

Diversität und Produktivität von Wäldern

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München

(Mit 9 Abbildungen)

Von H. PRETZSCH

(Angenommen Dezember 2002)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Biodiversität; Artenvielfalt; Produktivität; Leistungsvergleich Rein- versus Mischbestand; ökologische Nische; Dichte-Wachstums-Beziehung; Risiko; Störung.

Biodiversity; species richness; productivity; productivity of pure and mixed stands; ecological niche; density-growth-relationship; risk; disturbances.

1. GESCHICHTE DER MISCHBESTANDSFRAGE

Am Anfang der planmäßigen Forstwirtschaft und der systematischen Forstwissenschaft stand das Streben nach nachhaltiger Holzproduktion. Aus dem von HANS KARL VON CARLOWITZ (1645–1715) vorgedachten Prinzip der Nachhaltigkeit entwickelten GEORG LUDWIG HARTIG (1764–1837) und HEINRICH COTTA (1763–1844) Methoden zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Forstbetrieben. Hauptforderung war die nachhaltige Produktion von Holz. Diversität, Schutz- und Erholungsfunktionen wurden u. a. von OTTO FRIEDERICH VON HAGEN (1817–1880) benannt, im Regelwerk der Nachhaltsplanung aber nicht berücksichtigt. Verbreitet war die Auffassung, dass sonstige Waldfunktionen automatisch – gleichsam im Kielwasser einer nachhaltigen Holzproduktion – mit erfüllt würden. Erst DIETRICHS Funktionenlehre (1957) brachte den Wald als Lebens- und Erholungsraum und als Schutz für Klima, Boden und Wasser in die Debatte. Heute besteht internationaler Konsens darin, dass die Funktionsvielfalt des Waldes Schutz der forstlichen Ressourcen, Gesundheit und Vitalität forstlicher Ökosysteme, Produktion von Holz und anderen Produkten des Waldes, biologische Diversität, Schutzfunktionen und sozio-ökonomische Funktionen des Waldes einschließt (MCPFE, 2000). Die Nachhaltigkeit der Biodiversität wird zum Imperativ erhoben wie früher die Nachhaltigkeit der Holzproduktion. Wie aber hängen Biodiversität und Produktivität zusammen? Im Folgenden wird die forstpraktisch besonders relevante Frage in den Mittelpunkt gestellt, wie Baumartenvielfalt und Produktivität von Wäldern zusammenhängen.

Zur Mischbestandsfrage bemerkt GEORG LUDWIG HARTIG (1791, S. 134) „...daß die Vermischung der Laub- und Nadelhölzer nicht vortheilhaft sei, weil das Nadelholz gewöhnlich das Laubholz verdränge, und weil eine Art die andere im Wachstum hindere; daß man also mit Fleiß keine vermischte Laub- und Nadelwälder anziehen...solle“. Gravierende Produktionsverluste von Misch-

beständen befürchtend, empfiehlt HARTIG (1804, S. 40) „...alle aus Nadelholz und Laubholz vermischten Bestände sollen, sobald es die Umstände erlauben, in reine Bestände von der einen oder andern Holzart umgeformt werden.“. Widerspruch dagegen kommt von COTTA (1828, S. 115) „Das Bestreben überall reine Waldungen zu erzielen, gründet sich auf ein altes höchst schädliches Vorurtheil... Da nicht alle Holzarten sich auf gleiche Weise ernähren, so ist ihr Wuchs bei Vermischungen freudiger, und weder die Insekten noch die Winde können so viel Schaden anrichten; auch erlangt man überall verschiedenerlei Holz zur Befriedigung mehrfacher Bedürfnisse.“. GAYER unterstützt diese Auffassung (1886, S. 31) „...der Mischwald erzeugt nicht nur mehr, sondern auch wertvolleres Nutzholz, als der reine Bestandswuchs.“. Noch optimistischer äußert sich MÖLLER (1922, S. 41–42) „... setzen wir den Bestand aus Licht- und Schattenholzarten zusammen, [...] so wird die Möglichkeit der Holzerzeugung weiter erhöht; denn es kann nun mit dem Untereinanderschieben der Altersklassen noch erheblich weiter gegangen werden als im reinen Bestandesaufbau einer Holzart“. WIEDEMANN kommentiert den Optimismus der zitierten Waldbauer (1951, S. 341) „...auch im Waldbau muss neben das Gefühl die Zahl treten.“. Erst die Auswertung langfristiger Versuchsflächen, die seit Gründung der Forstlichen Versuchsanstalten in den Jahren 1870 bis 1880 in vielen europäischen Ländern unter Beobachtung genommen wurden, ermöglicht ein nach Arten und Standorten differenzierteres Bild der Leistungsrelation zwischen Rein- und Mischbestand.

Zunächst einmal dämpften die Auswertungen langfristiger Versuchsflächen die Hoffnung auf Mehrleistung durch Mischung. Denn sie erbrachten für Reinbestände aus Fichte *Picea abies* (L.) Karst. oder Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. auf vielen Standorten in temperierten und borealen Zonen eine weit überlegene Produktivität (ASSMANN, 1970; SCHÖBER, 1975; SCHWAPPACH, 1912; WIEDEMANN, 1949). Ähnliche Überlegenheit erbringen Pinus-Arten im mediterranen und Eukalyptus- und Albizia-Arten in subtropischen und tropischen Klimazonen (KELTY, 1992; WECK, 1955). Soll die Trockenstoffleistung maximiert werden, so gibt es auf vielen Standorten keine Alternative zu Reinbeständen dieser Arten.

Vorliegender Beitrag wertet die aus dem eigenem Versuchsflächennetz verfügbaren und aus der Literatur bekannten Mischbestandsversuche zusammenfassend aus, um Möglichkeiten der Mehr- oder Minderleistungen in Mischbeständen einzuzugrenzen und

Ursachen dafür zu identifizieren. Über die Arbeiten von CANNELL et al. (1992), KELTY (1992) oder OLSTHOORN et al. (1999) geht der Beitrag in folgenden Punkten hinaus: Nach Entwicklung geeigneter Ansätze und Maßzahlen für Leistungsvergleiche werden für wirtschaftlich wichtige Baumarten der temperierten und borealen Klimazone gesicherte Rahmenwerte der Mehr- und Minderleistungen abgeleitet. Es wird die Art- und Standortabhängigkeit der Leistungsrelation zwischen Rein- und Mischbestand dargestellt. Entscheidend ist, dass Bestandesbehandlung und Risiko in den Leistungsvergleich einbezogen werden. Die Auswertung kann sich auf ein in Beobachtungsdauer, Stichprobenumfang und waldbaulichem Behandlungsspektrum einmaliges Netz von Rein- und Mischbestandsversuchen stützen.

2. THEORIE

In Grünland- und Waldökosystemen wird ein logarithmischer Anstieg der Produktivität mit der Artenzahl festgestellt (CASPERSEN und PACALA, 2001; HECTOR et al., 1999; LOREAU et al., 2001). Ein Produktionsgewinn ist demnach am ehesten beim Übergang von Monokulturen zu Zwei-Arten-Mischungen quantitativ nachweisbar. Eine etwaige Produktionssteigerung nimmt mit jeder weiteren Art degressiv ab. Deshalb stehen im Folgenden Reinbestände und Mischbestände aus zwei Arten im Mittelpunkt. Unter den Mischwäldern sind Zwei-Arten-Mischungen flächenmäßig von besonderer Bedeutung (BARTELINK und OLSTHOORN, 1999) und wissenschaftlich am ehesten untersucht (KELTY, 1992).

Ökologische Nische, Standort-Leistungs-Relation

Überlegungen zur Produktivität p_{12} eines Mischbestandes aus zwei Arten beziehen sich meist auf die Leistung p_1 bzw. p_2 entsprechender Reinbestände auf demselben Standort. Bei zuwachsneutralen Wechselwirkungseffekten stellt sich die Leistung des Mischbestandes p_{12} als mit den Mischungsanteilen m_1 und m_2 gewichtete Leistung der Reinbestände dar $p_{12} = m_1 \cdot p_1 + m_2 \cdot p_2$. Ausschlaggebend für das Gesamtwachstum als Resultat der Mischung sind die ökologischen Nischen der Arten und ihre Kompatibilität, denn hier-

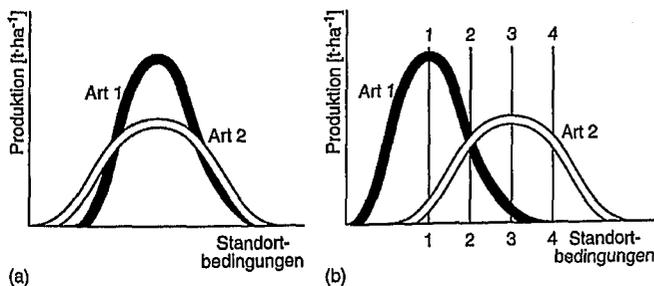


Abb. 1a und b

Trockenstoffproduktion verschiedener Baumarten in Abhängigkeit von den Standortbedingungen.

- (a) Produktivität zweier Baumarten mit ähnlicher ökologischer Amplitude, aber unterschiedlichem Leistungsniveau.
 (b) Produktivität zweier Baumarten mit unterschiedlicher ökologischer Amplitude. Die unterhalb der x-Achse eingetragenen Ziffern 1 bis 4 repräsentieren unterschiedliche Standortbedingungen, auf welche die Arten 1 und 2 mit unterschiedlichem Wachstum reagieren (vgl. Abb. 2).

Dry biomass production of various tree species in relation to site conditions.

- (a) Productivity of two tree species with similar ecological amplitude but different levels of production.
 (b) Productivity of two tree species with different ecological amplitudes. Numbers 1 to 4 below the x-axis represent different site conditions to which species 1 and 2 show different growth responses (cf. Fig. 2).

durch wird ihre Leistung auf gegebenem Standort determiniert. Von besonderem Interesse sind positive Wechselwirkungen, die eine Überlegenheit des Mischbestandes erbringen. Die Aussicht auf eine solche Überlegenheit der Mischung hängt von der Leistungsrelation zwischen p_1 und p_2 und von eventuellen positiven Mischungseffekten ab.

