

Wachstum und rechnerische Verschiebung des Mitteldurchmessers in selbstdurchforsteten Beständen

Peter Biber

Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München,
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising

Summary

The development of stand mean values (e.g. mean diameter, mean height) results from two associated processes: Biological growth and a mere calculatory shift. In self-thinning stands, the latter results from the fact that the probability for a tree to die is not independent from the trees size. This is the reason why the development of stand mean values must not be treated as equal to the growth of a mean individual. This study tries –based on the concept of Reineke’s rule (REINEKE 1933) and long term self thinning plots in Norway spruce stands- to contribute to a quantitative understanding of the relation between diameter growth and calculatory shift. It can be shown, that Reineke’s rule, which describes the allometric relationship of a stand’s mean diameter and stem number, can be easily splitted into two compenents that relate growth and calculatory shift to stem number change separatedly. Data analysis reveals the non-trivial fact that both components represent allometric relationships, either. This means that the mean diameter’s growth and calculatory shift show a constant ratio on the long run. Investigations with other tree species are necessary to scrutinize inhowfar the findings of this study can be generalized. If so, they will be helpful for scaling between tree and stand level, for analyzing the concept of species-specific self-tolerance sensu ZEIDE (1985), and they could form a useful limit relationship in growth models.

1. Einleitung

Die so genannte Reineke-Regel (REINEKE 1933) beschreibt den allometrischen Zusammenhang zwischen dem mittleren Durchmesser und der Stammzahl eines Waldbestandes bei Selbstdurchforstung. Abbildung 1 (links).

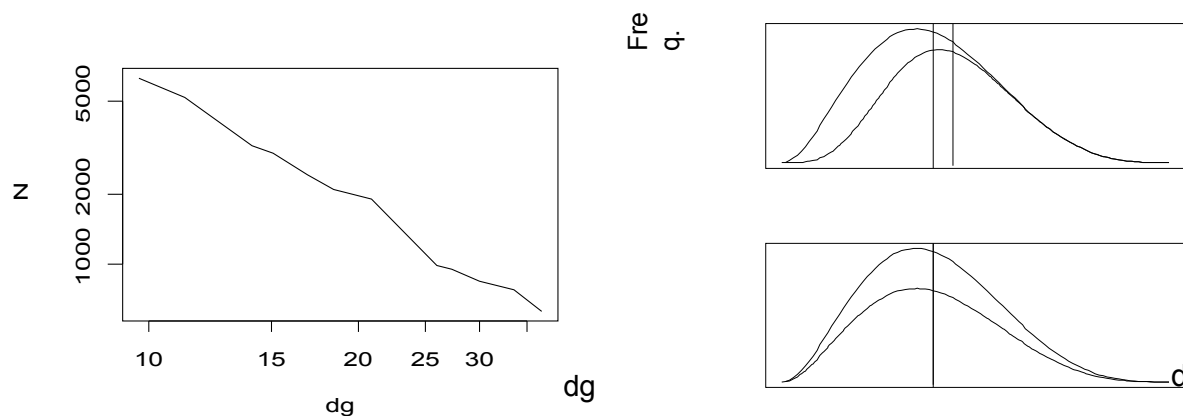


Abb. 1: Links: Allometrischer Zusammenhang zwischen Grundflächenmitteldurchmesser und Stammzahl eines selbstdurchforsteten Bestandes. Rechts: Rechnerische Verschiebung des Mitteldurchmessers (senkrechte Linien) einer idealisierten Durchmesserverteilung vor (durchgezogene Linien) und nach (gestrichelte Linien) einem durch Konkurrenz ausgelösten Mortalitätsereignis.

Sie ist die Grundlage des international in der Praxis weit verbreiteten Stand Density Index SDI. Es gilt

$$N = \gamma \cdot \bar{d}_q^\beta \quad (1)$$

und

$$\beta = \frac{\frac{dN}{N}}{\frac{d\bar{d}_q}{\bar{d}_q}}, \quad (2)$$

wobei REINEKE für β einen allgemein gültigen Wert von -1.605 postuliert, was bedeutet, dass eine Zunahme des (Grundflächen-) Mitteldurchmessers \bar{d}_q um 1% zu einer Stammzahlabnahme von 1.605% durch konkurrenzbedingte Mortalität führt. PRETZSCH und BIBER (2005) können jedoch im Sinne von ZEIDE (1987) artspezifische Werte von β nachweisen, wobei die aufgefundenen Werte für alle untersuchten Baumarten (Fichte, Kiefer, Buche, Eiche) signifikant größer als -2 sind. Dies erscheint bemerkenswert, da aus der allometrischen Theorie (WEST et al. 1997, 1999, ENQUIST et al. 1998, 1999, ENQUIST und NIKLAS 2001, vgl. PRETZSCH und METTE 2008) $\beta = -2$ als allgemein anzunehmender Wert abgeleitet werden kann. Ergebnisse von PRETZSCH

und METTE (2008) zur Allometrie von Blattbiomassen und spezifischen Blattflächen bei Selbstdurchforstung lassen jedoch den Schluss zu, dass sich die Folgerung $\beta = -2$ neben einer Vernachlässigung artspezifischer Unterschiede aus einem zu sehr vereinfachten Übergang von der Individual- auf die Populationsebene ergibt, bei dem die Entwicklung von Bestandesdurchschnittswerten mit dem Wachstum eines mittleren Individuums gleichgesetzt wird. Die Unzulässigkeit dieser Gleichsetzung spiegelt sich auf der Ebene der dendrometrisch leicht zugänglichen Größen in der bekannten rechnerischen Verschiebung des Mitteldurchmessers wider (Abbildung 1, rechts).

Auf dieser Ebene möchte die vorliegende Studie zeigen, dass sich die Reineke-Regel zwanglos in eine Wachstums- und Verschiebungs-Komponente zerlegen lässt. Darauf aufbauend soll empirisch geprüft werden, wie sich beide Prozesse im Verlauf der Bestandesentwicklung zueinander verhalten. Die Studie versteht sich als ein Beitrag zum Verständnis der Skalierung zwischen Baum und Bestand.

