



DEUTSCHER VERBAND
FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN

Sektion Ertragskunde

2014

Tagungsbericht



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

Brandenburg

Struktur des Kronenraumes und Morphologie der Kronen in Mischung im Vergleich zum Reinbestand

Hans Pretzsch

Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, TU München

1 Einleitung

Gemischte Waldbestände sind hinsichtlich ihrer ökologischen, ökonomischen und sozioökonomischen Wirkungen im Vergleich zu Reinbeständen gut untersucht, aber in ihren Strukturen und Prozessen bisher nicht annähernd verstanden. Die Strukturierung des Kronenraumes und die Morphologie von Baumkronen determinieren die Umweltbedingungen innerhalb des Bestandes, das Baumwachstum, und dadurch die meisten Wirkungen und Leistungen von Wäldern. Der vorliegende Aufsatz behandelt, wie sich die Kronenraumstruktur und Baummorphologie in Mischbeständen von Reinbeständen unterscheiden und wie diese Unterschiede von den ausgewählten Baumarten und ihren Interaktionen abhängen. Im Mittelpunkt stehen die Makrostrukturen von Kronenraum und Baumkronen, wie sie u. a. durch Bestimmung von Baumpositionen, Kronenablotungen, oder Kronenfeinanalysen durch Laserscanning beschrieben werden können.

Aufgrund ihrer Größe, ihrer festen Position und Langlebigkeit charakterisieren und determinieren Baumkronen viele Prozesse, Wirkungen und Leistungen von Waldökosystemen (Franklin und Spies, 1991; Ishii et al., 2004; Ozanne et al., 2003). Einerseits steht die Kronengröße für die Blattfläche und spiegelt die Lichtinterzeption und Wuchsbedingungen von individuellen Bäumen wider (Assmann, 1970, pp. 111 – 122; Binkley et al., 2013). Die Struktur von Kronenraum und Krone beeinflusst also die Lichtinterzeption der einzelnen Bäume (Sterba und Amateis, 1998; Webster und Lorimer, 2003). Andererseits determiniert die Kronenmorphologie und die daraus resultierende Kronenraumstruktur die Umweltbedingungen innerhalb des Bestandes, die Bestandesproduktivität, die Stabilität und Resilienz von Beständen, ihre Habitatstruktur und sogar ihren ästhetischen Wert.

Im Folgenden wird zunächst die Besetzung des Kronenraumes auf Bestandesebene analysiert: Der Überschirmungsgrad, die Schirmflächensumme, und deren Entwicklung innerhalb des Bestandesebens. Dann wird auf der Ebene des Einzelbaumes untersucht, wie Kronengröße und Allometrie durch Baumartenmischung im Vergleich zum Reinbestand modifiziert werden. Schließlich wird die Feinstruktur von Kronen in Mischbeständen gegenüber Reinbeständen analysiert; insbesondere wird die Einbuchtung von Kronen und ihre Exzentrizität betrachtet.

Die vorgestellten Analysen tragen dazu bei, den auf Bestandesebene festgestellten Mischungsreaktionen (Pretzsch et al., 2010, 2013) auf den Grund zu gehen. Die Kronendynamik dient hierbei als Proxy für die Lichtinterzeption von Bäumen. Weiter tragen Analysen der Kronenstruktur dazu bei, die Stabilität, Holzqualität und Strukturvielfalt von Misch- gegenüber Reinbeständen besser zu verstehen. Ferner bilden wirklichkeitsnahe Kronenformmodelle die Basis für eine verbesserte Integration von Mischungseffekten in Waldwachstumssimulatoren, so dass auch die Dynamik von ungleichaltrigen Reinbeständen und komplexen Mischbeständen prognostiziert werden kann. Vorliegender Aufsatz fasst die umfassendere Darstellung des Carl-Olof-Tamm reviews von Pretzsch (2014) zusammen.

2 Besetzung des Kronenraumes in Misch- gegenüber Reinbeständen

Die folgenden Auswertungen auf Bestandesebene basieren auf 253 Kronenkarten von 52 Versuchsflächen mit insgesamt 187 Versuchspartellen. Die Versuche liegen überwiegend in Süddeutschland und wurden in ihren Stammfußkoordinaten, Kronenradien, Baumhöhen, Baumdurchmessern und Kronenansatzhöhen voll aufgenommen. Basierend auf diesen insgesamt $n = 35.728$ Kronenmessungen können für alle Partellen die Schirmflächensummen, Überschirmungsgrade und Mehrfachüberschirmungen analysiert werden. Die Aufnahmen reichen bis in die 1950iger Jahre zurück und umfassen Reinbestände ($n = 87$), 2-Arten-Mischbestände ($n = 111$) und ≥ 3 -Arten-Mischbestände ($n = 55$). Alle drei Gruppen enthalten gleichaltrige und ungleichaltrige Bestände überwiegend aus Fichte, Buche, Trauben- und Stieleiche, Kiefer, Tanne und Ahorn. Die Bestände haben eine mittlere Fläche von 0,30 ha und sind 16 bis 283 Jahre alt. Die in den Jahren 1951 bis 2013 ausgeführten Kronenvermessungen ermöglichen die Berechnung von Schirmflächensummen, Überschirmungsgrad, Mehrfachüberschirmung und Kronencharakteristika auf Baumebene, wie sie im Folgenden näher dargestellt werden.

