

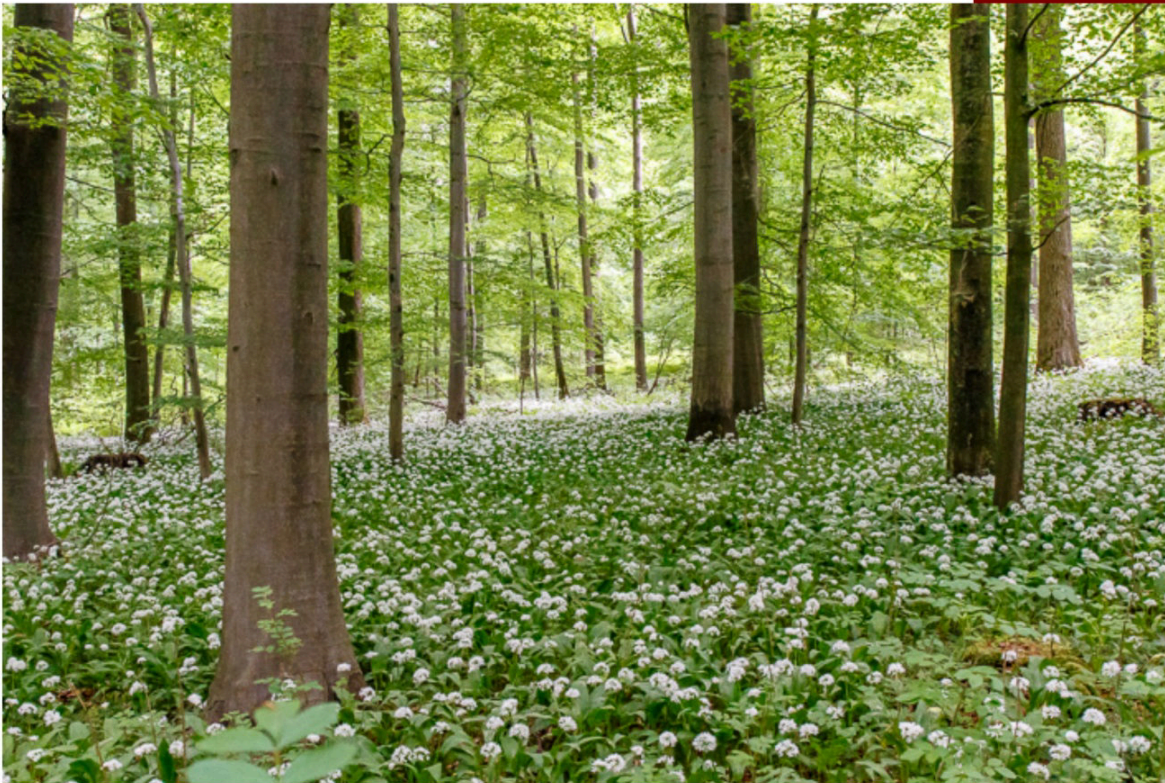


DEUTSCHER VERBAND
FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN

Sektion Ertragskunde

2015

Tagungsbericht



Jahrestagung
18. - 20. 05. 2015
Kammerforst

Thüringen

Produktivität von Kiefer und Buche in Mischung im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen. Untersuchung entlang eines Produktivitätsgradienten durch Europa

Pretzsch, H.¹, del Río, M., Ammer Ch., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf M., Lombardi, Matović, B., F., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellefont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T.,
Bravo-Oviedo, A.

¹Technische Universität München, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde

Zusammenfassung

Die Produktivitätsrelation zwischen Mischbeständen und Reinbeständen spiegelt den Nettoeffekt der förderlichen und hinderlichen Interaktionen der beteiligten Arten im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand wider. Zahlreiche Untersuchungen berichten von Mehrzuwachsen bis zu 50% durch Beimischung stickstoffbindender Baumarten. Aber auch ohne Luftstickstoffbindung kann die Mischung ökologisch komplementärer Baumarten Mehrzuwächse von 10 bis 30% pro Einheitsfläche erbringen. Aus Untersuchungen geht ferner hervor, dass Mischungseffekte auf ärmeren Standorten positiver ausfallen können als auf fruchtbaren Standorten. Ob die Größenordnung der Mehrzuwächse wirklich immer praktisch relevant ist und ob die Abnahme der Mischungseffekte mit zunehmender Standortgüte generalisierbar ist, ist noch weitgehend ungeklärt. Denn die bisherigen Untersuchungen konzentrierten sich meistens auf einige wenige Standorte oder Baumartenmischungen.

Ziel vorliegender Untersuchung war es, für die bisher relativ selten untersuchte Mischung aus Kiefer und Buche eine verbesserte ertragskundliche Wissensgrundlage zu schaffen. Im Einzelnen sollten (i) Produktivitätsrelationen zwischen Misch- und benachbarten Reinbeständen analysiert werden, (ii) Bestandesmittelwerte und Bestandessummenwerte von Mischbeständen mit jenen in Reinbeständen verglichen werden, und (iii) der Zusammenhang zwischen Umweltbedingungen und Mischungseffekten analysiert werden.

Im Rahmen der COST-Aktion EuMIXFOR FP 1206 wurden in 16 Ländern (Österreich, Bosnien-Herzegowina, Belgien, Bulgarien, Frankreich, Tschechien, Deutschland, Italien, Litauen, Polen, Serbien, Slowakei, Spanien, Schweden, Niederlande, Ukraine) insgesamt 32 Triplets, bestehend aus Rein- und Mischbeständen aus Kiefer und Buche angelegt. Es handelt sich dabei um überwiegend 40- bis 80jährige gleichaltrige Rein- und Mischbestände, die voll bestockt sind, in denen Kiefer und Buche in Einzelmischung vorkommen, und in denen die Zuwachsverhältnisse Vollbestockung widerspiegeln. Die Bestände wurden in den zurückliegenden 5 bis 10 Jahren nicht oder zumindest kaum durchforstet. Alle Parzellen wurden ertragskundlich aufgenommen, über Zuwachsbohrungen beprobt, und dazu verwendet, ertragskundliche Zustands- und Produktivitätsgrößen pro Hektar zu errechnen.

In Mischbeständen war der stehende Vorrat (+12%), die Bestandesdichte (+20%), die Bestandesgrundfläche (+12%) und der mittlere periodische Volumenzuwachs (+8%) durchschnittlich höher als das gewichtete Mittel benachbarter Reinbestände. Kiefer und Buche trugen gleichermaßen zum Mehrzuwachs und zu der Überdichte bei. Der Mitteldurchmesser und die Bestandesmittelhöhe der Kiefer waren dem Reinbestand um +20% bzw. +6% voraus. Dagegen vollzog sich die Durchmesser- und Höhenentwicklung der Buche im Mischbestand langsamer (-8%) als im Reinbestand. Die Schlankheitsgrade der Kiefer waren im Mischbestand signifikant niedriger als im Reinbestand, während sie bei der Buche etwa unverändert blieben. Der Mehrzuwachs und die Überdichte auf den 32 Triplets waren unabhängig von der Höhenbonität der Gesamtwuchsleistung und ausgewählter Klimavariablen, obwohl der Jahresniederschlag auf den Flächen zwischen 520 und 1175 mm J⁻¹ und die Temperatur zwischen 6.0 und 10.5° Celsius variieren. Mehrzuwachs und Überdichte der Mischbestände gegenüber den Reinbeständen waren also entlang des Produktivitätsgradienten ähnlich.

Die Serie von Triplets dient hier zunächst zur Prüfung, ob die Mischungseffekte zwischen Kiefer und Buche auf Bestandesebene überhaupt relevant sind. Weitergehende Untersuchungen auf den Triplets werden Aufschluss über die Ursachen der Mischungseffekte geben. Von besonderem Interesse ist, wie eine verbesserte Versorgung, Aufnahme und Nutzungseffizienz von Licht, Wasser und Nährstoffen zu den Mischungseffekten unter verschiedenen Standortbedingungen beitragen.

1 Einleitung

Im Rahmen des EU-Projektes EuMIXFOR (FP 1206) wurden entlang eines klimatischen Gradienten durch Europa insgesamt 32 Triplets, bestehend aus Rein- und Mischbeständen aus Kiefer, Buche und Kiefer/Buche angelegt. In Europa nimmt die Kiefer eine Fläche von ca. 12×10^6 ha ein und die Buche 49×10^6 ha. Die potentielle Fläche, auf der sich beide Arten dauerhaft mischen, beträgt 32×10^6 ha, die Fläche, auf der beide Arten gegenwärtig in Mischung kultiviert werden, dagegen nur $1,7 \times 10^6$ ha (Brus et al. 2011). Beide Baumarten haben in Europa ein besonders weites und sich überlappendes Verbreitungsgebiet, das von Skandinavien bis Bulgarien und von Spanien bis in die Ukraine reicht. Deshalb erschien diese Baumartenkombination besonders geeignet dafür, Mehrproduktion durch Mischung und insbesondere die Abhängigkeit der Mischungsreaktionen von den Standortbedingungen zu untersuchen.

Im Vergleich zu dem gewichteten Mittel benachbarter Reinbestände können Mischbestände aus mitteleuropäischen Baumarten häufig um 10 bis 20% mehr Stammvolumenzuwachs produzieren (Pretzsch et al. 2010, 2013). Positive Mischungseffekte wurden besonders häufig auf ärmeren Standorten und in ungünstigen Zuwachsperioden beobachtet. Als Ursachen für Mehrzuwächse von Misch- gegenüber Reinbeständen wurden wiederholt komplementäre ökologische Nischen der gemischten Arten (z.B. sich ergänzende Lichtökologie) oder Effekte der gegenseitigen Förderung (Verfügbarmachung von Basen durch tiefwurzelnde Baumarten, Bindung von Luftstickstoff, hydraulische Umverteilung von Wasser von tieferen zu höheren Bodenschichten) genannt.

