

# Produktivitätsvergleich von Rein- und Mischbeständen von Fichte und Buche mit dem Wachstumssimulationspaket TreeGrOSS

Susanne Sprauer und Jürgen Nagel

Abteilung Waldwachstum, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen

## Einleitung

Auf der Basis von zahlreichen Mischbestandsversuchen aus Mitteleuropa, in welchen Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) jeweils im Reinbestand und in verschiedenen Mischungen angebaut wurden, konnten PRETZSCH et al. (2010) zeigen, dass der Zuwachs an Trockensubstanz in Mischbeständen im Vergleich zu den Reinbeständen zwischen -46% und 138% liegt. Dabei zeigt sich, dass die Frage, ob Mischbestände mehr oder weniger leisten als entsprechende Reinbestände nicht zuletzt vom Standort abhängt.

Zahlreiche Untersuchungen des Wachstums in Fichten-Buchen-Mischbestände betrachten die Frage summarisch auf Bestandesebene (KENNEL 1965, PRETZSCH und SCHÜTZE 2009, PRETZSCH et al. 2010) bzw. vergleichen Einzelbäume in Rein- und Mischbeständen (STERBA et al 2002). Als Ursachen für eine Mehr- oder Minderproduktion kommen jedoch auch Effekte in Frage, die mit der Wuchskonstellation der Einzelbäume z.B. der Artzugehörigkeit ihrer Nachbarn zusammenhängen. Zum Verständnis des Wachstums in Mischbeständen sind daher auch Analysen unterhalb der Bestandesebene nötig (DIELER und PRETZSCH 2012). So konnte BIBER (1996) zeigen, dass die Krone einer benachbarten Fichte den Zuwachs von Fichten und Buchen stärker einschränkt als die gleichgroße Krone einer benachbarten Buche.

In dieser Studie soll anhand von Daten aus Fichten-Buchen-Mischbeständen zunächst untersucht werden, ob die Artzugehörigkeit der Nachbarn jenseits von Unterschieden, welche sich infolge artspezifischer Kronendimensionen ergeben, einen Einfluss auf den Zuwachs von Einzelbäumen hat. Die Frage ist, ob sich eine artspezifische Konkurrenzwirkung zeigen lässt, welche Baumart von welcher Nachbarart profitiert bzw. in ihrem Wachstum gehemmt wird und wie hoch die Unterschiede in der Konkurrenzwirkung jeweils sind.

Anschließend soll geprüft werden, ob sich mit dem Waldwachstumssimulationspaket TreeGrOSS (NAGEL 1999, 2005) Mehr- bzw. Minderzuwächse von Mischbeständen gegenüber der Summe entsprechender Reinbestände auf Bestandesebene ergeben, das heißt ob der Gesamtwuchs bei gemischtem Anbau größer ist als bei räumlicher Trennung beider Baumarten auf gleicher Gesamtfläche. Dabei wird auch untersucht, ob die Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung zu wesentlichen Unterschieden in der Vorhersage des Simulationspaketes auf Bestandesebene führt. Die Frage, ob ein Mehr- oder Minderzuwachs in Mischbeständen zu erwarten ist, lässt sich mit Wachstumsfunktionen auf Einzelbaumebene nur schwer beantworten, weil beide Arten einen unterschiedlichen Standraumbedarf haben und die Wachstumsbedingungen wesentlich von der Anordnung der Kronen im dreidimensionalen Raum abhängen. Daher wird dieser Frage mit Hilfe von simulierten Versuchsreihen aus Rein- und Mischbeständen nachgegangen. Darüber hinaus soll mit Hilfe dieser simulierten Experimente untersucht werden, welche Faktoren auf Ebene von Einzelbäumen in ihrer direkten Nachbarschaft die Ursache für die höhere relative Produktivität in Mischbeständen sein könnten. Der Vorteil eines simulierten Experimentes gegenüber Versuchsanlagen ist, dass wesentliche Faktoren, wie zum Beispiel die Durchmesser- und die Dimensionen der Bäume im Rein- und Mischbestand konstant gesetzt werden können, welche sich in Versuchspartellen häufig im Laufe der Versuchsdurchführung auseinander entwickeln bzw. nur schwer zu kontrollieren sind. Darüber hinaus ist es in der Simulation möglich, das Alter und die Bonität zu variieren, was im Rahmen realer Versuchsanlagen wegen des hohen Flächenbedarfs und dem damit verbundenen Arbeitsaufwand quasi unmöglich ist.

Die Untersuchung dient in erster Linie der Überprüfung des Simulationspaketes TreeGrOSS und soll darüber hinaus Hinweise auf die Ursache für den Mehrzuwachs in Mischbeständen liefern.

## Methodik

In einem ersten Schritt soll untersucht werden, ob sich der Einfluss von Konkurrenten auf den Zuwachs von Buchen und Fichten in Abhängigkeit von der Artzugehörigkeit der Konkurrenten unterscheidet. Anschließend wird der Zuwachs in Mischbeständen mithilfe des Wachstumssimulationspaketes TreeGrOSS untersucht, sowie mögliche Ursachen für einen Mehr- oder Minderzuwachs gegenüber der Summe entsprechender Reinbeständen mithilfe simulierter Experimente näher beleuchtet.

### Artspezifische Konkurrenzwirkung

Zur Untersuchung der artspezifischen Konkurrenzwirkung stehen Daten von zwei Mischbestandsreihen der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt zur Verfügung. Es handelt sich dabei um sechs Flächen im Solling und fünf Flächen im Harz, von denen Wiederholungsaufnahmen vorliegen, sodass Grundflächenzuwächse für Einzelbäume berechnet werden können. Die Flächen decken verschiedene Altersstufen ab (Tabelle 1). Das Mischungsverhältnis (bezogen auf die Grundfläche) variiert zwischen einem Buchenanteil von 24 und 73%. In der Regel hat die Fichte einen zum Teil deutlichen Höhenvorsprung vor der Buche. Eine ausführliche Beschreibung der Flächen findet sich bei BIBER (1996).

