

## Zur Kronenplastizität der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Rein- und Mischbestand

Jochen Dieler und Hans Pretzsch  
Technische Universität München

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

### 1 Einleitung

Die Bestandesstruktur, die zunächst als horizontale und vertikale Anordnung von Bäumen verstanden werden kann, hat eine zentrale Bedeutung für die Dynamik, den Zuwachs und den Ertrag von Waldökosystemen (PRETZSCH 2009). Interaktionen zwischen Bestandesindividuen betreffen v.a. die Struktur des Kronenraums hinsichtlich des Strahlungshaushalts, der Temperatur- sowie der Niederschlagsverteilung, die wiederum auf den Zuwachs und die Entwicklung auf Individualebene rückkoppeln. Gleichmaßen determinieren solche Prozesse die Artenzusammensetzung und deren zeitliche Entwicklung (OLIVER und LARSON 1996). Analog dazu lassen interspezifische Konkurrenzinteraktionen plastische, art-spezifische Reaktionen als Folge veränderter Bestandesstrukturen erwarten (Akklimation), die sich demnach in einer Änderung der Kronenformentwicklung und Wuchsraumbesetzung von Individuen in Mischbeständen ausdrücken würden (Adaption). Während plastische Reaktionsmuster des Pflanzenwachstum durch Konkurrenzprozesse weitgehend nachgewiesen sind (MUTH und BAZZAZ 2003; PURVES et al. 2007; THORPE et al. 2010) finden sich in der Literatur nur sehr vereinzelte Untersuchungen zur Wirkung von Baumartenmischung auf die Formentwicklung (PETRI 1966; ROTHE 1997; PRETZSCH und SCHÜTZE 2005, 2009).

Arbeiten über die größenabhängige Skalierung zwischen Pflanzenorganen und deren Formentwicklung haben in der Vergangenheit wichtige Gesetzmäßigkeiten für krautige und holzige Pflanzen aufgedeckt (ENQUIST et al. 1998; WEST et al. 1997, 1999). Die Metabolic Scaling Theory (MST) stellt ein quantitatives Grundgerüst zum Verständnis der Struktur und der Dynamik einer allometrisch idealen Pflanze bereit (WEST et al. 2009). Die Theorie basiert dabei auf zwei Grundprozessen – (i) die Größenstruktur und räumliche Anordnung von Bäumen innerhalb von Waldbeständen manifestiert sich in der Optimierung des Wasser- und Nährstofftransports des Xylem; (ii) die biomechanischen Proportionsverhältnisse innerhalb der Pflanzen sind durch das interne Gefäßsystem („branching network“) vorgegeben und verhalten sich strukturell und funktionell analog dieses Netzwerks (ENQUIST et al. 2009; WEST et al. 2009). Kernstück der metabolischen Skalierung ist die 3/4-Skalierung zwischen Blattfläche,  $l_a$ , und oberirdischer Pflanzenmasse,  $w$ ,

$$l_a \propto w^{3/4} \quad (1)$$

als Resultat fraktaler innerer Leitungsbahnen (WEST et al. 1997). Um die metabolische 3/4-Skalierung auf den pflanzenindividuellen Wuchsraum und damit auf eine raumbeschreibende morphologische Pflanzenebene zu übertragen, lässt sich nach WEST et al. 2009 das Kronenvolumen,  $k_v$ , als Trägersystem der Photosyntheseorgane mit der Blattfläche,  $l_a$ , gleichsetzen ( $l_a \propto k_v$ ). Desweiteren skaliert die Pflanzenmasse,  $w$ , proportional mit dem Baumvolumen,  $v$ , ( $w \propto v$ ), wodurch  $k_v \propto v^{3/4}$  das strukturelle Analog zu  $l_a \propto w^{3/4}$  darstellt. Übertragen auf die größenabhängige Skalierung von Struktur bedeutet Letzteres, dass der Zusammenhang zwischen besetztem Wuchsraum und Holzvolumen der 3/4-Trajektorie folgt. Ferner nimmt die MST allgemeine strukturelle Größenbeziehungen innerhalb der allometrisch idealen Pflanze an, die in Skalierungskoeffizienten von  $\alpha_{h,d} = 2/3$ ,  $\alpha_{s,d} = 4/3$  und  $\alpha_{v,d} = 8/3$  zwischen Baumhöhe,  $h$ , Stammdurchmesser,  $d$ , Kronenschirmfläche,  $s$ , und Baumvolumen,  $v$ , münden. Der Zusammenhang zwischen stabiler Wuchsraumbesetzung und festen ein- bzw. zweidimensional Skalierungsexponenten steht jedoch im scheinbaren Widerspruch dazu, dass Pflanzen in ihrer Entwicklungsdynamik plastisch auf Konkurrenz reagieren und je nach Wuchskonstellation schmale, lange bzw. weit ausladende, kurze Kronen ausbilden. Auf Basis der Annahmen der MST (West et al. 1999), lässt sich der Allometrieexponent  $\alpha_{k_v,v} = 3/4$  in drei Komponenten zerlegen. Das Kronenvolumen,  $k_v$ , ist durch das Produkt von Kronenschirmfläche,  $s$ , und Kronenlänge,  $kl$ , festgelegt. Die Kronenlänge skaliert proportional über der Baumhöhe (MCMAHON and KRONAUER 1976), wodurch  $kl \propto h \propto d^{\alpha_{h,d}}$  gilt. Weiterhin skalieren Kronenschirmfläche und Stammdurchmesser mit dem Exponent  $\alpha_{s,d}$ . Daraus ergibt sich, dass Kronenvolumen und Durchmesser als Summe von  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{s,d}$  skalieren ( $k_v \propto d^{(\alpha_{h,d} + \alpha_{s,d})}$ ). Weiterhin entspricht  $d \propto v^{1/\alpha_{v,d}}$ , wodurch

$$k_v \propto v^{(\alpha_{h,d} + \alpha_{s,d})/\alpha_{v,d}} \quad (2)$$

erbracht wird. Formel 2 erklärt, dass der Zusammenhang zwischen vertikaler und lateraler Kronenformentwicklung maßgeblichen Einfluss auf das Einhalten der 3/4-Trajektorie hat. Die Analyse der Skalierung zwischen strukturbeschreibenden Baumattributen gibt dabei Einblick, in welcher Weise ein Baum die zur Verfügung stehende Biomasse in Struktur investiert bzw. wie Strukturen bei gleicher Biomasse besetzt werden.