Während bisherige Mischbestandsuntersuchungen meist auf ein eher enges Standortspektrum begrenzt waren, wurden die 32 Triplets aus Rein- und Mischbeständen in vorliegender Studie so angeordnet, dass sie z.B. ein besonders breites Spektrum der Niederschlagsversorgung abdecken, das von 520 mm Jahresniederschlag bis 1175 mm reicht. Während es für die Baumartenkombination Fichte und Buche oder Eiche und Buche in größerem Umfang und mit relativ weiter regionaler Verbreitung langfristige Versuchsflächen gibt, fehlen solche weitgehend für die Baumartenkombination aus Kiefer und Buche. Durch eine regional besonders breitgestreute Anlage der insgesamt 32 Triplets sollten im Rahmen des Projektes EuMIXFOR FP 1206 folgende Fragen beantwortet werden:

- (i) Wie hoch ist der Bestandeszuwachs von Mischbeständen aus Kiefer und Buche im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen?
- (ii) Wie variiert der Zuwachs in Mischbeständen im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen über der Zeit?
- (iii) Wie reagieren Mischbestände im Vergleich zu Reinbeständen auf extreme Trockenjahre; wie schneiden sie in Resistenz, Resilienz und Erholung im Vergleich zu Reinbeständen ab?

Im Folgenden wird näher auf die Frage (i) eingegangen. Zunächst werden die Produktivitätsrelationen zwischen Misch- und benachbarten Reinbeständen analysiert. Anschließend werden die Bestandesmittelwerte und Bestandessummenwerte von Mischbeständen mit jenen in Reinbeständen verglichen. Schließlich wird der Zusammenhang zwischen Umweltbedingungen und Mischungseffekten analysiert.

2 Material und Methoden

2.1 Design der Serie von Triplets

Um verallgemeinerbare Aussagen über die Produktivität von Kiefer und Buche im Rein- und Mischbestand zu erhalten, wurden insgesamt 32 Triplets, jeweils bestehend aus Rein- und Mischbeständen aus Kiefer und Buche angelegt (Abbildung 1). Die Anlage erfolgte im Rahmen des EU-Projektes FP 1206 EuMIXFOR und überspannt insgesamt 16 Länder. Abbildung 2 zeigt die Lage der insgesamt 32 Triplets in Rein- und Mischbeständen aus Kiefer und Buche, die im Jahre 2014 angelegt und aufgenommen wurden. Die Flächen liegen zwischen Schweden im Norden und Bulgarien im Süden, und sie erstrecken sich von Westen nach Osten von Spanien bis in die Ukraine. Auf den Plots beträgt die mittlere Jahrestemperatur 6 bis $10,5^\circ$ Celsius und die Summe der jährlichen Niederschläge reicht von 520 bis 1.175 mm yr^{-1} . Die Flächen liegen in einer Seehöhe von 20 m bis 1.250 m über NN.

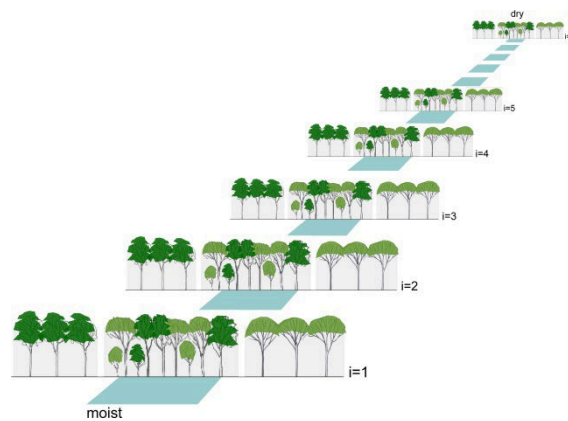


Abbildung 1: Entlang eines Gradienten von hoher bis zu geringer Produktivität, bedingt durch feuchte bzw. trockene Standorte, wurden 32 Triplets angelegt. Jedes Triplet besteht aus Reinbeständen aus Kiefer und Buche und einem Mischbestand aus beiden Baumarten.

Die zu einem Triplet gehörigen Rein- und Mischbestände sind mehr oder weniger gleichaltrig, 60- bis 80jährig, voll bestockt und sehr ähnlich in den Standortbedingungen. Falls überhaupt behandelt, liegen die letzten Eingriffe lange zurück, so dass alle Parzellen maximale Bestandesdichte repräsentieren. Ein geeigneter Anzeiger für die Annäherung an die maximale Dichte und ein Wachstum entlang der self-thinning Linie ist das gehäufte Vorkommen von Bäumen, die aufgrund von Konkurrenz absterben.

Die Parzellen haben eine Flächengröße von 0,02 und 1,3 ha. Auf ihnen erfolgte eine Vollaufnahme der Brusthöhendurchmesser und eine stichprobenweise Messung von Höhen und Kronenansatzhöhen, so dass die Bestandesvorräte ermittelt werden können. Für weitergehende Analysen wurden auf einem Teil der Triplets auch Stammfußkoordinaten eingemessen, Kronen abgelotet, Lichtmessungen durchgeführt und Strukturhebungen mit einem terrestrischen Laser-Scanner vorgenommen. Weiter wurden Probenahmen des Bodens und der Nährelemente in Nadeln und Laub ausgeführt.

An einer Stichprobe von mindestens 20 Bäumen pro Art erfolgten in den Rein- und Mischbeständen Zuwachsbohrungen. Indem bis zum Kern gebohrt wurde, liefern die Bohrkerne präzise Altersangaben, aber auch Einblick in die Zuwachsentwicklung in den zurückliegenden Jahrzehnten. Zur retrospektiven Berechnung des Bestandeszuwachses erfolgt zusätzlich eine Stockinventur, bei der evtl. vorhandene Stöcke in 5-Jahres-Stufen eingeordnet wurden.

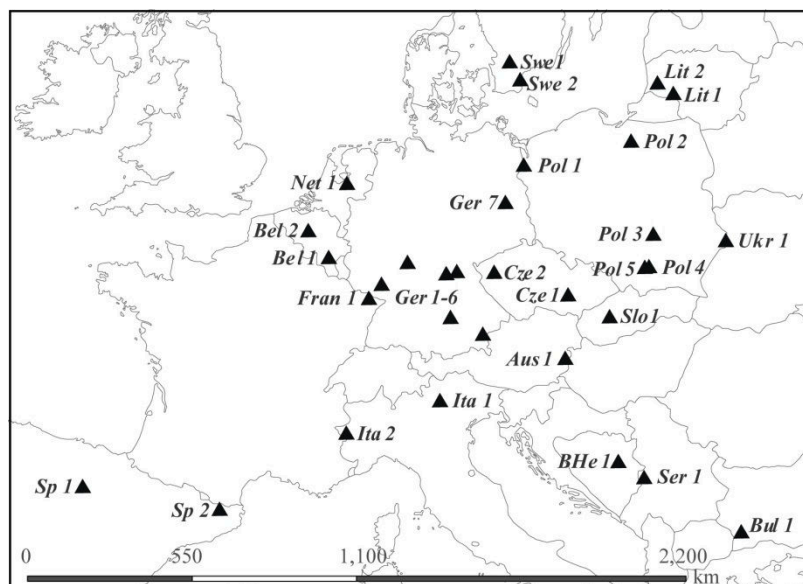


Abbildung 2: Lage von insgesamt 32 Triplets in Rein- und Mischbeständen aus Kiefer und Buche, die im Jahre 2014 angelegt und aufgenommen wurden. Die Triplets verteilen sich auf 16 Länder: Österreich (Aus 1), Belgien (Bel 1-2), Bosnien-Herzegowina (BHe 1), Bulgarien (Bul 1), Tschechien (Cze 1-2), Frankreich (Fran 1), Deutschland (Ger 1-7), Italien (Ita 1-2), Litauen (Lit 1-2), Niederlande (Net 1), Polen (Pol 1-5), Serbien (Ser 1), Slowakei (Slo 1), Spanien (Spa 2), Schweden (Swe 1-2) und Ukraine (Ukr 1).

2.2 Auswertung der Inventur und Zuwachsdaten

Basierend auf den Bestandesinventuren und Bohrkernanalysen erfolgte die Rekonstruktion des zurückliegenden Bestandeszuwachses in folgenden Schritten:

- (1) Zuwachsbohrung von 20 bis 50 Bäumen pro Plot, Jahrringanalyse und Synchronisation der Zeitreihen.
- (2) Berechnung jährlicher Regressionen zum Zusammenhang zwischen Durchmesserzuwachs und Enddurchmesser der Bäume. Diese Regressionen dienen der Berechnung der Zuwächse jener Bäume, von denen der Zuwachs nicht aus Bohrkernanalysen bekannt ist.
- (3) Anwendung von Rindenzuwachs-Funktionen, um neben dem Zuwachs an Xylem retrospektiv auch die Entwicklung der Rinde zu berücksichtigen.
- (4) Anwendung von Altershöhenkurven zur Rückrechnung der Mittelhöhe vor $i=1, \dots, n$ Jahren.
- (5) Anwendung von Einheitshöhenkurven, in die der Mitteldurchmesser, die Mittelhöhe und das Bestandesalter einfließen, so dass individuelle Höhen in Abhängigkeit vom Baumdurchmesser abgegriffen werden können.
- (6) Anwendung von Derbholzformzahl-Funktionen für die einzelbaumweise Berechnung des Stammvolumens.
- (7) Berechnung des Volumenzuwachses aller Bäume retrospektiv für 40 Jahre in Abhängigkeit von ihrem jeweiligen Durchmesser, ihrer Höhe und aktuellen Formzahl.
- (8) Berechnung des Bestandeszuwachses durch Summation der Volumenzuwächse aller Einzelbäume. Für die Berechnung der Mehr- und Minderzuwächse in Misch- gegenüber Reinbeständen wurde der mittlere periodische Zuwachs an Grundfläche und Stammvolumen des Bestandes über die letzten 5 Jahre verwendet, also in der Periode 2009 bis 2013.