Die Zusammenhänge werden an zwei Modellbeispielen verdeutlicht, die sich aus Arten mit ähnlicher bzw. unterschiedlicher ökologischer Nische aufbauen (Abb. 1 a bzw. b). Die unimodalen Dosis-Wirkungskurven repräsentieren die unterschiedlichen Nischen, indem sie die arttypische Abhängigkeit der Produktivität von den Wuchsbedingungen darstellen. Die hier einfachheitshalber eindimensional aufgetragenen Wuchsbedingungen bauen sich aus einem n-dimensionalen Vektor von Umweltfaktoren (z. B. Temperatur, pH-Wert des Bodens, Immissionsbelastung, Sturm- oder Schneebelastung) und Ressourcenangebot (z. B. Strahlung, Wasser, Nährstoffversorgung, Kohlendioxid-Gehalt der Luft usw.) auf. Im ersten Fall (Abb. 1 a) besitzen die Baumarten 1 und 2 eine ähnliche ökologische Nische, unterscheiden sich auf gegebenem Standort aber erheblich in der Wuchsleistung. Beispiele hierfür sind die Überlegenheit der Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. gegenüber Kiefer *Pinus sylvestris* L. oder die der Roteiche *Quercus rubra* L. gegenüber Traubeneiche *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in weiten Bereichen der ökologischen Amplitude dieser Baumarten. Die Leistungen p_1 und p_2 der über- und unterlegenen Baumarten sind in diesen Fällen so unterschiedlich, dass die Beimischung der unterlegenen Baumart meist zur Minderung der Gesamtleistung führt.

Verwickelter werden die Verhältnisse, wenn sich die Mischbaumarten in ihrer ökologischen Nische deutlich unterscheiden (Abb. 1 b). Angenommen die Arten 1 und 2 werden auf insgesamt 4 verschiedenen Standorten gemischt (Standorte 1 bis 4). Dann werden die Leistungsrelationen je nach Standortbedingungen erheblich variieren. Auf dem für Art 1 optimalen Standort 1 wird eine Beimischung der Art 2, die dort im Pessimum ist, zur Bürde. Auf dem für beide Arten gut geeigneten Standort 2 sind die Kräfteverhältnisse balanciert. Auf dem für Art 2 optimalen Standort 3 wirkt die im Pessimum befindliche Art 1 zu wachsbremsend. Praxisrelevante Beispiele für eine derartige Unterlegenheit einer Art bilden Mischbestände aus Buche *Fagus sylvatica* L. und Eiche *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. auf frischen Kalkstandorten oder aus Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Buche *Fagus sylvatica* L. auf basenarmen feucht-kühlen Standorten; im ersten Fall ist die Eiche, im zweiten die Buche nur durch waldbauliche Förderung zu halten. Auf Standort 4 wird Art 1 über kurz oder lang verschwinden und Art 2 eine gute Produktivität erreichen. Abbildung 2, a-d veranschaulicht die Produktivitäten p_1 und p_2 der Arten 1 und 2 auf den Standorten 1 bis 4. Auf der rechten und linken Seitenlinie ist jeweils die Produktivität der Arten 1 bzw. 2 im Reinbestand aufgetragen. Für die Standorte 1 bis 4 ergibt sich die Relation $p_1 > p_2$, $p_1 = p_2$, $p_1 < p_2$ und $p_1 < p_2$ mit $p_1 = 0$. Das Modellbeispiel macht die je nach Standort divergierenden Leistungsrelationen zwischen Mischbaumarten verständlich und warnt vor Verallgemeinerung von Versuchsergebnissen. Bestehen zuwachsneutrale Wechselwirkungen zwischen den Arten, so liegt die Produktivität im Mischbestand p_{12} auf der Referenzgeraden zwischen p_1 und p_2 (gestrichelte Linien). Eine zunehmende Beimischung äußert sich dann in einer proportionalen Veränderung von p_{12} .

Quantifizierung von Wechselwirkungseffekten

Weicht die Leistung p_{12} positiv oder negativ von dieser Referenzgeraden ab (konvexe bzw. konkave Kurven in Abb. 2), so zeigt dies eine produktivitätssteigernde bzw. -mindernde Wechselwirkung zwischen den Arten an. Missverständnisse resultieren häufig aus

einer Verwechslung von relativen mit absoluten Leistungsüberlegenheiten.

Eine *relative* Leistungsüberlegenheit des Mischbestandes gegenüber dem Reinbestand liegt vor, wenn die Arten 1 und 2 im Mischbestand zusammen mehr produzieren, als auf gleichgroßen, vergleichbaren Reinbestandsflächen nebeneinander, sodass $p_{12} > m_1 \cdot p_1 + m_2 \cdot p_2$. Die prozentische relative Leistungsüberlegenheit bzw. -unterlegenheit errechnet sich nach $\Delta p_{rel} = [p_{12} / (m_1 \cdot p_1 + m_2 \cdot p_2) - 1] \cdot 100$. Dabei bezeichnen p_1 und p_2 die Produktionsleistung der Arten 1 und 2 im Reinbestand, p_{12} die Produktionsleistung beider Arten im Mischbestand, m_1 und m_2 geben die Anteile der Arten 1 und 2 im Mischbestand an, die z.B. über die Anteile beider Arten an der Trockenmasse w berechnet werden $m_1 = w_1 / (w_1 + w_2)$ bzw. $m_2 = w_2 / (w_1 + w_2)$. Auf *Abbildung 2* repräsentieren die durchgezogenen, konvex verlaufenden Linien positive Wechselwirkungen und die punktierten, konkav verlaufenden Linien negative Wechsel-

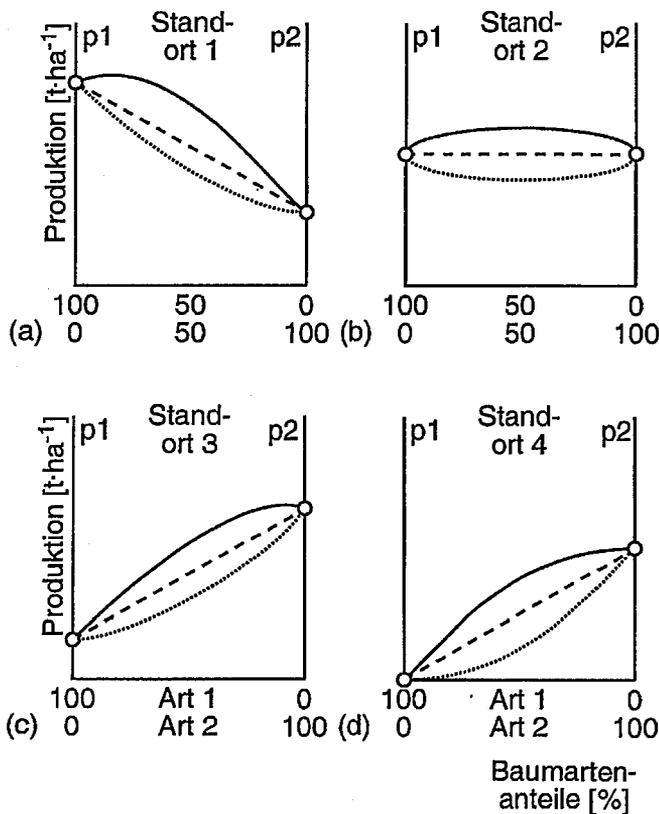


Abb. 2 a-d

Trockenstoffproduktion zweier Baumarten im Rein- und Mischbestand unter variierenden Standortbedingungen 1 bis 4 (vgl. *Abb. 1*). Schematisch dargestellt ist die Trockenstoffleistung p_1 und p_2 der Arten 1 und 2 im Reinbestand (linke bzw. rechte y-Achse). Die Verbindungslinien geben die Erwartungswerte für die Produktivität p_{12} im Mischbestand für unterschiedliche Mischungsproportionen an. Die linearen Verbindungslinien (gestrichelt) repräsentieren neutrale Wechselwirkungen zwischen Baumarten 1 und 2, die durchgezogenen und punktierten Linien spiegeln positive bzw. negative Wechselwirkungen wider.

Dry biomass production for two species in pure and mixed stands under varying site conditions 1 to 4 (cf. *Fig. 1*). The scheme represents the dry biomass productivities p_1 and p_2 of species 1 and 2 in the pure stand (left and right y-axis respectively). The connecting lines show expected values for productivity p_{12} in the mixture for different mixture proportions. The linear connecting lines (dashed) represent neutral interaction effects between species 1 and 2, the continuous and dotted lines reflect positive and negative effects from the species mixture respectively.

wirkungen durch Mischung. Welche der beteiligten Arten durch die Mischung gefördert oder gebremst wird, kann analog ermittelt werden. Die im Reinbestand gemessene Leistung p_1 wird dem Zuwachs dieser Baumart im Mischbestand $p_{1(2)}$ gegenübergestellt. Wenn sich, wie bei der Mischung von Lärche *Larix decidua* Mill. und Fichte *Picea abies* (L.) Karst. (vgl. *Abb. 6 c*) ergibt, dass $p_{1(2)} > m_1 \cdot p_1$ und $p_{1(2)} > m_2 \cdot p_2$, so beweist das für beide Baumarten einen positiven Mischungseffekt.

Von einer *absoluten* Überlegenheit des Mischbestandes gegenüber dem Reinbestand kann gesprochen werden, wenn $p_{12} > \max(p_1, p_2)$ ist. Eine absolute Unterlegenheit liegt dann vor, wenn $p_{12} < \min(p_1, p_2)$ ist. Die Leistung des Mischbestandes liegt dann über bzw. unter jener der Reinbestände aus den Arten 1 und 2. Für die absolute Über- und Unterlegenheit ergibt sich demnach $\Delta p_{abs} = [p_{12} / \max(p_1, p_2) - 1] \cdot 100$ bzw. $\Delta p_{abs} = [p_{12} / \min(p_1, p_2) - 1] \cdot 100$. Zur Verdeutlichung dieser Zusammenhänge soll ein letztes Mal auf das Modellbeispiel zurückgekommen werden. Überschreiten die konvex verlaufenden, durchgezogenen Verbindungslinien in *Abbildung 2* sowohl p_1 als auch p_2 , so liegt absolute Überlegenheit vor. Dies trifft auf Standort 2 für alle Mischungsproportionen und auf den Standorten 1 und 3 bei Annäherung der Mischungsanteile an den leistungsstärkeren Reinbestand zu.

Nur selten steht für Leistungsvergleiche die Trockensubstanz an Baumholz zur Verfügung; Aussagen beschränken sich meist auf das forstwirtschaftlich relevante Stammvolumen. Die folgenden Leistungsvergleiche basieren überwiegend auf der Gesamtwuchsleistung an Trockenstoff ($t \cdot ha^{-1}$), denn aufgrund ihrer verschiedenen spezifischen Dichten sind Leistungsvergleiche zwischen den im Folgenden genannten Baumarten nur auf der Basis der Trockenstanzleistung aussagekräftig (ASSMANN, 1970). Recherchierte Volumenangaben werden mit den Raumdichten von TRENDLENBURG et al. (1955) bzw. KNIGGE und SCHULZ (1966) in Trockenmasse umgerechnet. Die Dichten betragen für Buche *Fagus sylvatica* L. 0,554, Fichte *Picea abies* (L.) Karst. 0,377, Kiefer *Pinus sylvestris* L. 0,431, Eiche *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. 0,561, Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. 0,412, Lärche *Larix decidua* Mill. 0,487, Ahorn *Acer pseudoplatanus* L. 0,522 und Esche *Fraxinus excelsior* L. 0,564 $kg \cdot m^{-3}$.

