FORSTARCHIV **75** (2004), 83–110

Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen

Christian Ammer[1], Peter Brang[2], Thomas Knoke[3] und Sven Wagner[4]

[1]Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung, Technische Universität München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising
[2]Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL, Zürcherstr. 111, CH-8903 Birmensdorf
[3]Fachgebiet für Waldinventur und Forstbetriebsplanung, Technische Universität München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising
[4]Institut für Waldbau und Forstschutz, Technische Universität Dresden, Pienner Str. 8, D-01735 Tharandt

Eingegangen: 17.02.2004 Angenommen: 29.03.2004

Kurzfassung: Auf der Grundlage einer ausführlichen Literaturauswertung werden wichtige Methoden und Kenngrößen zur Erfassung und waldbaulichen Analyse von Jungwüchsen und einzelner Verjüngungspflanzen dargestellt. Darüber hinaus werden Hinweise gegeben, wie im Rahmen von Freilandaufnahmen wichtige Einflussgrößen erfasst und deren Bedeutung für Verjüngungspflanzen quantifiziert werden können. Der letzte Teil des Beitrags bietet einen Überblick zur Modellierung des Verjüngungsprozesses.

Methods for silvicultural investigations of regenerations

Abstract: Based on a comprehensive literature review silvicultural measures for regeneration inventories, measurements and quantitative analyses of seedlings and saplings are compiled. In addition methods of measuring and assessing the impact of abiotic and biotic factors on survival and growth of seedlings and saplings are reported. Concluding remarks provide an overview about recent approaches of modelling the regeneration process.

Key words: regeneration, sampling, seedling, growth rates, resources, modelling

			Seite
1	Einleitung		84
	1.1	Definitionen	84
	1.2	Zweck und Bedeutung waldbaulicher Aufnahmen von Jungwüchsen	84
2	Statistische Aspekte von Verjüngungsaufnahmen		85
	2.1	Allgemeines	85
	2.2	Eigenschaften wichtiger Stichprobendesigns	85
		2.2.1 Zufallsauswahl	85
		2.2.2 Blockdesign	85
		2.2.3 Stratifizierte Auswahl	85
		2.2.4 Systematische Auswahl	85
	2.3	Vergleichende Bewertung wichtiger Stichprobendesigns an einem Beispiel	85
3	Erfassung der Dichte von Jungwüchsen		86
	3.1	Aufnahmeverfahren	86
		3.1.1 Flächenauswahl	86
		3.1.2 Probekreise und Probequadrate	86
		3.1.3 Verjüngungsvierergruppe	86
		3.1.4 Transektverfahren	88
		3.1.5 Korrigieren der Hangneigung	88
		3.1.6 Markierungsmethoden	88
	3.2	Zielgrößen	88
		3.2.1 Anzahl und Dichte	88
		3.2.2 Behandlung von Probeflächen ohne Verjüngungspflanzen	88
		3.2.3 Mortalität und Überleben	88
		3.2.4 Räumliche Verteilung	90
4	Messung von Einzelbaumparametern		90
	4.1	Stichprobe	90
	4.2	Messzeitpunkt	90
	4.3	Längen und Höhen	90
		4.3.1 Hauptsprossachse	90
		4.3.2 Äste	91
		4.3.3 Wurzeln	92
	4.4	Durchmesser	92
		4.4.1 Sprossdurchmesser	92
		4.4.2 Astdurchmesser	92
		4.4.3 Wurzeldurchmesser	92
	4.5	Biomassen und Volumina	92
		4.5.1 Gesamtbiomasse	92
		4.5.2 Oberirdische Holzbiomasse	92
		4.5.3 Blattbiomasse	93
		4.5.4 Wurzelbiomasse	93
		4.5.5 Stamm- und Kronenvolumina	93

	4.6	Zuwächse und Wachstumsraten	93
	4.7	Wuchsform	96
	4.8	Weitere Kenngrößen und Verhältniszahlen	96
	4.9	Physiologische Kenngrößen	97
	4.10	Blattanalysen	97
	4.11	Schäden und Vitalität	97
5	Einflussgrößen		98
	5.1	Ressourcen und abiotische Umweltfaktoren	98
	5.2	Biotische Faktoren	99
		5.2.1 Nachbarindividuen	99
		5.2.2 Bodenvegetation	99
	5.3	Analyse der Wirkung von Einflussfaktoren	100
6	Verjüngungsmodelle		100
	6.1	Populationsbiologische Aussagefähigkeit	100
		6.1.1 Autökologie	101
		6.1.2 Synökologie	102
	6.2	Eignung für Naturverjüngung, Saat und Pflanzung	102
	6.3	Adaptierbarkeit für verschiedene Baumarten und Umweltbedingungen – Sensitivität für waldbaulich relevante Manipulationsmöglichkeiten	102
	6.4	Schnittstellen für Modelle anderer Sichten (Waldwachstumskunde, Genetik etc.)	104
Literatur			104

1 Einleitung

1.1 Definitionen

Nach Röhrig und Gussone (1990) werden Bestände oder Bestandesteile, von der Enstehung aus Naturverjüngung, Saat, Pflanzung oder auf vegetativem Wege bis zum Eintritt des Bestandesschlusses, als *Jungwuchs* bezeichnet. Die so genannte *Jungwuchsphase* umfasst damit die früheste Entwicklungsphase von Waldbeständen. *Kulturen* sind künstlich begründete Jungwüchse bis zum Abschluss eventueller Nachbesserungen nach dem Ausfall einzelner Pflanzen. Begrifflich nicht ganz korrekt wird eine künstlich begründete oder natürlich etablierte und aus einer oder mehreren Populationen von Verjüngungspflanzen bestehende Baumgeneration häufig auch *Verjüngung* genannt, obwohl dieser Begriff eigentlich den Prozess der Bestandeserneuerung umschreibt und somit auch die Phasen des Blühens, der Fruchtbildung und -verbreitung und der Keimung der Verjüngungspflanzen einschließt. Im englischsprachigen Raum wird der Begriff *regeneration* sowohl für den Vorgang der Bestandeserneuerung bzw. die damit verbundenen Maßnahmen als auch für die daraus hervorgehenden Individuen verwendet (Helms 1998).

Auf der Grundlage der Definition von Röhrig und Gussone (1990) befasst sich der folgende Beitrag im Wesentlichen mit der Erfassung und Analyse von Jungwüchsen, d. h., Methoden zur Erfassung der Fruktifikation von Altbäumen und zum Samenfang in waldbaulichen Untersuchungen werden hier nicht behandelt. Lediglich bei den Hinweisen zur Modellierung von Verjüngungsprozessen (vgl. Kapitel 6) wird auf diese Themen eingegangen, da sie bei der Verjüngungsmodellierung eine wichtige Rolle spielen.

Im folgenden Beitrag nehmen die Erfassung und Analyse einzelner Pflanzen eines Jungwuchses breiten Raum ein. Nachdem für diese Individuen in der waldbaulichen Literatur häufig der Begriff der *Verjüngungspflanze* gebraucht wird, findet er auch hier Verwendung, obwohl er sich streng genommen nur auf Pflanzen bezieht, die einem Altbestand folgen, und damit z. B. die Bäumchen einer Erstaufforstung nicht einschließt. Die folgenden Ausführungen zu Einzelpflanzen gelten jedoch für alle Arten von Jungwüchsen.

1.2 Zweck und Bedeutung waldbaulicher Aufnahmen von Jungwüchsen

Kenntnisse zu den in Wäldern ablaufenden Verjüngungsprozessen sind sowohl im Rahmen einer nachhaltig betriebenen Forstwirtschaft als auch bei der Untersuchung der Dynamik unbeeinflusster Waldbestände von Interesse. Aufnahmen von Jungwüchsen dienen daher im Wesentlichen drei Zielen. Diese sind:

- die Beobachtung und Dokumentation der Zustände und natürlich ablaufenden Bestandesentwicklungen in unberührten Wäldern (z. B. Urwälder, Naturwalreservate, Nationalparke).
- das Aufzeigen der Wirkung waldbaulicher Maßnahmen auf die Bestandesverjüngung und die Erarbeitung von Hinweisen, ob das angestrebte Verjüngungsziel erreicht werden kann.
- die Gewinnung einer Datengrundlage für den Test von Hypothesen, die Entwicklung von Modellen und die Ableitung von Prognosen.

Zu diesem Zweck werden Aufnahmen auf waldbaulichen Versuchsflächen, bei denen mit Blick auf die Etablierung und Entwicklung von Verjüngungspflanzen in definierter Art und Weise in Bestände eingegriffen wurde, oder Inventuren in Urwäldern und Naturwaldreservaten durchgeführt. Angesichts der Heterogenität der Ausgangsbedingungen sind Untersuchungen in Jungwüchsen nur schwer standardisierbar (Huss 1978). Ein Mindestmaß an Vergleichbarkeit der Ergebnisse aus Verjüngungsstudien ist für die Ableitung allgemein gültiger Erkenntnisse aber notwendig. Daher kommt es in entscheidender Weise auf die sorgfältige Planung des methodischen Vorgehens an.

Vor diesem Hintergrund sollen die folgenden Ausführungen erstens eine Übersicht über wichtige waldbauliche Methoden zur Erfassung und Analyse von Jungwüchsen geben. Sie sollen zweitens zu einer Standardisierung der Aufnahmemethoden sowie drittens zu einer Erhöhung der Vergleichbarkeit von Befunden aus Untersuchungen von Jungwüchsen und einzelner Verjüngungspflanzen beitragen.

2 Statistische Aspekte von Verjüngungsaufnahmen

2.1 Allgemeines

Aufgrund der häufig sehr großen Grundgesamtheit an Verjüngungspflanzen scheiden Vollerhebungen von Jungwüchsen meist aus. Vielmehr sind repräsentative Stichprobenaufnahmen die Regel. Die für eine nachhaltige Bewirtschaftung interessierenden Merkmale der Jungwüchse, die wir statistisch betrachtet als Stichprobenelemente auffassen, sind vielfältig (vgl. Abschnitt 3.2.1 und 4). Die folgenden Bemerkungen sind im Grundsatz für die Erfassung aller dieser Merkmale von Bedeutung. Es können dabei aber natürlich nicht alle statistischen Grundlagen der Inventurtechnik aufgearbeitet werden. Einen vertiefenden Überblick zur Theorie und Anwendung von Inventurtechniken geben z. B. Loetsch und Haller (1964), Loetsch et al. (1973), Cochran (1977), Zöhrer (1980), Lund (1998) sowie Quinn und Keough (2002).

2.2 Eigenschaften wichtiger Stichprobendesigns

Wenn Merkmale einer Grundgesamtheit geschätzt werden, kann die räumliche Verteilung der ausgelegten Stichprobeneinheiten (vgl. Abschnitt 3.2) von großer Bedeutung für die Verlässlichkeit der mit Hilfe der Stichproben vorgenommenen Schätzung der betreffenden Merkmale sein. In diesem Abschnitt wird daher in einem ersten Teil kurz auf vier wichtige Möglichkeiten der Verteilung der Stichprobeneinheiten (Stichprobendesign) und etwaige Konsequenzen eingegangen. Die dabei vorgestellten Möglichkeiten zum Auslegen der Stichprobeneinheiten sind:

- zufällige Auswahl der Stichprobeneinheiten („Zufallsauswahl")
- zufällige Auswahl der Stichprobeneinheiten in Blocks („Blockdesign")
- zufällige Auswahl der Stichprobeneinheiten in Straten („Stratifizierte Auswahl")
- systematische Auswahl der Stichprobeneinheiten („Systematische Auswahl").

2.2.1 Zufallsauswahl

Die Stichprobentheorie basiert auf der Annahme, dass die zu analysierenden Stichprobeneinheiten nach dem Zufallsprinzip ausgewählt werden. Die zufällige Auswahl der Stichprobeneinheiten ist damit das theoretisch richtige Verfahren zur Auswahl der Stichprobeneinheiten. Die Zufallsauswahl liefert zutreffende Schätzungen für den Mittelwert, die Standardabweichung und den Standardfehler des interessierenden Merkmals. Der Nachteil der Zufallsauswahl besteht allerdings darin, dass sich durch dieses Design eventuell eine ungleichmäßige Verteilung der Stichprobeneinheiten über die Grundgesamtheit ergibt. Damit sind relativ viele Stichproben notwendig, um eine angestrebte Genauigkeit zu erreichen.

2.2.2 Blockdesign

Das Blockdesign kombiniert die zufällige Auswahl der Stichprobeneinheiten mit systematischen Elementen. Um eine allzu ungleichmäßige Verteilung der Stichprobeneinheiten zu vermeiden, wird die Fläche der Grundgesamtheit auf einer Karte mit einem Gitternetz aus Linien überzogen. Hierdurch lassen sich Blöcke bilden, die die Grundgesamtheit systematisch abdecken. Innerhalb dieser Blöcke werden dann die Stichprobeneinheiten nach dem Zufallsprinzip ausgewählt.

Der Vorteil dieses Verfahrens besteht darin, dass etwas weniger Stichproben benötigt werden als bei der Zufallsauswahl, um eine bestimmte Genauigkeit zu erreichen, wenn das interessierende Merkmal in der Grundgesamtheit zufällig verteilt ist. Bei systematischen Trends in der Grundgesamtheit (z. B. durch Aufnahmen auf Gebirgszügen und in Tälern) kann es jedoch zu einer Anhebung des Fehlers im Vergleich zur Zufallsauswahl kommen.

2.2.3 Stratifizierte Auswahl

Bei der stratifizierten Auswahl werden zuerst Straten gebildet, d. h. in sich relativ homogene Bereiche innerhalb der Grundgesamtheit. Werden die Stichprobeneinheiten innerhalb der Straten zufällig ausgewählt, sind Informationen über die Struktur der Grundgesamtheit notwenig, die es ermöglichen, Straten auszuscheiden. Als Straten können z. B. bestimmte Bestandestypen dienen. Für jedes Stratum kann dann ein nur mit geringem Fehler behafteter Mittelwert kalkuliert werden. Weil der für die Grundgesamtheit geschätzte Mittelwert des Merkmals sich aus der Summe der Produkte der Flächenfraktionen der Straten mit den nur wenig streuenden Straten-Mittelwerten ergibt, ist auch der für die Grundgesamtheit geschätzte Mittelwert mit einem nur vergleichsweise geringen Fehler behaftet.

Die stratifizierte Auswahl ist die effizienteste Erhebungsmöglichkeit. Sie erfordert aber umfangreiche Vorinformationen. Sollen in Form eines Monitoring Veränderungen, z. B. auf permanent eingerichteten Probeflächen, quantifiziert werden, setzt die Stratifizierung voraus, dass die Straten über die Wiederholungsaufnahmen hinweg gleich bleiben.

2.2.4 Systematische Auswahl

Die systematische Auswahl der Stichprobeneinheiten ist ein im forstlichen Bereich besonders populäres Stichprobendesign. Sie kann unter einer bestimmten Voraussetzung gegenüber der Zufallsauswahl bei gleicher Stichprobendichte zu geringeren Fehlern führen. Diese zentrale Vorraussetzung besteht darin, dass das zu erhebende Merkmal innerhalb der Grundgesamtheit zufällig verteilt sein muss. Ist diese Vorraussetzung nicht erfüllt, kann es gegenüber der Zufallsauswahl zu einer erheblichen Aufblähung des Stichprobenfehlers kommen.

2.3 Vergleichende Bewertung wichtiger Stichprobendesigns an einem Beispiel

Die vier im vorangegangenen Abschnitt vorgestellten Stichprobendesigns sollen im Folgenden an einem Beispiel vergleichend bewertet werden. Schmerbeck (2003) hat auf 508 Probeflächen in einer aus kleinen Baumstämmchen und Sträuchern bestehenden Vegetation in Süd-Indien das aufstockende Holzvolumen mit Hilfe eines Index geschätzt. Dieser Datensatz dient als Grundgesamtheit. Im Beispiel wurden nun jeweils 20

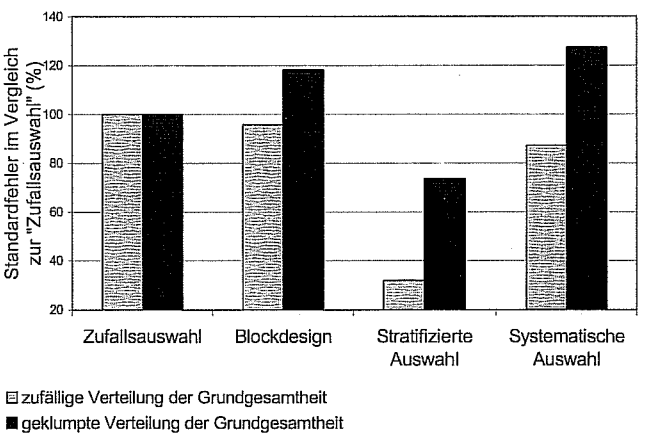

Abb. 1. Standardfehler verschiedener Stichprobendesigns im Vergleich zu einer zufälligen Auswahl der Stichprobeneinheiten.
Standard error of different sampling designs compared to a random sample.

Stichprobenflächen nach dem jeweiligen Stichprobendesign ausgelegt. Die Erhebungen wurden jeweils 36-mal wiederholt. Der Standardfehler des Mittelwertes wurde bei dieser Analyse als die Standardabweichung der 36 simulierten Mittelwerte berechnet und zur Beurteilung der Präzision der Stichprobe herangezogen. In der Regel liegt natürlich nur ein einziger Mittelwert des Merkmals vor. In diesem Falle lässt sich der Standardfehler, also die potenzielle Standardabweichung des geschätzten Mittelwertes, anhand des Quotienten aus der Standardabweichung der Stichprobe und der Wurzel aus der Stichprobenanzahl schätzen (z. B. Lorenz 1992).

Merkmale von Jungwüchsen sind häufig nicht zufällig verteilt. Wie sich das Stichprobendesign auf den Standardfehler auswirkt, wurde daher sowohl am Beispiel einer Grundgesamtheit mit zufälliger Verteilung des interessierenden Merkmals als auch anhand einer Grundgesamtheit mit geklumpter Merkmalsverteilung untersucht. Die vergleichende Analyse der vier Stichprobendesigns ergab das in Abbildung 1 dargestellte Bild.

Die Abbildung macht deutlich, dass mit allen drei Stichprobendesigns mehr oder weniger deutlich geringere Standardfehler erreicht werden als bei „Zufallsauswahl" der Stichprobeneinheiten, wenn, und nur wenn die Holzvolumen in der Grundgesamtheit zufällig verteilt sind. Mit Abstand am besten schneidet die Auswahl in Straten ab. Für die Stratenbildung waren aber Vorkenntnisse über die räumliche Verteilung der Holzvolumina notwendig. Auch die systematische Auswahl erreicht einen rund 10 % geringeren Fehler als die „Zufallsauswahl".

Liegt allerdings keine zufällige Anordnung der Grundgesamtheit vor, so ändert sich dieses Bild drastisch. Lediglich die stratifizierte Stichprobe erreicht nun noch geringere Fehlerwerte als die „Zufallsauswahl". Sowohl im Falle des Blockdesigns als auch bei der systematischen Auswahl steigen die Fehler um 20 bis 30 %. Weicht also eine Merkmalsverteilung von einer zufälligen Anordnung deutlich ab, was bei Verjüngungsaufnahmen wahrscheinlich eher die Regel als die Ausnahme ist, so sollte bei der Planung von Aufnahmen die Verwendung systematischer Elemente bei der Verteilung der Stichprobeneinheiten im Gelände kritisch überprüft werden.

3 Erfassung der Dichte von Jungwüchsen

3.1 Aufnahmeverfahren

Die Aufnahme aller Pflanzen einer Untersuchungsfläche scheidet aus technischen, ökonomischen oder zeitlichen Gründen meist aus. Eine Vollaufnahme ist lediglich bei kleineren Flächen möglich. Auch leicht zugängliche Flächen bzw. systematisch angeordnete Verjüngungspflanzen können unter Umständen komplett aufgenommen werden. In den meisten Fällen wird ein Jungwuchs allerdings mit Stichprobenverfahren aufgenommen (vgl. Kapitel 2). Dies betrifft sowohl die Fläche als auch die Pflanzen je Aufnahmefläche.

3.1.1 Flächenauswahl

Probeflächen sind so auszuwählen, dass sie die gesamte Fläche repräsentieren. Dabei ist die Beachtung der im vorhergehenden Absatz gegebenen Hinweise hilfreich. Theoretische Überlegungen dazu, welche Flächengröße und –form bei Aufnahmen mit Flächenbezug unverzerrte Schätzungen des wahren Wertes eines Merkmals einer Population erlauben, hat Williams (2001) vorgestellt. Eine große Fehlerquelle stellt die subjektive Auswahl leicht zugänglicher Flächen dar, weshalb die Stichproben häufig systematisch über die Gesamtfläche verteilt werden, z. B. anhand eines Gitternetzes. Dazu werden entweder zufällig oder systematisch bestimmte Gitternetzpunkte ausgewählt. Ebenfalls denkbar ist eine rein zufällige Verteilung der Probeflächen, z. B. mit Hilfe einer Karte. Wie die Zusammenstellung in Tabelle 1 jedoch zeigt, ist die Verwendung eines Gitternetzes aufgrund der leichteren Durchführbarkeit in der Praxis bei weitem häufiger.

Darüber hinaus sind viele Studien so aufgebaut, dass die tatsächlich aufgenommenen Einheiten nicht nur Gitternetzpunkten zuzuordnen sein müssen, sondern zusätzliche Auswahlkriterien zu erfüllen haben. Wenn zum Beispiel der Einfluss unterschiedlich großer Bestandeslücken auf die Bestandesverjüngung interessiert, kann es zweckmäßig sein, bestimmte Bestandesbereiche gezielt für Aufnahmen des Jungwuchses auszuwählen (vgl. z. B. Brechtel 1969, Ustin et al. 1984, Köpp 1991, Thurston et al. 1992, Collet et al. 2001 und 2002, Coates 2002, Zhu et al. 2003). Werden Untersuchungen durchgeführt, die die Wirkung einzelner Umweltfaktoren betreffen (z. B. Strahlung bei Auflichtungen im Altbestand) haben sich auch Vorstratifizierungen zur Erfassung ökologischer Extremsituationen bewährt.

In vielen Fällen beeinflussen Standortsunterschiede die Ergebnisse von Aufnahmen in Jungwüchsen. Dies ist insbesondere dann nicht erwünscht, wenn die Standortsunterschiede nicht quantitativ fassbar gemacht werden können. In diesen Fällen ist es wichtig, eine adäquate Versuchsflächenauswahl zu treffen. Hinweise hierzu finden sich bei Thomasius (1963).

3.1.2 Probekreise und Probequadrate

Die Dichte von Verjüngungspflanzen wird besonders häufig mit Hilfe von Probekreisen oder Probequadraten erfasst. Die Größe der Aufnahmeeinheiten ist variabel (vgl. Tab. 1). Einfache geometrische Formen wie Probekreise bzw. Probequadrate sind im Gelände leicht abzugrenzen. Dazu dienen kreisförmige Messhilfen aus Metall oder der Einsatz von Schnüren bzw. anderen Hilfsmittel zur Distanzmessung vom Probekreiszentrum aus. Bei größeren Aufnahmeeinheiten bietet sich der Einsatz von optischen Distanzmessern an (Zöhrer 1980, S. 24). Probekreise eignen sich insbesondere auch dazu, Pflanzen unterschiedlicher Größe bzw. unterschiedlichen Alters durch variable Probekreisradien jeweils repräsentativ zu erfassen (vgl. Duc 1991, Wurtz u. Zasada 2001). Beispiele für Studien, in denen mit Probekreisen bzw. -rechtecken gearbeitet wurde, finden sich in Tabelle 1.

Vor allem bei häufig wiederkehrenden Aufnahmen und bei der Erfassung auch kleiner Pflanzen muss bei großen Probekreisen mit einer Beeinträchtigung der Pflanzen durch das Begehen gerechnet werden. Zur Vermeidung von daraus resultierenden Schäden und/oder Ausfällen bietet es sich an, die Probekreise in Sektoren aufzuteilen, die entweder dem Begang oder der Erfassung der Pflanzen dienen (vgl. Szwagrzyk et al. 2001).