2.3 Vergleich der Bestandesmittel- und Bestandessummenwerte im Mischbestand mit den entsprechenden Größen in benachbarten Reinbeständen

Zum Vergleich der Bestandesmittelwerte (Mittelhöhe, Mitteldurchmesser, mittlerer Schlankheitsgrad) wurden die entsprechenden Werte des Mischbestandes durch jene des Reinbestandes der gleichen Art geteilt. Der mittlere Quotient über alle 32 Triplets \pm Standardfehler dient dann der Prüfung, ob die Mittelwerte im Mischbestand größer sind als jene im Reinbestand. Das trifft dann zu, wenn die Konfidenzintervalle den Wert von 1.0 nicht mit einschließen. Quotienten mit ihren Konfidenzintervallen ($\pm 2 \times SE$, $\pm 3 \times SE$, $\pm 4 \times SE$) lassen erkennen, ob signifikante Unterschiede (auf dem Niveau $p \leq 0.05^*$, $p \leq 0.01^{**}$, oder sogar auf dem Niveau $p \leq 0.001^{***}$) bestehen. Liegt das Konfidenzintervall über 1.0, so ist der Mischbestand dem Reinbestand in der entsprechenden Dimensionsgröße überlegen, liegt das Konfidenzintervall unter 1.0, so ist die Größenentwicklung im Mischbestand langsamer als im Reinbestand (vergleiche Tabelle 2).

Für den Vergleich der Summenwerte (stehender Vorrat, Bestandesdichte, mittlerer periodischer Zuwachs an Bestandesgrundfläche und Bestandesvolumen) wird der gemessene Wert des Mischbestandes in Relation gesetzt zum gewichteten Mittel der benachbarten Reinbestände, wobei die Gewichtung mit den Mischungsanteilen m_1 und m_2 erfolgt. Im Falle des Bestandesvolumens ergibt sich beispielsweise $\hat{V}_{1,2} = V_1 \times m_1 + V_2 \times m_2$ für das gewichtete Mittel; es bildet den erwarteten Referenzwert und wird dem entsprechenden Beobachtungswert des benachbarten Mischbestandes gegenübergestellt. Für den Vergleich auf Ebene der Baumarten wird der Beitrag der Baumarten zum Mischbestand mit dem Mischungsanteil auf einen Hektar hochskaliert und dann mit den entsprechenden Summenwerten des benachbarten Reinbestandes verglichen. Wiederum am Beispiel des stehenden Volumens ergibt das $RV_{1,(2)} = VV_{1,(2)} / m_1 / V_1$ bzw. $RV_{(1),2} = VV_{(1),2} / m_2 / V_2$. Für die Berechnung des Mehr- oder Minderzuwachses erfolgt dieser Vergleich anhand des mittleren periodischen Zuwachses an Bestandesgrundfläche und an Bestandesvolumen, also auf der Basis der Produktivität wie folgt. Die erwartete Produktivität des Mischbestandes wird als Referenz verwendet, und der Quotient aus gemessener Produktivität und erwarteter Produktivität resultiert in dem Wert für Overyielding ($RP_{1,2} = p_{1,2} / \hat{p}_{1,2}$, wobei $\hat{p}_{1,2} = m_1 \times p_1 + m_2 \times p_2$). Der analoge Vergleich auf der Artenebene erfolgt nach Hochskalierung auf

Hektarwerte durch Verwendung der Mischungsanteile m_1 und m_2 ($RP_{1,(2)} = pp_{1,(2)} / m_1 / p_1$ und $RP_{(1),2} = pp_{(1),2} / m_2 / p_2$, wobei $p_{1,2} = pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}$).

Für die Berechnung der Mischungsanteile m_1 und m_2 wurden zunächst die Stand-Density-Indizes für beide Baumarten im Reinbestand berechnet ($SDIMAX_1, SDIMAX_2$). Sie repräsentieren den regional-typischen maximalen SDI und den Standflächenbedarf der jeweiligen Baumart. Die Werte $SDIMAX_1, SDIMAX_2$ wurden verwendet, um den SDI einer Art in jenen der anderen umzurechnen ($e_{2\rightarrow 1} = SDIMAX_1 / SDIMAX_2$ und $e_{1\rightarrow 2} = SDIMAX_2 / SDIMAX_1$). Die Äquivalenzkoeffizienten e_1 und e_2 können dazu verwendet werden, die SDI-Werte von zwei Arten mit unterschiedlichem Stand-raumbedarf zu kombinieren ($SDI_{1,2} = SDI_{1,(2)} + SDI_{(1),2} \times e_{2\rightarrow 1}$). Hierdurch wird der Bestandesdicht-eindex im Mischbestand vergleichbar mit dem Index im Reinbestand. Auf diese Weise kann eine eventuelle Über- bzw. Unterdichte im Mischbestand gegenüber benachbarten Reinbeständen aufgedeckt werden. So wird der Stand-Density-Index des Mischbestandes z. B. auf die Art 1 normiert und mit der Bestandesdichte des Reinbestandes der Art 1 vergleichbar

$$(SDI_{1,2} = SDI_{1,(2)} + SDI_{(1),2} \times e_{2\rightarrow 1}, RD_{1,2} = SDI_{1,2} / SDI_1).$$

Basierend auf dem standardisierten SDI, z.B. für die Art 1 ($SDI_{1,2} = SDI_{1,(2)} + SDI_{(1),2} \times e_{2\rightarrow 1}$) und dem Anteil der Arten 1 und 2 an dieser standardisierten Dichte ($SDI_{1,(2)} / SDI_{1,2}$ bzw. $(SDI_{(1),2} \times e_{2\rightarrow 1}) / SDI_{1,2}$) können die Mischungsanteile der Arten 1 und 2

$$m_1 = SDI_{1,(2)} / (SDI_{1,(2)} + SDI_{(1),2} \times SDIMAX_1 / SDIMAX_2)$$

$$m_2 = (SDI_{(1),2} \times SDIMAX_1 / SDIMAX_2) / (SDI_{1,(2)} + SDI_{(1),2} \times SDIMAX_1 / SDIMAX_2)$$

berechnet werden. Auf diese Weise fließt der unterschiedliche Standraumbedarf von Kiefer und Buche in die Berechnung der Mischungsanteile m_1 und m_2 mit ein (Sterba et al. 2014).

2.4 Indikatoren für die Standortbedingungen

Zur Analyse vermuteter Abhängigkeiten des Over- und Underyieldings von den Standortbedingungen wurden die Höhen der Bäume mit den quadratischen Mitteldurchmessern von Kiefer bzw. Buche im Reinbestand im Alter 50 als unspezifische Weiserwert für die Standortbedingungen verwendet. Weil die meisten der Triplets 40 bis 60 Jahre alt sind, wurde die Höhe im Alter 50, nicht jene im Alter 100 verwendet. Damit werden Unschärfen durch die ansonsten übliche Extrapolation bis zum Alter 100 bei der Benutzung von Ertragstafeln vermieden.

Auch von Beständen, die in ihrer Baumhöhe und in ihrem Alter ähnlich sind, kann der Ertrag innerhalb einer Region aufgrund unterschiedlicher Ertragsniveaus variieren. Noch größer ist die Wahrscheinlichkeit einer Variation des Ertragsniveaus im Falle der 32 Triplets, die über eine große Region verteilt liegen. Deshalb wurde auch die Gesamtwuchsleistung im Alter 50 (Y 50) für alle 32 Triplets aus verfügbaren Modellen, Ertragstafeln, benachbarten Versuchsflächen ermittelt. Diese GWL Werte bildeten eine weitere Indikatorgröße für die Leistungsfähigkeit der einbezogenen Standorte. Darüber hinaus wurde der Index de Martonne (1926) M verwendet; $M = P / (T + 10)$ mit P als Summe des jährlichen Niederschlages und T als Jahresmitteltemperatur. Er charakterisiert die klimatischen Wuchsbedingungen an den 32 Standorten. Ferner wurde die Produktivität der benachbarten Reinbestände (mittlerer periodischer Volumenzuwachs zwischen 2009 und 2013) als Maß für die Standortbedingungen in die statistische Analyse eingeführt. Als Bestandescharakteristika verwendeten wir in den statistischen Analysen neben der relativen Produktivität (Over- bzw. Underyielding) die Mischungsproportionen, den Quotienten zwischen der Mittelhöhe der Kiefer und der Buche und die relative Bestandesdichte.

3 Ergebnisse

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Bestandescharakteristika auf den 32 Triplets gesondert für die Mischbestände und Reinbestände aus Kiefer und Buche. Im Falle der Mischbestände sind die Mittelwerte und Wertebereiche für den Mischbestand insgesamt, aber auch die Beiträge von Kiefer und Buche im Einzelnen aufgeführt. Die Bestandesalter reichen zwar in Einzelfällen bis zu 149 Jahren, liegen aber im Mittel bei ca. 70 Jahren. Die mittleren Durchmesser und Höhen zeigen an, dass es sich im Wesentlichen um einschichtige und gleichaltrige Rein- und Mischbestände handelt. Die Bestandesgrundflächen, stehenden Vorräte und Volumenzuwächse zeigen an, dass mit den 32 Triplets sowohl Bestände im unteren Leistungsspektrum, als auch besonders fruchtbare Standorte abgedeckt werden. Der mittlere periodische Volumenzuwachs liegt bei $13.6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in den Mischbeständen und bei 11.3 bzw. $14.7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in den Reinbeständen aus Kiefer bzw. Buche. Letztgenannte Werte zeigen an, dass die Mischbestände im Durchschnitt die Produktivität der Kiefernreinbestände überschreiten, nicht aber jene der Buchenreinbestände. Demnach besteht im Durchschnitt kein „transgressive overyielding“ (Pretzsch und Schütze 2009).

Tabelle 1: Übersicht über die Bestandeskennwerte auf den 32 Triplets, die aus insgesamt 32 Mischbeständen und 64 benachbarten Reinbeständen aus Kiefer und Buche bestehen. Die Bestandeskennwerte sind für den Mischbestand insgesamt angegeben sowie gesondert für beide Baumarten in der Mischung. Weiter enthält die Tabelle die Kennwerte für die entsprechenden Reinbestandspartellen. Die Mittelwerte über alle Triplets werden jeweils in Normalschrift angegeben, das Wertespektrum (Minimalwert bis Maximalwert) ist kursiv darunter gesetzt. Angegeben sind das Bestandesalter, die Baumzahl pro Hektar, der quadratische Mitteldurchmesser, die Mittelhöhe, die Bestandesgrundfläche, der stehende Vorrat und der mittlere periodische Volumenzuwachs in den letzten 5 Jahren (Jahre 2009 bis 2013).

