

Zuwachsreaktionen auf Trockenstress in Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen

Hans Pretzsch
 Lehrstuhl für Waldwachstumskunde
 Technische Universität München
 Am Hochanger 13, 85354 Freising
 H.Pretzsch@lrz.tum.de

1 Einleitung

Dürreperioden lösen neben Wasserlimitierung häufig auch Nährstoffknappheit aus und können so zu Zuwachseinbrüchen an Bäumen führen, die für die langfristige Dynamik von Ökosystemen von großer Relevanz sind (BRÉDA et al. 2006; RENNENBERG et al. 2004, 2006). Es ist davon auszugehen, dass Dürreereignisse künftig in ihrer Stärke und Frequenz zunehmen (IPCC 2007). Trockenstress kann die Allometrie von Bäumen verändern (Pretzsch et al. 2012), den Baum- und Bestandeszuwachs reduzieren (HARTMANN 2010; PRETZSCH und DIELER 2011) oder sogar Absterbeprozesse von Bäumen und Beständen verursachen (ALLEN et al. 2009; GRIESS und KNOKE 2011). Die Widerstandsfähigkeit von Bäumen und Beständen gegenüber Trockenstress ist unter anderem abhängig von der Baumart (ZANG et al. 2011), von der Konkurrenzsituation der Individuen (ZANG et al. 2012), Alter und Größe der Bäume (LLORET et al. 2011) und den Standortbedingungen (PRETZSCH und DIELER 2011).

Wie die Widerstandsfähigkeit von Bäumen gegenüber Trockenstress davon abhängt, ob Bäume im Rein- oder Mischbestand wachsen, wurde bisher kaum untersucht (PRETZSCH et al. 2010; RICHARDS et al. 2010). Trotz dieses Wissensdefizits werden Mischbestände gegenwärtig in großem Stil begründet, gepflegt und erhalten, weil davon ausgegangen wird, dass sie viele Funktionen und Leistungen des Waldes besser erfüllen als Reinbestände (HECTOR und BAGCHI 2007) und auch weniger risikofähig bei Klimaänderungen sind als Reinbestände (GRIESS und KNOKE 2011; JACTEL und BROCKERHOFF 2007). Aber was für eine Fehlentscheidung wäre es, z. B. Fichte und Buche auf großen Flächen miteinander zu mischen, wenn sich in solchen Mischbeständen die Fichte als besonders dürreempfindlich herausstellen würde. Auf der anderen Seite wäre es eine ausgesprochen effiziente Maßnahme der Anpassung an Klimaveränderungen, wenn eine solche Mischung die Dürreeristenz mindern würde, indem beispielsweise tief wurzelnde Arten Wasser in oberflächennahe Bodenschichten befördern und die dort flach wurzelnden Arten in ihrem Wasserstress mindern würden (VANDERMEER 1989).

Um das Wissen über die Widerstandsfähigkeit der Hauptbaumarten gegenüber Dürre im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand zu verbessern, geht diese Untersuchung auf folgende Fragen ein: (i) Unterscheiden sich Fichte, Buche und Traubeneiche in Reinbeständen in der Resistenz, Resilienz und Erholungsfähigkeit bei episodischem Trockenstress? (ii) Sind Resistenz, Resilienz und Erholungsfähigkeit bei episodischem Trockenstress bei diesen drei Arten im Mischbestand anders ausgeprägt als in benachbarten Reinbeständen? (iii) Sind Resistenz, Resilienz oder Erholungsfähigkeit der Buche im Mischbestand davon abhängig, mit welcher Art sie gemischt ist?