3.1.3 Verjüngungsvierergruppe

Ein Alternativverfahren zur Verwendung von Probekreisen haben Gadow und Meskauskas (1997) vorgeschlagen. Dabei wird an n Aufnahmepunkten jeweils die dem ausgewählten Punkt nächststehende Pflanze bestimmt. Von dieser Pflanze aus werden die Abstände zu den drei nächsten Nachbarn gemessen (Verjüngungsvierergruppe). Innerhalb einer Stichprobe werden für jeden Baum die Abstände e2 und e3 zum zweit- bzw. drittnächsten Nachbarn gemessen. Der Mittelwert dieser beiden Abstände ist ein Schätzwert für den mittleren Baumabstand innerhalb einer Stichprobe (Gadow u. Meskauskas 1997). Aus dem so geschätzten mittleren Baumabstand kann

Tab. 1. Beispiele von Untersuchungen zur Erfassung der Verjüngungsdichte (bei den mit * gekennzeichneten Arbeiten wurden weitere Aufnahmen an Verjüngungspflanzen durchgeführt). Die Verschiedenartigkeit der Stichprobenzahlen und der aufgenommen Flächen zeigt, dass das Stichprobendesign im Einzelfall sorgfältig festgelegt werden muss um sicherzustellen, dass das gewählte Design zur Versuchsfragestellung passt. Hierzu sollte vor Beginn der Aufnahmen Kontakt mit statistisch versierten Fachleuten aufgenommen und/oder die einschlägige Literatur beachtet werden. Es wird darauf hingewiesen, dass die hier zusammengestellte Auswahl von Arbeiten lediglich einen Teil der Möglichkeiten aufzeigt und keinesfalls das Studium der Originalarbeiten ersetzt. Die Tabelle ist wie folgt aufgebaut: Neben der jeweiligen Quellenangabe ist die Zahl der in der betreffenden Studie untersuchten Versuchsflächen angegeben. Die daneben befindliche Spalte enthält Informationen zur Zahl und Größe der auf jeder der genannten Versuchsflächen eingerichteten Aufnahmeflächen. Da in der Regel nicht die gesamte Aufnahmefläche eines Versuchsbestandes beprobt wird, geben die beiden letzten Spalten an, mit welchen, mit wie vielen und mit wie großen Aufnahmeeinheiten auf jeder der Aufnahmefläche gearbeitet wurde. Die gesamte im Rahmen einer Studie aufgenommene Fläche ergibt sich aus der Multiplikation der Anzahl der Versuchsbestände mit der Anzahl der Aufnahmeflächen, der Anzahl der Aufnahmeeinheiten und der Größe der Aufnahmeeinheiten.
Examples of regeneration density inventories. Studies labelled with * indicate additional measures on individual seedlings and saplings. The variety of sampling designs indicates that it is necessary to define a design which is appropriate to answer the research question. In this context it is strongly recommended to contact persons who are versed in statistics and/or to study the relevant text books. Note that the studies summarised here reflect only some possibilities of sampling designs and that the review does not prevent from studying the original papers. The table is arranged as follows: the first column shows the references. The second column provides information on the number of the stands or parts of stands investigated within a study. The third column shows the number and the size of the plots considered for an inventory. The last column summarises the type, number and size of the subplots per plot. Multiplying the number of stands by the number of plots by the number of subplots and by the size of the subplots yields to the total area recorded in a specific study.

Autoren	Versuchsfläche		Aufnahmefläche je Versuchsfläche		Aufnahmeeinheit je Aufnahmefläche		
	Art	Anzahl	Größe (m^2)	Anzahl	Art	Größe (m^2)	Anzahl
Okali (1966) *	Unterschiedlich zusammengesetzte Bestände	3	16-256	1-5	Systematisch verteilte Probequadrate	0,0625-4	32-256
Brechtel (1969) *	Bestand	1	1.225	10	Systematisch verteilte Probequadrate	4	225
Schrempf (1978)*	Waldkomplex	1	25.000	1	Probeflächen auf einem Transekt	5	147
Suner u. Röhrig (1980)*	Verjüngungsbestand	1	20.000	1	Systematisch verteilte Probekreise	1	28
Ward u. Parker (1989)	Bestand	1	40.000	1	Systematisch verteilte Probequadrate	100	400
Ljungström et al. (1990) *	Unterschiedlich durchforstete Bestände bzw. Bestandesteile	4	100	12	Transekt	1	5
Duc (1991) *	Plenterbestände	8	11.900-24.700	1	Systematisch verteilte Probekreise	10-100	48-62
Hannah (1991)*	Unterschiedlich stark aufgelichtete Verjüngungsbestände	4	1.012	10	Probekreise	1	16
Köpp (1991)	Bestand	1	?	?	Gutachtlich verteilte Beprobungseinheiten	1	69
Lundqvist (1991) *	Unterschiedlich aufgelichtete Bestände	6	?	1	Systematisch verteilte Probekreise	12,5	25
El Kateb (1991), Mosandl (1991), Ammer (1996a, b) *	Unterschiedlich behandelte Verjüngungsbestände	25	1.000	1	Systematisch verteilte Probekreise	1	96
Lähde (1992) *	Unterschiedlich aufgelichtete Bestände	46	1.600	1	Systematisch verteilte Probekreise	2-10	16
Thurston et al. (1992)	Bestände	2	625	47-57	Streifen am West- oder Ostrand der zufällig aus einem systematischen Raster ausgewählten Aufnahmeflächen	25	1
Pukkala et al. (1993) *	Bestand	1	10.000	1	Systematisch verteilte Beprobungseinheiten	?	411
Preushler et al. (1994) *	Verjüngungsbestand	4	900	1	Systematisch verteilte Probequadrate	25	36
Dohrenbusch (1996)*	Verjüngungsbestände	2	2.500	4	Systematisch verteilte Probekreise	0,25	48
Schirmer et al. (1999) *	Bestände bzw. Bestandesteile	22	100	1	Zufällig ausgewählte Probequadrate	4	5
Schulze u. Eichhorn (2000)*	Bestand	1	36.000	1	Systematisch verteilte Probequadrate	4	96
Coates (2002)	Unterschiedlich durchforstete Bestände	16	20-5.000	Je Probefläche: ? Insgesamt: 88	Nach bestimmten Muster, aber nicht streng systematisch verteilte Probequadrate	0,25	20-24
Glöde (2002) *	Unterschiedlich zusammengesetzte Bestände	3	100-144	1	Systematisch verteilte Probekreise	1	100-144
Karlsson et al. (2002)	Kahlschläge	20	25	8	Zufällig ausgewählte Probekreise	1	2
Lin et al. (2002)*	Bestand	1	400	16	Probekreis in zufällig gewählter Aufnahmefläche	250	1
Nilsson et al. (2002) *	Unterschiedlich durchforstete Bestände bzw. Bestandesteile	4	1.600-2.500	1-3	Probekreise auf Transekten	1	25
Schönenberger (2002)	Sturmschadensflächen	10	6.000-40.000	25	Systematisch verteile Probekreise	1	50
Agestam et al. (2003)	Unterschiedlich verjüngte Bestände	3	600	10	Proberechtecke auf Transekt	0,6741	10
Hanssen (2003)	Kahlhiebe	3	900	1	Probekreise auf Transekten	1	50
Wunder u. Brang (2003)	Bestandeslücken	51	400-5.000	3	Proberechtecke auf Transekten	4	6-89
Zhu et al. (2003)	Unterschiedlich durchforstete Bestandesteile	4	600	4	Systematisch verteilte Probequadrate	4	5

die Stammzahl pro ha für die Stichprobe n nach folgender Formel geschätzt werden:

$$\frac{10000}{(\bar{e})^2}$$

Auch mit diesem Verfahren sind auf bestimmte Mindesthöhen (vgl. Abschnitt 4.3.1) begrenzte Aufnahmen oder die Berücksichtigung sonstiger Aufnahmebeschränkungen möglich (Gadow u. Meskauskas 1997).

3.1.4 Transektverfahren

Transekte sind streifen- oder bandförmige Probeflächen, die in der Regel entlang eines Umweltgradienten verlaufen (Meyer et al. 2001). Ein Beispiel hierfür ist die Erfassung der Verjüngungsentwicklung in unterschiedlich dichten Altbestandespartien und/oder Bestandeslücken. Transekte sind in der Regel mindestens einen Meter breit. Auf dem ausgewählten Streifen können sowohl Vollaufnahmen als auch – nach Unterteilung des Transekts – Stichprobenaufnahmen durchgeführt werden. In manchen Untersuchungen werden Aufnahmen auf Transekten ergänzend zu Probekreisaufnahmen durchgeführt (vgl. Tab. 1).

3.1.5 Korrigieren der Hangneigung

Werden Probeflächen in geneigtem Gelände angelegt, besteht unabhängig von ihrer Form die Notwendigkeit, die gewonnenen Daten auf eine entsprechende horizontale Fläche umzurechnen. Nach Zöhrer (1980) gibt es dazu mehrere Lösungsansätze, wie die Bevorzugung kleiner Probeflächen, das Einmessen einer elliptischen Probefläche, welche in horizontaler Projektion einen Kreis ergibt, oder die nachträgliche rechnerische Korrektur.

3.1.6 Markierungsmethoden

Der kurzfristigen Wiederauffindbarkeit von Probeflächen dienen optische Markierungen wie farbige Bänder oder Sprühpunkte. Sollen Probeflächen wiederholt aufgenommen werden, empfiehlt sich eine dauerhafte Markierung mittels eingeschlagener Holzpflöcke, Eisen, Aluminium- oder Bambusstäbe sowie Erdmarken (vgl. El Kateb 1991, Ammer 2000, Glöde 2002). Eine Möglichkeit der nicht sichtbaren Markierung ist das Eingraben eines Magneten, z. B. im Mittelpunkt eines Probekreises. Mit einem entsprechenden Suchgerät ist der Punkt später wieder auffindbar. Zur Markierung einzelner Verjüngungspflanzen eignen sich farbige Stäbchen (vgl. z. B. Wurtz und Zasada 2001, Hanssen 2003). Für dauerhafte Kennzeichnungen haben sich in den Boden gesteckte Stücke von Kupferdraht, der durch einen farbigen Kunststoffmantel umhüllt ist (Elektrokabel), sehr bewährt (El Kateb 1991, Motta et al. 1994). Der Draht kann darüber hinaus auch zur Nummerierung von Verjüngungspflanzen genutzt werden. Dazu empfiehlt es sich, mit einem Loch versehene Hartplastikplättchen (vgl. Szwagrzyk et al. 2001), wie sie z. B. zur Markierung von Vieh eingesetzt werden, mit einer Nummer bedrucken zu lassen oder vornummerierte Aluminiumplättchen zu beschaffen. Das mit der Nummer versehene und um den Stammfuß des Verjüngungspflänzchens zu einem Kreis geschlossene farbige Elektrokabel gewährleistet das Wiederauffinden und die eindeutige Zuordnung von Einzelpflanzen auch in dichten Verjüngungen. Bei lange andauernden Untersuchungen muss durch regelmäßige Kontrollen allerdings sichergestellt werden, dass es über die Jahre hin nicht einwächst. Gegebenenfalls ist das Kabel, das auch an Ästen befestigt werden kann, zu erweitern.

3.2 Zielgrößen

3.2.1 Anzahl und Dichte

Die wichtigste Zielgröße bei vielen Aufnahmen in Jungwüchsen ist die Anzahl der Verjüngungspflanzen auf der zuvor bestimmten Probefläche. Unter Berücksichtigung der Probeflächengröße ergibt sich daraus die Jungwuchsdichte (N ha^{-1}).

Bei Stichproben wird von erfassten kleinen Einheiten auf die Grundgesamtheit geschlossen. Es leuchtet ein, dass der durch die Stichprobe gefundene Wert vom realen Wert abweichen kann. Das mögliche Ausmaß dieser Abweichung lässt sich durch Angabe von Konfidenzgrenzen beschreiben. Konfidenzgrenzen sind Rahmenwerte, die den wahren Wert, z. B. der Zahl von Verjüngungspflanzen ha^{-1}, mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit einschließen. Das Konfidenzintervall ist der Bereich zwischen den Konfidenzgrenzen. Üblicherweise werden die Wahrscheinlichkeiten dazu bei 95 oder 99 % festgelegt (Lorenz 1992, S. 123). Konfidenzintervalle lassen sich immer dann leicht berechnen, wenn bekannt ist, welcher Verteilung die erhobenen Daten zuzuordnen sind. Hierzu ein Beispiel: Im Rahmen einer Verjüngungsinventur wurde in einem Elsbeeren-Eichenmischbestand auf 845 Probekreisen die Zahl natürlich verjüngter Elsbeeren aufgenommen (Biedenkopf 1999). Wie der Vergleich der Häufigkeiten von Probekreisen mit 0, 1, 2 usw. Pflanzen mit der bei Lorenz (1992) angegebenen Formel zur Berechnung der Wahrscheinlichkeitsfunktion einer Poisson-Verteilung zeigte, folgten die erhobenen Daten dieser Verteilung (Biedenkopf et al., unveröffentlicht). Unter Verwendung der für Poisson-Verteilungen zutreffenden Formel (vgl. Lorenz 1992, S. 132) ließen sich daraus Konfidenzgrenzen berechnen, die die wahre Anzahl an natürlich verjüngten Elsbeeren mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % einschlossen.

Insbesondere für die Beurteilung des Kulturerfolges ist die absolute Dichte kein sehr aussagekräftiger Wert, da er keinen Aufschluss darüber zulässt, mit welchem Aufwand (z. B. durch mehrmalige Nachbesserungen) das Ergebnis erreicht wurde (Ott 2001). Aus diesem Grund hat Ott (2001) ein Verfahren entwickelt, durch das auf der Basis einer Kultur mit „normalen" Ausfällen der für eine Kultur beliebigen Alters getätigte Aufwand bewertet werden kann. Dies erfolgt durch die Berechnung eines so genannten relativen Erfolgsquotienten. Dazu wird die Anzahl der vorhandenen Pflanzen einer Kultur auf die Summe aller gepflanzter Bäumchen bezogen und anschließend in Relation zur Anzahl einer „Normkultur" gleichen Alters gesetzt (vgl. Ott 2001).

3.2.2 Behandlung von Probeflächen ohne Verjüngungspflanzen

Ein Problem bei der Auswertung von Aufnahmen in Jungwüchsen stellt die Tatsache dar, dass in vielen Probeflächen Verjüngungspflanzen gänzlich fehlen (oft sogar in der überwiegenden Zahl der Probeflächen). Bei der Auswertung der Verjüngungsmerkmale sollte dies beachtet werden. In diesem Abschnitt wird daher auf diesen, in der statistischen Literatur unter dem Stichwort „limited dependent" bekannten Aspekt näher eingegangen.

Nehmen wir an, die Ergebnisse von Aufnahmen in Jungwüchsen, beispielsweise die Pflanzendichte pro ha, sollen mit bestimmten Merkmalen des Altbestandes erklärt werden. Weil die Pflanzendichte ein metrisches Merkmal ist, eignet sich im Prinzip die lineare Regressionsrechnung, um ein Modell zur Erklärung der Pflanzendichte (abhängige Variable) durch Altbestandsmerkmale (unabhängige Variable) aufzustellen. Ein Problem hierbei besteht jedoch darin, dass häufig über ein wei-

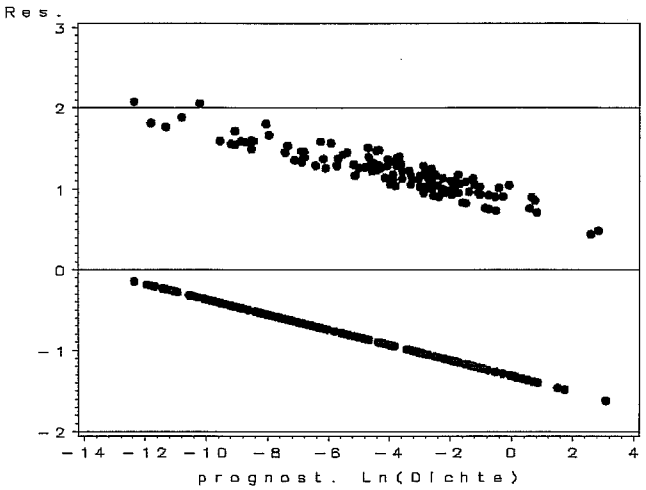

Abb. 2. Streudiagramm der Residuen einer linearen Regressionsfunktion zur Schätzung der Pflanzendichte pro ha unter Berücksichtigung der unbesetzten Probeflächen.
Residual scatter plot of a linear regression for estimating regeneration density per ha taking empty sample plots into account.

tes Spektrum von Altbestandesmerkmalen hinweg Probeflächen ohne Verjüngungspflanzen vorgefunden werden. Eine Schätzung der Pflanzendichte durch eine lineare Regression, die unter Einbeziehung aller Beobachtungen (also auch der unbesetzten Probeflächen) parametrisiert wird, ist dann unangemessen, da ein solches Vorgehen vor dem Hintergrund der Linearitätsannahme problematisch ist (z. B. Amemiya, 1984, S. 5). Abbildung 2 zeigt am Beispiel eines Residuendiagramms für ein lineares Regressionsmodell zur Schätzung der Pflanzendichte ein typisches Muster, welches sich bei der Verletzung der Linearitätsannahme ergibt.

Die von links oben nach rechts unten verlaufende gerade Linie wird von den unbesetzten Probeflächen mit einer Pflanzendichte von Null erzeugt. Eine lineare Regression führt zudem zu verzerrten Parameterschätzungen (z. B. Amemiya 1984, S. 11). Es existieren verschiedene Ansätze zur Lösung dieses Problems (z. B. Heckmann 1976, 1979, Amemiya 1984, Maddala 1987, S. 149 ff.).

Das Problem kann mit einem zweistufigen Auswertungsansatz gelöst werden. Zunächst wird mit einem geeigneten statistischen Verfahren die Wahrscheinlichkeit geschätzt, mit der eine Probefläche wenigstens eine Verjüngungspflanze enthält (im Folgenden Pflanzenwahrscheinlichkeit). Knoke (2003, S. 77 f.) diskutiert einige geeignete Ansätze zur Schätzung dieser Wahrscheinlichkeit. Als unabhängige Variablen können hierzu ebenfalls Altbestandsmerkmale verwendet werden. So ließ sich zum Beispiel aus den Daten einer Verjüngungsinventur im Wald der Ludwig-Maximilians-Universität München eine logistische Regression (vgl. Hosmer u. Lemeshow 1989) mit den unabhängigen Variablen N (Stammzahl im Altbestand pro ha) und G (Grundfläche des Altbestandes pro ha) zur Schätzung der Pflanzenwahrscheinlichkeit aufstellen. Es ergab sich die folgende logistische Regressionsgleichung zur Schätzung der so genannten Logitwerte:

$$Logit\,(w) = -\,0{,}6099 - 0{,}00239 \cdot N + 0{,}0387 \cdot G$$

Jedem Logitwert kann nun mit Hilfe der logistischen Funktion ein Wahrscheinlichkeitswert w in einem Intervall zwischen 0 und 1 zugeordnet werden, indem Logit(w) in die nachfolgende Funktion eingesetzt wird.

$$w = \frac{1}{\left(1 + e^{-\,Logit\,(w)}\right)}$$

Die Funktion kann jetzt zur Schätzung des Merkmals „Verjüngung vorhanden (ja/nein)" verwendet werden. Hierzu wird die geschätzte Pflanzenwahrscheinlichkeit (zwischen 0 und 1) mit einem Schwellenwert verglichen, der meist 0,5 beträgt. Liegt die Pflanzenwahrscheinlichkeit über 0,5, gehen wir davon aus, dass Verjüngung vorhanden ist, liegt sie darunter, wird ein Fehlen der Verjüngung angenommen. Mit der oben dargestellten Funktion wurde auf diese Weise ein Klassifikationserfolg von 70 % erreicht (d. h., in 70 % der Fälle stimmte die Vorhersage „Pflanze vorhanden" bzw. „Pflanze nicht vorhanden" mit der Realität überein).

Die für beliebige Altbestandsmerkmale berechenbare Pflanzenwahrscheinlichkeit kann nachfolgend als erklärende Variable in eine lineare Regression zur Schätzung der Pflanzendichte eingeführt werden, die neben der Pflanzenwahrscheinlichkeit auch Altbestandsmerkmale als unabhängige Variablen enthält. Die lineare Regression wird nunmehr aber nur anhand der Daten von besetzten Probeflächen parametrisiert. Dieses Vorgehen folgt weitgehend einem Vorschlag von Heckmann (1976, 1979). Ein Problem bei diesem Ansatz kann darin bestehen, dass die geschätzten Pflanzenwahrscheinlichkeiten und die übrigen unabhängigen Variablen (z. B. Altbestandsmerkmale) eng miteinander korrelieren. Es ist deshalb unerlässlich zu prüfen, ob diese Korrelation unzulässig hoch ist (Hinweise dazu in Knoke 2003).

Abbildung 3 zeigt das Ergebnis dieser Art des Vorgehens für das genannte Beispiel (unabhängige Variablen waren das Alter des Altbestandes und die Pflanzenwahrscheinlichkeit). Die Verteilung der Residuen hat sich gegenüber dem in Abbildung 2 dargestellten Verteilungsmuster erheblich verbessert. Es zeigt sich hier praktisch keine Verletzung der Linearitätsannahme mehr.

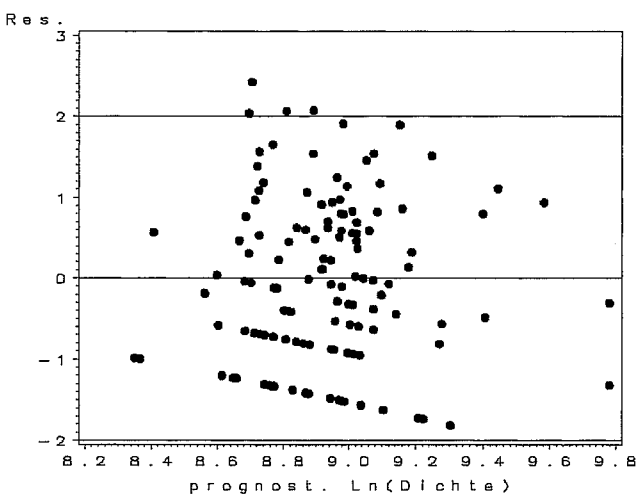

Abb. 3. Streudiagramm der Residuen einer linearen Regressionsfunktion zur Schätzung der Pflanzendichte pro ha ohne Berücksichtigung der unbesetzten Probeflächen, aber mit Integration der Pflanzenwahrscheinlichkeit.
Residual scatter plot of a linear regression for estimating regeneration density per ha without taking empty sample plots into account but integrating the probability that a sample plot shows at least one seedling.

Der im linken unteren Bereich noch erkennbare systematische Trend lässt sich auch durch Transformation nicht eliminieren. Er ergibt sich durch nur mit einer Pflanze besetzte Probeflächen. Bei einer Probeflächengröße von 7,07 m^2 ist die geschätzte Pflanzendichte bei einer Pflanze pro Fläche bereits 1.414 Pflanzen/ha. Feinere Abstufungen der Pflanzendichten unterhalb dieses Wertes, die in der Natur sicherlich vertreten sind, sind bedingt durch die relativ kleinen Probeflächen nicht möglich.

3.2.3 Mortalität und Überleben

Auf der Grundlage dauerhaft markierter Individuen (vgl. Abschnitt 3.1.6) können die Überlebensraten einer Population in einem gegebenen Zeitabschnitt exakt quantifiziert werden (vgl. u. a. Mosandl 1991, Ammer 1996 a, Minotta und Pinzauti 1996, Nilsson et al. 2002). Die jährliche Mortalitätsrate M in einem Beobachtungszeitraum t errechnet sich nach Hamilton und Edwards (1976, zitiert nach Lorimer et al. 2001) aus:

$$M = 1 - \left(\frac{N_t}{N_0}\right)^{\frac{1}{t}}$$

hierbei ist N_t die Zahl der nach Ablauf des Beobachtungszeitraums t (in Jahren) noch vorhandenen Pflanzen und N_0 die Zahl der Pflanzen zu Untersuchungsbeginn. Eine Erweiterung dieser Formel eignet sich auch dafür, die jährliche Mortalität in verschiedenen Höhenklassen abzuschätzen (vgl. Lundqvist 1991) bzw. um eine Überlebensfunktion herzuleiten, welche die Wahrscheinlichkeit angibt, mit der ein Individuum ein bestimmtes Alter erreicht (vgl. Beckage und Clark 2003). Eine an der Ausgangsdichte orientierte prozentuale Angabe der Mortalität (proportional stem mortality, PSM) erlaubt die folgende Berechnung nach Glover und Hool (1979):

$$M = \frac{N_0 - N_t}{N_0}$$

Eine Funktion zur Schätzung des Mortalitätsrisikos l als Funktion der Verfügbarkeit einer Ressource haben Lin et al. (2002) vorgestellt:

$$\lambda = e^{\left(-\beta_0 - \beta_1 \left(\frac{AR}{\frac{A+R}{S}}\right)\right)}$$

Hierbei sind β_0 und β_1 zu schätzende Parameter, A ist der asymptotische Radialzuwachs bei hoher Verfügbarkeit der Ressource R und S ist die Steigung bei R = 0 (vgl. Abschnitt 5.3).

3.2.4 Räumliche Verteilung

Zur Abschätzung der räumlichen Verteilung der Verjüngungspflanzen auf einer Probefläche, d. h., inwieweit sie regelmäßig verteilt, geklumpt oder zufällig angeordnet sind, existieren mehrere Verfahren. Während der nichtparametrische Dispersionsindex IDPN von Bouxin und Gautier (1982) einfache Verjüngungshäufigkeiten, die aus einem quadratischen Gitternetz gewonnen wurden, verwendet (Ward und Parker 1989), basiert der Aggregationsindex R von Clark und Evans (1954) auf den Abständen der Bäume zu ihren nächsten Nachbarn und setzt damit die Kenntnis aller Baumpositionen voraus (Pretzsch 2001). Beide Verfahren erlauben aus dem Vergleich von beobachteten und erwarteten Werten Aussagen über die horizontale Verteilung der Pflanzen. Details zur Berechnung der Indizes und Verfahren zur Prüfung der Abweichungen von einer zufälligen Verteilung auf Signifikanz finden sich bei Bouxin und Gautier (1982) bzw. Pretzsch (1996). Ein dem Dispersionsindex ähnliches Verfahren, das auf in Zählquadraten ermittelten Pflanzenzahlen aufbaut, ist der Varianz-Mittelwert-Index (vgl. Preushler et al. 1994, Pretzsch 2001). Ebenfalls auf Abstandsmessungen beruhen die so genannten Nullflächendiagramme nach Cox (vgl. Loetsch 1973), die Hinweise auf die Heterogenität der räumlichen Verteilung von Objekten geben.