Species	n	stand age (years)	N (trees ha ⁻¹)	d _q (cm)	h _q (m)	stand. BA (m ² ha ⁻¹)	stand. V (m ³ ha ⁻¹)	PAIV (m ³ ha ⁻¹ yr ⁻¹)
Sc. pine + E. be.	32	70	990			40.65	444	13.6
		<i>39-149</i>	<i>250-2628</i>			<i>15.85-77.94</i>	<i>134-956</i>	<i>5.1-31.2</i>
Sc. pine mixed	32	70	405	32.3	23.1	23.33	255	6.0
		<i>39-149</i>	<i>50-1529</i>	<i>14.0-70.1</i>	<i>12.1-35</i>	<i>4.35-43.48</i>	<i>44-658</i>	<i>1.7-13</i>
E. beech mixed	32	70	585	22.3	20.9	17.32	189	7.6
		<i>39-149</i>	<i>127-1733</i>	<i>11.2-46.8</i>	<i>12.2-30.8</i>	<i>9.61-36.78</i>	<i>56-392</i>	<i>3.0-18.2</i>
Sc. pine pure	32	69	970	27.6	22.1	40.92	413	11.3
		<i>39-149</i>	<i>82-3200</i>	<i>13.7-45.5</i>	<i>8.7-33.9</i>	<i>13.29-62.93</i>	<i>162-923</i>	<i>2.7-21.9</i>
E. beech pure	32	69	1027	25.1	23.0	34.48	411	14.7
		<i>39-149</i>	<i>220-2745</i>	<i>12.0-49.4</i>	<i>12.4-34.1</i>	<i>17.84-53.37</i>	<i>146-959</i>	<i>6.0-27.6</i>

3.1 Vergleich der Reinbestände aus Buche mit den Reinbeständen aus Kiefer

Für die Einschätzung der Konkurrenzkraft zwischen Kiefer und Buche erfolgt zunächst ein Vergleich der Zustands- und Zuwachsdaten der entsprechenden Reinbestände (Abbildung 3). In dem betrachteten Altersstadium ist die Buche der Kiefer in der Höhenleistung um ca. 10% überlegen. Der Stand Density Index der Buche liegt dagegen um 5 bis 10% unter jenem der Kiefer. Die Bestandesvorräte der Buche sind um ca. 10% höher als jene im Kiefern-Reinbestand. Der mittlere periodische Volumenzuwachs überschreitet im Buchen-Reinbestand in der Mehrzahl der Fälle die Produktivität des Kiefern-Reinbestandes; im Durchschnitt liegt der Volumenzuwachs der Buche um 50% über jenem der Kiefer.

Die Reinbestände befinden sich demnach in einer Altersphase in der die im Jugendstadium eher langsamwüchsige Buche die Kiefer im Höhenwachstum eingeholt hat. Der geringere SDI der Buche gegenüber der Kiefer zeigt den bekannten höheren Standflächenbedarf der Buche im Vergleich zur Kiefer. In den überwiegend 70jährigen Beständen dürfte der Volumenzuwachs der Kiefer bereits wieder absinken, während die Buche nahe der Zuwachskulmination liegt (Abb. 3, a-d).

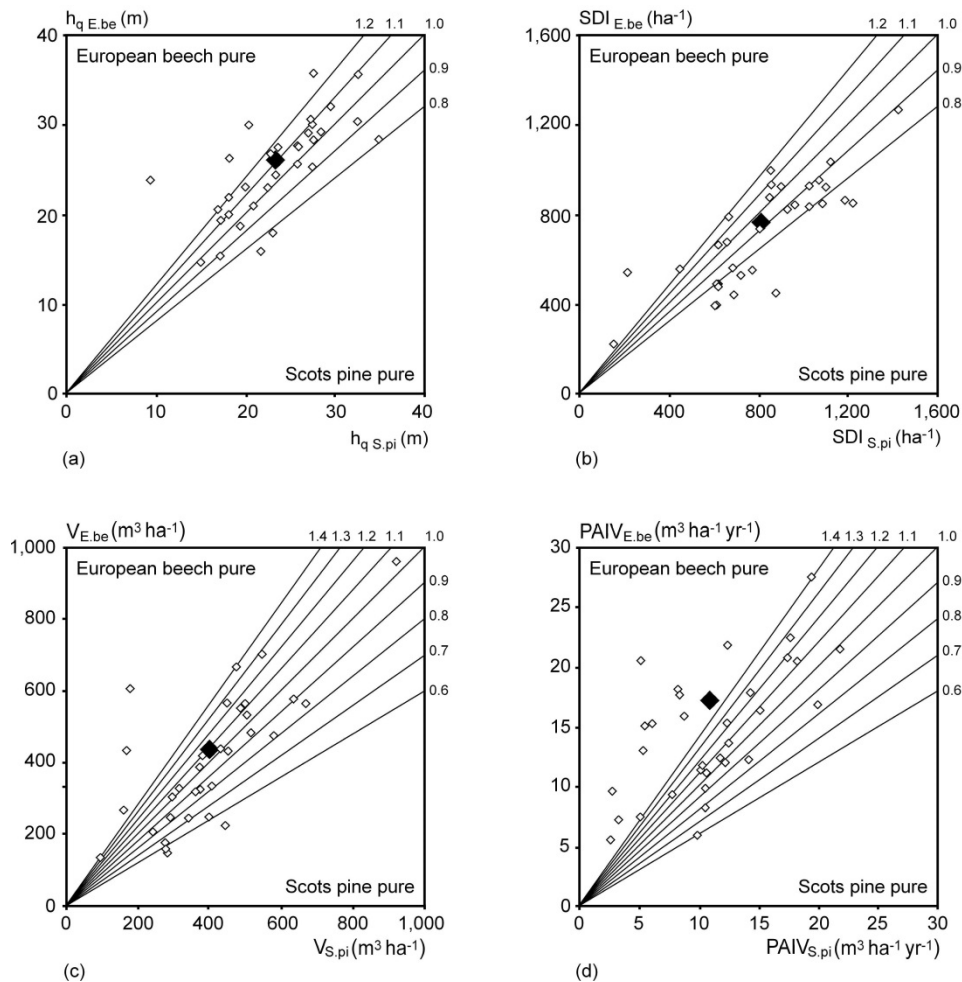


Abbildung 3: Bestandescharakteristika der Kiefer im Reinbestand (x-Achse) verglichen mit der Buche im Reinbestand (y-Achse) auf insgesamt 32 Triplets. Beobachtungswerte nahe der Winkelhalbierenden (1.0-Linie) zeigen Gleichheit von Rein- und Mischbestand an.

(a) Die Mittelhöhe der Buche übersteigt jene der Kiefer im Mittel um ca. 10%, (b) der SDI ist im Kiefern-Reinbestand um durchschnittlich ca. 10% niedriger als im Buchen-Reinbestand, (c) die Vorräte des Buchen-Reinbestandes überschreiten jene des Kiefern-Reinbestandes um 10-15%, (d) der mittlere periodische Volumenzuwachs der Buche im Reinbestand liegt durchschnittlich um 40 – 50% über dem Zuwachs der Kiefer im Reinbestand.

Die kleinen Symbole repräsentieren Beobachtungswerte auf den 32 Triplets, die großen Symbole Mittelwerte über alle Bestände.

Tabelle 2: Deskriptive Statistik (Mittelwerte \pm SE) für die Relation zwischen den Beobachtungswerten im Mischbestand und dem gewichteten Mittel aus den benachbarten Reinbeständen. Quotienten über 1,00 zeigen Überlegenheit des Mischbestandes gegenüber dem gewichteten Mittel benachbarter Reinbestände an. Fett gedruckte Quotienten zeigen signifikante Überlegenheiten (falls größer als 1,00) an bzw. Unterlegenheiten (falls kleiner als 1,00) des Misch- gegenüber den benachbarten Reinbeständen an.

Stand variable	mixed _{obs} /mixed _{exp}		S.pine _m /S.pine _p		E.beech _m /E.beech _p	
	mean	SE (\pm)	mean	SE (\pm)	mean	SE (\pm)
N (trees ha ⁻¹)	1.14	0.07	0.93	0.08	1.35	0.09
dg (cm)			1.20	0.05	0.92	0.03
do (cm)			1.15	0.04	0.96	0.03
hg (m)			1.06	0.03	0.92	0.03
ho (m)			1.05	0.03	0.94	0.03
hg/dg			0.92	0.03	1.01	0.03
ho/do			0.94	0.03	0.99	0.03
G (m ³ ha ⁻¹)	1.12	0.06	1.17	0.07	1.05	0.06
V (m ³ ha ⁻¹)	1.12	0.08	1.25	0.08	0.99	0.08
SDI (ha ⁻¹)	1.20	0.06	1.11	0.06	1.11	0.06
IG (m ³ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	1.12	0.06	0.97	0.07	1.25	0.08
IV (m ³ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	1.08	0.07	1.10	0.06	1.09	0.07

3.2 Wuchsverhalten von Kiefer und Buche im Misch- gegenüber dem Reinbestand

Aus Tabelle 2 und Abbildung 4 geht hervor, dass die Kiefer in der Durchmesser- und Höhenentwicklung im Mischbestand dem Reinbestand deutlich voraus ist. Das Gegenteil trifft auf die Buche zu. Die Schlankheitsgrade sind bei der Kiefer im Mischbestand deutlich geringer als im Reinbestand. Das resultiert aus ihrem Durchmesser der im Mischbestand um 10 bis 20% höher liegt als im Reinbestand und ihrer Höhe, die nur geringfügig verändert ist. Bei der Buche bleiben die Schlankheitsgrade im Rein- und Mischbestand gleich, wobei Durchmesser- und Höhenentwicklung gleichermaßen abgebremst werden (Abbildung 4).