Tabelle 1: Übersicht über die verwendeten Mischbestände zum Zeitpunkt der ersten Aufnahme (weiß - Werte der Solling-Wuchsreihe, gelb - Werte der Harz-Wuchsreihe)

edvid	Buche					Fichte			
	G [%]	Alter	G [m <sup>2</sup> /ha]	Dg [cm]	Hg [m]	Alter	G [m <sup>2</sup> /ha]	Dg [cm]	Hg [m]
95650200	24	41	6.9	10.9	12.4	31	21.0	16.4	14.2
95750200	56	46	15.7	11.7	14.1	37	11.8	22.1	16.5
95850200	35	73	11.2	24.1	23.6	68	20.6	35.5	27.0
95950200	43	85	14.1	25.1	23.1	85	18.2	40.2	27.6
96050200	38	122	15.0	32.3	28.3	117	24.3	47.0	32.5
96150200	73	127	24.2	46.5	32.7	124	8.8	56.8	34.9
96250200	41	33	7.0	8.5	9.4	33	9.8	16.9	12.6
96350200	46	58	17.5	18.2	17.5	52	18.2	26.3	20.2
96450200	29	69	12.8	15.1	16.7	58	30.9	29.4	22.4
96650200	59	130	17.6	41.1	29.0	130	11.8	51.7	32.1
96750200	37	165	14.9	40.4	27.7	142	24.8	51.5	33.6

Im Wachstumssimulationspaket TreeGrOSS wird der Grundflächenzuwachs ( $ig$ ) als Funktion der Kronenmantelfläche ( $km$ ), des Alters ( $alt$ ), eines Konkurrenzindex ( $C66$ ) sowie eines Freistellungsindex ( $C66c$ ) beschrieben:

$$ig = e^{(p_0 + p_1 * \ln(km) + p_2 * \ln(alt) + p_3 * C66 + p_4 * C66c)} \quad (1)$$

Dabei sind  $p_0$  bis  $p_4$  die zu schätzenden Modellparameter. Der Konkurrenzindex eines Baumes (Bezugsbaum) berechnet sich als Summe der Kronenschirmflächen ( $KS$ ) aller Bäume innerhalb einer Einflusszone (Kreis um den Baum mit Durchmesser doppelte Kronenbreite) in einer Höhe ( $h66$ ), welche 66% der Kronenlänge des Bezugsbaumes von der Baumspitze entspricht. Jeder Konkurrent wird somit mit der Kronenquerschnittsfläche in Höhe  $h66$  gewichtet, die innerhalb der Einflusszone liegt. Bäume, deren Höhe geringer ist als die  $h66$  des Bezugsbaumes, werden nicht berücksichtigt, während Bäume, deren Krone insgesamt über der  $h66$  des Bezugsbaumes liegt mit der ganzen Kronenschirmfläche innerhalb der Einflusszone eingehen. Für Bäume am Bestandesrand wird der Wert mithilfe des Anteils der Einflusszone, der innerhalb des Bestandes liegt ( $F$ ) korrigiert (HANSEN und NAGEL 2014). Durch die Berücksichtigung der artspezifischen Kronendimensionen können dimensionsbedingte Unterschiede der Konkurrenzwirkung zwischen den Arten abgebildet werden. Um darüber hinausgehende Unterschiede zu untersuchen, wird der Konkurrenzindex hier nach Baumarten getrennt berechnet, wobei jeweils die Kronenschirmfläche der Buchen (Anzahl:  $n_{Bu}$ ) beziehungsweise Fichten (Anzahl:  $n_{Fi}$ ) in der Einflusszone berücksichtigt wird:

$$C66_{Bu} = \frac{1}{F} \sum_{i=1}^{n_{Bu}} KS_i \quad \text{und} \quad C66_{Fi} = \frac{1}{F} \sum_{j=1}^{n_{Fi}} KS_j \quad (2)$$

Somit beschreibt  $C66_{Bu}$  die Konkurrenz durch benachbarte Buchen und  $C66_{Fi}$  die durch benachbarte Fichten. Unter Verwendung dieser artspezifischen Konkurrenzindizes ergibt sich der folgende Zusammenhang zur Schätzung des Grundflächenzuwachs für Buche ( $ig_{Bu}$ ) bzw. analog für die Fichte ( $ig_{Fi}$ ):

$$ig_{Bu} = e^{(p_0 + p_1 \ln(km) + p_2 \ln(alt) + p_{3Bu} C66_{Bu} + p_{3Fi} C66_{Fi} + p_4 C66c)} \quad (3)$$

$$ig_{Fi} = e^{(p_0 + p_1 \ln(km) + p_2 \ln(alt) + p_{3Bu} C66_{Bu} + p_{3Fi} C66_{Fi} + p_4 C66c)} \quad (4)$$

Es gilt dann zu prüfen, ob die artspezifischen Konkurrenzindizes jeweils einen signifikanten Einfluss auf den Grundflächenzuwachs haben und ob sich Hinweise auf Unterschiede in der Konkurrenzwirkung der beiden Arten ergeben. Als Alternative zum Alter wird auch die logarithmierte Baumhöhe ( $h$ ) als Prädiktor getestet.

Da die Datengrundlage mehrere Parzellen umfasst, wird ein gemischtes Modell angepasst, das neben den erklärenden Variablen auch Zufallseffekte auf Ebene der Versuchsparzellen berücksichtigt. Die Modellanpassung wird mit dem Statistikpaket R (R DEVELOPEMENT CORE TEAM 2009) und der Bibliothek mgcv (WOOD 2006) durchgeführt.

### **Zuwachs in Mischbeständen**

Im zweiten Schritt soll der relative Mehr- oder Minderzuwachs von Mischbeständen unterschiedlicher Mischungsgrade gegenüber der Kombination der Reinbestände mit dem Wachstumsmodell des Simulationspaketes TreeGrOSS geschätzt werden. Es werden zwei Varianten getestet: die Standardvariante mit dem unveränderten Wachstumsmodell von TreeGrOSS und eine alternative Variante mit einer modifizierten Version des Wachstumsmodells, die die unterschiedliche Konkurrenzwirkung von Fichten und Buchen berücksichtigt (s.o.).

Als Maßstab für die Produktivität der Bestände wird im Rahmen dieser Untersuchung der Zuwachs an Derbholzvolumen für die Rein- und Mischbestände verwendet, der sich für einen 5-jährigen Wachstumsschritt ergibt. Die relative Produktivität des Mischbestandes im Vergleich zum Reinbestand ergibt sich als Verhältnis der Gesamtproduktivität im Mischbestand zur mit dem Mischungsanteil gewichteten Summe der Produktivitäten aus den Reinbeständen auf gleicher Fläche.

Folgenden Fragen soll nachgegangen werden:

1. Kommt es bei der Simulation in Mischbeständen zu Mehr- und Minderzuwachsen?
2. Welche Bedeutung hat die artspezifische Konkurrenzwirkung für den Zuwachs?
3. Welchen Effekt hat das Alter der Bestände?
4. Welchen Effekt hat die Bonität?
5. Welchen Effekt hat der Bestockungsgrad?