Vorliegende Arbeit untersucht auf Basis der MST-Annahmen die artspezifische strukturelle Plastizität der Baumart Buche in Abhängigkeit der Baumartenkonstellation. Die Arbeit verfolgt dabei nicht das Ziel der Theoriebildung,

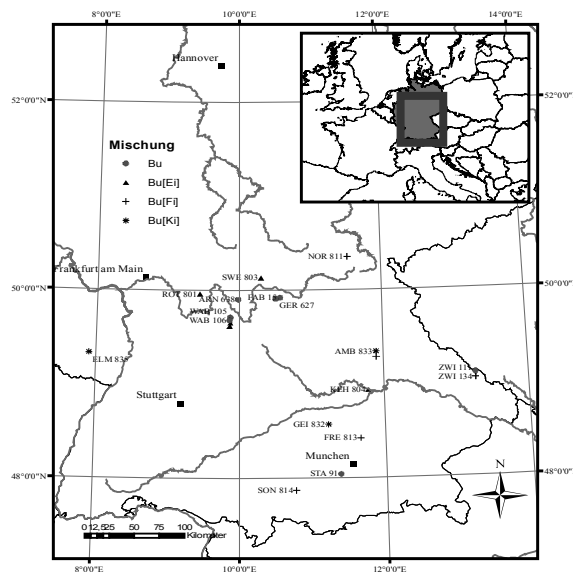
sondern prüft auf Basis empirischer Befunde interspezifische Muster der Ressourcenallokationen von Buche in Rein- und Mischbeständen, stellen doch allometrische Größenzusammenhänge das Ergebnis funktionaler Optimierung infolge natürlicher Selektion (MAYNARD SMITH et al. 1985) oder evolutionärer Adaption an veränderte Umweltbedingungen (WEINER 2004) dar. Die Vorhersagen der MST nehmen dabei den Charakter einer Null-Hypothese ein.

Im Einzelnen fragt die Analyse zunächst, (i) ob sich die Buche je nach untersuchter Mischung in der strukturellen Skalierung zwischen Durchmesser, Höhe, Kronenausdehnung und Baumvolumen unterscheidet, (ii) insbesondere ob Unterschiede in der horizontalen und vertikalen Formentwicklung auf Konkurrenz- und/oder Mischungseffekte zurückzuführen sind und (iii) ob übergreifende Zusammenhänge der Skalierung zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen bestehen.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Datengrundlage

Als Datenbasis für die Analyse der strukturellen Allometrie von Buche im Rein- und Mischbestand, i.E. in Vergesellschaftung mit Buche, Eiche Fichte und Kiefer, dienen 18 langfristige waldwachstumskundliche Versuche aus dem Flachland und Mittelgebirge von Rheinland-Pfalz und Bayern mit 66 Parzellen und insgesamt 181 Aufnahmen. Im Einzelnen handelt es sich um die Buchenversuche Arnstein 638, Fabrikschleichach 15, Gerelzhofen 627, Hain 27, Starnberg 91, Waldbrunn 105, Waldbrunn 106 und Zwiesel 111, die Buchen-Eichen-Mischbestände Kehlheim 804, Rothenbuch 801, Schweinfurt 803, Waldbrunn 105 und Waldbrunn 106, die Buchen-Fichten-Mischbestände Amberg 833, Freising 813, Nordhalben 811, Schongau 814, Zwiesel 111 und Zwiesel 134 und die Buchen-Kiefern-Mischbestände Amberg 833, Elmstein 835 und Geisenfeld 832. Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die geographische Lage der Versuche differenziert nach Rein- und/oder Mischbestandversuchen.



**Abbildung 1:** Geographische Lage der in die Analyse einbezogenen Versuche. Reinbestände von Buche sind durch Kreise, Buchen-Eichen-Mischbestände durch Dreiecke, Buchen-Fichten-Mischbestände durch Kreuze und Buchen-Kiefern-Mischbestände durch Sterne symbolisiert.

Die Auswahl der Mischbestände beschränkt sich ausschließlich auf solche Versuche, bei denen beide Arten intensiv durchmischt sind. Gruppenmischungen sind nicht berücksichtigt. Entsprechend der Untersuchungsziele wird der Fokus ausschließlich auf die Baumart Buche in den entsprechenden Wuchskonstellationen gelegt. Für alle Versuche liegen Messungen sowohl von Stamm- und Kronendimensionen als auch Einzelbaumpositionen vor. Die

Kronenablotungen erfolgten mittels optischem Dachlot in acht Himmelsrichtungen (N, NO, ..., NW) und erlauben die Berechnung des mittleren quadratischen Kronendurchmessers,  $kd$ , basierend auf der Gleichung  $kd = \sqrt{(N^2 + \dots + NW^2)/8}$ . Die Schirmfläche,  $s$ , ergibt sich aus der Kreisfläche des mittleren Kronendurchmessers,  $kd$ , wobei  $s = (kd^2 / 4) \times \pi$ . Der Wuchsraum,  $wr$ , des Einzelbaums ergibt sich als  $wr = s \times h$ . In Anlehnung an die Annahme, dass die Kronenlänge,  $kl$ , proportional zur Baumhöhe,  $h$ , skaliert ( $kl \propto h$ ), ist das Kronenvolumen,  $kv$ , proportional zum Wuchsraum,  $wr$ ,  $kv \propto wr$ . Das Baumvolumen,  $v$ , wurde in Anhalt an GRUNDNER und SCHWAPPACH (1952) bestimmt und bezieht sich auf das oberirdische Baumvolumen. In der Summe umfasst das Datenmaterial 5.824 Beobachtungen (Buche<sub>rein</sub> = 3.170, Buche<sub>Eiche</sub> = 1.067, Buche<sub>Fichte</sub> = 1.334, Buche<sub>Kiefer</sub> = 253). Die Einzelbaumdurchmesser reichen von 5 bis 110 cm, die Baumhöhen von 11 bis 48 m, die Kronenschirmflächen von 2 bis 320 m<sup>2</sup> und die Ganzbaumvolumina von 0,023 bis 24,66 m<sup>3</sup>.