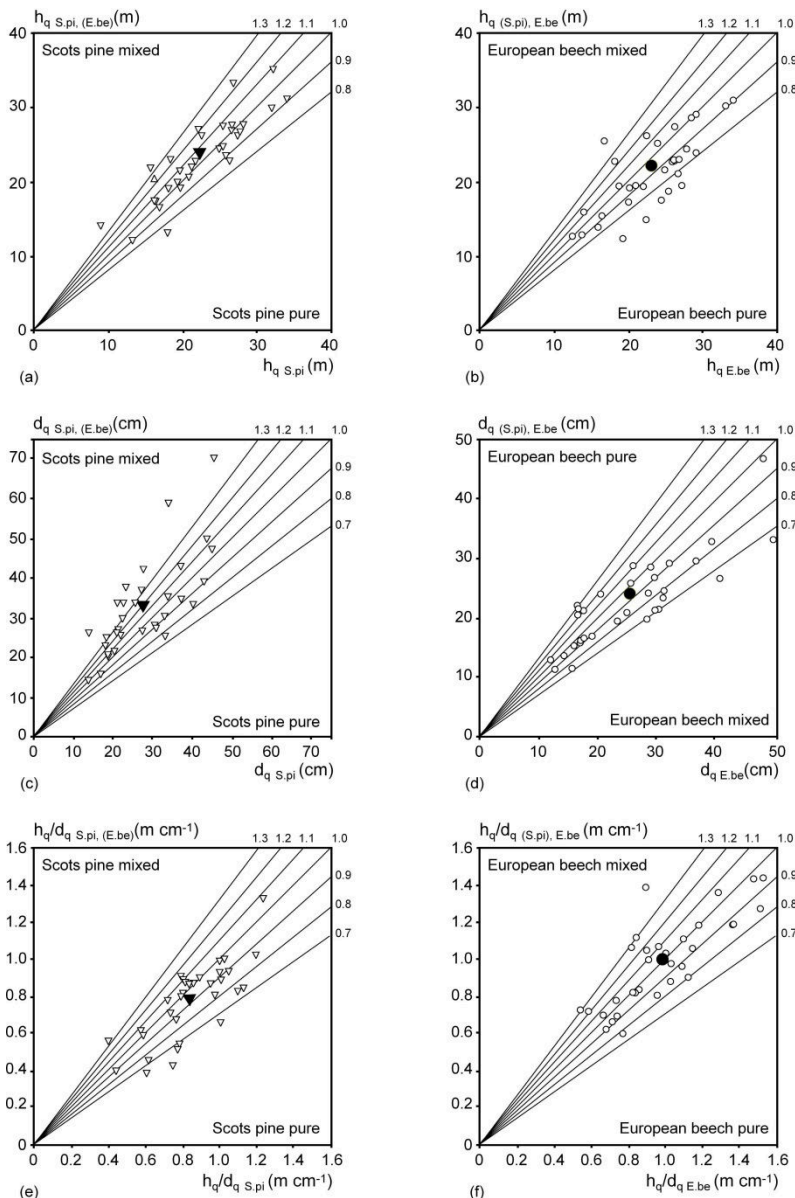


Abbildung 4, a-d: Bestandescharakteristika von Kiefer und Buche im Reinbestand (x-Achse) verglichen mit ihren Kennwerten im Mischbestand (y-Achse). Beobachtungswerte nahe der Winkelhalbierenden (1.0-Linie) zeigen gleiches Wuchsverhalten im Rein- und Mischbestand an. (a und b) Mittelhöhe von Kiefer und Buche, (c und d) Mitteldurchmesser von Kiefer und Buche, (e und f) Schlankheitsgrade von Kiefer und Buche. Die kleinen Symbole repräsentieren Beobachtungswerte auf den 32 Triplets, die großen Symbole Mittelwerte über alle Bestände.

Der SDI, der stehende Vorrat sowie die Zuwächse an Grundfläche und Volumen sind in den Mischbeständen um 10 bis 20% höher als das gewichtete Mittel der benachbarten Reinbestände. Dabei ist die Überlegenheit bei der Grundfläche, bei dem SDI und beim Grundflächenzuwachs signifikant (Tabelle 2, Abbildung 5). Tabelle 2 zeigt weiter, dass beide Baumarten zu dieser Überlegenheit in Dichte, Vorrat und Zuwachs beitragen können.

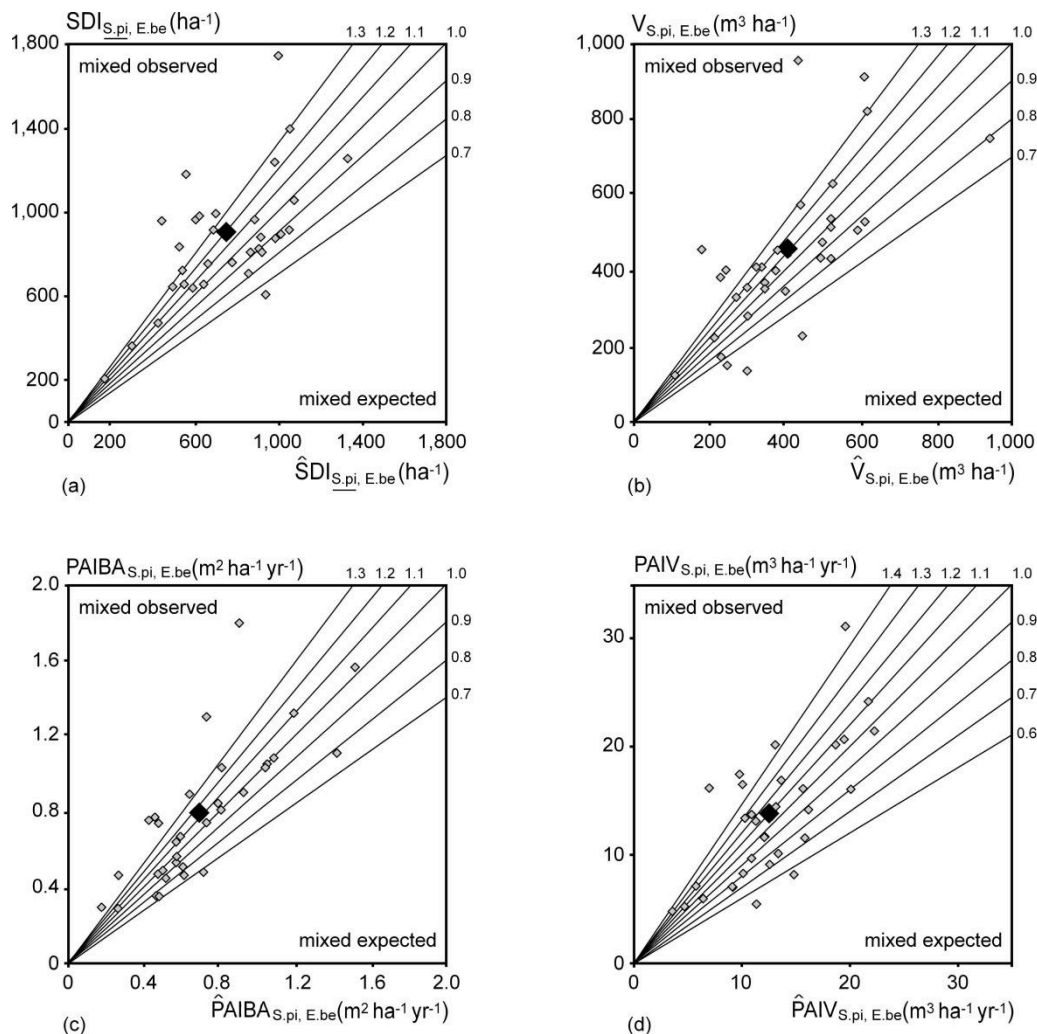


Abbildung 5: Vergleich der Erwartungswerte für den Mischbestand (x-Achse, gewichtetes Mittel aus beiden Reinbeständen) und den Beobachtungswerten (y-Achse) in den Mischbeständen aus Kiefer und Buche auf den 32 Triplets. Beobachtungswerte nahe der Winkelhalbierenden (1.0-Linie) indizieren Gleichheit der Beobachtungswerte im Mischbestand mit dem gewichteten Mittel der benachbarten Reinbestände. Werte oberhalb der Winkelhalbierenden zeigen eine Überlegenheit des Mischbestandes im Hinblick auf Bestandesdichte, stehendem Vorrat, Grundflächenzuwachs und Volumenzuwachs an.

(a) Der Stand Density Index (SDI) liegt im Mischbestand um ca. 20% höher als das gewichtete Mittel benachbarter Reinbestände, (b) die Vorräte im Mischbestand übersteigen die erwarteten Vorräte um 10 – 20%, (c) der mittlere periodische Grundflächenzuwachs liegt im Mischbestand um durchschnittlich ca. 10 % über den Erwartungswerten und (d) der mittlere periodische Volumenzuwachs des Mischbestandes übersteigt das gewichtete Mittel der benachbarten Reinbestände ebenfalls um durchschnittlich ca. 10 %.

3.3 Mehrzuwachs der Mischbestände in Abhängigkeit von Bestandes- und Umweltmerkmalen

Hier wurde untersucht, inwieweit die festgestellten Mehrzuwächse auf Bestandes- und Artenebene von Merkmalen des Bestandes (u. a. Alter, Mischungsanteil, Bestandesdichte, Höhenrelation zwischen Kiefer und Buche) oder von Umweltvariablen (u. a. Bonität, Gesamtwuchsleistung, Niederschlag, Temperatur, Index de Martonne (1926)) abhängen.