1.1 Zerlegung der Reineke-Regel

Die rechnerische Verschiebung des Mitteldurchmessers selbstdurchforsteter Bestände hat eine triviale Ursache: Da schwächere Bäume wahrscheinlicher absterben als stärkere Individuen, kommt es allein dadurch zu einer Aufwärtsverschiebung des Mitteldurchmessers (Abbildung 1, rechts). Der Durchmessererschub $d\bar{d}_q$ der Reineke-Beziehung darf deshalb nicht als reines Wachstum interpretiert werden, sondern als Summe einer Wachstums- und einer rein rechnerischen Komponente, $d\bar{d}_{q\text{ growth}}$, bzw. $d\bar{d}_{q\text{ calc}}$:

$$d\bar{d}_q = d\bar{d}_{q\text{ growth}} + d\bar{d}_{q\text{ calc}} \quad (3)$$

Wird (3) in (2) eingesetzt, ergibt sich

$$\beta = \frac{\frac{dN}{N}}{\frac{d\bar{d}_{q\text{ growth}}}{d_q} + \frac{d\bar{d}_{q\text{ calc}}}{d_q}} \quad \text{und daraus} \quad \frac{1}{\beta} = \frac{\frac{d\bar{d}_{q\text{ growth}}}{d_q}}{\frac{dN}{N}} + \frac{\frac{d\bar{d}_{q\text{ calc}}}{d_q}}{\frac{dN}{N}}, \quad \text{worin beide relativen Komponenten der}$$

Durchmesseränderung getrennt auf die relative Stammzahländerung bezogen werden. Werden die Kehrwerte beider Summanden β_{growth} bzw. β_{calc} benannt

$$\beta_{\text{growth}} = \frac{\frac{dN}{N}}{\frac{d\bar{d}_{q\text{ growth}}}{d_q}} \quad \beta_{\text{calc}} = \frac{\frac{dN}{N}}{\frac{d\bar{d}_{q\text{ calc}}}{d_q}}, \quad (4)$$

dann gilt:

$$\frac{1}{\beta} = \frac{1}{\beta_{\text{growth}}} + \frac{1}{\beta_{\text{calc}}} \quad (5)$$

β_{growth} repräsentiert die durch Wachstum ausgelöste Stammzahlabnahme und β_{calc} die Reaktion der Durchmesservertelung darauf, die sich in der Mittelwertsverschiebung äußert. Sofern β_{growth} und β_{calc} das gleiche Vorzeichen haben, wird der Betrag von β stets kleiner sein als der kleinere der Beträge seiner beiden Komponenten. Für β_{growth} sind nur negative Werte denkbar. Eine Durchmesserzunahme geht in Beständen, für die die Reineke-Regel gilt, immer mit einer Abnahme der Stammzahl einher. Je kleiner β_{growth} (je größer sein Betrag), desto stärker wird die von einer relativen Einheit Zuwachs ausgelöste relative Stammzahlabnahme ausfallen. Da bei Wachstum immer eine Stammzahlabnahme stattfinden wird, kann β_{calc} nicht den Wert 0 annehmen. Bei $\beta_{\text{calc}} < 0$ ist die rechnerische Verschiebung positiv, d.h. sie vergrößert den Mitteldurchmesser. Je stärker sich die Mortalität auf den linken Ast der Durchmesservertelung konzentriert, d.h. je asymmetrischer sich die Absterbewahrscheinlichkeiten auf die schwachen Durchmesser verteilen, desto stärker wird dieser Effekt und desto kleiner wird der Betrag des negativen β_{calc} sein.

Ein bestimmter Wert von β , z.B. -1.6, lässt sich durch sehr verschiedene Kombinationen der beiden Komponenten erreichen, z.B. mit einem β_{growth} von -2.2 und einem β_{calc} von -5.9 (Beispiel 1) ebenso wie mit einem β_{growth} von -4 und einem β_{calc} von -2.7 (Beispiel 2). Im ersten Beispiel ist die durch Wachstum ausgelöste Stammzahlveränderung gering im Vergleich zu Beispiel 2. In Beispiel 1 ist daher nur eine relativ geringe rechnerische Verschiebung notwendig (angezeigt durch den großen Betrag von β_{calc}) um ein Gesamt- β von -1.6 zu erreichen. In Beispiel 2 löst Wachstum eine vergleichsweise starke Stammzahlabnahme aus, so dass erst eine starke rechnerische Verschiebung (kleiner Betrag von β_{calc}) wiederum zu $\beta = -1.6$ führt. Wenngleich die Konstanz von β im Zuge der Selbstdurchforstung als anerkanntes Faktum gilt, muss dies nicht notwendigerweise für seine beiden Komponenten gelten.

Denkbar, wenn auch unter mitteleuropäischen Verhältnissen nicht zu erwarten, ist $\beta_{calc} > 0$. In diesem Fall träte eine erhöhte Absterbewahrscheinlichkeit der stärkeren Durchmesser zu. Unter solchen Bedingungen, die im weiteren Text jedoch nicht diskutiert werden, würde die rechnerische Verschiebung den vom Wachstum herrührenden Durchmessererschub sogar dämpfen.

Für den Fall, dass keine rechnerische Verschiebung stattfindet, ist der Betrag von β_{calc} unendlich groß. Unter diesen Umständen würden sich die Absterbewahrscheinlichkeiten unterschiedlicher Durchmesser ausgleichen. Im einfachsten Fall wäre die Absterbewahrscheinlichkeit eines Baumes im Bestand nicht mit dessen Durchmesser korreliert. Dann wäre die Entwicklung des Bestandesmitteldurchmessers mit dem reinen Durchmesserwachstum eines mittleren Individuums gleichzusetzen und $\beta = -2 = \beta_{growth}$ zu erwarten. Präziser entspräche die Erwartung für β und β_{growth} dann dem negativen Wert des Allometrikoeffizienten α für die Beziehung zwischen Blattbiomasse w_L und Stammdurchmesser d , $w_L = a \cdot d^\alpha$, der im Durchschnitt vieler Baumarten sehr nahe bei -2 liegt, aber artspezifisch deutlich schwanken kann (MARTIN et al. 1998, GROTE 2002). PRETZSCH und METTE (2008) nennen für α einen Wert von 1.840 +/- 0.047 für die Fichte und 2.181 +/- 0.101 für die Buche.