4 Messung von Einzelbaumparametern

4.1 Stichprobe

Auch vor der Durchführung von Messungen an einzelnen Pflanzen sind Vorüberlegungen zu Art und Umfang der erforderlichen Stichprobe notwendig. So ist zuerst zu klären, ob als Stichprobeneinheit einzelne Pflanzen oder Gruppen von Pflanzen verwendet werden sollen. Dies richtet sich nach der Fragestellung und dem ins Auge gefassten statistischen Analyseverfahren. Zum Zweiten muss geklärt werden, inwieweit die aufzunehmenden Pflanzen nach systematischen Kriterien (vgl. z. B. Smidt u. Puettmann 1998, Ammer 2002), zufällig (vgl. Kneeshaw et al. 2002) oder nach dem Erfüllen bestimmter Bedingungen (z. B. eine bestimmte Baumart in einer bestimmten Überschirmungssituation, vgl. z. B. Walters u. Reich 1997, Beaudet und Messier 1998, Williams et al. 1999, Wright et al. 2000, Brang et al. 2003) ausgewählt werden. Zur Vorstratifizierung möglichst unterschiedlicher Bestandessituationen werden häufig die Bestandesgrundfläche bzw. okulare Schätzungen (vgl. z. B. Smidt u. Puettmann 1998) oder Messungen des Kronenschlussgrades verwendet. Vor der Aufnahme muss auch eine Entscheidung darüber getroffen werden, ob geschädigte Pflanzen erfasst (vgl. Abschnitt 4.11) oder von vorneherein ausgeschlossen und nicht aufgenommen werden (vgl. z. B. Walters u. Reich 1997).

4.2 Messzeitpunkt

Es empfiehlt sich, wichtige Kennwerte zur Entwicklung von Einzelpflanzen in Abhängigkeit ihrer Umgebung wie z. B. Sprosshöhe oder -durchmesser am Ende der Vegetationsperiode zwischen Mitte September und Ende Oktober zu messen. Mehrwöchige Messungen von Einzelpflanzen in den Sommermonaten sind aufgrund des fortgesetzten Wachstums nur eingeschränkt vergleichbar und sollten daher nur durchgeführt werden, wenn das Untersuchungsziel explizit in der Erfassung des Wachstumsgangs während der Vegetationszeit (z. B. durch Aufnahme der Johannistriebe) besteht (vgl. Suner u. Röhrig 1980).

Sollen nicht nur Verjüngungspflanzen gemessen, sondern auch die Konkurrenzvegetation erfasst werden (vgl. Abschnitt 5.2.2), kann eine gleichzeitige Aufnahme problematisch sein, da entweder die Konkurrenzvegetation nicht mehr voll entwickelt ist (Aufnahme im Herbst) oder die Verjüngungspflanzen das Wachstum noch nicht abgeschlossen haben (Aufnahme im Sommer). In diesen Fällen sind getrennte Aufnahmen zu empfehlen.

4.3 Längen und Höhen

4.3.1 Hauptsprossachse

Längen und Höhen von Verjüngungspflanzen können relativ einfach z. B. mit einem Zollstock gemessen werden. Unter der Längenmessung ist üblicherweise die Messung der Länge der

Hauptsprossachse (L) von der Bodenoberfläche bis zu Knospenspitze oder der Basis der Endknospe zu verstehen. Im Gegensatz dazu wird unter der Höhenmessung der Abstand (H) der Endknospe zum Schnittpunkt von Boden und Stamm bei senkrechter Ablotung verstanden (vgl. Abb. 4).

Welches der beiden Maße gewählt werden sollte (oder ob beide zu messen sind), richtet sich nach dem Untersuchungszweck. Während die Länge eine für die Abschätzung der Biomassenproduktion bedeutsame Größe ist, ist die Pflanzenhöhe der im Hinblick auf das intra- und interspezifische Konkurrenzgeschehen wichtigere Kennwert. In beiden Fällen empfiehlt es sich, nicht von der durch Bewuchs, Löchern oder Ähnlichem inhomogenen Bodenoberfläche aus zu messen, sondern ein kleines Holzbrett oder ein Stück Metall auf den Boden aufzulegen und davon ausgehend die Höhe oder die Länge der zu messenden Pflanze zu bestimmen. Dieses Vorgehen reduziert Messfehler, die auf Bodenunebenheiten zurückgehen, erheblich.

Eine neue Methode der Längenermittlung hat Riedel (2002) vorgestellt. Sie beruht auf photogammetrischen Verfahren zur Auswertung von digitalen Bildern am Computer.

Zur Reduktion des Aufnahmeaufwandes wird häufig ein bestimmter Höhen- oder Längenmesswert als Entscheidungskriterium für die Durchführung bzw. Nichtdurchführung einer Messung festgelegt (z. B. Messung aller Pflanzen > 20 cm) (vgl. z. B. Lundqvist 1991, Thurston et al. 1992, Schönenberger 2002) oder es werden nur die höchsten Pflanzen je Untersuchungseinheit gemessen (vgl. z. B. Glöde 2002). Auch die Aufnahme von Pflanzen in zuvor festgelegten Höhenklassen (z. B. < 10 cm, 10,01-20 cm, 20,01-30 cm usw.) ist üblich (vgl. z.B. Preushler 1989, Duc 1991, Hannah 1991, Dovčiak et al. 2003, Wunder und Brang 2003). Diese Methode ist zweckmäßig, wenn die Verjüngungsdichte als Zielgröße im Vordergrund steht, aber zusätzlich eine Höheninformation gewünscht ist. Insgesamt ist eine exakte Höhenmessung aber – sofern zeitlich und finanziell möglich – aufgrund der vielseitigeren Verwendbarkeit stetiger metrischer Daten, die sich jederzeit in intervallskalierte Werte umwandeln lassen, vorzuziehen.

Bei bestimmten Baumarten, wie z. B. Buche, Eiche oder Bergahorn, können die Jahrestriebe anhand der Knospenschuppennarben an der Triebbasis mehrere Jahre zurückverfolgt werden (vgl. Gruber 2001). Bei einigen Nadelbaumarten sind Jahrestriebe zusätzlich durch Astquirle getrennt. Knospenschuppennarben und Astquirle ermöglichen Trieblängenrückmessungen am Hauptspross (Höhenzuwachs) und an den Ästen (vgl. z. B. Collet et al. 1997, Brand 1986, Brang et al. 2003). Allerdings sind die Triebbasisnarben nicht bei allen Baumarten gut zu erkennen (*Populus*) bzw. aufgrund von Prolepsis oft fehlerbehaftet (*Quercus*). Sehr exakt lassen sich die Trieblängen bestimmen, indem vor dem Austreiben unterhalb der Knospe an der Triebspitze farbige Striche angebracht werden, die nach Abschluss der Vegetationsperiode eine genaue Messung der im betrachteten Jahr zugewachsenen Trieblänge ermöglichen (vgl. Takyu 1998).

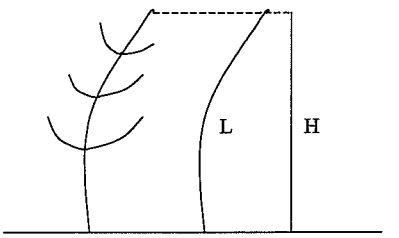

Abb. 4. Zur Unterscheidung von Länge (L) und Höhe (H) der Hauptsprossachse. Drawing showing the differentiation between length (L) and height (H) of a seedling.

4.3.2 Äste

Astlängen werden in der Regel meist ebenfalls mit dem Meterstab gemessen. Dabei wird die Länge von der Ansatzstelle an der Hauptsprossachse bis zur Knospenbasis bzw. -spitze zumeist nur an den Ästen erster Ordnung erfasst. Bei Nadelbäumen ist auch die Messung von nur je einem zufällig ausgewählten Ast pro Quirl üblich (Nilsson u. Gemmel 1993). Wird zusätzlich die Astzahl pro Quirl gezählt, lässt sich die Gesamtlänge der Äste erster Ordnung schätzen. Dasselbe Verfahren kann auch zur Abschätzung der Gesamtastlänge (Gesamtlänge aller Äste ohne Haupttrieb (Beaudet u. Messier 1998)) verwendet werden. Dazu werden an dem je Quirl ausgewählten Ast auch die Längen aller Triebe höherer Ordnung bestimmt (vgl. Nilsson u. Gemmel 1993). Analog zu dem unter Abschnitt 4.3.1 Gesagten ist mit hoher Genauigkeit insbesondere im

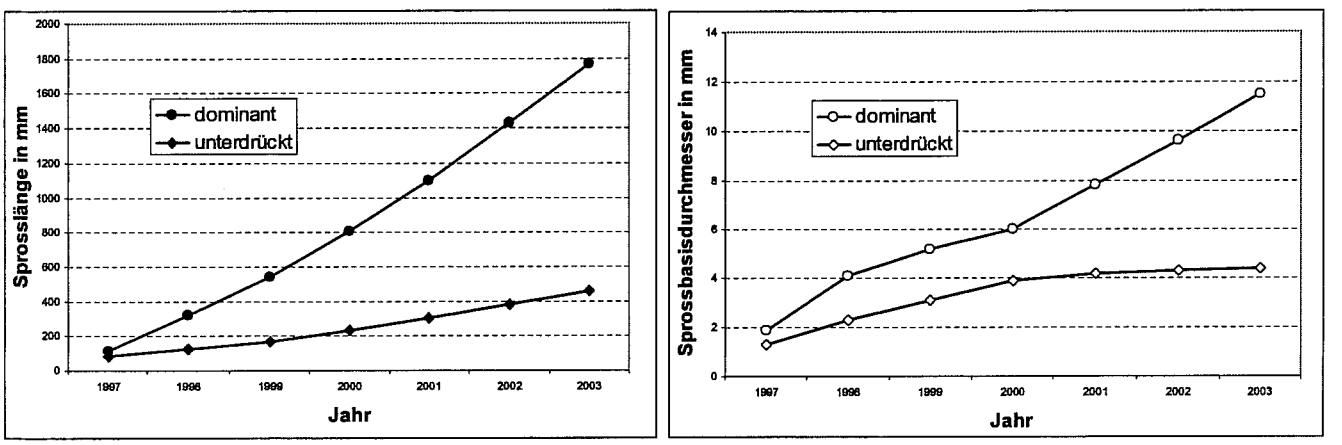

Abb. 5. Entwicklung von Sprosslänge (geschlossene Symbole, linke Graphik) und Sprossbasisdurchmesser (offene Symbole, rechte Graphik) von zwei Buchen vom Jahr der Keimung (1997) bis zum Ende der siebten Vegetationsperiode. Die Bäumchen stehen neben weiteren 15 Buchen auf demselben, 0,5 m² großen Saatplatz in unmittelbarer Nähe zueinander und gehören zur Gruppe der vorwüchsigen bzw. zurückgefallenen Individuen.
Length (closed symbols, left) and diameter at 3 cm height (open symbols, right) of two beech seedlings from 1997 (year of germination) to 2003. The seedlings represent a dominant (dots) and a suppressed (diamonds) individual of a total of 15 seedlings growing on the same spot of 0.5 m².

laublosen Zustand auch eine photogrammetrische Vermessung von Ästen möglich (vgl. Riedel 2002).

4.3.3 Wurzeln

Wurzellängen werden in der Regel durch destruktive Verfahren gemessen (Brang 1996), allenfalls getrennt nach Grob- und Feinwurzeln (vgl. z. B. Drexhage u. Colin 2003). Ausführliche methodische Hinweise hierzu finden sich bei Bolte et al. (2003). Auch hier deuten sich durch die Verwendung photogrammetrischer Verfahren neue Möglichkeiten der Wurzellängenmessung an (vgl. Riedel 2002).

4.4 Durchmesser

4.4.1 Sprossdurchmesser

In der Regel werden die Durchmesser von Verjüngungspflanzen mit der Schiebelehre auf 0,1 mm genau bestimmt (vgl. Ammer 1996a, 2000, Wang et al. 2000). Je nach Genauigkeitsansprüchen wird ein- oder – rechtwinklig versetzt – zweimal gemessen (vgl. Perry et al. 1993). In der Regel werden die Messungen in einer definierten Höhe von der Bodenoberfläche (auch hier empfiehlt sich die Verwendung einer Messhilfe wie unter Abschnitt 4.3.1 beschrieben) durchgeführt. Bewährt hat sich die Durchmesserbestimmung 3 cm über der Bodenoberfläche (vgl. Gemmel et al. 1996, Ammer 2000, Nielsen u. Jørgensen 2003), die einfach eingehalten werden kann, wenn die Dicke der Messhilfe 3 cm beträgt. Es finden sich in der Literatur aber auch zahlreiche Angaben über andere Messpunkte (z. B. 1 cm über Grund bei Coates et al. (1991), 2 cm bei Elliott u. White (1987), 15 cm bei Harrington u. Tappeiner (1991) oder 30 cm bei Woodruff et al. (2002). Gelegentlich wird auch der Wurzelhalsdurchmesser bestimmt, der bei manchen Baumarten durch eine Rindennarbe gekennzeichnet ist (Drexhage u. Colin 2003).

Sollen Wiederholungsmessungen durchgeführt werden, ist eine dauerhafte Markierung der Messstelle durch wetterbeständige Farbe (Fensterlack) analog zu den BHD-Strichen bei Altbestandsaufnahmen sehr hilfreich (vgl. Nielsen u. Jørgensen 2003). Haben die Verjüngungspflanzen die Brusthöhe und einen ausreichenden Durchmesser erreicht, kann die Messung analog zu anderen Forstinventuren mittels eines Umfangmaßbandes erfolgen. Sofern die technische Ausstattung vorhanden ist, kann die Durchmesserbestimmung von Verjüngungspflanzen auch durch photogammetrische Verfahren erreicht werden (vgl. Riedel 2002). Ein Vorteil dabei ist, dass die Durchmesserermittlung auf der Grundlage eines digitalen Bildes jederzeit und in beliebiger Höhe möglich ist.

Zur Darstellung der Durchmesserentwicklung mit der Zeit eignet sich die sogenannte Richards-Funktion (Nielsen und Jørgensen 2003):

$$y = \left(\frac{A}{1 + e^{(u-vt)\frac{1}{w}}}\right) + D$$

Hierbei ist y der Sprossdurchmesser zum Zeitpunkt t, A ist der im betrachteten Zeitraum geleistete Zuwachs, D repräsentiert den Ausgangsdurchmesser, u, v und w sind Schätzparameter.

4.4.2 Astdurchmesser

Astdurchmesser werden in der Regel ebenfalls mit einer Schieblehre an der Astbasis und gegebenenfalls bei halber Astlänge gemessen. Dabei ist darauf zu achten, dass bei manchen Baumarten die Astbasis unmittelbar am Stamm wulstartig verdickt ist. Hier sollte unter Einhaltung eines definierten Abstands vom Stamm gemessen werden (vgl. z. B. Nilsson u. Gemmel 1993). In größeren Höhen können Astdurchmesser näherungsweise mit einem an einer Stange befestigten und senkrecht zum Ast angelegten Lineal mittels Fernglas ermittelt werden (vgl. Küster 2000).

4.4.3 Wurzeldurchmesser

Wurzeldurchmesser werden häufig zur Klassifikation der Wurzeln verwendet. Darüber hinaus ist die Erfassung von Wurzeldurchmessern auch bei der Schätzung des Wurzelvolumens von Bedeutung. Ausführliche methodische Hinweise hierzu finden sich bei Bolte et al. (2003).

4.5 Biomassen und Volumina

4.5.1 Gesamtbiomasse

Die Biomasse von Verjüngungspflanzen wird in der Regel als Trockengewichtsbestimmung der ganzen Pflanze oder von Pflanzenteilen bestimmt. Dazu werden die Gewichte von Hauptspross, Ästen, Wurzeln und Blättern nach der Ernte bzw. dem Ausgraben der Pflanzen und ihrer Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 65-70 °C auf einer Waage gemessen (vgl. Harrington u. Tappeiner 1991, Chen 1997, Walters u. Reich 1997, Ammer 2000). Gute Schätzungen der Gesamtbiomasse eines Verjüngungspflänzchens erlaubt der „stem volume index (SVI)“ (vgl. z. B. Wagner et al. 1989, Shainsky u. Radosevich 1992, Perry et al. 1993, Tesch et al. 1993, Elliott und Vose 1995, Woodruff et al. 2002). Dieser berechnet sich aus dem Produkt von Sprosslänge (L) und dem quadrierten Durchmesser an der Sprossbasis (D^2):

$$SVI = LD^2$$

Der an einer Unterstichprobe durch eine Regressionsanalyse zu ermittelnde Zusammenhang zwischen dem SVI und der Biomasse ergibt in der Regel Bestimmtheitsmaße von > 0,95. Als Funktion zur Schätzung der Biomasse haben sich folgende Ansätze besonders bewährt

$\ln(Biomasse) = a + b\ln(SVI)$ (vgl. Ammer 2000),

$\ln(Biomasse) = \ln(a) + b\ln(SVI)$ (vgl. Wang et al. 2000),

$Biomasse = a + bL + cD$ (vgl. Chen 1997).

4.5.2 Oberirdische Holzbiomasse

Besonders exakt lässt sich mit dem oben beschriebenen Verfahren die oberirdische Holzbiomasse schätzen. Dazu empfiehlt es sich, an einer Stichprobe sowohl für den Hauptspross als auch für die Äste je eine Schätzfunktion für die Vorhersage der Biomasse durch den SVI zu parametrisieren. Bewährt hat sich dabei im Falle des Hauptsprosses ein SVI, der das Produkt des Durchmessers an der Sprossbasis, dem Durchmesser bei halber Sprosslänge und der Sprosslänge darstellt (vgl. Ammer 2003). Ein entsprechender Wert lässt sich auch für die Äste berechnen, wobei auch das Produkt aus dem quadrierten Astbasisdurchmesser mit der Astlänge hinreichend genau Ergebnisse liefert. Chen (1997) verwendete die für die Schätzung der Gesamtbiomasse angegebene Funktion auch für die Schätzung der oberirdischen Biomasse. Comeau et al. (1993) ermittelten die Stammbiomasse von Verjüngungspflanzen (y) durch die Schätzfunktion $y = a + b(SVI)$, während sie die für die Nadelbiomasse in Abschnitt 4.5.3 angegebene Beziehung auch für die Schätzung der Astbiomasse verwendeten. Analog lässt sich aus $\ln y = a + b\ln(x)$die oberirdische Holzbiomasse (y) aus der Gesamtbiomasse (x) schätzen (Watt et al. 2003). Hierbei ist aber zu beachten, dass die Beziehung zwischen einem bestimmten Biomassenkompartiment und der Gesamtbiomasse ganz wesentlich von der Ontogenese bzw. Pflanzengröße und den jeweils herrschenden Umweltbedingungen abhängt. Zur Schätzung des Gewichts von oberirdischen Biomassekompartimenten (y) etwa 10-jähriger Bäumchen aus dem Durchmes-

ser von Stamm bzw. Ast (x) verwendeten Helgerson et al. (1988) ebenfalls die allometrische Gleichung $\ln y = a + b \ln(x)$. Watt et al. (2003) schlagen hierzu die Hinzunahme der Höhe eines Stämmchens (H) und eine nichtlineare Regressionsrechnung nach folgendem Ansatz vor:

$$y = c_1 (D)^{c_2} (H)^{c_3}$$

4.5.3 Blattbiomasse

Die Ermittlung der Blattbiomasse erfolgt in der Regel durch das Wiegen einer ausreichenden Stichprobe an Blättern. Die Blattbiomasse lebender Pflanzen kann berechnet werden, wenn die mittlere Biomasse eines Blattes bestimmt und die Blattzahl je Bäumchen gezählt wurde. Die Schätzung der Nadelbiomasse (y) eines Verjüngungspflänzchens ist nach Comeau et al. (1993) mit folgender Funktion möglich:

$$y = a + b \left(\frac{(CR)^2 \, CL}{3} \right)$$

hierbei bezeichnet CR den mittleren Kronenradius, der aus zwei senkrecht zueinander ausgeführten Messungen berechnet wird. CL steht für die Länge der lebenden Krone, a und b sind aus Daten zu schätzende Parameter.

Eine Vielzahl weiterer Funktionen zur Schätzung von Blattbiomasse und Blattfläche von Ästen und ganzer Bäumchen anhand einfach zu messender Größen findet sich bei Maguire und Bennett (1996). Die Autoren geben darüber hinaus Hinweise zur Schätzung der vertikalen Verteilung der Blattbiomasse.

Die für die Schätzung der oberirdischen Holzbiomasse aus der Gesamtbiomasse bzw. aus dem Durchmesser und der Höhe einer Verjüngungspflanze angegebenen Funktionen (siehe 4.5.2) eignen sich auch für die Schätzung der Blattbiomasse (vgl. Watt et al. 2003).

4.5.4 Wurzelbiomasse

Ausführliche methodische Hinweise zur Bestimmung der Wurzelbiomasse finden sich bei Bolte et al. (2003). Chen (1997) verwendet die für die Schätzung der Gesamtbiomasse angegebene Funktion auch für die Schätzung der unterirdischen Biomasse. Unter einheitlichen Umweltbedingungen (vgl. hierzu Kaelke et al. 2001) kann aufgrund allometrischer Beziehungen zwischen der ober- und der unterirdischen Biomasse die Wurzelbiomasse auch aus der oberirdischen Biomasse geschätzt werden. Als Schätzfunktion hat sich folgender Ansatz bewährt:

$$\ln(\textit{Wurzelbiomasse}) = a + b \ln(\textit{Sprossbiomasse})$$

(vgl. Tesch et al. 1993).

Die für die Schätzung der oberirdischen Holzbiomasse aus der Gesamtbiomasse bzw. aus dem Durchmesser und der Höhe einer Verjüngungspflanze angegebenen Funktionen (siehe 4.5.2) eignen sich auch für die Schätzung der Wurzelbiomasse (vgl. Watt et al. 2003).

4.5.5 Stamm- und Kronenvolumina

Eine Abschätzung des Stammvolumens erlaubt der in Abschnitt 4.5.1 bereits erwähnte SVI. Einen sehr ähnlichen Index zur Volumenschätzung schlagen Wennström et al. (2001) vor:

$$V = \pi \left(\frac{d}{2} \right)^2 l \frac{1}{3}$$

Auch dieser Index verwendet den Sprossbasisdurchmesser (d) und die Sprosslänge bzw. -höhe (l) als Eingangsgrößen.

Kronenvolumina von Verjüngungspflanzen werden in der Regel als Approximationen an bestimmte kubische Körper bzw. deren Kombination berechnet (vgl. z. B. Grams et al. 2002). Welche Körper dabei verwendet werden, hängt vom Habitus der jeweiligen Baumart ab.

4.6 Zuwächse und Wachstumsraten

Von großer Bedeutung bei der Analyse des Wuchsverhaltens von Verjüngungspflanzen ist die Betrachtung des in einem bestimmten Zeitraum geleisteten Zuwachses an Länge, Durchmesser und Biomasse. Da dieser jedoch nicht unabhängig von der Höhe des zugrunde liegenden Ausgangswertes ist, werden vielfach relative Zuwächse bzw. relative Wachstumsraten analysiert (vgl. Abb. 6 u. 7). Die am häufigsten verwendeten Relativwerte sind:

$$RI = \frac{Z_t}{W_{t-1}}$$

wobei hier der relative Zuwachs RI das Verhältnis des bis zum Zeitpunkt t geleisteten Zuwachses (Z) bezogen auf den Ausgangswert W zu Beginn des Zuwachszeitraums darstellt (vgl. z. B. Chen 1997, Williams et al. 1999, Pagès et al. 2003) und die so genannte „Relative Growth Rate“:

$$RGR = \frac{\ln(W_2) - \ln(W_1)}{t_2 - t_1}$$

Dieser Wert berechnet sich aus dem logarithmierten Quotienten des nach einer Wuchsperiode zum Zeitpunkt t_2 erreichten Endwertes W_2 und dem zu Beginn der Periode (Zeitpunkt t_1) gemessenen Ausgangswert W_1

(beachte $\ln\left(\frac{W_2}{W_1}\right) = \ln(W_2) - \ln(W_1)$

zur Herleitung der RGR siehe Evans 1972).

Relative Wachstumsraten (angegeben z. B. als g g^{-1} und a oder mm mm^{-1} und d) stellen ein Maß für die Effizienz der Produktion dar und werden sehr häufig verwendet (vgl. Harrington und Tappeiner 1991, Bernier 1993, Tesch et al. 1993, Cornelissen et al. 1996, Nilsson et al. 1996, Walters und Reich 1997, Reich et al. 1998, Löf 2000, Wang et al. 2000, Kaelke et al. 2001, Zamora et al. 2001, Beckage und Clark 2003, Machado et al. 2003, Sanford et al. 2003). Vor allem aus dem Vergleich der Wachstumsraten verschiedener Analysegrößen lassen sich Aussagen über die Entwicklung von Verjüngungspflanzen machen. So ist bei den in Abbildung 5 ausgewählten Pflanzen das von den beiden Pflanzen in den letzten Jahren geleistete relative Höhenwachstum noch weitgehend gleich (vgl. Abb. 6), während sich das relative Durchmesserwachstum als Reaktion auf die unterschiedliche Konkurrenzsituation bereits erheblich unterscheidet (Abb. 7).