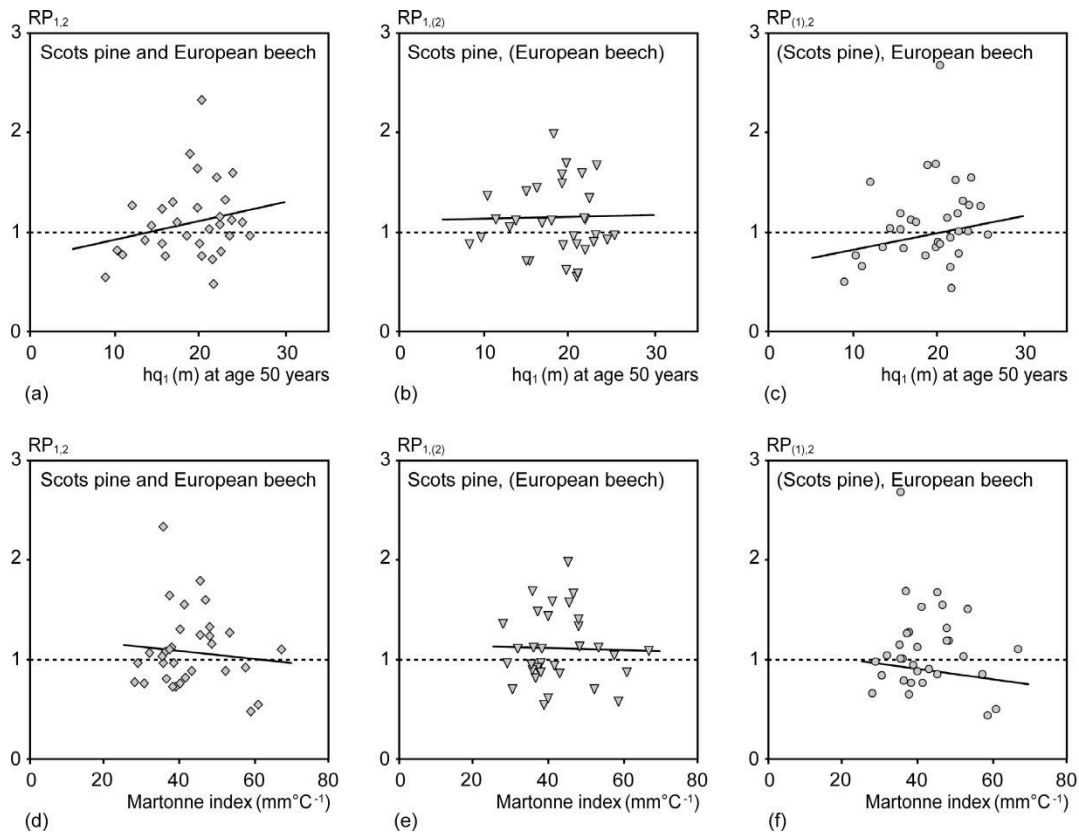


Abbildung 6, a-f: Relative Bestandesproduktivität, RP auf Bestandesebene, $RP_{1,2}$ und auf Artenebene, $RP_{1,(2)}$ und $RP_{(1),2}$ auf den 32 Triplets der Transektstudie.

(a-c) Beobachtungswerte und linearer Ausgleich der relativen Produktivitäten in Abhängigkeit von der Höhe der Kiefer im Alter 50 und (d, f) in Abhängigkeit vom Index nach Martonne. Die Analyse des Zusammenhanges erfolgte über lineare OLS-Regression und erbrachte in keinem Fall einen signifikanten Zusammenhang ($p < 0,05$) zwischen Mehrzuwachs und Wuchsbedingungen.

Die Mehrzuwächse in den Mischbeständen gegenüber den Reinbeständen stehen in keinerlei signifikantem Zusammenhang mit Bonität, Gesamtwuchsleistung, Produktivität der Reinbestände, Temperatur, Niederschlag oder dem Martonne Index. Keiner der zahlreichen Versuche, lineare oder nicht lineare Zusammenhänge zwischen Wuchsbedingungen und Mehrzuwächsen aufzudecken, erbrachte einen signifikanten Zusammenhang. Abbildung 6 zeigt beispielhaft die Mehrzuwächse auf Bestandesebene und Artenebene dargestellt über der Höhe der Baumart Kiefer im Alter 50 (Abb. 6, a-c) und in Abhängigkeit vom Index de Martonne (Abb. 6, d-f). Der in vielen anderen Untersuchungen nachgewiesene Anstieg des Mehrzuwachses in Mischbeständen mit Verschlechterung der Wuchsbedingungen kann auf den 32 Triplets nicht nachvollzogen werden. Hier besteht offensichtlich über unterschiedlichste Standortbedingungen hinweg eine ähnliche Überlegenheiten im Zuwachs.

Ein signifikanter Zusammenhang besteht demgegenüber zwischen der Bestandesdichte und dem Mehrzuwachs (Abbildung 7). Demnach nehmen in Mischung Bestandesdichte und Produktivität etwa proportional zueinander zu. Andere Bestandesparameter trugen nicht zur Erklärung der Mehrzuwächse im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand bei.

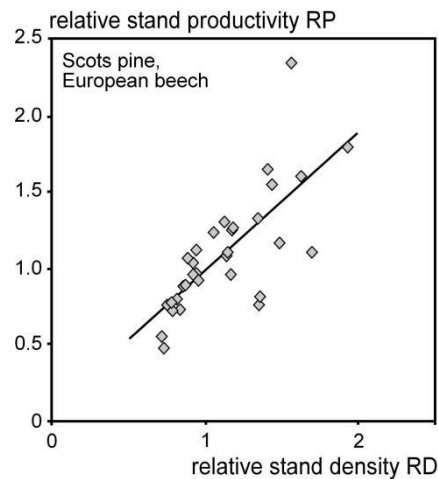


Abbildung 7: Zusammenhang zwischen dem Mehrzuwachs in Mischbeständen aus Kiefer und Buche und der Bestandesdichte im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen. Dargestellt sind die Beobachtungswerte der relativen Bestandesproduktivität über der relativen Bestandesdichte (eingezeichnete Rauten) und der über OLS-Regression an die Daten angepasste lineare Zusammenhang zwischen relativer Produktivität und relativer Dichte auf den 32 Triplets ($RP = 0.08(\pm 0.18) + 0.90(\pm 0.15) \times RD$, $n=32$, $R^2 = 0.54$, $p < 0.001$).

4 Diskussion

In Mischbeständen sind der stehende Vorrat (+12%), die Bestandesdichte (+20%), die Bestandesgrundfläche (+12%) und der mittlere periodische Volumenzuwachs (+8%) durchschnittlich höher als das gewichtete Mittel benachbarter Reinbestände. Kiefer und Buche tragen gleichermaßen zum Mehrzuwachs und der Überdichte bei. In Mischbeständen ist der Mitteldurchmesser (+20%) und die Bestandesmittelhöhe (+6%) der Kiefer dem Reinbestand voraus. Dagegen vollzieht sich die Durchmesser- und Höhenentwicklung der Buche im Mischbestand langsamer (-8%) als im Reinbestand. Die Schlankheitsgrade der Kiefer sind im Mischbestand signifikant niedriger als im Reinbestand, während sie bei der Buche etwa unverändert bleiben. Der Mehrzuwachs und die Überdichte auf den 32 Triplets sind unabhängig von der Höhenbonität der Gesamtwuchsleistung und ausgewählter Klimavariablen, obwohl der Jahresniederschlag zwischen den Flächen von 520 - 1.175 mm J⁻¹ und die Temperatur von 6.0 - 10.5° Celsius variiert. Mehrzuwachs und Überdichte der Mischbestände gegenüber den Reinbeständen sind also entlang des Produktivitätsgradienten ähnlich und zeigen keine offensichtlichen Abhängigkeiten von den örtlichen Wuchsbedingungen.

4.1 Mischung moduliert die Entwicklung von Baumgröße, Produktivität und Dichte

Abbildung 8 stellt die gefundenen Mischungsreaktionen in den Kontext der langfristigen Bestandesentwicklung von Misch- gegenüber Reinbeständen. Die vertikalen, gebrochenen dargestellten Linien repräsentieren die Entwicklungsphase, in der sich die 32 Triplets etwa befinden. Abbildung 8a zeigt die unterschiedliche Entwicklung der Kiefer (Pionierbaumart, lichtbedürftig) im Vergleich zur Buche (Klimaxbaumart und schattentolerant). Im Rein- wie im Mischbestand steigt der Größenzuwachs der Kiefer früher an als jener der Buche. Die Buche hält aber länger in der Größenentwicklung an und erreicht dann überlegene Maximalgrößen. Im Mischbestand sind Durchmesser und Höhe der Kiefer dem Reinbestand in der Entwicklung voraus. Dagegen wird die Buche im Mischbestand in ihrer Entwicklung durch die Kiefer abgebremst. Die Bestandesproduktivität liegt im Mischbestand über dem gewichteten Mittel benachbarter Reinbestände (Abbildung 8b). Die Gesamtwuchsleistung und der stehende Vorrat sind im Mischbestand aus Kiefer und Buche dem gewichteten Mittel der benachbarten Reinbestände überlegen (Abbildung 8c). Der Bestandesdichteindex, SDI, ist im Mischbestand um ca. 20% höher als in den benachbarten Reinbeständen. Letzteres bedeutet ein höheres Ertragsniveau und eine größere potentielle Baumzahl im Misch- gegenüber dem Reinbestand (Abbildung 8d).