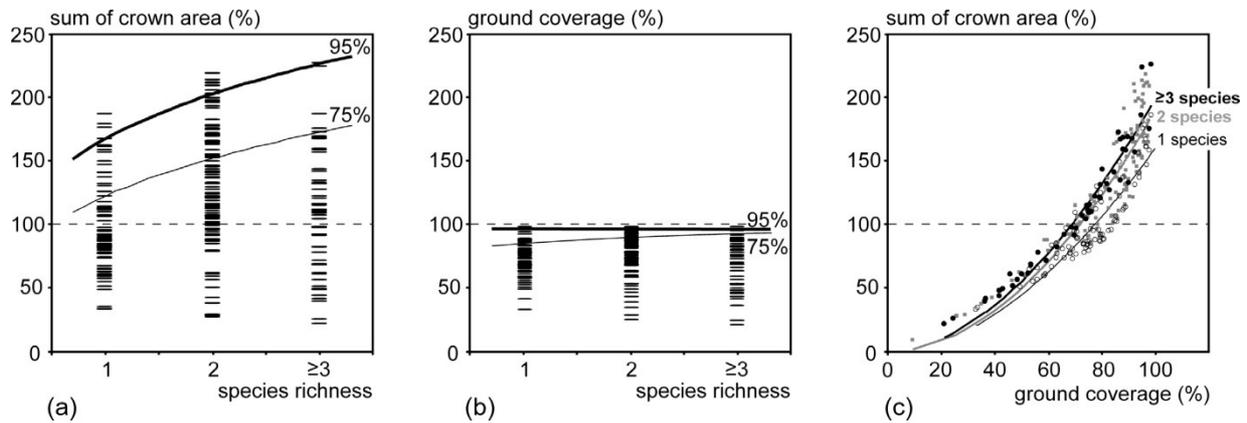


Abb. 1: Effekt der Baumartenvielfalt auf die relative Summe der Kronenschirmfläche und auf den Beschirmungsgrad. (a) relative Summe der Kronenschirmfläche in Abhängigkeit von der Baumartenvielfalt, (b) Überschirmungsgrad in Abhängigkeit von der Baumartenvielfalt und (c) relative Summe der Kronenschirmflächen über dem Beschirmungsgrad für Bestände mit unterschiedlicher Artenzahl. Die Datenbasis bilden 253 Kronenkarten von 187 Versuchspartzellen, die zu insgesamt 52 langfristigen Versuchsflächen in gleichaltrigen und ungleichaltrigen Rein- und Mischbeständen in Deutschland gehören.

Die Regressionslinien der 95 % - bzw. 75 % - Quantile repräsentieren die relative Summe der Kronenschirmfläche und das Überschirmungsprozent für voll bestockte bzw. locker bestockte Bestände (a und b). Die OLS-Regressionslinien in Abb. 1c repräsentieren die relative Summe der Kronenschirmflächen in Abhängigkeit von dem Überschirmungsprozent für Bestände mit ≥ 3 Arten, zwei Arten bzw. mit einer Art (obere, mittlere und untere Linie).

Abbildung 1a zeigt das 95 %- und 75 %-Quantil der relativen Schirmflächensumme über der Artenanzahl in Waldbeständen (obere bzw. untere Linie). Demnach steigt die Schirmflächensumme in geschlossenen Waldbeständen mit zunehmender Artenanzahl auf 200 bis 250 % an. Das obere 95 %-Quantil repräsentiert geschlossene Bestände, das untere 75 %-Quantil spiegelt die Schirmflächen-Artenanzahl-Beziehung für mäßig durchforstete Bestände wider. Verstehen wir die Schirmflächensumme als proxy für die Lichtinterzeption, dann nutzen Mehr-Arten-Mischbestände das einfallende Licht vollständiger als Monokulturen. Demgegenüber liegt der Überschirmungsgrad, unabhängig von der Artenzahl, immer geringfügig unter 100 % (Abbildung 1b). Demnach sind bei vertikalem Blick nach oben immer circa 2 – 5 % der Bestandesfläche ohne Überschirmung, was unter anderem auf die gegenseitige Abstoßung von lateralen Ästen bei deren Schwingung durch Windeinwirkung zurückzuführen sein dürfte. Das Licht tritt in mitteleuropäischen Breiten aber überwiegend seitlich in Bestände ein, so dass die unvollständige Überschirmung aus vertikaler Sicht nicht mit einer mangelhaften Lichtnutzung verwechselt werden sollte. Abbildung 1c zeigt die relative Summe der Kronenschirmflächen über dem Überschirmungsgrad; Schirmflächensummen von 100 % werden bereits bei 60 bis 80 % des Überschirmungsgrades erreicht. Mehr-Arten-Mischbestände erreichen solch hohe Schirmflächensummen schon bei geringeren Überschirmungsgraden und haben insgesamt höhere Schirmflächensummen als Monokulturen.

Tab. 1: Überschirmungsgrad (Mittelwert \pm Standardfehler) in gleichaltrigen Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche sowie Eiche und Buche, abgeleitet aus Kronenkarten von undurchforsteten und mäßig durchforsteten Beständen. Die mit Kronen unbedeckte und bedeckte Bestandesfläche ergänzt sich zu 100 %. Im rechten Teil der Tabelle sind die Anteile von einfacher, zweifacher und \geq dreifacher Kronenüberlappung und die relative Summe der Kronenprojektionsflächen aufgeführt.

Species	stand type	n	ground cover (%)	ground uncovered (%)	1-fold and multiple ground coverage			rel. sum of crown area (%)
					1-fold (%)	2-fold (%)	≥ 3 -fold (%)	
Norway spruce	pure	32	77 \pm 2	23 \pm 2	64 \pm 1	12 \pm 2	1 \pm 1	91 \pm 4
European beech	pure	25	83 \pm 3	17 \pm 3	50 \pm 2	26 \pm 3	7 \pm 1	123 \pm 7
N. sp. & E. be.	mixed	53	88 \pm 1	12 \pm 1	48 \pm 2	30 \pm 1	10 \pm 1	138 \pm 4
sessile oak	pure	22	64 \pm 4	36 \pm 4	50 \pm 2	12 \pm 3	2 \pm 1	81 \pm 7
European beech	pure	25	83 \pm 3	17 \pm 3	50 \pm 2	26 \pm 3	7 \pm 1	123 \pm 7
s. oak & E. be.	mixed	27	85 \pm 3	15 \pm 3	35 \pm 2	30 \pm 2	20 \pm 3	156 \pm 10

Hinter dem auf Abbildung 1c dargestellten überproportionalen Anstieg der Schirmflächensumme mit zunehmenden Überschirmungsgrad stecken die in Mischbeständen besonders hohen Mehrfachüberschirmungen. Tabelle 1 zeigt für Rein- und Mischbestände aus Fichte und Buche bzw. Eiche und Buche, dass insbesondere in den Mischbeständen die Mehrfachüberschirmungen wesentlich höher liegen als in Reinbeständen. Dies führt in Mischbeständen aus Fichte und Buche zu mittleren Schirmflächensummen von 138 % und in Eichen-Buchen-Mischbeständen sogar zu Schirmflächensummen von 156 %.

Abbildung 2 zeigt für Rein- und Mischbestände aus Fichte und Buche die Veränderung der Schirmflächensumme und der Überschirmungsprozente mit fortschreitender Bestandesentwicklung. Die Überschirmungsprozente liegen während der Bestandesentwicklung überwiegend unter 100 %. Mischbestände (Abbildung 2d – f) weisen nur geringfügig höhere Überschirmungsprozente auf als Reinbestände. Demgegenüber liegen insbesondere in Mischbeständen die relativen Schirmflächensummen deutlich über 100 % (Abbildung 2a – c). Besonders hohe relative Schirmflächensummen werden in jüngeren Buchen-Reinbeständen und in Mischbeständen aus Buche und Fichte erreicht (150 – 200 %). Die relativen Schirmflächenprozente liegen auch in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien in solchen Beständen immer noch deutlich über 100 %. Das ist gleichbedeutend mit hoher Lichtinterzeption und Resilienz gegenüber Störungen. Störungsbedingte Bestandeslücken die in höherem Alter vermehrt auftreten, können in Mischbeständen besser durch Mehrfachüberschirmungen abgepuffert werden. Die Auswertungen auf Bestandesebene zeigen insgesamt, dass der Überschirmungsgrad von Waldbeständen durch Baumartenmischung nur wenig modifiziert wird. Die Schirmflächensummen können durch Baumartenmischung aber mehr als verdoppelt werden. In Mischbeständen ist der Kronenraum aufgrund zahlreicher Mehrfachüberschirmungen dichter geschlossen und bleibt auch während des Bestandeslebens länger dicht, so dass insbesondere Zuwachsrückgänge durch Lücken im Kronenraum besser abgepuffert werden können.

