Bäume repräsentieren. Die minimalen und maximalen Standflächen münden auf Basis der Algorithmen von Nelder (1962) in 18 Speichen und 14 Kreisbögen pro Nelder-Rad (Tabelle 1). Mit 18 Pflanzen pro Kreisbogen umfasst ein Nelder-Rad insgesamt 252 Pflanzen. Der innerste und der äußerste Kreis dienen jeweils als Pufferkreis zur Vermeidung von Randeffekten.

Tab. 1: Parameter des angewendeten Nelder-Designs

Anzahl Radian	$N = 12/(14)$
geringste Standfläche	$A1 = 0,1 \text{ m}^2 (0,05 \text{ m}^2)$
größte Standfläche	$AN = 200 \text{ m}^2 (400 \text{ m}^2)$
Inkrementierungsfaktor	$a = 1,413$
Winkel zwischen den Speichen	$\alpha = 20 \text{ grad}$
Anzahl Speichen	18
Anzahl Pflanzen gesamt	252
Stammzahlspanne pro ha	50 - 100.000

Als Baumart wurde die Stieleiche (*Quercus robur* L.) gepflanzt. Eine Ausnahme bildet die Versuchsfläche GYO654, bei der aufgrund der standörtlichen Bedingungen die Traubeneiche (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) bevorzugt wurde. Als Pflanzmaterial wurden lokale Herkünfte verwendet. Das Pflanzmaterial umfasste ein- bis dreijährige Pflanzen mit Höhen zwischen 30 und 70 cm.

Die Böden der Versuchsstandorte sind aus Löss- bzw. alluvialen Sedimenten hervorgegangene Lehmböden mit überwiegend guter Nährstoffausstattung. Die Versuchsflächen decken einen klimatischen Gradienten von atlantischer (Brüssel) bis subkontinentaler Tönung (Győr) ab (Abb. 2 und Tab. 2). Die Fläche in Sant' Agata weist ein submediterranes Klimaregime auf. Die durchschnittlichen Jahrestemperaturen auf den Versuchsstandorten reichen von 8,2°C bis 13,2 °C. Die durchschnittlichen, jährlichen Niederschlagssummen belaufen sich auf Werte zwischen 540 mm a<sup>-1</sup> und 820 mm a<sup>-1</sup> (Tab. 2). ING650 und BRU655 wurden auf geräumten Waldflächen angelegt. Die Flächen GYO651 und NEC652 wurden auf ehemals landwirtschaftlichen Flächen innerhalb von Wald begründet. SAN653 sowie GYO654 wurden auf bisher langfristig genutzten landwirtschaftlichen Flächen etabliert.

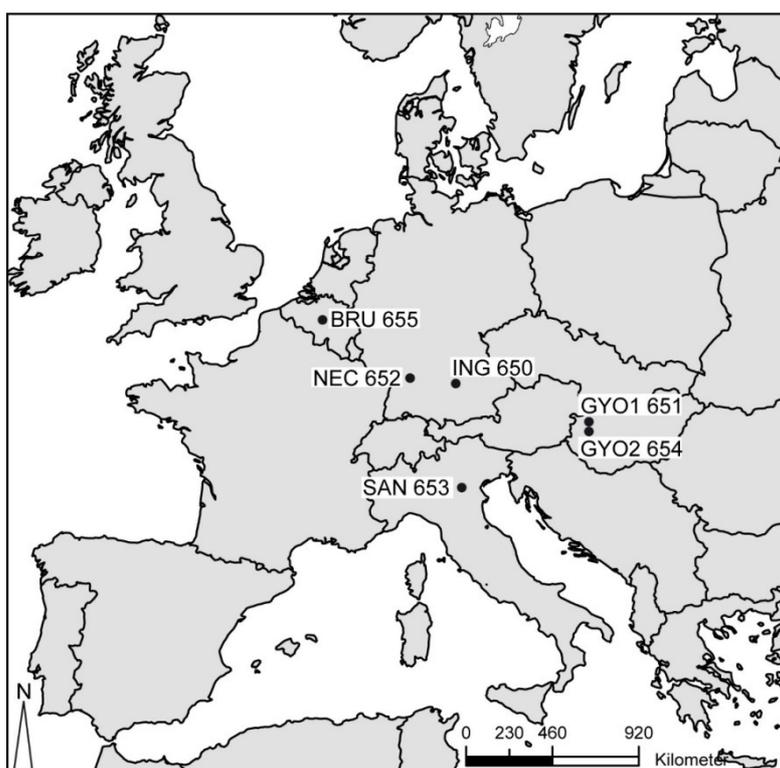


Abb. 2: Lage und Bezeichnung der Nelder-Versuchsanlagen

Tab. 2: Standortliche Informationen zu den Versuchsstandorten und Pflanzalter

Versuchsfläche	geogr. Breite	geogr. Länge	Höhenlage	Ausgangssubstrat	durchschn. Temp.	durchschn. Niederschlag	Art	Anlagejahr	Pflanzalter bei Pflanzung
	°	°	m		°C	mm			Jahre
ING650	48,86	11,49	460	Löss über Alblehm	8,2	670	<i>Quercus robur</i>	2008H	2
GYO651	47,79	17,6	110	Alluviallehm	11,1	537	<i>Quercus robur</i>	2009H	3
NEC652	49,05	9,35	380	wechselfeuchter Decklehm	9,1	760	<i>Quercus robur</i>	2010H	1
SAN653	44,46	11,1	25	Alluviallehm	13,2	660	<i>Quercus robur</i>	2010H	2
GYO654	47,30	17,47	181	tiefgründiger Löss	9,8	570	<i>Quercus petraea</i>	2014F	1
BRU655	50,44	4,26	130	Lösslehm	9,7	820	<i>Quercus robur</i>	2012H	2