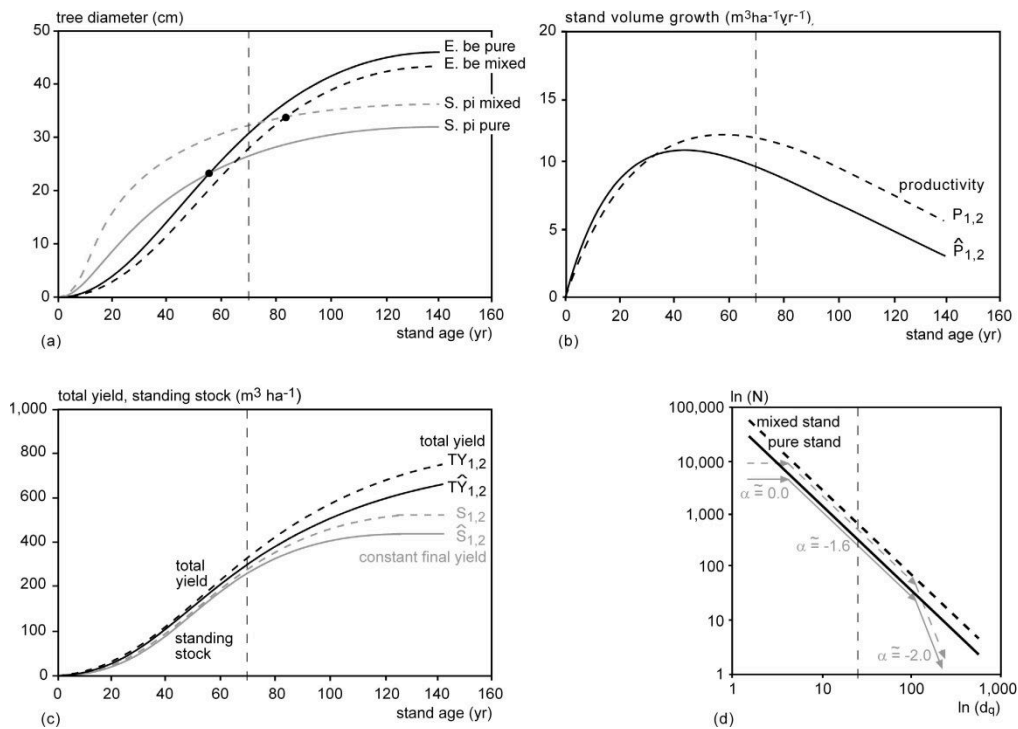


Abbildung 8: Merkmale der Bestandesdynamik in Mischbeständen aus Kiefer und Buche (gestrichelte Linien) im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen (ausgezogene Linien) aus Kiefer und Buche. Die gestrichelte vertikale Linie zeigt das mittlere Alter auf den 32 Triplets an.

Die Größenentwicklung der Kiefer verläuft im Mischbestand beschleunigt, während jene der Buche im Mischbestand abgebremst wird, (b) die Produktivität des Mischbestandes überschreitet das gewichtete Mittel der benachbarten Reinbestände um ca. 10 %, (c) Gesamtwuchsleistung und stehender Vorrat liegen im Mischbestand um 10 % über den benachbarten Reinbeständen, (d) die Bestandesdichte repräsentiert über die Baumzahl bei gegebenem Mitteldurchmesser, steigt in ähnlichem Ausmaß an wie die Bestandesproduktivität.

4.2 Analyse der Abhängigkeit von Mehrzuwachs und Überdichte von den Wuchsbedingungen

Zur Prüfung des Zusammenhangs zwischen Produktivität und Standortbedingungen verwendeten wir die Höhenbonität als unspezifischen Weiser für die Standortgüte. Weil die meisten der Triplets mittelalt sind, wurde die Höhe im Alter 50 verwendet. Die Höhe repräsentiert allerdings nur den vertikalen Aspekt der Produktivität. Auch bei gleicher Höhe und bei gleichem Alter kann die Standortleistung aufgrund unterschiedlichen Ertragsniveaus und unterschiedlicher horizontaler Packungsdichte der Bäume beträchtlich variieren. Deshalb wurden alle Teilnehmer dieser Transekt-Studie gebeten, aus regional verwendeten Modellen (Ertragstafeln, Bestandessimulatoren, Versuchsflächen) die Gesamtwuchsleistung auf den betrachteten Standorten im Alter 50 zu recherchieren. Weil diese Information jedoch aus sehr unterschiedlichen Modellen, z.B. Ertragstafeln aus den 1920er und 1940er Jahren, aus erst kürzlich entwickelten Tafeln, aus Bestandessimulatoren, aus benachbarten Versuchsflächen, oder bei einem Mangel an regionalspezifischen Modellen, aus bestgeeigneten Modellen aus Nachbarländern recherchiert wurde, ist die so ermittelte Gesamtwuchsleistung im Alter 50 mit erheblichen Unsicherheiten behaftet. Sie erbrachte keinen signifikanten Beitrag zur Erklärung der Mehrzuwächse der Mischbestände gegenüber den Reinbeständen. Neben der Höhenbonität und der Gesamtwuchsleistung wurden auch die Produktivität der Bestände (periodischer Volumenzuwachs der letzten 5 Jahre), der Index de Martonne (1926), die jährliche Niederschlagssumme und die mittlere Jahrestemperatur in der statistischen Analyse verwendet. Es zeigte sich jedoch, dass keine dieser Indikatorgrößen für die standörtlichen Wuchsbedingungen einen signifikanten Effekt auf den Mehr- bzw. Minderzuwachs und die Über- bzw. Unterdichte ausüben. Diese Invarianz von Mehrzuwachs und Überdichte ist deshalb erstaunlich, weil die Jahresniederschläge auf den Triplets zwischen 520 und 1.175 mm pro Jahr und die Jahrestemperatur zwischen 6 und 10,5° Celsius variieren.

4.3 Widerspruch zur Stress-Gradienten-Hypothese

Die Stress-Gradienten-Hypothese (SGH) geht davon aus, dass unter großem Stress (z. B. Ressourcenlimitierung) gegenseitige Förderung dominiert, während auf günstigen Standorten Konkurrenzinteraktionen in den Vordergrund treten (Callaway und Walker 1997, Holmgren et al. 1997). Mehrzuwächse werden für ungünstige Standorte vermutet, während negative Mischungseffekte unter günstigen Wuchsbedingungen erwartet werden (Callaway und Walker 1997, Río et al. 2013). Diese Hypothese wurde allerdings aus empirischen Studien an krautigen Pflanzen und zwar an Solitärpflanzen entwickelt, und zudem auf der Grundlage so armer Standorte, die kein Baumwachstum zulassen. Auf den hier entlang des Produktivitätsgradienten untersuchten Triplets beträgt der Mehrzuwachs im Mittel 8%, für Kiefer 10% und für Buche 9%. Selbst auf den ärmsten Standorten, die zumeist durch Wasser und Nährstoffe limitiert werden, profitieren Kiefer und Buche von der Mischung, gleiches trifft auch auf besonders wüchsige Standorte zu. Das deutet darauf hin, dass die Mischung aus Kiefer und Buche generell zu einer effizienteren Nutzung von Ressourcen und erhöhtem Zuwachs führt und nicht nur auf armen Standorten, wie von der SGH angenommen.

4.4 Ursachen für den Mehrzuwachs in Misch- gegenüber Reinbeständen

Gleiche Produktivität von Rein- und Mischbestand bedeutet nicht zwangsläufig neutrales Verhalten der gemischten Arten, denn diese können so interagieren, dass sich Mischungseffekte, die auf Artenebene vorhanden sind, auf Bestandesebene ausgleichen (Pretzsch et al. 2010). Jedoch stecken hinter Mehr- und Minderzuwächsen von Misch- gegenüber Reinbeständen immer Veränderungen in der Versorgung mit Ressourcen, der Aufnahme von Ressourcen oder der Nutzungseffizienz von Ressourcen (Binkley et al. 2004, Forrester 2013, Richards et al. 2010). Im Folgenden werden Vermutungen angestellt, woraus der Mehrzuwachs von Kiefer und Buche im Mischbestand resultieren könnte. Weil wir in die bisherigen Analysen keine Ergebnisse aus den noch laufenden ökophysiologischen und standortkundlichen Untersuchungen einfließen lassen können, haben die Vermutungen über die Ursachen der Mehrzuwächse eher spekulativen Charakter. Bei der Mischung von Kiefer und Buche spielen vermutlich alle drei Komponenten (verbesserte Ressourcenversorgung, Ressourcenaufnahme und Nutzungseffizienz) eine entscheidende Rolle für die Erklärung des Mehrzuwachses im Misch- gegenüber dem Reinbestand.

Ein Indikator für ein verbessertes Ressourcenangebot ist die um 20% erhöhte maximale Bestandesdichte in Misch- gegenüber Reinbeständen. Sie bedeutet, dass Bäume im Mischbestand nicht nur schneller wachsen können, sondern dass auch die vorhandenen Ressourcen im Mischbestand höher sind als im Reinbestand und eine größere Anzahl von Bäumen ernähren können, d.h. eine höhere Tragfähigkeit gewährleisten. Ein dichteres und tiefer reichendes Wurzelsystem in Misch- gegenüber Reinbeständen, wie es beispielsweise Bonnemann (1939, S. 40-43) fand und eine verbesserte Humusaufgabe, die Heinsdorf (1999) und Knapp (1991) berichten, sowie ein erhöhter Vorrat an mineralischen Nährstoffen, auf welchen von Mammen et al. (2003) hinweisen, lassen ein verbessertes Angebot an bodengebundenen Ressourcen als wichtige Ursache für die Mehrzuwächse vermuten. Insbesondere auf an mineralischen Nährstoffen stärker verarmten Standorten dürfte die Kiefer besonders von der Bodenverbesserung durch die Buche profitieren und deshalb auch im Zuwachs besonders deutlich ansteigen.

Die Buche profitiert vermutlich besonders von der zusätzlichen Lichtaufnahme in unterschiedlichen Schichten des Mischbestandes im Vergleich zum meist einschichtigen Buchen-Reinbestand (Abbildung 9). Die flache und geschlossene obere Krone von gleichaltrigen Buchen-Reinbeständen kann eine um 5 bis 10% höhere Lichtreflektion verursachen als in tief eingefurchten Kronenoberflächen von Mischbeständen (Otto, 1994, S. 213, Dirnhirn, 1964, S. 132). Während die Lichtintensität in Buchen-Reinbeständen unterhalb des Kronendaches nur 1 bis 2% beträgt, ist sie in Kiefernbeständen mit 15% etwa 10fach (Ellenberg und Leuschner 2010, S. 89). Licht, das durch das eher transparente Kronendach der Kiefer dringt, kann von der schattentoleranten Baumart Buche im mittleren und unteren Kronenbereich noch sehr effizient genutzt werden. Die Kiefer repräsentiert eine lichtbedürftige Art mit hohem Lichtsättigungspunkt ($LSP=660 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) und hohem Lichtkompensationspunkt ($LCP=27 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Sie kann das Lichtangebot im oberen Kronenraum bestmöglich nutzen, allerdings kaum im Schatten überleben, wie das die Buche vermag (LCP und LSP für Blätter bei P_{max} nach Ellenberg und Leuschner 2010, S. 103-105). Die Buche hingegen hat einen besonders niedrigen Lichtsättigungspunkt

(LSP=460 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) und einen ebenfalls geringen Lichtkompensationspunkt (LCP=13 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Sie ist gut dafür ausgestattet, mit wenig Licht im Unterstand unter Kiefer zu wachsen.

