

- PRODAN, M. (1965): Holzmesslehre. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M., 644 S.
- R CORE TEAM (2012): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- RÖHLE, H. (1995): Zum Wachstum der Fichte auf Hochleistungsstandorten in Südbayern. Mitteilungen aus der Bayerischen Staatsforstverwaltung (48): 272 S.
- RÖTZER, T., T. SEIFERT und H. PRETZSCH (2009): Modelling above and below ground carbon dynamics in a mixed beech and spruce stand influenced by climate. Eur J Forest Res **128**: 171182.
- SEIDEL, D., S. FLECK und Ch. LEUSCHNER (2012): Analyzing forest canopies with ground-based laser scanning: A comparison with hemispherical photography. AGR FOR-EST METEOROL, 154–155: 1–8.
- SEIFERT, T. (2003): Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Wachstumsmodelle. Dissertation am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München. 314 S.
- TORANO CAICOYA, A., F. KUGLER, K. PAPATHANASSIOU, P. BIBER und H. PRETZSCH (2010): Biomass estimation as a function of vertical forest structure and forest height: potential and limitations for radar remote sensing. European Conference on Synthetic Aperture Radar (EUSAR), 2010-06-07–2010-06-10, Aachen, Germany. Proceedings of the European Conference on Synthetic Aperture Radar (EUSAR), 2010: 901–904.
- ULBRICHT, M., E. UHL, P. BIBER und H. PRETZSCH (2012): Lassen sich degradierte Fichtenhochlagenwälder (*Picea abies* [L.] KARST.) durch organisch-ökologische Melioration stabilisieren? Ergebnisse einer Langzeitstudie. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 183. Jg. 7/8, 144–159.

Mischung und Produktivität von Waldbeständen. Ergebnisse langfristiger ertragskundlicher Versuche¹⁾

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München

(Mit 9 Abbildungen und 1 Tabelle)

H. PRETZSCH²⁾, K. BIELAK, A. BRUCHWALD, J. DIELER, M. DUDZIŃSKA, H.-P. ERHART,
A. M. JENSEN, V. K. JOHANNSEN, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN, M. ZASADA, A. ZINGG

(Angenommen Dezember 2012)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Konkurrenz; Begünstigung; Mehrzuwachs; Minderzuwachs; Stress-Gradienten-Hypothese; Mischung und Standort; Mischung und Bestandesdichte.

Competition; facilitation; over-yielding; under-yielding; stress-gradient-hypothesis; mixing and site conditions; mixing and stand density.

1. BAUMARTENMISCHUNG UND PRODUKTIVITÄT

Die Wiederbewaldung devastierter Flächen im 19. Jahrhundert, der steigende Bedarf an Nadelrohholz, die

Aufforstung der Reparationshiebe nach dem 2. Weltkrieg mit ökonomischen Zielsetzungen und der starke Einfluss der Landwirtschaft auf die Forstwirtschaft führten etwa bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts zu ausgedehnten Kiefern- und Fichten-Reinbeständen. Seither finden Mischbestände zunehmend größere Aufmerksamkeit in Forstwirtschaft (LEIBUNDGUT, 1987; SPELLMANN, 1995; KOHNLE und KLÄDTKE, 2010) und Forstwissenschaft (SCHERER-LORENZEN et al., 2005; SCHÜTZ et al., 2012). Das steigende Interesse an naturnäheren Waldbeständen erklärt sich dadurch, dass sie oftmals ökologische, ökonomische und sozio-ökonomische Wirkungen und Leistungen in ähnlichem oder sogar besserem Ausmaß gewährleisten als Reinbestände und die Risiken senken bzw. verteilen (HECTOR und BAQCHI, 2007; KNOKE et al., 2005). Neuere Studien unterstreichen vor allem die Bedeutung der Artendiversität für die Gewährleistung eines breiten Spektrums an Waldfunktionen (HECTOR und BAQCHI, 2007). Ein besonderes Interesse gilt dem Zusammenhang zwischen Baumartenmischung und Produktivität (PIOTTO, 2007; PRETZSCH, 2003; MORIN et al., 2011; ZHANG et al., 2012), weil die Biomasse-

¹⁾ Textfassung eines Vortrags anlässlich des Gedenkkolloquiums zum 10. Todestag von Prof. Dr. Dr. h. c. FRIEDRICH FRANZ am 27. Juli 2012 in Freising-Weihenstephan.

²⁾ Korrespondierender Autor: Prof. Dr. Dr. h. c. HANS PRETZSCH, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany. Tel.: ++49-8161-714710, Fax: ++49-8161-714721. E-mail: H.Pretzsch@lrz.tum.de, <http://www.wwk.forst.tu-muenchen.de>

produktion eine Schlüsselvariable für Ökologie, Ökonomie und nachhaltige Ressourcenversorgung darstellt (SCHERER-LORENZEN et al., 2005). Eine für den vermehrten Anbau von Mischbeständen entscheidende Frage ist, wie sie im Vergleich zu Reinbeständen in der Produktivität abschneiden. Kenntnisse über die Vor- und Nachteile von Mischbeständen gegenüber Reinbeständen in ihrer Produktivität an Trockenstoffleistung haben in Zeiten der Rohholzverknappung und der wachsenden Bedeutung der energetischen Holznutzung (MANTAU, 2009) einen ganz besonderen Einfluss auf die Entscheidung von Waldbesitzern für oder wider gemischte Waldbestände (OLSTHOORN et al., 1999).

In temperierten mitteleuropäischen Wäldern liegen die Zuwächse von Mischbeständen gegenüber jenen benachbarter Reinbestände im Mittel bei 125 bis 150 %, d. h. es kann zu Mehrzuwächsen von 25 % bis 50 % kommen. Im Folgenden werden beispielhaft einige grundlegende Arbeiten genannt, die diesen Wertebereich – nach Umrechnung der dort angegebenen Volumenleistungen – belegen. In Mischbeständen aus Fichte und Buche in Norddeutschland fand WIEDEMANN (1942, 1943a, 1951) auf Standorten mittlerer Güte etwa dieselbe Produktivität wie in benachbarten Reinbeständen. Auf produktionschwachen Standorten jedoch schnitten Mischbestände um 10–20 % ungünstiger in der Produktivität ab als Reinbestände. KENNEL (1965) untersuchte Mischbestände aus Fichte und Buche in den Bayerischen Alpen, im Bayerischen Wald und im Harz; BURGER (1941) nahm ähnliche Untersuchungen in der Schweiz vor. Diese Untersuchungen erbrachten leichte Mehrzuwächse von Misch- gegenüber Reinbeständen. ZÖHRER (1969) weist für Mischbestände aus Lärche und Fichte im Salzburger Land Mehrzuwächse der Mischung von 10–30 % gegenüber den Reinbeständen nach. Für Mischbestände aus Eiche und Buche, Kiefer und Fichte sowie Kiefer und Buche kommen BONNEMANN (1939), WIEDEMANN (1943a, 1951) sowie DITTMAR et al. (1986) zu Mehrzuwächsen zwischen 10 und 25 %, abhängig vom Alter und von der Struktur der untersuchten Mischbestände. Zu Mehrzuwächsen ähnlicher Größenordnung kommen Untersuchungen, die Mischbestände aus Lärche und Buche analysieren (BURGER, 1941; WIMMENAUER, 1941; SCHOBER, 1949, 1952; GUERICKE, 2001). Sofern nicht explizit hervorgehoben, sind Mehr- und Minderleistungen in der vorliegenden Arbeit immer auf die Trockenstoffleistung bezogen, denn diese ist am besten dafür geeignet, die Grundzusammenhänge der Produktionsökologie von Misch- gegenüber Reinbeständen aufzudecken (KENNEL, 1965). Vergleiche auf der Basis der Volumenleistung, der Wertleistung oder des ökonomischen Gesamtergebnisses unter Berücksichtigung von Risiko, Qualitätsentwicklung, Holzpreis oder Erntekosten können selbstverständlich anders ausfallen (VON LÜPKE und SPELLMANN, 1997; GRIESS und KNOKE, 2011; KNOKE et al., 2005). Eine in der Vergangenheit nicht konsequent genug geschaffene Basis für alle derartigen Leistungsvergleiche ist aber das Verstehen und Quantifizieren der produktionsökologischen Unterschiede zwischen Misch- und Reinbeständen auf der Grundlage der Primärproduktion an Biomasse, wie wir sie mit vorliegender Arbeit anstreben.

Über den Zusammenhang zwischen Mischungseffekten und Standortbedingungen wurden in jüngerer Vergangenheit wiederholt konzeptionelle Überlegungen angestellt (CALLAWAY und WALKER, 1997), die empirischen Grundlagen hierzu sind aber noch sehr lückenhaft. Ausnahmen bilden die Untersuchungen von JENSEN (1983) über Fichten-Tannen-Mischbestände, von FRIVOLD und KOLSTRÖM (1999) zu Mischbeständen aus Birke und Kiefer sowie von Kiefer und Fichte in Finnland, Schweden und Norwegen. In Süd- und Mittelfinnland wurden ähnliche Untersuchungen von MIELIKÄINEN (1980, 1985) zur Mischung aus Kiefer und Birke sowie Fichte und Birke angestellt. Diesen Untersuchungen ist gemeinsam, dass maximale Mehrzuwächse von Misch- gegenüber Reinbeständen bei +15 % liegen, dass sich die Mehrzuwächse mit den Standortbedingungen signifikant verändern können und sich auch die Entwicklungsphase von Beständen als entscheidend für eventuelle Produktivitätsgewinne bzw. -verluste herausgestellt hat (FRIVOLD und FRANK, 2002).

Viele Einzeluntersuchungen und etliche zusammenfassende Auswertungen haben in den zurückliegenden Jahren deutlich gemacht, dass durch Mischung erhebliche Mehr- und Minderzuwächse von Misch- gegenüber Reinbeständen verursacht werden können. Die Forstwissenschaft ist von einer übergreifenden Theorie der Mischung von Baumarten aber noch weit entfernt. Bisherige Mischbestandsuntersuchungen konzentrierten sich vor allem auf die Beschreibung und Quantifizierung von Mehr- und Minderzuwächsen in Misch- gegenüber Reinbeständen (FORRESTER et al., 2006; KELTY, 1992; MORIN et al., 2011; PRETZSCH et al., 2010). Worin die Ursachen von Mischungseffekten liegen, wie sich Mischungseffekte auf Baumzuwachs- und Bestandesdichte auswirken, wie sie je nach Baumartenkombination ausfallen und von den Standortbedingungen abhängen, ist bisher weitgehend ungeklärt. Solche Kenntnisse sind aber essentiell für einen gezielten Einsatz von Mischung als Maßnahme zur Produktionssteigerung und Stabilisierung von Waldbeständen (GRIESS und KNOKE, 2011; KNOKE et al., 2005).

Der vorliegende Review-Aufsatz soll zu einem verbesserten Verständnis über die Ursachen von Mischungsreaktionen und ihre Auswirkungen auf das Baum- und Bestandeswachstum beitragen. Deshalb beginnt er mit konzeptionellen Überlegungen zur Entstehung, quantitativen Analyse und Modellierung von Mischungsreaktionen. Darauf aufbauend erfolgt (i) die Darstellung von Mischungseffekten auf Baumzuwachs und Bestandesdichte,

(ii) die Quantifizierung von Mehr- und Minderzuwächsen von Misch- gegenüber Reinbeständen auf Bestandesebene, und

(iii) die Analyse von Mischungsreaktionen in Abhängigkeit von den jeweils herrschenden Standortbedingungen.

Die dargestellten Mischungsreaktionen werden in ihrer Relevanz für die ökologische Theorie und Modellbildung, die waldbauliche Praxis und die Vorsorge gegenüber Klimaänderungen diskutiert.

2. THEORIE UND KONZEPTIONELLE MODELLVORSTELLUNG

2.1 Konkurrenz und Begünstigung (Facilitation) von Individuen im Rein- und Mischbestand

Angenommen, von drei gleich großen Bäumen auf vergleichbarem Standort erwächst einer in Solitärstellung, der zweite im lockeren Bestandesverband und der dritte bei maximaler Dichte (Abb. 1a, Bäume 1 bis 3). Wenn dann der Zuwachs des Solitärs (Baum 1) als Referenz gewählt wird und 1.0 beträgt, wie groß ist dann der Zuwachs der locker bzw. dicht erwachsenen Bäume 2 und 3, und wodurch wird ihr Zuwachs bestimmt? Einerseits nimmt vom Solitär bis zur maximalen Dichte (d.h. von Baum 1 zu Baum 3) die nachbarschaftliche Konkurrenz um Ressourcen (Wasser, Licht, Nährstoffe) zu. Andererseits kann ein lockerer Verband die Wuchsbedingungen im Vergleich zum Solitär verbessern, indem zum Beispiel Wind gebremst, Sonnenhitze abgeschirmt oder Humusbildung erhöht werden. Solche gegenseitige abiotische oder biotische Förderung wird als Begünstigung (Facilitation) bezeichnet (VANDERMEER, 1992). Konkurrenz und Begünstigung wirken simultan und additiv. Sie sind daher experimentell nur schwer voneinander zu trennen. Der Baumzuwachs (hell eingzeichnete Außenhüllen um Bäume 1-3) in Solitärstellung, bei mittlerer

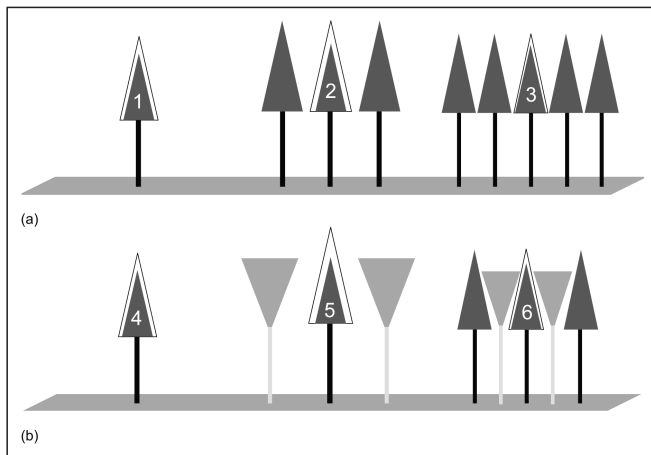


Abb. 1

Wirkung von Konkurrenz und Begünstigung (Facilitation) auf das Baumwachstum bei Solitärbedingungen, mittlerer und hoher Bestandesdichte (a) im Reinbestand und (b) im Mischbestand in schematischer Darstellung. Die äußere Hülle der Kronen (hellgrau) repräsentiert den laufenden Zuwachs der betrachteten Bäume. Von links nach rechts (Bäume 1–3 bzw. 4–6) nimmt die zuwachsmindernde Konkurrenz zu, andererseits kann aber auch die Begünstigung (Facilitation) durch wechselseitige Förderung zunehmen. Deshalb können die Bäume 2 und 5, obwohl sie stärker konkurrenziert sind, höhere Zuwachsraten erbringen als die solitären Bäume 1 bzw. 4.