### Ersatz des Standraumes durch Konkurrenzindizes

Während der Entwicklung der Pflanzen auf den Nelder-Flächen wird je nach Bestandesdichte früher oder später natürliche Mortalität einsetzen. Diese führt zur Veränderung der einzelbaumbezogenen Standräume und Ressourcenversorgung der Nachbarbäume über der Zeit. Der approximierter Standraum einer Pflanze, der sich aus ihrer Zugehörigkeit zu einem konkreten Kreisbogen im Nelder-Design ergibt, spiegelt dann die eigentliche Ressourcenversorgung und Konkurrenzsituation nicht ausreichend wider. Die kreisbogenbezogene Auswertung von Baumcharakteristika in Abhängigkeit vom Standraum wird verzerrt. Wir führen deshalb pflanzen- und zeitbezogene Konkurrenzindizes ein, die die aktuelle Wuchskonstellation der Einzelpflanze pro Betrachtungsperiode berücksichtigen. Die Berechnung der Konkurrenzwerte erfolgt auf Basis von versuchsflächenspezifischen Suchradien um jede Einzelpflanze, die aus der Oberhöhe aller Pflanzen eines Nelderrades, multizipiert mit dem Faktor 1,25 hergeleitet werden. Als Konkurrenzindizes können sowohl distanzunabhängige als auch distanzabhängige Typen angewendet werden, weil die Positionen der Einzelpflanzen bekannt sind. Wir verwenden den lokalen stand density index ( $SDI_l$ ) als distanzunabhängigen sowie den Hegyi-Index als distanzabhängigen Konkurrenzindex. Ersterer normalisiert die Stammzahl pro ha auf einen Grundflächenmittelstamm mit 25 cm Durchmesser:

$$SDI_l = N \left( \frac{25}{dg} \right)^{-1,605} \quad (1)$$

mit N = Stammzahl pro ha, dg = Durchmesser des Grundflächenmittelstammes im Suchkreis.

Der Hegyi-Index (Hegyi, 1974) summiert das Produkt des Verhältnisses aus den Durchmesser des Zentralstammes  $D_j$  und des Nachbarbaumes  $D_i$  und dem reziproken Wert der Distanz  $D_{ij}$  zwischen beiden Bäumen für alle Bäume  $i = 1, \dots, n$  innerhalb des Suchkreises.

$$DCI_j = \sum_{i=1}^n \left( \frac{D_j}{D_i} \cdot \frac{1}{1 + DIST_{ij}} \right) \quad (2)$$

Abweichend von der ursprünglichen Formel addieren wir zur Distanz zwischen dem Zentral- und Konkurrenzbaum den Wert 1 um Konkurrenzwerte von 0 bei licht stehenden Bäumen zu vermeiden.

### **Umgang mit räumlicher und zeitlicher Autokorrelation**

Bei der statistischen Auswertung von Zustands- und Entwicklungsgrößen von Pflanzen auf Nelder-Kreisen müssen Effekte der Autokorrelation berücksichtigt werden. Einerseits können messtechnisch, mit vertretbarem Aufwand nicht erfassbare lokale Unterschiede in den Standortbedingungen auftreten. Andererseits sind Wiederholungsmessungen an ein und derselben Pflanze voneinander anhängig. Es tritt damit sowohl räumliche als auch zeitliche Autokorrelation ein, deren Effekte in Regressionsmodellen integriert werden müssen. Neuere Entwicklungen computer-gestützter, statistischer Auswertungssoftware erleichtern die Kombination beider Elemente in statistischen Modellen.

In generalisierten, additiven Regressionsmodellen (GAM) kann der räumlichen Autokorrelation dadurch begegnet werden, dass die räumliche Lage der einzelnen Pflanze über einen nichtparametrischen Glätter aufgenommen wird. In der allgemeinen Formel

$$y_{it} = \beta_0 + \beta_1 \cdot x_{1it} + \dots + \beta_n \cdot x_{nit} + s(rw, hw) + \varepsilon_{it} \quad (3)$$

ist  $y$  die abhängige Variable (z. B. Zustandsgröße, Zuwachsgröße),  $x_1, \dots, x_n$  repräsentieren die unabhängigen Prädiktoren (z. B. Standraum, Konkurrenzsituation),  $\beta_0, \dots, \beta_n$  sind die zu schätzenden Parameter für Effekte, die linear in die Regression eingehen. Die Indizes  $i$  und  $t$  beziehen sich auf die einzelne Pflanze zu einem konkreten Aufnahmezeitpunkt.  $\varepsilon_{it}$  beziffert die Reststreuung mit  $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ . Der Term  $s(rw, hw)$  quantifiziert den Effekt der Lage in Form eines nichtparametrischen Glätters, wobei die Koordinaten der Pflanze als Variablen verwendet werden. Der Standraumeffekt (Konkurrenzindex) kann in dieser Formel sowohl linear als auch nichtlinear eingehen.