## 2.2 Analyse der Baumallometrie

Allometrie beschreibt quantitativ die relative Größenveränderung zweier Pflanzenorgane, eines Teils des Organismus bzw. des Gesamtorganismus in Form der allometrischen Grundgleichung  $y = \beta_0 x^{\alpha_{y,x}}$  (NIKLAS 1994). Der Exponent  $\alpha_{y,x}$  ist hierbei ein Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeiten der Größe  $y$  ausgedrückt durch die relative Wachstumsgeschwindigkeiten der Größe  $x$  und wird als Allometriekoeffizient bezeichnet. Indem dieser die Änderung von  $y$  bei 1 %iger Änderung von  $x$  ausdrückt, repräsentiert das Maß direkt den internen Allokationsschlüssel zwischen zwei untersuchten Größen und die daraus resultierende Formentwicklung. Die Normalisierungskonstante  $\beta_0$  dagegen adressiert das Verhältnis zweier Größen hinsichtlich ihrer absoluten Ausprägung, folglich diejenige Dimension, die unabhängig der Körpergröße  $x$  die Teilgröße  $y$  beeinflusst.

Vorliegende Arbeit nutzt die dem Pflanzenwachstum unterliegende allometrische Beziehung zwischen verschiedenen Dimensionen und Organen, um den Zusammenhang zwischen strukturbeschreibenden Baumattributen (Durchmesser, Baumhöhe, Kronenschirmfläche, etc.) der Buche in Rein- und Mischbeständen quantitativ zu untersuchen. Abschnitt 3.1 analysiert die übergreifende Skalierung zwischen Kronen- und Stammdimensionen über die lineare Transformation (logarithmus naturalis) der allometrischen Grundgleichung

$$\ln(y) = \ln(\beta_0) + \alpha_{y,x} \times \ln(x). \quad (3)$$

Zur Modellanpassung wird das Schätzverfahren SMA (‘standardized mayor axis regression’) des R-Pakets ‘smatr’ (WARTON et al. 2006) verwendet. Das Verfahren liefert stabile Werte auf Populationsebene. Um mögliche Zusammenhänge zwischen der Plastizität der Formentwicklung und den nachbarschaftlichen Konkurrenzverhältnissen (vgl. Ergebnisse 3.2) zu analysieren, wird die Allometriekoeffizient  $\alpha_{y,x}$  mittels des Differenzenquotienten (PRETZSCH et al. 2010a)

$$\alpha_{y,x} = \frac{\ln(y_{j+n}) + \ln(y_j)}{\ln(x_{j+n}) + \ln(x_j)} \quad (4)$$

bestimmt, wobei  $y_{(j)}$  und  $x_{(j)}$  sowie  $y_{(j+n)}$  bzw.  $x_{(j+n)}$  aus Wiederholungsmessungen resultieren. Vorteil dieser Methode ist die quantitative Erfassung der Formentwicklung auf Individualebene bei gegebener Wuchskonstellation.

Für die gesamte Statistik wurde das Statistikpaket R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009) verwendet.

## 2.3 Quantifizierung der Konkurrenz

Entsprechend der räumlich erfassten Wuchskonstellation jedes Einzelbaums auf den Versuchsflächen lassen sich Konkurrenzmaße der seitlichen Einengung und der Überschirmung auf Individualebene ableiten. Im Folgenden werden diese als horizontaler (sdi – ‘stand density index’) und vertikaler Konkurrenzindex (tci – ‘tree cover index’) definiert.

Die Analyse der Konkurrenzsituation erfolgt bei beiden Ansätzen innerhalb eines konzentrischen Kreises mit der Position des Baumes,  $k$ , als Mittelpunkt und dem Radius,  $r$ , der durch den Kronendurchmesser bestimmt ist. Entsprechend der Anwendung des Baumgrößen abhängigen Kronendurchmessers wird berücksichtigt, dass sich der mittlere Abstand zum nächsten Nachbarn proportional zu dessen Stammdurchmesser verhält (ENQUIST et al. 2009). Der mittlere Kronendurchmesser errechnet sich in Anhalt an PRETZSCH und BIBER (2010). Die Quantifizierung der horizontaler Konkurrenz bzw. seitlichen Einengung des Baumes,  $k$ , basiert auf dem Konzept des stand density index (REINEKE 1933), definiert als  $sdi_k = N_{\text{beo}} (25/d_q)^{\alpha_{N,\bar{d}}}$ . Entsprechend der Formelnotation normiert der Index die Bestandesdichte auf einen mittleren Bezugsdurchmesser von 25 cm, wobei  $N_{\text{beo}}$  die tatsächliche Stammzahl und  $d_q$  der quadratische Mitteldurchmesser innerhalb des Einflussbereichs mit dem Radius,  $r$ , und  $\alpha_{N,\bar{d}}$  der Allometriekoeffizient zwischen Stammzahl,  $N$ , und Mitteldurchmesser,  $\bar{d}$ , ist. Für die Berechnung des  $sdi_k$  wurde die verallgemeinerte Beziehung  $\alpha_{N,\bar{d}} = -1.605$  nach Reineke (1933) angenommen. Hingegen charakterisiert der vertikale Konkurrenzindex, tci, die Überschirmungsverhältnisse innerhalb der Konkurrenzkonstellati-

on, indem die Baumhöhe des Bezugsbaumes,  $h_k$ , an der maximalen Baumhöhe,  $h_{max}$ , im Einflussbereich referenziert wird. Der Index ergibt sich dabei als  $tc\hat{i}_k = 1 - h_k/h_{max}$  und nimmt mit ansteigender Überschirmung und Beschattung durch Nachbarbäume zu.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Skalierung zwischen Kronen- und Stammdimensionen