Schematic representation of the effect of competition and facilitation on tree growth under solitary growing conditions, medium and high stand density in (a) pure stands and (b) mixed stands. The outer hulls of the crown bodies (light grey) represent the current growth rate of the trees in question. From left to right (from trees 1–3 and 4–6, respectively) growth-reducing competition increases, but also growth-accelerating facilitation. As a result, trees 2 and 5 growing at medium density can have higher growth rates than trees 1 and 4 under solitary conditions.

und hoher Dichte spiegelt den Nettoeffekt von Konkurrenz und Begünstigung wider. Reaktionsmuster mit Netto-Konkurrenz bzw. Netto-Begünstigung entlang des gesamten Dichtegradienten bilden eher die Ausnahme. In der Regel kommt es bei lichterem oder lockerem Verband zu Netto-Begünstigung und mit zunehmender Dichte zu Netto-Konkurrenz, da mit zunehmender Dichte der Konkurrenzeffekt nicht mehr durch den Fördereffekt kompensiert oder gar überkompensiert werden kann (Abb. 2, fett ausgezogene Linie). Weil sich Versuche zum Baum- und Bestandeswachstum meist auf Bestände mittlerer bis hoher Dichte konzentrieren, ist der rechte Ast der Zuwachs-Dichte-Beziehung gut untersucht. Über den Verlauf des linken Astes, in dem am ehesten mit Netto-Begünstigung zu rechnen ist, geben allenfalls Standraumversuche mit extrem weiten Verbänden oder Nelder-Versuche Auskunft (PRETZSCH, 2009). Für die weiteren Überlegungen ist festzuhalten, dass Netto-Begünstigung vor allem bei lockerer bis mittlerer Dichte die Oberhand hat und dort am ehesten messbar wird. In anderen Dichtebereichen dürfte Begünstigung auch auftreten, wird aber wegen Überwiegen der Konkurrenz weniger klar erkennbar.

Die hier zunächst am Beispiel von Bäumen in Reinbeständen eingeführte Interaktion zwischen Konkurrenz und Begünstigung ist auch für das Wachstum von Bäumen in Mischbeständen essentiell. Angenommen, die zuvor besprochenen Bäume in solitärer, lockerer und dichter Wuchskonstellation wachsen nicht im Rein- sondern im Mischbestand. Beispielsweise könnten 50% ihrer Nachbarn einer anderen Art angehören (Abb. 1b, Bäume 4 bis 6). Dann ist zu erwarten, dass sich dadurch sowohl die Konkurrenz, also auch die Begünstigung dieser Bäume verändert. Abbildung 2b zeigt die Verlagerung der Zuwachskurve für den Fall, dass sich die Begünstigung erhöht und die Konkurrenz durch Einbringung der Mischbaumart reduziert. Eine so gerichtete Veränderung von Konkurrenz und Begünstigung wäre natürlich besonders positiv für das Zuwachsverhalten des Baumes; es sind aber sowohl für Konkurrenz als auch für Begünstigung eine Erhöhung, ein Gleichbleiben oder eine Verringerung in Folge der Mischung denkbar.

Das in Abbildung 2b unterstellte Reaktionsmuster bewirkt, dass sich der Dichtebereich, in welchem Netto-Begünstigung auftritt, etwas erweitert. Dadurch wird der Bereich, in welchem Netto-Konkurrenz vorherrscht, schmaler. Ähnlich wie im Reinbestand gilt, dass auch die Netto-Konkurrenz im Mischbestand, wie sie für Bäume in Waldbeständen mittlerer und höherer Dichte normal ist, keineswegs die Wirkung von Begünstigung ausschließt. Es gewinnt in solchen Fällen nur die Konkurrenzwirkung gegenüber der Begünstigung die Oberhand. Das Verhältnis zwischen dem Nettozuwachs in der Mischung zu dem Nettozuwachs im Reinbestand (Abb. 2b) spiegelt den Mischungseffekt in Bezug auf den Baumzuwachs wider. Da der Mischungseffekt in geschlossenen Wäldern vor allem bei mittlerer bis höherer Dichte von Interesse ist, wird das Verhältnis im Bereich des rechten Armes der Zuwachs-Dichte-Kurve betrachtet oder sogar im ganz rechten Randbereich bei maximaler Dichte. Es interessiert also weniger, ob die

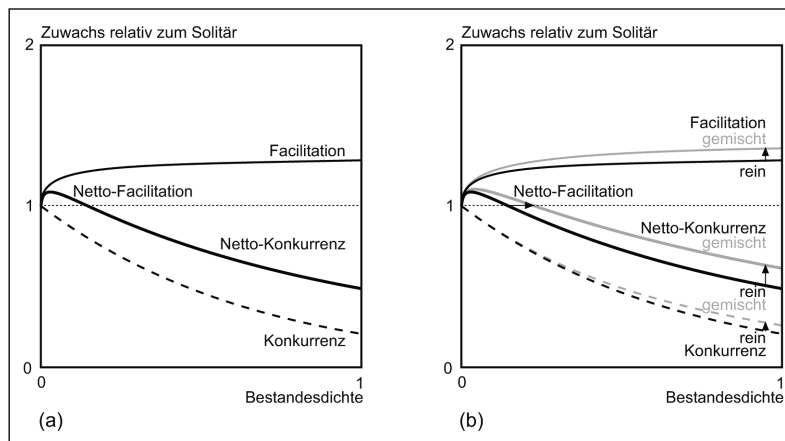


Abb. 2

Zusammenhang zwischen Bestandesdichte und Zuwachs von Bäumen (a) im Reinbestand und (b) im Mischbestand. Gezeigt ist das Zusammenwirken von Konkurrenz und Begünstigung (Facilitation). In dem Modellbeispiel überwiegt im niedrigen Dichtebereich die Netto-Begünstigung (Netto-Facilitation) und im hohen Dichtebereich die Netto-Konkurrenz. Die Mischung bewirkt stärkere Begünstigung, Konkurrenzreduktion und eine Erhöhung des Nettozuwachses bei gleicher Dichte.

Relationship between stand density and growth of individual trees under (a) intra-specific growing conditions and (b) in an inter-specific environment. The graphics illustrate how competition and facilitation can interact. In this example, the balance between both, mere competition and mere facilitation, results in net-facilitation at low stand density and net-competition at high stand densities. Species-admixture increases facilitation, reduces competition and results in higher net growth for a given stand density.

Zuwachs-Dichte-Kurve an irgendeiner Stelle Netto-Begünstigung oder Netto-Konkurrenz aufweist, sondern vielmehr ob und in welchem Maße die Netto-Konkurrenz durch Mischung vermindert oder erhöht wird; denn dies wäre gleichbedeutend mit Zuwachssteigerung bzw. Zuwachsabnahme in Folge von Mischung.

2.2 Übergang vom Reaktionsmuster des Individuums zum Bestandeszuwachs

Die Überlegungen im vorherigen Abschnitt galten dem Effekt von Mischung auf den Zuwachs einzelner Bäume oder auf den Zuwachs des Mittelstammes in Folge von Konkurrenzreduktion und Begünstigung. Über den Zuwachs bzw. mittleren Zuwachs hinaus kann Mischung aber auch die maximale Bestandesdichte, d. h. die Tragfähigkeit oder ökologische Kapazität eines Standortes verändern. Dies kann besonders gut in Waldbeständen beobachtet werden, die nicht durch Durchforstung unterhalb der maximalen Dichte gehalten werden, sondern sich im Mischbestand an die für inter-spezifische Nachbarschaftsverhältnisse mögliche Dichte annähern können.

Durch Ergänzung des in *Abbildung 2* eingeführten konzeptionellen Modells um den Aspekt der Kapazitätsänderung infolge von Mischung wird dieses realitätsnäher. *Abbildung 3a* zeigt vier generische Zuwachsreaktionsmuster in Form des Zusammenhangs zwischen der Produktivität des Mittelstammes und der Bestandesdichte. Es handelt es sich dabei zunächst um Annahmen, die dem Verstehen von Mischungsreaktionen die-

nen und später („3 Evidenz auf Grundlage langfristiger Versuchflächen und Inventurdaten“) auf der Basis von Versuchsflächendaten geprüft werden. Linie 1 repräsentiert die Zuwachs-Dichte-Reaktionen einer Art im Reinbestand. In diesem Fall wird angenommen, dass im gesamten Dichtebereich Konkurrenz die Oberhand hat und der Zuwachs mit zunehmender Dichte unter den Zuwachs des Solitärs abfällt (1,0). Linie 2 zeigt die Zuwachs-Dichte-Reaktionen in einem benachbarten Mischbestand. Dort bewirken Begünstigung und Konkurrenzreduktion eine Anhebung des Zuwachses gegenüber dem Reinbestand. Noch stärker ist der Zuwachsgewinn im Fall von Linie 3, welche den Zuwachs derselben Art bei Mischung auf einem Standort mit geringem Wuchspotential repräsentiert. Linie 4 ist von besonderem Interesse, weil die Mischung dort sowohl den Zuwachs als auch die Bestandesdichte deutlich anhebt. Der zuletzt genannte Fall kann beispielsweise aus deutlicher Nischen-Komplementarität (z. B. Kombination von lichtbedürftigen und schattentoleranten Arten) der gemischten Arten und Begünstigung resultieren. Diese positiven Wechselwirkungen zwischen den Arten können es den Bäumen erlauben, mehr Ressourcen pro Bestandesfläche zu erschließen und so die Tragfähigkeit eines Standortes zu erhöhen.

Angenommen die Zuwachs-Dichte-Beziehungen in *Abbildung 3a* repräsentieren nicht den Zuwachs einer beliebigen Einzelpflanze, sondern den mittleren Zuwachs pro Baum in einem Bestand, dann ergibt sich die Produktivität des Bestandes insgesamt (Zuwachs pro

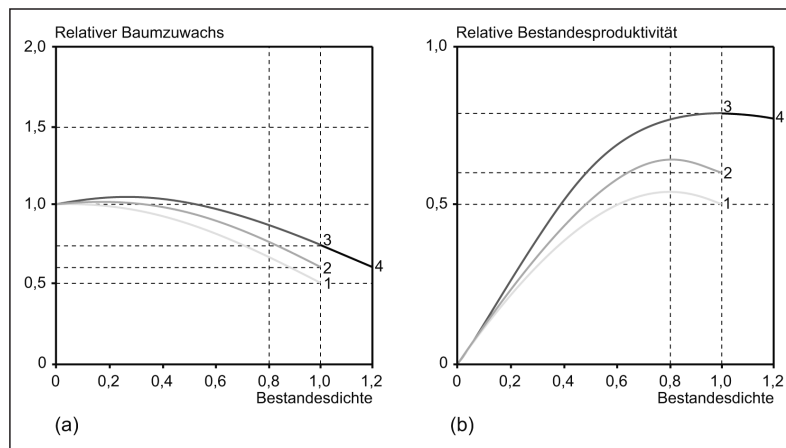


Abb. 3

Wirkung der Mischung auf die Produktivität des Mittelstammes und auf die Bestandesdichte in schematischer Darstellung. Gezeigt ist der Zusammenhang zwischen (a) Bestandesdichte und Baumzuwachs und (b) Bestandesdichte und Bestandesproduktivität.

Linie 1: Zuwachs-Dichte-Reaktionen einer Art im Reinbestand,
 Linie 2: Zunahme der relativen Produktivität durch Mischung auf Standort mit hoher Standortqualität, Linie 3: Zunahme der relativen Produktivität durch Mischung auf Standort mit geringer Standortqualität,
 Linie 4: Zunahme der relativen Produktivität und Bestandesdichte durch Mischung auf Standort mit geringer Wüchsigkeit.

Schematic representation of the effect of species mixing (of a multi-species condition) on the productivity of the mean tree and the stand density. The graphs display the relationship between (a) stand density and mean tree productivity and (b) stand density and stand productivity.

Line 1: Growth-density response in a pure stand, Line 2: Increase of relative growth rate caused by mixtures on rich sites, Line 3: Increase of relative growth rate caused by mixtures on poor sites, Line 4: Increase of relative growth and stand density caused by mixtures on poor sites.

Zeit und Einheitsfläche) durch Multiplikation des Zuwachses des mittleren Baumes mit der Baumzahl. Die Hochskalierung der Beziehungen zwischen mittlerer Baumproduktivität und Bestandesdichte (Abb. 3a, Linien 1-4) auf Bestandesebene resultiert in den von ASSMANN (1961) beschriebenen uni-modalen Produktivitäts-Dichte-Kurven, die in Abbildung 3b dargestellt sind.

In der Forstwissenschaft werden Mischungseffekte zumeist auf der Grundlage der Bestandesproduktivität quantifiziert, d. h. durch Vergleich der flächenbezogenen Produktivität von Mischbeständen mit jener benachbarter Reinbestände. Solche Vergleiche basieren zumeist auf geschlossenen Beständen, also Waldbeständen mit hoher oder maximaler Dichte, wie sie durch den rechten Randbereich der Dichte-Produktivitäts-Beziehungen in Abbildung 3b repräsentiert werden. Gleiche Bestandesdichte vorausgesetzt, entspricht das Verhältnis zwischen Baumzuwachs im Mischbestand zu Baumzuwachs im Reinbestand im rechten Randbereich der Zuwachs-Dichte-Kurve (Abb. 3a) demnach dem Verhältnis zwischen der Bestandesproduktivität des Mischbestandes zur Bestandesproduktivität des Reinbestandes im rechten Randbereich (Abb. 3b). Mischungseffekte können sich aber sowohl in der mittleren Bestandesproduktivität (Abb. 3b, Linien 1-3) als auch in der Bestandesdichte (Abb. 3b, Linie 4) äußern.

2.3 Wirkung von Konkurrenz und Begünstigung (Facilitation) auf den mittleren Baumzuwachs und die Bestandesdichte

Abbildung 4a analysiert in grafischer Form Dichte und Produktivität von Mischbeständen (M1 bis M4) in Relation zum Reinbestand (R). Auf der Abszisse ist die relative Dichte, rN , aufgetragen, die sich als Quotient aus der auf die Einheitsfläche von einem Hektar hochgerechneten Dichte einer Art im Mischbestand, $N_{1,(2)}$, und der Dichte dieser Art, N_1 , in einem benachbarten Reinbestand ergibt

$$rN_{1,(2)} = N_{1,(2)} / N_1.$$

Analog ergibt sich die auf der Ordinate aufgetragene mittlere relative Produktivität von Bäumen, $r\bar{p}$, als Quotient aus der mittleren Baumproduktivität einer Art in Mischung, $\bar{p}_{1,(2)}$, und der Produktivität derselben Art im benachbarten Reinbestand \bar{p}_1

$$r\bar{p}_{1,(2)} = \bar{p}_{1,(2)} / \bar{p}_1.$$

Zum Verständnis sei hinzugefügt, dass das Produkt aus relativer Dichte und relativer Baumproduktivität die relative Bestandesproduktivität der Art im Misch- gegenüber dem Reinbestand erbringt $RPR_{1,(2)} = rN_{1,(2)} \times r\bar{p}_{1,(2)}$ und im nächsten Abschnitt für die Quantifizierung der summarischen Mischungsreaktion auf Bestandesebene eingeführt wird (vgl. Abschnitt 2.4).