Eine einfache Möglichkeit, mit der Autokorrelation zwischen den Wiederholungsmessungen an einer Pflanze umzugehen, ist eine Erweiterung des generalisierten, additiven Modells um pflanzenspezifische Zufallseffekte, wodurch das Modell zu einem generalized additive mixed model (GAMM) wird. Formel 3 wird um den Term  $b_i$  erweitert, der den zufälligen Fehler auf Baumebene darstellt ( $b_i \sim N(0, \tau^2)$ ) (Formel 4).

$$y_{it} = \beta_0 + \beta_1 \cdot x_{1it} + \dots + \beta_n \cdot x_{nit} + s(rw, hw) + b_i + \varepsilon_{it} \quad (4)$$

## **Ergebnisse**

### **Ertragskundliche Charakterisierung der Nelder-Räder ING650, GYO651 und SAN653**

Erste Analysen von Baumdimensionen und Zuwachsgrößen wurden auf Basis der drei Flächen ING650, GYO651 und SAN653 durchgeführt. Für diese Flächen liegt aktuell jeweils eine Wiederholungsaufnahme vor. Für die Auswertung werden die Bäume der zwei Nelder-Räder pro Versuchsstandort zu einer Stichprobe zusammengefasst.

In Tabelle 3 sind wichtige Baumdimensionen aus dem Aufnahmejahr 2012 (ING650 und SAN653) bzw. 2013 (GYO651) zusammengefasst. Das Pflanzenvolumen wurde über die Volumenfunktion für eine Kegelspitze ermittelt. Die Pflanzen auf den Versuchsanlagen ING650 und GYO651 wiesen bei der letzten Aufnahme ein Pflanzenalter von sechs bzw. 7 Jahren auf, auf SAN653 waren die Pflanzen vier Jahre alt. Geringste mittlere Baumdimensionen sind auf ING650 zu finden. GYO651 weist demgegenüber in Bezug auf den Wurzelhalsdurchmesser und die Pflanzhöhe fast doppelt so hohe Werte auf. Hierbei sind die minimalen Werte auf beiden Flächen annähernd gleich, die Spreitung ist in GYO651 jedoch wesentlich größer. Die Pflanzen auf SAN653 zeigen eine von den anderen Flächen abweichende Morphologie auf. Bei vergleichbarem mittlerem Durchmesser zu GYO651 sind die Pflanzhöhen deutlich geringer, die

Pflanzen also gedrungener. Die Krone beginnt sich bereits in sehr geringen Höhen zu verzweigen und in die Breite zu schieben. Auf GYO651 zeigen die Pflanzen im Durchschnitt die höchsten Zuwachsraten in Bezug auf die Pflanzenhöhe und den Volumenzuwachs auf. ING 650 bleibt deutlich zurück. SAN653 weicht auch diesbezüglich von den beiden anderen Flächen ab, indem der Zuwachs im Durchmesser auf höherem Niveau abläuft, der Höhenzuwachs aber geringer ausfällt.

Tab. 3: Ausgewählte Baumdimensionsgrößen und Zuwachswerte auf den Versuchsstandorten ING650, GYO651 und SAN653. WHD = Wurzelhalsdurchmesser, id, ih, iv sind jährliche Zuwachswerte für den Wurzelhalsdurchmesser, die Pflanzenhöhe sowie für das Pflanzenvolumen, für ING650 für die Vegetation Perioden von 2010 bis 2012, für GYO von 2010 bis 2013 sowie für SAN653 von 2011 bis 2012.

Alter (Jahre)		WHD (mm)	Höhe (cm)	Kronenansatz (cm)	Kronenschirmfläche (m <sup>2</sup> )	Volumen (dm <sup>3</sup> )	id (mm a <sup>-1</sup> )	ih (cm a <sup>-1</sup> )	iv (dm <sup>3</sup> a <sup>-1</sup> )
ING650	6	Mittelwert 17,85 (min - max) (4 - 38)	98,89 (32 - 190)	39,43 (0 - 94)	0,11 (0,0013 - 0,971)	0,1015 (0,0015 - 0,575)	4,56 (0,5 - 13)	16,87 (0,5 - 56)	0,046 (0,001 - 0,22)
	7	Mittelwert 26,76 (min - max) (5 - 66)	167,2 (40 - 360)	43,12 (1 - 140)	0,32 (0,0003 - 3,46)	0,383 (0,0099 - 2,8)	4,9 (0,3 - 17,3)	26,0 (0,3 - 81,7)	0,122 (0,0033 - 0,887)
SAN653	4	Mittelwert 24,47 (min - max) (3 - 58)	81,05 (15 - 210)	2,225 (0 - 16)	0,37 (0,0005 - 2,72)	0,155 (0,0002 - 1,849)	5,32 (0,5 - 18,5)	12,84 (0,5 - 72,5)	0,067 (0,0015 - 0,87)

### Variierende Konkurrenzbedingungen im Nelder-Rad

In Abbildung 3 wird die Ausprägung der verwendeten Konkurrenzindizes auf den Kreisbögen am Beispiel der Versuchsanlage ING 650 dargestellt. Erwartungsgemäß nimmt die Konkurrenz mit zunehmendem Abstand vom Kreismittelpunkt ab, beide Indizes folgen einem gleichen Trend. Es wird jedoch deutlich, dass die Konkurrenzsituationen der Pflanzen eines Kreisbogens nicht gleich sind. Die Größen der Boxplots in Abbildung 3 weisen auf eine relevante Varianz innerhalb der Kreisbögen hin. Aufgrund der Gleichläufigkeit beider Konkurrenzindizes wird im weiteren Verlauf der Ergebnisdarstellung lediglich auf den Hegyi-Index Bezug genommen. Der äußerste Kreisbogen (14) wird in die weitere Analyse nicht mit einbezogen, da er als Puffer dient, um Randeffekte zu vermeiden.