2 Material und Methoden

Für den Vergleich der Stressreaktionen zwischen den Baumarten sowie zwischen Rein- und Mischbestand kamen die Indizes R_t , R_c und R_s von LLORET et al. (2011) zur Anwendung. Diese Indizes wurden auf der Grundlage von Bohrkernanalysen an insgesamt 559 Bäumen und den daraus ermittelten jährlichen Grundflächenzuwachsen ($\text{cm}^2 \text{a}^{-1}$) berechnet. Die drei Indizes bauen sich aus folgenden Variablen auf: PreDr bezeichnet den mittleren Grundflächenzuwachs in einer Periode vor Eintritt eines Stressereignisses, Dr bezeichnet den Zuwachs innerhalb einer zuwachsschwachen Stressperiode und die Variable PostDr gibt den mittleren Grundflächenzuwachs in einer Periode nach dem Stressereignis an (vgl. Abb. 1).

Der Index für Resistenz $R_t = \text{Dr}/\text{PreDr}$ quantifiziert den Abfall des Zuwachses von der Periode vor Eintritt des Stresses auf den Zuwachs in der Stressperiode. $R_t=1$ zeigt vollständige Resistenz an; je tiefer der Wert unter $R_t=1$ fällt, desto geringer ist die Resistenz. Ein Wert von $R_t=0.5$ bedeutet beispielsweise, dass der Zuwachs in der Stressperiode nur 50% de Zuwachses der Vorperiode beträgt.

Der Index Recovery $R_c = \text{PostDr}/\text{Dr}$ beschreibt die Zuwachsreaktion nach der Stressperiode: $R_c=1$ bedeutet ein Verharren des Baumes auf dem geringen Zuwachsniveau der Stressperiode. Werte von $R_c < 1$ bedeuten einen weiteren Abfall des Zuwachses unter das Niveau der Stressperiode. Dagegen zeigen Werte von $R_c > 1$ eine Erholung des Zuwachses an.

Der Index Resilienz $R_s = \text{PostDr}/\text{PreDr}$ bezeichnet die Relation zwischen Zuwachsniveau nach der Stressperiode und Zuwachsniveau vor der Stressperiode. $R_s \geq 1$ zeigt eine volle Erholung oder sogar einen Anstieg an, während Werte $R_s \leq 1$ Zuwachseinbußen über das Stressereignis hinaus, und damit eine geringere Resilienz anzeigen.

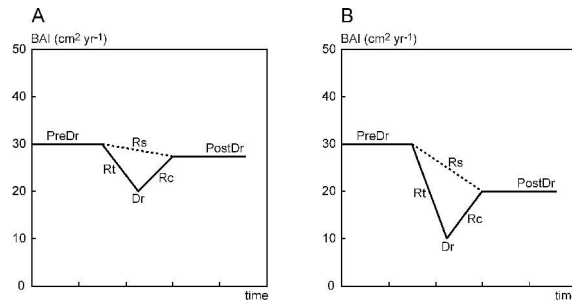


Abb. 1: Zuwachsgang bei zwei unterschiedlichen Stressereignissen, charakterisiert durch den Zuwachs vor dem Stressereignis, PreDr, den Zuwachs in der Stressperiode, Dr, und den Zuwachs in der Phase nach dem Stress, PostDr, (modifiziert nach LLORET et al. 2011). Die Indizes für Resistenz, $R_t = Dr/PreDr$, Erholung, $R_c = PostDr/Dr$, und Resilienz, $R_s = PostDr/PreDr$, können folgendermaßen zur Quantifizierung der Stressreaktion verwendet werden:
 (A) Baum mit geringem Zuwachseinbruch, angezeigt durch hohe Resistenz, hohe Resilienz und mittlere Erholungsreaktion.
 (B) Baum mit starkem Zuwachseinbruch, angezeigt durch geringe Resistenz, beachtliche Erholungsfähigkeit und mittlere Resilienz.
 In der Grafik sind die Indizes R_t , R_c , and R_s durch den Abfall von PreDr zu Dr, den Anstieg von Dr zu PostDr, bzw. den Niveauunterschied zwischen PreDr und PostDr repräsentiert.