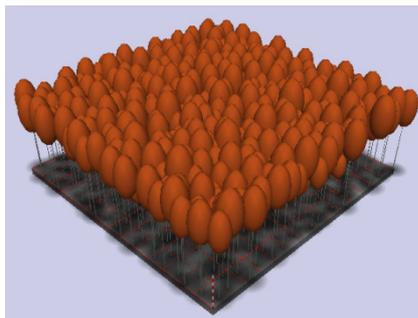
### **Generierung von Beständen**

Zur Untersuchung möglicher Effekte werden 13 Versuchsreihen definiert (Tabelle 2), die sich in Bezug auf Alter, Bonität und Bestockungsgrad unterscheiden. Für jede dieser 13 Versuchsreihen werden mit dem Simulationspaket 21 Bestände generiert: jeweils ein Buchen- und ein Fichten-Reinbestand sowie Mischbestände mit Mischungsanteilen in 5%-Stufen (jeweils 5% bis 95%). Für einen Mischbestand mit je 50% Mischungsanteil wird in Anlehnung an die Forsteinrichtung für beide Baumarten jeweils die Hälfte der Grundfläche des Reinbestands unterstellt. Neben den zu Untersuchungszwecken variierten Größen (Alter, Bonität und Bestockungsgrad) werden für jeden Bestand – ggf. getrennt nach Arten – die Grundfläche, Durchmesser und Höhe des Grundflächenmittelstammes sowie der maximale Durchmesser zur Generierung einer Durchmesservertelung benötigt. Diese werden aus der Ertragstafelsammlung (SCHÖBER 1987) entnommen bzw. der maximale Durchmesser gutachtlich eingeschätzt. Innerhalb einer Versuchsreihe werden dieselben Startwerte verwendet.

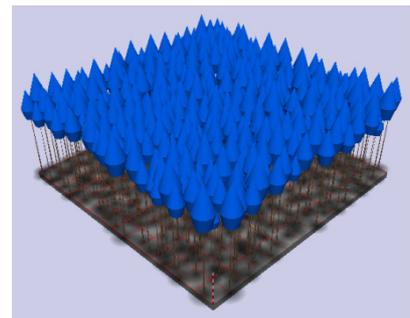
Tabelle 2: Startwerte der Versuchsreihen für die Simulation

Versuchsreihe	Art	Bonität	Alter	Hg [m]	G [m <sup>2</sup> /ha]	Dg [cm]	Dmax [cm]	Bgrad
1	Buche	I	50	17.6	21.6	12.9	16.8	1.0
	Fichte	I	50	21.2	38.7	19.3	25.1	1.0
2	Buche	I	75	25.6	27.8	23.0	30.0	1.0
	Fichte	I	75	28.6	45.8	28.8	37.4	1.0
3	Buche	I	100	31.4	31.0	33.6	43.4	1.0
	Fichte	I	100	33.3	48.3	37.6	48.9	1.0
4	Buche	II	75	22.0	26.8	20.2	26.3	1.0
	Fichte	I	75	28.6	45.8	28.8	37.4	1.0
5	Buche	III	75	18.4	25.9	16.8	21.8	1.0
	Fichte	I	75	28.6	45.8	28.8	37.4	1.0
6	Buche	III	75	18.4	25.9	16.8	21.8	1.0
	Fichte	II	75	24.5	42.2	24.6	32.0	1.0
7	Buche	III	75	18.4	25.9	16.8	21.8	1.0
	Fichte	III	75	20.1	38.1	19.4	25.2	1.0
8	Buche	I	75	25.6	27.8	23.0	30.0	1.0
	Fichte	II	75	24.5	42.2	24.6	32.0	1.0
9	Buche	I	75	25.6	27.8	23.0	30.0	1.0
	Fichte	III	75	20.1	38.1	19.4	25.2	1.0
10	Buche	I	75	25.6	22.2	23.0	30.0	0.8
	Fichte	I	75	28.6	36.6	28.8	37.4	0.8
11	Buche	I	75	25.6	16.7	23.0	30.0	0.6
	Fichte	I	75	28.6	27.5	28.8	37.4	0.6
12	Buche	II	75	22.0	26.8	20.2	26.3	1.0
	Fichte	II	75	24.5	42.2	24.6	32.0	1.0
13	Buche	II	75	22.0	26.8	20.2	26.3	1.0
	Fichte	III	75	20.1	38.1	19.4	25.2	1.0

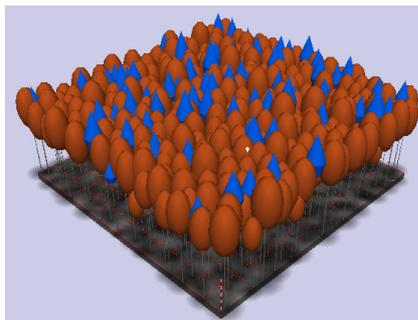
### Simulation von Rein- und Mischbeständen



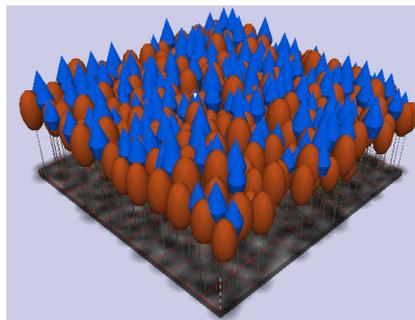
Reinbestand Buche



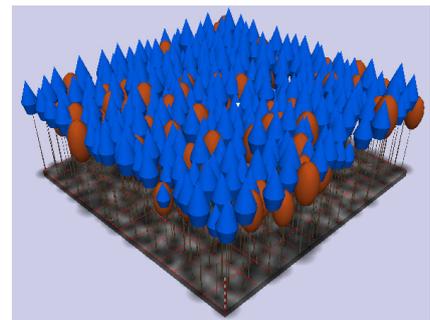
Reinbestand Fichte



Buche 80% + Fichte 20%



Buche 50% + Fichte 50%



Buche 20% + Fichte 80%

Abbildung 1: Rein- und Mischbestände im Wachstumssimulationspaket TreeGrOSS

Das TreeGrOSS-Paket wird um eine Methode erweitert, die nacheinander Modellbestände für die simulierten Versuchsreihen aufbaut (Abbildung 1) und für die Dauer eines Simulationsschrittes (5 Jahre) fortschreibt. Die Fortschreibung erfolgt für jeden Bestand nach der Standardmethode des Simulationspaketes sowie mithilfe einer neuen Klasse unter Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung. Es werden keine Eingriffe simuliert. Aus dem Anfangs- und dem Endzustand kann der Zuwachs für die Baumarten und den Gesamtbestand berechnet werden. Jede Versuchsreihe wird wegen der stochastischen Elemente im Simulator zehnmal wiederholt. Die Ergebnisse zeigen jeweils die Mittelwerte der durchgeführten Simulationsläufe.

## Ergebnisse

### Artspezifische Konkurrenzwirkung

Die Ergebnisse der Modellanpassung zeigen, dass alle Modellparameter mit Ausnahme des Freistellungsindex signifikant von null verschieden sind ( $p < 0,001$ ). Für die Fichte eignet sich das Alter besser zur Beschreibung des Grundflächenzuwachses. Das Buchenmodell erklärt dagegen unter Berücksichtigung der Höhe einen größeren Teil der auftretenden Varianz. Beide Modelle wurden ohne Berücksichtigung des Freistellungsindex erneut parametrisiert, sodass alle verbliebenen Variablen einen hochsignifikanten Einfluss auf den Grundflächenzuwachs von Buchen bzw. Fichten haben.