Die in *Abbildung 4a* eingezeichnete Hyperbel repräsentiert Dichte-Zuwachs-Kombinationen, welche gleiche flächenbezogene Bestandesproduktivitäten erbringen. Sie repräsentiert also die Isolinie mit Blick auf Bestandesproduktivität. Punkte oberhalb der Linie repräsentieren Mehrzuwächse, Beobachtungswerte unterhalb dieser Grenzlinie spiegeln Minderzuwächse auf Bestandesebene von Misch- gegenüber Reinbeständen wider. Die Lage der Beobachtungswerte in den Quadranten (I-IV) indiziert, ob beobachtete Mischungsreaktionen auf Dichtereaktionen oder Produktivitätsreaktionen beruhen. Für Beobachtungswerte oberhalb der Iso-Produktivitäts-Linie gilt: wenn die Beobachtungswerte im Quadrant I liegen, dann zeigt das Mehrzuwächse in Folge von gesteigerter mittlerer Baumproduktivität an, Beobachtungswerte im Quadrant II zeigen Steigerungen von Bestandesdichte und Produktivität an. Beobachtungswerte, die in Quadrant III liegen, verdanken ihren

Mehrzuwachs gesteigerter Dichte trotz gesunkener Baumproduktivität.

Eine ähnliche Differentialdiagnose kann für Punkte unterhalb der Isolinie erfolgen, um Ursachen für Minderzuwächse zu identifizieren. Für eine gezielte Steigerung der Bestandesproduktivität, die gleichbedeutend mit einer Steigerung der Effizienz der Ressourcennutzung wäre, ist es essentiell zu wissen, ob gegebene Mehrzuwächse auf einer Produktivitätserhöhung der Einzelbäume, auf einer Steigerung der Bestandesdichte, oder auf einer Kombination von beiden Ertragskomponenten beruhen. Sind die Mehrzuwächse im Wesentlichen auf die Dichte zurückzuführen, so besteht die Gefahr, dass dieser Effekt im Rahmen von Durchforstungseingriffen aufgehoben, also „weg-durchforstet“ wird. Beruhen sie auf einer Produktivitätserhöhung der einzelnen Bäume bzw. des Mittelstammes, dann kann bei einem breiten Spektrum von Bestandesdichten mit

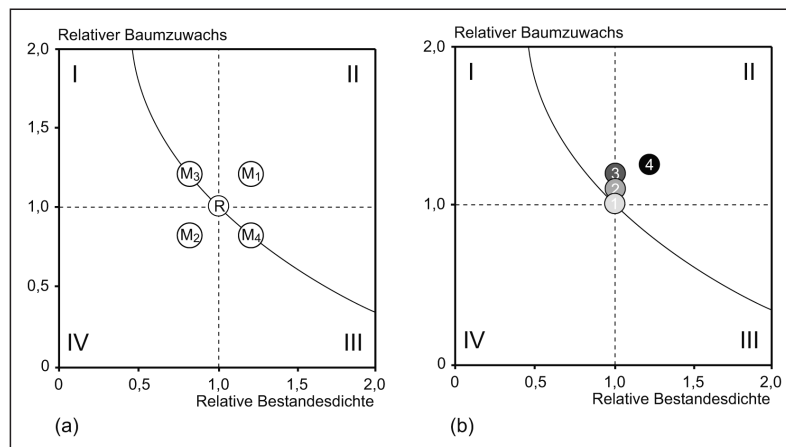


Abb. 4

Effekt der Mischung auf den mittleren Baumzuwachs und die Bestandesdichte einer Art im Vergleich zu ihrem Abschneiden in benachbarten Reinbeständen (Referenzwerte = 1,0). (a) Darstellung von vier charakteristischen Mischungsreaktionen und (b) Darstellung der in *Abbildung 3* eingeführten Mischungsreaktion. Beobachtungswerte oberhalb der hyperbel-artigen Isolinie gleicher Produktivität zeigen Mehrzuwächse an, Beobachtungswerte unterhalb der Hyperbel stehen für Minderzuwächse. Die Quadranten I–IV spiegeln wider, ob der Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand in der mittleren Produktivität überlegen ist, nicht aber in der Bestandesdichte (Quadrant I), ob der Mischbestand dem Reinbestand in der mittleren Produktivität und in der Bestandesdichte überlegen ist (Quadrant II), ob er in der mittleren Dichte überlegen, in der Produktivität aber unterlegen ist (Quadrant III), oder ob der Mischbestand sowohl in der mittleren Produktivität der Bäume als auch in der Bestandesdichte dem Reinbestand unterlegen ist (Quadrant IV).

Effect of species-mixing on the mean tree productivity and the stand density of a species in relation to its performance in neighbouring monospecific stands (reference values = 1.0). (a) Illustration of 4 characteristic responses to species-mixing and (b) illustration of the responses to species-mixing introduced in *Figure 3*.

Observations above the hyperbolic isoline indicate superior, those below inferior growth rates. Quadrants I-IV indicate whether performance in multi-species conditions is superior to that in pure stands, in terms of mean tree productivity though not in density (quadrant I), superior to both mean tree productivity and density (quadrant II), superior in terms of density but inferior in terms of productivity (quadrant III), and inferior compared to a pure stand in terms of both, mean tree productivity and stand density (quadrant IV).

entsprechenden Mehrzuwachsen gerechnet werden. *Abbildung 4b* analysiert in grafischer Form das Wachstum der vier in *Abbildung 3b* eingeführten Mischbestände (Linie 2-4) in Relation zum Reinbestand (Linie 1) mit Blick auf Dichte- und Produktivitäts-Reaktionen.

2.4 Wirkung der Mischung auf die Bestandesproduktivität

Im Folgenden bezeichnen p_1 und p_2 die Zuwachsleistung der Arten 1 bzw. 2 im Reinbestand und $p_{1,2}$ die Leistung des jeweiligen Mischbestandes. Der Leistungsanteil der beiden Arten im Mischbestand wird mit $pp_{1,(2)}$ bzw. $pp_{(1),2}$ bezeichnet, wobei $p_{1,2} = pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}$. Der Mischungsanteil der Arten (m_1, m_2) wird auf Basis des jeweiligen Vorrats an oberirdischer Biomasse in $t\ ha^{-1}$ berechnet (PRETZSCH und SCHÜTZE, 2009). Die Produktivität der Arten im Mischbestand, hochskaliert auf einen Hektar, wird $p_{1,(2)}$ bzw. $p_{(1),2}$ genannt. Die Hochskalierung erfolgt über ihren Mischungsanteil, d. h. $p_{1,(2)} = pp_{1,(2)}/m_1$ bzw. $p_{(1),2} = pp_{(1),2}/m_2$. Die relative Produktivität der Arten 1 und 2 im Misch- gegenüber dem Reinbestand können darauf aufbauend berechnet werden als

$$RPR_{1,(2)} = p_{1,(2)}/p_1$$

bzw.

$$RPR_{(1),2} = p_{(1),2}/p_2.$$

Eventuelle Mehr- oder Minderzuwächse des Gesamtbestandes werden im Folgenden über den Kennwert der relativen Produktivität berechnet

$$RPP_{1,2} = pp_{1,(2)}/p_1 + pp_{(1),2}/p_2,$$

der in der Literatur auch Land Equivalent Ratio (LER) oder relative yield total (RYT) genannt wird (VANDERMEER, 1992, S. 20). Der Beitrag der einzelnen Arten zum Mehr- oder Minderzuwachs des Mischbestandes gegenüber einem benachbarten Reinbestand beträgt

$$RPP_{1,(2)} = pp_{1,(2)}/p_1$$

bzw.

$$RPP_{(1),2} = pp_{(1),2}/p_2,$$

d. h.

$$RPP_{1,2} = RPP_{1,(2)} + RPP_{(1),2}.$$

Die Ergebnisse solcher numerischer Mischungsanalysen können in Kreuzdiagrammen veranschaulicht werden (*Abb. 5*). Diese zeigen die Mischungsreaktionen in Abhängigkeit vom Mischungsanteil in Zwei-Arten-Mischbeständen. Die Produktivität der Reinbestände (linke und rechte Ordinate) wird jeweils auf 1,0 standardisiert. Die Abszisse zeigt den Mischungsanteil an (m_1 bzw. m_2). Die sich kreuzenden gebrochenen Linien im unteren Teil der Grafik repräsentieren die erwartete Produktivität beider Arten ohne Mischungseffekt. Die obere, waagerechte, gebrochene Verbindungslinie zeigt die entsprechende erwartete relative Produktivität des Bestandes insgesamt an. Abweichungen der Arten bzw. des Bestandes insgesamt von diesen Referenzlinien nach oben oder unten zeigen Mehr- oder Minderzuwächse des Mischbestandes gegenüber dem Reinbestand an. In dem

Beispiel in *Abbildung 5* weist der Mischbestand einen Mischungsanteil von 0,5 ($m_1 = m_2 = 0,5$) auf, und der relative Mehrzuwachs des Bestandes insgesamt gegenüber dem benachbarten Reinbestand beträgt 50% (relative Produktivität von Misch- versus Reinbestand = $RPP_{1,2} = 1,50$). Art 1 trägt $RPP_{1,(2)} = 0,9$ und Art 2 $RPP_{(1),2} = 0,6$ zum Mischungseffekt bei ($RPP_{1,2} = RPP_{1,(2)} + RPP_{(1),2}$).

Andere Ansätze für die Berechnung von Mischungseffekten (KENNEL, 1965; PRETZSCH et al., 2010) liefern nur geringfügig andere Ergebnisse. In forstwissenschaft-

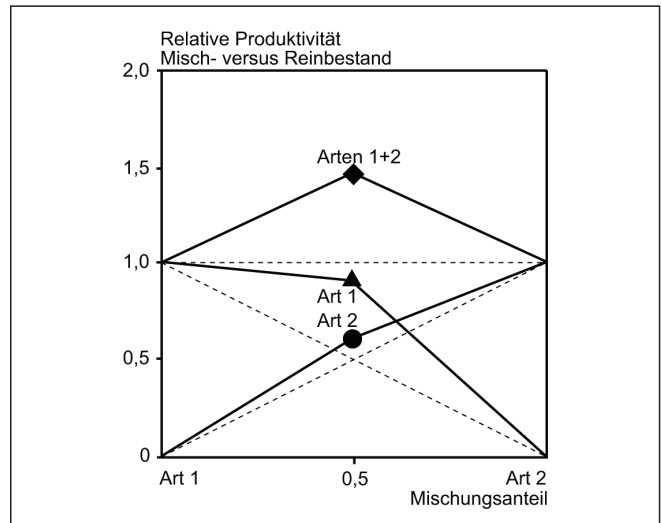


Abb. 5

Kreuzdiagramm zur Veranschaulichung von Mischungseffekten in Abhängigkeit vom Mischungsanteil in Zwei-Arten-Mischbeständen. Die Produktivität der Reinbestände (linke und rechte Ordinate) wird jeweils auf 1,0 standardisiert. Die Abszisse zeigt den Mischungsanteil an. Die sich kreuzenden, gebrochenen Linien im unteren Teil der Grafik repräsentieren die erwartete Produktivität beider Arten ohne Mischungseffekt. Die obere, waagerechte, gebrochene Verbindungslinie zeigt die entsprechende erwartete relative Produktivität des Bestandes insgesamt an. Abweichungen der Arten bzw. des Bestandes insgesamt von diesen Referenzlinien nach oben oder unten zeigen Mehr- oder Minderzuwächse des Misch- gegenüber dem Reinbestand an. In dem Beispiel weist der Mischbestand einen Mischungsanteil von 0,5 (50:50) auf und der relative Mehrzuwachs des Bestandes insgesamt gegenüber benachbarten Reinbeständen beträgt 50% (relative Produktivität von Misch- versus Reinbestand = 1,50). Art 1 trägt 0,9 und Art 2 0,6 zum Mischungseffekt bei.

Cross diagram to illustrate the mixing effect in a two-species mixed stand in comparison to the productivity of a neighbouring pure stand. The productivity of the pure stand (left and right ordinate) is standardized to 1.0.

The abscissa scales the mixing proportion.

The broken lines crossing in the lower part of the graph represent the expected productivity of both species without any admixing effect. The upper horizontal broken line reflects the respective productivity of the stand as a whole. Upward and downward deviations of the individual species or the stand as a whole from those reference lines indicate superiority and inferiority respectively of a multi-species versus a pure stand, in terms of volume growth. In this example, mixing of two species with a proportion of 0.5 (50:50) results in a yield superiority of 50% (relative productivity mixed versus pure = 1.50) in relation to a neighbouring pure stand. Species 1 contributes 0.9 and species 2 0.6 to the additional yield.

lichen Auswertungen wird mitunter das Verhältnis $RPA_{1,2} = p_{1,2}/(p_1 \times m_1 + p_2 \times m_2)$ verwendet. Sofern die Produktivität der Reinbestände nicht allzu unterschiedlich ist, ergeben sich immer sehr ähnliche Ergebnisse ($RPR \cong RPA$). Die im Folgenden für die Quantifizierung von Mehr- und Minderzuwachsen auf Bestandes- und Artenebene verwendeten Kennwerte der relativen Produktivität ($RPR_{1,2}$, $RPR_{1,(2)}$ und $RPR_{(1),2}$) werden in der Mehrzahl von Mischungsanalysen in Agronomie und Forstwissenschaft angewendet. Der Ergebniswert $RPR_{1,2}$ gibt unmittelbar an, wieviel Waldfläche an Reinbeständen gebraucht würde, um denselben Ertrag wie im Mischbestand zu produzieren. RPR-Werte über 1,0 zeigen also eine Überlegenheit von Mischbeständen in der Flächennutzungseffizienz an, Werte von $RPR = 1,0$ eine Effizienzgleichheit von Misch- und Reinbestand, und RPR-Werte kleiner als 1,0 eine Unterlegenheit des Mischbestandes gegenüber dem Reinbestand. Denn im letztgenannten Fall würde ein gewünschter Zuwachs im Reinbestand durch eine kleinere Fläche erbracht als im Mischbestand (VANDERMEER, 1992).

2.5 Ausprägung des Mischungseffektes auf die Bestandesproduktivität entlang ökologischer Standortgradienten

Wie Mischungseffekte von den Standortbedingungen abhängen, hat beträchtliche praktische Relevanz für die Planung ressourcenschonender Produktionsformen, die praktische forstwirtschaftliche Planung und die vorausschauende Anpassung von Wäldern an Klimaänderungen durch standortgerechte Baumartenwahl (GADOW, 2005). Wenn gesichertes Wissen darüber verfügbar ist, auf welchen Standorten mit positiven Mischungsreaktionen zu rechnen ist und wo Mischung Zuwachsminderungen verursacht, werden die Ergebnisse der Mischbestandsforschung noch besser praktisch nutzbar.