In gleichaltrigen Reinbeständen konkurrieren alle Bäume mit ähnlichen Strategien um Ressourcen, die nicht für alle ausreichen. Die physiologischen und morphologischen Eigenschaften dieser Bäume sind ähnlich, sofern intraspezifische Variationen in der Genetik, in örtlichen Standortbedingungen oder Pathogenbefall ausgeklammert werden. Weil dort alle Bäume ähnliche Lichtkompensationspunkte (LCP) und Lichtsättigungspunkte (LSP) haben, sind in monotonen, einschichtigen Beständen alle Individuen physiologisch ähnlich limitiert. Die dominanten Bäume mit hoher Lichtversorgung sind in der Regel die effizientesten, und die Nutzung von Ressourcen und Raum nimmt in der Effizienz vom oberen Kronendach in den unteren Kronenraum ab. Subdominante und unterdrückte Bäume haben häufig ungünstige Relationen zwischen Ressourcennutzung und Wachstum (Assmann 1970). Die Elimination solcher Bäume im Rahmen von Durchforstung lässt mehr Wasser und mineralische Nährstoffe für die verbleibenden Bäume übrig, diese können die frei werdenden Ressourcen besser nutzen als unterständige, und können die Entnahmen von Unterständigen im Zuwachs kompensieren oder sogar um 10 bis 20% überkompensieren (Assmann 1970, Pretzsch 2005). Das kann dazu führen, dass Bestände nach der Entnahme von zwischen- und unterständigen Bäumen pro Einheitsfläche mehr Zuwachs leisten als unbehandelte Bestände.

Kelty (1992) nimmt eine höhere Lichtnutzungseffizienz in Mischbeständen an, wenn dort zwischen- und unterständige Bäume und Äste im unteren Kronenbereich von lichtbedürftigen Arten durch schattentolerante Arten im mittleren und unteren Kronenraum ersetzt werden. Denn die schattentoleranteren Arten gehen in der Regel effizienter mit Wasser und Nährstoffen um und leisten bei gleichem Verbrauch höhere Zuwächse. Eine beigemischte Art kann also die weniger effiziente Art ersetzen oder sogar noch mehr Raum im unteren Kronenraum besetzen, so dass der Kronenraum in Mischbeständen insgesamt effizienter aber auch vollständiger für die Lichtinterzeption ausgenutzt werden kann als in Reinbeständen (Abbildung 9). Aufgrund des Ersatzes der weniger effizienten Kronen oder Bäume im Unterstand kann es zu verbesserter Ressourcennutzung kommen, die wiederum in einer erhöhten Zuwachsleistung von Misch- gegenüber Reinbeständen resultieren kann (Pretzsch 2014).

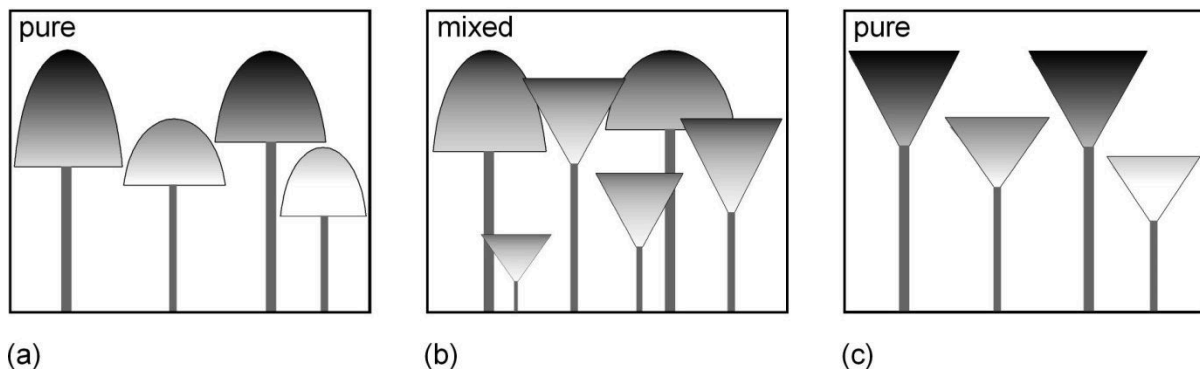


Abbildung 9: Kronen in Mischbeständen aus Kiefer und Buche (b) können im Vergleich zu Reinbeständen (a und c) höhere Packungsdichte, höhere Bestandesdichte, breitere Größenvariationen, variablere Schichtung und tiefere Lichteindringung besitzen. Die dichtere Ausfüllung des Kronenraumes kann in höherer Lichtinterzeption und Mehrzuwachs des Mischbestandes im Vergleich zu den benachbarten Reinbeständen resultieren.

Aus der Komplementarität von Kiefer und Buche im Mischbestand resultieren Mehrzuwächse und erhöhte Dichten in einer für die Praxis relevanten Größenordnung, und das trifft offenbar auf die Mehrzahl der 32 untersuchten Standorte in Europa zu. Solche Abweichungen zwischen der Dynamik, Produktivität, und Dichte von Mischbeständen und benachbarten Reinbeständen sollten in Modellen, Pflege Richtlinien, und waldbaulichen Eingriffen berücksichtigt werden. Bleiben die Mischungsspezifische Dynamik und Dichte bei der Begründung und Pflege von Mischbeständen aus Kiefer und Buche unberücksichtigt, so kann das zu Mischungsspannungen, einer mit der Bestandesentwicklung fortschreitenden Entmischung oder auch zur Unterschreitung der kritischen Dichte und damit zu Zuwachsverlusten führen.

5 Danksagung

Die Transekt-Studie wurde im Rahmen der COST action FP1206 EuMIXFOR durchgeführt. Alle Autoren danken ihren nationalen Förderinstitutionen für die Unterstützung der Anlage, Messung, Auswertung und Publikation der Ergebnisse dieser länderübergreifenden Studie. Der Erstautor dankt außerdem dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Unterstützung des Projektes W07 „Langfristige Ertragskundliche Versuchsflächen“ (Projekt Nr. 7831-22209-2013). Dank geht ferner an Herrn Ulrich Kern für die Anfertigung der Grafiken.

6 Literatur

- Assmann, E., 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press, Oxford, New York.
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *For. Ecol. Manage.* 193: 5-16
- Bonnemann A 1939. Der gleichaltrige Mischbestand von Kiefer und Buche. *Mitt Forstwirtsch u Forstwiss* 10: (4), 45 p
- Brus, D.J., G.M. Hengeveld, D.J.J. Walvoort, P.W. Goedhart, A.H. Heidema, G.J. Nabuurs, K. Gunia, 2011. Statistical mapping of tree species over Europe. *European Journal of Forest Research* 131 (1): 145–157.
- Callaway RM, Walker LR 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965
- Dirmhirn, I., 1964. Das Strahlungsfeld im Lebensraum, Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main, 426 S.
- Ellenberg, H., Leuschner, C., 2010. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Forrester DI 2013. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manage.* 312: 282-292.
- Heinsdorf, D., 1999. Das Revier Sauen - Ein Beispiel für erfolgreichen Waldumbau, Schriftenreihe des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Eberswalder Forstliche Schriftenreihe, Landesforstanstalt Eberswalde, Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Brandenburg, Band VI, 30 p.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MA 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975
- Kelty, M. J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty, M. J., Larson, B. C., Oliver, C. D. (Eds.), *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125-141.
- Knapp, E., 1991. Zur Wuchsleistung der Unterbaubuche im ungleichaltrigen Kiefern-Buchen-Mischbestand vor und nach ihrer Übernahme als Hauptbestand auf Standorten des norostdeutschen Tieflandes, Bericht von der Jahrestagung 1991 der Sektion Ertragskunde im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten in Treis-Karden/Mosel, pp 96-110
- von Mammen, A., Bachmann, M., Prietzel, J., Pretzsch, H. und Rehfuess, K. E., 2003. Bodenzustand, Ernährungszustand und Wachstum von Fichten (*Picea abies* Karst.) auf Probeflächen des Friedenfelser Verfahrens in der Oberpfalz, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 122. Jg., S. 99-114
- Martonne de E. 1926. Une nouvelle fonction climatologique : L'indice d'aridité. *La Météorologie* 21, 449-458.
- Otto, H. J., 1994. Waldökologie. Ulmer, Stuttgart.
- Pretzsch, H., 2005. Stand density and growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Evidence from long-term experimental plots. *European Journal of Forest Research* 124, 193-205.
- Pretzsch H, Schütze G. 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur J Forest Res* 128: 183-204.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., and Zingg, A. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67, DOI:10.1051/forest/2010037
- Richards AE, Forrester DI, Bauhus J, Scherer-Lorenzen M 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: A review. *Tree Physiol.* 30(9): 1192-1208
- Río del, M., Schütze, G., Pretzsch, H., 2013. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe, *Plant Biology*, 16(1): 166-176

- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. 2013. Productivity of pure versus mixed stands of oak (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur. J. For.Res.* 132 (2), 263-280.
- Pretzsch, H. 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327: 251-264.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, Ch., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D. I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellefont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A. (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur J Forest Res*, 134 (5): 927-947
- Sterba, H., del Rio, M., Brunner, A., and Condes, S. 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *Forest Systems*, 23(3), 547-559.