2. Material und Methoden

2.1 Daten

Diese Studie stützt sich auf die A-Grad-Flächen von acht langfristigen Fichtenversuchen des Bayerischen Ertragskundlichen Versuchswesens, namentlich der Versuche Sachsenried 002, 003, 067, 068, Denklingen 005, Ottobeuren 008, Eglharting 072, 073, die bei RÖHLE (1995) ausführlich dokumentiert sind. Die Bestände stocken auf Hochleistungsstandorten in Südbayern, wobei die Eglhartinger Flächen innerhalb der Gruppe die vergleichsweise schwächsten Standorte repräsentieren.

Verwendet wurden insgesamt 83 Aufnahmen aus dem Zeitraum 1903 bis 1990 bei Bestandesaltern von 41-143 Jahren (s. Tabelle 1). Wengleich die Beobachtungen noch weiter zurückdatieren, konnten hier nur die Aufnahmen verwendet werden, bei denen der gesamte Bestand einzelbaumweise aufgenommen und dokumentiert wurde.

Tab. 1: Untersuchte A-Grad Flächen, Spannen von Mitteldurchmesser dg, Stammzahl N/ha, Alter, Anzahl der verwendeten Aufnahmen (n) und entsprechendes Zeitfenster (Aufnahmen).

Versuch	n	Aufnahmen	dg	N/ha	Alter
SAC 002	10	1908-1972	21.4-44.4	2108-472	58-122
SAC 003	9	1908-1965	18.9-42.0	2340-596	59-116
DEN 005	13	1908-1990	21.3-47.3	1824-508	61-143
OTT 008	8	1903-1956	19.9-40.9	2520-660	53-106
SAC 067	9	1929-1990	25.9-50.7	1424-458	70-131
SAC 068	10	1924-1990	23.6-45.3	1612-544	64-130
EGL 072	13	1911-1990	9.7-36.9	6232-632	41-120
EGL 073	11	1911-1983	16.5-36.9	2240-672	47-119

2.2 Periodenweise Berechnung von rechnerischer Verschiebung und Wachstum

Die rechnerische Verschiebung des Mitteldurchmessers $\Delta \overline{d}_{q, calc}$ zwischen zwei Aufnahmezeitpunkten wurde ermittelt, indem zunächst der Mitteldurchmesser $\overline{d}_{q, 1}$ zum Aufnahmezeitpunkt 1, d.h. unter Einbeziehung aller zu diesem Zeitpunkt lebenden Bäume bestimmt wurde. In einem nächsten Schritt wurde der Mitteldurchmesser $\overline{d}_{q, 1}^*$ für alle Bäume berechnet, die zum Aufnahmezeitpunkt 2 noch am Leben waren, jedoch unter Verwendung der zum Zeitpunkt 1 gemessenen Durchmesser. Somit ergibt sich die rechnerische Verschiebung als:

$$\Delta \overline{d}_{q, calc} = \overline{d}_{q, 1}^* - \overline{d}_{q, 1} \quad (6)$$

Das Wachstum des Mitteldurchmessers $\Delta \overline{d}_{q, growth}$ ergibt sich dann aus der Differenz zwischen dem Mitteldurchmesser aller zum Aufnahmezeitpunkt 2 lebenden Bäumen mit den zu diesem Zeitpunkt gemessenen Durchmessern $\overline{d}_{q, 2}$ und $\overline{d}_{q, 1}^*$:

$$\Delta \overline{d}_{q, growth} = \overline{d}_{q, 2} - \overline{d}_{q, 1}^* \quad (7)$$

Diese Betrachtung bezieht das Wachstum notwendigerweise nur auf die überlebenden Bäume, da die Durchmesser der abgestorbenen Bäume zum Todeszeitpunkt nicht in den Daten dokumentiert sind. Kontrollrechnungen mit aus Durchmesser-Zuwachs-Regressionen geschätzten Zuwächsen zeigten jedoch, dass dies für die Ergebnisse der vorliegenden Studie nicht relevant ist.

2.3 Konstruktion getrennter Zuwachszeitreihen

Mit der periodenweisen Trennung von Wachstum und rechnerischer Verschiebung des Mitteldurchmessers kann der Durchmesseranschub wie in Abb 2. als eine Abfolge von Wachstums- und Verschiebungsbewegungen gedacht werden. Werden nicht die eigentlichen Durchmesserwerte sondern deren Logarithmen $\log(\bar{d}_q)$ verwendet, zeigen deren Differenzen den jeweils relativen Vorschub, der entweder durch Wachstum oder rechnerische Verschiebung erreicht wurde, an. Durch getrennte Aneinanderreihung dieser Logarithmendifferenzen ergeben sich isolierte Zeitreihen für die relativen Vorschübe durch rechnerische Verschiebung $\log(\bar{d}_q')$ bzw. Wachstum $\log(\bar{d}_q'')$ (s. Abb 2).

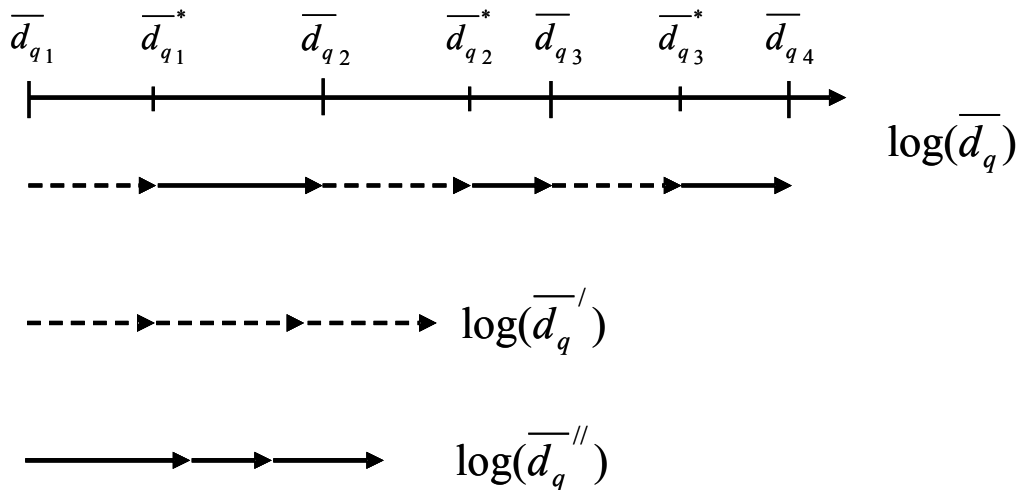


Abb. 2: Zur Konstruktion von isolierten Zeitreihen der rechnerischen Verschiebung $\log(\bar{d}_q')$ und des Wachstums des Mitteldurchmessers $\log(\bar{d}_q'')$ am Beispiel von vier aufeinander folgenden Aufnahmen (Erklärung s. Text).