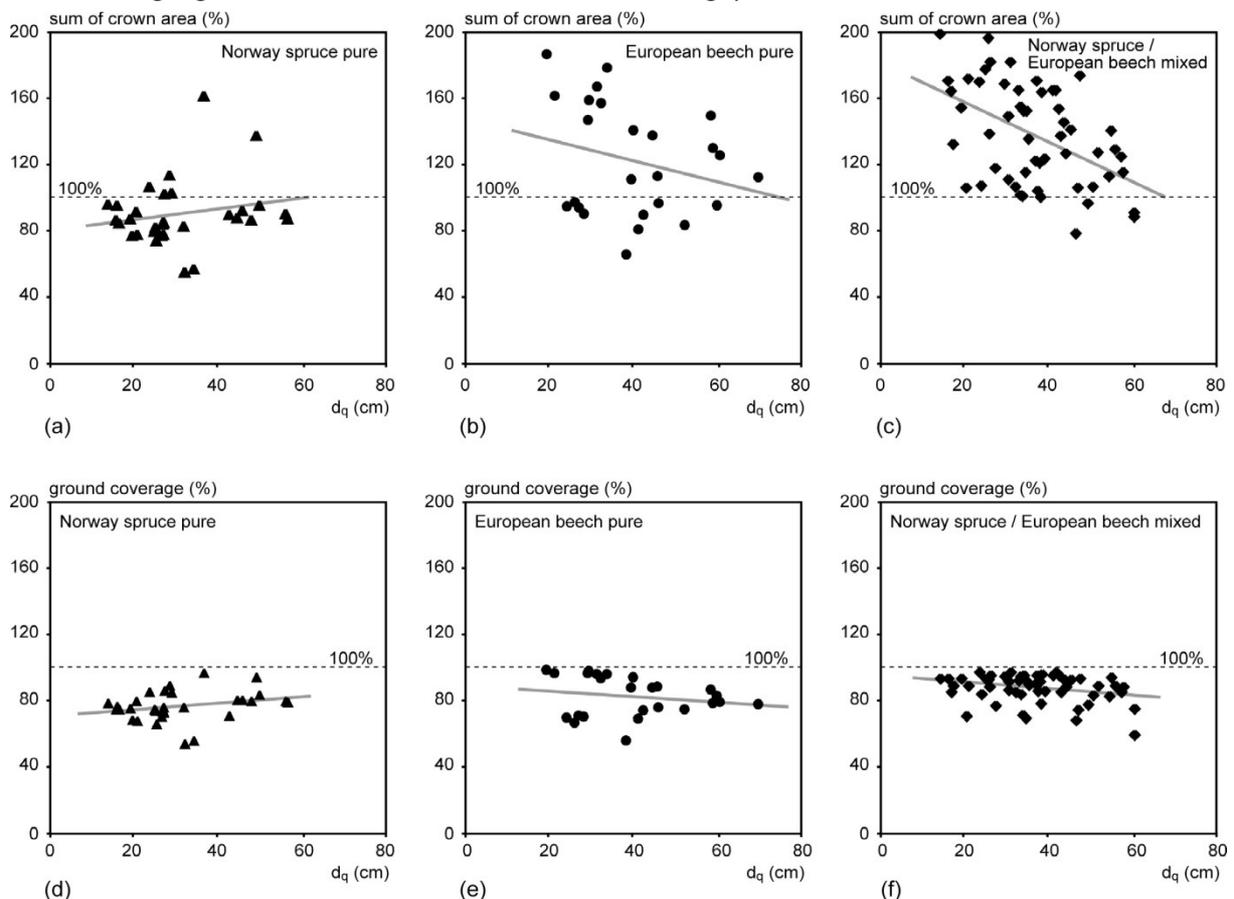


Abb. 2: Relative Summe der Kronenprojektionsflächen (oben) und Überschirmungsprozent (unten) in gleichaltrigen Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche in Abhängigkeit vom Durchmesser des Grundflächenmittelstammes, d_q . Der Stichprobenumfang, d.h. die Anzahl der ausgewerteten Kronenkarten beträgt von links nach rechts $n = 32, 25$ bzw. 54 .

3 Effekt der Mischung auf die Allometrie von Baumkronen

Die Kronenstruktur resultiert letztlich aus der Längenentwicklung von Stamm und Ästen. Deren Entwicklung ist in temperierten Wäldern, in welchen das Licht den limitierenden Faktor ausmacht, im Wesentlichen abhängig von der Lichtversorgung und der Begrenzung des Sprosswachstums durch mechanischen Widerstand oder Abbrechen. Prinzipiell wachsen Äste und dehnen sich Kronen dorthin aus, wo genügend Licht vorhanden ist und keine mechanischen Widerstände (Nachbarn, Bodenoberfläche) gegeben sind. Dann nehmen sie an Länge zu, sofern sie nicht durch ihr Eigengewicht oder die Einwirkung von Nachbarkronen brechen und verkürzt werden. Das gilt gleichermaßen für Rein- und Mischbestände. In Mischbeständen sind allerdings die Lichtverhältnisse und mechanischen Widerstände wegen meist heterogener Bestandesstrukturen variabler und die Spielräume für Äste größer, so dass sich die Kronen dort weiter ausdehnen können.

Die Tendenz zur Kronenerweiterung durch Baumartenmischung zeigt Abbildung 3 anhand der Allometrie zwischen Kronengrößenvariablen und Stammdurchmesser für Buche (oben) und Fichte (unten). In Mischbeständen können beide Baumarten bei gleichem Durchmesser wesentlich breitere Kronen ausbilden, sie haben längere Kronen, dagegen wird die Baumhöhe durch die Mischung kaum beeinflusst (von links nach rechts).