In Bezug auf die Kronenmantelfläche und das Alter entsprechen die Ergebnisse den Erwartungen (Tabelle 3): Bei beiden Baumarten hat die Kronenmantelflächen einen positiven Einfluss auf den Grundflächenzuwachs, während sich für das Alter bzw. die Höhe ein negativer Einfluss ablesen lässt. Die nach Buche und Fichte getrennten Konkurrenzindizes wirken negativ und deuten darauf hin, dass der Grundflächenzuwachs von Buchen und Fichten durch benachbarte Fichten stärker beeinträchtigt wird als durch benachbarte Buchen.

Tabelle 3: Ergebnisse der Modellanpassung an die Daten der Fichten-Buchen-Mischbestandswuchsreihe

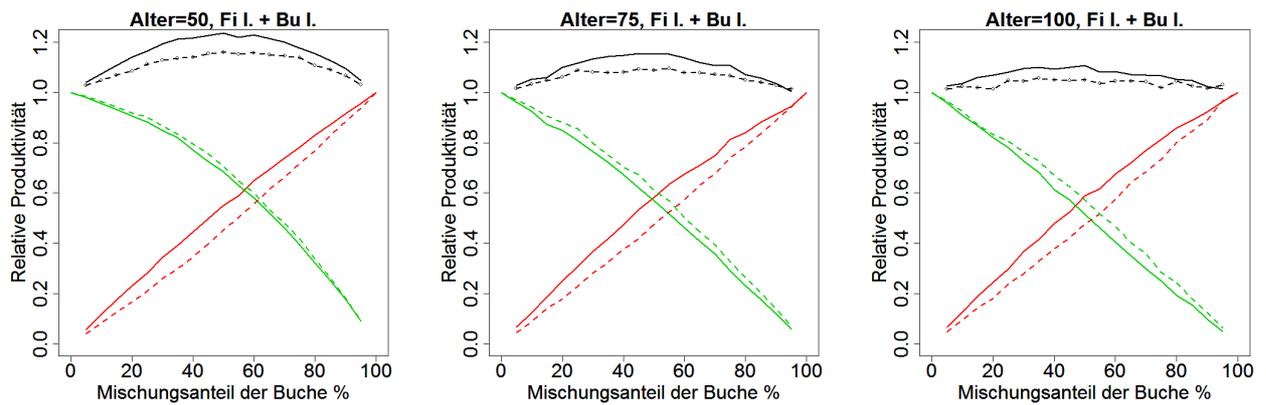
	Fichtenmodell	Buchenmodell
$p_0$ : Intercept	4,75417	1,54416
$p_1$ : ln(Kronenmantelfläche)	0,99934	0,97163
$p_2$ : ln(Alter)	-0,91135	
$p_2$ : ln(Höhe)		-0,46741
$p_{3\text{ Bu}}$ : Konkurrenz Buche	-0,70106	-0,39999
$p_{3\text{ Fi}}$ : Konkurrenz Fichte	-1,09982	-0,67592

Aus den geschätzten Modellparametern lässt sich eine Gewichtung der Konkurrenz ableiten. Demnach hat die Kronenschirmfläche benachbarter Buchen einen mit Faktor  $p_{3\text{ Bu}}/p_{3\text{ Fi}} = 0,64$  geringeren Einfluss auf den Grundflächenzuwachs der Fichte bzw. mit Faktor  $p_{3\text{ Bu}}/p_{3\text{ Fi}} = 0,59$  geringeren Einfluss auf den Zuwachs der Buche als eine gleichgroße Kronenschirmfläche benachbarter Fichten. In Bezug auf die Frage nach dem Wachstum in Mischbeständen bedeutet dies: Eine Fichte profitiert durch interspezifische im Vergleich zu intraspezifischer Konkurrenz. Eine Buche wird dagegen durch interspezifische Konkurrenz im Vergleich zur Konkurrenz durch Bäume derselben Art im Wachstum gehemmt. Die Kronenschirmfläche einer Fichte wirkt auf das Buchenwachstum mit einem Gewichtungsfaktor von  $p_{3\text{ Fi}}/p_{3\text{ Bu}} = 1,69$ .

### Zuwachs in Mischbeständen

Die Ergebnisse der Simulationen werden für jede Versuchsreihe in einer Grafik dargestellt. Die Abszisse zeigt den zunehmenden Buchenanteil von 0% im Fichten-Reinbestand bis 100% im Buchen-Reinbestand an; die relative Produktivität des Gesamtbestands (schwarz), der Fichten (grün) und der Buchen (rot) sind auf der Ordinate abgetragen. Dabei wird die Produktivität der Reinbestände jeweils auf eins normiert. Wenn die Produktivität einer Baumart im Mischbestand mit der im Reinbestand identisch ist, erwarten wir die relative Produktivität der Mischbestände auf einer Geraden zwischen null (Reinbestand der anderen Art) und eins (Produktivität im Reinbestand). Liegen die Werte oberhalb dieser Gerade, spricht dies für einen positiven Mischungseffekt, also eine erhöhte Produktivität im Mischbestand. Entsprechend deuten Werte unterhalb der Geraden auf einen negativen Mischungseffekt und eine geringere Produktivität im Vergleich zum Reinbestand hin. Für den Gesamtbestand liegt die relative Produktivität für alle Bestände bei eins, wenn die Produktivität beider Arten im Mischbestand der in den Reinbeständen entspricht oder wenn der positive Mischungseffekt einer Baumart durch den negativen Mischungseffekt der anderen kompensiert wird. Liegt die Produktivität des Gesamtbestandes über bzw. unter eins, zeigt dies eine höhere bzw. geringere relative Produktivität des Mischbestandes gegenüber der Kombination der Reinbestände an. Die Werte der