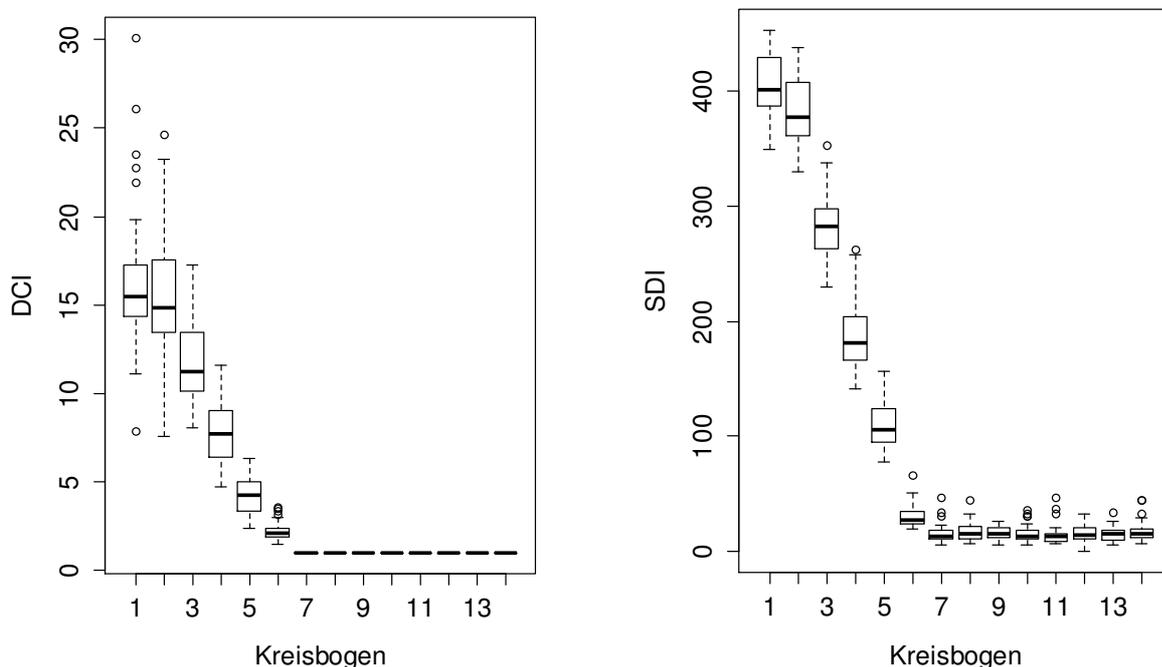


Abb. 3: Darstellung der Ausprägung der Konkurrenzindizes nach Hegyi (links) und des SDII (rechts) pro Kreisbogen auf der Versuchsfläche ING650 in Form von Boxplots.

### Wirkung des Standraumes auf Zustands- und Entwicklungsgrößen der Nelder-Pflanzen

In der Höhe unterscheiden sich die Pflanzen auf den einzelnen Nelder-Rädern am augenscheinlichsten. In ING650 und GYO651 steigt die Pflanzenhöhe mit zunehmender Pflanzdichte deutlich, die Tendenz ist in SAN653 nur schwach ausgeprägt (Abbildung 4 oben). Insgesamt weisen die Pflanzen in GYO höhere Pflanzhöhen auf als die anderen beiden Flächen, wobei die Pflanzen auf SAN zwei bzw. drei Jahre jünger sind. Der Konkurrenzindex zeigt auf allen drei Flächen einen signifikanten Einfluss auf die Höhe der Pflanzen (Tabelle 4), wobei mit zunehmender Konkurrenz die Pflanzen höher sind. Der Hegyi-Index wurde hierbei in Formel 3 als nicht parametrischer Glätter eingesetzt. Des Weiteren wurden der

Wurzelhalsdurchmesser sowie die Koordinaten als unabhängige Variablen eingesetzt. Die Wirkung der Konkurrenz auf die Höhe der Pflanze ist in GYO651 am stärksten ausgeprägt (Abbildung 4, Mitte). In SAN653 besteht ein linearer Zusammenhang zwischen Konkurrenz und Pflanzenhöhe.