Leistungsgewinne durch Risikostreuung und Diversifikation

Reagiert eine der gemischten Arten empfindlicher auf eine Störung, so kann die Dank ihrer ökologischen Amplitude robustere andere Art von dieser Schwächung oder dem Ausfall der unterlegenen Art profitieren. Verschieben sich beispielsweise Umweltfaktoren und Ressourcenangebot zu Ungunsten von Art 1 (*Abb. 3*, Pfeil 1 → 3), so würde das in Reinbeständen eine signifikante Produktionsminderung bewirken. Wenn nun aber eine zweite Art beige-mischt ist, die besser an die neuen Wuchsbedingungen angepasst ist, so kann sie den Zuwachs stabilisieren. Verfügbare Ressourcen werden dann vermehrt von Art 2 genutzt, verbessern deren Produktivität und deren Raumbesetzung. Bei der Ressourcenverteilung wird also von der einen Baumart auf die andere umgesteuert. Ähnliches gilt beim Totalausfall einer Art infolge von biotischen Kalamitäten oder Alterstod. Die verbleibende Mischbaumart kann Zuwachsverluste durch Mehrzuwachs ausgleichen, und das um so besser, je regelmäßiger sie über die Bestandesfläche verteilt ist. Der Vorteil der Mischung besteht in beiden Fällen in der Risikostreuung als Folge waldbaulicher Diversifikation.

3. EMPIRIE

Leistungsrelation zwischen den Mischbaumarten

Unter den Hauptbaumarten einer Wuchsregion überragen meist einige die anderen in ihrer Gesamtwuchsleistung, z. B. *Pinus pinaster* ARR. auf der iberischen Halbinsel, *Picea sitchensis*

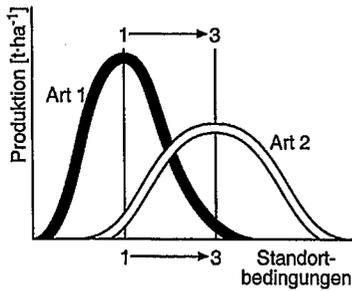


Abb. 3

Trockenstoffproduktion der Arten 1 und 2 (fett bzw. mager ausgezogene Linie) in Abhängigkeit von den Standortbedingungen. Die Verschiebung der Standortbedingungen von 1 nach 3 (eingetragene Pfeile) bedeutet für Art 1 eine einschneidende Zuwachsminderung. Sind die Arten 1 und 2 gemischt, so kann Art 2 eine Minderung des Bestandeszuwachses auffangen.

Dry biomass production for species 1 and 2 (fat and thin solid lines respectively) in relation to site conditions. The shift in site conditions from 1 to 3 (arrows) results in a considerable increment loss for species 1. If species 1 and 2 are mixed, species 2 is capable of compensating for a loss in stand increment.

(BONG.) CARR. im atlantisch getönten Westeuropa. In Zentral-europa übernehmen diese Favoritenrolle häufig Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. An der auf Stammholz bezogenen Überlegenheit ändert sich kaum etwas, wenn Ast-, Blatt- und Wurzelbiomasse sowie Fruktifikation eingerechnet werden (ASSMANN, 1970). Auf vielen Standorten übernehmen Fichte und Douglasie deshalb die Überlegenheit der Art 1 in der auf *Abbildung 1* a skizzierten Mischungskonstellation.

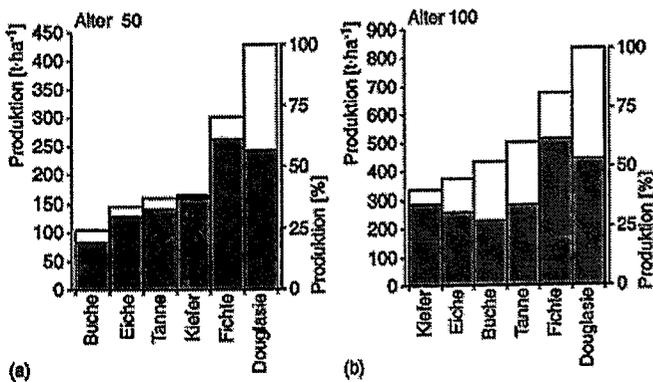


Abb. 4 a und b

Gesamtwuchsleistung an Stammholz-Trockenstoff für ausgewählte Wirtschaftsbaumarten im Alter 50 und 100 (a bzw. b) bei mäßiger Durchforstung. Dargestellt ist die Produktion für die beste und schlechteste Bonität (obere bzw. untere Säulenhöhe), berechnet nach den Ertragstafeln für Buche *Fagus sylvatica* L. (SCHÖBER, 1967), Eiche *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. (JÜTTNER, 1955), Tanne *Abies alba* Mill. (HAUSSER, 1956), Kiefer *Pinus sylvestris* L. (WIEDEMANN, 1948), Fichte *Picea abies* (L.) Karst. (ASSMANN und FRANZ, 1963) und Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (BERGEL, 1985).

Total yield in stem dry biomass for selected commercial tree species aged 50 to 100 years (a and b respectively) under moderate thinning. This shows production for best and worst yield classes (upper and lower column respectively) calculated from yield tables for *Fagus sylvatica* L. (SCHÖBER, 1967), *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. (JÜTTNER, 1955), *Abies alba* Mill. (HAUSSER, 1956), *Pinus sylvestris* L. (WIEDEMANN, 1948), *Picea abies* (L.) Karst. (ASSMANN and FRANZ, 1963) and *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (BERGEL, 1985).

Abbildung 4 zeigt für das Alter 50 (links) und 100 (rechts) die Reihung wichtiger Baumarten im Reinbestand hinsichtlich der Gesamtwuchsleistung an Trockenstoff. Für den Vergleich wurden die Volumenleistungen ($m^3 \cdot ha^{-1}$), die gängige Ertragstafeln bei mäßiger Durchforstung für die besten bzw. schlechtesten Standorte ausweisen, in Trockenstoffleistung ($t \cdot ha^{-1}$) umgerechnet. Da sich die verwendeten Ertragstafeln teilweise auf unterschiedliche Wuchsgebiete beziehen und dort sicher nicht immer die absolut besten und schwächsten Standorte repräsentieren, sind die folgenden Leistungsvergleiche als grober Anhalt zu verstehen. Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. und Fichte *Picea abies* (L.) Karst. leisten bis zum Alter 50 das 2- bis 4-fache sonstiger Wirtschaftsbaumarten. Im Alter 100 stehen Fichte und Douglasie noch immer an der Spitze, das Gefälle zu anderen Baumarten wird lediglich geringer. Buche *Fagus sylvatica* L. und Tanne *Abies alba* Mill., die im Alter 50 im unteren oder mittleren Drittel lagen, rücken bis zum Alter 100 deutlich auf. Andersherum büßt die früh kulminierende Kiefer *Pinus sylvestris* L. ihre Überlegenheit ein. Die Veränderung der Rangfolge hinsichtlich der Produktivität zwischen dem Alter 50 und 100 unterstreicht den Einfluss des Alters auf die Ergebnisse von Leistungsvergleichen.

Angesichts ihrer überlegenen Produktivität laufen Beimischungen zu Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb. regelmäßig auf eine Produktionsminderung hinaus. Die Einbußen durch Beimischung einer unterlegenen Baumart können in der Regel nicht durch positive Wechselwirkungen der Mischbaumarten kompensiert werden. Angenommen auf einem Standort beträgt die Trockenstoffleistung der Fichte im Reinbestand 800 und die der Buche $480 t \cdot ha^{-1}$. Nehmen wir weiter an, dem Fichtenbestand werden 50% Buche beigemischt und es herrschen neutrale Wechselwirkungen zwischen den Arten. Dann würde sich die Leistung des Mischbestandes auf $p_{12} = 0.5 \cdot 800 t \cdot ha^{-1} + 0.5 \cdot 480 t \cdot ha^{-1} = 640 t \cdot ha^{-1}$, d. h. 80% des Fichtenreinbestandes vermindern, was einem Verlust von 20% entspräche. Um dennoch eine Überlegenheit gegenüber dem Reinbestand zu erzielen, müsste die positive Wechselwirkung der Mischung dieses Defizit kompensieren. Für eine wechselseitige Förderung der Baumarten Fichte und Buche von 20% gibt es aber keine Beispiele. So gesehen ist gegenüber dem besserwüchsigen Reinbestand aus Fichte *Picea abies* (L.) Karst. fast jede Beimischung eine Bürde. Diese große Überlegenheit erklärt den Siegeszug von Reinbeständen aus Fichte oder Douglasie. Angesichts des eingangs skizzierten Strebens nach multikriterieller Nachhaltigkeit gerät die einseitige und kurzfristige Optimierung der Produktivität allerdings zunehmend in die Kritik.

Leistungsrelation in Abhängigkeit vom Standort

Das zuvor diskutierte Modellbeispiel zeigt, wie stark die Leistungsrelation zwischen zwei Baumarten mit unterschiedlichen ökologischen Amplituden von Standort zu Standort variieren kann (*Abb. 2 a-d*). Zunächst widersprüchlich erscheinende Resultate von identischen Artenmischungen werden durch Einbeziehung der Standortbedingungen verständlich. Für die in Mitteleuropa wichtigste und am besten untersuchte Mischung Fichte/Buche *Picea abies* (L.) Karst./*Fagus sylvatica* L. sei der Einfluss der Standortbedingungen auf die Leistungsrelation zwischen Rein- und Mischbestand verdeutlicht. Hierfür steht eine einzigartige Datenbasis von 9 langfristig beobachteten Versuchsflächen mit 33 Parzellen zur Verfügung. Sie datieren bis in das Jahr 1928 zurück. Das Standort-spektrum reicht von basenreichen, warm-trockenen Buchenstandorten in Mittel- und Norddeutschland bis zu basenarmen, kühlen, niederschlagsreichen typischen Fichten-Standorten in Südbayern. Die Versuchsanlagen umfassen Parzellen in Rein- und Mischbeständen mit unterschiedlichen Mischungsanteilen. Seit Versuchsbeginn wurden die Rein- und Mischbestandsparzellen mäßig hochdurchforstet, also im Kronendach geschlossen gehalten. Der

Mischungsanteil der Buche liegt zwischen 30 und 50 Prozent. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich auf das Alter 100.