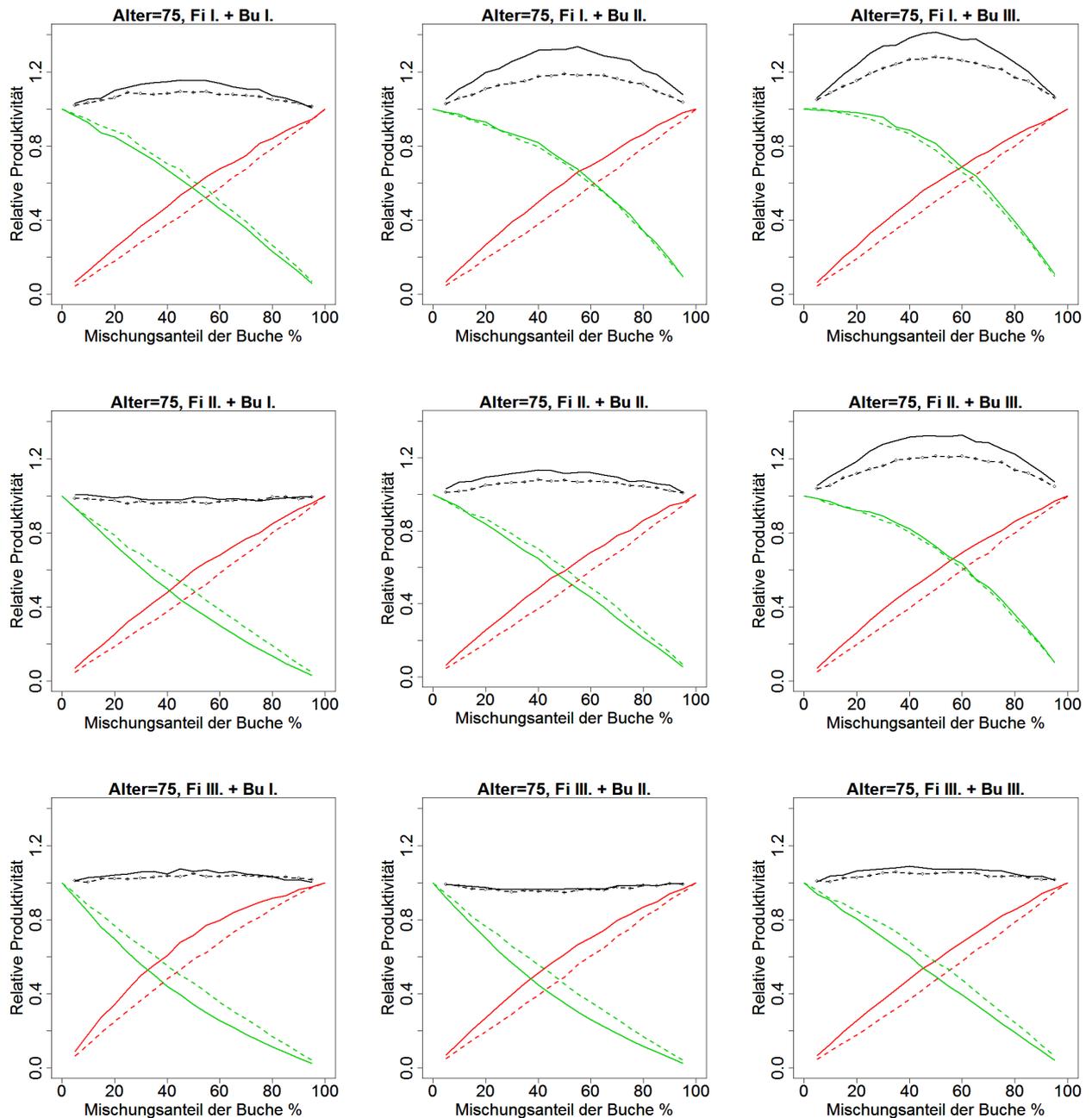
durchgezogenen Kurven stammen aus der Simulation mit dem Standardmodell und die der gestrichelten Linien aus der Simulation mit artspezifischer Konkurrenzwirkung.



Legende: Schwarz = relative Produktivität des Gesamtbestandes, rot = relative Produktivität der Buche, grün = relative Produktivität der Fichte. Durchgezogene Linien berechnet mit dem Standardmodell, gestrichelte Linien berechnet mit der gewichteten Konkurrenz.

Abbildung 2: Relative Produktivität über zunehmendem Buchen-Mischungsanteil bei unterschiedlichem Alter der simulierten Versuchsreihen 1-3.

Die Ergebnisse der Versuchsreihen 1 bis 3 zeigen den Einfluss des Alters auf die relative Produktivität (Abbildung 2). Für die zugrundeliegenden Bestände wird für beide Baumarten als Startwerte die I. Ertragsklasse zugrunde gelegt und ein Alter von 50, 75 bzw. 100 Jahren gewählt. Für die Fichten zeigt sich im Alter 50 ein deutlicher positiver Mischungseffekt. Im Alter 75 ist dieser Effekt geringer und bei der Simulation des 100-jährigen Bestandes nur noch marginal. Für die Buchen lässt sich kein ausgeprägter Trend erkennen: Mithilfe des Standardmodells kommt es in allen drei betrachteten Altern zu einem mischungsbedingten Mehrzuwachs, der jedoch für die Simulation mit artspezifischer Konkurrenzberechnung entfällt bzw. teilweise sogar in einen Minderzuwachs umschlägt. Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass es in den simulierten Versuchsreihen zu einem Mehrzuwachs im Mischbestand kommt, der sich zunächst aus einem deutlichen Mehrzuwachs der Fichte, in höherem Alter in der Standardvariante jedoch zusätzlich aus einem Mehrzuwachs der Buche speist. Der Mehrzuwachs nimmt mit steigendem Alter ab. Mit steigendem Buchen-Mischungsanteil steigt der Mehrzuwachs zunächst an, erreicht sein Maximum jeweils im Bereich gleich großer Mischungsanteile von Buche und Fichte und sinkt mit weiter steigendem Buchen-Anteil wieder ab. Die Ergebnisse der Simulationsvariante mit zusätzlicher Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung unterscheiden sich von den mit dem Standardmodell berechneten Ergebnissen: Für die relative Produktivität der Fichte zeigen sich mit dem Alter zunehmende Unterschiede zwischen beiden Konkurrenzberechnungen, wobei die unter Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung erzeugten Kurven erwartungsgemäß über denen der Standardvariante liegen. Für die Buche sind die Unterschiede zwischen den Ergebnissen beider Konkurrenzberechnungen deutlich größer als im Fall der Fichte. Die Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung führt zu einer deutlichen Verringerung der relativen Produktivität im Vergleich zum Standardmodell.



Legende: Schwarz = relative Produktivität des Gesamtbestandes, rot = relative Produktivität der Buche, grün = relative Produktivität der Fichte. Durchgezogene Linien berechnet mit dem Standardmodell, gestrichelte Linien berechnet mit der gewichteten Konkurrenz.

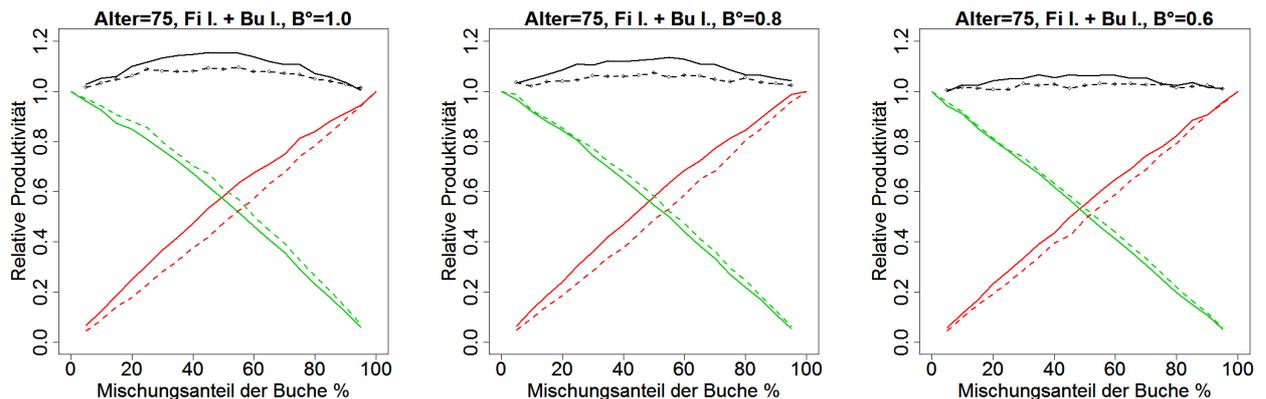
Abbildung 3: Relative Produktivität der simulierten Versuchsreihen über zunehmendem Buchen-Mischungsanteil in Abhängigkeit von der Bonität der Buche (abnehmend von rechts nach links) und der Bonität der Fichte (abnehmend von oben nach unten).