3. Ergebnisse

Abb. 3 stellt den Verlauf der eigentlichen Reineke-Beziehung $\log N = f(\log(\bar{d}_q))$ getrennt nach Versuchen dar. Für alle Flächen zeigt sich der erwartete lineare Zusammenhang (vgl. PRETZSCH und BIBER 2005). Sehr viel überraschender ist jedoch das Bild, das entsteht, wenn die logarithmierte Stammzahl über der Zeitreihe der isolierten rechnerischen Verschiebung aufgetragen wird $\log N = f(\log(\bar{d}_q'))$ (Abb. 4). Durchweg für alle Flächen wird ein linearer Zusammenhang erkennbar, der noch straffer erscheint als die vollständige Reineke-Beziehung (Abb. 3). Die Unebenheiten, die bei Letzterer erkennbar sind, müssen sich umso stärker durchpausen, wenn die logarithmierte Stammzahl über der Zeitreihe des isolierten Wachstums $\log N = f(\log(\bar{d}_q''))$ (Abb. 5) dargestellt wird. Wenngleich dieser Zusammenhang für alle Flächen deutlich weniger straff erscheint als die Erstgenannten, folgt aus deren Linearität, dass auch hier ein lineares Muster zugrunde liegt.

Daraus folgt wiederum, dass nicht nur β , sondern auch β_{growth} und β_{calc} konstant sind und dass es sich nicht nur bei der Reineke-Regel, sondern auch bei ihren beiden Komponenten um allometrische Zusammenhänge handelt. Zusammenfassend gilt offensichtlich:

$$N = \gamma \cdot \bar{d}_q^\beta \quad \log(N) = \log(\gamma) + \beta \cdot \log(\bar{d}_q) \quad (8)$$

$$N = \gamma' \cdot \bar{d}_q'^{\beta_{calc}} \quad \log(N) = \log(\gamma') + \beta_{calc} \cdot \log(\bar{d}_q') \quad (9)$$

$$N = \gamma'' \cdot \bar{d}_q''^{\beta_{growth}} \quad \log(N) = \log(\gamma'') + \beta_{growth} \cdot \log(\bar{d}_q'') \quad (10)$$

Es folgt weiter, dass das Verhältnis von Wachstum und rechnerischer Verschiebung langfristig konstant ist:

$$\frac{d\bar{d}_{q_{calc}}}{d\bar{d}_{q_{growth}}} = \frac{\beta_{growth}}{\beta_{calc}} \quad (11)$$