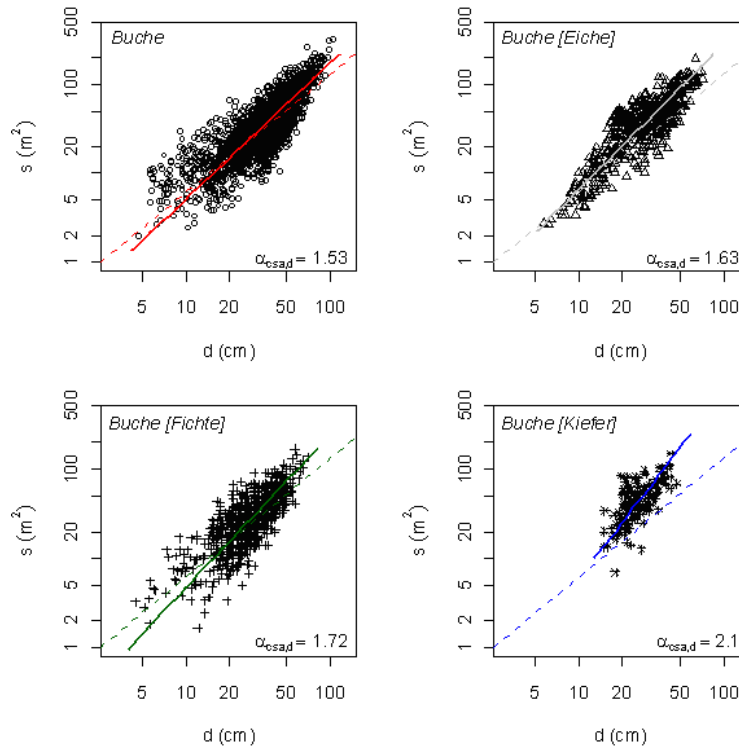
Tabelle 1 zeigt die auf den Versuchsflächen untersuchten strukturellen Relationen zwischen Durchmesser, Baumhöhe, Kronenschirmfläche, Kronenvolumen und Baumvolumen. Bei der Höhen-Durchmesser-Allometrie zeigt sich mit  $\alpha_{h,d} = 0,52$  der geringste Allometrikoeffizient für die Buche im Reinbestande und mit  $\alpha_{h,d} = 0,72$  der höchste für die Buche in Mischung mit Kiefer. Weiter ist festzustellen, dass die Buche in Vergesellschaftung mit Eiche und Fichte Werte von 0,60 bzw. 0,59 erbringt, die sich voneinander nicht signifikant unterscheiden. Dementsprechend vermag die Buche in der Mischung mit anderen Baumarten mehr ins laterale Wachstum zu investieren. Während die Buche im Reinbestand bei 1 % Änderung des Durchmessers nur 0,52 % in die Höhenentwicklung investiert, wird in der Mischung mit Eiche bzw. Fichte in etwa 0,6 % und in Mischung gar 0,72 % ins Höhenwachstum allokiert.

**Tabelle 1:** Allometrische Zusammenhänge zwischen Höhe-Durchmesser ( $\alpha_{h,d}$ ), Kronenschirmfläche-Durchmesser ( $\alpha_{s,d}$ ), Baumvolumen-Durchmesser ( $\alpha_{v,d}$ ) und Kronenvolumen-Durchmesser ( $\alpha_{kv,v}$ ) für Buche im Reinbestand, Buche in Mischung mit Eiche (Buche [Eiche]), Fichte (Buche [Fichte]), Kiefer (Buche [Kiefer]). Als Referenz sind die bei fraktaler Skalierung zu erwartenden Allometrikoeffizienten  $\alpha_{y,x}$  aufgeführt.

$\ln(\beta)$ : Normalisierungskonstante;  $\alpha_{y,x}$ : Allometrikoeffizient; unteres CI.limit: unteres Limit des 95% Konfidenzintervalls; oberes CI.limit: oberes Limit des 95% Konfidenzintervalls

	<i>MST erwartet</i>	<b>Buche</b>	<b>Buche [Eiche]</b>	<b>Buche [Fichte]</b>	<b>Buche [Kiefer]</b>
$\ln(\beta_0)$		1,55	1,20	1,36	0,80
<b><math>\alpha_{h,d}</math></b>	<b>2/3</b>	<b>0,518</b>	<b>0,597</b>	<b>0,589</b>	<b>0,723</b>
$\alpha_{h,d}$ in Rel. Buche		1,00	1,15	1,14	1,40
<i>unteres CI.limit</i>		0,510	0,579	0,568	0,658
<i>oberes CI.limit</i>		0,527	0,615	0,611	0,795
$\ln(\beta_0)$		-1,87	-1,87	-2,4	-3,1
<b><math>\alpha_{s,d}</math></b>	<b>4/3</b>	<b>1,526</b>	<b>1,628</b>	<b>1,720</b>	<b>2,102</b>
$\alpha_{s,d}$ in Rel. Buche		1,00	1,07	1,13	1,38
<i>unteres CI.limit</i>		1,486	1,556	1,647	1,853
<i>oberes CI.limit</i>		1,566	1,704	1,796	2,384
$\ln(\beta_0)$		-1,45	-1,65	-1,45	-1,64
<b><math>\alpha_{v,d}</math></b>	<b>8/3</b>	<b>2,496</b>	<b>2,534</b>	<b>2,506</b>	<b>2,533</b>
$\alpha_{v,d}$ in Rel. Buche		1,00	1,02	1,00	1,01
<i>unteres CI.limit</i>		2,489	2,520	2,488	2,479
<i>oberes CI.limit</i>		2,504	2,548	2,524	2,589
$\ln(\beta_0)$		0,33	1,04	0,17	0,64
<b><math>\alpha_{kv,v}</math></b>	<b>3/4</b>	<b>0,875</b>	<b>0,832</b>	<b>0,927</b>	<b>0,951</b>
$\alpha_{kv,v}$ in Rel. Buche		1,00	0,95	1,06	1,09
<i>unteres CI.limit</i>		0,853	0,800	0,892	0,853
<i>oberes CI.limit</i>		0,898	0,865	0,963	1,061

Bis auf den Skalierungsexponent  $\alpha_{h,d}$  der Buche in Vergesellschaftung mit Kiefer unterschreiten die Skalierungsexponenten den Erwartungswert der MST. Hinsichtlich der Investition von Ressourcen in die horizontale Kronenausdehnung zeigt sich ein tendenziell gleiches Bild wie bei der Höhen-Durchmesser-Allometrie. Es ist zu erkennen, dass die Steigung der Kronenschirmflächen-Durchmesser-Beziehung von Rein- zum Mischbestand zunimmt (Abbildung 2) und sich drei Gruppen ergeben: Buche  $\approx$  Buche[Eiche] < Buche[Eiche]  $\approx$  Buche[Fichte] < Buche[Kiefer]. Alle Skalierungsexponenten überschreiten die Erwartungswerte bei fraktaler Skalierung ( $\alpha_{s,d} = 1,33$ ) und zeigen im Mischbestand eine Tendenz hin zur geometrischen Skalierung ( $\alpha_{s,d} = 2,00$ ) (Tabelle 1).