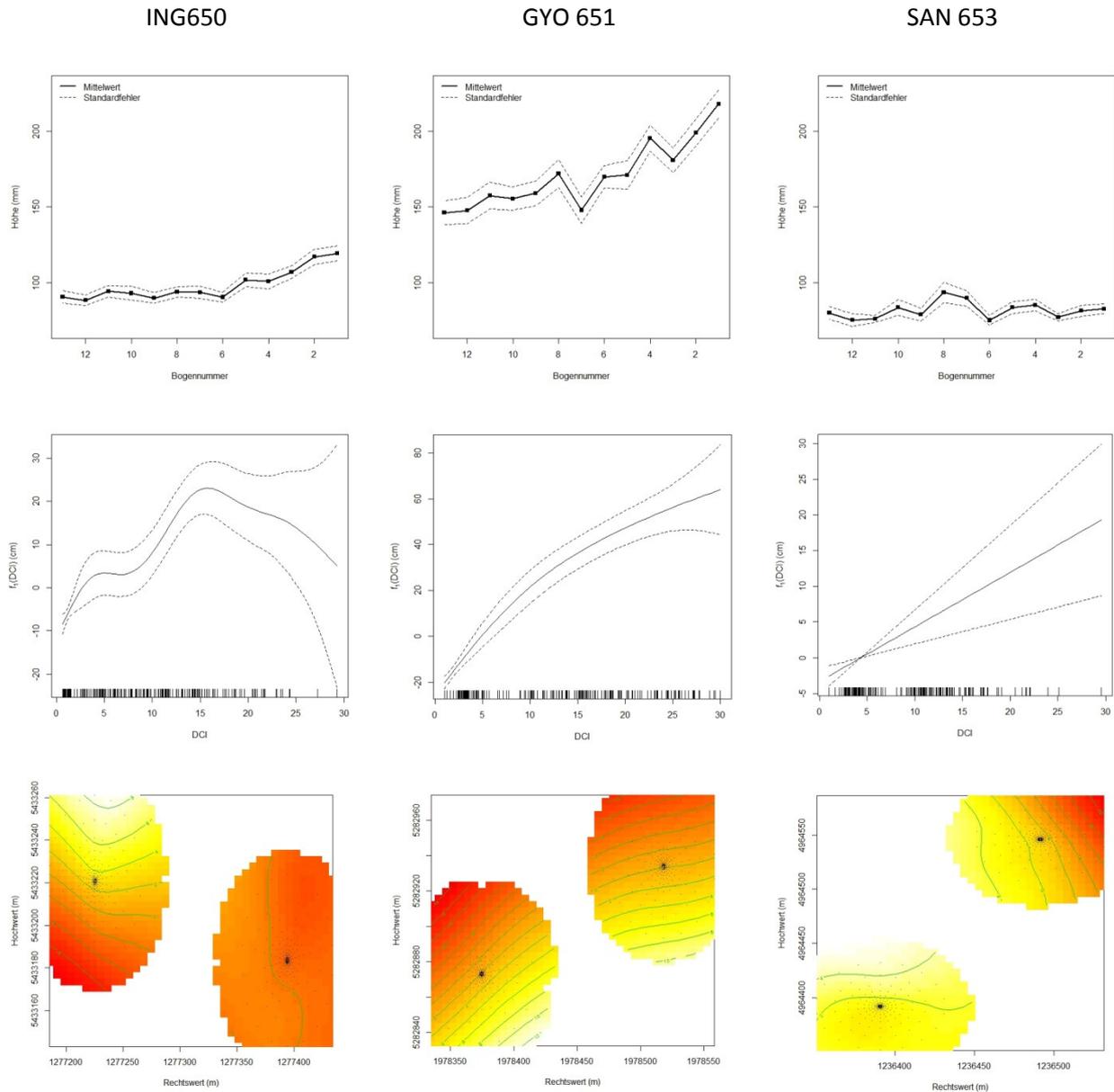


Abb. 4: Ausprägung der Höhenentwicklung für die Versuchsstandorte ING650, GYO651 und SAN653 (oben), Effekt der Konkurrenzsituation auf die Höhenentwicklung dargestellt in Form des Gewichts eines nichtlinearen Glätters nach Formel 3 unter Verwendung des Hegyi-Index (Mitte) sowie kleinstandörtliche Effekte auf die Pflanzenhöhe, Isolinien trennen unterschiedliche Bedingungen (dunkler = ungünstiger) (unten). DCI = Konkurrenzwert nach Hegyi,  $f_1$  (DCI) = Gewicht des nichtlinearen Glätters aus der Parameterschätzung.

In Abbildung 4 unten sind kleinstandörtliche Effekte auf die Pflanzenhöhe (räumliche Autokorrelation) visualisiert. Die Glättungsfunktionen für ING650 und SAN653 sind signifikant (Tabelle 4).

Tab. 4: Ergebnisse der Regressionsschätzung nach Formel 3, whd = Wurzelhalsdurchmesser,  $f_1$ (DCI) und  $f_2$ (rw,hw) sind nicht lineare Schätzfunktionen für den Hegyi-Index und für die Lageeffekte

	ING650	GYO651	SAN653							
Variable	Parameter	Schätzwert	Std. Fehler	Sig.	Schätzwert	Std. Fehler	Sig.	Schätzwert	Std. Fehler	Sig.
	$\beta_0$	44,6897	3,1068	***	34,8826	6,3929	***	25,7514	3,7022	***
whd	$\beta_1$	3,0161	0,1668	***	4,9746	0,2267	***	2,2722	0,1467	***
$f_1$ (DCI)	nicht parametrischer Glätter			***			***			***
$f_2$ (rw,hw)	nicht parametrischer Glätter			*						*

Bezüglich des Durchmessers zeichnet sich eine Tendenz zu größeren Durchmessern bei geringerer Pflanzdichte ab, die auf SAN653 am stärksten ausgeprägt ist (Abb. 5). Aufgrund der höheren Pflanzenhöhe bei hoher Pflanzdichte zeigt aber das aktuelle Pflanzenvolumen einen klaren Trend mit höheren Volumina bei hoher Dichte. Für ING650 und GYO651 liegt sogar ein linearer Zusammenhang vor. Alle in Abbildung 5 gezeigten Glättungsfunktionen für den Konkurrenzindex sind signifikant. In die Modellgleichung für das Volumen und die Kronenschirmfläche wurde der Wurzelhalsdurchmesser als unabhängige Variable integriert.