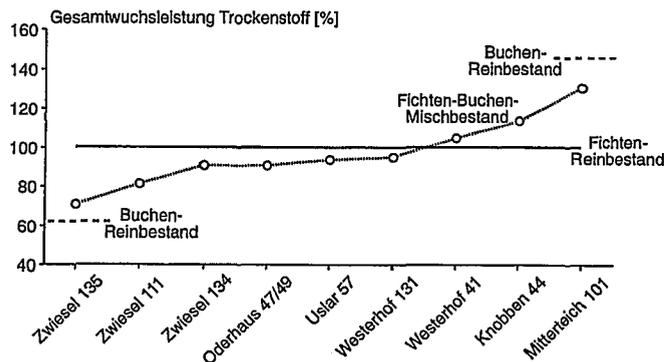


Abb. 5

Leistungsrelation zwischen Fichtenreinbeständen *Picea abies* (L.) Karst. (100 %-Linie) und Fichten-Buchen-Mischbeständen (*Picea abies* (L.) Karst. bzw. *Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Standortbedingungen. Dargestellt ist die relative Gesamtwuchsleistung an Trockenstoff auf langfristigen Versuchsflächen im Alter 100.

Productivity relationships between pure Norway spruce stands *Picea abies* (L.) Karst. (100 % line) and spruce-beech stands (*Picea abies* (L.) Karst., *Fagus sylvatica* L. resp.) in relation to site conditions.

It shows the relative total growth of dry biomass on long-term experimental plots at age 100.

Die Vorräte an Trockensubstanz liegen in diesem Alter zwischen 500 und 1300 t · ha⁻¹ bei der Fichte und 400 bis 1100 t · ha⁻¹ im Buchenreinbestand. Die Vorräte der Mischbestände liegen jeweils zwischen den zugehörigen Reinbestands-Parzellen. Je nach Gunst oder Ungunst des Standortes für Fichte und Buche nähern sie sich dem Fichten- bzw. Buchen-Reinbestand. Dasselbe gilt für die Gesamtwuchsleistung an Trockenstoff, die aufgrund der langen Beobachtungsdauer bekannt ist. In *Abbildung 5* ist die Gesamtwuchsleistung der Mischbestände jeweils in Relation zur Gesamtwuchsleistung der benachbarten standortgleichen Fichten-Reinbestände (100 %-Linie) dargestellt. Dabei sind die Versuchsflächen so gereiht, dass im linken Bereich der Grafik die Versuche auf optimalen Fichtenstandorten eingetragen sind. Von links nach rechts verschlechtern sich die Wuchsbedingungen für die Fichte, während sie sich für die Buche verbessern. Ganz rechts sind die Mischungsergebnisse auf optimalen Buchenstandorten aufgetragen. Für die Versuche Zwiesel 135 und Mitterteich 101, die das untere bzw. obere Leistungsspektrum der Buche markieren, ist das Leistungsniveau der Buche, ebenfalls bezogen auf den Fichten-Reinbestand, eingetragen (gebrochene Linie). Demnach führt eine 30–50%-ige Beimischung der Buche auf Fichten-Standorten zu einem Produktivitätsrückgang auf 70 % des Fichten-Reinbestandes. Auf Buchenstandorten bewirkt die Beimischung der Buche eine Produktivitätssteigerung auf 130 % der Fichte. Im ersten Fall ist jede beigemischte Buche eine Bürde, im zweiten Fall jede beigemischte Buche ein Gewinn gegenüber der Produktivität im Fichten-Reinbestand. Die Wechselwirkungseffekte Δp_{rel} zwischen Fichte und Buche liegen zwischen +10 und -20%. In allen Fällen liegt der Mischbestand in der Produktivität aber zwischen den jeweiligen Reinbeständen.

Auch in der Untersuchung von JENSEN (1983) spannen die Reinbestände gewissermaßen den Korridor auf, in welchem die Produktivität der Mischbestände liegt. Mit einem West-Ost-Transekt durch Jütland/Dänemark liefert er ein Musterbeispiel für den Effekt des Standortes auf die Wuchsrelation zwischen Fichte *Picea abies* (L.)

Karst. und Tanne *Abies alba* Mill. In dem küstennahen Dünen-gürtel ist die Tanne der Fichte überlegen, die daran anschließende risseseitliche Landschaft erbringt eine Gleichwüchsigkeit von Tanne und Fichte, auf den Würm-Altmoränen des Inlandes unterliegt die Tanne der Fichte in der Trockenstoffleistung. Ausschlaggebend für die Überlegenheit der Fichte im Inland ist ihre Anpassung an geringe Wasserversorgung und basenarme Standorte. Demgegenüber profitiert die Tanne von der besseren Wasserversorgung und dem günstigeren Nährstoffangebot in Küstennähe. Die nachgewiesenen positiven Wechselwirkungen der Mischung reichen auch hier nicht für eine absolute Überlegenheit gegenüber den Reinbeständen aus.

Diese für die Mischung von Schattenbaumarten Fichte/Buche und Fichte/Tanne gefundene Eingrenzung lässt sich nicht auf Mischungen aus Licht- und Schattenbaumarten übertragen. FRIVOLD und KOLSTRÖM (1999) untersuchen das Wachstum von Birke *Betula pendula* ROTH, Kiefer *Pinus sylvestris* L. und Fichte *Picea abies* (L.) Karst. in Finnland, Schweden und Norwegen. Sie unterstreichen die Standortabhängigkeit etwaiger Über- und Unterlegenheiten dieser Baumarten in Mischung. Die Wechselwirkungen können je nach Standortbedingungen negativ, neutral oder positiv ausfallen und im letzteren Fall auch zu einer absoluten Überlegenheit der Mischbestände gegenüber dem leistungsstärkeren Reinbestand führen. In Süd- und Zentral-Finnland sind Kiefern-Birken-Mischbestände dem Kiefernreinbestand um 10% und dem Birkenreinbestand um 14% überlegen (MIELIKÄINEN, 1980). Für Fichten-Birken-Bestände ergibt sich je nach Standort eine Überlegenheit von 10 bis 15% gegenüber den entsprechenden Reinbeständen (MIELIKÄINEN, 1985). In ozeanisch geprägten Gebieten von Norwegen und Schweden verliert die Birke gegenüber den Koniferen an Wüchsigkeit. Dort erbringen der Kiefer-Birken-Bestände keine Mehrleistungen gegenüber Reinbeständen und Fichten-Birken-Bestände nur in der Jugendphase einen positiven Mischungseffekt (FRIVOLD und FRANK, 2002).

Archetypische Mischungsreaktionen

Die in *Abbildung 6* gegebenen Beispiele für negative, neutrale und positive Wechselwirkungen (a–c) spannen den Rahmen der in temperierten und borealen Zwei-Arten-Mischbeständen zu erwartenden Mischungseffekte auf. Auf den linksseitigen Ordinaten ist die Trockenstoffleistung in den Buchen- bzw. Lärchen-Reinbeständen *Fagus sylvatica* L. bzw. *Larix decidua* Mill. aufgetragen, auf der rechtsseitigen Ordinate diejenige der Fichten-Reinbestände *Picea abies* (L.) Karst. Die dazwischen liegenden, miteinander verbundenen Rauten (obere Verbindungslinie) repräsentieren die Produktivität der Mischbestände p_{12} insgesamt. Außerdem ist die Produktivität der Mischbaumarten $p_{1(2)}$ bzw. $p_{(1)2}$ eingetragen (Dreiecke bzw. Kreise). Bei zuwachsneutralem Mischungseffekt läge die Produktivität der Mischbestände auf den geraden Verbindungslinien zwischen den Reinbeständen. Abweichungen von den Referenzgeraden lassen erkennen, ob der Bestand insgesamt Vor- oder Nachteil aus der Mischung zieht und welche Arten dafür verantwortlich sind. Die Darstellungsweise wurde in Abschnitt 2 eingeführt.

Der Fichten-Buchen-Versuch Freising 813 (*Abb. 6 a*) repräsentiert negative Wechselwirkungen durch die Mischung, erkennbar durch die U-Form der durch Rauten gekennzeichneten Verbindungslinie. Bei einer Beimischung von 40 bis 50% Buche geht die Produktivität gegenüber den Erwartungswerten bei neutralem Mischungseffekt um circa 30% zurück. Der Blick auf die Reaktionsmuster von $p_{1(2)}$ bzw. $p_{(1)2}$ zeigt, dass die Produktivität der Fichte proportional, die der Buche dagegen nur unterproportional zu ihrem Mischungsanteil ansteigt. Die Buche ist damit als leidtragende und zuwachs-mindernde Art der Mischung identifiziert.

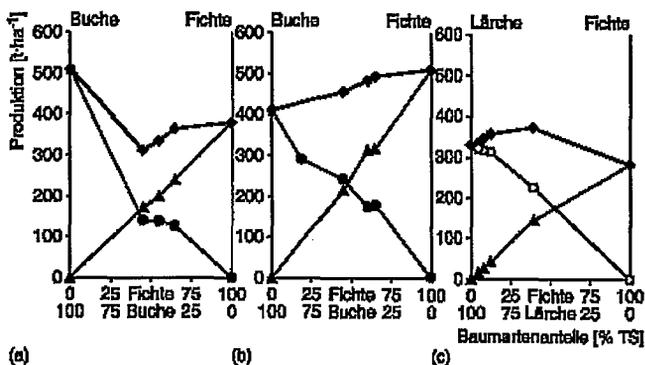


Abb. 6 a-c

Archetypische Reaktionsmuster der Trockenstoffleistung bei Mischung zweier Baumarten. Mischungen aus Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Buche *Fagus sylvatica* L. im Flachland mit negativem Mischungseffekt, Fichte und Buche im submontanen Bereich mit neutralem Effekt und Lärche *Larix decidua* Mill. und Fichte *Picea abies* (L.) Karst. im subalpinen Bereich mit positiven Mischungseffekten (von a nach c). Bei neutralem Mischungseffekt würden die Leistungsdaten der Mischbestände auf linearen Verbindungslinien zwischen den Reinbeständen liegen (links- bzw. rechtsseitige Ordinate).

Archetypal response pattern of dry biomass production in two-species mixtures. Mixtures of spruce *Picea abies* (L.) Karst. and beech *Fagus sylvatica* L. in flat land areas with unfavourable mixture effects, spruce and beech in submontane areas with neutral effects and larch *Larix decidua* Mill. and spruce *Picea abies* (L.) Karst. in sub-alpine areas with beneficial mixture reactions (from a to c). For neutral mixture effects the yield data for mixed stands would lie on a linear line connecting the pure stands (left-hand and right-hand ordinates).

Der Fichten-Buchen-Mischversuch Zwiesel 111 (Abb. 6 b) repräsentiert einen neutralen Mischungseffekt. Auf allen Parzellen dieser Versuchsflächen nimmt die Gesamtwuchsleistung an Trockenstoff proportional zum Mischungsanteil zu. Die Punkte liegen auf der Verbindungslinie zwischen den Reinbestands-Parzellen. Demnach geht die Produktionssteigerung allein auf den Ersatz der Buche durch die auf diesem Standort besser wüchsige Fichte zurück, nicht aber auf positive Wechselwirkungen zwischen beiden Arten.