Von vielen denkbaren Zusammenhängen zwischen Mischungsreaktionen und Standortbedingungen greift *Abbildung 6* die gängigste Hypothese heraus. Diese geht davon aus, dass der Grenznutzen der Mischung auf produktionschwachen Standorten am größten ist und der Effekt der Mischung mit zunehmender Standortqualität abnimmt (HOLMGREN et al., 1997). Die Ursachen für die deutlich positiven Mischungsreaktionen auf produktionschwachen Standorten und den Rückgang des Gewinns aus der Mischung mit Zunahme der Standortbonität werden in der in den *Abbildungen 2* und *3* dargestellten Interaktion zwischen Begünstigung und Konkurrenz gesehen (CALLAWAY und WALKER, 1997). Zuwachs bzw. Produktivität spiegeln den Nettoeffekt, also die Bilanz aus Begünstigung und Konkurrenz wider. Nach der Stress-Gradienten-Hypothese hat auf produktionschwachen Standorten die Begünstigung die Oberhand und auf produktiveren Standorten die Konkurrenz. Die Begünstigung auf produktionschwachen Standorten entsteht bei geeigneter Mischungsform beispielsweise durch eine positiv wirkende gegenseitige Beschattung mit der damit verbundenen Minderung der Austrocknung, durch die Abbremsung des Windes und eine Reduktion der Respiration, durch Frostschutz bei Überschildung oder durch die erhöhte Wasserspeiche-

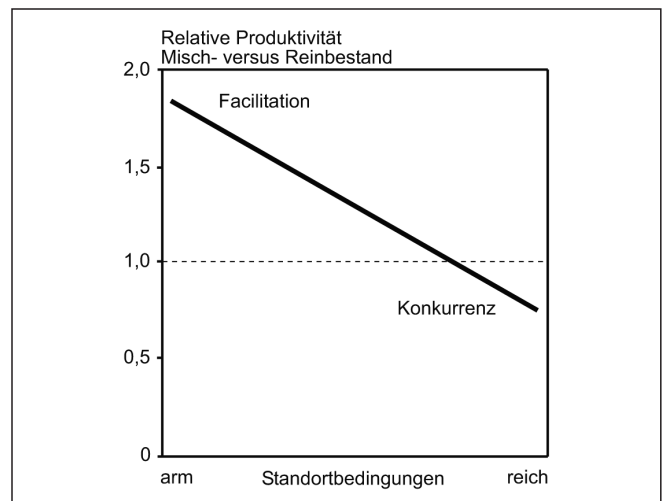


Abb. 6

Kernaussage der Stress-Gradienten-Hypothese in schematischer Darstellung. Zur gegenseitigen Begünstigung (Facilitation) und Mehrzuwachsen durch Baumartenmischung kommt es vor allem auf ärmeren Standorten. Dagegen hat auf besseren Standorten Konkurrenz die Oberhand, und sie kann dort zu neutralen oder sogar negativen Mischungseffekten führen. Im Folgenden wird die Höhenbonität zur Quantifizierung der Standortgüte verwendet. Schematic representation of the fundamental assumption of the stress-gradient-hypothesis. On poor sites facilitation may cause overyielding of mixed versus pure stands. On rich sites, in contrast, competition prevails and may cause neutral mixing effects or even underyielding of mixed versus pure stands. Subsequently we use the site index for quantifying the site quality.

rung bei verbesserten Humusformen. Neben diesen abiotisch begründeten Begünstigungseffekten sind aber auch ressourcengestützte Begünstigungseffekte zu verzeichnen, wie die Verbesserung der Nährstoffversorgung von flachwurzelnden Arten durch tiefwurzelnde Arten oder von Arten mit schwer zersetzbarer Streu durch solche mit leichter abbaubarem Blatt- und Nadelmaterial. Ebenso kann die Stickstoffversorgung durch die Beimischung solcher Baumarten verbessert werden, die in der Lage dazu sind, Luftstickstoff zu binden (BESSLER et al., 2012; FORRESTER et al., 2006). Solche abiotisch oder biotisch begründeten Effekte der Begünstigung dürften auf produktionschwachen Standorten besonders wirksam sein und entlang ökologischer Gradienten mit zunehmender Standortqualität in der Wirkung abnehmen (Gesetz des abnehmenden Grenznutzens: MITSCHERLICH, 1948). Schon allein diese Abnahme der Begünstigung würde in der Bilanz eine Abnahme des Mischungseffektes bewirken. Die Stress-Gradienten-Hypothese geht aber weiter davon aus, dass entlang des ökologischen Gradienten von produktionschwachen zu hochproduktiven Standorten auch der Effekt der Konkurrenz ansteigt, insbesondere die Konkurrenz um Licht (CALLAWAY und WALKER, 1997). Damit gewinnt in der Bilanz von positiv gerichteten Begünstigungseffekten und negativen Konkurrenzeffekten mit zunehmender Standortqualität die den Zuwachs reduzierende Konkurrenz die Oberhand.

3. EVIDENZ AUF GRUNDLAGE LANGFRISTIGER VERSUCHFLÄCHEN UND INVENTURDATEN

Die folgenden Ergebnisse basieren durchweg auf langfristigen Mischbestandsversuchen, die bereits an anderen Stellen hinsichtlich ihres Versuchsdesigns und ihrer Einzelergebnisse vorgestellt, bisher aber nicht zusammenfassend mit Blick auf Mischungseffekte ausgewertet wurden.

Nähere Angaben zu den Mischbestandsversuchen aus **Fichte** und **Buche** finden sich u. a. bei KENNEL (1965), von LÜPKE und SPELLMANN (1997) und PRETZSCH et al. (2010). Die 23 einbezogenen Fichten-Buchen-Mischbestandsversuche liegen in Deutschland, Polen und der Schweiz und umfassen im Einzelnen (von Norden nach Süden) die Versuche Westerhof 40-42, Westerhof 131, Oderhaus 47/49, Knobben 44, Neuenheerse 106, Wieda 114, Kupferhütte 11, Uslar 57, Zobten 39, Dillenburg 91/92/93, Daun 1206/1207, Mitterteich 101, Morbach 1501, Zwiesel 135, Zwiesel 134, Zwiesel 111, Geislingen 76, Ehingen 51, Freising 813, Denklingen 43, Schongau 814, Galmwald 21 und Murten 020/041.

Eine Übersicht über die insgesamt 37 Mischbestandsversuche aus **Eiche** und **Buche** in Polen, Deutschland, und in der Schweiz gibt die Arbeit von PRETZSCH et al. (2012b). Geordnet nach ihrer Lage von Norden nach Süden handelt es sich um die Versuchflächen Barlohe 526, Trittau 334, Gryfino 33/35, Chojna 37/38, Ankum 561, Ankum 564, Hochstift 617/619, Herborn 480, Herborn 1151, Herborn 1169, Schlüchtern 56, Lahnstein 28, Jossgrund 2507, Schweinfurt 803, Lohr 59/60, Trier 4106/4122/4123, Rothenbuch 801, Soonwald 3941/3901, Rohrbrunn 314, Ebrach 132/133, Waldbrunn 105/106, Bad Mergentheim 63, Schöntal 60/61, Fischbach 656, Kelheim 804, Winterthur 42005, Winznau 61021, Gunzgen 61009, Neuendorf 61000, Boudry 42011-016, Galmiz 42018, Greng 42017, Concise 41036-040 und Concise 41195.

Weitergehende Informationen zu den 14 einbezogenen Mischbestandsversuchen aus **Tanne** und **Fichte** finden sich bei JENSEN (1983) und PRETZSCH (2009). Im Einzelnen handelt es sich um die Versuchflächen St. Hjøllund 13, Birkebæk 15, Dejdjerg 17, Klosterheden 19, Ulfborg plantage 21, Bruuns Plantage 22, Haraldslund 24, Vrejlev Kloster 26/27, Revsinghede 38, Gødding 46, Wolfratshausen 96, Traunstein 147/1 und 3, Ruhpolding 110 und Garmisch-Partenkirchen 115/4, 12, 13.

Nähere Angaben zu den 7 einbezogenen Mischbestandsversuchen aus **Kiefer** und **Buche** Schlüsselfeld 49, Schlüsselfeld 50, Ebrach 132/133, Geisenfeld 832/3-6, Amberg 833/2-6 und Elmstein 835/1-3 finden sich bei KÜSTERS et al. (2004).

Die genannten Versuche bauen auf Parzellen oder Bestandesteilen der jeweiligen Baumarten im Rein- und Mischbestand auf. Solche Tripletten (Reinbestand Art 1, Reinbestand Art 2, Mischbestand Arten 1 und 2) ermöglichen Vergleiche zwischen der Produktivität von Rein- und Mischbestand insgesamt und zwischen dem Abschneiden der beteiligten Arten im Rein- und benachbarten Mischbestand. Einbezogen wurden nur unbehan-

delte, schwach und mäßig durchforstete Versuche mit hoher bis maximaler Dichte und weitgehend geschlossenem Kronendach.

3.1 Mittlere Baumproduktivität und Bestandesdichte

Die Bestandesproduktivität (Zuwachs an Trockensubstanz pro Jahr und Einheitsfläche) ergibt sich als Produkt aus dem mittleren Baumzuwachs und der Bestandesdichte. Produktivitätsunterschiede zwischen Misch- und Reinbestand können aus Veränderungen des mittleren Baumzuwachses und der Bestandesdichte resultieren. Im besten Fall nehmen der mittlere Baumzuwachs und die Bestandesdichte der Arten in Mischung im Vergleich zum Reinbestand zu. Im ungünstigsten Fall bewirkt die Mischung eine Abnahme von mittlerem Baumzuwachs und Bestandesdichte im Vergleich zum Reinbestand.

Ob Mischung den mittleren Baumzuwachs oder die Bestandesdichte verändert, ist zum einen für die ökologische Interpretation von Mischungseffekten relevant. Eine Erhöhung des mittleren Baumzuwachses (bei gleicher Baumgröße im Rein- und Mischbestand) zeigt eine verbesserte Ressourcenversorgung oder -nutzung der Bäume an. Eine Erhöhung der Dichte dagegen zeigt an, dass die Packungsdichte im Mischbestand größer als im Reinbestand ist, d. h. dass dort die Mortalität geringer und die carrying capacity (Tragfähigkeit) höher ausfällt. Die Differenzierung zwischen diesen beiden Komponenten der Mischungsreaktion ist deshalb wichtig, weil ein erhöhter mittlerer Baumzuwachs weitgehend unabhängig von der Bestandesdichte zu haben ist, während Produktivitätsgewinne, die auf der Bestandesdichte beruhen, nur bei höherer oder maximaler Dichte wirksam werden.

Abbildung 7a-d zeigt für die Baumartenmischungen Fichte/Buche, Eiche/Buche, Kiefer/Buche und Tanne/Fichte in der in Abschnitt 2.3 eingeführten Darstellungsweise (vgl. Abb. 4) die Mischungsreaktionen auf Versuchflächen mit Blick auf die Bestandesdichte (Abszisse) und den mittleren Baumzuwachs (Ordinate). Alle Graphiken zeigen eine beträchtliche Streuung der Wertepaare in den Quadranten I-IV. Die Gründe für diese große Streuung dürften u. a. in Unterschieden zwischen den Versuchflächen in Bezug auf Durchforstungsart und -stärke, Mischungsanteil und -struktur, biotische und abiotischen Störungen sowie Standortbedingungen sein. Insgesamt fällt aber auf, dass die Mischungsreaktionen überwiegend Steigerungen des mittleren Bestandeszuwachses und der Bestandesdichte zeigen. Beim mittleren Baumzuwachs reichen die prozentualen Abweichungen vom Reinbestand bis +60%, bei der Bestandesdichte bis +50%. Die Nadelbäume Fichte, Kiefer und Tanne zeichnen sich durch eine deutliche Anhebung des mittleren Baumzuwachses aus. Die Laubbaumarten Buche und Eiche erbringen den Mehrzuwachs im Misch- gegenüber dem Reinbestand offensichtlich eher durch eine Erhöhung der Packungsdichte innerhalb des Bestandes.

Derartige Vergleiche des mittleren Baumzuwachses und der Bestandesdichte von Rein- und Mischbestand

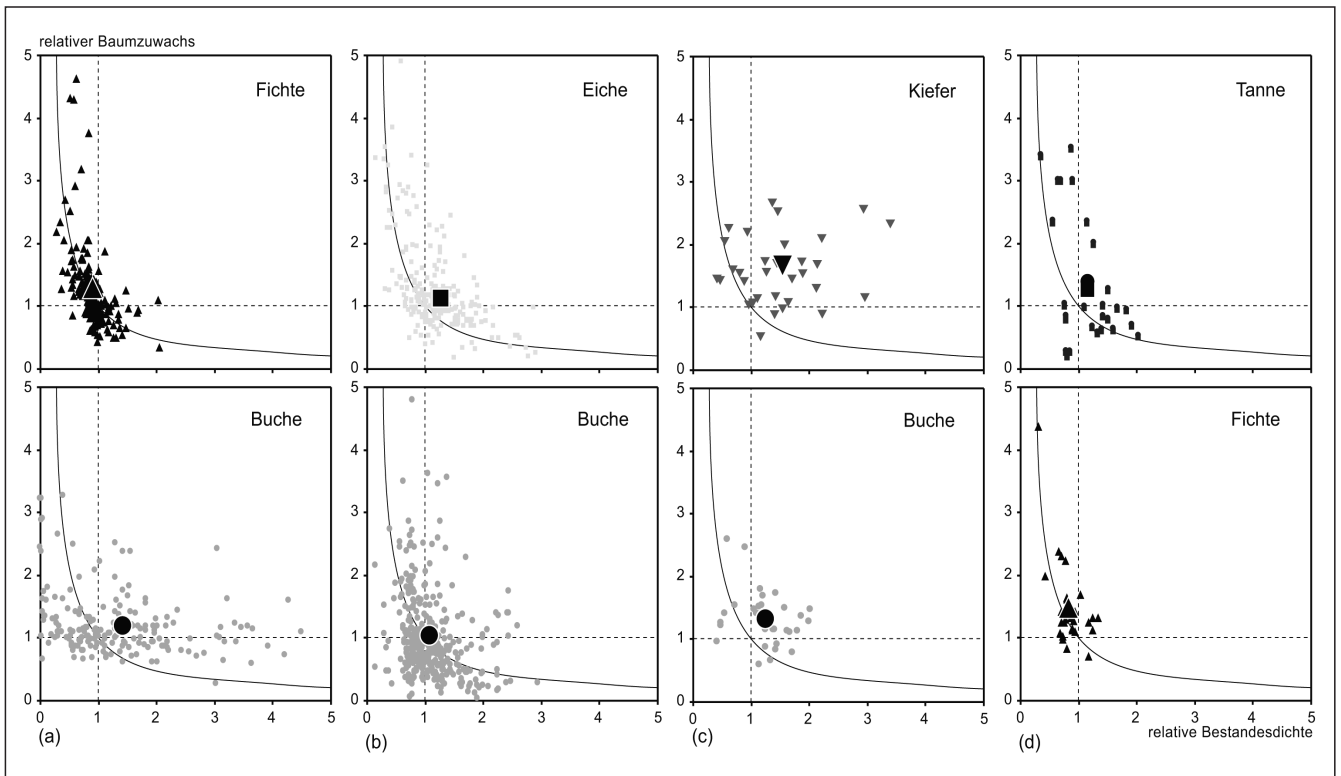


Abb. 7

Effekt der Mischung auf die relative Dichte (Abszisse) und relative Baumproduktivität (Ordinate) im Vergleich zum Reinbestand (Referenz Reinbestand = 1,0). Dargestellt sind Ergebnisse für die Baumartenmischungen (a) Fichte/Buche, (b) Eiche/Buche, (c) Kiefer/Buche und (d) Tanne/Fichte. Die kleinen Symbole repräsentieren die einzelnen Beobachtungswerte aus den Bestandesaufnahmen, die großen Symbole zeigen die mittlere Mischungsreaktion der jeweiligen Art über alle einbezogenen Versuchsflächen an. Zur detaillierten Erklärung der Grafik mit Bedeutung der Hyperbel und der Quadranten I-IV siehe Abb. 4.