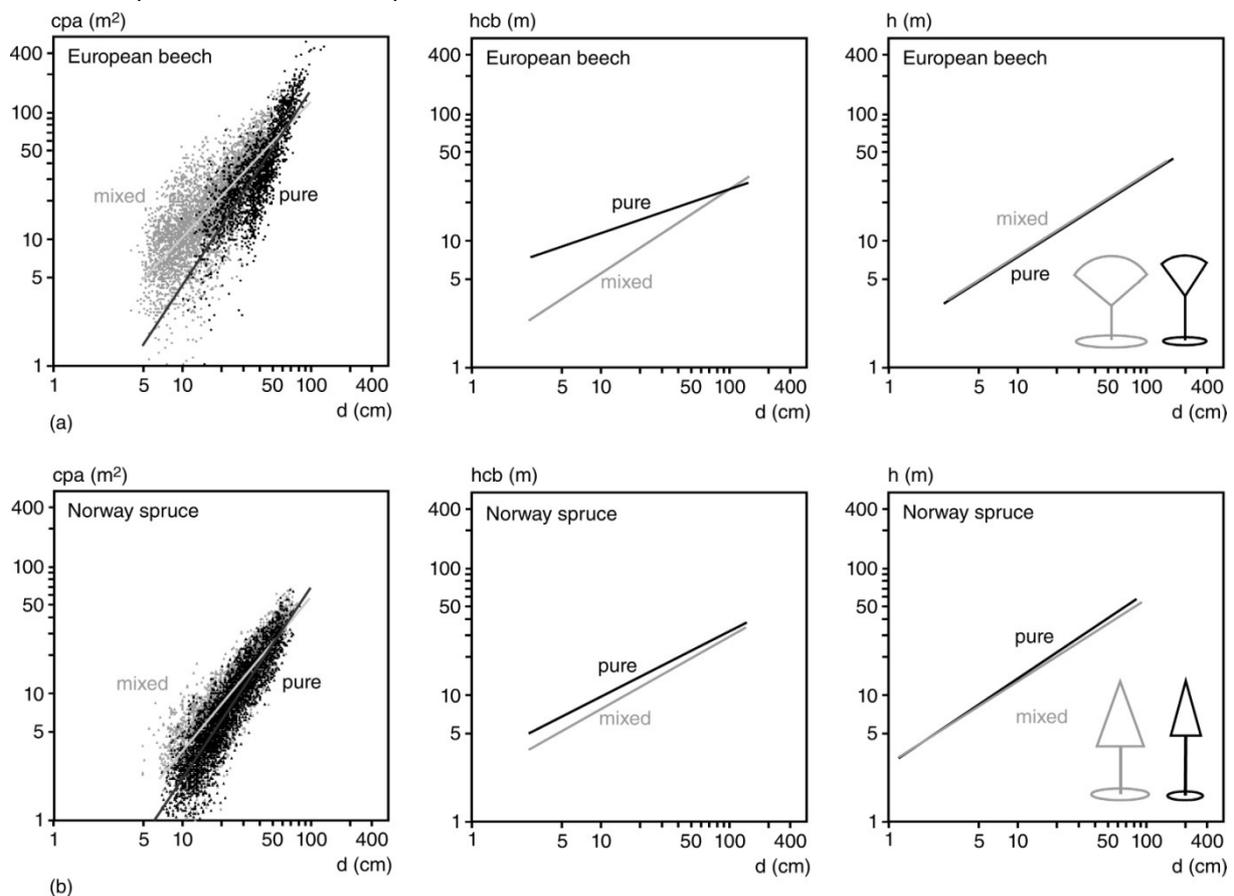


Abb. 3: Kronenallometrie von (a) Buche und (b) Fichte in gleichaltrigen Mischbeständen (grau) verglichen mit gleichaltrigen Reinbeständen (schwarz). Durch die Mischung beider Arten wird die laterale und vertikale Kronenausdehnung, repräsentiert durch die Relation zwischen Kronenprojektionsfläche, cpa , und Baumdurchmesser, d , und die Beziehung zwischen der Höhe des Kronenansatzes, hcb , und dem Baumdurchmesser, d , deutlich vergrößert. Demgegenüber verändert die Mischung die Beziehung zwischen der Baumhöhe, h , und dem Baumdurchmesser, d , nur geringfügig.

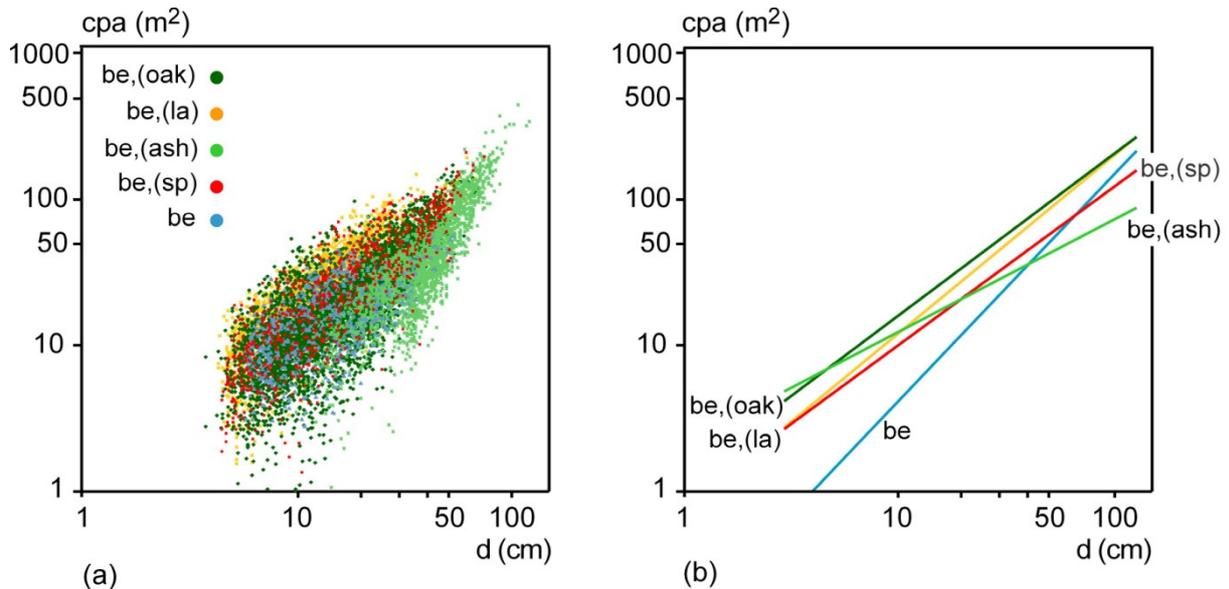


Abb. 4: Allometrische Beziehung zwischen der Kronenprojektionsfläche, cpa , und dem Baumdurchmesser, d , für die Buche in gleichaltrigen Reinbeständen (be , blau) und die Verschiebung der Allometrie wenn die Buche gemischt ist mit Fichte (be , (sp)), mit europäischer Lärche (be , (la)), Esche (be , (ash)) und mit Eiche (be , (oak)). Der zugrundeliegende Datensatz baut sich aus $n = 10.302$ Vermessungen von Baumkronen in gleichaltrigen Rein- und Mischbeständen auf (a) und zeigt, dass die Kronenallometrie signifikant durch die benachbarte Art modifiziert wird (b).