Die Untersuchung des Einflusses der Bonität beider Baumarten auf die relative Produktivität erfolgt anhand der 75-jährigen Versuchsreihen, die sich in Bezug auf die Bonität unterscheiden. Die Ergebnisse zeigen zunächst, dass die Buchen im Mischbestand über weite Bereiche unabhängig von der Bonität in der Standardvariante einen stabilen mischungsbedingten Mehrzuwachs leisten, während die Variante mit Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung kaum Mehr- oder Minderzuwachs im Vergleich zum Reinbestand ergibt (Abbildung 3). Die relative Produktivität der Buche steigert sich nur auf günstigem Standort (I. Ertragsklasse), wenn die Wachstumsbedingungen die Fichte gleichzeitig deutlich benachteiligen (III. Ertragsklasse).

Die Fichte reagiert deutlich sensibler auf unterschiedliche Standortsbedingungen. Grundsätzlich steigt die relative Produktivität der Fichten im Mischbestand mit steigender Fichten-Bonität und mit sinkender Bonität der Buche. In Fällen, in denen die Bonität der Buche die der Fichte übersteigt, ergibt

sich ein negativer Mischungseffekt. Im Vergleich zur Standardvariante ergibt die Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung für die Fichten eine höhere relative Produktivität.

Die relative Gesamtproduktivität ergibt sich als Summe der relativen Produktivität der beiden beteiligten Baumarten und ist folglich für die meisten Versuchsreihen positiv. Ein Ausnahme bildet die Kombination mit Fichte II. Ertragsklasse und Buche I. Ertragsklasse, sowie Fichte III. Ertragsklasse und Buche II. Ertragsklasse. Hier kann der Mehrzuwachs der Buche den Minderzuwachs der Fichte nicht ausgleichen, sodass sich für die Gesamtproduktivität ein negativer Mischungseffekt ergibt. Verschlechtern sich die Bedingungen für die Fichte weiter (Buche I. Ertragsklasse, Fichte III. Ertragsklasse), bewirkt dies eine Verstärkung des positiven Mischungseffekts der Buchen, der den Minderzuwachs der Fichten übertrifft, sodass für den Gesamtbestand nach beiden Simulationsvarianten erneut ein Mehrzuwachs resultiert.



Legende: Schwarz = relative Produktivität des Gesamtbestandes, rot = relative Produktivität der Buche, grün = relative Produktivität der Fichte. Durchgezogene Linien berechnet mit dem Standardmodell, gestrichelte Linien berechnet mit der gewichteten Konkurrenz.

Abbildung 4: Relative Produktivität über zunehmendem Buchen-Mischungsanteil bei abnehmendem Bestockungsgrad der simulierten Versuchsreihen 2,10,11.

Die relative Produktivität der Versuchsreihen wird auch durch die Bestandesdichte (Bestockungsgrad) beeinflusst (Abbildung 4). Der positive Mischungseffekt der Versuchsreihe mit jeweils I. Ertragsklasse für Buche und Fichte nimmt mit abnehmendem Bestockungsgrad ab, wobei der positive Mischungseffekt beider Baumarten betroffen ist. Für einen Bestockungsgrad von 0,6 ist nur noch ein minimaler positiver Mischungseffekt zu verzeichnen.

## Diskussion

### Artspezifische Konkurrenzwirkung

Die Auswertung der Buchen-Fichten-Mischbestandswuchsreihen ergibt, dass die Kronenschirmflächen beider Baumarten einen unterschiedlichen Konkurrenzdruck ausüben, sowohl auf die Fichten als auch auf die Buchen. Die artspezifisch berechneten Konkurrenzindizes erweisen sich jeweils als hochsignifikante Einflussgrößen zur Schätzung des Grundflächenzuwachs. Dabei wird der Grundflächenzuwachs von Buchen und Fichten durch die Kronenschirmfläche einer konkurrierenden Fichte stärker reduziert als durch eine gleich große Kronenschirmfläche einer konkurrierenden Buche, sodass beide Arten davon profitieren, von Buchen anstelle von Fichten umstanden zu sein. Für die Fichte ist die Beimischung von Buche somit vorteilhaft, wohingegen die Beimischung von Fichten für die Buche nachteilig wirkt.

Die in dieser Arbeit gefundenen Unterschiede decken sich mit den Ergebnissen von BIBER (1996), der ebenfalls feststellte, dass Fichten-Nachbarn den Grundflächenzuwachs von Buchen und Fichten stärker einschränken als Buchen-Nachbarn. Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei der Untersuchung von naturnahen Fichten-Buchen-Mischbeständen in Südschweden und im Harz auf Standorten mit vergleichbarer Leistungsfähigkeit beider Baumarten gefunden: Die Buche wird durch unmittelbare Konkurrenz von Fichten benachteiligt, wohingegen Fichten in Abhängigkeit von ihrer sozialen Stellung von einer Buchen-Nachbarschaft profitieren können (GRUNDMANN 2009).

### Zuwachs in Mischbeständen

Die Ergebnisse belegen zunächst, dass mit dem Wachstumssimulationspaket TreeGrOSS eine höhere relative Produktivität im Mischbestand vorhergesagt werden kann, wie sie von PRETZSCH et al. (2010) berichtet wurde. Dabei zeigt sich der Mischungseffekt sowohl in der Standardvariante als auch in einigen Versuchsreihen unter Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung.

Die relative Produktivität des Mischbestandes im Vergleich zur Summe entsprechender Reinbestände nimmt bei gleichen Ausgangswerten in Bezug auf Alter und Dimension der Bäume für Standorte, die beiden Baumarten günstige Bedingungen bieten, mit dem Alter ab. Diese Abnahme ist im Wesentlichen durch den Rückgang der relativen Produktivität des Fichtenanteils zu begründen, während die relative Produktivität der Buche über das Alter nahezu unverändert bleibt. Der mischungsbedingte Mehrzuwachs der Buche in der Standardvariante erklärt sich mit einem Blick auf die Kronenschirmflächen beider Arten. Diese werden im Rahmen der Simulation mithilfe der Kronenbreitenfunktionen nach HANSEN und NAGEL (2014) bestimmt und liegen im Fall der vorliegenden Versuchsreihen (Fichte und Buche jeweils I. Ertragsklasse) für die Buche in jedem Alter über denen der Fichte (Abbildung 5). Der Konkurrenzberechnung im Rahmen der Simulation folgend, trägt somit eine Fichte bei gegebenem Alter und gleicher Höhe der Krone weniger zum Gesamtkonkurrenzwert  $C66$  eines Bezugsbaumes bei als eine Buche. Wird dagegen die artspezifische Konkurrenzwirkung bei der Simulation berücksichtigt, so wird die Steigerung der Produktivität durch die im Vergleich zu Buchennachbarn geringere Kronenschirmfläche von Fichtennachbarn überkompensiert durch deren höhere artspezifische Konkurrenzwirkung, sodass teilweise sogar ein geringer negativer Mischungseffekt resultiert.