Effect of species-mixing on the relative stand density (abscissa) and relative tree productivity (ordinate) in relation to neighbouring pure stands (reference pure stand = 1.0). Results for mixed stands of (a) spruce/beech, (b) oak/beech, (c) pine/beech, and (d) fir/spruce are shown. The small symbols represent all individual observations on long-term plots, the large symbols indicate average responses to admixture in all included plots for the respective species.

For a detailed explanation of the graph, the hyperbola, and the meaning of the quadrants I-IV refer to Fig. 4.

könnten dadurch verfälscht werden, dass die Bäume im Rein- und Mischbestand unterschiedliche Größe (Stammdurchmesser, Baumhöhe, Baumvolumen) haben, und sich allein schon deshalb Baumzuwachs und Bestandesdichte unterscheiden. Sowohl der mittlere Baumzuwachs, als auch die Bestandesdichte ändern sich nämlich mit der mittleren Baumgröße und dem Baumalter. Während das Alter von Rein- und Mischbestand innerhalb der untersuchten Tripletten gleich ist, könnten unterschiedliche Baumgrößen aufgrund der größenabhängigen Veränderung von Zuwachs und Dichte zu Verzerrungen beim Zuwachs- und Dichte-Vergleich führen. Deshalb wurden sowohl die Werte der Bestandesdichte als auch die der Baumproduktivität von größenbedingten Unterschieden bereinigt (vgl. PRETZSCH, 2010). Eine solche allometrische Adjustierung erbrachte aber nur geringfügige Veränderungen von weniger als 1% gegenüber dem unkorrigierten Vergleich von mittlerem Baumzuwachs und Bestandesdichte zwischen Rein- und Mischbestand. Deshalb wurden für die hiesige Ergebnisdarstellung (Abb. 7) die originalen Relativwerte ohne allometrische Korrektur verwendet.

3.2 Mischung und Bestandesproduktivität

In den Kreuzdiagrammen der Abbildung 8 sind der Übersicht halber nur die Mischungseffekte der Bestände insgesamt dargestellt. Die Mischungseffekte gesondert nach Baumarten werden in Abschnitt 3.3 näher behandelt. Die Mischungseffekte betragen im Mittel bei Fichte und Buche 22%, bei Eiche und Buche 20%, bei Tanne und Fichte 15% und bei Kiefer und Buche 79%. Die Analyse der Mischung aus Kiefer und Buche basiert auf einer relativ schmalen Datenbasis, so dass der hohe Produktivitätsgewinn durch Mischung nur unter Vorbehalt berichtet wird. Die Ergebnisse zeigen, dass auf den in die Untersuchung einbezogenen Standorten die Produktivität durch Mischung im Mittel erhöht wird, und dass das Reaktionsspektrum von deutlichen Mehrzuwächsen bis zu deutlichen Minderzuwächsen der Mischbestände im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen reicht. Die Betrachtung der Punktwolken zwischen den jeweiligen linken und rechten Ordinaten wirft die Frage auf, welche Ursachen hinter der Streuung der Mischungsreaktionen stecken, d.h. wodurch es zu signifikanten

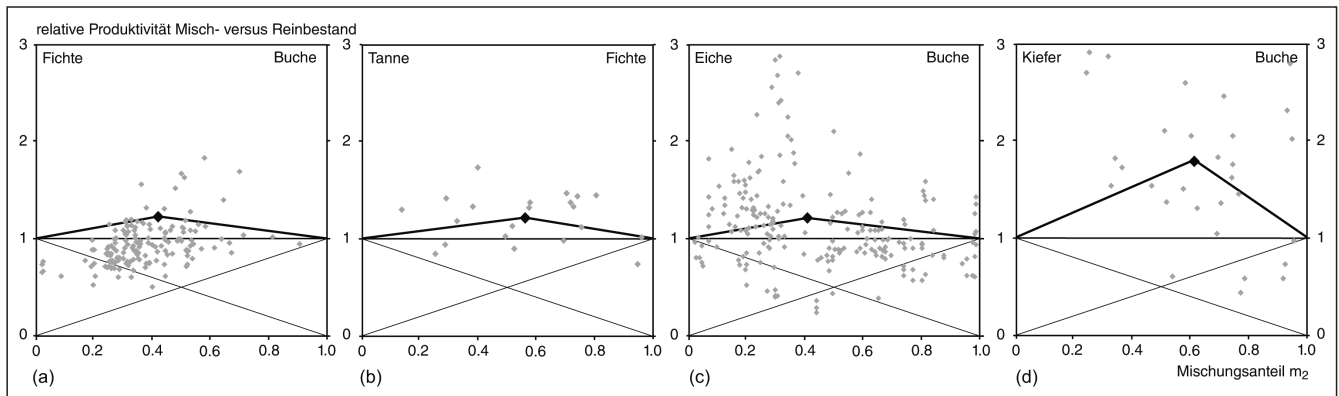


Abb. 8

Produktivitätsrelation zwischen Rein- und Mischbeständen aus (a) Fichte und Buche, (b) Eiche und Buche, (c) Kiefer und Buche und (d) Tanne und Fichte bei unterschiedlichen Mischungsanteilen.

Dargestellt ist die Trockenstoffleistung der Mischbestände in Relation zur Leistung benachbarter Reinbestände (1,0-Linie).

Eingetragen sind die Beobachtungswerte von den einbezogenen Versuchsflächen (kleine Symbole) und die mittlere Mischungsreaktion über mittlerem Mischungsanteil (großes Symbol auf oberer dachförmiger Linie).

Relationship between the productivity of pure and mixed stands of (a) Norway spruce and European beech, (b) Sessile oak and European beech, (c) Scots pine and European beech, and (d) Silver fir and Norway spruce depending on the proportions of admixture. The dry matter growth of the mixed stands is shown in relationship to the performance of neighbouring pure stands (1.0-reference line). The graphs display the observed responses to admixture on the included experimental plots (small symbols) and the average responses to admixture for the average admixture proportion (large symbols above the upper roof-shaped line).

Mehrzuwächsen, aber auch zu empfindlichen Minderzuwächsen im Mischbestand gegenüber benachbarten Reinbeständen kommen kann.

3.3 Mischungseffekte und Standortqualität

Im Folgenden wird der statistische Zusammenhang zwischen Mehr- bzw. Minderzuwächsen ausgewählter Baumarten im Misch- gegenüber dem Reinbestand und der Standortqualität untersucht. Als unabhängige Variable wird die Oberhöhenbonität der jeweiligen Baumart im Reinbestand verwendet und als abhängige Variable ihre relative Produktivität im Misch- gegenüber dem Reinbestand. Als unspezifischer Weiser für die Standortqualität dient die Oberhöhenbonität im Alter 100 nach den gängigen Ertragstafeln [Fichte: ASSMANN und FRANZ (1963), Buche: SCHÖBER (1972), Kiefer: WIEDEMANN (1943b); Tanne: HAUSSER (1956); Eiche: JÜTTNER (1955)]. Die relative Produktivität von Misch- gegenüber Reinbestand wird berechnet durch Hochskalierung der Produktivität in den betrachteten Mischbeständen auf Hektar-Werte. Dies geschieht durch Teilung der beobachteten Produktivität pro Fläche durch den Mischungsanteil, berechnet auf der Basis von Trockenmasse (vgl. RPR-Werte in Abschn. 2.4). Für die gegebenen Baumarten (Fichte, Buche, Eiche, Kiefer und Tanne) wird jeweils ihre relative Produktivität ($RPR_{1,(2)}$ bzw. $RPR_{(1),2}$) auf der y-Achse aufgetragen und die Oberhöhenbonität auf der x-Achse.

Abbildung 9 zeigt, dass bei allen fünf Baumarten eine Abnahme der relativen Produktivität mit zunehmender Höhenbonität festzustellen ist. Zur näheren Prüfung des Einflusses von Bestandescharakteristika auf die Mischungsreaktion wurde für jede der mit Versuchsflächen abgedeckten Baumarten eine Kovarianzanalyse

gerechnet (Tabelle 1). Als abhängige Variable wurde die relative Produktivität der jeweiligen Baumart (Grundbaumart) verwendet, d.h. das Verhältnis zwischen dieser Baumart im Mischbestand gegenüber ihrer Leistung im Reinbestand (artspezifische RPR-Werte). Als unabhängige Variablen wurden unter anderem der Mischungsanteil der Begleitbaumart, die Mittelhöhe der Grundbaumart, das Verhältnis zwischen der Höhe der Grundbaumart und der Höhe der Begleitbaumart und die Oberhöhe der Grundbaumart im Alter 100 gewählt (vgl. Tabelle 1). Als Gruppierungsvariablen flossen die Baumarten der Beimischung in das Modell mit ein. Dabei wurde die in Tabelle 1 angegebene Mischbaumart BA_2 jeweils als Referenzgruppe verwendet, und die weiteren Baumarten wurden in Form der Dummy-Variablen BA_3 bzw. BA_4 eingeführt. Bei der Kovarianzanalyse für die Fichte dient beispielsweise die Tanne als Referenzgruppe, die Buche als BA_3 und die Kiefer als BA_4 .

In die Kovarianzanalyse wurden nur solche unabhängigen Variablen in das Modell aufgenommen, die auf dem Niveau $p < 0,05$ gesichert waren. Für die graphische Darstellung in Abbildung 9 wurde $m_2 = 0,5$, $hg_1/hg_2 = 1,0$ und $hg_1 = 20$ eingesetzt. Das heißt, die mit den Geraden abgebildeten Mischungsreaktionen beziehen sich auf 50:50 Mischungen, auf genau gleich hohe Mischbestände und auf Bestände mittlerer Entwicklungsphase mit einer Mittelhöhe von 20 m. Tabelle 1 ist zu entnehmen, dass bei allen 5 Baumarten der Mischungseffekt mit zunehmender Oberhöhenbonität signifikant abnimmt.

Die Mischungseffekte hängen von der Art der Beimischung ab. Die Kovarianzanalyse der Fichte erbringt, dass die Tanne den geringsten Mischungseffekt verursacht, eine Beimischung der Buche den Mehrzuwachs erhöht (0,10) und die Beimischung der Kiefer zu einer

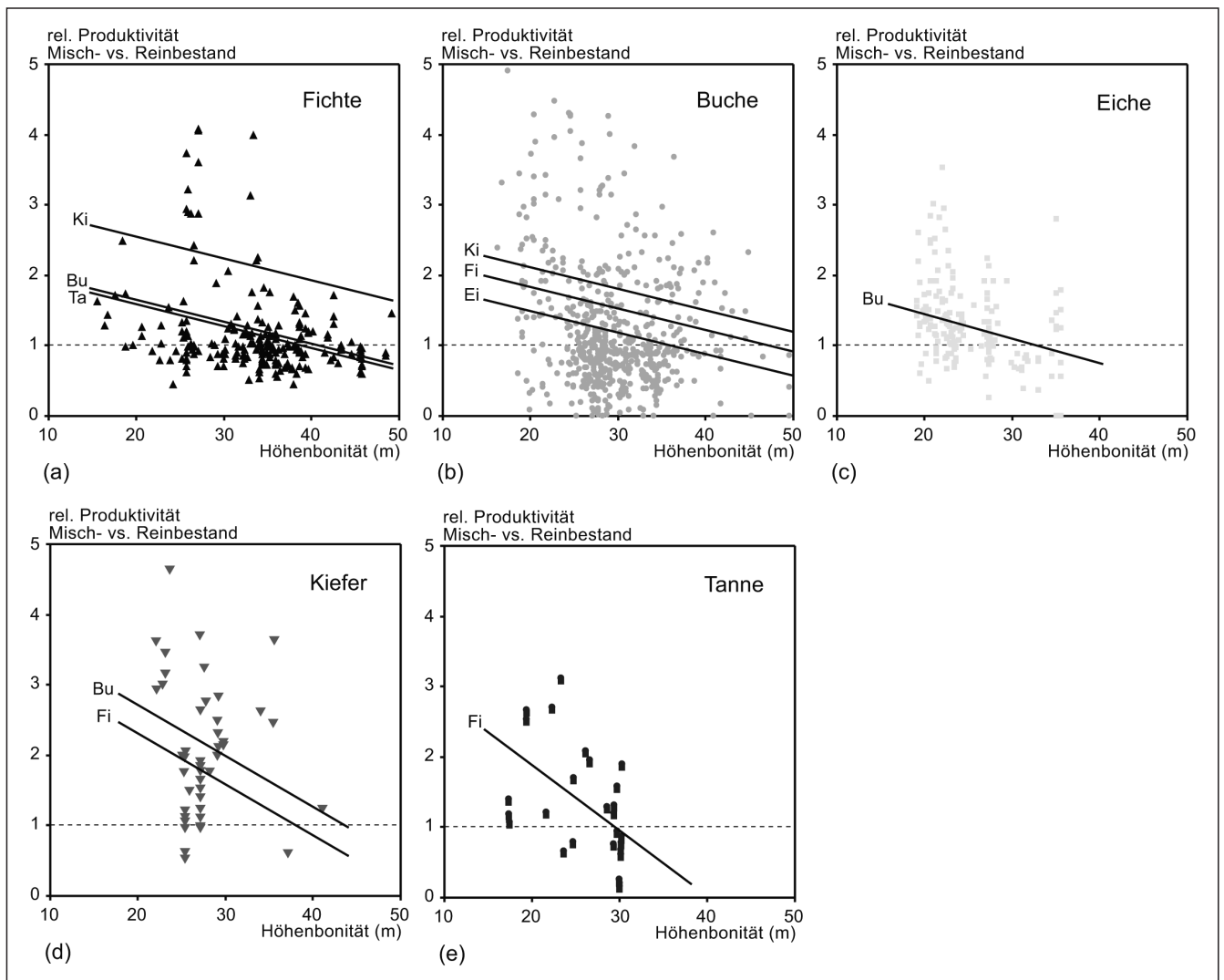


Abb. 9

Mischungsreaktionen der Baumarten Fichte, Buche, Eiche, Kiefer und Tanne in Abhängigkeit von der Oberhöhenbonität. Dargestellt ist die relative Produktivität dieser Arten in Mischung im Vergleich zu ihrer Produktivität im Reinbestand (1,0-Linie).

Die eingetragenen Ausgleichsgeraden zeigen ihre Reaktion auf verschiedene Mischbaumarten (Fi = Fichte, Bu = Buche, Ei = Eiche, Ki = Kiefer, Ta = Tanne). Die Geraden basieren auf den Regressionsmodellen in *Tabelle 1*.

Admixture effect of Norway spruce, European beech, Sessile oak, Scots pine, and Silver fir depending on site conditions indicated by the site index. The relative productivity of the species in mixture versus its performance in a pure stand is shown (1.0-line).