Am Beispiel der Buche kann gezeigt werden, dass die Tendenz zur Kronenexpansion im Mischbestand ganz wesentlich von der benachbarten Baumart abhängt (Abbildung 4). Während die Buche im Buchenreinbestand eher schmale Kronen ausbildet, nimmt ihre Kronenexpansion deutlich zu, wenn in ihrer Nachbarschaft an Stelle von Buchen Fichten, Lärchen, Eschen oder Eichen wachsen (Abbildung 4b).

Weil die Buche eine besonders plastische Baumart ist, wird der Effekt unterschiedlicher interspezifischer Konkurrenz bei ihr besonders deutlich. Abbildung 5 zeigt, dass andere Arten, wie beispielsweise Tanne, Eiche, Fichte, Ahorn und Kiefer, eine deutlich geringere Plastizität der Kronenallometrie besitzen. Um diese artspezifische Plastizität zu verdeutlichen, wurden die Kronenschirmflächen-Baumdurchmesser-Wertepaare von allen verfügbaren, dicht sowie locker und solitär bestockten Versuchsflächen zusammengetragen. Durch die Punktwolken wurde regressionsanalytisch jeweils eine Ausgleichsline für das 95 %- und 5 %-Quantil gelegt. Diese oberen und unteren Rahmenlinien zeigen die Kronenallometrie der jeweiligen Baumart bei lockerer bzw. dichter Bestockung an. Je weiter die Spannweite, desto höher ist die artspezifische Variation und Plastizität der Krone. Als Index für die Kronenplastizität kann das Verhältnis zwischen der oberen und unteren Begrenzungslinie bei einem gegebenen Durchmesser von 25 cm Verwendung finden. Für die Baumarten ergeben sich dann Werte von Buche (CPL = 5,1) > Tanne (4,7) > Eiche (4,5) > Fichte (4,2) > Ahorn (4,0) > Kiefer (3,7). Die höchsten Indexwerte weisen die Buche (5,1) und die geringsten Werte Roterle (2,8) und Birke (2,6) auf. Von den insgesamt 14 untersuchten Baumarten zeigt Abbildung 5 Arten mit eher hoher Kronenplastizität; Erle und Birke (nicht gezeigt) würden also hinsichtlich der Plastizität am Ende der Rangfolge der betrachteten 14 Baumarten stehen.

Insgesamt erbringt die umfassende Auswertung der Kronenallometrie, dass diese sich in Mischung gegenüber dem Reinbestand signifikant verändern kann. Diese allometrischen Veränderungen hängen zum einen von der Art der benachbarten Bäume ab, zum anderen von der Plastizität der Baumart selbst.

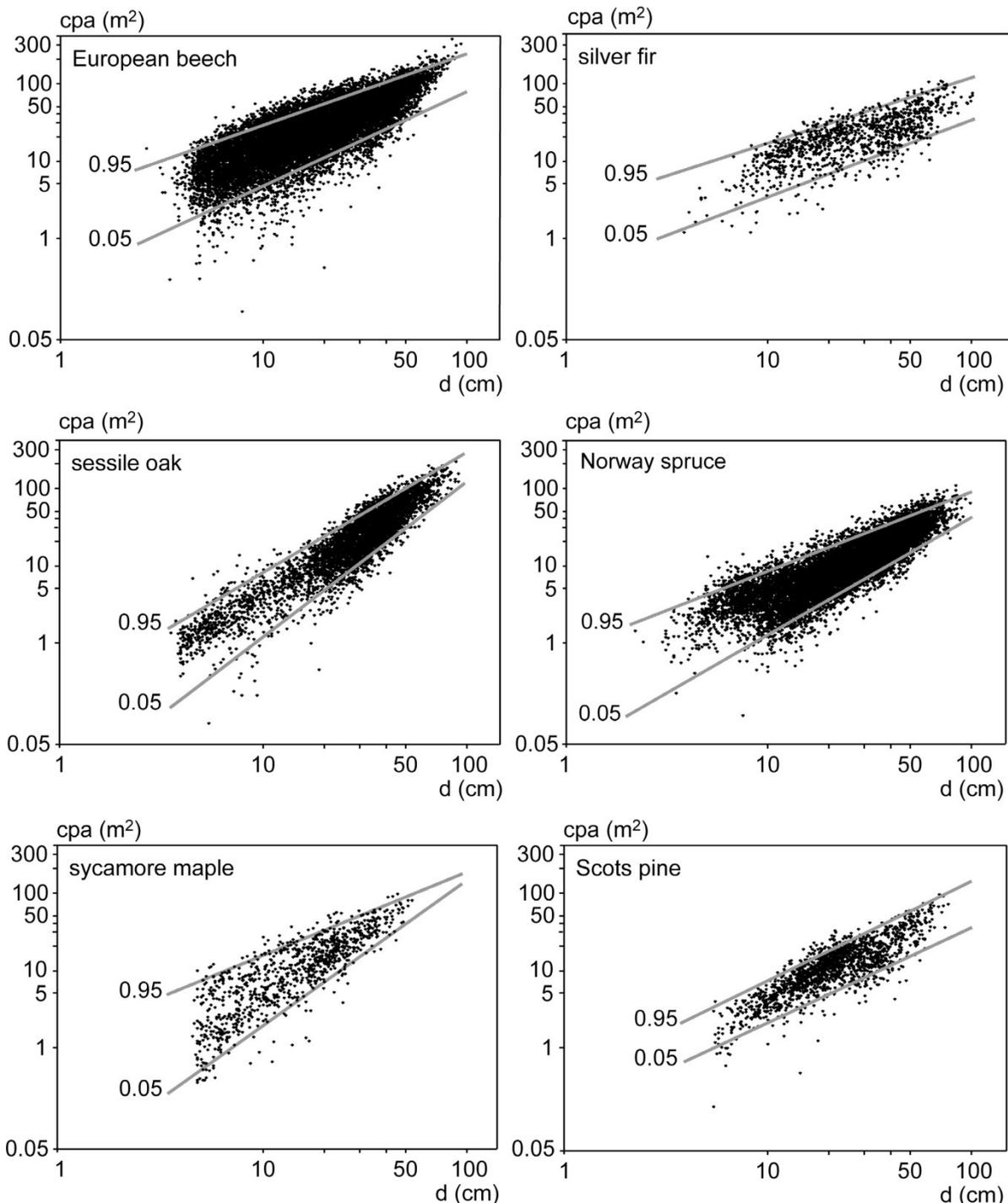


Abb. 5: Allometrische Beziehung zwischen Baumdurchmesser, d , und Kronenprojektionsfläche, cpa , für Buche (*Fagus sylvatica* L.) ($n = 14.898$), Weißtanne (*Abies alba* Mill.) ($n = 1.079$), Traubeneiche/Stieleiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und (*Quercus robur* L.) ($n = 4.485$), Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) ($n = 10.724$), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.) ($n = 942$), Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) ($n = 1.609$) in gleichaltrigen und ungleichaltrigen Beständen. Dargestellt ist die Spannweite der Kronendimensionen, die auf langfristigen Versuchsflächen bei extrem dichter bis extrem lockerer Bestockung zu beobachten ist. Die oberen und unteren Linien repräsentieren jeweils die 95 % bzw. 5 % Quantil-Regression $\ln(cpa) = a + \alpha * \ln(d)$.