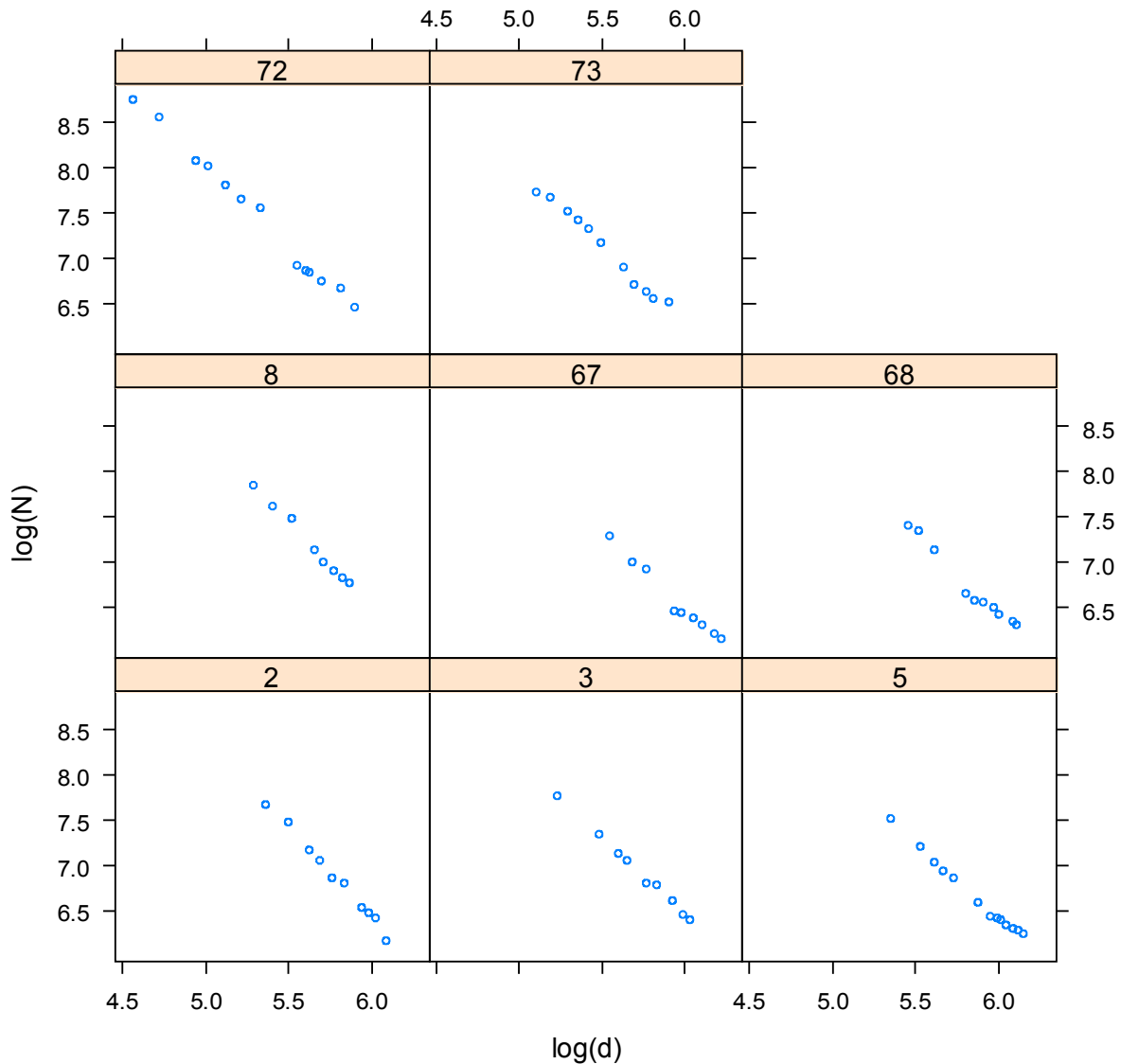


Abb. 3: Zusammenhang zwischen logarithmierter Stammzahl $\log(N)$ und den logarithmierten tatsächlichen Mitteldurchmessern $\log(d)$ für die untersuchten A-Grad Flächen. Die Nummern in den Querbalken beziehen sich auf die Versuchsnummern in Tabelle 1.

Wegen der Linearität aller drei Beziehungen kann auf jede von ihnen das folgende lineare gemischte Modell angewandt werden:

$$\ln(N_{ij}) = \log(\hat{\gamma}) + c_i + (\hat{\beta} + b_i) \cdot \ln(\bar{d}_{qij}) + \varepsilon_{ij} \quad (12)$$

Als Parameter geschätzt werden $\log(\hat{\gamma})$ und $\hat{\beta}$ entsprechend den α und β in den Gleichungen 8, 9, 10. c_i und b_i sind flächenspezifische Zufallseffekte auf Intercept und Steigung der Geraden, wobei $c_i \sim N(0; \tau_1^2)$, $b_i \sim N(0; \tau_2^2)$ gilt. Die Indizes i und j repräsentieren jeweils eine Fläche bzw. eine Beobachtungsperiode. ε_{ij} steht für die Residuen, für die zeitliche Autokorrelation berücksichtigt werden muss (vgl. PRETZSCH und BIBER 2005). Da die Zeitspannen zwischen den Aufnahmen variieren können, muss die Autokorrelation zeitkontinuierlich formuliert werden. Zwei alternative Methoden wurden in Betracht gezogen. Die erste ist eine Kovarianzstruktur, wie sie auch von GREGOIRE et al. (1995), PINHEIRO und BATES (2000) und FORTIN et al. (2007) vorgeschlagen wird:

$$\text{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i'j'}) = \sigma^2 \rho^{|t_j - t_{j'}|} \quad (13)$$

Dabei ist j' eine Aufnahme, die früher oder gleichzeitig mit j stattfindet, t sind die Zeitpunkte zum Ende der jeweiligen Beobachtungsperiode, σ^2 ist die Restvarianz und ρ ist ein Parameter, der die Stärke der Autokorrelation anzeigt. Er wird im Zuge der Modellanpassung geschätzt.

Die andere Formulierung ist der räumlichen Statistik entlehnt. Sie geht davon aus, dass eine quadratisch rationale Funktion eine gute Beschreibung der Residuenkorrelation darstellt (ZUUR et al. 2009, PINHEIRO & BATES 2000). Wenn gilt $s = |\tau_j - \tau_{j'}|$, dann gilt weiter

$$\text{corr}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{ij'}) = \begin{cases} (1 - c_0) \cdot \left[1 - \left(\frac{s}{\rho} \right)^2 \cdot \left(1 + \left(\frac{s}{\rho} \right)^2 \right)^{-1} \right] & s > 0 \\ 1 & s = 0 \end{cases} \quad (14)$$

Wobei ρ als *range* und c_0 als *nugget* bezeichnet wird. Beide werden bei der Anpassung des Modells geschätzt. Als Kriterium für die Auswahl von (13) oder (14) wurde das Akaike Informationskriterium verwendet (ZUUR et al. 2009). Die Tabellen 2 bis 4 zeigen die Ergebnisse der Modellanpassungen.