In beiden Fichten-Buchen-Mischbeständen (Abb. 6 a und b) steigt die Leistung der Fichte (Dreiecke) proportional zum Mischungsanteil an. Die Reaktion der Buche (Kreise) fällt dagegen negativ bzw. neutral aus. Im ersten Fall leidet die Buche unter der im Höhenwachstum überlegenen Fichte. Im zweiten Fall sind die Kräfteverhältnisse ausbalanciert. Diese zwei Reaktionstypen unterscheidet schon WIEDEMANN (1942, 1943, 1951). In Norddeutschland erbringen Fichten-Buchen-Mischbestände bei gleichwüchsiger Buche etwa dieselbe Trockenstoffleistung wie die entsprechenden Reinbestände. Bei mattwüchsiger Buche liegt der Mischbestand um etwa 19% unter der Trockenstoffleistung des Buchenreinbestandes auf gleichem Standort. KENNEL (1965) untersucht die Mischung aus Fichte und Buche im bayerischen Voralpengebiet, im Bayerischen Wald und im niedersächsischen Harz und BURGER (1941) in der Schweiz mit ähnlichem Ergebnis. Es lässt sich zusammenfassen, dass bei Mischung dieser Schattenbaumarten die Trockenstoffleistung der Mischbestände in keinem Fall gesichert über jener gleich großer vergleichbarer Reinbestandsflächen liegt, häufig aber deutlich darunter.

Positive Wechselwirkungen und absolute Überlegenheit ergeben sich dagegen häufig bei Mischung von Licht- und Schattenbaumarten. ZÖHRER (1969) weist für Lärchen-Fichten-Mischbestände

Larix decidua Mill. bzw. *Picea abies* (L.) Karst. im Salzburger Land eine Überlegenheit in der Trockenstoffproduktion gegenüber standortgleichen Reinbeständen nach (Abb. 6 c). Bei Zunahme des Fichten-Anteils steigt die Gesamtwuchsleistung überproportional an, kulminiert bei Anteilen von 30 bis 40% und geht bei Annäherung an den Fichten-Reinbestand zurück. Die Lage der Befunddaten über der Verbindungslinie zwischen den Trockenstoffleistungen beider Reinbestände belegt positive Wechselwirkungseffekte zwischen den gemischten Baumarten. Der Lärchen-Fichten-Mischbestand übertrifft den Fichtenreinbestand damit um 22–28% und den Lärchenreinbestand um 2–13%. Auch für andere Mischbestände aus Licht- und Schattenbaumarten wie Eiche/Buche *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl./*Fagus sylvatica* L., Kiefer/Fichte *Pinus sylvestris* L./*Picea abies* (L.) Karst. und Kiefer/Buche *Pinus sylvestris* L./*Fagus sylvatica* L. weisen BONNEMANN (1939) bzw. WIEDEMANN (1943, 1951) nach 50 Jahre langer Beobachtung positive Wechselwirkungseffekte nach. Diese Mischbestände weisen Mischungsanteile zwischen 30 und 70 auf, sind 120 bis 140 Jahre alt und der jeweils leistungsfähigeren Baumart in der Trockenstoffleistung um bis zu 6% überlegen. DITTMAR et al. (1986) beschreibt für langfristige Kiefern-Buchen-Versuchsflächen in der Dübener Heide positive Wechselwirkungseffekte gegenüber dem Reinbestand, die je nach Alters- und Mischungsstruktur 7–25% betragen. Ähnlich hohe Überlegenheit erbringen nach BURGER (1941) und WIMMENAUER (1941) Lärchen-Buchen-Mischbestände.

Wesentlich höhere Überlegenheit von 50% weisen DEBELL et al. (1989) für die Mischung von *Eucalyptus saligna* SM. und der Leguminose *Albizi falcataria* (L.) FOSBERG in Hawaii nach. Gemessen an solchen Leistungsrelationen im subtropischen Raum, fallen die Mischungseffekte bei Wirtschaftsbaumarten im temperierten und borealen Bereich mit circa ± 30% eher gering aus.

Störungen, waldbauliche Behandlung

Je größer die Amplitudenvariation seiner Mischbaumarten, umso elastischer ist ein Bestand gegenüber Störungseinflüssen (Abschn. 2). Beispielhaft zeigen das die Jahreszuwachsgänge auf der Fichten-Buchen-Versuchsfläche Schongau 814 von 1960–1995 (Abb. 7). Auf das Trockenjahr 1976 reagiert die Fichte *Picea abies* (L.) Karst. dort, im Unterschied zur Buche *Fagus sylvatica* L., mit einem drastischen Zuwachsrückgang. In Fichten-Reinbeständen würde das zu empfindlichen Produktionsverlusten führen. In Fichten-Buchen-Mischbeständen können solche Störungen abgepuffert werden, indem die Produktion auf die Buche umgesteuert wird (Abb. 3).

Leistungsvergleiche zwischen Rein- und Mischbeständen stützen sich meist nur auf mehr oder weniger ungestörte Versuchsbestände. Nach Kalamitäten oder ungeplanten Nutzungen werden betroffene Parzellen aufgegeben und nur geschlossene Parzellen weiter geführt. Die aus solchen Versuchsflächen abgeleiteten Aussagen zur Unter- oder Überlegenheit von Mischbeständen sind damit auch nur für solche „normalen“ Verhältnisse gültig. Durch Einbeziehung der Reaktionsmuster nach Störungen gewinnt ein Leistungsvergleich an Realitätsnähe. Am Beispiel von Fichte und Buche wird im Folgenden nachgewiesen, dass Reinbestände dieser Arten auf Störungen in Form von Durchforstungen grundlegend anders reagieren als Mischbestände.

Die Analyse der Durchforstungs-Zuwachs-Beziehung in Reinbeständen baut auf 19 Durchforstungsversuchen mit 26 Fichten- und 30 Buchenparzellen (*Picea abies* (L.) Karst. bzw. *Fagus sylvatica* L.) auf, die in Bayern und Niedersachsen liegen. Die ältesten sind seit der Gründerzeit des Ertragskundlichen Versuchswesens, Mitte des 19. Jahrhunderts, unter regelmäßiger Beobachtung. Sie setzen sich mit wenigen Ausnahmen aus jeweils drei Parzellen zusammen, die im Standort und Alter identisch sind, seit Versuchsbeginn aber

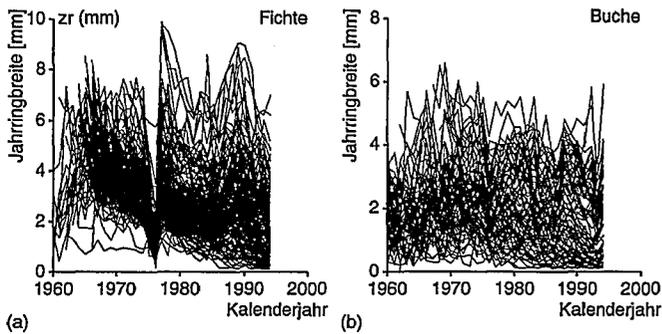


Abb. 7 a und b

Jahringbreitenentwicklung von Fichten *Picea abies* (L.) Karst. (a) und Buchen *Fagus sylvatica* L. (b) auf der Mischbestands-Versuchsfläche Schongau 814. Die Fichte reagiert gegenüber der Buche wesentlich empfindlicher auf die Trockenheit im Jahr 1976.

Development of annual ring width in spruce *Picea abies* (L.) Karst. (left) and beech *Fagus sylvatica* L. (right) on the mixed stand trial area Schongau 814. On that site spruce shows much more sensitive reactions to the drought of the year 1976 than beech.

konsequent nach den Vorschriften für den A-, B- und C-Grad (schwache, mäßige bzw. starke Niederdurchforstung) behandelt wurden und deshalb ein breites Spektrum von Bestandesdichten abdecken. Die Analyse der Dichte-Zuwachs-Relation im Mischbestand basiert auf insgesamt 23 vorwiegend in Süddeutschland gelegenen Fichten-Buchen-Versuchsflächen mit insgesamt 78 Parzellen, die seit 1954 unter Beobachtung stehen. Mit einem Grundflächenspektrum von 25–80 m² · ha⁻¹ im Alter von etwa 100

Jahren variieren die Dichten dort noch stärker als in den Reinbeständen. Aus den bis zu 20 turnusmäßigen Aufnahmen von ausscheidendem, verbleibendem und gesamtem Bestand sind die Durchforstungsentnahmen, die Reaktion des verbleibenden Bestandes und damit auch die Gesamtwuchsleistung quantifizierbar.

Abbildung 8 (a–c) verdeutlicht für den Fichten-Reinbestand, Buchen-Reinbestand bzw. Fichten-Buchen-Mischbestand die Trockenstoffleistung auf unterschiedlich stark durchforsteten Parzellen im Vergleich zum undurchforsteten A-Grad (=100 Prozent) im Alter 100. Betrachtet man zunächst das Reaktionsmuster der Reinbestände (a und b), so ist bemerkenswert, dass die Trockenstoffleistung beim Übergang vom A- zum B-Grad bei beiden Baumarten um 5–10% ansteigt. Beim Übergang vom B- zum C-Grad lässt sich eine Abnahme der Gesamtwuchsleistung feststellen; auf der Mehrzahl der Buchen-Versuchsflächen liegt die Gesamtwuchsleistung beim C-Grad aber immer noch höher als beim A-Grad. Die eingetragenen Balken für den einfachen Standardfehler weisen für den B-Grad signifikante Unterschiede vom A-Grad nach. Die Wuchsleistung der unbehandelten Parzellen dient den behandelten als Referenz, ist gleich 100%-Wert gesetzt und besitzt deshalb keinen Standardfehler.

Nach über 130-jähriger Versuchsarbeit lässt sich damit eindeutig ein Wachstumsanstieg vom A- zum B-Grad und ein Wachstumsrückgang bei Überschreitung des B-Grades konstatieren. Der Zusammenhang zwischen Dichte und Wachstum stellt sich damit als Optimumkurve dar. Die Annäherung an die maximale Dichte ist mit Wachstumseinschränkungen von 5–10% verbunden. Dagegen nimmt die Trockenstoffleistung in den Fichten-Buchen-Mischbeständen (Abb. 8 c) über einen breiten Dichtebereich hinweg recht ähnliche Werte an. Selbst Dichteabsenkungen über 50% ziehen

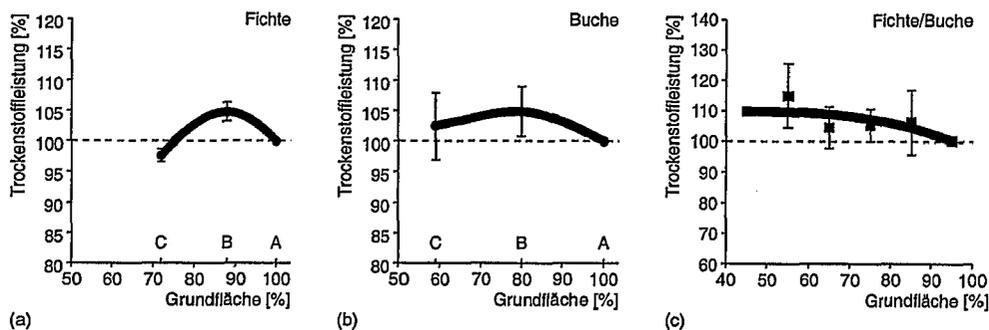


Abb. 8 a–c

Dichte-Wachstums-Beziehungen in Rein- und Mischbeständen aus Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Buche *Fagus sylvatica* L. Dargestellt ist die relative Trockenstoffleistung bei verschiedener Grundflächenhaltung im Alter 100.