Aus den gewonnenen Bohrkernen, die bis in die 1950er Jahre zurückreichen, greifen wir die Trockenjahre 1976 und 2003 als Stressereignisse heraus. Zur Berechnung der genannten Indizes verwenden wir die Jahre 1973 bis 1965 als Referenzperiode (PreDr), das Jahr 1976 als Stressereignis (Dr) und die Jahre 1977 bis 1979 als Nach-Stressperiode (PostDr). Für das Stressereignis 2003 wurde analog gewählt PreDr=2000-2002, Dr=2003 und PostDr=2004-2006. Die Periodenlängen für die Vorperiode, die Nachperiode und das Stressjahr wurden in Testrechnungen in der Länge zwischen 2 bis 5 Jahre modifiziert, ohne dass sich gravierende Unterschiede in den Ergebnissen ergaben.

Die Beprobung von Bäumen erfolgte entlang eines Transektes von Nord- bis Südbayern. Als Kristallisationspunkte für die Beprobung wurden bei der Artenkombination Fichte/Buche die Versuchsflächen Nordhalben (NOR 811), Arnstein (ARN 851), Freising (FRE 813) und Schongau (SON 814) gewählt. Bei der Mischung aus Eiche und Buche wurde von den Versuchsflächen Rothenbuch (ROT 801), Rimpar (RIM 102), Kehlheim (KEH 804) und Illertissen (ILL 38) ausgegangen (vgl. Abb. 2 von Norden nach Süden). Damit deckt die Beprobung ein großes Spektrum von unterschiedlichen Wuchsgebieten, Standorteinheiten und Klimabedingungen ab.

Zur Charakterisierung der Klimabedingungen im Norden des Untersuchungsraumes sind auf Abbildung 3 die mittleren Klimabedingungen im Zeitraum 1951 bis 1980 (A) und die besonderen Klimabedingungen in den Jahren 1976 (B) und 2003 (C) dargestellt. Diesen mittleren Bedingungen liegen Messungen von den Stationen Amberg, Bamberg, Hof, Cham, Kissingen, Kronach, Nürnberg, Oberviechtach, Regensburg, Reimlingen, Rothenburg T., Schlüsselfeld, Teuschnitz, Weiden, Weissenburg und Würzburg zugrunde. Für den Südtteil des Untersuchungsgebietes liegen ähnliche Klimainformationen vor. Im Norden wie im Süden zeichneten sich die Jahre 1976 und 2003 als extreme Trockenjahre aus. Im Jahre 1976 begann die Trockenheit im Frühjahr und dauerte bis in den späten Sommer an. Im Jahre 2003 begann die Trockenheit ebenfalls bereits im Frühjahr und wurde im Sommer noch stärker; allerdings gab es in diesem Jahr eine Unterbrechung durch eine relative feuchte Periode von Mai bis Juni. Insgesamt zeichnen sich beide Jahre aber wegen einer um 5-6° Celsius erhöhten Mitteltemperatur im Mai bis August und einem um ca. 50% reduzierten Jahresniederschlag als extreme Stressperioden aus, die für vorliegende in situ Analyse der Stressreaktionen im Rein- und Mischbestand gut geeignet erscheinen.