4 Expansion, Ausrundung und Exzentrizität von Baumkronen im Misch- gegenüber dem Reinbestand

Neben dem gezeigten Effekt der Mischung auf die Größe und Allometrie von Baumkronen kann Mischung auch die Ausrundung, Symmetrie, Exzentrizität, und Einbuchtung der Kronen modifizieren. Aus den mehreren zehntausend Acht-Radien-Ablesungen wurden für alle Bäume Maße ihrer Kronenausrundung und Exzentrizität abgeleitet (Abbildung 6). Ein einfaches Maß für die Ausrundung ist der Quotient zwischen minimalem und maximalem Kronenradius aus den Acht-Radien-Ablesungen. Ein ebenso einfaches Maß für die Kronenexzentrizität ist der Abstand zwischen dem Stammfußpunkt und

dem Schwerpunkt der Krone; um den reinen Größeneffekt der Krone zu eliminieren, wurde dieser Abstand noch geteilt durch den Stammdurchmesser. Abbildung 6 zeigt (von links nach rechts) perfekt ausgerundete Kronen ohne Exzentrizität, ovale Kronen mit geringfügiger Exzentrizität und stark eingebuchtete unregelmäßige Kronen mit deutlicher Abweichung des Kronenschwerpunktes vom Stammfußpunkt.

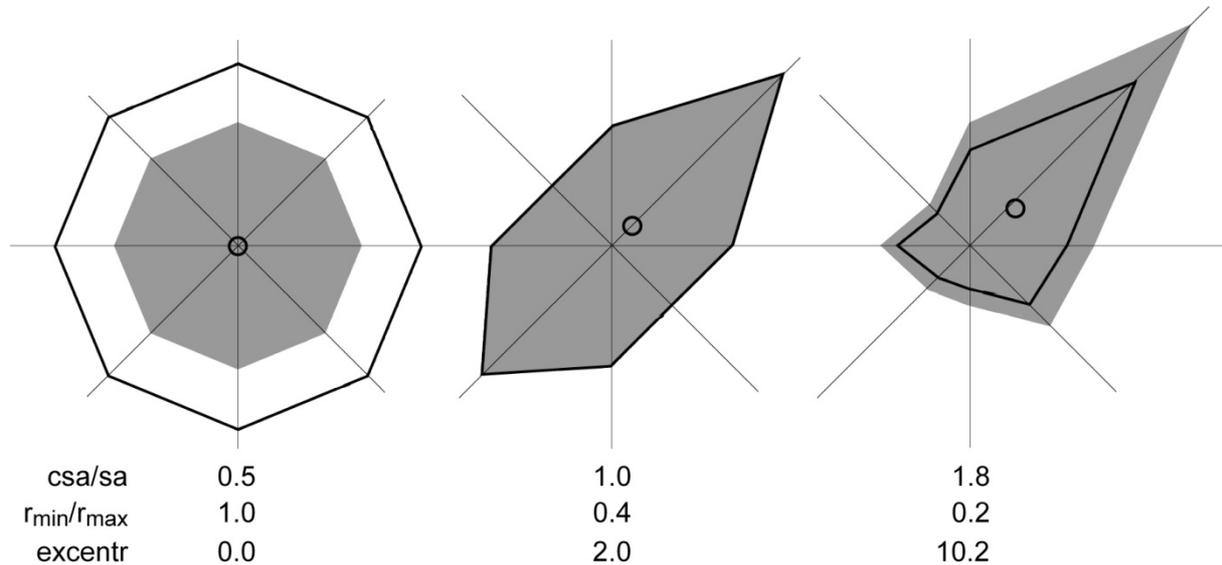


Abb. 6: Kronenprojektionsfläche (grau) und Standfläche (schwarz ausgezogener Polygonzug) von Bäumen bei geringer Dichte (links), mittlerer Dichte (Mitte) und hoher Bestandesdichte (rechts) und die entsprechenden Maße für die Kroneneinengung (c_{pa}/s_a), Kronenausrundung (r_{min}/r_{max}) und Kronenexzentrizität (ecc).

Tab. 2: Seitliche Kronenexpansion von Einzelbäumen in gleichaltrigen Mischbeständen gegenüber Reinbeständen aus Fichte und Buche (oben) und Eiche und Buche (unten). Die Beobachtungsdaten stammen von Kronenvermessungen auf vollbestockten langfristigen Versuchsfeldern in Deutschland. Fettgesetzte Kleinbuchstaben (**a** und **c**) hinter den Standardfehlern zeigen nachgewiesene signifikante Differenzen (Niveau $p < 0,05$ und $p < 0,01$) zwischen dem Verhalten der Arten in Misch- gegenüber Reinbeständen an.

Species combination		N. sp. (E. be.) mixed	N. spruce pure	N.spruce mix/pure	E. be. (N. sp.) mixed	E.beech pure	E. beech mix/pure
n	(trees)	4,634	3,623		4,845	3,173	
c_{pa}/s_a	($m^2 m^{-2}$)	1.22 (± 0.095) a	0.98 (± 0.042) a	1.24	1.84 (± 0.109) c	1.32 (± 0.073) c	1.39
r_{min}/r_{max}	$m m^{-1}$	0.51 (± 0.026) c	0.43 (± 0.003) c	1.19	0.36 (± 0.027) c	0.38 (± 0.003) c	0.95
ecc	($cm cm^{-1}$)	1.80 (± 0.020) c	1.90 (± 0.030) c	0.95	5.70 (± 0.060) c	4.40 (± 0.060) c	1.30