(a) Ergebnisse aus 9 Fichten-Durchforstungsversuchen mit 26 Parzellen. Seit 1870 konsequent A-, B- und C-Grad durchforstet (schwache, mäßige bzw. starke Niederdurchforstung).

(b) Ergebnis von 10 Buchen-Durchforstungsversuchen mit 30 Parzellen. Seit 1870 konsequent schwach, mäßig bzw. stark niederdurchforstet.

(c) Ergebnisse von 23 Mischbestandsversuchen mit 78 Parzellen, unter Beobachtung seit 1954. Der Versuchsaufbau schließt unbehandelte Parzellen, schwache, mäßige und starke Durchforstung sowie Lichtung ein.

Density-growth-relationships in pure and mixed stands from spruce *Picea abies* (L.) Karst. and beech *Fagus sylvatica* L.. The relative dry biomass production, given variations in basal area at age 100 is represented.

(a) Results from 9 spruce thinning experiments with 26 plots. Consistently applied A, B and C thinning-degree since 1870 (light, moderate and heavy thinning from below respectively).

(b) Results from 10 beech thinning experiments with 30 plots. Consistently subjected to light, moderate and heavy thinning from below since 1870.

(c) Results from 23 mixed stand experiments with 78 plots under observation since 1954. The experimental design included untreated plots, light, moderate and strong thinning as well as clearance.

kaum Produktionsverluste nach sich. Im Vergleich zu entsprechenden Reinbeständen können Fichten-Buchen-Mischbestände Störungen durch Durchforstungseingriffe besser durch Mehrzuwachs des verbleibenden Bestandes kompensieren.

Ursache für dieses Reaktionsmuster ist die Raumbesetzung mit dominanter Fichte und dominanter aber auch subdominanter Buche. Hierdurch nimmt die Summe der Kronenschirmflächen und auch die Häufigkeit von Mehrfachüberschirmung vom Rein- zum Mischbestand zu. In solchen Beständen können Entnahmen oder Ausfälle in einer Schicht durch Zuwachs einer anderen Schicht aufgefangen werden. Diese Abfederung wird insbesondere mit zunehmendem Alter wirksam. Im Mischbestand können die verbleibenden Bäume die entstehenden Lücken schließen, die altersbedingte Verlichtung bremsen und den Bestandeszuwachs stabil halten.

4. DISKUSSION

Aussagen über die Leistungsrelation zwischen Rein- und Mischbeständen waren in der Gründerzeit der Forstwissenschaften wegen schmaler Datenbasis mehr von Glauben als von Wissen getragen (MÖLLER, 1922; WIEDEMANN, 1951). Dank langfristiger Versuchsanlagen lässt sich heute das Wissen über Zwei-Arten-Mischungen verdichten. Je nach Artenmischung, Standort, waldbaulicher Behandlung und Risiko können die Mischungseffekte sehr unterschiedlich ausfallen. Mit der Kombination von Pionier- mit Klimaxbaumarten, ontogenetisch früh mit spätkulminierenden Arten, Licht- mit Schattenbaumarten wird ein „Job-sharing“ der Arten ermöglicht, das ihre Ressourcenausbeute um bis zu 30 % gegenüber dem Reinbestand steigern kann. Bei Ähnlichkeit der ökologischen Amplituden und funktionalen Eigenschaften konkurrieren die Arten dagegen gleichzeitig um dieselben Ressourcen im Kronen- und Wurzelraum. Negative Wechselwirkungen und Minderleistungen von 30 % können die Folge sein.

Besondere Aussichten auf Mehrleistung bestehen bei Arten, die auf einem Standort etwa gleiche Leistung erbringen, und sich in ihrer räumlich-zeitlichen Raumbesetzung ergänzen. Das kann beispielsweise durch die kombinierte Raumbesetzung mit Lichtbaumarten (z. B. *Larix decidua* Mill., *Pinus sylvestris* L.), Halbschattenbaumarten (*Picea abies* (L.) Karst., *Pseudotsuga menziesii* Mirb.) und Schattenbaumarten (*Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill.) erreicht werden. Durch eine solche Schichtung von Arten mit unterschiedlicher Schattentoleranz kann durch obere Schichten transmittierte Strahlung von darunter liegenden Schichten genutzt werden. Produktivitätsgewinne erbringen auch Baumartenmischungen, deren Jahres- oder Altersgänge sich zeitlich ergänzen. Angenommen der Zuwachs von Art 1 in einem Zwei-Arten-Mischbestand kulminiert früh und fällt dann rasch ab, dann kann einem Abfall des Gesamtzuwachses durch Beimischung einer Art 2, die sich antizyklisch entwickelt, entgegengewirkt werden. ASSMANN (1970) zeigt, dass sich die arttypische Periodizität auf verschiedenen Zeitskalen widerspiegelt. Arten, die im Jahresverlauf früh kulminieren, zeigen diese Eigenschaft auch innerhalb des Lebens. Mischbaumarten mit antizyklischem Jahreszuwachs ergänzen sich häufig auch innerhalb des Alterszuwachsanges. Räumliche und zeitliche Differenzierungen in der Ressourcennutzung treten z. B. in Fichten-Buchen-Mischbeständen auch kombiniert auf. Im Frühjahr, vor Laubaustrieb der Buche, kann die Strahlung tiefer und intensiver in den Bestand eindringen, die Winterruhe der Fichte verkürzen und ihre per se überlegene Vegetationszeit gegenüber der Buche weiter nach vorne verlängern (SCHÖBER, 1950/51). Die Wechselwirkungseffekte werden umso größer, je intensiver Fichte und Buche miteinander gemischt sind (ELLENBERG et al., 1986). Wie zuvor gezeigt, kann aber auch eine Art alleine von der Mischung profitieren, sodass die unterlegene Art nur bei kontinuierlicher Begünstigung im Rahmen der Pflege erhalten bleibt.

In Wäldern lassen sich solche räumlich-zeitlichen Prozesse der Raumbesetzung durch Wachstum oder Raumfreigabe durch Mortalität, auf Grund der räumlichen und zeitlichen Dimensionierung individuell und zerstörungsfrei erfassen. Deshalb können langfristig und räumlich explizit aufgenommene Versuchsbestände in Wäldern einen einzigartigen Beitrag zum Verständnis der Raum-Zeit-Dynamik von Mischungen leisten.

Die für Grasland und natürliche Waldökosysteme gefundenen systematischen Leistungsanstiege um 30 bis 50 Prozent beim Übergang vom Reinbestand zur Zwei-Arten-Mischung (CASPERSEN und PACALA, 2001; HECTOR et al., 1999; LOREAU et al., 2001; PFISTERER und SCHMID, 2002) lassen sich also nur sehr eingeschränkt auf Wirtschaftswälder übertragen. Vermutlich ist in borealen und temperierten Wäldern die Nischendifferenzierung aufgrund der Artenreduktion durch die Eiszeiten und der geringeren Evolutions- und Koevolutiongeschwindigkeit langlebiger Bäume vergleichsweise gering. Deshalb fällt die Effizienzsteigerung in der Ressourcenausbeute und der Produktivitätsanstieg beim Übergang von Rein- zu Mischbeständen mit maximal 30 % geringer aus. Hinzu kommt, dass viele der untersuchten Wälder nicht die natürliche Artenmischung repräsentieren. Es handelt sich dabei oft um Kunstprodukte aus leistungsstarken Arten wie Fichte *Picea abies* (L.) Karst. und Douglasie *Pseudotsuga menziesii* Mirb., die außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes kultiviert werden. Ihre genetische Variation spiegelt häufig nicht mehr die natürliche Selektion, sondern eine vom Menschen unter wirtschaftlichen Kriterien gesteuerte Auslese wider. Solche Wälder sind also nicht auf eine optimale Nischennutzung durch die Mischbaumarten ausgerichtet. Es können Nischenüberlappungen und Risiken auftreten, die sich in negativen Wechselwirkungseffekten der Mischung äußern.

Die Kombination mehrerer Arten ist gleichbedeutend mit einer Risikostreuung. Mischbestände sind in der Regel elastischer gegenüber Änderungen der Standortbedingungen und resilienter bei natürlichen Ausfällen oder Störungen durch waldbauliche Eingriffe. Angenommen auf einem gut wasserversorgten, basenarmen Standort im bayerischen Alpenvorland, auf dem die Fichte *Picea abies* (L.) Karst. die Buche *Fagus sylvatica* L. im Wachstum weit übertrifft, würden einem Fichtenreinbestand zur Erhöhung von Biodiversität und ästhetischem Wert Buchen beigemischt. Dann bedeutet der Ersatz der Fichte durch die langsamere wüchsige Buche unter ungestörter Entwicklung einen beträchtlichen Ertragsentgang, verursacht also Opportunitätskosten. Kalkuliert man aber die größere Stabilität gegenüber Störungen mit ein, so können die Opportunitätskosten u. U. wesentlich geringer ausfallen. Das zeigen Simulationsstudien zum Effekt der Klimaveränderungen auf das Wachstum von Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche in Deutschland (PRETZSCH und ĐURSKÝ, 2002; PRETZSCH et al., 2002). Nimmt man für den genannten Standort einen Temperaturanstieg in der Vegetationsperiode um 2 Grad Celsius, ein Rückgang der Niederschläge in der Vegetationsperiode um 10 Prozent und eine Verlängerung der Vegetationszeit um 10 Tage an, dann sinkt die Produktivität der Fichte dort um mehr als 10 Prozent. Eine 30-prozentige Beimischung von Buche, die den unterstellten Klimaänderungen besser gewachsen ist, könnte die klimabedingten Zuwachsverluste der Fichte überkompensieren. Angesichts zunehmender Störungen unserer Waldökosysteme durch Stoffeinträge und Klimaveränderungen werden die Vorteile einer solchen Risikostreuung künftig vermutlich steigen (LINDNER und CRAMER, 2002).