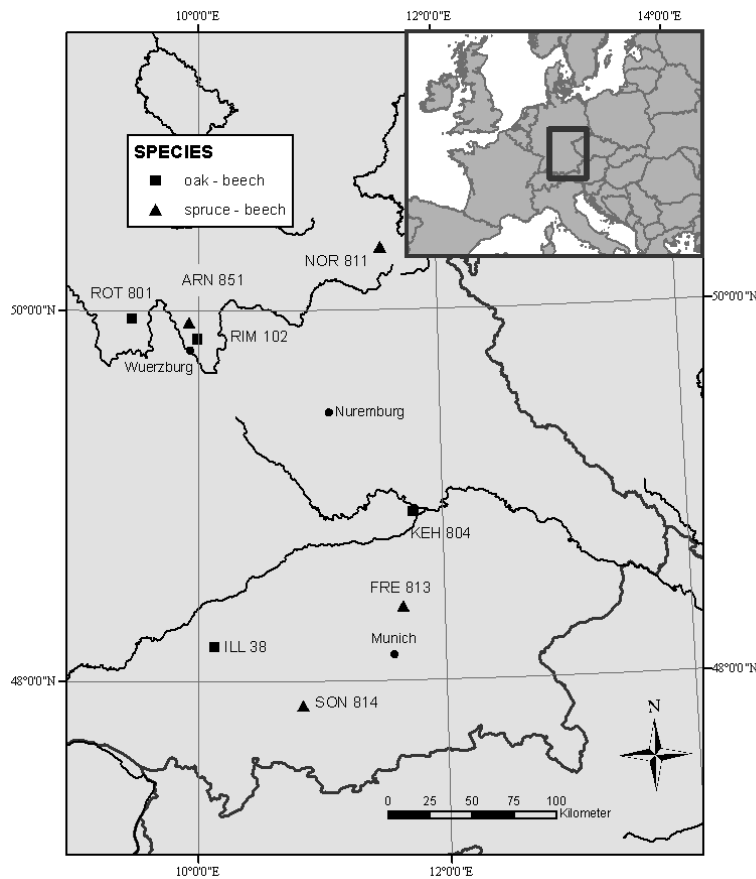


Abb. 2: Lage der acht Gebiete für die Beprobung von Bäumen in Rein- und Mischbeständen. Bäume in Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche (schwarz ausgefüllte Dreiecke) wurden im Umfeld der Versuchsflächen NOR 811, ARN 851, FRE 813 und SON 814 beprobt. Bäume im Rein- und Mischbestand aus Buche und Traubeneiche (schwarz ausgefüllte Quadrate) wurden im Umfeld der Versuchsflächen ROT 801, RIM 102, KEH 804 und ILL 38 beprobt (von Norden nach Süden).

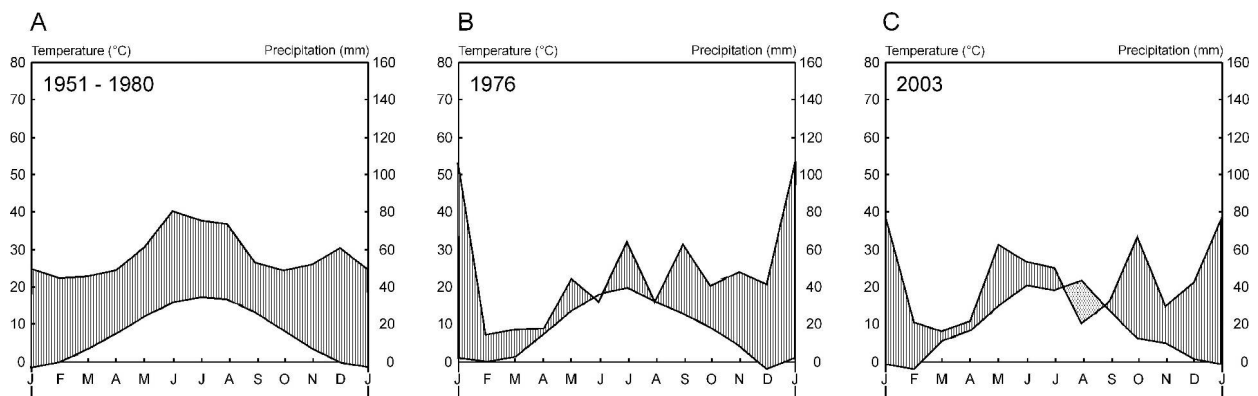


Abb. 3: Klimadiagramme für die mittlere Jahrestemperatur und Niederschlagssumme in Nordbayern dargestellt als Mittel für die Jahre 1951 bis 1980 (A), für das Trockenjahr 1976 (B) und für das Trockenjahr 2003 (C).