Für bestimmte Fragestellungen kann es von Interesse sein, die relative Wachstumsrate in eine physiologische und eine morphologische Komponente zu zerlegen. So kann die auf der Basis von Trockengewichten bestimmte relative Wachstumsrate unter Einbeziehung der Blattfläche als Produkt von Nettoassimilationsrate (Quotient aus Trockengewichtszuwachs und Blattfläche) und Blattflächenverhältnis (Quotient aus Blattfläche und Ausgangsgewicht) ausgedrückt werden (vgl. Evans 1972, Lüpke 1982 und 1995, Hauskeller-Bullerjahn 1997). Während die Nettoassimilationsrate nach Hauskeller-Bullerjahn (1997) einen Ausdruck für die photosynthetische Leistungsfähigkeit darstellt, gibt das Blattflächenverhältnis Aufschluss über den Anteil des produktiven Gewebes an der

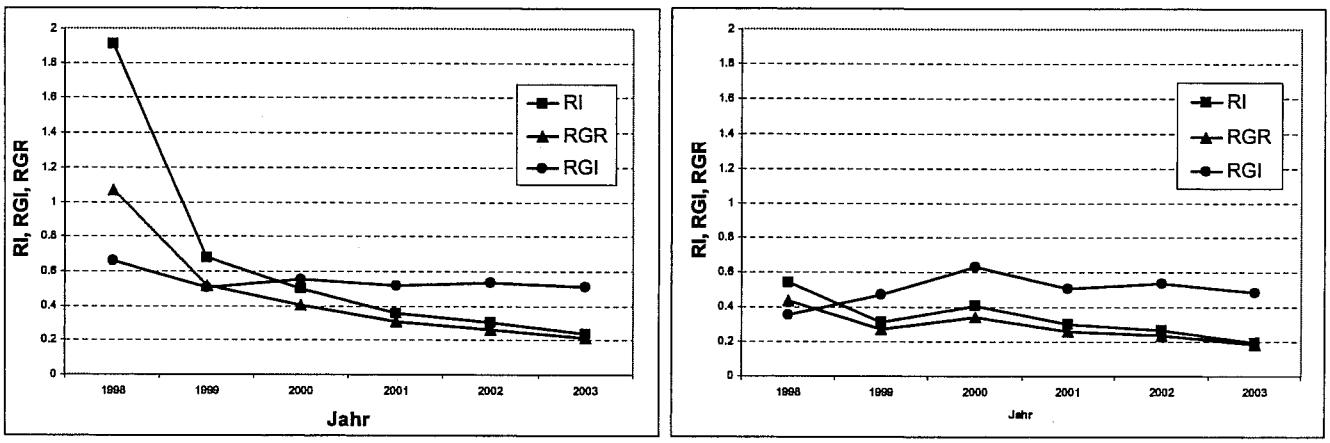

Abb. 6. Relativer Zuwachs (RI), relative Wachstumsrate (RGR) und relativer Wachstumszuwachs (RGI) der Sprosslänge der in Abbildung 5 dargestellten Pflanzen (links dargestellt ist die Entwicklung des dominanten und rechts die des unterdrückten Bäumchens).
Relative Increment (RI), relative growth rate (RGR) and relative growth increment (RGI) of the length of the seedlings shown in Figure 5. The graphs show the trends of the dominant (left) and the suppressed (right) seedling.

Gesamttrockensubstanz. Es kann ebenfalls in zwei Komponenten zerlegt werden. Diese sind das Blattgewichtsverhältnis (LWF in Tab. 2) und die spezifische Blattfläche (SLA in Tab. 2), deren Produkt das Blattflächenverhältnis bildet (Cornelissen et al. 1996, Hauskeller-Bullerjahn 1997). Schließlich lässt sich auch die Nettoassimilationsrate als Produkt aus der Lichtnutzungseffizienz (Trockengewichtszuwachs je Einheit aufgenommenen Lichtes) und der Lichtverfügbarkeit (Quotient aus aufgenommener Lichtmenge und Blattfläche) auffassen (vgl. Warren Wilson 1981, Brand 1991). Die Schätzung des aufgenommenen Lichtes erfolgt wiederum anhand eines Produktes, das sich durch die Multiplikation von einfallender photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) und vertikal projizierter Kronenfläche ergibt (Hauskeller-Bullerjahn 1997).

Ein Nachteil der relativen Wachstumsraten besteht darin, dass die „kontinuierliche Akkumulation von nichtproduktiven Material bei Bäumen eine künstlichen Rückgang der relativen Wachstumsraten hervorruft" (Brand 1986). Dies bedeutet, dass nicht nur der Ausgangswert, sondern auch das Pflanzenalter die relative Wachstumsrate bestimmt (vgl. RI und RGR in Abb. 6 und 7). Eine Analyse der relativen Wachstumsraten von Verjüngungspflanzen ohne Berücksichtigung des Pflanzenalters erscheint daher problematisch. Brand (1986) hat deshalb einen alternativen Wert, die „relative production rate", vorgeschlagen. Dieser Wert stellt den Quotienten aus dem diesjährigen und dem letztjährigen Zuwachs dar. Eine vom Pflanzenalter weitgehend unabhängige Erweiterung dieses Ansatzes (vgl. RGI in Abb. 6 und 7) haben Kneeshaw et al. (1998) verwendet:

$$RGI = \frac{Zt}{(Z_t + Z_{t-1})}$$

Hierbei steht RGI für „relative growth increment", Z ist der Zuwachs des Jahres t und Z_{t-1} der entsprechende Wert des Vorjahres.

Einen anderen Weg zur Elimination des Alters beim Vergleich verschieden alter Pflanzen beschreiten Smidt und Puettmann (1998), indem sie nicht die Pflanzenhöhe eines Bäum-

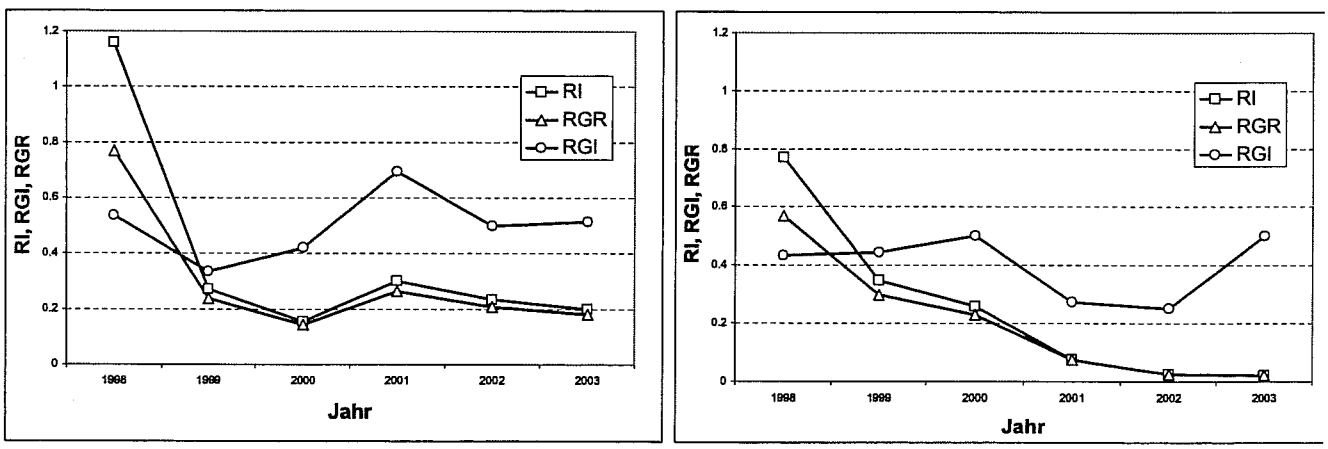

Abb. 7. Relativer Zuwachs (RI), relative Wachstumsrate (RGR) und relativer Wachstumszuwachs (RGI) des Sprossbasisdurchmessers der in Abbildung 5 dargestellten Pflanzen (links dargestellt ist die Entwicklung des dominanten und rechts die des unterdrückten Bäumchens).
Relative Increment (RI), relative growth rate (RGR) and relative growth increment (RGI) of the diameter in 3 cm height of the seedlings shown in Figure 5. The graphs show the trends of the dominant (left) and the suppressed (right) seedling.

Tab. 2. Häufig verwendete Analysevariablen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen an Verjüngungspflanzen.
Variables frequently used in silvicultural regeneration studies.

Kenn-größe	Bedeutung	Verwendet u. a. von folgenden Autoren
TZ	Zahl der Terminalknospen bzw. Zahl der Knospen an einem bestimmten Sprossabschnitt	Harrington u. Tappeiner (1991), Wennström et al. (2001)
IZ	Zahl an Internodien am Haupttrieb, definiert als Abstand zwischen 2 Knospen	Collet et al. (1997), Kwesiga u. Grace (1986)
BZ	Blattzahl pro Pflanze bzw. Nadelzahl an einem bestimmten Sprossabschnitt	Burschel u. Huss (1964), Burschel u. Schmaltz (1965), Harrington u. Tappeiner (1991), Minotta u. Pinzauti (1996), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Beaudet u. Messier (1998)
AZ	Astzahl	Hauskeller-Bullerjahn (1997), Kneeshaw et al. (1998), Beaudet u. Messier (1998), Wennström et al. (2001), Claveau et al. (2002), Drexhage u. Colin (2003)
WZ	Zahl der Grobwurzeln (> 2mm) bzw. Feinwurzeln (< 2 mm)	Drexhage u. Colin (2003)
AH	Astansatzhöhe	Nilsson u. Gemmel (1993), Hauskeller-Bullerjahn (1997)
CL	Kronenlänge (Messung vom untersten lebenden Ast bis zur Spitze des Haupttriebes)	Comeau et al. (1993), Beaudet u. Messier (1998), Claveau et al. (2002)
MCD	Mittlerer Kronendurchmesser (Mittel aus N-S- und W-O-Messung bzw. der Messung des größten Kronendurchmessers und des Kronendurchmessers senkrecht dazu)	Comeau et al. (1993), Beaudet u. Messier (1998), Claveau et al. (2002), ähnlich: Perry et al. (1993)
TG	Gewicht der Terminalknospe	Burschel u. Huss (1964)
KG	Gewicht aller Knospen	Burschel u. Schmaltz (1965)
KL	Knospenlänge der Endknospe bzw. einer Knospenstichprobe	Burschel u. Schmaltz (1965), Suner u. Röhrig (1980), Harrington u. Tappeiner (1991)
LA	Leaf area, Gesamtblattfläche einer Pflanze (kann nach Shainsky u. Radosevich (1992) auch aus $y = a(SVI)$ geschätzt bzw. in Anhalt an das "pipe-model" aus dem wasserleitenden Stammquerschnitt abgeleitet werden. Da bei Verjüngungspflanzen praktisch der gesamte Stammquerschnitt leitet, besteht zwischen der LA und dem Quadrat des Wurzelhalsdurchmessers ein enger Zusammenhang (vgl. Hauskeller-Bullerjahn 1997 S. 107, Wagner 1999 S. 155 f, s. a. Waring et al. 1982).	Burschel u. Huss (1964), Burschel u. Schmaltz (1965), Suner u. Röhrig (1980), Minotta u. Pinzauti (1996), Kwesiga u. Grace (1986), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Beaudet u. Messier (1998), Kaelke et al. (2001), Drexhage u. Colin (2003)
LAI	Leaf area index, Verhältnis der Gesamtblattfläche zur überschirmten Fläche	Beaudet u. Messier (1998), Robinson et al. (2002)
MLA	Mean leaf area, Verhältnis der Gesamtblattfläche zur Blattzahl	Minotta u. Pinzauti (1996)
LAR	Leaf area ratio, Verhältnis der Gesamtblattfläche zur oberirdischen Biomasse bzw. der Gesamtbiomasse	Cornelissen et al. (1996), Walters u. Reich (1996), Beaudet u. Messier (1998), Reich et al. (1998), Montgomery u. Chazdon (2002), Machado et al. (2003), Sanford et al. (2003)
SLW	Specific leaf weight, Verhältnis des Gesamtgewichts der Blätter zur Gesamtblattfläche	Minotta u. Pinzauti (1996), Walters u. Reich (1996)
SLA	Specific leaf area, Verhältnis der Gesamtblattfläche zum Gesamtgewicht der Blätter	Cornelissen et al. (1996), Chen (1997), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Beaudet u. Messier (1998), Reich et al. (1998), Kaelke et al. (2001), Mitchell (2001), Machado et al. (2003), Drexhage u. Colin (2003), umgekehrt: Walters u. Reich (1996), Pagès et al. (2003), Sanford et al. (2003)
ELD	Efficiency of leaf display, Verhältnis der Gesamtblattfläche zur Gesamtastlänge und der Länge des Hauptsprosses	Beaudet u. Messier (1998)
SLSG	Sprosslängen-Sprossgewichts-Verhältnis, Verhältnis der Länge des Hauptsprosses zu seinem Gewicht	Kwesiga u. Grace (1986), umgekehrt bei Grubb et al. (1996), Ammer (2000)
SLGG	Sprosslängen-Pflanzengewichts-Verhältnis, Verhältnis der Länge des Hauptsprosses zum Gesamtgewicht der Pflanze	Kwesiga u. Grace (1986)
LWF	Leaf weight fraction, Verhältnis des Gesamtgewichts der Blätter zum Gesamtgewicht der Pflanze	Cornelissen et al. (1996), Walters u. Reich (1996), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Walters u. Reich (1997), Gardiner u. Hodges (1998), Reich et al. (1998), Kaelke et al. (2001), Montgomery u. Chazdon (2002)
SWF	Stem weight fraction, Verhältnis des Gesamtgewichts des Hauptsprosses zum Gesamtgewicht der Pflanze	Walters u. Reich (1996), Gardiner u. Hodges (1998), Reich et al. (1998), Kaelke et al. (2001), Montgomery u. Chazdon (2002)
BWF	Branch weight fraction, Verhältnis des Gesamtgewichts der Äste zum Gesamtgewicht der Pflanze	Ammer (2000)
RWF	Root weight fraction, Verhältnis des Gesamtgewichts der Wurzeln zum Gesamtgewicht der Pflanze	Walters u. Reich (1996), Reich et al. (1998), Ammer (2000), Kaelke et al. (2001), Montgomery u. Chazdon (2002), van Hees u. Clerkx (2003)
SRR	Shoot-root-ratio, Verhältnis des Sprossgewichts zum Wurzelgewicht (Quotient von ober- zu unterirdischer Biomasse, oft auch umgekehrt)	Kwesiga u. Grace (1986), Brang (1996), Minotta u. Pinzauti 1996, Chen (1997), Gardiner u. Hodges (1998), Wennström et al. (2001), Drexhage u. Colin (2003), van Hees u. Clerkx (2003)
H/D	Slenderness, Verhältnis der Sprosslänge (-höhe) zum Spross(basis)-durchmesser	Chen (1997), Beaudet u. Messier (1998), Wennström et al. (2001), Claveau et al. (2002)
LB	Leader to lateral branch ratio, Verhältnis der Länge des Haupttriebes zur mittleren Länge aller Äste, die vom selben Nodium aus gewachsen sind wie der Haupttrieb	Jaworski (1973), Kneeshaw et al. (1998), Williams et al. (1999), Claveau et al. (2002)

Fortsetzung Tab. 2. Häufig verwendete Analysevariablen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen an Verjüngungspflanzen.
Variables frequently used in silvicultural regeneration studies.

Kenngröße	Bedeutung	Verwendet u. a. von folgenden Autoren
AL	Verhältnis von Asttrockengewicht zu Sprosslänge	Ammer (2000)
LCR	Live crown ratio, Verhältnis der Kronenlänge zur Gesamtlänge	Menalled u. Kelty (2001), Claveau et al. (2002)
CP	Crown profile, Verhältnis der Kronenlänge zum mittleren Kronendurchmesser (siehe MCD)	Menalled u. Kelty (2001), Beaudet u. Messier (1998), Claveau et al. (2002)
RLR	Root length ratio, Verhältnis der Wurzellänge zum Gesamtgewicht der Pflanze	Reich et al. (1998)
SRL	Specific root length, Verhältnis der Wurzellänge zum Gesamtgewicht der Wurzeln	Reich et al. (1998)
RLB	Root leaf biomass ratio, Verhältnis des Wurzelgewichts zum Blattgewicht	van Hees u. Clerkx (2003)
RLLA	Root length leaf area ratio, Verhältnis der Feinwurzellänge zur Blattfläche	van Hees u. Clerkx (2003)

chens, sondern dessen Verhältnis zu der ohne Beschirmung potentiell zu erwartenden Höhe analysierten:

$$pogh = \frac{h}{ogh}$$

hierbei steht pogh für „percent of open grown height", h für die Höhe des Bäumchens und ogh für „open grown height". Die zuletzt genannte Größe wird aus Verjüngungspflänzchen bekannten Alters, die in Bestandeslöchern mit einem Durchmesser von mindestens einer Altbaumlänge erwachsen sind, aus $ogh = a + b(\text{Alter}) + c(\text{Alter}^2)$ geschätzt.

Möchte man den Einfluss von Konkurrenz oder der Verfügbarkeit von Ressourcen auf das Wachstum von unterschiedlich großen Verjüngungspflanzen studieren, sind relative Zuwächse und relative Wachstumsraten nur bedingt geeignet, da die unterschiedlichen Wachstumsleistungen durch die Relativierung mit dem Ausgangswert in vielen Fällen nicht mehr erkennbar und nachweisbar sind. Für viele Untersuchungen ist daher der absolute Zuwachs der wichtigste Wert. Auch Kneeshaw et al. (2002) empfehlen, neben dem von Kneeshaw et al. (1998) vorgeschlagenen relativen Zuwachs (s. o.) stets auch den absoluten Zuwachs als die für die weitere Entwicklung maßgebliche Größe zu analysieren. In Regressionsanalysen zur Erklärung des absoluten Zuwachses als Funktion eines qualitativ bestimmten Ressourcenangebotes, Konkurrenzindex oder anderer Einflussgrößen, empfiehlt es sich, den Ausgangswert als erklärende Variable in das Regressionsmodell aufzunehmen (s. auch Watt et al. 2003, Comeau et al. 2003).

Wird die Reaktion von Verjüngungspflanzen auf eine Umweltänderung (z. B. Auflichtung) untersucht, dann ist zu berücksichtigen, dass diese Reaktion nicht unmittelbar, sondern in den meisten Fällen verzögert eintritt (Ferguson u. Adams 1980, McCaughey u. Ferguson 1988, Löf u. Welander 2000, siehe auch Abschnitt 5.3).

4.7 Wuchsform

In manchen Untersuchungen wird nicht nur das Wachstum von Verjüngungspflanzen quantifiziert, sondern auch deren Wuchsform erfasst. Die damit verbundenen Ansprachen bzw. Messungen dienen insbesondere bei Laubbaumarten der Einschätzung der zu erwartenden Qualitätsentwicklung. In der waldbaulichen Literatur werden dabei unterschiedliche Ansätze verfolgt. Zum einen können dazu qualitative Einwertungen von Kronen- und Stammform vorgenommen werden. So verwendet beispielsweise Gockel (1994) eine jeweils mehrstufige Skala. Bei der Krone wird im Allgemeinen zwischen „wipfelschäftig", „wipfelschäftig mit Tendenz zur Zwieseligkeit", „Mehrfachzwieseligkeit" und „Mehrtriebigkeit" unterschieden. Die Stammform wird häufig in den Stufen „gerade", „knickig", „bogig" angesprochen. Eine detaillierte Darstellung von quantitativen Kenngrößen zur Charakterisierung der Wuchsform von Verjüngungspflanzen findet sich bei Leder und Hillebrand (2001). Von besonderer Bedeutung hierbei sind die Ansatzhöhe, die Länge und der Abgangswinkel der Äste (vgl. auch Mitchell 2003). Diese Größen lassen sich z. B. unter Berücksichtigung des stärksten konkurrierenden Seitenastes nach folgendem Ansatz zu einem Wert (W) kombinieren, der zur Beurteilung der „Tendenz zur Zwieselbildung" verwendet werden kann (Leder u. Hillebrand 2001):

$$W = \left(\frac{H_3}{H_4}\right)\left(\frac{D_1}{D_2}\right)\left(\frac{(H_1 - H_2)}{H_1}\right)$$

Hierbei ist H_3 definiert ist als das Produkt aus der Astlänge und dem Kosinus des Astabgangswinkels, H_4 ist die Differenz aus der Gesamthöhe (Länge) des Terminaltriebes (H_1) und der Astansatzhöhe (H_2), D_1 stellt den Astdurchmesser an der Astbasis, D_2 den Durchmesser des Terminaltriebes an derselben Stelle dar.

Ein weiteres quantitatives Maß für die Beurteilung der Astigkeit eines Baumes im Hinblick auf die Erwartung qualitativ hochwertigen Holzes ist der von Struck und Dohrenbusch (2000) vorgestellte Index ASIX, der das Verhältnis des dicksten Astes eines Bäumchens zu seinem Durchmesser angibt.

Zur Beurteilung des Ausmaßes plagiotropen, d.h. eines von der Senkrechten abweichenden, Wachstums haben Weihs und Klaene (2000) die Verwendung des Verhältnisses von Sprosshöhe zu Sprosslänge (vgl. Abb. 1) vorgeschlagen. Prinzipiell eignen sich zur Beurteilung der Wuchsform von Verjüngungspflanzen auch viele der vorwiegend zur Qualitätsansprache älterer Bäume verwendeten Kenngrößen, die der Zusammenstallung von Börner et al. (2003) zu entnehmen sind.

4.8 Weitere Kenngrößen und Verhältniszahlen

Tabelle 2 enthält eine Übersicht weiterer, im Rahmen von waldbaulichen Untersuchungen häufig verwendeter Analysevariablen. Beim Vergleich der Kennzahlen aus anderen Studien mit den Ergebnissen eigener Untersuchungen ist stets zu beachten, dass alle Werte nicht nur von der jeweils betrachteten

Art, sondern in ganz besonderem Maße auch von den herrschenden Umweltbedingungen und dem Pflanzenalter abhängen. Einen guten Überblick hierzu gibt Wilson (1988) am Beispiel des Spross-Wurzel-Verhältnisses.

4.9 Physiologische Kenngrößen

Insbesondere wenn kausale Zusammenhänge zwischen der Wachstumsreaktion von Verjüngungspflanzen und den auf die Pflanzen wirkenden Umweltfaktoren (s. Abschnitt 5.1) geklärt werden sollen, werden auch bei waldbaulichen Untersuchungen pflanzenphysiologische Messungen durchgeführt. Damit sind z. B. Gaswechselmessungen zur Abschätzung der CO_2-Austauschrate (mmol m^{-2} s^{-1}) und der Transpirationsrate (mmol m^{-2} s^{-1}) sowie Messungen zum Wasserzustand der Pflanzen (z. B. Xylem- oder Blattwasserpotenzial) oder zum Widerstand bei der Wasserbewegung vom Boden zur Pflanze (vgl. Bernier 1993) verbunden. Der an Details zu den betreffenden Messmethoden interessierte Leser sei auf das Grundlagenwerk „Experimentelle Pflanzenökologie" von Willert et al. (1995) hingewiesen. Bespiele für pflanzenphysiologische Messroutinen in waldbaulichen Untersuchungen finden sich unter anderem bei Carter et al. (1984), Ustin et al. (1984), Coates et al. (1991), Shainsky und Radosevich (1992), Elliott und White (1987), Elliott und Vose (1995), Ammer (2000), Löf 2000, Löf und Welander (2000), Kaelke et al. (2001), Mitchell (2001), Aranda et al. (2002), Horn (2002), Robinson et al. (2002).

4.10 Blattanalysen

Blattanalysen werden in der Regel zur Abschätzung der Nährstoffversorgung von Verjüngungspflanzen durchgeführt. Da der Nährstoffgehalt der Blätter erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt (vgl. Fiedler et al. 1973) empfiehlt sich bei Blättern eine Probenahme im Spätsommer (August) vor Beginn der Herbstfärbung und bei Nadeln im Spätherbst/Frühwinter (Knabe 1984). Meist beschränkt sich die Probenahme auf Blätter der oberen Kronenhälfte (ohne Terminalblätter). Nach der Entnahme sollten die Blätter in einer Kühltasche aufbewahrt und umgehend bei einer von der Art der Elementbestimmung abhängigen Temperatur (vgl. König u. Fortmann 1999) in der Regel bis zur Gewichtskonstanz getrocknet werden. Nach dem Mahlen der Blätter und dem Druckaufschluss zur Mineralisierung des Materials erfolgt die Bestimmung der Elementgehalte.