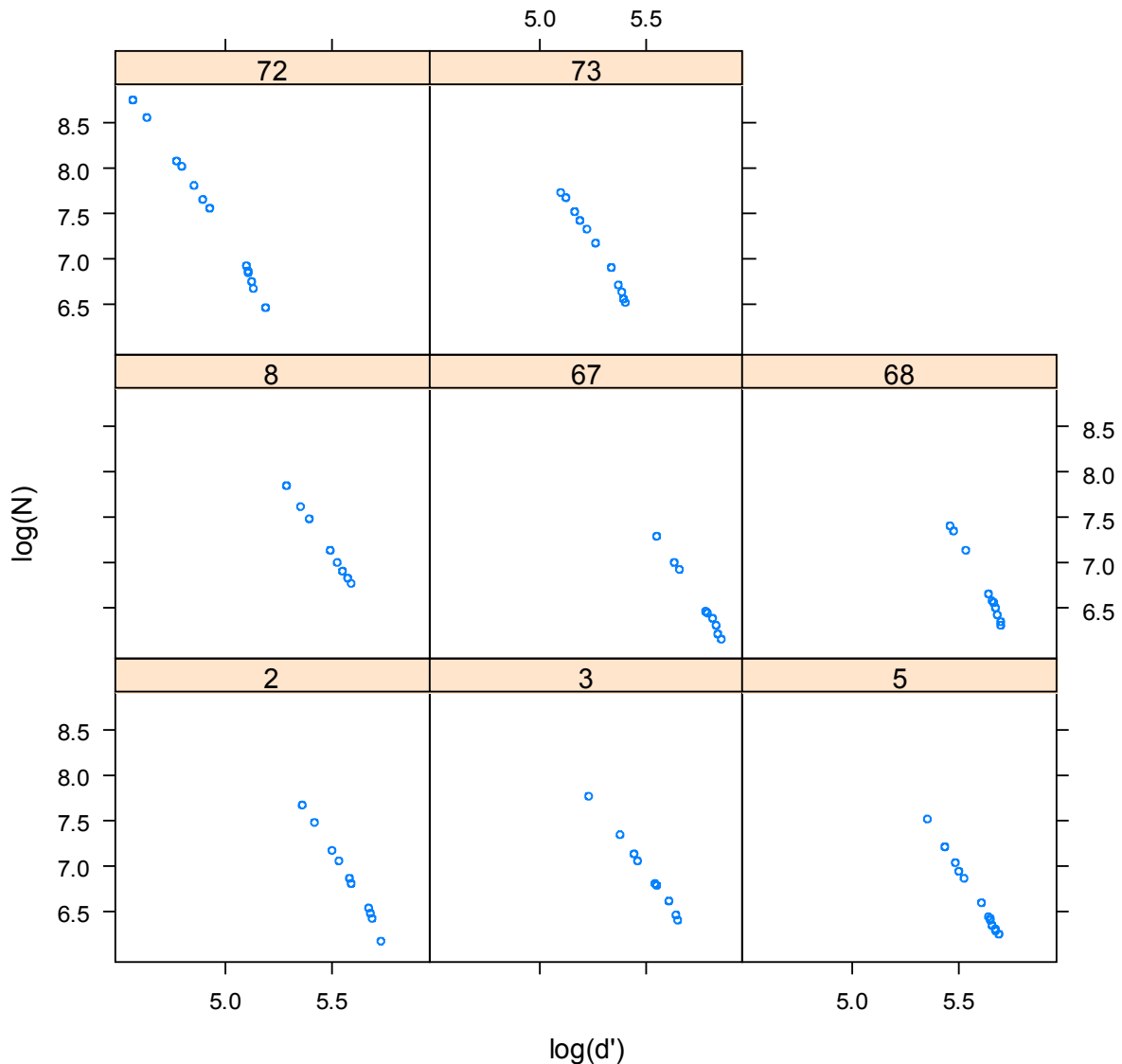


Abb. 4: Zusammenhang zwischen logarithmierter Stammzahl $\log(N)$ und der logarithmierten Durchmesserzeitreihe der rechnerischen Verschiebung $\log(d')$ für die untersuchten A-Grad Flächen. Die Nummern in den Querbalken beziehen sich auf die Versuchsnummern in Tabelle 1.

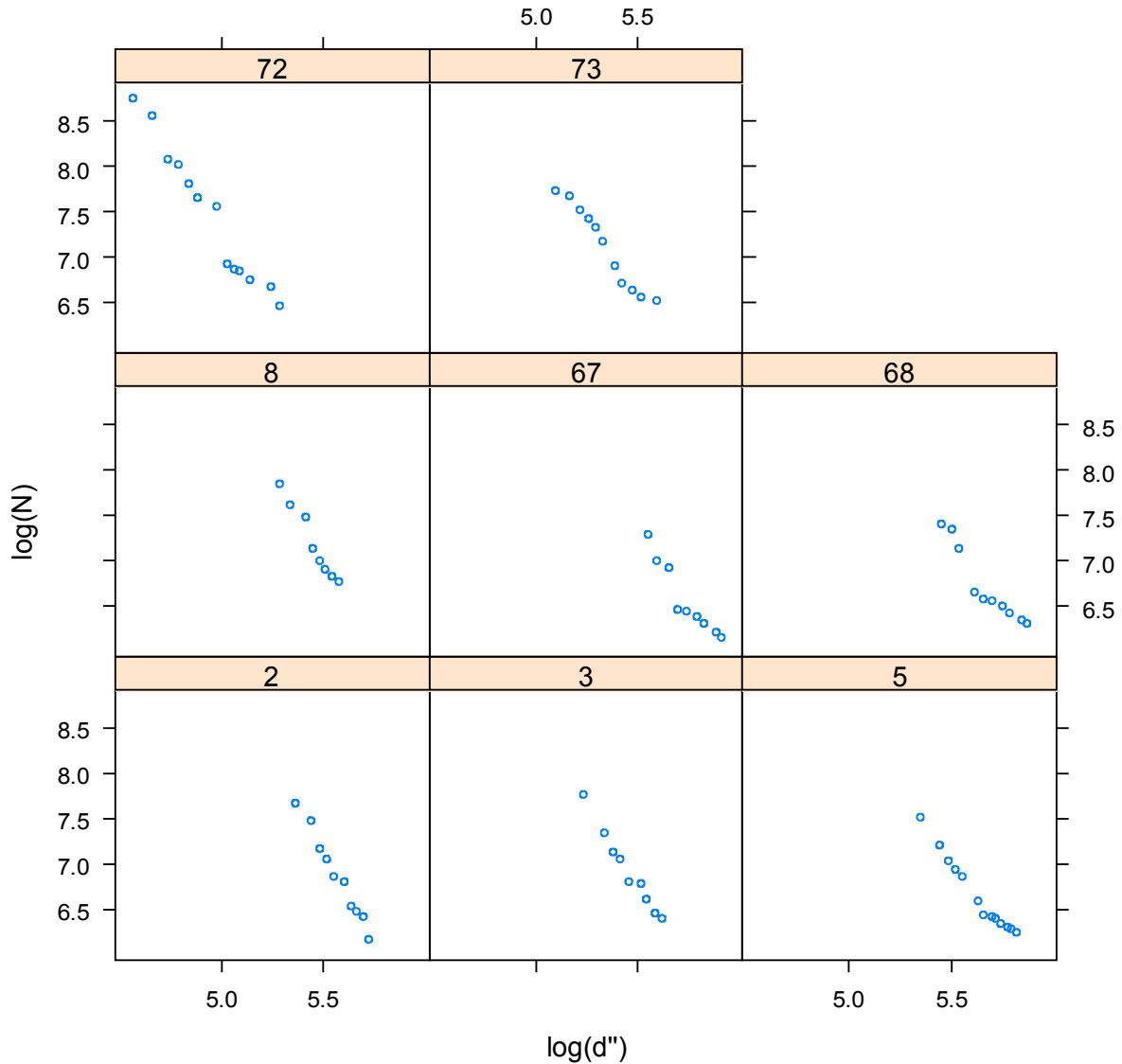


Abb. 5: Zusammenhang zwischen logarithmierter Stammzahl $\log(N)$ und der logarithmierten Durchmesserzeitreihe des reinen Wachstums $\log(d'')$ für die untersuchten A-Grad Flächen. Die Nummern in den Querbalken beziehen sich auf die Versuchsnummern in Tabelle 1.