Species combination		E. be. (s. oak) mixed	E. beech pure	E. beech mix/pure	s. oak (E. be.) mixed	s. oak pure	s. oak mix/pure
n	(trees)	2,326	3,173	0.73	1,959	2,888	
c_{pa}/s_a	($m^2 m^{-2}$)	1.48 (± 0.192)	1.32 (± 0.073)	1.12	1.39 (± 0.207) a	0.90 (± 0.074) a	1.54
r_{min}/r_{max}	$m m^{-1}$	0.35 (± 0.004) c	0.38 (± 0.003) c	0.92	0.38 (± 0.004)	0.38 (± 0.003)	1.00
ecc	($cm cm^{-1}$)	7.4 (± 0.110) c	4.40 (± 0.060) c	1.68	3.30 (± 0.050) c	3.10 (± 0.040) c	1.06

Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Kronenausrundung und Kronenexzentrizität in Misch- und Reinbeständen aus Fichte und Buche (oben) und für Bestände aus Buche und Eiche (unten). Besonders deutlich wird der Mischungseffekt wiederum bei der Buche: Sie zeigt von allen Baumarten die geringsten Ausrundungswerte (r_{min}/r_{max}), und die Ausrundung ist im Mischbestand signifikant geringer als in den benachbarten Reinbeständen mit Fichte bzw. Eiche. Hier sind die Werte der Buche wesentlich geringer als jene von Fichte und Eiche, und sie nehmen vom Rein- zum Mischbestand signifikant ab. Buchen sind besonders variabel in der Nutzung von Lücken, im Auffangen von Licht und im Unterwachsen benachbarter Kronen, indem sie sehr eingebuchtete und unsymmetrische Kronen auszubilden vermögen und den Kronenschwerpunkt deutlich in Richtung der besonders ergiebigen Lichtfelder neigen.

Die Untersuchungen von Arz (2013) bestätigen die großen Unterschiede zwischen Buchen im Misch- gegenüber Reinbestand anhand von Vermessungen mit dem terrestrischen Laserscanner (Bayer et al., 2012). An Bäumen mit gleichem Stammdurchmesser und vergleichbaren Höhen treten signifikant weniger und kürzere Äste erster Ordnung auf, etwa die zweifache Anzahl von Ästen zweiter und dritter Ordnung, größere mittlere Astlängen, flachere Astwinkel, stärkere Astkrümmung und größeres Kronenvolumen im Misch- gegenüber dem Reinbestand. Demnach sind die Kronen im Mischbestand deutlich tiefer ausgerundet und straußförmig, während sie im Reinbestand eher besen- oder kelchförmige Strukturen annehmen (Abbildung 7). Aufgrund der größeren Astwinkel und Auffächerung der Kronen im Mischbestand sind die Buchen dort tiefer mit Laub besetzt und von Licht durchdrungen.

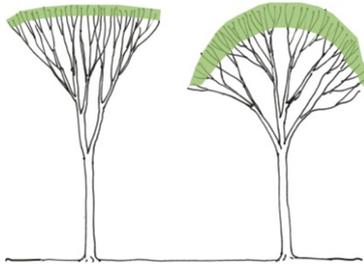


Abb. 7: Schematische Darstellung der besenförmigen Kronenstruktur älterer Buchen in gleichaltrigen Reinbeständen (links) und der straußförmigen Kronenstruktur älterer Buchen in Mischbeständen mit Buche (rechts) nach (Arz, 2013). Wenn Buchen mit Fichte vergesellschaftet sind (rechts) haben sie signifikant weniger und kürzere Äste erster Ordnung aber etwa zweimal so viel Äste zweiter und dritter Ordnung als Buchen im Reinbestand. Die Astwinkel im Mischbestand sind flacher und das Kronenvolumen ist deutlich höher als im Reinbestand (Bayer et al., 2013).

Zusammenfassend erbrachten die Untersuchungen der Kronenausrundung und Plastizität am Beispiel der Buche, Eiche und Fichte, dass in Mischbeständen gegenüber benachbarten Reinbeständen Kronen häufig stärker eingebuchtet sind, exzentrischere Expansion vollziehen und die Kronenoberflächen tiefer gewölbt und der Kroneninnenraum tiefer belaubt ist.

5 Diskussion, Schlussfolgerungen, Perspektiven

In vielen Fällen erlaubt die Mischung von Baumarten im Vergleich zu Reinbeständen (Abb. 8a und b) hinsichtlich der Kronenraumbesetzung und Kronenausdehnung nicht nur eine additive Wirkung (Abb. 8c), sondern eine deutlich weitere Kronenexpansion (Abb. 8d) eine höhere Bestandesdichte (Abb. 8e) oder eine Kombination von beiden Effekten (Abb. 8f). Die Fälle (Abb. 8d bis f) zeigen einen multiplikativen Mischungseffekt an und resultieren in einer dichteren Ausfüllung des Kronenraumes.

Mischbestände halten über längere Zeiträume signifikant höhere Kronenschirmflächen als benachbarte Reinbestände. Das kann eine höhere Resilienz gegenüber Kronenunterbrechungen und Lückenbildung etwa durch Durchforstung, Kalamitäten usw. bewirken. Die höheren Schirmflächensummen können eine vermehrte Lichtinterzeption ermöglichen. Vermutlich sind die wiederholt berichteten Mehrzuwächse in Misch- gegenüber Reinbeständen (Pretzsch et al., 2010, 2013) insbesondere auf gut nährstoff- und wasserversorgten Standorten unter anderem auf eine Erhöhung der Lichtinterzeption zurückzuführen.

Der Kronenraum in Mischbeständen ist oft heterogener als in Reinbeständen. Die Äste wachsen darin im Wesentlichen in Abhängigkeit vom Licht und ihrer mechanischen Begrenzung. Die Kronen in Mischbeständen sind häufiger größer als in Reinbeständen, denn sie erhalten mehr Seitenlicht und sind weniger in ihrer lateralen und vertikalen Expansion eingeschränkt. Die Kronenhülle kann in Mischbeständen wesentlich unregelmäßiger und eingebuchteter ausgeprägt sein. Der Kroneninnenraum ist häufig weiter und tiefer mit Laub ausgefüllt.