Bei der Bewertung der Ergebnisse von Blattanalysen ist zu beachten, dass die Beziehung zwischen Pflanzenwachstum und Ernährungssituation wie im Falle des Stickstoffs einer Optimumbeziehung folgen kann (Krauß 1992). Sehr hohe Nährstoffgehalte erlauben daher nicht in allen Fällen höchste Wachstumsraten. Außerdem ist der Stickstoffgehalt des Blattes sehr stark von der Strahlungssituation, der die Pflanze ausgesetzt ist, und dem Wasserhaushalt des Bodens abhängig (Fiedler et al. 1973). Schließlich ist zu beachten, dass die Frage, welche Blattstickstoffgehalte hoch oder niedrig bzw. wachstumsförderlich oder hindernd sind, nicht einheitlich beantwortet ist. Eine Übersicht über eine Vielzahl von Messwerten von Haupt- und Spurennährelementen aus Blattanalysen, die als Vergleichswerte dienen können, gibt van den Burg (1985, 1990). Weitere Ergebnisse von Blattanalysen an Verjüngungspflanzen finden sich u. a. für *Fagus sylvatica* bei Burschel und Schmaltz (1965), Suner und Röhrig (1980), Minotta und Pinzauti (1996), Baumgarten (1998) und Ammer (2000), für *Quercus robur* und *Quercus petraea* bei Hauskeller-Bullerjahn (1997), für *Pinus strobus* bei Elliott und Vose (1995) und für *Abies grandis* bei Magnussen (1983).

4.11 Schäden und Vitalität

In vielen Untersuchungen werden Schäden an Verjüngungspflanzen standardmäßig miterfasst. Dies kann zum einen den Zweck haben, sicherzustellen, dass geschädigte Individuen von der Datenanalyse ausgeschlossen werden. Zum anderen können damit das Ausmaß und gegebenenfalls die Ursache von Schäden quantifiziert werden. Als Schadursachen, die teilweise aber nur schwer voneinander abgrenzbar sind (eine Unterscheidung versuchten z. B. Brang 1998 und Agestam et al. 2003), kommen Temperaturschäden (Frost- und Hitzeschäden), Trocknungsschäden, Pilzinfektionen, Phytophagenfraß und mechanische Beschädigungen durch Bedeckung mit Rinde, Nadeln und Astmaterial, Schneebewegungen an Steilhängen sowie durch Bodenerosion und Huftritt oder durch forstliche Erntemaßnahmen (vgl. z. B. Sikström u. Glöde 2000) in Frage. In Verjüngungsaufnahmen lassen sich diese Schadursachen beliebig zusammenfassen (vgl. Duc 1991, Nilsson et al. 1996, Kuuluvainen u. Juntunen 1998, Langvall et al. 2001). Neben den Schäden wird in manchen Untersuchungen die Pflanzenvitalität auch gutachtlich angesprochen. Dazu werden in der Regel 3 bis 5 Vitalitätsstufen gebildet, die z. B. von „gesund" über „geschwächt" und „sterbend" bis „tot" reichen (vgl. Kuuluvainen u. Juntunen 1998, Sikström u. Glöde 2000, Langvall et al. 2001). In jedem Fall sollten die Schadklassen möglichst exakt definiert werden. Dies kann z. B. über eine Einschätzung der Benadelungs- bzw. Belaubungsdichte und der Nadel- bzw. Blattfarbe erfolgen (vgl. Glöde 2002). Dabei ist unvermeidbar, dass die Zuteilung von Verjüngungspflanzen zu Klassen nicht in jedem Fall eindeutig, sondern mit einem Ermessenspielraum verbunden ist.

Sollen die Schadursachen zweifelsfrei geklärt werden, sind mitunter aufwändige Konstruktionen (z. B. bei der Beobachtung der Entwicklung von Saaten, vgl. Nilsson et al. 1996) und/oder Versuche unter möglichst weitgehend standardisierten Verhältnissen notwendig.

Die weitaus häufigste Schadursache an Verjüngungspflanzen sind Verbissschäden. Aus diesem Grunde soll hier auf deren Erfassung und Bewertung gesondert eingegangen werden.

Verbissschäden und deren Folgen (vgl. Gill 1992b) können entweder durch die vergleichende Aufnahme ungeschützter und geschützter Flächen bzw. Pflanzen oder durch simulierten Verbiss erfasst werden. Im erstgenannten Fall sind bei der Versuchsanlage bestimmte Voraussetzungen zu beachten, um möglichst objektive Ergebnisse sicherstellen. Hinweise dazu finden sich bei Reimoser und Suchant (1992) und Reimoser et al. (1999). Untersuchungen, in denen durch Triebschnitte zwischen 2 und 7 unterschiedliche Verbissbelastungsstufen künstlich eingestellt wurden, haben unter anderem Eiberle (1975 und 1978), Edenius et al. (1993), Edenius et al. (1995) sowie Saunders und Puettmann (1999) vorgestellt.

Verbissschäden werden je nach Untersuchungsziel mehrmals pro Jahr (Edenius (1993): wöchentlich, Welch et al. (1991): viermal pro Jahr) bzw. jährlich erfasst. Häufig ermittelte Größen sind dabei die Gesamtzahl der Verbissspuren, die Zahl sichtbarer Verbissspuren (vgl. Eiberle u. Nigg 1983 und 1984) und die Zahl der abgebissenen Äste und deren Durchmesser an der Abbissstelle (Edenius 1993) sowie die Zahl der nach Verbiss ausgeschiedenen Pflanzen. Retrospektiv lässt sich der Verbiss am Leittrieb auch destruktiv über viele Jahre oder aufgrund der Triebmorphologie über wenige Jahre erfassen (Schwyzer u. Zinggeler 2000).

Je nach Beobachtungszeit lässt sich aus den erwähnten Größen der Anteil der totverbissenen Pflanzen an der ursprünglichen Pflanzenzahl, der Anteil der mindestens zweifach

verbissenen Pflanzen, der Anteil von Pflanzen mit Leittriebverbiss usw. ermitteln (vgl. Eiberle 1989, Zamora et al. 2001). Ist ein unverbissenes Kontrollkollektiv verfügbar, lässt sich der jährliche Biomassenverlust in % des von den unbeeinflussten Pflanzen Geleisteten abschätzen (vgl. hierzu Edenius et al. 1993). Gleiches gilt für die Quantifizierung der Überlebensraten mit und ohne Wildverbiss und dessen Einfluss auf das Konkurrenzgeschehen (vgl. Ammer 1996b).

Hinsichtlich der Folgen von Verbiss ist zu beachten, dass diese von einer Vielzahl verschiedener Faktoren, wie zum Beispiel der Standortsgüte bzw. Ressourcenverfügbarkeit, beeinflusst werden (vgl. Gill 1992a, Edenius et al. 1995). Bei der Versuchsanlage ist deshalb darauf zu achten, möglichst viele dieser Faktoren zu erfassen. Prognosen zur Wirkung von Wildverbiss bestimmten Ausmaßes auf Höhenentwicklung und Baumartenzusammensetzung von Jungwüchsen ermöglichen Simulationsprogramme (z. B. Kennel 2000).

5 Einflussgrößen

5.1 Ressourcen und abiotische Umweltfaktoren

Die Erfassung von Umweltfaktoren und Ressourcen, die die Etablierung bzw. die weitere Entwicklung von Verjüngungspflanzen beeinflussen, nimmt in vielen Untersuchungen einen breiten Raum ein. Der Messung der relevanten Einflussgrößen auf der Basis von Einzelpflanzen sind aufgrund des damit verbundenen technischen Aufwandes enge Grenzen gesetzt. Dies bedeutet, dass solche Messungen in der Regel nur an einer Unterstichprobe durchgeführt werden können. Dabei ist insbesondere in Bestandeslücken die große Heterogenität der Ressourcenverfügbarkeit (vgl. Battles u. Fahey 2000) durch eine geeignete Probenahme zu berücksichtigen (siehe z. B. Coates 2002, Diaci 2002) bzw. für gezielte Untersuchungen nutzbar (vgl. z. B. York et al. 2003).

Tabelle 3 gibt einen Überblick über häufig erfasste Umweltfaktoren und nennt beispielhaft Arbeiten, in denen im Rahmen von Feldstudien an Verjüngungspflanzen versucht wurde, diese Größen zu erfassen. Der Umfang, in dem die betreffenden Messungen durchgeführt wurden, variiert erheblich. Von besonderer Bedeutung ist die Erfassung von Strahlung und Überschirmung, da diese auch als Weisergrößen für andere wichtige Umweltfaktoren wie die Boden- und Lufttemperatur interpretiert werden (Williams et al. 1999). Methodische Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Überschirmung im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen finden sich bei Brunner (1994), Diaci und Thormann (2002) und besonders bei Wagner et al. (2004).

Neben weiteren gemessenen Größen wie z. B. der Dicke der Humusauflage (vgl. Brang 1998, Hanssen 2003, Parent et al. 2003) ist auch die qualitative Ansprache von abiotischen Faktoren möglich. So kann die Überschirmungssituation okular eingeschätzt (vgl. Harrington u. Tappeiner 1991, Leder u. Weihs 2000, Bebber et al. 2002, Brang et al. 2003) und der Mikrostandort (vgl. Kuuluvainen und Juntunen 1998, Hanssen 2003) und dessen relative Erhöhung über dem Waldboden (Brang et al. 2003) angesprochen werden. Häufig wird auch das Vorhandensein von besiedelbarem, zerfallendem Totholz (vgl. Holeska 1998, Brang et al. 2003, Dovčiak et al. 2003, Parent et al. 2003) erfasst. Auch Bodenbearbeitungsvarianten, deren Effekte auf die Ressourcenverfügbarkeit nicht eigens erfasst werden, sind hier zu nennen (vgl. Brang 1996, Gemmel et al. 1996, Schirmer et al. 1999, Wurtz u. Zasada 2001, Karlsson et al. 2002, Nilsson et al. 2002). Gleiches gilt für sonstige Bodenstörungen z. B. durch Befahrung (vgl. Heninger et al. 2002).

Tab. 3. Beispiele für häufig erfasste Umweltfaktoren und Ressourcen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen an Verjüngungspflanzen. Examples of environmental factors and ressources, which are frequently recorded in silvicultural studies on seedlings and saplings.

Messgröße	Technik	Quelle
Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)	Quantum Sensor	Ustin et al. (1984), Coates et al. (1991), Shainsky u. Radosevich (1992), Elliott u. Vose (1995), Minotta u. Pinzauti (1996), Nilsson et al. (1996 u. 2002), Chen (1997), Beaudet u. Messier (1998), Kuuluvainen u. Juntunen (1998), Richardson et al. (1999), Williams et al. (1999), Löf u. Welander (2000), Wang et al. (2000), Kaelke et al. (2001), Mitchell (2001), Claveau et al. (2002)
Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)	Modell	Pukkala et al. (1993)
Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)	Fish-eye-photo	von Lüpke (1995), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Coates u. Burton (1999), Wagner (1999), Wang et al. (2000), Wright et al. (2000), Collet et al. (2001), Kaelke et al. (2001), Drever u. Lertzman (2001), York et al. (2003)
Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)	Photodioden	Agestam et al. (2003)
Überschirmung	Plant canopy analyser	Küßner (1999), Walters u. Reich (1997), Saunders u. Puettmann (1999), Bebber et al. (2002), Machado et al. (2003)
Niederschlag	Auffanggeräte	Brang (1998)
Bodenfeuchtigkeit	Tensiometermessungen	Hauskeller-Bullerjahn (1997), Ammer (2000), Agestam et al. (2003)
Bodenfeuchtigkeit	TDR-Messungen	Shainsky u. Radosevich (1992), Elliott u. Vose (1995), Aranda (2002), Nielsen u. Jørgensen (2003)
Bodenfeuchtigkeit	Gravimetrisch	Ustin et al. (1984), Walters u. Reich (1997)
Bodentemperatur	?	Ustin et al. (1984), Kneeshaw et al. (1998), Mitchell (2001)
Bodentemperatur	"thermistor", "Cu-Co thermocouples"	Coates et al. (1991), Nilsson et al. (1996), Agestam et al. (2003)
Wasserdefizitindex	Modell	Collet et al. (2001)
Feuchtigkeit der organischen Auflage	?	Kneeshaw et al. (1998)
Nährstoffversorgung	Bodenanalysen	Burschel u. Schmaltz (1965), MacDonald et al. (1990), Bolte u. Roloff (1993), Hauskeller-Bullerjahn (1997), Walters u. Reich (1997), Schulze u. Eichhorn (2000)
pH-Wert	Bodenanalysen	MacDonald et al. (1990), Hauskeller-Bullerjahn (1997)

Zur Quantifizierung der Wirkungen der Umweltfaktoren werden vielfach auch Versuche unter weitgehend kontrollierten Bedingungen durchgeführt. Diese dienen unter anderem dazu, die Wechselwirkungen zwischen ausgewählten Faktoren zu testen. Beispiele hierzu finden sich z. B. bei Magnussen (1983), Madsen (1995) und Battaglia et al. (2000). Madsen (1995) untersuchte die Wechselwirkungen zwischen Strahlung und Bodenfeuchtigkeit und deren Beeinflussung durch die Bodenvegetationskonkurrenz an jungen Buchen an zwei Standorten. Andere Beispiele, bei denen gezielt Wechselwirkungen von Umweltfaktoren untersucht wurden, sind die Arbeiten von Collet et al. (1997), Brang (1998), Drever und Lertzman (2001) sowie de Chantal et al. (2003).

5.2 Biotische Faktoren

5.2.1 Nachbarindividuen

Sollen in waldbaulichen Untersuchungen das Wachstum und/oder die Morphologie einzelner Verjüngungspflanzen untersucht werden, sind neben der Ressourcenverfügbarkeit, die durch standörtliche Faktoren und gegebenenfalls die Überschirmung durch Altbäume vorgegeben ist, auch die von Nachbarindividuen ausgehenden Konkurrenzwirkungen wichtig. Zu deren Abschätzung bieten sich im Prinzip alle für Altbäume entwickelten Konkurrenzindizes an; einen umfassenden Überblick über Bauart und Berechnungsweise solcher Indizes gibt Bachmann (1998). Auch einige Indizes, die ursprünglich zur Beschreibung der Konkurrenz von strauchartiger Vegetation entwickelt wurden, eignen sich zur Charakterisierung der Konkurrenz zwischen Verjüngungspflanzen (vgl. Morris u. Forslund 1991, Wagner und Radosevich 1991a sowie Richardson et al. 1999). Eine Übersicht über gebräuchliche Indizes (s. z. B. Pukkala u. Kolström 1987) in (nicht forstlichen) Versuchen mit Artenmischungen geben Weigelt und Jolliffe (2003). Eine Reihe einfacher Indizes wie z. B. die Dichte von Konkurrenten in einem bestimmten Radius, die Summe des Kronenvolumens dieser Konkurrenten oder die Summe der Winkel zwischen dem Standpunkt des Verjüngungspflänzchens und dem Gipfel der Konkurrenten verwendeten Pukkala u. Kolström (1987) und ,MacDonald et al. (1990). Besondere Bedeutung kommt dem sehr einfachen, aber wirkungsvollen Index zu, der auf einen von Hegyi (1974, zit. nach Bachmann 1998) vorgestellten Ansatz zurückgeht und wie folgt berechnet wird:

$$CI = \sum_{j=1}^{n} \frac{x_j}{y_i\,(D_{ij} + 1)}$$

Der Konkurrenzdruck dem ein Bäumchen i ausgesetzt ist, resultiert demnach aus der Summe der mit der Entfernung D zwischen Baum i und seinem Konkurrenten j gewichteten Größenrelationen beliebiger Wachstumsgrößen (x und y) der Bäume i und j. Sehr häufig (aber keineswegs immer, vgl. Elliott und Vose 1995) wird der Quotient aus x und y aus denselben Größen, meist dem Durchmesser oder der Sprosshöhe gebildet (in diesem Fall ist x = y).

5.2.2 Bodenvegetation

Neben den von Bäumen ausgehenden Wirkungen auf Verjüngungspflanzen kann deren Etablierung und Entwicklung auch vom Fehlen oder Vorhandensein der Bodenvegetation beeinflusst sein. Zum Zweck der Erfassung und Klassifizierung von Vegetationseinheiten steht ein vielfältiges vegetationskundliches Methodeninstrumentarium zur Verfügung (vgl. Dierschke 1994, S. 148 ff, Fischer 1995 S. 110 ff), das hier nicht im Einzelnen dargestellt werden kann. Von zentraler Bedeutung für die Waldverjüngung ist hierbei die Erfassung des Deckungsrades der Bodenvegetation. Darunter ist nach Fischer (1995) die Schätzung der „von der jeweiligen Art bei Senkrechtprojektion aller oberirdischen Teile bedeckte Anteil der Aufnahmefläche" zu verstehen. In Abweichung zu vegetationskundlichen Aufnahmen wird der Deckungsgrad in vielen waldbaulichen Untersuchungen allerdings nicht für jede Art getrennt (= Dominanz) erfasst und dann summiert (was zu Werten > 100 % führen kann), sondern als artunspezifischer Wert ≤ 100 % geschätzt (vgl. Harrington und Tappeiner 1991, Wang et al. 2000). Für diese vereinfachte Ansprache des Deckungsgrades im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen, gegebenenfalls nach verschiedenen Schichten (Kraut, Strauch) unterteilt (vgl. Kneeshaw et al. 1998, Schulze et al. 2000), erscheint eine dezimale Skala die zweckmäßigste Lösung zu sein. Allerdings ist die Frage nach der geeignetsten Skala für Deckungsgradschätzungen nicht abschließend beantwortet. Sie wird zumindest für die Schätzung der Dominanz und der Artmächtigkeit (= kombinierte Erfassung von Dominanz und Abundanz, vgl. Dierschke 1994 S. 159 f) kontrovers diskutiert (vgl. Dierschke 1994 S. 157 f, Arbeitskreis F „Waldvegetation" der Bund-Länder-Arbeitsgruppe Level II 2001 S. 20). In jedem Fall ist es vorteilhaft, die Deckungsgradschätzungen in Untereinheiten der eigentlichen Probefläche vorzunehmen. Dieses Vorgehen lässt verlässlichere Schätzungen zu.

In vielen waldbaulichen Untersuchungen geht es bei der Erfassung der Bodenvegetation darum, deren Konkurrenzwirkungen auf die Verjüngungspflanzen abzuschätzen. Zu diesem Zweck wurden analog zur Erfassung der Konkurrenz von Nachbarindividuen zahlreiche Indizes entwickelt. Im einfachsten Fall lässt sich dazu die Schätzung des Deckungsgrades jener Arten verwenden, von denen bekannt ist oder angenommen wird, dass sie die Etablierung und das Wachstum von Verjüngungspflanzen erschweren (vgl. z. B. Brechtel 1969). Auch Deckungsgradschätzungen, die nur diejenige Bodenvegetation berücksichtigen, die höher ist als die halbe oder die gesamte Höhe der betrachteten Verjüngungspflanze, sind möglich (vgl. Wagner u. Radosevich 1991b, Smidt u. Puettmann 1998, Wang et al. 2000). Einen Index, der sowohl die räumliche Nähe der (Strauch-)Konkurrenzvegetation und ihren Deckungsgrad als auch ihre Höhe im Bezug auf die betrachtete Verjüngungspflanze berücksichtigt, hat Brand (1986) vorgeschlagen:

$$CI = \frac{H_b}{H_t}\left(\frac{R_b}{R_t} + 1\right)^{-1} C$$

Hierbei bezeichnet CI den Konkurrenzindex, H_b die Höhe der umgebenden Vegetation, H_t die Höhe des betrachteten Bäumchens, R_b die aus vier Messungen ermittelte mittlere Entfernung vom Stamm des betrachteten Bäumchens zum Kronenrand der bedrängenden Sträucher, R_t den mittleren Kronenradius des betrachteten Bäumchens. C ist der Anteil an einem 6,25 m² großen Kreis um das betrachtete Bäumchen herum, der von Konkurrenzvegetation bedeckt ist. Einen vergleichbaren Index verwendeten Comeau et al. (1993). Dieser berechnet sich aus der Summe der Produkte von Deckungsgrad und Höhe aller Arten der Konkurrenzvegetation in einem 5 m² großen Probekreis dividiert durch die Höhe des betrachteten Bäumchens.

Üblich ist auch, lediglich die relative Höhe der Verjüngungspflanzen bezogen auf die Höhe der Bodenvegetation in Klassen anzugegeben (z. B. Verjüngung mehr als 30 cm größer

als Bodenvegetation, Verjüngung 10 cm und mehr kleiner als die Bodenvegetation usw., vgl. Brang 2001).

Exakt lassen sich Konkurrenzwirkungen bestimmter Arten der Bodenvegetation nur durch Versuche unter weitgehend standardisierten Bedingungen bestimmen. Beispiele hierfür sind die Studien von Robinson et al. (2002), die die Veränderung der Konkurrenzwirkung verschiedener Arten der Bodenvegetation in Abhängigkeit unterschiedlicher Stickstoffverfügbarkeit untersuchten, bzw. von Elliott und White (1987), die den Effekt der Bodenvegetation auf das Xylemwasserpotenzial von Kiefernpflänzchen und die Stickstoffverfügbarkeit studierten. Weitere Beispiele von systematischen Untersuchungen zu den Auswirkungen unterschiedlicher Bedrängung von Verjüngungspflanzen durch Konkurrenzvegetation finden sich bei Carter et al. (1984), von Lüpke (1982 und 1987), Wagner et al. (1989), White und Newton (1989), Coates et al. (1991), Nilsson et al. (1996), Löf (2000), Küßner et al. (2000) sowie Pagès et al. (2003).

Die Bodenvegetation ist im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen jedoch nicht nur im Hinblick auf potenzielle Konkurrenzwirkungen zu Verjüngungspflanzen oder als ein Faktor von Interesse der Jungwüchse begünstigt (z. B. durch Schutzwirkungen auf Schlagflächen), sondern kann auf der Grundlage von ökologischen Zeigerwerten auch zur Typisierung von Standortbedingungen verwendet werden. Da z. B. die Ellenbergschen Zeigerwerte (Ellenberg et al. 2001) eng mit quantitativ bestimmten Umweltgrößen korreliert sind (Literaturhinweise hierzu finden sich bei Cornwell und Grubb 2003), eignen sie sich zur Bioindikation im Rahmen von Verjüngungsstudien.

Einmalig erstellte Artenlisten eignen sich nur sehr eingeschränkt dazu, die Wirkung einer bestimmten Artenkombination auf Verjüngungspflanzen zu beurteilen, da nicht bekannt ist, ob sich die Artenzusammensetzung während der Verjüngungsphase verändert hat und wie sehr die momentan erfasste Situation von den Verhältnissen zum Zeitpunkt des Ankommens der Verjüngungspflanzen beeinflusst war.

5.3 Analyse der Wirkung von Einflussfaktoren

Die Aufnahme von abiotischen und biotischen Einflussgrößen erfolgt in der Regel mit dem Ziel, das Wachstum von Verjüngungspflanzen als Funktion einer oder mehrerer unabhängiger Variablen zu erklären. Je nachdem, ob eine Wachstumsgröße als Funktion einer Ressource betrachtet oder aus einem nicht an physiologische Prozesse gekoppelten Konkurrenzindex geschätzt werden soll, sind unterschiedliche Funktionstypen zweckmäßig. Eine zusammenfassende Darstellung von Funktionen, die sich für die Analyse des Wachstums von Pflanzen eignen, findet sich bei Hunt (1982). Bei der Erklärung des Pflanzenwachstums als Funktion einer Ressource werden sigmoide (s-förmige) Kurvenverläufe besonders häufig verwendet, da sie der Ressourenausbeute durch Pflanzen am ehesten gerecht werden (Weiner u. Thomas 1986). Aus diesem Grund wird die Michaelis-Menton-Funktion, die diese Eigenschaft besitzt und eine Anpassung an Kompensationspunkte erlaubt (Wagner 1999, Coates u. Burton 1999), oft herangezogen (vgl. Pacala et al. 1994, Coates u. Burton 1999, Kobe 1999, Wagner 1999, Drever u. Lertzman 2001, Lin et al. 2002). Sie wird in der vereinfachten Form wie folgt berechnet:

$$y = \frac{AR}{\frac{A}{S} + R}$$

In dieser Funktion steht y für den relativen oder absoluten Zuwachs einer beliebigen Wachstumsgröße, A ist der asymptotische Zuwachs bei hoher Verfügbarkeit der Ressource R und S ist die Steigung bei einem sehr niedrigen Niveau von R. Ein Kompensationspunkt K, also jene Ressourcenmenge, bei der das gemessene Wachstum gerade 0 ist, kann dadurch berücksichtigt werden, dass in der oben angegebenen Gleichung R durch (R-K) ersetzt wird. Die Varianz kann durch Schätzung der Parameter C und D wie folgt beschrieben werden:

$$\sigma^2 = Cy^D$$

Bei Pacala et al. (1994) und Kobe (1999) finden sich weitere Hinweise zu Erweiterungen bzw. Abwandlungen der Michaelis-Menton-Funktion. Für die Schätzung relativer Zuwächse in Abhängigkeit der unterirdischen Ressourcenverfügbarkeit verwendete Wagner (1999) die so genannte Mitscherlich-Funktion.

$$y = A(1\text{-}e^{-BR})^E$$

Auch in dieser Funktion bestimmt A die Asymptote und R gibt die Ressourcenverfügbarkeit an, während B und E das Ausmaß der Kurvenkrümmung bestimmen (Wagner 1999).