The regression lines display the species' responses to different admixtures (Fi = Norway spruce, Bu = European beech, Ei = Sessile/Common oak, Ki = Scots pine, Ta = Silver fir). The straight lines are based on the models presented in *Table 1*.

ganz deutlichen Erhöhung des Mischungseffektes beiträgt (1,19). Bei der Baumart Buche ist der Mischungseffekt von Eiche am geringsten, jener von Fichte höher und am deutlichsten erhöht wiederum die Kiefer den Mischungseffekt (0,60). Für Eiche und Tanne liegen nur Mischungen mit Buche bzw. Fichte vor, sodass hier kein Ranking möglich ist. Für die Kiefer gilt, dass die Beimischung von Buche wirksamer ist (0,52) als die Beimischung von Fichte.

In weiten Teilen der Bonitätsbereiche liegen die in den *Abbildungen 9a-e* dargestellten Geraden mit deutlichem Abstand über der 1,0-Linie. Das ist gleichbedeutend

damit, dass auf produktionschwachen und mittleren Standorten mit deutlich positiven Mischungseffekten auf die Produktivität zu rechnen ist und es nur bei sehr guten Standorten zu neutralen oder gar negativen Mischungseffekten kommt. Die Besetzung der Kovarianzanalysen mit Mischbaumarten, die Stichprobenumfänge und die Bestimmtheitsmaße ($R^2 = 0,14-0,42$) zeigen, dass zwar erste tendenzielle Aussagen zum Zusammenhang zwischen Bonität und Mischungseffekt möglich sind, dass diese aber eher den Charakter von Arbeitshypothesen als von abgesicherten Regeln oder gar Theorien besitzen.

Tab. 1

Statistische Analyse des Zusammenhangs zwischen Mischungseffekt und Standortbonität. Ergebnisse der multiplen linearen Regression zur Schätzung der relativen Produktivität (RPR-Werte) verschiedener Arten (BA₁) im Mischbestand in Abhängigkeit vom Mischungsanteil der Begleitbaumart (m₂), Mittelhöhe der Grundbaumart (hg₁), Höhenrelation zwischen Grundbaumart (BA₁) und Mischbaumart (hg₁/hg₂), Oberhöhe der Grundbaumart im Alter 100 und Baumart der Einmischung BA₂, BA₃, BA₄ (dummy-vercodete Gruppierungsvariablen mit BA₂ als Referenzgruppe).

Es wurden nur unabhängige Variablen mit einem signifikanten Erklärungsbeitrag (p < 0,05) in das Modell aufgenommen.

Stichprobenumfang, n; Bestimmtheitsmaß des Gesamtmodells, R².

Statistical analysis of the relationship between mixing effect and site conditions (indicated by the site index). Results of the regression analyses for predicting relative stand productivity (RPR-values) of different species (BA₁) in mixed stands depending on mixture proportion of the admixed species (m₂), the mean height of the target species (hg₁), the relationship between mean height of the target species (BA₁) and the admixed species (hg₁/hg₂), the dominant height of the target species at age 100, and the species basal areas BA₂, BA₃, BA₄ of the admixtures (dummy-coded grouping variables with BA₂ as reference group). All independent variables contribute significantly (p < 0.05) to predicting the mixing effect. Sample size, n; coefficient of determination, R².

Grundbaumart BA ₁ Beimischung BA ₂ , BA ₃ , BA ₄	Fichte Ta, Bu, Ki	Buche Ei, Fi, Ki	Eiche Bu	Kiefer Fi, Bu	Tanne Fi
rel. Produktivität BA ₁					
Konstante	1.54	-0.03	1.84	4.45	3.30
m ₂	0.88	1.42	-0.33	-1.82	1.02
hg ₁	-	0.02	0.02	-	-
hg ₁ /hg ₂	-	1.01	-	-	-
Höhenbonität BA ₁	-0.03	-0.03	-0.03	-0.07	-0.10
dummy BA ₃	0.10	0.33	-	0.52	-
dummy BA ₄	1.19	0.60	-	-	-
n gesamt	223	648	215	49	32
R ² gesamt	0.38	0.18	0.14	0.24	0.42

4. DISKUSSION

4.1 Ursachen für Mischungseffekte

Als wichtigste Ursache für Mehr- und Minderzuwächse durch Mischung wird die Nischenkomplementarität zwischen Arten angesehen, welche den Wettstreit um Ressourcen in Mischbeständen gegenüber Reinbeständen entspannen kann (MORIN et al., 2011). Beispielsweise konzentrieren sich in homogenen Reinbeständen aus der flach wurzelnden Fichte die Bewurzelung und Wasseraufnahme auf den oberen Bodenhorizont. In Mischung mit der tendenziell tiefer wurzelnden Buche kann sich die Konkurrenz vermindern, weil beide Baumarten in der Strategie der Raumbesetzung differieren (WIEDEMANN, 1942). Eine weitere Ursache für Vorteile von Misch- gegenüber Reinbeständen besteht darin, dass zwei Pflanzen oder Populationen in einer Weise interagieren können, dass die eine Art positive Effekte auf die andere ausübt (VANDERMEER, 1992; LEI et al., 2012). Beispiele für Begünstigung sind die Phänomene der atmosphärischen Stickstoffbindung (RICHARDS et al., 2010) oder des hydraulischen Wasseraufstiegs (DAWSON, 1993; LUDWIG et al., 2003) durch eine Art, mit positivem Effekt auf die Stickstoff- bzw. Wasserversorgung der anderen.

Vorteile von Mischung sind nach weit verbreiteter Auffassung auf nährstoffarmen und trockenen Standorten deutlicher ausgeprägt als auf fruchtbaren Standorten (PRETZSCH, 2012). Die Stress-Gradienten-Hypothese geht davon aus, dass auf armen Standorten Begünstigung vorherrscht, während auf fruchtbaren Standorten Konkurrenz die Oberhand gewinnt (CALLAWAY und WALKER, 1997). Solche Aussagen über Art und Ausmaß von Mischungsreaktionen und ihrer Abhängigkeit von Standortbedingungen basieren zumeist auf langfristiger Beobachtung von Bäumen oder Beständen entlang ökologischer Gradienten (zum Beispiel entlang von Gradienten, die von nährstoffreichen zu -armen oder von gut wasserversorgten zu trockenen Standorten reichen). Allerdings kann angenommen werden, dass Nischenkomplementarität und Begünstigung sich nicht nur darin äußern, dass Bäume oder Bestände auf lange Sicht in Mischung gegenüber Reinbeständen auf produktionschwachen Standorten besser abschneiden als auf fruchtbaren Standorten, sondern, dass solche Mischungseffekte auch ganz besonders deutlich in ungünstigen Jahren gegenüber günstigen Jahren auftreten (zum Beispiel in Trockenjahren gegenüber Jahren mit normaler oder überdurchschnittlicher Wasserver-

sorgung). Produktionsschwache Standorte dürften u.a. dadurch charakterisiert sein, dass hier eine erhöhte Frequenz an ungünstigen Jahren auftritt. Demnach dürften die langfristigen Mischungseffekte auf die Produktivität in ungünstigen Jahren dort besonders deutlich sichtbar werden und die Mehrzuwächse im Misch- gegenüber Reinbestand in solchen Jahren und auf Standorten wo solche Bedingungen vorherrschen, besonders ausgeprägt sein.

Der aufgezeigte abnehmende Grenznutzen der Mischung mit zunehmender Standortqualität ist gleichbedeutend damit, dass ungünstige Ressourcenversorgung und Umweltfaktoren von Ökosystemen zumindest teilweise durch verstärkte gegenseitige Förderung kompensiert oder überkompensiert werden können. Eine solche Abpufferung von Stress, insbesondere auf produktionschwachen Standorten, könnte bedeuten, dass auf solchen Standorten eine Mischung besonders wirksam ist. Im Falle einer Standortverschlechterung durch Klimaveränderungen kann die Mischung ein besonders effizientes Mittel zur Stabilisierung des Zuwachses sein (PRETZSCH, 1999). Auch den sich häufenden Extremjahren (Hitze, Trockenheit, Nährstoffblockade) kann auf produktionschwachen Standorten durch eine geeignete Mischung und der daraus resultierenden Begünstigung besonders wirksam begegnet werden.

Unterstellen wir, dass ungünstige Standortbedingungen letztlich durch eine Häufung von Jahren mit ungünstigen Wuchsbedingungen zustande kommen, günstige Standorte hingegen durch Häufung von Jahren mit besonders positiven Wuchsbedingungen, so dürfte das in *Abbildung 9* für einen räumlichen Gradienten gezeigte Muster auch für zeitlich aufeinander folgende ungünstige bzw. günstige Jahre gelten (PRETZSCH et al., 2012a). Das führt zu der Überlegung, ob nicht in ungünstigen Jahren Begünstigung und in günstigen Jahren Konkurrenz die Oberhand gewinnt, ähnlich wie das für ungünstige und günstige Standorte gezeigt wurde.

4.2 Praktische Relevanz

Über den Effekt der Mischung auf die Wirkungen und Leistungen von Wäldern wie Biodiversität, Waldästhetik, Erholung und Schutz liegen zahlreiche Untersuchungen vor (HECTOR und BAGCHI, 2007; JACTEL und BROCKERHOFF, 2007; ZHANG et al., 2012). Ebenso ist die Bedeutung von Baumartenmischungen für die Risikoversorge gegenüber Insektenkalamitäten, Windwurf, Eisbruch sowie gegenüber Holzpreisvolatilität untersucht (GRIESS und KNOKE, 2011; KNOKE et al., 2005; LÜPKE und SPELLMANN, 1997). Über den Effekt der Mischung auf die Produktivität von Waldbeständen unter weitgehend ungestörten Bedingungen und bei Vollbestockung (mittlerer bis maximaler Bestandesdichte) wurden zwar zahlreiche konzeptionelle Überlegungen angestellt (KELTY, 1992; KÖRNER, 2002; SCHERER-LORENZEN et al., 2005), es liegen aber nur wenige zusammenfassende quantitative Aussagen vor (PRETZSCH et al., 2012b). Produktivitätssteigerungen durch Mischung unter Normalbedingungen sind aber für die Forstpraxis besonders relevant, weil sie eine inhärente Wirkung der Mischung darstellen, allenfalls durch

Standortbedingungen modifiziert, aber nicht durch abiotische, biotische oder ökonomische Risiken eliminiert werden können.

Nach den in Abschnitt 3 gezeigten Ergebnissen kann die Flächenproduktivität von Wäldern durch Mischung signifikant gesteigert werden. Die im Ergebnisteil vorgestellten mittleren Mehrleistungen von Misch- gegenüber Reinbeständen von 20% sind gleichbedeutend mit einer Erhöhung der Ressourcennutzungseffizienz und einer Verringerung des Landflächenverbrauchs um 20% für eine gegebene Biomasseproduktion. Aus den Ergebnissen wird das Grundmuster erkennbar, nach dem die einbezogenen Nadelbaumarten aus der Mischung eher Vorteile in der mittleren Produktivität pro Baum ziehen, während die Laubbaumarten ihre Packungsdichte steigern, und auf diese Weise eine höhere Bestandesproduktivität erzielen. Das für mehrere Baumarten festgestellte Reaktionsmuster, wonach Mischungseffekte auf produktionschwachen Standorten besonders signifikant ausfallen, bedeutet, dass sich Mischung insbesondere auf produktionschwachen und mittleren Standorten lohnt, und dass solche Bestände Mängel in der Ressourcenversorgung, wie sie beispielsweise durch ungünstige Klimaveränderungen oder in Extremjahren auftreten, besser abpuffern können. Die Ergebnisse unterstützen damit die Bemühungen der Forstpraxis, den Anteil an Mischwäldern im Rahmen eines naturnahen Waldbaus zu vermehren (z.B. LEIBUNDGUT, 1987; KOHNLE und KLÄDTKE, 2010; WEIDENBACH und KOHNLE, 2010). Die festgestellten Zusammenhänge zwischen Produktivität und Standortbedingungen unterstreichen zudem die Notwendigkeit, diese Aspekte bei der standörtlichen Zuordnung der Baumartenmischungen und der Entwicklung waldbaulicher Behandlungsprogramme stärker zu berücksichtigen. Tatsächlich gehen die aufgezeigten Mischungseffekte deutlich über standraumabhängige Durchforstungseffekte hinaus und sind außerdem wesentlich einfacher zu realisieren. Da Mischung in den meisten Fällen sowohl über eine Steigerung der mittleren Produktivität als auch über eine Steigerung der Dichte wirkt, besteht auch kaum die Gefahr, dass Mischungseffekte bei der Standraumregulierung vollständig verschwinden. Die Auswertungen zeigen im Mittel eine deutliche Produktionssteigerung, aber gleichzeitig auch eine erhebliche Variationsbreite der Ergebnisse in Abhängigkeit von der Baumartenkombination, der Bestandesdichte, der Standortgüte und anderen Faktoren. Wenn das Potential von Produktivitätssteigerungen durch Mischung ausgeschöpft werden soll, dann führt nichts an einer besseren Berücksichtigung der biologischen Ursachen für die Mehr- bzw. Minderzuwächse vorbei. Nur wenn die Ursachen bekannt sind, können im Rahmen von waldbaulichen Konzepten (Bestandesbegründung, Durchforstung, Ernte) Mehrzuwächse realisiert und Minderzuwächse vermieden werden.

4.3 Relevanz für Modellbildung und Theorie der Ökologie

Für die forstwirtschaftliche Planung und forstwissenschaftliche Szenarioanalysen in Mitteleuropa haben sich

in den zurückliegenden Jahren dynamische Einzelbaummodelle durchgesetzt, die häufig distanzabhängig angelegt sind (GROTE und PRETZSCH, 2002; MARTIN und BRISTER, 1999; PRETZSCH et al., 2002; PRETZSCH, 2009; SIEKIERSKI, 1991). Bei den für die Modellparametrisierung verwendeten Versuchsflächendaten handelt es sich überwiegend um Reinbestände (GADOW und HUI, 1999; HANSEN und NAGEL, 2012; NAGEL, 1999). Aufgrund ihres räumlich-expliziten Modellcharakters eignen sich distanzabhängige Modelle besonders gut für die Abbildung von Mischbeständen. In den derzeit verwendeten Modellfunktionen kommen aber zumeist die Unterschiede zwischen intra- und inter-spezifischen Nachbarschaftseffekte zwischen Baumarten nicht in ausreichendem Maße zum Ausdruck. Die Produktivität von Bäumen und Beständen wird nach vorliegender Untersuchung durch Baumartenmischung vor allem in zweierlei Hinsicht modifiziert: Zum einen verändert Mischung die Zuwachsrates von Einzelbäumen bzw. die mittlere Zuwachsrates pro Individuum der unterschiedlichen Baumarten. Zum anderen kann die Bestandesdichte durch die Mischung verändert werden, d.h. im Mischbestand können mehr oder weniger Bäume überleben und koexistieren als im Reinbestand. Prinzipiell lassen sich diese zwei genannten Mischungseffekte in räumlich expliziten Einzelbaummodellen folgendermaßen integrieren. (i) Die in Einzelbaummodellen prinzipiell als exponentiell fallend modellierte Zuwachs-Dichte-Beziehung kann so modifiziert werden, dass das ganze Spektrum von positiven bis negativen Abweichungen von der Grundreaktion im Reinbestand abbildbar wird. Mischung kann dann im Modell den Zuwachs eines Baumes bei gegebener Dichte gegenüber dem Reinbestand erhöhen oder verringern. (ii) Mischung bewirkt häufig aber auch eine Veränderung der maximalen Bestandesdichte, die in Einzelbaummodellen durch eine obere Grenzbeziehung zwischen Baumzahl und Baumgröße (self-thinning-Linie) repräsentiert wird. Wird die Höhenlage dieser oberen Grenzbeziehung in Abhängigkeit von Baumartenkombination und Standortbedingungen modifiziert, dann bewirkt das eine Erhöhung bzw. Verringerung der maximalen Dichte und der Anzahl von Bäumen gegebener Größe, die im Modell auf einer Einheitsfläche überleben kann.