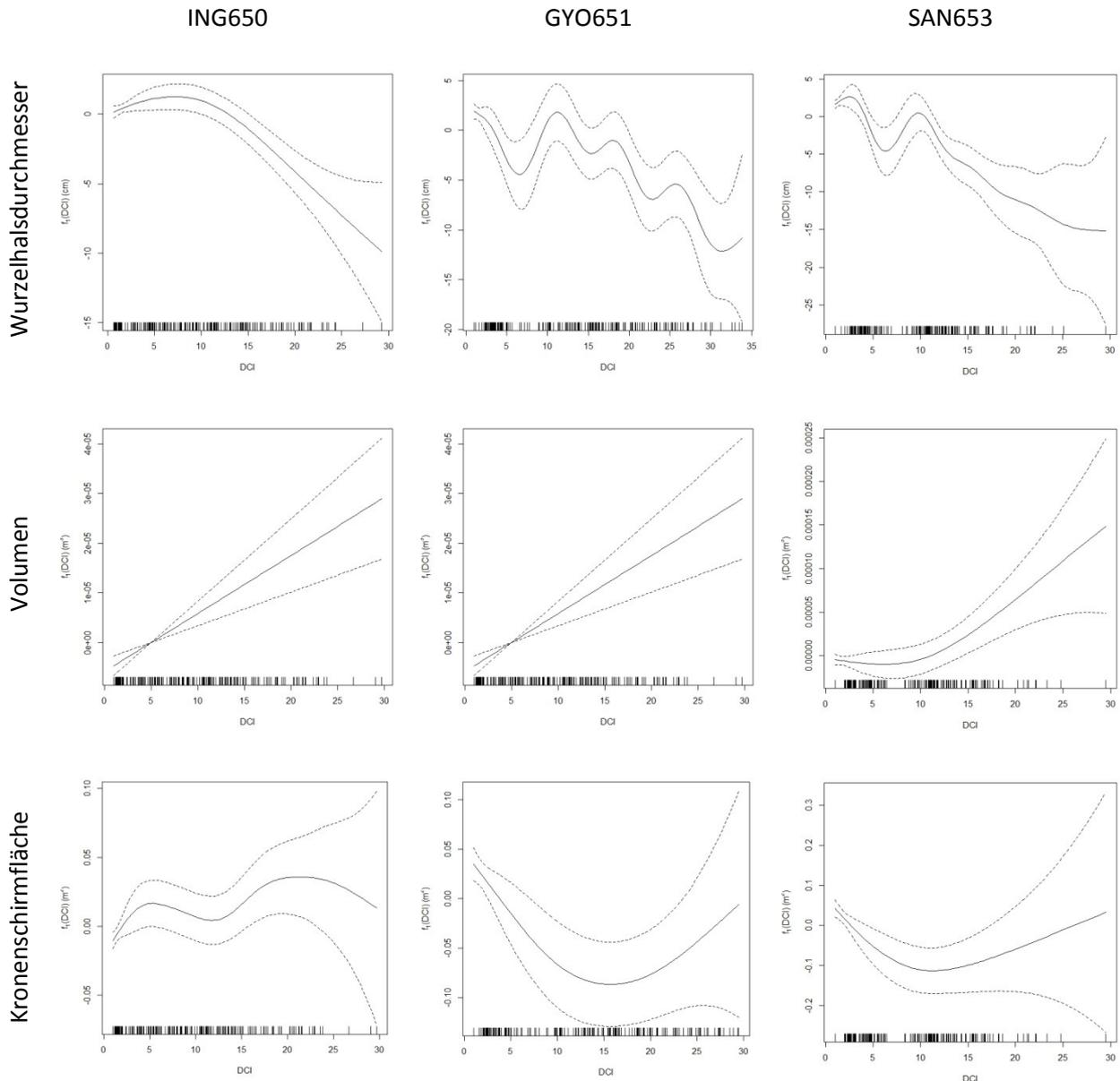


Abb. 5: Verlauf des nicht-linearen Glätters für den Hegyi-Index in Formel 3 für die abhängigen Variablen Wurzelhalsdurchmesser, Pflanzenvolumen und Kronenschirmfläche

Die Kronenausdehnung (Kronenschirmfläche) zeigt einen uneinheitlichen Zusammenhang zur Bestandesdichte. Während auf ING650 die Kronengrößen mit zunehmender Dichte eher zunehmen, scheint auf GYO651 und SAN653 bisher die Bestandesdichte keine Wirkung auf die Kronenentfaltung zu haben. Der Glätter für die Lage der Pflanzen ( $s(rw, hw)$ ) ist wie bei der Pflanzenhöhe nur bei ING650 und SAN653 signifikant.

Zur Analyse von Zuwachswerten wurde der jährliche Zuwachs für die Höhe sowie für das Volumen analysiert. In Formel 3 wurde dazu als unabhängige Variablen der Wurzelhalsdurchmesser und der Hegyi-Index zu Beginn der Wachstumsperiode eingesetzt. Konkurrenzindex und Koordinaten gingen als Glättungsfunktion ein. Auf ING650 sowie GYO651 nimmt der Höhenzuwachs mit steigender Pflanzdichte zu. Beim Volumenzuwachs zeigt sich nur bei SAN653 ein signifikanter Einfluss der Dichte auf den Volumenzuwachs, wobei ein höherer Zuwachs mit geringeren Pflanzdichten verbunden ist.

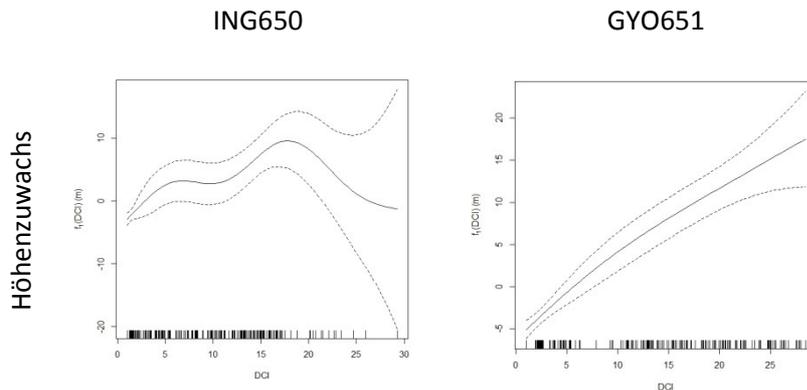


Abb. 6: Verlauf des nicht-linearen Glätters für den Hegyi-Index in Formel 3 für die abhängige Variable Höhenzuwachs