Besonders anspruchsvoll ist der Versuch, das Wachstum von Verjüngungspflanzen auf der Grundlage der Verknüpfung biologisch plausibler Einzelfunktionen abzubilden (vgl. Reed et al. 1983, Pacala et al. 1994, Wagner 1999).

Einen Überblick über Funktionstypen zur Schätzung von Wachstumsgrößen in Abhängigkeit von Konkurrenzindizes gibt Tabelle 4. In diesem Zusammenhang erscheint es wichtig, darauf hinzuweisen, dass ein vergleichsweise hoher Anteil der durch das gewählte Schätzmodell unerklärten Variation häufig ist. Der Grund hierfür liegt in dem Umstand begründet, dass auch die Vorjahresbedingungen das Wachstum von Verjüngungspflanzen beeinflussen (Löf u. Welander 2000) und dass in den meisten Fällen deshalb nicht nur die betrachtete erklärende Variable von Einfluss ist. Von besonderem Interesse ist es daher zu versuchen, das Wachstum von Verjüngungspflanzen als Funktion mehrerer Variablen abzubilden (vgl. Magnussen 1983, Madsen 1995). In vielen Fällen wird deshalb versucht, das Wachstum von Verjüngungspflanzen regressionsanalytisch durch verschiedene Einflussfaktoren und deren Wechselwirkungen zu erklären. Dies erfordert allerdings wegen der häufig auftretenden Kollinearität dieser Faktoren besondere Sorgfalt (vgl. z. B. Smith u. Puettmann 1998). Wertvolle Hinweise zum Umgang mit Kollinearitätsproblemen bei der multiplen linearen Regressionsanalyse finden sich bei Quinn und Keough (2002 S. 127 ff.).

6 Verjüngungsmodelle

Der Bedarf an einer zusammenfassenden Modellbildung für den Verjüngungsprozess im Rahmen waldbaulicher Forschung ergibt sich aus zwei Aspekten. Erstens soll kurz- bis mittelfristig die Komplexität des Verjüngungsprozesses verständlicher dargestellt und durch Varianten- und Sensitivitätsstudien das Systemverständnis erweitert werden. Hierzu bedarf es einer Bündelung und Strukturierung bestehenden Wissens. Zweitens ist der Bedarf an einem Instrument zur Verjüngungsmodellierung insbesondere zur Implementierung des Verjüngungsprozesses in Waldwachstumssimulatoren groß (Urban et

Tab. 4. Im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen verwendete Funktionstypen zur Schätzung von Wachstumsgrößen in Abhängigkeit von Konkurrenzindizes.
Types of functions for the prediction of growth characteristics by competition indices.

Funktion	Zweck	Quelle
$y = a + bCI$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$y = aCI$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$y = a\ (100 - CI)^b$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$y = aCI^b$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000, vgl. auch Comeau et al. (2003)
$y = a + bCI^c$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$y = a + b(100 - CI)^c$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$y = a + \left(\frac{b}{CI}\right) + cCI$	Beziehung zwischen dem relativen Höhenwachstum von *Picea mariana* (y) und einem Vegetations-konkurrenzindex (CI)	Wang et al. 2000
$\ln(y) = a + bCI$	Beziehung zwischen dem relativen Zuwachs diverser Größen von *Pseudotsuga menziesii* (y) und einem Strauchkonkurrenzindex (CI)	Brand (1986)
$y = c\left(\left(1 - \left(1 - e^{aCI}\right)^b\right)_t\right)^d$	Beziehung zwischen der Höhe oder dem Durchmesser von *Pinus radiata* (y) zum Zeitpunkt t und einem Konkurrenzindex (CI)	Richardson et al. (1999)
$\ln(y) = ax + b\ln(x) - cCI$	Beziehung zwischen dem Biomassenzuwachs (y) von *Picea engelmannii* und der Nadelbiomasse (x) sowie einem Konkurrenzindex (CI)	Comeau et al. (1993)
$y = a + bx + c\left(e^{-dCI}\right)$	Beziehung zwischen dem Biomassenzuwachs (y) von *Picea engelmannii* und der Nadelbiomasse (x) sowie einem Konkurrenzindex (CI)	Comeau et al. (1993)
$y = c\left(e^{-dCI}\right)$	Beziehung zwischen dem Biomassen-, Höhen- oder Durchmesserzuwachs (y) von *Pinus strobus* und einem Konkurrenzindex (CI)	Elliott und Vose (1995)

al. 1991, Kellomäki u. Väisänen 1991, Pukkala u. Kolström 1992, Kolström, 1993, Bugmann 1996, Liu u. Ashton 1998, Schall 1998, Chave, 1999, Mäkela et al. 2000, Robinson u. Ek 2000, Hasenauer u. Kindermann 2002, Kindermann et al. 2002, Ledermann 2002, Porté u. Bartelink 2002). Von besonderer Bedeutung ist dabei künftig eine präzise Aussagefähigkeit (explizit räumlich) zu einzelnen Verjüngungsphasen und an Verknüpfungsmechanismen, die die einzelnen Verjüngungsphasen naturähnlich miteinander verbinden und so der gegebenen Komplexität gerecht werden. Die folgenden Ausführungen geben Hinweise zum Stand der Forschung.

Ein waldbauliches Verjüngungsmodell sollte Einzelinformationen verdichten und die Übertragung der Ergebnisse in die waldbauliche und verjüngungsökologische Realität vorbereiten. Das Modell muss:

- populationsbiologisch aussagefähig und konsistent (aut- und synökologisch),
- geeignet für Naturverjüngung, Saat und Pflanzung,
- adaptierbar für eine Vielzahl von Baumarten und Umweltbedingungen,
- sensitiv für waldbaulich relevante Manipulationsmöglichkeiten sein und
- Schnittstellen für Modelle anderer Sichten (Waldwachstumskunde, Genetik etc.) bieten.

6.1 Populationsbiologische Aussagefähigkeit

In der populationsbiologischen und populationsökologischen Forschung (Urbanska 1992, Silvertown u. Doust 1997) wird der generative Verjüngungsprozess anhand von diskreten Lebenszyklusphasen gegliedert und abgehandelt. Diese Phasen sind in der Regel die Blüte, die Fruchtbildung, die Samenausbreitung, die Lagerung (ggf. Dormanz), die Keimung, das Sukkulentenstadium und die Etablierungsphase. Die Ausprägung der Phasen oder Stadien ist zunächst endogen festgelegt und bildet daher das Gerüst der Autökologie der Verjüngung. In jeder der Phasen tritt das Individuum aber auch mit seiner Umwelt in Wechselbeziehungen, die Gegenstand der Synökologie der Verjüngung sind.

6.1.1 Autökologie

Die bereits erwähnten Lebenszyklusphasen, die für den Verjüngungsprozess von Bedeutung sind und daher im Rahmen der Modellierung des Verjüngungsprozesses unbedingt beachtet werden müssen, stehen der vegetativen Wachstumsphase des Individuums als einziger Phase ohne direkten Bezug zur Verjüngung gegenüber. Im Rahmen der Modellierung interessiert zunächst die Zahl der Individuen jeder Phase. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Pflanze die nächste Lebenszyklusphase erreicht, wird durch interne (z. B. genetische) wie externe (Umwelt-)Faktoren beeinflusst. Diese Wahrscheinlichkeit kann als Übergangswahrscheinlichkeit zwischen den diskreten Phasen verstanden werden, so dass auf diese Weise die Phasen miteinander verknüpft werden können. Ist das Überleben in einer Phase gegeben, interessiert die individuelle Vitalität. Hinsichtlich der Vitalität der Individuen ist oft eine Verbindung zwischen den Phasen insofern ebenfalls gegeben, als dass Individuen hoher Vitalität in einer Phase oft auch in der nachfolgenden Phase vital sind. So bestimmt z. B. das Gewicht der Buchecker zu einem großen Teil auch die Vitalität des Keimlings usw.

6.1.2 Synökologie

Die Wechselbeziehungen eines Pflanzenindividuums mit seiner Umwelt sind außerordentlich vielfältig. Für Modellierungszwecke kann zunächst angenommen werden, dass das – in aller Regel sehr kleine - Individuum seine Umwelt selbst kaum beeinflusst. Mit zunehmender Größe ändert sich dies jedoch und muss berücksichtigt werden. In der Etablierungsphase greifen verschiedene funktionelle Gruppen auf dieselben Ressourcen zu: Altbäume, krautige Pflanzen und Strauchflora sowie verschiedene Mitglieder der Verjüngung. Allerdings ist

dieser Zugriff nicht in allen Fällen gleichwertig, sondern bestimmte Teile nehmen höhere Hierarchiestufen der Konkurrenz ein als andere (Keddy 1990). Um eine Pflanze in ihrer Konkurrenzstärke in Bezug auf Ressourcen beurteilen zu können, ist es erforderlich, sowohl ihren „Effekt" auf die Ressourcenverfügbarkeit für andere Pflanzen als auch ihre „Antwort" auf ein bestimmtes Ressourcenangebot zu analysieren (Goldberg 1990). Kompliziert wird die Situation zusätzlich dadurch, dass Herbivore zu berücksichtigen sind (das ist grundsätzlich bereits ab der Blüte der Fall).

6.2 Eignung für Naturverjüngung, Saat und Pflanzung

Das angesprochene populationsbiologische Lebenszyklusmodell erweist sich als geeignet zur Abbildung aller drei Verjüngungsarten, denn diese unterscheiden sich lediglich in der Zahl der beteiligten Phasen.

6.3 Adaptierbarkeit für verschiedene Baumarten und Umweltbedingungen – Sensitivität für waldbaulich relevante Manipulationsmöglichkeiten

Um bei der gegebenen Variabilität und Komplexität des Verjüngungsprozesses genügend Darstellungsmöglichkeit in einem Modell zu gewährleisten, ist der Aufbau nach Lebenszyklusphasen mit den sie jeweils entscheidend beeinflussenden Umweltfaktoren wichtig. Soweit die anstehenden Informationen geordnet und quantifiziert vorliegen, sollte eine Abbildung des Verjüngungsprozesses (-erfolges) auch z. B. für verschiedene Auflichtungs- oder Bodenbearbeitungsvarianten möglich sein. Bislang können allerdings lediglich Ausschnitte aus dem Verjüngungsprozess realistisch abgebildet werden (so genannte Minimalmodelle).

Minimalmodelle müssen zwei Komponenten (sensu Bartell 2003) enthalten, um aussagefähig zu sein. Sie müssen der Trennung nach endogenem Lebenszyklus und heterogener Umwelt gerecht werden. Demnach bedarf es sowohl eines ökologischen Modells, das die Dynamik des einzelnen Organismus beschreibt, als auch eines Umweltmodells, das raum-zeitliche Eigenschaften des Habitats beschreibt.

Für die Komponente der ökologischen Modelle bedarf es im Falle der Verjüngungsforschung Informationen aus der Genetik und der Botanik. Diese Informationen sind in aller Regel nicht einfach abrufbar bzw. zu Modellzwecken nicht ohne weiteres nutzbar. Sollen – je nach Modellzweck – echte Messergebnisse in die Modelle einfließen, so sind oft neue Messserien und sehr aufwändige Parametrisierungsprozeduren durchzuführen.

Noch unbefriedigender als bei ökologischen Modellen sieht es bei den Umweltmodellen aus: Bis auf die Modellierung der Strahlung in Waldbeständen (z. B. Knyazikhin et al. 1996, Stadt u. Lieffers 2000) ist die Modellierung der für den Verjüngungsprozess wichtigen Umweltfaktoren (z. B. Humusauflagen, Begleitvegetationsdeckung, Altholzwurzelintensität) nur sehr unvollständig angegangen, geschweige denn gelungen. Hierzu bedarf es beispielsweise Informationen aus Bodenkunde, Vegetationskunde, Meteorologie, Wildökologie etc. So steht die Modellbildung hinsichtlich der für die Verjüngung relevanten Merkmale erst am Anfang, und dies wiederum setzt der Implementierung von Verjüngungsmodellen in anwenderorientierte Managementmodelle auch die engsten Grenzen (s. u.).

Die bisher publizierten mathematischen Formulierungen einzelner Abschnitte des Verjüngungsprozesses stellen in der Regel Mischungen aus ökologischen Modellen und Umweltmodellen dar.

Bezüglich der *Blüh-* und *Fruchtbildungsintensität* von Baumarten in einzelnen Jahren gibt es vor allem ältere Arbeiten, in denen auch teilweise meteorologisch-statistische Modelle aufgestellt werden (z. B. Holmsgaard u. Olsen (1960) für *Fagus sylvatica*; Lowry (1966) für *Pseudotsuga menziesii*); in jüngerer Zeit im Zusammenhang mit globalem Klimawandel (Houle u. Filion 1993 für *Pinus banksiana*) oder allgemeinem Monitoring (Gruber 2003 für *Fagus sylvatica*). Hinsichtlich der individuellen Ausprägung werden üblicherweise bei monözischen Baumarten Stammparameter (BHD) zur Abbildung geringerer oder größerer Diasporenmengen über allometrische Beziehungen genutzt (Ribbens et al. 1994).

Zum Themenkomplex der *Diasporenausbreitung* existieren bereits Standardwerke (z. B. Bonn u. Poschold 1998, Levey et al. 2002). Für den Bereich anemochorer Baumarten liegen Publikationen vor, die zumeist mechanistische Einzelbaummodelle beschreiben (Greene u. Johnson 1989a und b, Nathan et al. 2000). Dem stehen so genannte *seed shadow models* (sensu Clark et al. 1999) gegenüber, die sich auf die Abbildung des Ausbreitungsergebnisses am Waldboden bezogen auf einen Mutterbaum beschränken. Die Diskussion über die Wahl der optimalen Wahrscheinlichkeitsdichte-Funktion für die Distanz-Häufigkeitsverteilung ist nicht abgeschlossen (vgl. Okubo u. Levin 1989, Portnoy u. Willson 1993, Willson 1993, Clark et al. 1998, Bullock u. Clarke 2000, Stoyan u. Wagner 2001, Hille Ris Lambers u. Clark 2003). In einigen Publikationen werden gerichtete Ausbreitungen – also anisotrope Verteilungen – erwähnt (Kohlermann 1950, Ford et al. 1983, Kitajima u. Augspurger 1989), aber nur in wenigen Fällen auch modelliert (Wagner 1997, Colbach u. Sache 2001, Wagner et al., im Druck).

Aus Untersuchungen an Pionierbaumarten in den Tropen ist bekannt (Dalling u. Hubbell 2002), dass Baumarten, die in der Bodensamenbank häufig vorhanden sind, nicht zwangsläufig das Keimungsstadium erreichen. Die Integration der *Lagerung* und *Keimung* von Diasporen als Modellkomponente im gesamten Verjüngungsprozess ist deshalb ebenfalls von Bedeutung, fand bisher in Verjüngungsmodellen aber keine Berücksichtigung. Auch Houle (1998), der bei der Untersuchung von Gelbbirken zeigen konnte, wie wenig Samendichte, Samenbankdichte und Sämlingsdichte kleinräumig und zeitlich miteinander korreliert sind, wies auf die Notwendigkeit einer feinskaligen Verjüngungsmodellierung hin. In dieselbe Richtung gehen die Überlegungen von Schupp (1995). Er warf die Frage auf, ob nicht auch *seed-seedling conflicts* in der Natur häufiger anzutreffen seien, als landläufig angenommen. Auch dies spräche für eine Berücksichtigung der Keimungsphase in ein Verjüngungsmodell und widerspricht der Hypothese, dass sich der Verjüngungsprozess als reines Zufallsergebnis abbilden ließe (vgl. hierzu auch Busing u. Brokaw 2002).

Das *Wachstum* der etablierten Verjüngungspflanzen ist Gegenstand sehr aktueller Modellierungsansätze; einen Überblick hierzu gibt Wagner (1999). Bislang dominieren mechanistische Modelle, die eine Ressourcenversorgung der Verjüngungspflanzen berücksichtigen (vgl. Abschnitt 5.3). Zumeist wird die PAR-Strahlung als wesentlichste Einflussgröße einbezogen (Pukkala et al. 1993, Pacala et al. 1994, Schall, 1998). Inzwischen wurden jedoch auch komplexere Modelle erprobt, die zwei Ressourcen mit multiplikativer Verknüpfung einbeziehen (Reed et al. 1983, Walters u. Reich 1997, Finzi u. Canham 2000). Bezüglich der *Überlebenswahrscheinlichkeiten* von bereits etablierten Verjüngungspflanzen werden aus der Waldwachstumskunde bekannte Algorithmen eingesetzt (Kobe et al. 1995, Wagner 1999). Einen Überblick hierzu gibt Hawkes (2000).

Im Folgenden soll beispielhaft gezeigt werden, wie Ausschnitte aus dem Verjüngungsprozess quantifiziert dargestellt werden können.

a) Räumlich expliziter Zusammenhang zwischen einzelnen Samenbäumen und Diasporen-Ausbreitung

Bei Baumarten, die besondere Ausbreitungsmechanismen (Windverbreiter, Tierverbreiter) aufweisen, werden von den Samen z. T. erhebliche Entfernungen bis zur Ablagerung am Waldboden zurückgelegt. Dennoch bleibt der räumliche Zusammenhang zwischen dem Standort des Mutterbaumes und dem Ort der Ablagerung von Samen in der Natur deutlich (z. B. Wada u. Ribbens 1997). Dieser Zusammenhang lässt sich auch bei etablierten Sämlingen noch oft nachweisen (z. B. Asselin et al. 2001).

Mechanistische Modelle zur Abbildung der Samenausbreitung durch Wind (vgl. Greene u. Johnson 1989a, Nathan et al. 2001) bedürfen detaillierter Kenntnisse über die Eigenschaften der Baumarten sowie z. B. zur Häufigkeitsverteilung von Windgeschwindigkeiten und -richtungen in Waldbeständen.

Einfacher zu parametrisierende Korrelationsmodelle auf Einzelbaum-Basis weisen einen Ausbreitungsterm und einen Fruchtbarkeitsterm (Einzelbaum-Samenmenge) auf (Clark et al. 1999), wobei:

$$D(r, BHD) = f(r)\, g(BHD) \text{ mit } \int_0^\infty f(r) 2\pi r dr = 1$$

und D für die Zahl der Samen pro Flächeneinheit (Dichte).

Damit ist deutlich gemacht, dass f(r) eine Häufigkeitsverteilung von Ausbreitungsdistanzen darstellt, während g(BHD) den Gesamt-Samenanhang eines Einzelbaumes in Abhängigkeit von dessen BHD darstellt. Diese ausschließliche Abhängigkeit vom BHD lässt sich – ohne weitere Zusatzinformation für Individuen – nur bei monözischen Baumarten aufrechterhalten. Die Funktionen des Ausbreitungsterms – auch Ausbreitungskernel genannt – werden in der Literatur zur Ausbreitungsökologie viel diskutiert; beispielhaft in Greene und Johnson (1989a; Log-Normalverteilung), Ribbens et al. (1994; eigene Funktion), Clark et al. (1999; eigene Funktion) oder Colbach und Sache (2001; Weibull-Funktion). Alle diese Ausbreitungsfunktionen beinhalten 2 zu schätzende Parameter. Wird – bei Windverbreitern relevant – nicht von einer gleichmäßigen Ausbreitung (Isotropie) in alle Richtungen ausgegangen, sondern von Ungleichheit (An-Isotropie), sind weit Parameter-aufwändigere Modelle anzupassen. Zusammen sind demnach im vergleichsweise einfachen Fall isotroper Verteilung bereits 4 Parameter zu schätzen (2 im Ausbreitungsterm, 2 im Fruchtbarkeitsterm).

Zur Anpassung eines solchen Modells an reale Daten von Samensammlungen ist eine weitere Schwierigkeit zu überwinden: Die Zuordnung einzelner Samen zu einzelnen Mutterbäumen in Beständen mit mehr als einem Mutterbaum in erreichbarer Nähe ist ohne Markierung der Samen am Baum nicht möglich. Um diesen Arbeitsschritt zu umgehen, werden aufwändige statistische Verfahren der Parameterschätzung (Ribbens et al. 1994, Clark et al. 1998, Stoyan u. Wagner 2001) – vorteilhafterweise in Mischbeständen – angewendet.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass selbst bei Anwendung von Korrelationsmodellen, die den Windfaktor nicht explizit berücksichtigen, ein Basiswissen über einen Umweltfaktor gegeben sein sollte, um realistische Simulationsergebnisse zu erzielen. Statt eines eigentlichen Umweltmodells, das die Heterogenität des Windes abbildet, muss die Variabilität der Umwelt mindestens durch ein stochastisches Element im ökologischen Modell ersetzt werden, wozu Kenntnisse über das Ausmaß der Variabilität der Parameter notwenig sind.

b) Zahl der etablierten Nachkommen; räumlich explizit

Hat man die Probleme der Schätzung realistischer Parameter für Ausbreitungs- und Fruchtbarkeitsfunktionen erfolgreich bewältigt, stellt sich die Frage nach der Abbildung der Zahl etablierter Nachkommen. Zur Bearbeitung dieser Frage ist es erforderlich, den Raum anzugeben, den eine etablierte Verjüngungspflanze (alters- und größenabhängig) besetzt, und die Dichte und räumliche Verteilung dafür geeigneter Plätze. Nach der Terminologie der Populationsbiologie handelt es sich bei solchen Plätzen um *safe sites* (sensu Harper 1977).

Die Bedeutung der Implementierung von Informationen über *safe sites* soll im Folgenden bei der Kombination eines Diasporenausbreitungsmodells mit Aussagen zur Dichte und Größe von *safe sites* gezeigt werden (Wagner et al., im Druck). Hierzu wird eine – bekannte – Basisdichte „t" von *safe sites* in der Modellfläche vorausgesetzt.

$$\text{Mit } p_{i,j} = \frac{mAf(r_{i,j})}{2\pi r_{i,j}}$$

ergibt sich p, die Dichte der Diasporen pro Flächeneinheit (in Anlehnung an Geritz et al. 1984) im zweidimensionalen – räumlich-expliziten – Fall, wobei A die Einzelgröße der *safe site* ist, während m die Menge der Samen eines Einzelbaumes darstellt (mit m = g(Bhd)). Die Größe von A soll ausreichen, um lediglich einem Individuum der Verjüngung Platz zu bieten. Damit muss die Größe von A in Relation zur Pflanzengröße selbst bekannt sein. Da definitionsgemäß auf der Fläche von A nur eine Pflanze leben kann, muss ein Algorithmus angegeben werden, der für den Fall einer Überbesetzung mit kleineren Pflanzen die Pflanzenzahl reduziert. Da gleichzeitig auch Fälle geringerer Dichte eingeschlossen werden müssen, ist zweckmäßigerweise eine Wahrscheinlichkeit zu ermitteln, die das Auftreten von etablierten Verjüngungspflanzen für die Teilfläche angibt. Dies wird z. B.

$$\text{mit } NO_{i,j} = t\left(1 - \exp(-p_{i,j})\right)$$

erreicht, wobei NO die Zahl der Nachkommen (als Wahrscheinlichkeit ≤ 1) der Teilfläche angibt und t die Dichte der *safe sites*.

$$\text{Mit } TNO = t \sum_{i=0}^{n} \sum_{j=0}^{n} (1 - \exp(-p_{i,j}))$$

kann dann die gesamte Zahl der Nachkommen des Mutterbaumes ermittelt werden (= TNO).

Voraussetzung für die Anwendung dieses Modells ist die Kenntnis des Diasporenausbreitungsmusters und der Verteilung und Größe von *safe sites*. Die Modellierung der Verteilung von *safe sites* auf Bestandesflächen wurde bisher kaum bearbeitet. Kupferschmid et al. (zur Veröffentlichung eingereicht) modellierten Etablierung, Mortalität und Wachstum von Verjüngungspflanzen auf Totholzflächen unter besonderer Berücksichtigung des Kleinstandorts und der Sukzession der Bodenvegetation. Häufiger werden aber durchschnittliche Eignungswerte für *safe sites* angegeben (Geritz et al. 1984), oder es werden Überschirmung bzw. Strahlungswerte als Ersatzgrößen verwendet (Sterba et al. 1997). Tatsächlich sind diese Ersatzgrößen umso angemessener, je älter die Pflanzen

sind, da z. B. die Keimung von Buchen nicht unbedingt von der Strahlungsversorgung abhängt, das Wachstum älterer Verjüngungspflanzen aber sehr wohl (s. Beispiel c). Andererseits ist bekannt, dass Bodenverwundung oder bestimmte Begleitvegetation räumlich sehr stark konzentriert in Beständen auftritt. Dies ist ein Grund mehr, nicht von homogenen Etablierungsverhältnissen in Modellflächen auszugehen.

c) Wachstum in der Etablierungsphase unter Altholz

Dieses Thema wurde in Ansätzen bereits in Abschnitt 5.3. behandelt. Deshalb werden hier nur wenige weitere Hinweise gegeben. Das Wachstum der Verjüngungspflanzen in der Etablierungsphase wird von vielen Faktoren bestimmt (vgl. Kuuluvainen et al. 1993). Ein Ansatz, diese in einem Modell angemessen zu berücksichtigen, besteht zum Beispiel darin, die Effekte von Altbäumen auf die Ressourcenverfügbarkeit mit der Antwortreaktion von Verjüngungspflanzen zu verbinden (vgl. Kuuluvainen u. Pukkala 1989, Wagner 1999). Die so gewährleistete Verknüpfung der sehr unterschiedlichen ökologischen Gruppen (Altbäume, Verjüngungspflanzen) geht auf die von Wu et al. (1985) entworfene „Theorie der Ökologischen Felder" zurück. Diese liefert eine Basis für das in der Etablierungsphase unverzichtbare Umweltmodell. Obwohl die Theorie bereits 1985 veröffentlicht wurde und beispielsweise so augenfällige Phänomene wie Altholzwurzelteller angemessen berücksichtigt, sind von einzelnen Ausnahmen abgesehen (vgl. Mou et al. 1993) bisher kaum konkret parametrisierte Modelle zu ökologischen Feldern publiziert worden, die bis zur Ressourcenverfügbarkeit für Verjüngungspflanzen reichen. So ist zu konstatieren, dass beispielsweise die Modellierung der Verfügbarkeit des Bodenwassers auf einer feinen räumlichen Skala noch auf eine gute Lösung wartet (vgl. dazu Ammer u. Wagner 2002). Andererseits sind einige der bereits existierenden Strahlungsmodelle bereits sehr gut tauglich – werden bislang aber nicht im Zusammenhang mit ökologischen Feldern bearbeitet. In jedem Fall eröffnen funktionstüchtige Umweltmodelle die Möglichkeit, waldbauliche Manipulationen als Veränderung der Umweltbedingungen abzubilden. Bei ausreichender Kenntnis der Wirkung der Einflussfaktoren (vgl. Abschnitt 5.3) ermöglicht dies Vorhersagen zur Reaktion der Verjüngungspflanzen (vgl. z. B. Wagner 1999).