Abweichungen von der normalen Bestandesdichte mit lockerem Kronenschluss können Mischbestände besser abpuffern. Das gilt sowohl für eine Annäherung an die maximale Dichte durch unterlassene Pflege, als auch für Dichteabsenkungen infolge von waldbaulichen Eingriffen und Kalamitäten. Im Reinbestand besteht zwischen Dichte und Wachstum eine Optimumbeziehung. Im

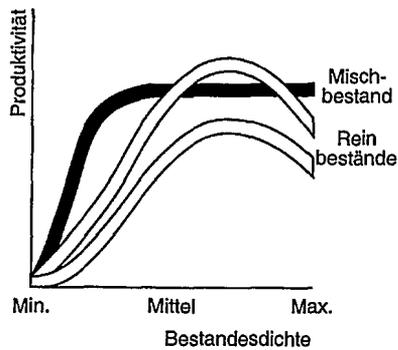


Abb. 9

Zusammenhang zwischen Bestandesdichte und Wachstum im Rein- und Mischbestand in schematischer Darstellung. Die Bestandesdichte-Wachstums-Beziehung folgt in Mischbeständen einer Sättigungskurve, in Reinbeständen einer Optimumkurve. Das bringt die größere Zuwachsresilienz von Mischbeständen (schwarz ausgezogene Linie) im Vergleich zu Reinbeständen (weiß ausgezogene Linien) zum Ausdruck.

Schematic representation of relationships between stand density and growth in pure and mixed stands.

In mixed stands the density-growth relationship follows a saturation curve and an optimum curve in pure stands. This reflects the greater growth resilience in mixed stands (black solid line) as compared with that in pure stands (white solid line).

Mischbestand geht die Trockenstoffleistung weder bei Grundflächenabsenkungen auf 40 bis 50 % noch bei Annäherung an die maximale Dichte signifikant zurück. Dieser wichtige Zusammenhang ist in *Abbildung 9* schematisch dargestellt. Dem Mischbestand (schwarz ausgezogene Linie) sind zwei Reinbestände (weiß ausgefüllte Linien) gegenübergestellt. Der erste Fall (obere Linie) unterstellt die für manche Baumarten bei mittlerer Dichte nachgewiesene Leistungsüberlegenheit des Reinbestandes gegenüber dem Mischbestand. Senkt eine Störung die Dichte ab, so reagieren Reinbestände mit empfindlichen Zuwachsverlusten und werden unterlegen. Das Wachstum im Mischbestand bleibt dagegen in einem weiten Dichtebereich stabil. Selbst wenn Mischbestände unter „normalen“ Bedingungen unterlegen sind, können sie bei Störungen oder Nichtbehandlung aufgrund ihrer größeren Resilienz eine Überlegenheit entfalten. Im zweiten Fall (untere Linie) ist der Reinbestand dem Mischbestand schon unter „Normalbedingungen“ unterlegen. In diesem Fall nimmt die Unterlegenheit bei positiven oder negativen Abweichungen von der mittleren Dichte, z. B. bei unterlassener Pflege oder ungeplanter Unterbrechung des Bestandesschlusses weiter zu. Die unter „Normalbedingungen“ gefundene Leistungsrelation zwischen Rein- und Mischbeständen kann sich also durch Einbeziehung des Risikos erheblich verschieben. Ausschlaggebend dafür ist letztlich die Eintrittswahrscheinlichkeit und das räumliche Verteilungsmuster von Schäden und Störungen. Beispielsweise nimmt die Produktivität eines Mischbestandes nach Reduktion der Bestandesdichte (vgl. *Abb. 9*, schwarz ausgezogene Linie) umso empfindlicher ab, je geklumpter die Störung auftritt. Die temporär blendende Leistungsüberlegenheit künstlicher Reinbestände kehrt sich häufig in Unterlegenheit um, wenn die Risiken einkalkuliert werden. So ist die Fichte unter Normalbedingungen zwar auf vielen Standorten der Buche erdrückend überlegen, ihre Schädigung durch Sturmwurf ist aber vier mal so groß (VON LÜPKE und SPELLMANN, 1999). Mischbestände können über solche Störungen, die gleichbedeutend mit einer abrupten Auslenkung der Bestandesdichte vom mittleren in den geringen Bereich sind, mit geringeren Zuwachsverlusten als Reinbestände hinwegkommen. Stärkere Einbrüche der Bestandesdichte, bei-

spielsweise durch flächendeckenden Windwurf vorwüchsiger und großkroniger Fichten in Mischbeständen mit führender Buche (ROTTMANN, 1986), verursachen aber auch in Mischbeständen empfindliche Zuwachsverluste.

Die gefundenen Leistungsrelationen in der Trockenstoffleistung alleine erlauben selbstverständlich noch keine Entscheidung für die Begründung von Rein- oder Mischbeständen oder für eine bestimmte Bestockungsdichte. Eine solche Entscheidung wird je nach Rahmenbedingungen und Zielhierarchie, wenn beispielsweise die Quantität der Produktion (z. B. Papierholz, Energieholz, C-Speicherung), die Qualität (z. B. Bau- oder Furnierholz) oder Sicherheit und Risikovorsorge (Stabilisierung gegen Sturm oder Erosionsschutz) im Vordergrund stehen, sehr unterschiedlich ausfallen. Vergegenwärtigt man sich aber, dass eine geeignete Mischung die Trockensubstanzproduktion um bis zu 30 Prozent erhöhen kann und darüber hinaus andere Waldfunktionen gewährleistet, so können die aufgezeigten Leistungsrelationen zum ausschlaggebenden Kriterium der Entscheidungsfindung werden. Aufgrund ihrer im Vergleich zu annuellen Systemen um zwei Zehnerpotenzen längeren Lebensdauer haften Wäldern eine höhere Risikogefährdung an. Hinzu kommen zyklische Störungen durch waldbauliche Eingriffe. Deshalb hat die durch Mischung hergestellte Risikostreuung in Wäldern einen größeren Stellenwert als in kurzlebigeren Ökosystemen. Die Risikostreuung durch Baumartenvielfalt muss aber nicht zwangsläufig auf eine Baumartmischung hinauslaufen. Denn die gewünschte Diversifikation könnte man auch durch räumlich voneinander getrennte Reinbestände dieser Arten herstellen. Durch eine solche räumliche Trennung der Arten könnten sogar etwaige negative Wechselwirkungen der Artenmischung umgangen und vermehrter Pflegeaufwand bei enger Verzahnung von Mischbaumarten mit unterschiedlichem Leistungsvermögen vermieden werden. Die gefundenen positiven Mischungseffekte bis zu 30%, die Zuwachsresilienz gegenüber Störungen und Einsparung von Bestandesbegründungskosten bei Totalausfall einer Art können aber nur bei inniger Verzahnung ausgeschöpft werden.

5. DANKSAGUNG

Der Autor dankt der DFG für die Förderung der Mischbestandsforschung im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 607 und dem Bayerischen Staatsministerium für Landwirtschaft und Forsten für die Unterstützung des Ertragskundlichen Versuchswesens. Den Versuchsleitern am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, MARTIN NICKEL und GERHARD SCHÜTZE sei für die Aufbereitung und Auswertung der zugrunde liegenden historischen Zeitreihen gedankt und Dr. HERMANN SPELLMANN von der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt in Göttingen für die Überlassung von Daten der ehemals Preußischen Forstlichen Versuchsanstalt.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Mittelpunkt steht die Frage, wie Baumartenvielfalt und Produktivität von Wäldern zusammenhängen. Auf der Basis langfristiger Versuchsflächen wird analysiert, wie sich der Übergang von Monokulturen zu Mischbeständen auf die Produktivität auswirkt. Betrachtet werden wirtschaftlich wichtige Baumarten der temperierten und borealen Klimazone. Je nach Artenmischung und Standort können die Mischungseffekte sehr unterschiedlich ausfallen (*Abb. 2*). Durch Kombination von Pionier- mit Klimaxbaumarten, ontogenetisch früh mit spätkulminierenden Arten, Licht- mit Schattenbaumarten kann die Ressourcenausbeute um bis zu 30 % gegenüber dem Reinbestand gesteigert werden. Bei Ähnlichkeit der ökologischen Amplituden und funktionalen Eigenschaften konkurrieren die Arten dagegen gleichzeitig um dieselben Ressourcen im Kronen- und Wurzelraum. Negative Wechselwirkungen und Minderleistungen von 30 % können die Folge sein (*Abb. 6*). Diese für

mittlere Bestandesdichten nachgewiesenen Leistungsrelationen zwischen Rein- und Mischbeständen können sich bei Eintritt von Störungen zugunsten von Mischbeständen verschieben (Abb. 7 und 8). Denn die Kombination mehrerer Arten ist gleichbedeutend mit einer Risikostreuung. Mischbestände sind in der Regel elastischer gegenüber Änderungen der Standortbedingungen und resilienter bei natürlichen Ausfällen oder Störungen durch waldbauliche Eingriffe (Abb. 9). Im Mischbestand können Entnahmen und Ausfälle einer Art durch Mehrzuwachs der verbleibenden Art abgepuffert werden.

7. Summary

Title of the paper: *Diversity and Productivity of Forests.*

This contribution focuses on the question how tree species richness is related to forest productivity. Based on long-term experimental plots the effects of the transition from mono-cultures to mixed stands are analysed. Important commercial tree species from temperate and boreal climate zones are considered. Depending on the type of mixture and site conditions the effects from species mixtures on productivity may vary considerably (Fig. 2). Combinations of early and late successional tree species, ontogenetically early and late culminating species, shade-intolerant and shade-tolerant species may raise the efficiency of resource utilisation by up to 30% compared with that in pure stands. By contrast, where ecological amplitudes and functional characteristics are similar, species will compete for the same resources in crown and root system. Antagonistic effects from species interaction and productivity reductions by up to 30% may ensue (Fig. 6). With the occurrence of risk the productivity relationships between pure and mixed stands, related to medium stand densities, may experience a shift in favour of mixed stands (Fig. 7 and 8). The reason being that the combination of several species is synonymous with risk distribution. As a rule, mixed stands are more flexible in the face of changes in site conditions and more resilient to natural disturbances or perturbations on account of silvicultural treatment (Fig. 9). In mixed stands silvicultural removals or severe loss of one species may be compensated for by accelerated growth of the remaining species.