Die artspezifischen Unterschiede in der Kronenform und Allometrie können einen additiven Effekt der Kronenraumfüllung bewirken, wenn komplementäre Baumarten kombiniert werden. Die wesentlich dichtere und plastischere Ausfüllung des Kronenraumes in Misch- gegenüber Reinbeständen kann die Lichtinterzeption erhöhen, die Bestandesdichte steigern, die Produktivität ansteigen lassen und die Resilienz gegenüber Störungen anheben, was gleichbedeutend mit einem multiplikativen Effekt der Baumartenmischung ist. Die zwischenartlichen Interaktionen zwischen benachbarten Baumarten

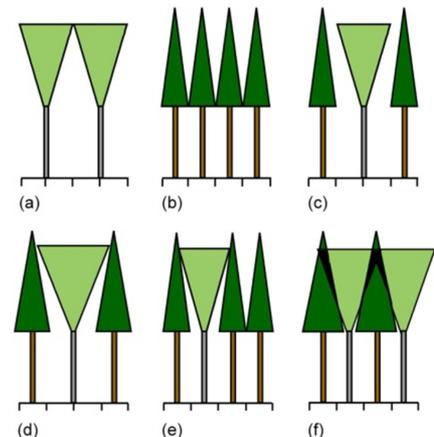


Abb. 8: Mögliche Änderung der Besetzung des Kronenraumes in gleichaltrigen Reinbeständen wenn Baumarten mit komplementären Kronenformen gemischt werden. Erläuterung im Text.

besitzen Relevanz für die Waldbewirtschaftung (Standraumregulierung, Pflegerichtlinien, Mischungsregulierung), für die Modellbildung (Kronenformmodelle, Holzqualitätsmodelle, Modelle für strukturelle und biologische Diversität) und für die ökologische Theoriebildung (Theorie der Allometrie, Dichte-Zuwachs-Beziehungen, Konkurrenz und Facilitation, Stress-Gradienten-Theorie).

Vorliegende und weiter zurückliegende Arbeiten zur Dynamik von Misch- gegenüber Reinbeständen basierten im Wesentlichen auf Bestandessummen- und Bestandesmittelwerten sowie auf Einzelbaumvergleichen. Um die Besetzung des Kronenraumes noch besser zu verstehen, Produktivitätsgewinne und –verluste infolge von Mischung zu analysieren und mögliche Verbesserung und Verschlechterung der Holzqualität aufzudecken, werden in weiterführenden Untersuchungen die Häufigkeitsverteilungen von Baumdimensionen in Misch- gegenüber Reinbeständen näher analysiert.

Selbst bei ähnlichen Durchmesserverteilungen in Misch- und Reinbeständen können die Häufigkeitsverteilungen anderer Kronenparameter, beispielsweise des Kronendurchmessers oder der Kronenlänge in Mischbeständen deutlich von Reinbeständen abweichen. Es lässt sich dann beispielsweise die Frage beantworten, ob Kronen gleicher Größe und Wuchskonstellation im Misch- und Reinbestand wirklich in der Zuwachsleistung differieren, oder ob die Mehr- bzw. Minderzuwächse in Misch- gegenüber Reinbeständen eher aus deren unterschiedlicher Ausstattung mit Bäumen verschiedener Größe und Zuwachseffizienz resultieren.

6 Zusammenfassung

Die Struktur des Kronenraumes insgesamt und die Kronenmorphologie einzelner Bäume prägen die Umweltbedingungen für Bestand und Baum und damit viele Wirkungen und Leistungen des Waldes, wie z. B. seine Lebensräume, Schutzfunktionen, Produktivität, oder Ästhetik und Erholungsfunktionen. Strukturanalysen tragen zum besseren Verstehen des Funktionierens von Beständen und Bäumen bei, denn die ausgeprägten Strukturen spiegeln die Ergebnisse von Zuwachs- und Anpassung im Wettstreit um Ressourcen wider. Insbesondere enthüllen Strukturvergleiche zwischen Rein- und Mischbeständen ob letztere durch dichtere, variabelere und plastischere Raumbesetzung die in temperierten Wäldern den Zuwachs limitierende Strahlung besser ausschöpfen können.

Auf der Grundlage von 253 langfristigen Versuchsflächen, von denen neben ertragskundlichen Standardaufnahmen auch Stammpositionen und Kronengrößen voll aufgenommen wurden, werden Mischbestände mit Reinbeständen mit folgenden Ergebnissen miteinander verglichen:

(i) Der Überschirmungsgrad von Waldbeständen wird durch Baumartenmischung nur wenig modifiziert. Die Schirmflächensummen können durch Baumartenmischung aber mehr als verdoppelt werden. In Mischbeständen ist der Kronenraum aufgrund zahlreicher Mehrfachüberschirmungen dichter geschlossen und bleibt auch während des Bestandeslebens länger dicht, so dass insbesondere Zuwachsrückgänge durch Lücken im Kronenraum besser abgepuffert werden können.

(ii) Die Kronengröße und Kronenallometrie kann sich in Mischung gegenüber dem Reinbestand signifikant verändern. Diese allometrische Veränderung hängt zum einen von der Art der benachbarten Bäume ab, zum anderen von der Plastizität der Baumart selbst.

(iii) In Mischbeständen sind die Kronen im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen häufig stärker eingebuchtet, sie expandieren exzentrischer, die Kronenoberflächen sind tiefer gewölbt und der Kroneninnenraum ist insbesondere bei Buchen oft tiefer belaubt.

7 Danksagung

Für die Unterstützung der Auswertungsarbeiten wird an dieser Stelle G. Schütze, D. Bayer, O. Arz, P. Biber und U. Kern gedankt. Die Untersuchungen wurden dankenswerterweise durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, das Bayerische Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten und die Europäische Union finanziell gefördert.

8 Literatur

- Arz, M. A. O., 2013. Strukturelle Kronenanalyse von Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Rein- und Mischbestand. Kombination von terrestrischen Laserscan- und Zuwachsdaten. Masterthesis, TUM No. 180, 55 p.
- Assmann, E., 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press, Oxford, New York.
- Bayer, D., Seifert, S., Pretzsch, H., 2013. Structural crown properties of Norway spruce and European beech in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning, *Trees*, 27(4): 1035-1047.
- Binkley, D., Campoe, O. C., Gspaltl, M., Forrester, D. I., 2013. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management* 288, 5-13.
- Dieler, J., Pretzsch, H., 2013. Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *Forest Ecology and Management* 295, 97-108.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., 1991. Composition, function, and structure of old-growth Douglas-fir forests. *Wildlife and Vegetation of Unmanaged Douglas-fir Forests*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-285, 71-80.
- Ishii, H. T., Tanabe, S. I., Hiura, T., 2004. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50(3), 342-355.
- Ozanne, C. M. P., Anhof, D., Boulter, S. L., Keller, M., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P. L., Stork, N. E., Wright, S. J., Yoshimura, M., 2003. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science* 301(5630), 183-186.
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, Carl Olof Tamm review, <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>.
- Pretzsch, H., Dieler, J., 2012. Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* 169(3), 637-649.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, Ph. H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., 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, 712.
- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H.-P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., Zingg, A., 2013. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132(2): 263-280.
- Sterba, H., Amateis, R. L., 1998. Crown efficiency in a loblolly pine (*Pinus taeda*) spacing experiment. *Canadian Journal of Forest Research* 28(9), 1344-1351.
- Webster, C. R., Lorimer, C. G., 2003. Comparative growing space efficiency of four tree species in mixed conifer-hardwood forests. *Forest Ecology and Management* 177(1), 361-377.