6.4 Schnittstellen für Modelle anderer Sichten (Waldwachstumskunde, Genetik etc.)

Es wäre wünschenswert, Verjüngungsmodelle so vielseitig anzulegen, dass mehrere Disziplinen davon profitieren könnten. Dabei sind genetische Modelle (z. B. Degen et al. 1996) oder Waldwachstumssimulatoren (vgl. z. B. Pretzsch 2001) nahe liegend. Sollen diese Modelle miteinander verschnitten werden, so sind bei explizit räumlichen Modellen ggf. weitere Eigenschaften der Mutterbäume zu erheben (z. B. Geschlecht, Träger bestimmter Allele). Andererseits sind mit den Stammverteilungsplänen oft bereits jene Informationen gegeben, die benötigt werden, um z. B. Umweltmodelle zu verbessern. So lässt sich damit unter Umständen die Eignung der Bodendeckung für Lagerung und Keimung abschätzen. Schließlich müssen auch Informationen zum Verbiss (Sterba et al. 1997) und zur Begleitvegetation (vgl. Abschnitte 4.11 und 5.2.2) in realitätsnahe Verjüngungsmodelle eingehen.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. Reinhard Mosandl für die Anregung zu diesem Methodenüberblick. Ferner gebührt unser Dank Herrn stud. forest. Reinhold Windorfer für hilfreiche Vorarbeiten sowie Prof. Dr. B. von Lüpke und Dr. N. Bartsch für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise zu seiner Verbesserung.

Literatur

Agestam, E., Ekö, P.-M., Nilsson, U., Welander, N.T. 2003. The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. For. Ecol. Manage. 176, 61-73

Amemiya, T. 1984. Tobit Models: A survey. J. Econometrics 24, 3-61

Ammer, C. 1996a. Konkurrenz um Licht – zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. Forstl. Forschungsberichte München 158

Ammer, C. 1996b. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. For. Ecol. Manage. 88, 43-53

Ammer C. 2000. Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Shaker, Aachen

Ammer, C. 2002. Response of *Fagus sylvatica* (L.) seedlings to root competition by overstorey *Picea abies* (L.) Karst. Scan. J. For. Res. 17, 408-416

Ammer, C. 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. Ann. For. Sci. 60, 163-171

Ammer, C., Wagner, S. 2002. Problems and options in modelling fine root biomass of single mature Norway spruce trees at given points from stand data. Can. J. For. Res. 32, 581-590

Aranda, I., Gil, L., Pardos, J.A. 2002. Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. For. Ecol. Manage. 162, 153-164

Arbeitskreis F „Waldvegetation" der Bund-Länder-Arbeitsgruppe Level II. 2001. Dauerbeobachtung in der Waldvegetation im Level II-Programm: Methoden und Auswertung. Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft, Berlin

Asselin, H., Fortin, M.-J., Bergeron, Y. 2001. Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Québec boreal forest. For. Ecol. Manage. 140, 29-37

Bachmann, M. 1998. Indizes zur Erfassung der Konkurrenz von Einzelbäumen. Methodische Untersuchung in Bergmischwäldern. Forstl. Forschungsberichte München 171

Bartell, S.M. 2003. Effective use of ecological modeling in management: the toolkit concept. In: Dale, V.H. (Hrsg.). Ecological modeling for resource management. Springer Verlag, Heidelberg, 211-220

Battaglia, S.A., Foré, S.A, Sharitz, R.R. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. J. Ecology 88, 1041-1050

Battles, J.J., Fahey, T.J. 2000. Gap dynamics following forest decline: a case study of red spruce forests. Ecol. Applications 10, 760-774

Baumgarten, M. 1998. Charakterisierung des physiologischen Zustands von Altbuchen in zwei Höhenlagen des Bayerischen Waldes unter Berücksichtigung des Standortsfaktoren und der Ozonbelastung. Hieronymus, München

Beaudet, M., Messier, C. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. Can. J. For. Res. 28, 1007-1015

Bebber, D., Brown, N., Speight, M., Moura-Costa, P., Wai, Y.S. 2002. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. For. Ecol. Manage. 157, 65-75

Beckage, B., Clark, J.S. 2003. Seedling survival and growth of forest tree species: the role of spatial heterogeneity. Ecology 84, 1849-1861

Bernier, P. 1993. Comparing natural and planted black spruce seedlings. I. Water relations and growth. Can. J. For. Res. 23, 2427-2434

Biedenkopf, S. 1999. Waldbauliche und genetische Untersuchungen zur Verjüngung der Elsbeere (*Sorbus torminalis* [L.] Crantz). Unveröffent. Diplomarbeit Forstwissenschaftl. Fakultät Univ. München

Bolte, A., Roloff, A. 1993. Einfluß von Buchenüberhältern auf Bodenvegetation und Naturverjüngung. Allg. Forst- u. Jagdztg. 164, 97-102

Bolte, A., Hertel, D., Ammer, C., Schmid, I., Nörr, R., Kuhr, M., Redde, N. 2003. Freilandmethoden zur Untersuchung von Baumwurzeln. Forstarchiv 74, 240-262

Bonn, S., Poschold, P. 1998. Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Quelle und Meyer, Wiesbaden

Börner, M., Guericke, M., Leder, B., Nutto, L., Stähr, F., Weinreich, A. 2003. Erhebung qualitätsrelevanter Parameter am Einzelbaum – Aufnahmestandards für junge bis mittelalte Laubhölzer als Grundlage für wissenschaftliche Untersuchungen. Forstarchiv 74, 275-282

Bouxin, G., Gautier, N. 1982. Pattern analysis in Belgian limestone grasslands. Vegetatio 49, 65-83
Brand, D.G. 1986. A competition index for predicting the vigour of planted Douglas-fir in Southwestern British Columbia. Can. J. For. Res. 16, 23-29
Brand, D.G. 1991. The establishment of boreal and sub-boreal conifer plantations: an integrated analysis of environmental conditions and seedling growth. Forest Science 37, 68-100
Brang, P. 1996. Experimentelle Untersuchungen zur Ansamungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Beiheft Schw. Z. Forstwes. 77
Brang, P. 1998. Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. Can. J. For. Res. 28, 626-639
Brang, P. 2001. Forschungsprojekt extensive Verjüngungsverfahren nach Lothar. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf, Schweiz, 17 S. http://www.wsl.ch/projects/extverj
Brang, P., Moran, J., Puttonen, P., and Vyse, A. 2003. Regeneration of Picea engelmannii and Abies lasiocarpa in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. For. Chron. 79, 273-279
Brechtel, H.M. 1969. Methode zur Untersuchung der Kiefernnaturverjüngungsfrage. Allg. Forst- u. Jagdztg. 140, 193-204
Brunner, A. 1994. Ökologische Lichtmessung im Wald. Forstarchiv 65, 133-138
Bugmann, H.K.M. 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. Ecology 77, 2055-2074
Bullock, J.M., Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. Oecologia 124, 506-521
Burg, J. van den 1985. Foliar analysis for determination of tree nutrient status – a compilation of literature data. Rijksinstitut voor onderzoek in de bos – en landschapsbouw „de Dorschkamp" Wageningen
Burg, J. van den 1990. Foliar analysis for determination of tree nutrient status – a compilation of literature data 2. Literature 1985-1990. „De Dorschkamp", Institute for Forestry and Urban Ecology. Rapport Nr. 591 Wageningen
Burschel, P., Huss, J. 1964. Die Reaktion von Buchensämlingen auf Beschattung. Forstarchiv 35, 225-233
Burschel, P., Schmaltz, J. 1965. Die Bedeutung des Lichts für die Entwicklung junger Buchen. Allg. Forst- u. Jagdztg. 136, 193-210
Busing, R.T., Brokaw, N. 2002. Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps: the role of lottery recruitment. Folia Geobotanica 37, 33-43
Carter, G.A., Miller, J.H., Davis, D.E., Patterson, R.M. 1984. Effect of vegetative competition on the moisture and nutrient status of loblolly pine. Can. J. For. Res. 14, 1-9
Chantal, M. de, Leinonen, K., Ilvesniemi, H., Westman, C.J. 2003. Combined effects of site preparation, soil properties, and sowing date on the establishment of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* from seeds. Can. J. For. Res. 33, 931-945
Chave, J. 1999. Study of structural. Successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. Ecol. Model. 124, 233-254
Chen, H.Y.H. 1997. Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia; survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. Can. J. For. Res. 27, 1383-1393
Clark, J.S., Macklin, E., Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. Ecol. Monographs 68, 213-235
Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., Hille Ris Lambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. Ecology 80, 1475-1494
Clark, P.J., Evans, F.C. 1954. Distance to neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35, 445-453
Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G., Coates, K.D. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. Can. J. For. Res. 32, 458-468
Coates, K.D. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. For. Ecol. Manage. 155, 387-398
Coates, K.D., Burton, P.J. 1999. Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar-hemlock forests of British Columbia. Can. J. For. Res. 29, 1374-1382
Coates, K.D., Emmingham, W.H., Radosevich, S.R. 1991. Conifer-seedling success and microclimate at different levels of herb and shrub cover in a Rhododendron-Vaccinium-Menziesia community of south central British Columbia. Can. J. For. Res. 21, 858-866
Cochran, W. C. 1977. Sampling Techniques. 2. Aufl. Wiley and Sons, New York
Colbach, N., Sache, I. 2001. Blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) seed dispersal from a single plant and its consequences on weed infestation. Ecol. Model. 139, 201-219
Comeau, P.G., Braumandl, T.F., Xie, C.-Y. 1993. Effects of overtopping vegetation on light availabilitity and growth of Engelmann Spruce (*Picea engelmannii*) seedlings. Can. J. For. Res. 23, 2044-2048
Comeau, P.G., Wang, J.R., Letchford, T. 2003. Influences of paper birch competition on growth of understory white spruce and subalpine fir following spacing. Can. J. For. Res. 33, 1962-1973
Collet, C., Colin, F., Bernier, F. 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young Quercus petraea grown under different levels of resource availability. Ann. Sci. For. 54, 65-81
Collet, C., Lanter, O., Pardos, M. 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. Ann. For. Sci 58, 127-134
Collet, C., Lanter, O., Pardos, M. 2002. Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. Trees 16, 291-298
Cornelissen, J.H.C., Diez, P.C., Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. J. Ecology 84, 755-765
Cornwell, W.K., Grubb, P.J. 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. Oikos 100, 417-428
Dalling, J.W., Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. J. Ecology 90, 557-568
Degen, B., Gregorius, H.-R., Scholz, F. 1996. ECO-GENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. Silvae Genetica 45, 323-329
Diaci, J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. For. Ecol. Manage. 161, 27-38
Diaci, J., Thormann, J.-J. 2002. Ein Vergleich verschiedener Lichtmessmethoden in Buchennaturwäldern Sloweniens aus verjüngungsökologischer Sicht. Schw. Z. Forstwes. 153, 39-50
Dierschke, H. 1994. Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart
Dohrenbusch, A. 1996. Untersuchungen zur natürlichen Verjüngung von Traubeneichen-Hainbuchen-Mischbeständen. Forst u. Holz 51, 331-341
Dovčiak, M., Reich, P.B., Frelich, L.E. 2003. Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. Can. J. For. Res. 33, 1892-1904
Drever, C.R., Lertzman, K.P. 2001. Light-growth responses of coastal Douglas-fir and western redcedar saplings under different regimes of soil moisture and nutrients. Can. J. For. Res. 31, 2124-2133
Drexhage, M., Colin, F. 2003. Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. Ann. Sci. For. 60, 173-178
Duc, P. 1991. Untersuchungen zur Dynamik des Nachwuchses im Plenterwald. Schweiz. Z. Forstwes. 142, 299-319
Edenius, L. 1993. Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resource availability. Ecology 74, 2261-2269
Edenius, L., Danell, K., Bergström, R. 1993. Impact of herbivory and competition on compensary growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. Oikos 66, 286-292
Edenius, L., Danell, K., Nyquist, H. 1995. Effects of simulated moose browsing on growth, mortality and fecundity in Scots pine: relations to plant productivity. Can. J. For. Res. 25, 529-535
Eiberle, K. 1975. Ergebnisse einer Simulation des Wildverbisses durch den Triebschnitt. Schweiz. Z. Forstwes. 126, 821-839
Eiberle, K. 1978. Folgewirkungen eines simulierten Wildverbisses auf die Entwicklung junger Waldbäume. Schweiz. Z. Forstwes. 129, 757-768
Eiberle, K. 1989. Über den Einfluss des Wildverbisses auf die Mortalität von jungen Waldbäumen in der oberen Montanstufe. Schweiz. Z. Forstwes. 140, 1031-1042

Eiberle, K., Nigg, H. 1983. Über die Folgen des Wildverbisses an Fichte und Weißtanne in montaner Lage. Schweiz. Z. Forstwes. 134, 361-372
Eiberle, K., Nigg, H. 1984. Zur Ermittlung und Beurteilung der Verbißbelastung. Forstw. Cbl., 103, 97-110
El Kateb, H. 1991. Der Einfluß waldbaulicher Maßnahmen auf die Sproßgewichte von Naturverjüngungspflanzen. Forstl. Forschungsberichte München 111
Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. Scripta Geobotanica 18
Elliott, K.J., Vose, J.M. 1995. Evaluation of the competitive environment for White Pine (*Pinus strobus* L.) seedlings planted on prescribed burn sites in the Southern Appalachians. Forest Science 41, 513-530
Elliott, K.J., White, A.S. 1987. Competitive effects of various grasses and forbs on Ponderosa pine seedlings. Forest Science 33, 356-366
Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Studies in ecology Vol. 1. University of California Press, Berkeley
Ferguson, D.E., Adams, D.L. 1980. Response of advance grand fir regeneration to overstory removal in Northern Idaho. Forest Science 26, 537-545
Fiedler, H.J., Nebe, W., Hoffmann, F. 1973. Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
Finzi, A.C., Canham, C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. For. Ecol. Manage. 131, 153-165
Fischer, A. 1995. Forstliche Vegetationskunde. Blackwell Wissenschaftsverlag, Berlin
Ford, R.H., Sharik, T.L., Feret, P.P. 1983. Seed dispersal of the endangered Virginia roundleaf birch (Betula uber). For. Ecol. Manage. 6, 115-128
Gadow, K. v., Meskauskas, E. 1997. Stichprobenverfahren zur Erfassung von Naturverjüngungen AFZ/Der Wald 52, 247-248
Gardiner, E.S., Hodges, J.D. 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (Quercus pagoda Raf.) seedlings as influenced by light availability. For. Ecol. Manage. 108, 127-134
Gemmel, P., Nilsson, U., Welander, T. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. New Forests 12, 141-161
Geritz, S.A.H., de Jong, T.J., Klinkhammer, P.G.L. 1984. The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. Oecologia 62, 219-221
Gill, R.M.A. 1992a. A review of damage by mammals in Northern temperate forests. 1. Deer. Forestry 65, 145-169
Gill, R.M.A. 1992b. A review of damage by mammals in Northern temperate forests: 3. Impact on trees and forests. Forestry 65, 363-388
Glöde, D. 2002. Survival and growth of *Picea abies* regeneration after shelterwood removal with single- and double-grip harvester systems. Scan. J. For. Res. 17, 417-426
Glover, G., Hool, J.N. 1979. A basal area ratio predicator of loblolly pine plantation mortality. Forest Science 25, 275-282
Gockel, H.A. 1994. Soziale und qualitative Entwicklungen sowie Z-Baumhäufigkeiten in Eichenjungbeständen. Die Entwicklung eines neuen Pflanzschemas „Die Trupppflanzung". Diss. Forstwiss. Fachbereich Univ. Göttingen
Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. In: Grace, J., Tilman, D. (Hrsg.). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, 27-49
Grams, T.E.E., Kozovits, A.R., Reiter, I.M., Barbro Winkler, J., Sommerkorn, M., Blaschke, H., Häberle, K.-H., Matyssek, R. 2002. Quantifying competitiveness in woody plants. Plant Biol. 4, 153-158
Greene, D.F., Johnson, E.A. 1989a. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. Ecology 70, 339-347
Greene, D.F., Johnson, E.A. 1989b. Particulate diffusion models the dispersal of seeds. Trends Ecol. Evol. 4, 191-192
Grubb, P.J., Lee, W.G., Kollmann, J., Wilson, J.B. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. J. Ecology 84, 827-840
Gruber, F. 2001. Wipfelwachstum von Altbuchen (Fagus sylvaica (L.)) auf einem Kalkstandort (Göttingen/Södderich) in Abhängigkeit von der Witterung. I. Grundlegende Zuwachsmuster. Allg. Forst- u. Jagdztg. 172, 183-189
Gruber, F. 2003. Welche Witterung bestimmt die Fruchtbildung bei der Rotbuche? AFZ/DerWald 58, 246-250
Hannah, P.R. 1991. Regeneration of northern hardwoods in the Northeast with shelterwood method. North. J. Appl. For. 8, 99-104
Hanssen, K.H. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. For. Ecol. Manage. 180, 199-213
Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. 9. Aufl. 1994. Academic Press, San Diego
Harrington, T., Tappeiner, J. 1991. Competition affects shoot morphology, growth duration, and relative growth rates of Douglas-fir saplings. Can. J. For. Res. 21, 474-481
Hasenauer, H., Kindermann, G. 2002. Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. Forestry 75, 385-394
Hauskeller-Bullerjahn, K. 1997. Wachstum junger Eichen unter Schirm. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen A 147
Hawkes, C. 2000. Woody plant mortality algorithms: description, problems and progress. Ecol. Model. 126, 225-248
Heckman, J.J. 1976. The common structure of statistical models of truncation, sample selection and limited dependent variables and a simple estimator for such models. Ann. Econ. Soc. Measurement 5/4, 475-492.
Heckman, J.J. 1979. Sample selection bias as a specification error. Econometrica 47, 153-161
Hees, A.F.M. van, Clerkx, A.P.P.M. 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. For. Ecol. Manage. 176, 439-448
Helgerson, O.T., Cromack, K., Stafford, S. 1988. Equations for estimating abovebround components of young Douglas-fir and red alder in a coastal Oregon plantation. Can. J. For. Res. 18, 1082-1085
Helms, J.A. (Hrsg.) 1998. The dictionary of forestry. Bethesda: The Society of American Foresters
Heninger, R., Scott, W., Dobkowski, A., Miller, R., Anderson, H., Duke, S. 2002. Soil disturbance and 10-year growth response of coast Douglas-fir on nontilled and tilled skid trails in the Oregon Cascades. Can. J. For. Res. 32, 233-246
Hille Ris Lambers, J., Clark, J.S. 2003. Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distribution in temperate forests. Can. J. For. Res. 33, 783-795
Holeksa, J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie swierka a struktura i dynamika karpackiego boru gornoreglowego [Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest]. Monographiae Botanicae 82
Holmsgaard, E., Olsen, H.C. 1960. The effect of weather on the production of beech mast. Forstl. Forsøgsv. Danm. 26, 345-370
Horn, A. 2002. Konkurrenz zwischen natürlich verjüngten Eschen und Buchen in Bestandeslücken: Wachstum, Feinwurzelverteilung und ökophysiologische Reaktion auf Austrocknung. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen A 177
Hosmer, D.W., Lemeshow, S. 1989. Applied Logistic Regression. Wiley and Sons, New York
Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. Ecology 79, 807-818
Houle, G., Filion, L. 1993. Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Quebec, Canada. Am. J. Bot. 80, 1242-1250
Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London
Huss, J. 1978. Die Wirkung von Unkrautbekämpfungen auf die Entwicklung von Waldverjüngungen. Allg. Forst- u. Jagdztg. 89, 120-125
Jaworski, A. 1973. The natural regeneration of *Abies alba* in selected forest communities in the national parks of the Tatra Mts., Babia Gora, and Pieniny Mts. Acta agraria et sylvestria, Series Sylvestris 13, 21-58, 59-87
Kaelke, C.M., Kruger, E.C., Reich, P.B. 2001. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light gradient. Can. J. For. Res. 31, 1602-1616
Karlsson, M., Nilsson, U., Örlander, G. 2002. Natural regeneration in clear-cuts. Effects of scarification, slash removal and clear-cut age. Scand. J. For. Res. 17, 131-138
Keddy, P.A. 1990. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: Grace, J., Tilman, D. (Hrsg.). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, 265-290

Kellomäki, S., Väisänen, H. 1991. Application of a gap model for the simulation of forest ground vegetation in boreal conditions. For. Ecol. Manage. 42, 35-47

Kennel, E. 2000. Die Überlebensprognose. Ein Verfahren zur Wertung von Verbissbefunden im Rahmen von Vegetationsgutachten. Unveröffentl. Manuskript

Kindermann, G., Hasenauer, H., Gasch, J. 2002. Ankommen und Wachstum von Naturverjüngung in Mischbeständen. Centralbl. ges. Forstwes. 119, 159-186

Kitajima, K., Augspurger, C.K. 1989: Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology 70, 1102-1114

Knabe, W. 1984. Merkblatt zur Entnahme von Blatt- und Nadelproben für chemische Analysen. Allg. Forstz. 39, 847-848

Kneeshaw, D., Bergeron, Y., De Grandpré, L. 1998. Early response of Abies balsamea seedlings to artificially created openings. J. Veg. Science 9, 543-550

Kneeshaw, D., Williamson, H., Nikinmaa, E., Messier, C. 2002. Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. Can. J. For. Res. 32, 255-265

Knoke, T. 2003. Eine Bewertung von Nutzungsstrategien für Buchenbestände (*Fagus sylvatica* L.) vor dem Hintergrund des Risikos der Farbkernbildung – eine waldbaulich-forstökonomische Studie. Forstl. Forschungsberichte München 193

Knyazikhin, Y., Kranigk, J., Miessen, G., Panfyorov, O., Vygodskaya, N., Gravenhorst, G. 1996. Modeling three-dimensional distribution of photosynthetically active radiation in sloping coniferous stands. Biomass and Bioenergy 11, 189-200

Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. Ecology 80, 187-201

Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A., Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol. Applications 3, 517-532

Kohlermann, L. 1950. Untersuchung über die Verbreitung der Samen und Früchte mitteleuropäischer Bäume durch Wind. Diss. Ludwig-Maximilians-Universität MünchenKolström, T. 1993. Modelling the development of unevenaged stand of *Picea abies*. Scan. J. For. Res. 8, 373-383

König, N., Fortmann, H. 1999. Probenvorbereitungs-, Untersuchungs- und Elementbestimmungsmethoden des Umweltanalytik-Labors der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt und des Zentrallabors II des Forschungszentrums Waldökosysteme. Teil 4 Probenvorbereitungs- und Untersuchungsmethoden, Qualitätskontrolle und Datenverarbeitung. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen B 49

Köpp, R. 1991. Untersuchungen zur Verjüngungsdynamik von *Taxus baccata* im Naturwaldreservat Eibenwald bei Göttingen. Forstarchiv 62, 188-191

Krauß, H.-H. 1992. Beitrag zu Ernährung und Wachstum der Buche im nordostdeutschen Tiefland. Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch. Ökol. 26, 17-23

Küßner, R. 1999. Ein auf Strahlungsmessungen basierendes Verfahren zur Bestimmung des Blattflächenindexes und zur Charakterisierung der Überschirmung in Fichtenbeständen. Forstwiss. Beitr. Tharandt 5. Ulmer, Stuttgart

Küßner, R., Reynolds, P.E., Bell, F.W. 2000. Growth response of *Picea mariana* seedlings to competition for radiation. Scan. J. For. Res. 15, 334-342

Küster, B. 2000. Die Auswirkungen unterschiedlicher waldbaulicher Behandlungen auf das Wachstum und die Qualitätsentwicklung junger Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Forstliche Forschungsberichte München, Nr. 179.