## Diskussion

### Veränderung der Wuchsbedingungen der Einzelpflanze in Nelder-Versuchen durch Mortalität

Auf den Nelderversuchen trat bis dato keine natürliche Mortalität auf. Durch Pflegemaßnahmen wurden z.T. einzelne Pflanzen unabsichtlich entfernt, die jedoch zeitnah durch morphologisch gleich strukturierte Pflanzen aus einer Pufferzone ersetzt wurden. Die Pufferzone wurde zu diesem Zweck mit identischem Pflanzmaterial (Herkunft, Sortiment) bepflanzt. Beim Ausfall einer Pflanze können bis zu acht Nachbarpflanzen vom dann nicht mehr genutzten Standraum profitieren. Abbildung 6 und Tabelle 5 demonstrieren beispielhaft, welchen Effekt ausfallende Bäume auf die Konkurrenzsituation der verbleibenden Bäume haben. Dazu werden die Baumnummern 37 und 38 des ersten Nelder-Rades von ING650 virtuell entnommen.

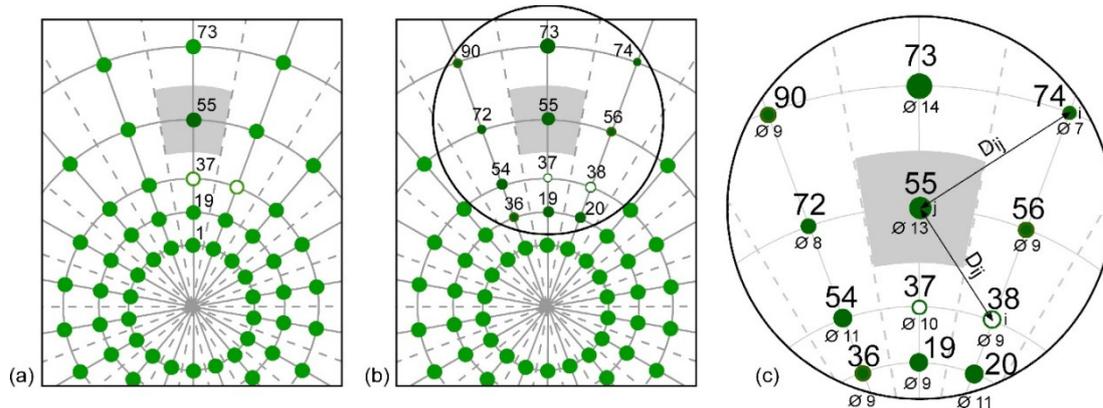


Abb. 6: Auszug aus dem verwendeten Nelder-Design (ING650, Rad 1) zur Visualisierung der verschiedenen Methoden der Konkurrenzermittlung, a) approximierter Standraum, abgeleitet aus der Zugehörigkeit der Pflanze (hier Nr. 55) zu einem konkreten Kreisbogen; b) distanz-unabhängiger Konkurrenzindex: lokaler stand density index (SDI); c) distanz-abhängiger Konkurrenzindex nach Hegyi (DCI). Große Zahlen bezeichnen die Baumnummer, kleine Zahlen den Wurzelhalsdurchmesser in mm, nicht gefüllte Punkte: ausscheidende Bäume, schwarzer Kreis: Suchradius für Konkurrenzbaume  $i$  ( $r = H_{100} * 1,25$ ),  $D_{ij}$ : Abstand vom Zentralbaum  $j$  zu den Konkurrenten

Der approximierte Standraum nach dem Nelder-Design der Pflanze Nr. 55 ändert sich durch die Entnahme der beiden genannten Pflanzen nicht (Tabelle 5), denn er errechnet sich lediglich aus der Zugehörigkeit der Pflanze zu einem Kreisbogen. Im Falle des Zentralbaumes 55 reduziert sich der Konkurrenzwert für den distanzunabhängigen Index um 12%, für den distanzabhängigen Index bereits um 16%. Die Verwendung des approximierten Standraumes würde die Konkurrenzsituation bei Auftreten von Mortalität, wie sie bei der Beobachtung von Waldbäumen auf Nelder-Versuchen mit zunehmenden Pflanzenalter eintreten wird, systematisch überschätzen.

Tab. 5: Konkurrenzwerte für Pflanze Nr. 55 (Abbildung 6) ohne Mortalität und mit simulierter Mortalität (Ausfall von Pflanzennummern 37 und 38)

Konkurrenz- index	ohne Mortalität	mit Mortalität	rel. Difference (%)
Standraum (m <sup>2</sup> )	1,8	1,8	0
DCI	5,54	4,64	-16
SDI <sub>l</sub> (n ha <sup>-1</sup> )	191	168	-12