Die aufgedeckten Zusammenhänge zwischen den Mischungseffekten der Baumarten und der Höhenbonität korrespondieren mit der Stress-Gradienten-Hypothese von CALLAWAY und WALKER (1997). Die höchsten Mehrzuwächse in Folge von Mischung wurden auf den ärmsten Standorten festgestellt. Die Höhe dieser Mehrzuwächse hängt jeweils von der beigemischten Baumart ab. Mit zunehmender Höhenbonität sinken die Mehrzuwächse. Unter optimalen Wuchsbedingungen kommt es zu neutralen oder vereinzelt sogar zu negativen Mischungseffekten. Einen Beitrag zur Interpretation dieser Reaktionsmuster liefert die in Abschnitt 3.1 getroffene Feststellung, dass Konkurrenz und Begünstigung im Rein- und insbesondere in Mischbeständen immer simultan ablaufen. Die Feststellung, dass die untersuchten Arten im Mischbestand bezüglich der Trockensubstanzproduktion tendenziell produktiver

sind als im Reinbestand, kann zunächst durch die Nischendifferenzierung und die damit verbundene Konkurrenzreduktion erklärt werden. Das Ausmaß der Konkurrenzreduktion hängt zum einen von der Artenkombination ab. Zum Beispiel profitiert die Fichte mehr in einer Kombination mit Kiefer als in einer Kombination mit Tanne oder Buche (vgl. *Tabelle 1*). Das Ausmaß der Begünstigung zwischen den Arten hängt zum anderen von der Standortqualität ab. Der Grenznutzen gegenseitiger Förderung scheint auf produktionschwachen Standorten größer zu sein als auf produktiveren Standorten. Auf produktionschwachen Standorten dürfte die Einzelpflanze weniger durch Licht limitiert werden, sondern vielmehr durch Wasser oder Nährstoffe. Zusätzliche Gaben dieser bodengebundenen Ressourcen dürften umso stärker wirken, je ärmer die Ausgangssituation ist. Nach dem Gesetz des abnehmenden Grenznutzens (MITSCHERLICH, 1948) ist die Wirkung von Begünstigung durch zusätzliche Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit aufgrund von Mischung umso geringer, je besser die Ausgangssituation ist. Auf besonders gut versorgten Standorten dürften Begünstigungseffekte mit Blick auf eine Verbesserung der Wasser- und Nährstoffversorgung nur noch wenig relevant sein, weil der einzelne Baum hier stärker durch das Licht limitiert ist und weniger Nutzen aus einer weiter verbesserten Wasser- oder Nährstoffversorgung ziehen kann.

In Diskussion ist nach wie vor, welche Abhängigkeit zwischen der Produktivität und der Artenvielfalt von Pflanzenbeständen besteht (KÖRNER, 2002, S. 985). HECTOR et al. (1999) unterstellen eine asymptotisch verlaufende Sättigungskurve, d.h. einen abnehmenden Grenznutzen der Mischung bei Zunahme der Artenzahl in einem Bestand. Unsere Untersuchungsergebnisse zeigen dagegen, dass zumindest bei einem Anstieg von einer auf zwei Arten der Produktivitätsgewinn von den Standortbedingungen abhängt. Während die Produktivität auf ungünstigen Standorten von Rein- zu Mischbeständen signifikant ansteigt, ist ein solcher Anstieg auf Standorten mittlerer Höhenbonität deutlich geringer ausgeprägt. Auf besonders günstigen Standorten steigt die Produktivität vom Rein- bis zum Mischbestand nach den Ergebnissen unserer Untersuchung dagegen kaum mehr an oder nimmt sogar ab. In *Abbildung 9* wurde gezeigt, dass der Zusammenhang zwischen Artenzahl und Produktivität zusätzlich von den Standortbedingungen abhängen kann. Das heißt, dass sich die in der Literatur zu findenden unterschiedlichen Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Artenzahl und Produktivität nicht unbedingt widersprechen müssen, sondern vermutlich integrieren lassen, sofern neben der Artenzahl und der Produktivität als dritte Dimension die Standortgüte einbezogen wird.

Die vorliegende Arbeit geht von der reinen Quantifizierung zum Verstehen der Mischung über, indem Mischungsreaktionen mit Blick auf mittlere Produktivität und Dichte separiert werden. Eine noch weitere Verfolgung von Mischungseffekten bis auf Bauebene oder Organebene wird das Verstehen und Vorhersagen von Mischungsreaktion künftig weiter verbessern.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Der Aufsatz gibt eine Übersicht über theoretische Vorstellungen und empirische Fakten zur Produktivität von Misch- gegenüber Reinbeständen. Im theoretischen Teil werden zunächst Mischungseffekte auf Bauebene aus der Interaktion von Begünstigung und Konkurrenz abgeleitet (Abb. 1-3). Durch Baumartenmischung kann es zu einer Modifikation von Begünstigung oder Konkurrenz und dadurch zu Veränderungen der Produktivität gegenüber dem Reinbestand kommen. Solche Mischungseffekte können sich zum einen in einer Veränderung der mittleren Produktivität von Einzelbäumen äußern, zum anderen in einer Erhöhung der Packungsdichte von Bäumen in Misch- gegenüber Reinbeständen (Abb. 4). Die Zusammenwirkung von Zuwachs- und Dichteeffekt erbringt den Effekt der Mischung auf die Bestandesproduktivität insgesamt. Dieser Gesamteffekt kann durch Maßzahlen für die relative Produktivität (LER, RYT, RPR) quantifiziert oder durch Kreuzdiagramme veranschaulicht werden kann (Abb. 5).

Eine konzeptionelle Vorstellung vom Zusammenhang zwischen Mischungseffekten und Standortbedingungen vermittelt die Stress-Gradienten-Hypothese. Sie geht davon voraus, dass Mischungseffekte mit Blick auf die Einzelbaumproduktivität oder die Bestandesdichte auf produktionschwachen Standorten eher positiv ausfallen; auf produktiveren Standorten dagegen eher neutral oder sogar negativ. Dies resultiert aus dem Zusammenspiel von Begünstigung, die auf produktionschwachen Standorten die Oberhand hat und Konkurrenz, die auf produktiveren Standorten dominiert (Abb. 6).

Im zweiten Teil der Arbeit werden aus langfristigen Versuchsflächen zu den Mischungen Fichte/Buche, Eiche/Buche, Kiefer/Buche und Fichte/Tanne empirische Fakten abgeleitet. Bei den Versuchen handelt es sich jeweils um Triplets von Parzellen (zwei Reinbeständen und einem Mischbestand aus zwei verschiedenen Baumarten), die zum Teil seit mehr als 100 Jahren unter Beobachtung stehen und entlang eines ökologischen Gradienten von Dänemark über Polen und Deutschland bis in die Schweiz angesiedelt sind. Die Mehrzahl der Versuche liegt in Bayern und Niedersachsen.

Die Mischung bewirkt eine Steigerung der mittleren Baumproduktivität (Trockensubstanz) bis zu 60% und eine Anhebung der Bestandesdichte bis zu 50% (Abb. 7). Während die Nadelbaumarten auf Mischung insbesondere mit einer Anhebung der mittleren Baumproduktivität reagieren, äußert sich Mischung bei Laubbäumen eher in einer Anhebung der carrying capacity (Tragfähigkeit). Bei insgesamt positiven Mischungseffekten mit Blick auf Baumproduktivität und Bestandesdichte streuen die Beobachtungswerte bei allen Baumartenkombinationen beträchtlich, da Mischungsanteile, Mischungsstrukturen, Alter und Standort der Bestände variieren. Auf Bestandesebene ergeben sich mittlere Mehrzuwächse von 25–50% (Abb. 8). Mehrzuwächse der einen Art sind nicht mit Minderzuwächsen der anderen Art im selben Bestand korreliert, vielmehr scheint wechselseitige Förderung vorzuherrschen. Die Analyse von Mischungseffekten in Abhängigkeit von den Standortbedingungen (Oberhöhenbonität) ergibt über alle Arten-

kombinationen hinweg eine weitgehend einheitliche Tendenz: mit zunehmender Bonität nehmen die positiven Mischungseffekte ab. Höchste Produktivitätsgewinne durch Mischung werden auf Standorten geringer und mittlerer Bonität erreicht (Abb. 9 und Tabelle 1).

Als Ursachen für die Mischungsreaktionen werden räumliche und zeitliche Nischen-Komplementarität (Konkurrenzreduktion) und Begünstigungseffekte (Nährstoffumverteilung von einer zur anderen Art, Wassererschließung, Humusverbesserung) zwischen den Baumarten diskutiert. Weiter wird die Relevanz der Ergebnisse für eine ressourcenschonende Waldbewirtschaftung und die Risikovorsorge angesichts von Klimaänderungen hervorgehoben. Schließlich kommt der Beitrag der empirischen Ergebnisse für die ökologische Modellierung und Theoriebildung zur Sprache.

6. SUMMARY

Title of the paper: *Species mixing and productivity of forests. Results from long-term experiments.*

The paper reviews theoretical considerations and empirical facts on the productivity of mixed species forest stands versus pure stands. The theoretical part first draws attention on the combined effect of facilitation and competition and the net result for both individual and mean tree growth in pure and mixed forest stands (Figs. 1-3). By species mixing, competition as well as facilitation may be changed. Mixing effects can modify the productivity of individual trees and the productivity of the mean tree in a stand, and they can also modify the carrying capacity, i.e., the stand density of mixed versus pure stands (Figs. 4). The combination of mean tree productivity and density results in the overall stand productivity. Stand productivity of mixed versus pure stands can be quantified by ratios of relative productivity (LER, RYT, RPR) and illustrated by cross-diagrams (Fig. 5). How mixed stands come off in terms of over- or underyielding on different sites is conceptualized by the stress-gradient-hypothesis. Latter predicts that positive effects dominate on poor sites due to increased facilitation, while neutral or negative mixing effects in terms of productivity are predicted for rich sites where competition dominates (Fig. 6).

In the second part of the paper these theoretical concepts are scrutinized on the basis of long-term experimental plot data from mixed stands experiments in Norway spruce/European beech, Sessile and Common oak/European beech, Scots pine/European beech, and Norway spruce/Silver fir. The included mixed stand trials consist of triplets of plots with pure stands of both species as well as one or more mixed species stands differing in mixing portion, mixing structure or stand density. The oldest of these plots are under survey since about 100 years. The experiments are located along an ecological gradient from Denmark through Poland and Germany to Switzerland; with a concentration in Bavaria and Lower Saxony in Germany.

Evaluation of above experiments shows that mixing can increase mean tree productivity (dry matter) up to 60% and stand density up to 50% (Fig. 7). While the conifers react on mixing with productivity rise, decidu-

ous tree react with an increase of the packing density. On average productivity increases by 25–50% (Fig. 8). The data reflects a strong variation depending on tree species combination, mixing portion, mixing structure and site conditions. In most cases both species contribute to the positive mixing effect. Positive mixing effects on species 1 are not on the expense of the productivity of species 2, but mostly coupled with also positive reactions of the admixed species. Latter reaction pattern indicates predominance of mutualistic interactions. Analysis of the relation between mixing effects and site conditions (site index) revealed a rather general pattern for all mixtures: Mixing effects in terms of over-yielding are the highest on poor sites and diminish the better the sites are (Fig. 9 and Table 1).

As causes of the mixing reactions spatial and temporal niche complementary and the involved competition reduction are discussed. Furthermore, effects of facilitation by mutual support of nutrients exploitation, water capture, or humus improvement are discussed. The relevance of the revealed over- and under-yielding for a resource-efficient landscape management and for adaptation of forest ecosystems to climate change and other disturbances are discussed. Finally, we sketch the impact of our empirical findings on the modelling of mixed species stands and the theory of ecology.

7. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Mélanges et productivité de peuplements forestiers. Résultats d'essais de long terme en matière de production forestière.*

L'article donne un aperçu de représentations théoriques et de faits empiriques sur la productivité de peuplements mélangés par rapport à des peuplements monospécifiques. Dans la partie théorique sont ensuite déduits les effets du mélange à l'échelle de l'arbre, à partir de l'interaction de l'aide et de la concurrence (Figure 1–3). Par le mélange d'espèces on peut arriver à une modification de l'aide ou de la concurrence et par conséquent des changements de la productivité par rapport à un peuplement monospécifique. De tels effets de mélange peuvent se manifester d'une part par un changement de la productivité moyenne de chaque arbre, d'autre part dans une augmentation de la densité des arbres dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements monospécifiques (Figure 4). L'effet conjoint de l'accroissement et de la densité apporte en totalité l'effet du mélange sur la productivité d'un peuplement. Cet effet total peut être quantifié par des cotes pour la productivité relative (LER, RYT, RPR) ou illustré par des diagrammes croisés (Figure 5).

Une représentation conceptuelle du lien entre les effets du mélange et les conditions stationnelles est donnée par l'hypothèse d'un gradient de stress. Elle permet de prédire que les effets du mélange s'avèrent plus rapidement positifs au regard de la productivité de chaque arbre ou de la densité des peuplements sur les stations faiblement productives. Au contraire sur les stations productives ces effets s'avèrent plus rapidement neutres voir négatifs. Cela résulte du jeu mutuel de l'aide qui a le dessus dans les stations faiblement productives et de

la concurrence qui domine dans les stations productives (Figure 6).

Dans la deuxième partie du travail, des concepts théoriques ont été formulés à partir du suivi de parcelles de recherche sur les mélanges épicéa/hêtre, chêne/hêtre et épicéa/sapin. Au niveau des recherches, on a suivi un triplet de parcelles (deux peuplements monospécifiques et un peuplement mélangé de deux espèces ligneuses différentes) qui sont pour une part sous observation depuis plus de cent ans et qui sont installées le long d'un gradient écologique depuis le Danemark jusqu'en Suisse en passant par la Pologne et l'Allemagne. La majorité des essais se trouvent en Bavière et en Basse-Saxe.

Le mélange retentit sur l'augmentation de la productivité moyenne de l'arbre (substance sèche) jusqu'à 60% et de la densité du peuplement jusqu'à 50% (Figure 7). Quand les conifères réagissent au mélange particulièrement par une augmentation de la productivité moyenne de l'arbre, le mélange s'exprime pour les feuillus d'abord par une augmentation de la capacité d'accueil de la station. Au niveau des effets positifs du mélange, au regard de la productivité de l'arbre et de la densité du peuplement, les valeurs d'observation présentent une dispersion considérable suivant l'ensemble des combinaisons d'espèces du fait de la variations des proportions des espèces en mélange, des structures du mélange, de l'âge et de la station écologique des peuplements. A l'échelle du peuplement il en ressort un accroissement moyen supplémentaire de 25 à 50% (Figure 8). Les accroissements supplémentaires d'une espèce ne sont pas corrélés à la diminution d'accroissement d'une autre espèce au sein du même peuplement, mais il apparaît bien plus que prédomine une aide qui alterne de côté. L'analyse des effets du mélange en relation avec les conditions stationnelles (fertilité maximale) fait apparaître, au-delà de toutes les combinaisons d'espèces, une tendance continue et homogène: avec l'augmentation de la fertilité les effets positifs du mélange diminuent. Les plus hauts gains de productivité dus au mélange sont atteints sur les stations écologiques de fertilité plus faible à moyenne (Figure 9 et Tableau 1).