**Abbildung 2:** Kronenschirmflächen-Stammdurchmesser-Allometrie der Buche in Vergesellschaftung mit Buche (Buche), mit Eiche (Buche [Eiche]), Fichte (Buche [Fichte]), Kiefer (Buche [Kiefer]). Als Referenzlinie ist die bei fraktaler Skalierung ( $\alpha_{y,x} = 1,33$ ;  $\ln(\beta_0) = 0,23$ ) zu erwartende Formentwicklung eingetragen.

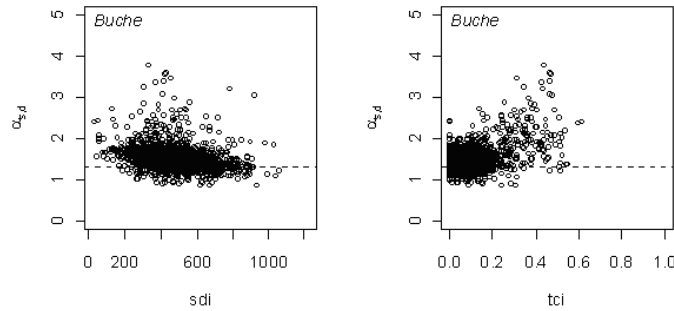
Das Baumvolumen skaliert über alle untersuchten Pflanzenpopulationen in etwa konstant mit der 2,5ten-Potenz des Durchmessers. Wie zuvor dargelegt, fungieren die Skalierungsexponenten  $\alpha_{h,d}$ ,  $\alpha_{s,d}$  und  $\alpha_{v,d}$  als Komponenten der Kronenvolumen-Baumvolumen-Allometrie. Die empirische Analyse erbringt  $\alpha_{kv,v}$ -Werte zwischen 0,83 und 0,95. Die Wirkung interspezifischer Wuchskonstellationen ergibt im Vergleich zu  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{s,d}$  eine uneinheitliche Tendenz. Im Gegensatz zur Buche im Reinbestand ist der Allokationsschlüssel zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen in der Mischung mit Eiche um 5 % verringert, während selbiger der Buche im Fichten- und Kiefern-Mischungbeständen um 6 bzw. 9 % erhöht ist. Signifikante Unterschiede treten nur zwischen Buche[Eiche] und Buche[Fichte] auf.

Die vier untersuchten Allokationsschlüssel spiegeln die Fähigkeit der Akklimatisierung der Buche an veränderte Umweltbedingungen wieder. Dabei zeigt sich, dass die Buche insbesondere in der Höhen-Durchmesser und Schirmflächen-Durchmesser-Allometrie plastisch in der Besetzung des vertikalen und horizontalen Kronenraums zu reagieren vermag. Letztere betragen bis zu 140 bzw. 138 % pflanzeninternen Allokationsschlüssel der Buche im Reinbestand. Die Allometrie Volumen vs. Durchmesser und Kronenvolumen vs. Baumvolumen divergieren dagegen weit weniger.

### 3.2 Skalierung der Kronenformentwicklung in funktionalem Zusammenhang zur Konkurrenz

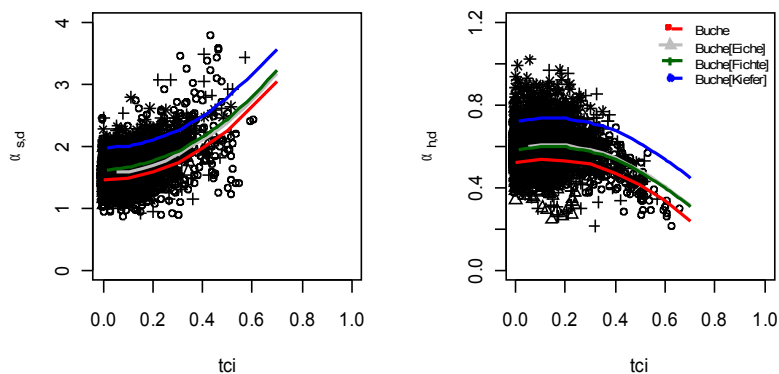
Um die große Plastizität der Buche in der horizontalen und vertikalen Kronenformentwicklung und deren Abweichung von festen ein- und zweidimensionalen Skalierungsannahmen zu verstehen, untersuchen wir im Folgenden die funktionale Abhängigkeit der Kronenformentwicklung  $\alpha_{s,d}$  und  $\alpha_{h,d}$  von der nachbarschaftlichen Konkurrenz und der sozialen Stellung auf Individualebene (vgl. Formel 4).

Betrachten wir zunächst den Zusammenhang zwischen der Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie der Buche im Reinbestand und der Bestandesdichte,  $s_{di}$ , bzw. der Überschirmung,  $t_{ci}$ , (Abbildung 3). Es zeigt sich eine breite Variation des Allometrikoeffizienten  $\alpha_{s,d}$  zwischen 0.8 und 3.8. Weiterhin wird eine klare Abhängigkeit des Skalierungsexponenten sowohl von der Bestandesdichte als auch der Überschirmung ersichtlich. Die Wirkung beider Konkurrenzmaße ist jedoch gegensätzlich. Hohe horizontale Konkurrenz wirkt negativ, während eine Zunahme der Überschirmung positiv auf die horizontale Kronenformentwicklung wirkt.



**Abbildung 3:** Skalierung zwischen Kronenschirmfläche und Durchmesser in Abhängigkeit der Bestandesdichte, sdi (links) und den Überschimmungsverhältnissen, tci (rechts) für die Buche im Reinbestand. Die waagerechten Referenzlinien skizzieren den Erwartungswert  $\alpha_{s,d} = 1,33$  bei fraktaler Skalierung.