8. Résumé

Titre de l'article: *Diversité et productivité des forêts.*

La question centrale est de savoir dans quelle mesure sont liées la diversité et la productivité des forêts. En se basant sur des placettes expérimentales permanentes on a analysé comment le passage des monocultures aux peuplements mélangés influençait la productivité; pour ce faire on a pris en considération les essences des zones climatiques tempérée et boréale importantes au plan économique. Selon le mélange des essences et à la station les conséquences peuvent se manifester fort différemment. En combinant les essences pionnières et climatiques, les essences à ontogenèse précoce avec celles, qui culminent tardivement, les essences de lumière et d'ombre les produits récoltés peuvent être jusqu'à 30% supérieurs à ceux d'un peuplement pur. Avec des niches écologiques et des caractéristiques fonctionnelles identiques les essences sont eu revanche toutes en concurrence, simultanément, pour les mêmes ressources, dans la zone des couronnes et dans celle des racines, dans ce cas on peut aboutir à des effets négatifs du changement et à une perte de production de 30% (Fig. 6). Les relations ainsi établies entre la production des peuplements purs et celle des peuplements mélangés – dans le cas de degrés de plénitude moyens – peuvent se trouver modifiées au bénéfice des peuplements mélangés si des éléments perturbateurs interviennent (Fig. 7 et 8). En effet combiner plusieurs espèces revient à répartir les risques. En règle générale les peuplements mélangés font preuve d'élasticité vis à vis des modifications des conditions de station et de rési-

lience lors de phénomènes naturels ou de perturbations liées à des interventions sylvicoles (Fig. 9). Dans un peuplement mélangé, des prélèvements ou des pertes sur une espèce peuvent être compensés par le gain d'accroissement de celles qui demeurent.

9. Literatur

- ASSMANN, E.: The principles of forest yield study. Pergamon Press Ltd., Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig, 507 S., 1970
- ASSMANN, E. und FRANZ, F.: Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. Institut für Ertragskunde der Forstlichen Forschungsanstalt, München, 104 S., 1963
- BARTELINK, H. H. und OLSTHOORN, A. F. M.: Mixed forest in western Europe, *In*: [Ed.] OLSTHOORN, A. F. M., BARTELINK, H. H., GARDINER, J. J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H. J. und FRANZ, A., Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions, Wageningen, Vol. 15, 9–16, 1999
- BERGEL, D.: Douglasien-Ertragstafel für Nordwestdeutschland. Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Abt. Waldwachstum, 72 S., 1985
- BONNEMANN, A.: Der gleichaltrige Mischbestand von Kiefer und Buche, Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, X. Jg., H. 4, S. 1–45, 1939
- BURGER, H.: Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände. Mitteilungen der Schweiz. Anst. f. d. Forstl. Versuchsw., XXII. Band, H. 1, S. 164–203, 1941
- CANNELL, M. G. R., MALCOM, D. C. und ROBERTSON, P. A.: The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 312 S., 1992
- CARLOWITZ, H. C. v.: Sylvicultura Oeconomica oder Hauswirthliche Nachricht und Naturmäßige Anweisung zur wilden Baum-Zucht. J. F. Braun, Leipzig, 1713
- CASPERESEN, J. P. und PACALA, S. W.: Successional diversity and forest ecosystem function. Ecological Research, 16, 895–903, 2001
- COTTA, H.: Anweisung zum Waldbau, Arnoldische Buchhandlung, Dresden, Leipzig, 413 S., 1828
- DEBELL, D. S., WHITESELL, C. D., SCHUBERT, T. H.: Using N₂-fixing Albizia to increase growth of Eucalyptus plantations in Hawaii. Forest Science, Vol. 35, 64–75, 1989
- DIETERICH, V.: Langfristige Folgerungen des forstwirtschaftlichen Grundgebots der Nachhaltigkeit. Forstw. Cbl., 76, 193–207, 1957
- DITTMAR, O., KNAPP, E. und ZEHLER, H.: Die langfristige Versuchsfläche Tornau im StFB Dübener Heide, ein Beispiel für den Weg vom Kiefernreinbestand zum Buchennaturverjüngungsbetrieb. Sozialistische Forstwirtschaft, 36(11), 344–348, 1986
- ELLENBERG, H., MAYER, R. und SCHAUERMANN, J.: Ökoefforschung – Ergebnisse des Sollingprojektes. Ulmer Verlag, Stuttgart, 507 S., 1986
- FRIVOLD, L. H. und KOLSTRÖM, T.: Yield and treatment of mixed stands of boreal tree species in Fennoscandia. *In*: [Ed.] OLSTHOORN, A. F. M., BARTELINK, H. H., GARDINER, J. J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H. J. und FRANZ, A., Management of mixed-species forest: silviculture and economics, IBN Scientific Contributions, Wageningen, 15, 37–45, 1999
- FRIVOLD, L. H. und FRANK, J.: Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in South-eastern Norway, Scandinavian Journal of Forest Research, 17(2), 139–149, 2002
- GAYER, K.: Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft. Paul Parey, Berlin, 168 S., 1886
- HAGEN, O. v.: Die forstlichen Verhältnisse Preussens, Band 1. J. Springer, Berlin, 1867
- HARTIG, G. L.: Anweisung zur Holzzucht für Förster. Neue Akademische Buchhandlung, Marburg, 144 S., 1791
- HARTIG, G. L.: Anweisung zur Taxation und Beschreibung der Forste. Gießen und Darmstadt. bey Georg Friedrich Heyer, 208 S., 1804
- HAUSSER, K.: Tannen-Ertragstafel. *In*: SCHÖBER, R. (Hrsg.), 1975: Ertragstafeln wichtiger Baumarten, J. D. Sauerländer's Verlag, 154 S., 1956
- HECTOR, A., SCHMID, B., BAIERKUHNLIN, C., CALDEIRA, M. C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P. G., FINN, J. A., FREITAS, H., GILLER, P. S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGGER, P., HUSS-DANELL, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY, P. W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C. P. H., 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., LAWTON, J. H.: Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science, 286, 1123–1127, 1999
- JENSEN, A. M.: 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, Series 2. Studies, No. 14, Royal Veterinary and Agricultural University, Department of Forestry, Copenhagen, 498 S., 1983
- JÜTTNER, O.: Eichen-Ertragstafel, *In*: SCHÖBER, R. (Hrsg.), 1975: Ertragstafeln wichtiger Baumarten. J. D. Sauerländer's Verlag, 154 S., 1955

- KELTY, M. J.: Comparative productivity of monocultures and mixed stands, *In*: [Ed.] KELTY, M. J., LARSON, B. C. und OLIVER, C. D., The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125–141, 1992
- KENNEL, R.: Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, **136**, 149–161 und 173–189, 1965
- KNIGGE, W. und SCHULZ, H.: Grundriss der Forstbenutzung, Paul Parey, Hamburg, Berlin, 584 S., 1966
- LINDNER, M. und CRAMER, W.: German forest sector under global change. An interdisciplinary impact assessment. *In*: [Hrsg.] PRETZSCH et al. German Forest Sector under Global Change, 121. Jg., Supplement 1/2002, German Journal of Forest Science, S. 3–17, 2002
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J. P., HECTOR, A., HOOPER, D. U., HUSTON, M. A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D., WARDLE, D. A.: Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* **294**, 804–808, 2001
- LÜPKE, B. V. und SPELLMANN, H.: Aspects of stability, growth and natural regeneration in mixed Norway spruce-beech stands as a basis of silvicultural decisions. *In*: [Ed.] OLSTHOORN, A. F. M., BARTELINK, H. H., GARDINER, J. J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H. J. und FRANC, A., Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions, Wageningen, **15**, 245–267, 1999
- MCPFE: General declarations and resolutions adopted at the Ministerial Conferences on the protection of forests in Europe. Strasbourg 1990-Helsinki 1993-Lisbon 1998. Ministerial Conference on the protection of forests in Europe. Liaison Unit Vienna, 88 pp., 2000
- MIELIKÄINEN, K.: Mänty-koivusekametsiköiden rakenne ja kehitys. Summary: Structure and development of mixed pine and birch stands. *Commun. Inst. For. Fenn.*, **99**(3), 1–82, 1980
- MIELIKÄINEN, K.: 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**, 79 S., 1985
- MÖLLER, A.: Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung. Verlag Julius Springer, Berlin, 84 S., 1922
- OLSTHOORN, A. F. M., BARTELINK, H. H., GARDINER, J. J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H. J. und FRANC, A., [Ed.]: Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions, Wageningen, Vol. **15**, 389 S., 1999
- PFISTERER, A. B., SCHMID, B.: Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, **416**, 84–86
- PRETZSCH, H.: Modellierung des Waldwachstums. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien, 341 S., 2001
- PRETZSCH, H.: Grundlagen der Waldwachstumsforschung. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien, 414 S., 2002
- PRETZSCH, H., BIBER, P. und DÜRSKY, J.: Single tree based stand simulator SILVA. Construction, application and evaluation, *Forest Ecology and Management*, **162**, 3–21, 2002
- PRETZSCH, H. und DÜRSKY, J.: Growth response of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) upon expected climatic changes in Germany. *In*: PRETZSCH et al. [Hrsg.]: German Forest Sector under Global Change. An Interdisciplinary Impact Assessment, Supplement 1/2002, German Journal of Forest Science, 145–154, 2002
- ROTMANN, M.: Wind- und Sturmschäden im Wald. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. Main, 128 S., 1986
- SCHÖBER, R.: Zum jahreszeitlichen Ablauf des sekundären Dickenwachstums. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, **122**, 81–96, 1950/51
- SCHÖBER, R.: Buchen-Ertragstafel für mäßige und starke Durchforstung. *In*: Die Rotbuche 1971. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. Main, 1972, Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, **43/44**, 333 S., 1967
- SCHÖBER, R.: Ertragstafeln wichtiger Baumarten. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. Main, 154 S., 1975
- SCHWAPPACH, A.: Ertragstafeln der wichtigeren Holzarten in tabellarischer und graphischer Form, Verlag J. Neumann, Neudamm, 81 S., 1912
- TRENDELENBURG, R. und MAYER-WEGELIN, H.: Das Holz als Rohstoff. Carl Hanser Verlag, München, 541 S., 1955
- WECK, J.: Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde. Neumann Verlag, Radebeul und Berlin, 160 S., 1955
- WIEDEMANN, E.: Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand. Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, **13**. Jg., 88 S., 1942
- WIEDEMANN, E.: Der Vergleich der Massenleistung des Mischbestandes mit dem Reinbestand, Allgemeine Forst- und Jagdzeitung **119**, 123–132, 1943
- WIEDEMANN, E.: Die Kiefer 1948. Verlag Schaper, Hannover 1948, 337 S., 1948
- WIEDEMANN, E.: Ertragstafeln der wichtigen Holzarten bei verschiedener Durchforstung. Verlag M. & H. Schaper, Hannover, 100 S., 1949
- WIEDEMANN, E.: Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt, 346 S., 1951
- WIMMENAUER, K.: Zur Frage der Mischbestände. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung **90**, 90–93, 1941
- ZÖHRER, F.: Bestandeszuwachs und Leistungsvergleich montan, subalpiner Lärchen-Fichten-Mischbestände, Forstwissenschaftliches Centralblatt **88**(1), 1–64, 1969