Kupferschmid, A.D., Brang, P., Schönenberger, W., Bugmann, H.K.M. Predicting tree regeneration in a *Picea abies* snag stand. Eingereicht

Kuuluvainen, T., Pukkala, T. 1989. Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. Silva Fennica 23, 159-167

Kuuluvainen, T., Juntunen, P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. J. Veg. Science 9, 551-562

Kuuluvainen, T., Hokkanen, T.J., Järvinen, E., Pukkala, T. 1993. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system. Can. J. For. Res. 23, 2101-2109

Kwesiga, F., Grace, J. 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. Ann. Bot. 57, 293-290

Lähde, E. 1992. Natural regeneration of all-sized spruce-dominated stands treated by single tree selection. In: Hagner, M. (Hrsg.) Silvicultural alternatives – Proceedings from an internordic workshop. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture, Report No. 35, 117-123

Langvall, O., Nilsson, U., Örlander, G. 2001. Forst damage to planted Norway spruce seedlings – influence of site preparation and seedling type. For. Ecol. Manage. 141, 223-235

Leder, B., Weihs, U. 2000. Wachstum und qualitative Entwicklung eines 8 Jahre alten Buchen-Verbandsversuches unter Kiefernschirm im Niederrheinischen Tiefland. Forst u. Holz 55, 172-176

Leder, B., Hillebrand, K. 2001. Überlegungen zur Charakterisierung der Qualitätsentwicklung in Buchen-Jungwüchsen. Forst u. Holz 56, 44-49

Ledermann, T. 2002. Ein Einwuchsmodell aus den Daten der Österreichischen Waldinventur 1981-1996. Austrian J. For. Science 119, 40-76

Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (Hrsg.) 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford

Lin, J., Harcombe, P.A., Fulton, M.R., Hall, R.W. 2002. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. Oecologia 132, 428-435

Liu, J.G., Ashton, P.S., 1998. FORMOSAIC: An individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. Ecol. Model. 106, 177-200

Ljungström, M., Gyllin, M., Nihlgård, B. 1990. Effects of liming on soil acidity and beech (*Fagus sylvatica* L.) regeneration on acid soils in South Swedish beech forests. Scand. J. For. Res. 5, 243-254

Löf, M. 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. Can. J. For. Res. 30, 855-864

Löf, M., Welander, N.T. 2000. Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. Can. J. For. Res. 30, 468-475

Loetsch, F. 1973. Prüfung von Verteilungsart und Dichte der Verjüngung mit Hilfe des Nullflächendiagramms. Forstarchiv 44, 77-83

Loetsch, F., Haller, K.E. 1964. Forest Inventory. Volume 1. BLV Verlagsgesellschaft, München

Loetsch, F., Zöhrer, F., Haller, K.E. 1973. Forest Inventory. Volume 2. BLV Verlagsgesellschaft, München

Lorenz, R.J. 1992. Grundbegriffe der Biometrie. 3. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

Lorimer, C.G., Dahir, S.E., Nordheim, E.V. 2001. Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. J. Ecology 89, 960-971

Lowry, W.P. 1966. Apparent meteorological requirements for abundant cone crop in Douglas-fir. Forest Science 12, 185-192

Lüpke, B. v. 1982. Versuche zur Einbringung von Lärche und Eiche in Buchenbestände. Schriften Forstl. Fakultät Univ. Göttingen u. Niedersächs. Forstl. Versuchsanstalt 74. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M.

Lüpke, B. v. 1987. Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das Wachstum junger Buchen und Traubeneichen. Forstarchiv 58, 18-24

Lüpke, B. v. 1995. Überschirmungstoleranz von Stiel- und Traubeneichen als Voraussetzung für Verjüngungsverfahren unter Schirm. Mitt. Forstl. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz 34, 141-160

Lund, G.H. (Hrsg.) 1998. IUFRO Guidelines for Designing Multipurpose Resource Inventories. IUFRO, Wien (IUFRO-Secretariat, Seckendorff-Gudent-Weg 8, A-1131 Vienna, Austria)

Lundqvist, L. 1991. Some notes on the regeneration of Norwy spruce on six permanent plots managed with single-tree selection. For. Ecol. Manage. 46, 49-57

MacDonald, B., Morris, D.M., Marshall, P.L. 1990. Assessing components of competition indices for young boral plantations. Can. J. For. Res. 20, 1060-1068

Machado, J.-L., Walters, M.B., Reich, P.B. 2003. Below-ground resources limit seedling growth in forest understories but do not alter biomass distribution. Ann. For. Sci. 60, 319-330

Maddala, G. 1987. Limited-dependent and qualitative variables in econometrics. Econometric Society monographs 3. Second reprint

Madsen, P. 1995. Effects o soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica*). For. Ecol. Manage. 72, 251-264

Mäkela, A., Sievänen, R., Lindner, M., Lasch, P. 2000. Application of volume growth and survival graphs in the evaluation of four process-based forest growth models. Tree Physiol. 20, 347-355
Magnussen, S. 1983. Wirkungen von Licht, Wasser und Nährstoffen auf junge Küstentannen (*Abies grandis* Lindley). Allg. Forst- u. Jagdztg. 154, 10-20
Maguire, D.A., Bennett, W.S. 1996. Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. Can. J. For. Res. 26, 1991-2005
McCaughey, W.W., Ferguson, D.E. 1988. Response of advance regeneration to release in the Inland Mountain West: a summary. GTR-INT USDA For. Serv. 243, 255-266
Menalled, F.D., Kelty, M.J. 2001. Crown structure and biomass allocation strategies of three juvenile tropical tree species. Plant Ecology 152, 1-11
Meyer, P., Ackermann, J., Balcar; P., Boddenberg, J., Detsch, R., Förster, B., Fuchs, H., Hoffmann, B., Keitel, W., Kölbel, M., Köthke, C., Koss, H., Unkrig, W., Weber, J., Willig, J. 2001. Untersuchung der Waldstruktur und ihrer Dynamik in Naturwaldreservaten: methodische Empfehlungen. IHW-Verlag, Eching
Minotta, G., Pinzauti, S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. For. Ecol. Manage. 86, 61-71
Mitchell, A.K. 2001. Growth limitations for conifer regeneration under alternative silvicultural systems in a coastal montane forest in British Columbia, Canada. For. Ecol. Manage. 145, 129-136
Mitchell, S.J. 2003. Effects of mechanical stimulus, shade, and nitrogen fertilization on morphology and bending resistance in Douglas-fir seedlings. Can. J. For. Res. 33, 1602-1609
Montgomery, R.A., Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. Oecologia 131, 165-174
Morris, D.M., Forslund, R.R. 1991. A field-oriented competition index for young jack pine plantations and a computerized decision tool for vegetation management. New Forests 5, 93-107.
Mosandl, R. 1991. Die Steuerung von Waldökosystemen mit waldbaulichen Mitteln – dargestellt am Beispiel des Bergmischwaldes. Mitt. Staatsforstverwaltung Bayerns 46
Motta, R., Brang, P., Frehner, M., Ott, E. 1994. Copertura muscinale e rinnovazione di abete rosso (*Picea abies* L.) nella pecceta subalpina di Sedrun (Grigioni, Svizzera). Monti e Boschi 45, 49-56.
Mou, P., Mitchell, R.J., Jones, R.H. 1993. Ecological field theory model: a mechanistic approach to simulate plant-plant interactions in southeastern forest ecosystems. Can. J. For. Res. 23, 2180-2193
Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I., Schiller, G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. Ecology 81, 2156-2169
Nathan, R., Safriel, U., Noy-Meir, I. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. Ecology 82, 374-388
Nielsen, C.N., Jørgensen, F.V. 2003. Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. For. Ecol. Manage. 174, 233-249
Nilsson, U., Gemmel, P. 1993. Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition. Scan. J. For. Res. 8, 213-222
Nilsson, U., Gemmel, P., Löf, M., Welander, N.T. 1996. Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depth and prevention against predation. New Forests 12, 69-86
Nilsson, U., Gemmel, P., Johannsson, U., Karlsson, M., Welander, T. 2002. Natural regeneration of Norway spruce and birch under Norway spruce shelterwood of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. For. Ecol. Manage. 161, 133-145
Okali, D.U.U. 1966. A comparative study on the ecologically related tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior*. I. The analysis of seedling distribution. J. Ecology 54, 129-141
Okubo, A., Levin, S.A. 1989. A theoretical framewok for data analysis of wind dispersal of seed and pollen. Ecology 70, 329-338
Ott, B. 2001. Die Bilanzierung von Buchenkulturen auf der Freifläche nach Windwurf. AFZ/Der Wald 1204-1207
Pacala, S.W., Canham, C.D., J., Silander, J.A., Kobe, R.K. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. Can. J. For. Res. 24, 2172-2183
Pagès, J.-P., Pache, G., Joud, D., Magnan, N., Michalet, R. 2003. Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. Ecology 84, 2741-2750
Parent, S.W., Simard, M.-J., Morin, H., Messier, C. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. Can. J. For. Res. 33, 597-603
Perry, M.A., Mitchell, R.K., Zutter, B.R., Glover, G.R., Gjerstad, D.H. 1993. Competitive responses of Loblolly Pine to gradients in Loblolly Pine, Sweet Gum and Broomsedge densities. Can. J. For. Res. 23, 2049-2058
Porté, A., Bartelink, H.H. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. Ecol. Model. 150, 141-188
Portnoy, S., Willson, M.F. 1993. Seed dispersal curves: behaviour of the tail of the distribution. Evolutionary Ecology 7, 25-44
Pretzsch, H. 1996. Zum Einfluß waldbaulicher Maßnahmen auf die räumliche Bestandesstruktur. Simulationsstudie über Fichten-Buchen-Mischbestände in Bayern. In: Müller-Starck, G. (Hrsg.) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Ecomed, Landsberg, 177-199
Pretzsch, H. 2001. Modellierung des Waldwachstums. Parey Buchverlag, Berlin
Preushler, T. 1989. Die Entwicklung von Oberstand und Verjüngung in Bergmischwald-Verjüngungsbeständen des Forstamtes Kreuth. Cbl. ges. Forstwesen 106, 23-54
Preushler, T., Kühnel, S., Bock, K. 1994. Zum Wachstum von Eichensaat unter Kiefernschirm im Forstamt Nürnberg. Forst u. Holz 49, 123-128
Pukkala, T., Kolström, T. 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. Silva Fennica 21, 55-67
Pukkala, T., Kolström, T. 1992. Stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. Scand. J. For. Res. 7, 377-385
Pukkala, T., Kuuluvainen, T., Stenberg, P. 1993. Below-canopy distribution of photosynthetically active rediation and ist relation to seeding growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand. Scand. J. For. Res. 8, 313-325
Quinn, G.P., Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
Reed, K.L., Shumway, J.S., Walker, R.B., Bledsoe, C.S. 1983. Evaluation of the interaction of two environmental factors affecting Douglas-fir seedling growth: light and nitrogen. Forest Science 29, 193-203
Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W., Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. Func. Ecology 12, 327-338
Reimoser, F., Armstrong, H., Suchant, R. 1999. Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. For. Ecol. Manage. 120, 47-58
Reimoser, F., Suchant, R. 1992. Systematische Kontrollzäune zur Feststellung des Wildeinflusses auf die Waldvegetation. Allg. Forst- u. Jagdztg. 163, 27-31
Ribbens, E., Silander, J.A., Pacala, S.W. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. Ecology 75, 1794-1806
Richardson, B., Kimberley, M.O., Ray, J.W., Coker, G.W. 1999. Indices of interspecific plant competition for Pinus radiata in the central north island of New Zealand. Can. J. For. Res. 29, 898-905
Riedel, A. 2002. Einsatz der Mehrbildtriangulation zur strukturellen Analyse von Baumpflanzen. Forstarchiv 73, 55-61
Robinson, A.P., Ek, A.R. 2000. The consequences of hierarchy for modelling in forest ecosystems. Can. J. For. Res. 30, 1837-1846
Robinson, D.E., Wagner, R.G., Swanton, C.J. 2002. Effects of nitrogen on the growth of jack pine competing with Canada blue-joint grass and large-leaved aster. For. Ecol. Manage. 160, 233-242
Röhrig, E., Gussone, H.A. 1990. Waldbau auf ökologischer Grundlage. Bd. 2 Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege. 6. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin
Sanford, N.L., Harrington, R.A., Fownes, J.H. 2003. Survival and growth of antive and woody seedlings in open and understory environments. For. Ecol. Manage. 183, 377-385
Saunders, M.R., Puettmann, K.J. 1999. Effects of overstory and understory competition and simulated herbivory on growth and survival of white pine seedlings. Can. J. For. Res. 29, 536-546
Schall, P. 1998. Ein Ansatz zur Modellierung der Naturverjüngungsprozesse im Bergmischwald der Östlichen Bayerischen Alpen. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen A 155
Schirmer, W., Diehl, T., Ammer, Ch. 1999. Zur Entwicklung junger Eichen unter Kiefernschirm. Forstarchiv 70, 57-65

Schmerbeck, J. 2003. Patterns of forest use and its influence on degraded dry forests: A case study in Tamil Nadu, South India. Shaker, Aachen

Schönenberger, W. 2002. Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. For. Snow Landsc. Res. 77, 61-80

Schrempf, W. 1978. Analyse der Verjüngung im Fichten-Tannen-Buchen-Urwald Rothwald in Niederösterreich. Cbl. ges. Forstwesen 95, 217-245

Schulze, I.-M., Bolte, A., Seidling, W., Stetzka, K.-M., Wellbrock, N. 2000. Vegetationskundliche Aufnahmen im Level II-Programm: Methoden, Auswertungen, erste Ergebnisse. Forstarchiv 71, 76-83

Schulze, I.-M., Eichhorn, J. 2000. Veränderungen im Stickstoffhaushalt von Buchenwäldern auf Basalt: Die Ausbreitung der Großen Brennnessel (*Urtica dioica* L.) und ihr Einfluss auf die natürliche Verjüngung der Buche. Forst u. Holz 55, 435-441

Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. Amer. J. Bot. 82, 399-409

Schwyzer, A., Zinggeler, J. 2000. Eine neue Methode zur Quantifizierung des Wildverbisses. Schw. Z. Forstwes. 151, 107-116

Shainsky, L.J., Radosevich, S.R. 1992. Mechanisms of competition between Douglas-Fir and Red Alder seedlings. Ecology 73, 30-45

Sikström, U., Gläde, D. 2000. Damage to *Picea abies* regeneration after final cutting of shelterwood removal with single and double-grip harvester systems. Scan. For. Res. 15, 274-283

Silvertown, J.W., Doust, J.L. 1997. Introduction to plant population biology. 3. Aufl. Blackwell Science, Oxford

Smidt, M.F., Puettmann, K.J. 1998. Overstory and understory competition affect underplanted eastern white pine. For. Ecol. Manage. 105, 137-150

Stadt, K.J., Lieffers, V.J. 2000. MIXLIGHT: a flexible light transmission model for mixed-species forest stands. Agric. For. Meteorol. 102, 235-252

Sterba, H., Golser, M., Schweiger, J., Hasenauer, H. 1997. Modelle für das Ankommen und das Wachstum der Naturverjüngung. Cbl. ges. Forstwesen 114, 11-33

Stoyan, D., Wagner, S. 2001 Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. Ecol. Model. 145, 35-47

Struck, G., Dohrenbusch, A. 2000. Development of a new branchiness index ASIX – a simple tool to decribe branchiness in young deciduous forest stands. Ann. For. Sci. 57, 811-818

Suner, A., Röhrig, E. 1980. Die Entwicklung der Buchenverjüngung in Abhängigkeit von der Auflichtung des Altbestandes. Forstarchiv 51, 145-149

Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., Boziarczyk, J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. For. Ecol. Manage. 141, 237-250

Takyu, M. 1998. Shoot growth and tree architecture of saplings of the major canopy dominants in a warm-temperate rainforest. Ecol. Research 13, 55-64

Tesch, S.D., Korpela, E.J., Hobbs, S.D. 1993. Effects of sclerophyllous shrub competition on root and shoot development and biomass partitioning of Douglas-fir seedlings. Can. J. For. Res. 23, 1415-1426

Thomasius, H. 1963. Über die Anlage und Auswertung forstlicher Versuche auf Flächen mit unterschiedlicher Standortsgüte. Archiv f. Forstwes. 12, 542-567

Thurston, S.W., Krasny, M.E., Martin, C.W., Fahey, T.J. 1992. Effect of site characteristics and 1st and 2nd-year seedling densities on forest development in a northern hardwood forest. Can. J. For. Res. 22, 1860-1868

Urban, D.L., Bonan, G.B., Smith, T.M., Shugart, H.H. 1991. Spatial applications of gap models. For. Ecol. Manage. 42, 95-110

Urbanska, K.M. 1992. Populationsbiologie der Pflanzen: Grundlagen, Probleme, Perspektiven. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

Ustin, S.L., Woodward, R.A., Barbour, M.G., Hatfield, J.L. 1984. Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. Ecology 65, 1420-1428

Wada, N., Ribbens, E. 1997. Japanese Maple recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. Am. J. Bot. 84, 1294-1300

Wagner, R.G., Peterson, T.D., Ross, D.W., Radosevich, S.R. 1989. Competition thresholds for the survival and growth of Ponderosa Pine seedlings associated with woody and herbaceous vegetation. New Forests 3, 151-170

Wagner, R.G., Radosevich, S.R. 1991a. Neighbourhood predictor of interspecific competition in young Douglas-Fir plantations. Can. J. For. Res. 21, 821-828

Wagner, R.G., Radosevich, S.R. 1991b. Interspecific competition and other factors influencing the performance of Douglas-Fir saplings in the Oregon coast range. Can. J. For. Res. 21, 829-835

Wagner, S. 1997. Ein Modell zur Fruchtausbreitung der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) unter Berücksichtigung von Richtungseffekten. Allg. Forst- u. Jagdztg. 168, 149-155

Wagner, S. 1999. Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen. Schriften Forstl. Fakultät Univ. Göttingen, Nieders. Forstl. Versuchsanstalt 129. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M.

Wagner, S., Küßner, R., Ammer, C., Dohrenbusch, A. 2004. Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Kronenraumstruktur in Walbeständen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen. Forstarchiv.75, 110-121

Wagner, S., Wälder, K., Ribbens, E., Zeibig, A. Directionality in fruit dispersal models for anemochorous forest trees. Ecol. Model. In press

Walters, M.B., Reich, P.B. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. Ecology 77, 841-853

Walters, M.B., Reich, P.B. 1997. Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understories of northern Wisconsin: effects of nitrogen and water availability. Can. J. For. Res. 27, 237-247

Wang, G.G., Su, J., Wang, J.R. 2000. Height growth of planted black spruce seedlings in response to interspecific vegetation competition: a comparison of four competition measures at two measuring positions. Can. J. For. Res. 30, 573-579

Ward, J.S., Parker, G.P.R. 1989. Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forest. Ecology, 70, 1279-1285

Waring, R.H., Schroeder, P.E., Oren, R. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. Can. J. For. Res. 12, 556-560

Warren Wilson, J. 1981. Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stands. Ann. Bot. 48, 507-512

Watt, M.S., Whitehead, D., Mason, E.G., Richardson, B., Kimberley, M.O. 2003. The influence of weed competition for light and water on growth and dry matter partitioning of young *Pinus radiata* at a dryland site. For. Ecol. Manage. 183, 363-376

Weigelt, A., Jolliffe, P. 2003. Indices of plant competition. J. Ecology 91, 707-720

Weihs, U., Klaene, K. 2000. Wuchsdynamik und Qualität von Buchenvoranbauten unter Fichtenaltholz auf Basaltstandorten im Hessischen Forstamt Kassel. Forst u. Holz 55, 177-181

Weiner, J., Thomas, S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. Oikos 47, 211-222

Welch, D., Staines, B.W., Scott, D., French, D.D., Catt, D.C. 1991. Leader browsing by red and roe deer on young Sitka Spruce trees in Western Scotland. I. Damage rates and the influence of habitat factors. Forestry 64, 61-82

Wennström, U., Bergsten, U., Nilsson, J.-E. 2001. Early seedling growth of *Pinus sylvestris* after sowing with a mixture of stand and orchard seed in dense spacings. Can. J. For. Res. 31, 1184-1194

White, D.E., Newton, M. 1989. Competitive interactions of whiteleaf Manzanita, herbs, Douglas-fir, and ponderosa Pine in southwest Oregon. Can. J. For. Res. 19, 232-238

Willert, D. von, Matyssek, R., Herppich, W. 1995. Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen. G. Thieme Verlag, Stuttgart, New York

Williams, H., Messier, Ch., Kneeshaw, D.D. 1999. Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. Can. J. For. Res. 29, 222-231

Williams, M.S. 2001. New approach to areal sampling in ecological surveys. For. Ecol. Manage. 154, 11-22

Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Vegetatio 107/108, 261-280

Wilson, J.B. 1988. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. Ann. Bot. 61, 433-449

Woodruff, D.R., Bond, B.J., Ritchie, G.A., Scott, W. 2002. Effects of stand density on the growth of young Douglas-fir trees. Can. J. For. Res. 32, 420-427

Wright, E.F., Canham, C.D., Coates, K.D. 2000. Effects of suppression and release on sapling growth for tree species of northern, interior British Columbia. Can. J. For. Res. 30, 1571-1580

Wu, H.-I., Sharpe, P.J.H., Walker, J., Penridge, L.K. 1985. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants. Ecol. Model. 29, 215-243
Wunder, J., Brang, P. 2003. Fichtenverjüngung im Gebirgswald: Erfolgskontrolle in Schlitzen. Wald und Holz 84, 13-14
Wurtz, T.L., Zasada, J.C. 2001. An alternative to clear-cutting in the boreal forest of Alaska: a 27 year study of regeneration after shelterwood harvesting. Can. J. For. Res. 31, 999-1011
York, R.A., Battles, J.J., Heald, R.C. 2003. Edge effects in mixed conifer group selection openings: tree height response to resource gradients. For. Ecol. Manage. 179, 107-121
Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., García, D. 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. For. Ecol. Manage. 144, 33-42
Zhu, J., Matsuzaki, T., Lee, F., Gonda, Y. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. For. Ecol. Manage. 182, 339-354
Zöhrer, F. 1980. Forstinventur: Ein Leitfaden für Studium und Praxis. Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin

FORSTARCHIV **75** (2004), 110–121

Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Kronenraumstruktur in Waldbeständen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen

Sven Wagner[1], Ralf Küßner[1], Christian Ammer[2] und Achim Dohrenbusch[3]

[1]Institut für Waldbau und Forstschutz, Technische Universität Dresden, Pienner Str. 8, D-01735 Tharandt
[2]Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung, Technische Universität München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising
[3]Institut für Waldbau, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen

Eingegangen: 06.02.2004 Angenommen: 27.03.2004

Kurzfasssung: Strahlungsmessungen und Erfassungen der Kronenraumstruktur im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen werden zu sehr unterschiedlichen Zwecken durchgeführt. Dabei gilt es generell, zu bedenken, dass schon Strahlungsmessungen oberhalb von Waldbeständen sorgfältiger methodischer Vorüberlegungen bedürfen. Dies betrifft die zu messenden Wellenlängen, die Einheiten der Messungen der PAR, direkte und diffuse Strahlungskomponenten, die Witterungseinflüsse (Wolken) und schließlich auch den Sonnenstand über Horizont und die Neigung der Empfangsfläche sowie Geländeeffekte. Innnerhalb von Waldbeständen beeinflussen außerdem die optischen Blatteigenschaften, die absolute Größe der Blattflächen pro Quadratmeter (LAI), die Blattneigungswinkel, das Ausmaß von Blattklumpungen wie auch die Eigenschaften der Zweige und Stämme die Strahlungsmessungen. Die Durchführung der Messungen kann einmalig (momentan) oder auch dauernd (permanent) erfolgen. Eine Vielzahl von Geräten steht zur Verfügung, deren Vor- und Nachteile für einzelne Forschungsvorhaben dargestellt werden. Die Erfassung der Kronenraumstruktur kann sowohl mit direkten wie auch indirekten Methoden erfolgen. Die Unterscheidung von Einzelbaumuntersuchungen und bestandesbezogenen Untersuchungen ist üblich. Es werden die grundsätzlichen Möglichkeiten aufgezeigt und Empfehlungen für Einzelfälle abgeleitet.

Measurements of radiation and canopy structure in forests within silvicultural research projects: some general remarks

Abstract: Radiation measurements in forests need an intensive pre-evaluation of aims and methods available. Important issues of concern in measurements performed above canopy are wavelength, units of PAR measurements, diffuse and direct components of radiation, weather impact (e.g. clouds), angle of sunsposition above horizon, angle of radiation receiving elements and further site specific factors. Measurements within forest stands have to take into account optical characteristics of leaves, leaf area index (LAI), angle of leaf inclination, clumping issues as well as optical characteristics of twigs, branches and boles. Measurements may be performed instantaneously as well as permanent. Many radiation measuring instruments are available for which advantages and disadvantages are admitted. Hints for radiation models in use and software available are given. Canopy structure might be evaluated with direct as well as with indirect methods. Focus is on single trees or on entire stand features. Available methods for different purposes are listed and recommendations for specific tasks are given.

Key words: radiation measurements, canopy structure, hemispherical photography, regeneration research, canopy gaps