In den acht durch die Versuchsflächen vorgegebenen Regionen wurden insgesamt 559 Bäume im Alter zwischen 59 und 123 Jahren beprobt. Im Umfeld der vier Mischbestände aus Fichte und Buche wurden Beprobungen an Fichte und Buche im Mischbestand vorgenommen. In benachbarten, in Alter, Standortbedingungen, Klimabedingungen usw. vergleichbaren Reinbeständen aus Fichte bzw. Buche wurde jeweils eine vergleichbare Anzahl von Bäumen beprobt, die intra-spezifische Konkurrenzbedingungen repräsentieren. Analog wurde auf den Versuchsflächen aus

Eiche und Buche vorgegangen. Insgesamt erbrachte die Beprobung 284 Bäume im Reinbestand und 275 Bäume im Mischbestand.

Tab. 1: Charakteristika der 559 Probebäume und der Bestände, in denen sie wachsen (Mittelwerte und Standardabweichungen). Stichprobenumfang, n; Bestandesalter in Jahren, age; Durchmesser in Brusthöhe in cm, dbh; Bestandesgrundfläche in $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$, BA; Standortqualität quantifiziert durch die Mittelhöhe in m im Alter von 100 Jahren, site index.

species	composition	n	age (years)		dbh (cm)		BA ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$)		site index (m)	
			mean	st. dev.	mean	st. dev.	mean	st. dev.	mean	st. dev.
N. spruce/ E. beech										
N. spruce	pure	73	59	6	31.1	3.7	59.7	15.4	36.5	1.5
N. spruce	mixed	70	59	6	35.6	5.0	42.8	12.9	37.5	1.5
E. beech	pure	79	70	9	32.3	5.0	37.7	12.0	36.6	1.3
E. beech	mixed	79	70	9	31.3	1.0	43.4	12.5	36.5	2.2
S. oak/ E. beech										
S. oak	pure	67	123	17	41.9	5.6	42.4	13.8	28.0	3.1
S. oak	mixed	62	123	17	42.5	8.8	37.7	9.5	28.1	2.9
E. beech	pure	65	111	20	49.0	1.2	37.6	13.1	31.0	3.2
E. beech	mixed	64	111	20	42.7	10.4	35.0	9.8	30.6	4.1

Den Probebäumen wurde aus nördlicher und östlicher Richtung in den Höhe 1.30 m jeweils 1 Bohrkern entnommen, der bis zum Mark reicht. Von allen Bäumen wurden folgende ergänzende Informationen erhoben: Baumdurchmesser, Baumhöhe, Kronenansatzhöhe, Kronenradien in acht Richtungen, Baumalter, Bestandesgrundfläche vom Standpunkt des Baumes aus mit dem Spiegel-Relaskop gemessen, Mittelhöhenbonität des Bestandes, Ariditätsindex nach DE MARTONNE (1926). Der Index von DE MARTONNE wird auf der Grundlage der jährlichen Niederschlagssumme (P_a in mm) und der mittleren Jahrestemperatur (T_a in $^{\circ}\text{C}$) wie folgt berechnet $\text{Ma} = P_a / (T_a + 10)$. Die Klimadaten wurden zu diesem Zweck aus den Klima-Rasterdaten für Bayern (LfU 2012) abgegriffen. Die letztgenannten Attribute von Baum und Bestand werden als Kovariablen in der Kovarianzanalyse zur Prüfung von Unterschieden zwischen Stressreaktionen zwischen Baumarten sowie Reinbestand und Mischung Verwendung finden.

Die an den 559 Bäumen gewonnenen Bohrkern wurden jahringanalytisch ausgewertet. Die Zeitreihen wurden synchronisiert und für die Berechnung von jährlichen Grundflächenzuwächsen verwendet. Alle Jahrringe decken die Extremjahre 1976 und 2003 ab und für die Synchronisation waren diese Weiserjahre besonders hilfreich. Die Grundflächenzuwächse in den Jahren um die zwei Extremereignisse (1976, 2003) dienen der Berechnung der eingangs vorgestellten Indizes R_t , R_c und R_s .