Hierbei stellt sich die Frage, ob die auf Populationsebene festgestellte Verschiebung von  $\alpha_{s,d}$  und  $\alpha_{h,d}$  beim Übergang von Rein- zum Mischbestand Resultat unterschiedlicher Konkurrenzverhältnisse ist oder die Mischung an sich einen Erklärungsbeitrag liefert. Zu diesem Zweck werden die Zusammenhänge zwischen den Allokationsmustern auf Individualebene und den Konkurrenzmaßen sdi und tci regressionsanalytisch in der Form  $\alpha_{y,x} = b_0 + f(\text{tci}) + g(\text{sdi})$  ausgeglichen, wobei  $f(\text{tci})$  und  $g(\text{sdi})$  jeweils Funktionsterme der Konkurrenzmaße darstellen. Zum Testen des Mischungseffektes wird der Parameter  $b_0$  entsprechend der nominal skalierten Merkmale dummy kodiert, mit den Ausprägungen: Reinbestand als Referenz, Buchen-Eichen-Mischbestand, Buchen-Fichten-Mischbestand und Buchen-Kiefern-Mischbestand. Abbildung 4 stellt die regressionsanalytischen Ergebnisse graphisch dar:



**Abbildung 4:** Abhängigkeit der Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie  $\alpha_{s,d}$  (links) bzw. der Höhen-Durchmesser-Allometrie  $\alpha_{h,d}$  (rechts) von der Überschimmung, tci, und der Bestandesdichte, sdi für Buche im Rein- und Mischbestand. Die Regressionsmodelle sind nach der Methode der kleinsten Quadrate (OLS) ausgeglichen und erbringen:

$$\alpha_{s,d} = (1,72 + 0,12 b_{\text{bu}[\text{ei}]} + 0,18 b_{\text{bu}[\text{fi}]} + 0,51 b_{\text{bu}[\text{ki}]} + 3,25 \text{tci} - 0,0005 \text{sdi})$$

$$(R^2=0,40; p < 0,001; \text{diff}_{\text{bu}[\text{bu}]} p < 0,001)$$

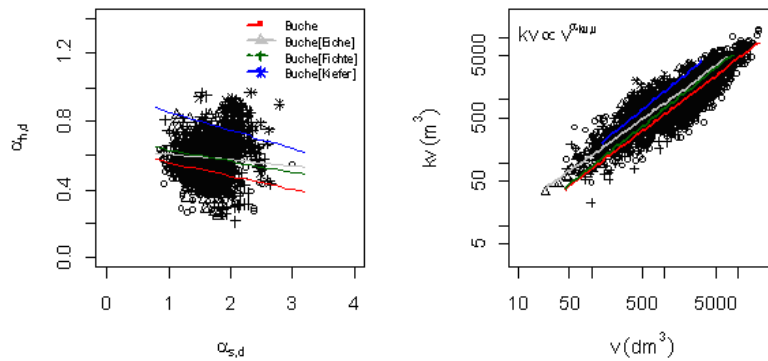
$$\alpha_{h,d} = (0,50 + 0,07 b_{\text{bu}[\text{ei}]} + 0,07 b_{\text{bu}[\text{fi}]} + 0,20 b_{\text{bu}[\text{ki}]} + 0,24 \text{tci} - 0,90 \text{tci}^2 + 0,0005 \text{sdi})$$

$$(R^2=0,35; p < 0,001; \text{diff}_{\text{bu}[\text{bu}]} p < 0,001)$$

Die eingezeichnete Regressionen sind der Übersichtlichkeit wegen durch Einsetzen des mittleren beobachteten sdi von 550 erstellt.

Die Analysen zeigen zunächst unabhängig von der Auswirkung der Konkurrenzmaße, dass Konkurrenzeffekte sowohl innerhalb der untersuchten Rein- als auch Mischbestände in die gleiche Richtung wirken, dass jedoch der Einfluss von interspezifischen Interaktionseffekten die Skalierung zwischen Kronenschirmfläche vs. Durchmesser und Baumhöhe vs. Durchmesser in ihrer absoluten Ausprägung überlagert. Die Differenzen hinsichtlich der Konstanten  $b_0$  sind in allen untersuchten Fällen signifikant verschieden zwischen Rein- und Mischbestand.

Weiter ist eine Gegenläufigkeit der Konkurrenzeffekte auf  $\alpha_{s,d}$  und  $\alpha_{h,d}$  festzustellen. Eine zunehmende Überschimmung von Buche wirkt auf  $\alpha_{s,d}$  positiv und auf  $\alpha_{h,d}$  negativ. Dagegen sinkt  $\alpha_{s,d}$  und steigt  $\alpha_{h,d}$  mit höheren Bestandesdichten (vgl. Regressionsgleichungen). Der Trade-off zwischen  $\alpha_{s,d}$  und  $\alpha_{h,d}$  erklärt die beobachtete Abweichung von den Erwartungswerten der fraktalen Skalierung. Übertragen auf die Formentwicklung eines Baumes führt der Trade-off analog der Skalierung zwischen Kronen- und Baumvolumen,  $k_V \propto V^{(\alpha_{h,d} + \alpha_{\text{csa},d}) / \alpha_{v,d}}$ , zu einer Stabilisierung der Wuchsraumbesetzung (Abbildung 5).



**Abbildung 5:** Negative Korrelation zwischen der Baumhöhen-Durchmesser-Allometrie  $\alpha_{h,d}$  und der Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie  $\alpha_{s,d}$  (links) und Skalierung zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen (rechts) der Buche bei unterschiedlicher Baumartenmischung. Die beobachteten Skalierungsexponenten  $\alpha_{kv,v}$  betragen für Buche 0,88 (0,85-0,90), Buche[Eiche] 0,83 (0,80-0,86), Buche[Fichte] 0,93 (0,89-0,96) und Buche[Kiefer] 0,95 (0,85-1,06). In Klammern sind die Konfidenzgrenzen von  $\alpha_{kv,v}$  aufgeführt.

#### 4. Diskussion und Schlussfolgerung

Interaktionseffekte durch Baumartenmischung sind im Wesentlichen durch Konkurrenz und Fazilitation geprägt (CALLAWAY und WALKER, 1997). Die vorliegende Arbeit analysiert die strukturelle Allometrie der Buche in Rein- und Mischbeständen. Im Einzelnen handelt es sich um Mischbestände von Buche/Eiche, Buche/Fichte und Buche/Kiefer. Interaktionseffekte der Buche auf die jeweilige Mischbaumart und deren mögliche Akklimatisationsprozesse werden nicht untersucht.