Generell erweisen sich die Schätzungen der fixen Effekte als sehr stabil (geringe Standardfehler, hohe Signifikanz). Die flächenspezifischen Zufallseffekte sind bemerkenswert klein, besonders für β , β_{calc} and β_{growth} . Zeitliche Autokorrelation erweist sich als ausgesprochen bedeutsam. Im Zentrum der weiteren Betrachtung stehen jedoch die Schätzwerte für die Allometrieexponenten β , β_{calc} and β_{growth} .

Der Schätzer für Reinekes β ergibt sich mit $-1.761 \pm 2 \cdot 0.037$ (95%-Konfidenzintervall) (Tabelle 2). Das deckt sich gut mit dem von PRETZSCH und METTE (2008) angegebenen Wert für die Fichte (-1.744) überschneidet sich mit dem 95%-Konfidenzgrenzen, die PRETZSCH und BIBER (2005) für ihren Schätzwert von -1.664 (untere Grenze = -1.709, obere Grenze = -1.599). β_{calc} wird mit $-3.590 \pm 2 \cdot 0.060$ geschätzt (Tabelle 3) und der Schätzer für β_{growth} ist $-3.097 \pm 2 \cdot 0.146$. Bemerkenswert sind die kleinen Standardfehler, besonders für β and β_{calc} .

Wenden wir Gleichung 5 an, um β aus den Schätzwerten für β_{calc} und β_{growth} zu erhalten, ergibt sich

$$\beta = \frac{1}{\frac{1}{\beta_{growth}} + \frac{1}{\beta_{calc}}} = \frac{1}{\frac{1}{-3.097} + \frac{1}{-3.590}} = -1.663$$

was eine Abweichung von weniger als 6% vom direkt erhaltenen Schätzwert (-1.761) anzeigt und die Konsistenz der Regressionsergebnisse bestätigt. Anwendung von Gleichung 11

$$\frac{d\bar{d}_{q\,calc}}{d\bar{d}_{q\,growth}} = \frac{\beta_{growth}}{\beta_{calc}} = \frac{-3.097}{-3.590} = 0.863$$

zeigt, dass die rechnerische Verschiebung sich auf lange Sicht konstant auf 86% des reinen Wachstums beläuft.

Tabelle 2: Anwendung des Modells von Gleichung (12) auf die log-lineare Formulierung von (8). Corr ist die Korrelation der Zufallseffekte, σ die Standardabweichung der Residuen.

Fixe Effekte	Schätzwert	Standardfehler	p
$\log(\hat{\gamma})$	16.9770	0.2121	$< 10^{-10}$
$\hat{\beta}$	-1.7613	0.0367	$< 10^{-10}$
Zufallseffekte			
$\tau_1 = 9.9009\text{e-}02$	$\tau_2 = 2.4723\text{e-}13$	Corr = 0.000	$\sigma = 6.8477\text{e-}02$
Parameter der Autokorrelation (Gleichung 13)			
$\rho = 0.9108$			

Tabelle 3: Anwendung des Modells von Gleichung (12) auf die log-lineare Formulierung von (9). Corr ist die Korrelation der Zufallseffekte, σ die Standardabweichung der Residuen.

Fixe Effekte	Schätzwert	Standardfehler	p
$\log(\hat{\gamma}')$	26.5275	0.4014	$< 10^{-10}$
$\hat{\beta}_{calc}$	-3.5904	0.0604	$< 10^{-10}$
Zufallseffekte			
$\tau_1 = 6.4799\text{e-}01$	$\tau_2 = 1.3605\text{e-}05$	Corr = 0.001	$\sigma = 9.9380\text{e-}02$
Parameter der Autokorrelation (Gleichung 14)			
$\rho = 40.0243$	$c_0 = 0.0138$		

Tabelle 4: Anwendung des Modells von Gleichung (12) auf die log-lineare Formulierung von (9). Corr ist die Korrelation der Zufallseffekte, σ die Standardabweichung der Residuen.

Fixe Effekte	Schätzwert	Standardfehler	p
$\log(\hat{\gamma}''')$	23.9179	0.8221	$< 10^{-10}$
$\hat{\beta}_{grow}$	-3.0966	0.1464	$< 10^{-10}$
Zufallseffekte			
$\tau_1 = 4.9914\text{e-}01$	$\tau_2 = 9.8681\text{e-}06$	Corr = 0.000	$\sigma = 1.4261\text{e-}01$
Parameter der Autokorrelation (Gleichung 13)			
$\rho = 0.9297$			

4. Diskussion

Es konnte gezeigt werden, dass aus der Reineke-Regel ein bemerkenswert einfacher Zusammenhang zwischen Wachstum und rechnerischer Verschiebung des Mitteldurchmessers von selbstdurchforsteten Beständen hergeleitet werden kann. Überraschenderweise legen die untersuchten Dauerbeobachtungsflächen nahe, dass nicht nur der Allometriexponent β der Reineke-Regel (Gleichung 1), sondern auch seine Komponenten β_{growth} und β_{calc} konstant sind. Das bedeutet, dass die Stammzahlabnahme bezogen auf das reine Durchmesserwachstum sowie auf die reine rechnerische Verschiebung in beiden Fällen zu einem allometrischen Zusammenhang führt. Dass dieser für die rechnerische Verschiebung noch straffer ausfällt als für das Wachstum, ist ebenfalls ein nicht selbstverständlicher Befund.

Die Einfachheit der gefundenen Zusammenhänge deutet darauf hin, dass sich unter Selbstdurchforstung Durchmesserverteilungen ausformen, deren Balance zwischen Wachstum und Mortalität sich im Zuge der Bestandesentwicklung nicht verändert, also im Stangenholz genau so ausfällt wie im starken Baumholz. Es erscheint lohnend zu untersuchen, welche Eigenschaften Durchmesserverteilungen haben müssen um dieser Bedingung zu genügen.