Der Mehrzuwachs der Fichte in jedem der betrachteten Alter basiert auf der Verringerung der Konkurrenz durch die geringere Höhe von Buchen-Konkurrenten im Vergleich zu Fichten-Konkurrenten. Einen ähnlichen Effekt vermuten auch STERBA et al. (2002) für ältere Mischbestände und führen den Mehrzuwachs von Fichten mit Buchen-Nachbarn im Vergleich zu Fichten-Nachbarn auf die geringere Höhe der Buchen und den dadurch erhöhten Lichtgenuss der Fichten zurück. Mit zunehmendem Alter wird der Höhenunterschied geringer (vgl. Tabelle 2), sodass auch der Vorteil der Fichten durch Buchen-Nachbarn im Gegensatz zu Fichten-Nachbarn geringer wird. Dies erklärt den Rückgang des mischungsbedingten Mehrzuwachses der Fichten mit dem Alter.

Neben dem Alter hat auch die Bonität als Ausdruck der Standortbedingungen einen Einfluss auf die relative Produktivität im Mischbestand. Die angenommenen Bonitäten mögen in ihrer Kombination (Fichte I. Ertragsklasse mit Buche III. Ertragsklasse usw.) teilweise theoretisch sein, eignen sich aber zur Untersuchung der grundsätzlichen Zusammenhänge. Den Simulationsergebnissen zufolge leistet der Buchenanteil der simulierten Mischbestände weitgehend unabhängig vom Standort in der Standardvariante einen geringen Mehrzuwachs bzw. zeigt unter Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung kaum einen nennenswerten Mischungseffekt. Der Mischungseffekt steigt auf gutem Buchen- und gleichzeitig geringem Fichtenstandort in beiden Varianten geringfügig an. Auch hier profitiert die Buche vermutlich von der geringeren lateralen Kronenausdehnung der Fichte im Vergleich zur Buche. Ein zusätzlicher positiver Mischungseffekt ergibt sich, wenn die Buche die Fichte in der Höhe überragt: In der Kombination Buche I. Ertragsklasse/ Fichte III Ertragsklasse liegt die Mittelhöhe für Buche bei 25,6, die der Fichte dagegen nur bei 20,1 m. In diesem Fall profitiert die Buche zusätzlich durch die geringere Höhe von Fichten-Nachbarn im Vergleich zu Buchen-Nachbarn.

Die Fichte reagiert dagegen sensibler auf Standortunterschiede als die Buche. Dabei scheint insbesondere der Höhenunterschied beider Arten eine Rolle zu spielen: Ergibt sich infolge des Standorts bzw. der Bonität beider Baumarten ein Höhenvorsprung der Fichte (vgl. Tabelle 2), so zeigt sich ein

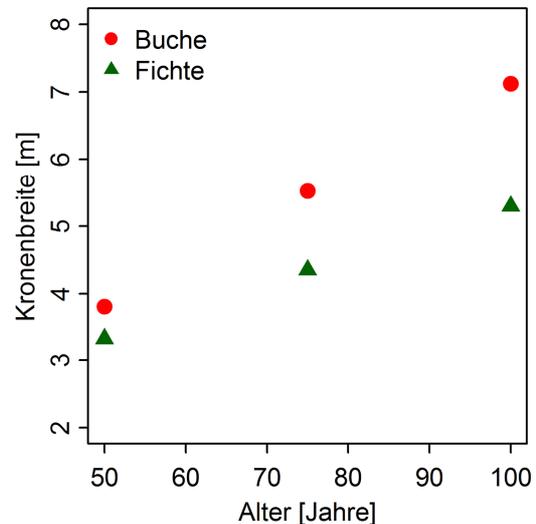


Abbildung 5: Kronenbreite von Buche und Fichte im Alter 50, 75 und 100. Es wurden jeweils Durchmesser und Höhe des Grundflächenmittelstammes der I. Ertragsklasse zugrunde gelegt.

mischungsbedingter Mehrzuwachs, der umso größer ist, je größer der Höhenvorsprung der Fichte ist. Wird die Fichte jedoch von der Buche überragt, so ergibt sich sogar ein negativer Mischungseffekt für den Fichtenanteil. Ursache dieses Effekts ist die Verringerung der Konkurrenz durch niedrigere Nachbarn bzw. eine Zunahme der Konkurrenz, wenn die Nachbarn eine größere Höhe aufweisen.

Die Simulationsergebnisse weisen für den Gesamtbestand für die meisten Versuchsreihen eine positive relative Produktivität aus, die aufgrund der weitgehenden Unabhängigkeit der Buchenproduktivität von den Standortbedingungen dann umso größer ist, je größer der Höhenvorsprung der Fichte gegenüber der Buche ist.

Die simulierten Versuchsreihen, die sich in Bezug auf den Bestockungsgrad unterscheiden, zeigen, dass die Mischungseffekte mit abnehmendem Bestockungsgrad für beide Baumarten zurückgehen. Dies erscheint plausibel, da Mischung und Artzugehörigkeit der Nachbarn im Rahmen dieser Simulationsstudie auf den Konkurrenzindex wirken. Ist die Konkurrenz geringer, so sind auch die Unterschiede zwischen der Situation im Rein- und Mischbestand geringer und infolge dessen die Produktivitätsunterschiede.

Im Rahmen der beschriebenen Simulationsstudie werden Mischungseffekte auf die Produktivität von Beständen untersucht. Dabei können Effekte abgebildet werden, die sich aus der Artzugehörigkeit der Konkurrenten ergeben. Die Ergebnisse zeigen, dass sich die Konkurrenzwirkung eines Baumes nicht nur in Abhängigkeit seiner artspezifischen Kronendimension, sondern auch in Abhängigkeit von weiteren Faktoren, die in seiner Artzugehörigkeit begründet sind, unterscheidet. Darüber hinaus führt die Artzugehörigkeit der Nachbarn eines Bezugsbaumes zu Unterschieden in der Bestandesstruktur (Höhe, Entfernung der Nachbarn, Kronendimensionen). Es zeigt sich, dass diese Struktur-Unterschiede zu Veränderungen der Konkurrenzbedingungen führen, die sich ihrerseits signifikant auf die Produktivität auswirken.