Die übergreifende Analyse der strukturellen Allometrie erbringt eine große Plastizität der Buche in der Kronenformentwicklung. Je nach Wuchs- und Konkurrenzkonstellation zeigt sie eine hohe Variabilität in der vertikalen und horizontalen Kronengestalt. Dagegen ist der allometrische Zusammenhang zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen über die untersuchten Bestandestypen hinweg relativ stabil ( $\alpha_{kv,v} = 0,83-0,95$ ), wobei die beobachteten Werte von jenem für die allometrisch ideale Pflanze vorhergesagten Skalierungsexponent von  $\alpha_{kv,v} = 3/4$  abweichen. Der Grund für die Stabilisierung der Wuchsräumbesetzung liegt in der Gegenläufigkeit der Baumhöhen-Durchmesser-Allometrie und Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie unter Konkurrenzinflüssen. Während die Allometriekoeffizienten  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{s,d}$  in einem breiteren Rahmen streuen und die Erwartungswerte bei fraktaler Skalierung im Durchschnitt unter- ( $\alpha_{h,d} \leq 0,66$ ) bzw. überschreiten ( $\alpha_{s,d} > 1,33$ ) werden, verhält sich die relative Geschwindigkeit der Wuchsräumbesetzung analog der metabolischen Skalierung zwischen Blattfläche und Pflanzenmasse ( $1a \propto w^{3/4}$ , ENQUIST et al. 1998; WEST et al. 1997) auf einer konstanten Trajektorie. Die aufgezeigten Befunde relativieren somit die Annahmen der MST (ENQUIST et al. 2009; WEST et al. 2009) hinsichtlich der Skalierung zwischen strukturellen Baumattributen. Demnach wird für die Buche eine erhebliche Variation zwischen ein- und zweidimensionalen Kronendimensionen nachgewiesen, die sich über alle untersuchten Bestandestypen hinweg zeigt. Diese Variabilität der Kronenformentwicklung kann als Plastizität der Krone interpretiert werden, die notwendig ist, um das Trägersystem der Blattfläche konstant zu halten. Die fraktale Dimension der Baumkrone wird zusätzlich in der Beziehung zwischen Blattfläche, Kronenvolumen und Kronenoberfläche sichtbar, die nach West et al. 2009  $1a \propto kv \propto kof^{3/2}$  skalieren. Demnach nimmt die Blattfläche proportional zum Kronenvolumen zu, während eine Größenveränderung der Kronenoberfläche um 1 % gleichbedeutend mit einer Zunahme der Blattfläche um 1,5 % ist. Die dargelegten Befunde stützen die Annahme, dass die Blattflächenzunahme zur effizienten Besetzung des Kronenraums einem fraktalen Muster folgt. Demnach scheint das Kronenvolumen die geeignetere Größe für die Beschreibung der Produktivität der Baumkrone zu sein, drückt es doch direkt die Assimilation von Ressourcen aus. Die Oberflächen-Inhalts-Regel von Rubner, wonach die Assimilation eines Organismus proportional zu Oberfläche und die Respiration proportional zum Volumen skaliert (BERTALANFFY 1957), ist folglich in Frage zu stellen.

Die Analyse der Mischbestandeffekte erbringt, dass interspezifische Interaktionen im Wesentlichen die allometrische Skalierung von Baumhöhe versus Durchmesser und Kronenschirmfläche versus Durchmesser verändern, die Skalierung des Kronenraums über dem Baumvolumen dagegen weitgehend unabhängig der Baumartenmischung ist. Während für  $\alpha_{h,d}$  signifikante Unterschiede zwischen Buche < Buche[Eiche]  $\cong$  Buche[Fichte] < Buche[Kiefer] und bei  $\alpha_{s,d}$  zwischen Buche  $\cong$  Buche[Eiche] < Buche[Eiche]  $\cong$  Buche[Fichte] < Buche[Kiefer] festzustellen sind, werden bei  $\alpha_{kv,v}$  lediglich Unterschiede der Gestalt Buche[Eiche] < Buche[Fichte] sichtbar. Der Anstieg der Allometriekoeffizienten  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{s,d}$  beim Übergang vom Rein- zum Mischbestand ermöglicht der Buche eine effektivere Besetzung des vertikalen und horizontalen Kronenraums. Letztere betragen bis zu 140 bzw. 138 % des pflanzeninternen Allokationsschlüssels der Buche im Reinbestand. Im Umkehrschluss

lässt sich daraus eine Verlangsamung der Formentwicklung der Buche im Reinbestand in Folge intraspezifischer Konkurrenz ableiten. Die hier aufgedeckten Befunde fügen sich in das Bild von Untersuchungen zur Selbsttoleranz (vgl. ZEIDE 1985) der Buche, die im Vergleich zu anderen zentraleuropäischen Baumarten die geringste Selbsttoleranz hinsichtlich intraspezifischer Konkurrenz aufweist (PRETZSCH und BIBER 2005). In Mischbeständen scheint die Selbsttoleranz der Buche hingegen zuzunehmen. PRETZSCH und SCHÜTZE (2005) zeigen beispielsweise, dass die Selbstausdünnung der Buche in Mischung mit der Fichte sinkt. Demnach kann die Buche im Mischbestand nicht besetzte Bestandesflächen sehr effizient besetzen. Hinzu kommt, dass die Buche bei ungleichartiger Wuchskonstellation Bereiche besetzt, die sie im Reinbestand durch die Selbstbeschattung nicht zu besetzen vermag (KELTY 1992). Somit ist die Baumart im Stande ihre ohnehin vorhandene Fähigkeit der effizienten Besetzung des Bestandesraums nochmals zu steigern. Die dargelegten Ergebnisse erbringen einen Erklärungswert für die Produktivitätssteigerung von Mischbeständen in denen die Buche beteiligt ist (KENNEL 1965, ROTHE 1997, PRETZSCH und SCHÜTZE 2009, PRETZSCH et al. 2010b).