Der Schätzwert von β_{growth} liegt auffallend nahe bei der ganzen Zahl -3, allerdings wäre eine tiefer gehende biologische Interpretation dieses Wertes an dieser Stelle verfrüht. Erwartungsgemäß fällt er jedoch signifikant kleiner als der negative Allometrikoeffizient der Blattmasse/Durchmesser-Allometrie (mit -2 als allgemein angenommener Wert nach MARTIN et al. bzw. -1.840: artspezifischer Wert der Fichte nach PRETZSCH und METTE 2008) aus, der als Grenzwert für den Fall aufgefasst werden kann, dass keine rechnerische Verschiebung auftritt, also die Absterbewahrscheinlichkeit unabhängig von der Baumdimension ist. Die aufgefundenen Schätzwerte von $\beta_{growth} = -3.1$ und $\beta_{calc} = -3.6$ sind so zu deuten, dass ein Durchmesserzuwachs von 1% eine Stammzahlabnahme um 3.1% auslöst. Die dadurch entstehende prozentuale rechnerische Verschiebung des Mitteldurchmessers entspricht einem 3.6tel der prozentualen Stammzahlabnahme. Im Fall der untersuchten

Bestände treten daher rechnerische Verschiebung und Wachstum relativ gleichgewichtig auf, der gesamte Durchmesseranschub entspricht etwa dem 1.86fachen des reinen Wachstums.

Es stellt sich die Frage nach der Verallgemeinerbarkeit der vorgestellten Ergebnisse, speziell der Schätzwerte von β , β_{growth} und β_{calc} . Einschränkend ist zu sagen, dass nur Fichtenbestände untersucht wurden, die zudem auf Hochleistungsstandorten stocken. Eine Übertragbarkeit auf Fichtenbestände ähnlicher Standorte erscheint aber angesichts der ausgesprochen kleinen Standardabweichungen der flächenspezifischen Zufallseffekte (τ_2 in den Tabellen 2, 3, 4) sicher gegeben. PRETZSCH und BIBER 2010 können zeigen, dass je nachdem, ob auf einem Standort Licht oder bodengebundene Ressourcen limitierend sind, die Konkurrenz der Bäume unterschiedlich wirkt und zu ungleichmäßigeren bzw. gleichmäßigeren Zuwachsverteilungen führt. Wenn sich unterschiedliche Limitierung in ähnlicher Weise auf die Verteilung der Mortalität auf die Bäume in einem Bestand auswirkt, sind innerhalb einer Baumart standörtlich unterschiedliche Kombinationen von β_{growth} und β_{calc} denkbar.

Was die Übertragbarkeit auf weitere Baumarten betrifft, kann zunächst die Hypothese aufgestellt werden, dass auch dort die an immerhin acht langfristig beobachteten Flächen gezeigte Linearität beider Komponenten der Reineke-Regel gilt. Eine weitere Hypothese ergibt sich auf der Basis des Begriffs der Selbsttoleranz (ZEIDE 1985), die am Betrag von β gemessen wird. Je größer dieser ist, d.h. je steiler die Reineke-Beziehung, als desto selbstintoleranter gilt die jeweilige Baumart, da eine bestimmte Durchmesserzunahme von einer hohen Stammzahlabnahme begleitet wird. Es ist anzunehmen, dass Unterschiede in der Selbsttoleranz sich auch in unterschiedlichen Ausprägungen von β_{growth} und β_{calc} niederschlagen, die durch Gleichung (5) angezeigten Spielräume zur Erreichung eines gegebenen β also unterschiedlich ausgefüllt werden. Vergleichende Untersuchungen mit Buche, Kiefer und Eiche deren Selbsttoleranz nach PRETZSCH und BIBER (2005) in dieser Reihung zunimmt, sind geplant.

Wenn, ebenso wie für β , arttypische oder auch näherungsweise artübergreifend gültige Werte für β_{growth} und β_{calc} gefunden werden können, dann sind die Gleichungen (5) und (11) als Grenzbeziehungen in Waldwachstumsmodellen einsetzbar.

Literaturverzeichnis

- ENQUIST BJ, BROWN JH, WEST GB (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395:163–165
- ENQUIST BJ, WEST GB, CHARNOV EL, BROWN JH (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911
- ENQUIST BJ, NIKLAS KJ (2001) Invariant scaling relations across treedominated communities. *Nature* 410:655–660
- FORTIN M, DAIGLE G, UNG CJ, BÉGIN J, AND L ARCHAMBAULT (2007) A variance-covariance structure to take into account repeated measurements and heteroscedasticity in growth modelling. *Eur J Forest Res* 126:573–585
- GREGOIRE TG, SCHABENBERGER O AND BARRETT JP (1995) Linear Modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 137-156
- GROTE R (2002) Foliage and branch biomass estimation of coniferous and deciduous tree species. *Silva Fenn* 36(4):779–788
- MARTIN JG, KLOEPEL BD, SCHAEFER TL, KIMBLER DL, McNULTY SG (1998) Aboveground biomass and nitrogen allocation of ten deciduous southern Appalachian tree species. *Can J For Res* 28:1648–1659
- PINHEIRO, JC, BATES DM, 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer Verlag New York, 528p
- PRETZSCH H, BIBER P (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in Central Europe. *Can. J. For. Res.* 40: 370-384
- PRETZSCH H, BIBER P (2005) A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *For Sci* 51:304–320
- PRETZSCH H, METTE T (2008) Linking stand-level self-thinning allometry to the tree-level leaf biomass allometry. *Trees* (22): 611-622
- REINEKE LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J Agric Res* 46:627–638
- RÖHLE H (1995) Zum Wachstum der Fichte auf Hochleistungsstandorten in Südbayern. *Mitteilungen aus der Staatsforstverwaltung Bayerns* 48: 272
- WEST GB, BROWN JH, ENQUIST BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling in biology. *Science* 276:122–126
- WEST GB, BROWN JH, ENQUIST BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664–667
- ZEIDE B (1985) Tolerance and self-tolerance of trees. *For. Ecol. Manage.* 13: 149-166
- ZEIDE B (1987) Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. *For Sci* 33:517–537
- ZUUR AF, IENO E, WALKER NJ, SAVELIEV A, SMITH GM (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science, 574 p