Quant aux causes des réactions du mélange, sont discutés à la fois la complémentarité des niches spatiale et temporelle (réduction de la concurrence) et aussi les effets bénéfiques (distribution des éléments nutritifs d'une espèce à une autre, amélioration de la qualité de l'eau, amélioration de l'humus) parmi les espèces d'arbres. Puis est mise en évidence l'importance des résultats pour une gestion forestière protectrice des ressources naturelles ainsi que la prévoyance du risque au regard des changements climatiques. Enfin est évoquée la contribution des résultats empiriques pour la modélisation écologique et la mise en place de la théorie.

8. DANKSAGUNG

Die Autoren danken dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung der Arbeitsgruppe W 07 „Ertragskundliche Betreuung der langfristigen Versuche“ (# 7831-20400-2012), auf welche große Teile der Datenbasis zurückgehen. Die Mischbestandsversuche in der Schweiz, Polen

und in Dänemark gehören zum Netz langfristiger Versuchsflächen dieser Länder, und wir danken den dortigen Forstverwaltungen für die langfristige Finanzierung des Ertragskundlichen Versuchswesens. Dank gilt ferner MICHAEL HEYM für die Mitwirkung bei der Datenauswertung, ULRICH KERN für die Anfertigung von Grafiken und anonymen Gutachtern für ihre Hinweise zur Überarbeitung des Manuskriptes.

9. LITERATUR

- ASSMANN, E. (1961): Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, 490 S.
- ASSMANN, E. und F. FRANZ (1965): Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. Forstw Cbl **84** (1): 13–43.
- BESSLER, H., Y. OELMANN, C. ROSCHER, N. BUCHMANN, M. SCHERER-LORENZEN, E. D. SCHULZE, V. TEMPERTON, W. WILCKE und C. ENGELS (2012): Nitrogen uptake by grassland communities: contribution of N₂ fixation, facilitation, complementarity, and species dominance. Plant Soil **358**: 301–322.
- BONNEMANN, A. (1939): Der gleichaltrige Mischbestand von Kiefer und Buche. Mitt Forstwirtsch u Forstwiss **10** (4): 1–45.
- BURGER, H. (1941): Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände. Mitt d Schweiz Anst f d Forstl Versuchsw XXII: 164–203.
- CALLAWAY, R. M. und L. R. WALKER (1997): Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology **78** (7): 1958–1965.
- DITTMAR, O., E. Knapp und H. Zehler (1986): Die langfristige Versuchsfläche Tornau im StFB Dübener Heide, ein Beispiel für den Weg vom Kiefernreinbestand zum Buchennaturverjüngungsbetrieb. Soz Forstw **36**: 344–348.
- DAWSON, T. E. (1993): Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. Oecologia, **95**, 565–574.
- FORRESTER, D. I., J. BAUHUS, A. L. COWIE und J. K. VANCHEY (2006): Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review. Forest Ecology and Management **233**: 211–230.
- FRIVOLD, L. H. und J. FRANK (2002): Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in South-eastern Norway. Scan J For Res **17**: 139–149.
- FRIVOLD, L. H. und T. KOLSTRÖM (1999): Yield and treatment of mixed stands of boreal tree species in Fennoscandia. 37–45. In: OLSTHOORN, A. F. M., BARTELINK, H. H., GARDINER, J. J., PRETZSCH, H., HEKHUIS, H. J., FRANC, A. (Eds.) Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15.
- GADOW, VON K. und G.Y. HUI (1999): Modelling forest development. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 213 S.
- GADOW, von K. (2005): Forsteinrichtung. Analyse und Entwurf der Waldentwicklung. Universitätsverlag, Göttingen, 342 S.
- GRIESS, V. C. und TH. KNOKE (2011): Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. Canadian Journal of Forest Research **41**: 1141–1158.
- GROTE, R. und H. PRETZSCH (2002): A model for individual tree development based on physiological processes. Plant Biol **4**: 167–180.
- GUERICKE, M. (2001): Untersuchungen zur Wuchsdynamik von Mischbeständen aus Buche und Europ. Lärche (*Larix decidua*, Mill.) als Grundlage für ein abstandsabhängiges Einzelbaumwachstumsmodell. Diss. Forstwiss. Fachbereich der Univ. Göttingen, Cuvillier Verlag Göttingen, 220 S.
- HANSEN, J. und J. NAGEL (2012): Waldwachstumskundliche Softwaresysteme auf Basis von TreeGrOSS – Anwendung und theoretische Grundlagen. Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (Hrsg.), Göttingen, 220 S.
- HAUSSER, K. (1956): Tannenertragstafel. In: SCHOBER, R. (1975): Ertragstafeln wichtiger Baumarten, J.D. Sauerländer's Verlag, 154 S.
- HECTOR, A., B. SCHMID, C. BEIERKUHNEIN, C. M. CALDEIRA, M. DIEMER, P. G. DIMITRAKOPOULOS, J. A. FINN, H. FREITAS, P. S. GILLER, J. GOOD, R. HARRIS, P. HÖGBERG, K. HUSS-DANELL, J. JOSHI, A. JUMPPONEN, C. KÖRNER, P. W. LEADLY, M. LOREAU, A. MINNS, C. P. MULDER, G. O'DONOVAN, S. J. OTWAY, J. S. PEREIRA, A. PRINZ, D. J. READ, M. SCHERER-LORENZEN, E. D. SCHULZE, A. S. D. SIAMANTZIOURAS, E. M. SPEHN, A. C. TERRY, A. Y. TROUMBIS, F. I. WOODWARD, S. YACHI and J. H. LAWTON (1999): Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science **286**: 1123–1127.
- HECTOR, A. und R. BAGCHI (2007): Biodiversity and ecosystem multifunctionality. Nature **448**: 188–190.
- HOLMGREN, M., M. SCHEFFER und M. A. HUSTON (1997): The interplay of facilitation and competition in plant communities. Ecology **78** (7): 1966–1975.
- JACTEL, H. und E. BROCKERHOFF (2007): Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters, **10**: 835–848.
- JENSEN, A. M. (1983): Growth of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) compared with the growth of Norway Spruce (*Picea abies* (L) Karst.) in pure and mixed stands on sandy soils in the Western parts of Denmark. Reports from department of Forestry, Royal Veterinary and Agricultural University **14**: 1–498.
- JÜTTNER, D. (1955): Eichen-Ertragstafel. In: SCHOBER, R. (1975): Ertragstafeln wichtiger Baumarten. J.D. Sauerländer's Verlag, 154 S.
- KELTY, M. J. (1992): Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: KELTY, M. J. et al. (eds.): The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, S. 125–141.
- KENNEL, R. (1965): Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. AFJZ **136**: 149–161, 173–189.
- KNOKE, T., B. STIMM, C. AMMER und M. MOOG (2005): Mixed forests reconsidered: A forest economics contribution on an ecological concept. For Eco Mngt **213**: 102–116.
- KÖRNER, C. (2002): Ökologie. In: SITTE, P., WEILER, E.W., KADEREIT, J.W., BRESINSKY, A., KÖRNER, C. (Hrsg.) Strasburger Lehrbuch für Botanik, 35. Ausgabe, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, S. 886–1043.
- KOHNLE, U. J. und KLÄDTKE (2010): Drei Jahrzehnte naturnaher Waldbau in Baden-Württemberg. AFZ-Der Wald **65**: 22–25.

- KÜSTERS, E., M. BACHMANN, G. SCHÜTZE, H. UTSCHIG und H. PRETZSCH (2004): Die Kiefer im Rein- und Mischbestand. Produktivität, Variabilität, Wachstumstrend, Mitteilungen aus der Bayerischen Staatsforstverwaltung, H. 52, Bayerisches Staatsministerium für Landwirtschaft und Forsten, München, 345 S.
- LEI, P., M. SCHERER-LORENZEN und J. BAUHUS (2012): Belowground facilitation and competition in young tree species mixtures. *For Ecol Manage* **265**: 191–200.
- LEIBUNDGUT, H. (1987): Ziele und Wege der naturnahen Waldwirtschaft. *Schweiz. Z. Forstwes.* **137**: 245–250.
- LUDWIG, F., T. E. DAWSON, H. KROON, F. BERENDSE und H. H. T. PRINS (2003): Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* **134**: 293–300.
- LÜPKE, VON B. und H. SPELLMANN (1997): Aspekte der Stabilität und des Wachstums von Mischbeständen aus Fichte und Buche als Grundlage für waldbauliche Entscheidungen. *Forstarchiv* **68**: 167–179.
- MANTAU, U. (2009): Wachsende Bedeutung der CO₂-Speicherung in der Holzverwendung. *AFZ-DerWald* **64**: 885–888.
- MARTIN, S.W. und G. H. BRISTER (1999): A growth and yield model incorporating hardwood competition for natural loblolly pine stands in the Georgia Piedmont. *Southern Journal of Applied Forestry* **23** (3): 179–185.
- MIELIKÄINEN, K. (1980): Mänty-koivusekametsiköiden rakenne ja kehitys. Summary: Structure and development of mixed pine and birch stands. *Commun. Inst For Fenn* **99**: 1–82.
- MIELIKÄINEN, K. (1985): Koivusekoituksen Vaikutus Kuusikon Rakenteeseen ja Kehitykseen, Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway Spruce Stands. *Commun Inst For Fenn* **133**: 1–79.
- MITSCHERLICH, E. A. (1948): Die Ertragsgesetze. Deutsche Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Vorträge und Schriften 31, Akademie-Verlag, Berlin, 42 S.
- MORIN, X., L. FAHSE, M. SCHERER-LORENZEN und H. BUGMANN (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between niches. *Ecology Letters*, DOI 10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x.
- NAGEL, J. (1999): Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumkundlichen Simulationssystems für Nordwestdeutschland. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M., Band **128**, 122 S.
- OLSTHOORN, A. F. M., H. H. BARTELINK, J. J. GARDINER, H. PRETZSCH, H. J. HEKHUIS und A. FRANC (Eds.) (1999): Management of mixed-species forest: Silviculture and economics. *IBN Scientific Contributions* 15, 389 S.
- PIOTTO, D. (2007): A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Eco Mngt* **255**: 781–786.
- PRETZSCH, H. (1999): Waldwachstum im Wandel, Konsequenzen für Forstwissenschaft und Forstwirtschaft, *Forstwiss. Cbl.*, **118**: 228–250.
- PRETZSCH, H. (2003): Diversität und Produktivität von Wäldern, *Allg. Forst- u. J.-Ztg.*, **174**: 88–98.
- PRETZSCH, H. (2009): *Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model*, Springer, Berlin, Heidelberg, 664 p.
- PRETZSCH, H. (2010): Re-Evaluation of Allometry: State-of-the-Art and Perspective Regarding Individuals and Stands of Woody Plants, *Progress in Botany* **71**: 339–369.
- PRETZSCH, H. (2012): Facilitation and competition in mixed-species forests analysed along an ecological gradient. – *Nova Acta Leopoldina*, in Druck.
- PRETZSCH, H., P. BIBER und L. ĎURSKÝ (2002): The single tree based stand simulator SILVA. Construction, application and evaluation. *Forest Eco Mngt* **162**: 3–21.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2009): Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur J Forest Res* **128**: 183–204.
- PRETZSCH, H., J. BLOCK, J. DIELER, P. H. DONG, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN und A. ZINGG (2010): Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67, DOI:10.1051/forest/2010037.
- PRETZSCH, H., G. SCHÜTZE und E. UHL (2012a): Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by interspecific facilitation. *Plant Biology*, DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x.
- PRETZSCH, H., K. BIELAK, J. BLOCK, A. BRUCHWALD, J. DIELER, H.-P. EHRHART, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN, M. ZASADA und A. ZINGG (2012b): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient, *European Journal of Forest Research*, DOI: 10.1007/510342-012-0673-y.
- RICHARDS, A. E., D. I. FORRESTER, J. BAUHUS und M. SCHERER-LORENZEN (2010): The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, DOI:10.1093/treephys/tpq035.
- SCHERER-LORENZEN, M., C. KÖRNER und E.-D. SCHULZE (2005): *Forest diversity and function*. Ecological Studies 176, Berlin, Heidelberg: Springer.
- SCHOBER, R. (1949): *Die Lärche*. Verlag M. u. H. Schaper, Hannover.
- SCHOBER, R. (1952): Vom Lärchenmischbestand. *AFZ* **7**: 332–335.
- SCHOBER, R. (1967): Buchen-Ertragstafel für mäßige und starke Durchforstung. *In: Die Rotbuche 1971*, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 1972, Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt 43/44.
- SCHÜTZ, J. P., T. PUKKALA, P. DONOSO und K. VON GADOW (2012): Historical Emergence and Current Application of CCF. *In: PUKKALA, T. und GADOW, K. VON (Eds.): Continuous Cover Forestry. Managing Forest Ecosystems* 23: 1-28, Springer.
- SIEKIERSKI, K. (1991): An individual tree based growth model for mixed Norway spruce – Scots pine stands in north-eastern Poland *Ann. Warsaw Agric. Univ. – SGGW, For. and Wood Technol.* **42**: 7–11.
- SPELLMANN, H. (1995): Vom strukturarmen zum strukturreichen Wald - Waldbauliche Planungs- und Handlungsaspekte für die Nds. Landesforstverwaltung. *Forst u. Holz* **50**: 35–44.
- VANDERMEER, J. (1992): *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press.

- WEIDENBACH, P. und U. KOHNLE (2010): Naturnahe Waldwirtschaft in Baden-Württemberg – ein Rückblick. *AFZ-Der Wald* **65**: 20–22.
- WIEDEMANN, E. (1942): Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand. *Mitt a Forstwirtschaft u Forstwissenschaft* **13**: 1–88.
- WIEDEMANN, E. (1943a): Der Vergleich der Massenleistung des Mischbestandes mit dem Reinbestand. *AFJZ* **119**: 123–132.
- WIEDEMANN, E. (1943b): Kiefern-Ertragstafel für mäßige Durchforstung, starke Durchforstung und Lichtung. *In*: WIEDEMANN, E. (1948): Die Kiefer 1948, Verlag M. & H. Schaper, Hannover, 337 S.
- WIEDEMANN, E. (1951): Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt.
- WIMMENAUER, K. (1941): Zur Frage der Mischbestände. *AFJZ* **90**: 90–93.
- ZHANG, Y., H. Y. H. CHEN und P. B. REICH (2012): Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global metaanalysis. *Journal of Ecology*, DOI 10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x.
- ZÖHRER, F. (1969): Bestandeszuwachs und Leistungsvergleich montan, subalpiner Lärchen-Fichten-Mischbestände. *Forstw Cbl* **88**: 1–64.