## 5 Zusammenfassung

Die strukturelle Allometrie von Bäumen lässt sich durch die allometrische Grundgleichung  $y = \beta_0 x^{\alpha_{y,x}}$  erfassen, indem Unterschiede in der Individualentwicklung durch das Proportionsverhältnis zwischen Kronenmerkmalen  $y$  und Baumattributen  $x$  quantitativ beschrieben werden und damit die resultierende Formentwicklung repräsentieren. Es wird gezeigt, wie sich die Baumallokation, -form und -struktur der Buche durch intra- und interspezifische Konkurrenz verändert. – i. E. im Reinbestand und in Vergesellschaftung mit Fichte, Eiche und Kiefer. Von besonderem Interesse ist dabei, inwieweit interspezifische Konkurrenzeffekte die vertikale und horizontale Kronenform beeinflussen. Beide Proportionen sind von großer Bedeutung, da sie den Wuchsraum der Baumkrone aufspannen. Im Einzelnen werden die allometrischen Beziehung von Baumhöhe versus Stammdurchmesser ( $h \propto d^{\alpha_{h,d}}$ ), Kronenschirmfläche vs. Stammdurchmesser ( $s \propto d^{\alpha_{s,d}}$ ) und Kronenvolumen versus Baumvolumen ( $k_v \propto v^{\alpha_{k_v,v}}$ ) behandelt. Die Ergebnisse stellen sich wie folgt dar: (i) Interspezifische Interaktionen führen zu einer Allometrieänderung in der vertikalen und horizontalen Kronenformentwicklung der Buche. Sowohl  $\alpha_{h,d}$  als auch  $\alpha_{s,d}$  nehmen beim Übergang von Rein- zum Mischbestand zu. (ii) Die Analyse der Allometrien  $\alpha_{h,d}$  und  $\alpha_{s,d}$  in Abhängigkeit nachbarschaftlicher Konkurrenz, ausgedrückt durch die Bestandesdichte und die Überschirmung, verdeutlichen, dass die Einflüsse der Konkurrenz durch Mischungseffekte überlagert werden. Weiterhin ist eine Gegenläufigkeit zwischen Höhen-Durchmesser- und Kronenschirmflächen-Durchmesser-Allometrie bei gleichgerichteter Konkurrenz festzustellen. (iii) Diese führt zu einer Stabilisierung der Allometrie zwischen Kronenvolumen und Baumvolumen ( $k_v \propto v^{(\alpha_{h,d} + \alpha_{s,d})/\alpha_{v,d}}$ ), wodurch sich Mischbestandseffekte gänzlich auflösen. Die Buche zeigt folglich eine hohe Plastizität der vertikalen und horizontalen Kronenformentwicklung, die es ermöglicht den Wuchsraum nahe der fraktalen 3/4-Trajektorie ( $\alpha_{k_v,v} = 0,83-0,95$ ) zu besetzen.

## 6 Danksagung

Die Autoren danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung des Sonderforschungsbereiches 607 "Wachstum und Parasitenabwehr" und dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung des Projektes W07 „Ertragskundliches Versuchswesen“. Dank gilt ferner Gerhard Schütze für die Aufbereitung des Datenmaterials.

## 7 Literatur

- BERTALANFFY VON, L.: Quantitative Laws in Metabolism and Growth. *The Quarterly Review of Biology*, 32, 217-231, 1957
- CALLAWAY, R.M., WALKER, L.R.: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965, 1997
- ENQUIST, B.J., BROWN, J.H., WEST, G.B.: Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163-165, 1998
- ENQUIST, B.J., WEST, G.B., BROWN, J.H.: Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 7046–7051, 2009
- GRUNDNER, F., SCHWAPPACH, A.: Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Bestände. Paul Parey, Berlin, 1952
- KELTY, M. J.: Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty, M. J., Larson, B. C., Oliver, C. D. (Hrsg.): *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer, Dordrecht, 125–141, 2001
- KENNEL, R.: Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 136:149–161, 173–189, 1965



- MAYNARD SMITH, J., BURIAN, R., KAUFFMAN, S., ALBERCH, P., CAMPBELL, J., GOODWIN, B., LANDE, R., RAUP, D., WOLPERT, L.: Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. *The Quarterly Review of Biology* 60: 265–287, 1985
- McMAHON, T.A., KRONAUER, R.E.: Tree structures: Deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology* 59: 443–466, 1976
- MUTH, C.C., BAZZAZ, F.A.: Tree canopy displacement and neighborhood interactions. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1323–1330, 2003
- NIKLAS, K.J.: Plant allometry. The scaling of form and process. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1994
- OLIVER, C.D., LARSON, B.C.: Forest stand dynamics. Wiley, New York, 1996
- PETRI, H.: Versuch einer standortgerechten, waldbaulichen und wirtschaftlichen Standraumregelung von Buchen-Fichten-Mischbeständen. *Mitt. a. d. Landesforstverw. Rhld.-Pfalz, zugleich Mitt. a. d. Koblenz*, Nr. 13, Bd. 1, 145 S., 1966
- PRETZSCH, H.: Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model. Springer, Berlin, 2009
- PRETZSCH H., BIBER P.: A re-evaluation of Reineke's rule and Stand Density Index. *Forest Science* 51: 304–320, 2005
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G.: Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology* 7: 628–639, 2005
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G.: 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. *European Journal of Forest Research* 128: 183–204, 2009
- PRETZSCH, H., BIBER, P.: 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: 370–38, 2010
- PRETZSCH, H., DIELER, J., MATYSSEK, R., WIPFLER, P.: Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution* 158: 1061–1070, 2010a
- PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., HOANG HONG, P., KOHNLE, U., NAGEL, J., SPELLMANN, H., ZINGG, A.: Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, accepted, 2010b
- PRUVES, D.W., LICHSTEIN, J.W., PACALA, S.W.: Crown plasticity and competition for canopy space: A new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *Plos ONE* 9:1–11, 2007
- R DEVELOPMENT CORE TEAM: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. ISBN: 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>, 2009
- REINEKE, L. H.: Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Forest Science* 37:574–592, 1933
- ROTHE, A.: Einfluss des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 163, 174 S., 1997
- THORPE, H.C., ASTRUP, R., TROWBRIDGE, A., COATES, K.D.: Competition and trees crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management* 259: 1586–1596, 2010
- WARTON, D.I., WRIGHT, I.J., FALSTER, D.S., WESTOBY, M.: Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81:259–291, 2006
- WEINER, J.: Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 207–215, 2004
- WEST, G.B., BROWN, J.H., ENQUIST, B.J.: A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122–126, 1997
- WEST, G.B., BROWN, J.H., ENQUIST, B.J.: A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664–667, 1999
- WEST, G.B., ENQUIST, B.J., BROWN, J.H.: A general quantitative theory of forest structure and dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(17): 7040–7045, 2009
- ZEIDE, B.: Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management* 13(3–4): 149–166, 1985