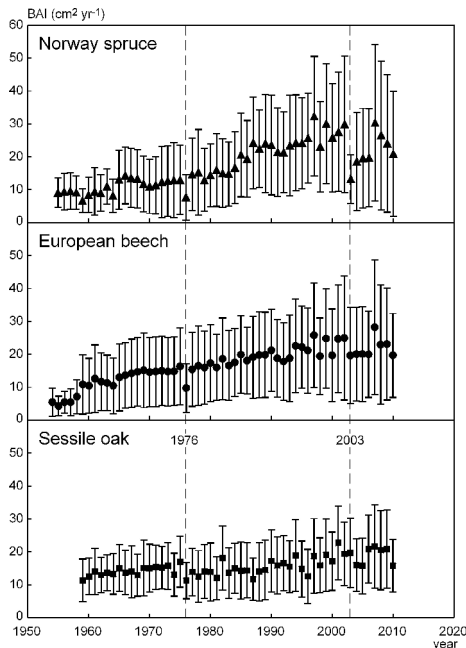


Abb. 4: Verlauf des mittleren jährlichen Grundflächenzuwachses für die Fichte (n=143), Buche (n=287) und Traubeneiche (n=129) in Rein- und Mischbeständen in Bayern von Mitte der 1950iger Jahre bis 2010. Von jedem der insgesamt n=559 Bäumen wurden 2 Bohrkern in Brusthöhe gewonnen, um zuverlässige Grundflächenzuwächse pro Baum zu erhalten.

Mittelwerte und Standardabweichungen der jährlichen Grundflächenzuwächse zeigen für Fichte und Buche in den Trockenjahren 1976 und 2003 einen deutlichen Zuwachseinbruch, während die Eiche weniger deutlich oder erst verzögert auf die Trockenheit reagierte.

Die eingangs gestellten Fragen (i) bis (iii) wurden kovarianzanalytisch beantwortet. Zu diesem Zweck wurde ein allgemeines lineares Modell angepasst mit den Stressindizes R_t , R_c und R_s als abhängigen Variablen, mit Baum- und Bestandesparameter als Kovariablen und mit den Gruppierungsvariablen Baumart (Fichte, Buche, Eiche), Bestandesform (Reinbestand, Mischbestand) und Mischungskombination (Buche/Fichte, Buche/Eiche). Es wurden nur Kovariablen mit $p < 0.10$ gehalten. Besonders aufschlussreich ist eine post-hoc-Analyse der kovarianzanalytisch adjustierten Zellenmittelwerte. In den Ergebnistabellen (vgl. Tabellen 2 bis 4) sind jeweils die Ergebnisse des allgemeinen Modells dargestellt (A) und die Zellenmittel- und Standardfehler der analysierten Gruppen eingetragen (B). Verbindungspfeile zwischen den Zellenmittelwerten indizieren signifikante Unterschiede auf dem Niveau von mindestens $p < 0.05$.

Wichtig zum Verständnis der Ergebnistabellen der Kovarianzanalysen ist, dass zur Beantwortung von Frage (i) die Fichte als Referenzkollektiv gewählt wurde und die Artengruppen Buche und Eiche über dummy-Variablen vercodet wurden. Für die Beantwortung der Frage (ii) wurde die Gruppe Reinbestände als Referenz gewählt und der Gruppe Mischbestände, wiederum vercodet durch dummy-Variablen gegenüber gestellt. Die Kovarianzanalyse zur Beantwortung der Frage (iii) geht von der Artenmischung Buche/Fichte als Referenzgruppe aus und stellt dieser die Artengruppe Buche/Eiche gegenüber.