Durch die Untersuchung simulierter Bestände, deren Eigenschaften in wesentlichen Punkten konstant gehalten werden, wird es möglich, den Einfluss, den die Artzugehörigkeit der Nachbarn auf das Wachstum eines Bezugsbaumes ausübt, isoliert zu beleuchten und dessen Abhängigkeit von Alter, Bonität und Bestockungsgrad besser zu verstehen. Es werden dadurch jedoch weitere Einflussgrößen ausgeblendet, die die genannten Effekte in der Realität verstärken, überlagern oder mit ihnen in Wechselwirkung stehen können. So spielen unterirdische Vorgänge und die Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe ebenso eine Rolle wie Unterschiede zwischen Rein- und Mischbeständen auf Bestandesebene. Letztere umfassen beispielsweise mögliche Veränderungen der Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit durch eine Mischung der Baumarten (PRETZSCH et al. 2010). Weiterhin wird die Bestandesgeschichte ausgeblendet und damit die Tatsache, dass sich Rein- und Mischbestände von Beginn an unterschiedlich entwickeln können. Für die generierten Mischbestände wird eine einzelstammweise Mischung unterstellt, sodass andere Mischungsformen einen geringeren Mischungseffekt infolge andersartiger Nachbarn erwarten lassen, weil es ggf. größere Bestandesbereiche gibt, in denen Bäume hauptsächlich von Nachbarn ihrer eigenen Art umstanden sind.

Beim Vergleich der Produktivität von realen Mischbeständen gegenüber der Kombination entsprechender Reinbestände über ein breites Spektrum an Standortbedingungen hinweg fanden PRETZSCH et al. (2010) übereinstimmend mit den Ergebnissen dieser Simulationsstudie in der Mehrzahl der Fälle einen Mehrzuwachs in Mischbeständen gegenüber Reinbeständen. Dabei liegt die Größenordnung der Mehr- bzw. Minderzuwächse mit im Mittel +0,51 (-7,23 bis +11,06) m<sup>3</sup>/ha/Jahr deutlich über den im Rahmen dieser Arbeit resultierenden Werten, die sich zwischen -0,7 und +5,2 m<sup>3</sup>/ha/Jahr in der Standardvariante bzw. -0,1 und +4,7 m<sup>3</sup>/ha/Jahr in der Simulation mit Berücksichtigung der artspezifischen Konkurrenzwirkung bewegen. Die Ergebnisse zeigen allerdings in Bezug auf den Einfluss des Standorts auf den Mischungseffekt eine abweichende Tendenz: Während die Ergebnisse dieser Simulationsstudie eine Zunahme des Mischungseffekts mit der Bonität der Fichte erwarten lassen, deuten deren Ergebnisse auf geringere Mischungseffekte je besser die Fichten-Bonität ist. Umgekehrt nehmen die Mischungseffekte in der Simulation mit steigender Buchen-Bonität tendenziell ab, während PRETZSCH et al. (2010) Mehrzuwächse insbesondere bei guter Bonität der Buche verzeichnen. Diese Unterschiede in Bezug auf den Effekt des Standorts zeigen, wie komplex die Frage eines Mischungseffekts auf die Produktivität ist und sprechen dafür, dass mehrere Faktoren eine Rolle spielen, die sich in ihrer Wirkung überlagern und ggf. in Wechselwirkung zueinander stehen.

Abschließend lässt sich folgendes festhalten:

1. Fichten profitieren in Bezug auf ihr Grundflächenwachstum, wenn sie bei gleicher Kronenschirmfläche des Konkurrenten von Buchen anstelle der eigenen Art umstanden werden. Auf den Zuwachs der Buchen wirkt sich dagegen die Kronenschirmfläche benachbarter Fichten stärker zuwachsmindernd aus als die benachbarter Buchen.
2. Die Simulationen mit dem waldwachstumskundlichen Programmpaket TreeGrOSS zeigen, dass sich das vorhergesagte Wachstum in Mischbeständen sowohl mit als auch ohne Berücksichtigung einer baumartspezifischen Konkurrenzwirkung von dem in Reinbeständen unterscheidet.
3. Die Ergebnisse zeigen, dass ein nicht zu vernachlässigender relativer Mehrzuwachs allein aus veränderten Bestandesstrukturen im Mischbestand und ihrer Wirkung auf die oberirdische Konkurrenz erklärt werden kann.

## Literatur

- BIBER, P. (1996): Konstruktion eines einzelbaumorientierten Waldwachstumssimulators für Fichten-Buchen-Mischbestände im Solling. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Band 142, Forschungszentrum Waldökosysteme der Universität Göttingen, 252 S.
- DIELER, J. und PRETZSCH, H. (2012): Plastizität von Baumkronen: Strukturmerkmale von Fichten und Buchen im Rein- und Mischbestand. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 184 (11-12), S. 247-262.
- GRUNDMANN B.M. (2009): Dendroklimatologische und dendroökologische Untersuchungen des Zuwachsverhaltens von Buche und Fichte in naturnahen Mischwäldern. Dissertation an der Technischen Universität Dresden.
- HANSEN, J. und NAGEL, J. (2014): Wachstumskundliche Softwaresysteme auf Basis von TreeGrOSS - Anwendung und theoretische Grundlagen. Beiträge aus der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt 11. Universitätsverlag Göttingen.
- KENNEL, R. (1965): Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 136, S. 173–189.
- NAGEL, J. (1999): Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Norddeutschland. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt 128.
- NAGEL, J. (2005): TreeGrOSS - eine Java basierte Softwarekomponente zur Waldwachstumsmodellierung für Forschung, Lehre und Praxis. Grüne Reihe. Jahrestagung der Sektion Forstliche Biometrie und Informatik des Deutschen Verbands Forstlicher Forschungsanstalten in Freiburg 9.-10. Oktober 2003.
- R DEVELOPEMENT CORE TEAM (2009): R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- PRETZSCH, H.; BLOCK, J.; DIELER, J.; DONG, P.H.; KOHNLE, U.; NAGEL, J.; SPELLMANN, H.; ZINGG, A. (2010): Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*. 67, 712 (doi: 10.1051/forest/2010037).
- PRETZSCH, H.; BIELAK, K.; BLOCK, J.; BRUCHWALD, A.; DIELER, J.; EHRHART, H.-P.; KOHNLE, U.; NAGEL, J.; SPELLMANN, H.; ZASADA, M.; ZINGG, A. (2012): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research* 132 (2), S. 163-280 (doi: 10.1007/s10342-012-0673-y).
- PRETZSCH, H. und SCHÜTZE, G. (2009): Transgressiveoveryielding 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. *European Journal of Forest Research* 128 (2), S. 183-204.
- SCHÖBER, R. (1987): Ertragstabellen wichtiger Baumarten. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M., 3. Auflage, 166 S.
- STERBA, H.; BLAB, A. und KATZENSTEINER, K. (2002): Adapting an individual tree growth model for Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management* 50 (1-2), S. 101-110.
- WOOD, S. N. (2006): Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, London, New York, 383 S.