DCI: Hegyi-index, SDI<sub>l</sub>: lokaler stand density index

### **Strukturelle Variabilität von Pflanzen aufgrund unterschiedlicher Pflanzdichten**

Die bisher auf den Nelder-Flächen beobachtete strukturelle Entwicklung der Einzelpflanzen zeigt eine klare Abhängigkeit von der Pflanzendichte. Während höhere Pflanzdichten eher das Höhenwachstum antreiben, deutet sich ein stärkeres Durchmesserwachstum bei geringerer Pflanzdichte an. Auch die Kronenmorphologie variiert über den Dichtegradienten. Die Standortbedingungen nehmen zusätzlich Einfluss auf die Strukturentwicklung. Die Einzelbaumdaten der Nelder-Flächen können dazu genutzt werden, aktuell diskutierte Theorien zur Skalierung von Pflanzenorganen zu überprüfen. Beispielsweise unterstellt die Theorie der metabolischen Skalierung einen generellen Skalierungsexponenten zwischen Kronenvolumen und Pflanzenvolumen  $\alpha_{cv,v} = \frac{3}{4}$  (Enquist et al., 1998, West et al., 2009). Empirische Studien weisen aber darauf hin, dass die allometrische Skalierung abhängig von der Art (Pretzsch und Dieler 2012, Purves et al. 2007) und Bestandesdichte (Duursma et al. 2010, Mäkelä und Valentine 2006) ausgeprägt sein kann. Da die Nelderflächen einen weiten Dichtegradienten abdecken, von Wuchsbedingungen nahe an der Selbstdurchforstungslinie bis hin zu Solitärbedingungen, können Konkurrenz- und Fazilitationseffekte eine große Bandbreite an intraspezifischer Strukturausprägung bewirken.

### **Ressourcenallokation als Ergebnis von Fazilitation und Konkurrenz**

Gegenwärtig zeigen die Pflanzen auf den untersuchten Standorten höhere Höhenzuwachsraten und höhere Pflanzvolumina, wenn höhere Pflanzdichten vorherrschen. Dies scheint zunächst ein Widerspruch zu sein, da in diesen Bereichen die höchste Konkurrenz zwischen den Pflanzen herrscht. Nach der Stressgradientenhypothese (Callaway und Walker, 1997) ist jedoch die Wachstumsreaktion einer Pflanze der Nettoeffekt aus Fazilitation, also fördernden Effekten durch benachbarte Pflanzen und Konkurrenz, also bedrängenden Effekten. Gerade in jungen Bestandesentwicklungsphasen kann beispielsweise die gegenseitige Beschattung vor Überhitzung schützen oder auch konkurrierende Begleitvegetation zurückhalten. Der resultierende Gesamteffekt aus der Kombination von fördernden und konkurrierenden Faktoren scheint für die Einzelpflanze bei den gegenwärtigen Pflanzengrößen auf den Nelder-Flächen positiv zu sein. Über ähnlich Befunde berichten auch Saha et al. (2012) für Gruppen- und Nesterpflanzungen bei Eiche. Wenn die Wurzeln der Pflanzen selbst noch nicht in Konkurrenz um bodengebundene Ressourcen getreten sind, wirkt eine Begrenzung von oberirdisch wirkenden Stressfaktoren durch erhöhte Pflanzdichte fördernd.

Aufgrund der graduellen Zunahme der Pflanzdichte in Nelder-Rädern von außen nach innen, können diese dazu beitragen, positive und negative Effekte der Dichte auf das Wachstum zu trennen. Sie unterstützen die Identifizierung von Schwellenwerten, bei denen fördernde Effekte der Pflanzdichte (Fazilitation) in konkurrierende Effekte übergehen. Auch mögliche Zeitpunkte des Übergangs von Fazilitation zu Konkurrenz in Abhängigkeit von der Pflanzdichte können durch kontinuierliche Messung auf den Nelder-Flächen festgestellt werden.

## Literatur

- Callaway, R.M., Walker, L.R. (1997): Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965
- DIPPEL, M. (1982): Evaluation of a Nelder-design Scotch pine spacing experiment in the forest district Walsrode [Lower Saxony, Germany, FR]. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung*
- Duursma, R. A., Mäkelä, A., Reid, D. E. B., Jokela, E. J., Porté, A. J. und Roberts, S. D., (2010): Self-shading affects allometric scaling in trees. *Functional Ecology* 24, 723-730
- Enquist, B. J., Brown, J. H., West, G. B., 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 410, 655-660
- Faber, P.J., (1982): Estimation of the space utilized for growth in Nelder spacing experiments. Vorträge der Tagung der Sektion Ertragskunde (Weibersbrunn, Mai 1982), Dtsch. Verband forstlicher Forschungsanst, pp. 13–16
- Hegyí, F. (1974): A simulation model for managing Jack-pine stands. In: FRIES J (ed) Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forest, Stockholm, Sweden, pp 74-90 (379 p)
- Mäkelä, A. und Valentine, H. (2006): Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* 87, 2967-2972
- Nelder, A. J. (1962): New Kinds of Sytematic Designs for Spacing Experiments. *Biometrics* 18 (3): 283-307
- Pretzsch, H., und Dieler, J. (2012): Evidence of variant intra-and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia*, 169(3), 637-649
- Purves, D. W., Lichstein, J. W., Pacala, S. W., (2007): Crown Plasticity and Competition for Canopy Space: A New Spatially Implicit Model Parameterized for 250 North American Tree Species. *PLoS ONE* 2, e870
- Redmond, R., Gallagher, G. und Mac Siúrtáin, M. (2005): Systematic Spacing Trials for Palntation Research and Demonstration. *Conford, Silviculture /Management* 12
- Saha, S. , Kuehne, C., Kohnle, U., Brang, P., Ehring, A., Geisel, J., Leder, B., Muth, M., Petersen, R., Peter, J., Ruhm, W. und Bauhus, J. (2012): Growth and quality of young oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) grown in cluster plantings in central Europe: A weighted meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 283: 106-118
- Spellmann, H. und Nagel, J. (1992): Auswertung des Nelder-Pflanzverbandversuches mit Kiefer im Forstamt Walsrode. *Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt*, S. 149-161
- West, G. B., Enquist, B. J., Brown, J. H., (2009): A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 7040-7045