3 Ergebnisse

Für einen ersten Überblick werden Resistenz und Resilienz der drei Baumarten im Jahre 1976 gezeigt (Abb. 5). Im Jahre 2003 waren die Reaktionsmuster ähnlich und lediglich die Ausschläge geringer. In Abbildung 5 (A) ist der jährliche Grundflächenzuwachs im Jahr 1976 über dem Zuwachs in der Referenzperiode 1973-1975 dargestellt. Die ausgefüllten Symbole repräsentieren Bäume im Reinbestand, die leeren Symbole Bäume im Mischbestand. Angenommen im Jahre 1976 wäre ein durchschnittlicher Zuwachs ausgeprägt worden, dann würden alle Punkte auf der Winkelhalbierenden (eingezeichnete Gerade) liegen. In den Diagrammen für Fichte, Buche und Eiche liegen aber die meisten Punkte unterhalb dieser Linie und spiegeln eine Zuwachsreduktion durch Trockenstress wider. Diese fällt bei Fichte und Buche wesentlich stärker aus als bei Eiche.

Abbildung 5 (B) lässt erkennen, wie die drei Baumarten über Trockenstress hinweg kommen. Der mittlere Zuwachs in der Periode 1977-1979 nach dem Trockenjahr ist dargestellt über dem Zuwachs in der Referenzperiode vor dem

Trockenjahr 1973-1975. Beobachtungen, die nahe der Winkelhalbierenden liegen, stehen für perfekte Resilienz. Der rein visuelle Eindruck lässt für die Baumarten Fichte und Buche eine höhere Resilienz vermuten als für Eiche, bei der ein Großteil der Beobachtungswerte unter der Winkelhalbierenden liegt.

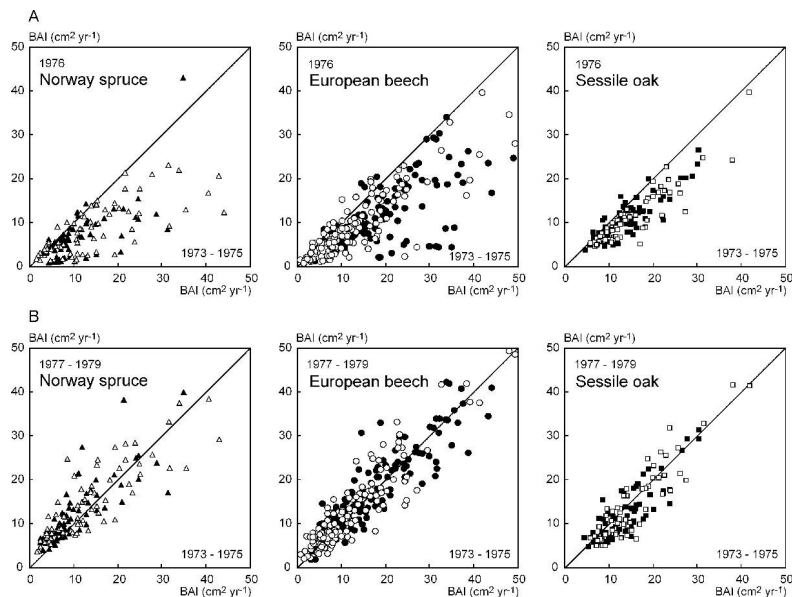


Abb. 5: Resistenz (A) und Resilienz (B) für Fichte, Buche und Traubeneiche in graphischer Darstellung für das Trockenjahr 1976. (A) Zusammenhang zwischen dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs (BAI in $\text{cm}^2 \text{a}^{-1}$) im Jahre 1976 und dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs in der 3-Jahres-Periode 1973-1975 vor dem Trockenjahr 1976. (B) Beziehung zwischen dem mittleren jährlichen Grundflächenzuwachs (BAI in $\text{cm}^2 \text{a}^{-1}$) in der 3-Jahres-Periode nach dem Trockenjahr 1976 und dem Grundflächenzuwachs in der 3-Jahres-Periode vor dem Trockenjahr 1976. Die ausgefüllten Symbole repräsentieren Individuen in Reinbeständen, die leeren Symbole Individuen in Mischbeständen.

3.1 Artspezifische Unterschiede in R_t , R_c und R_s

Die Kovarianzanalyse auf artspezifische Unterschiede zwischen R_t , R_c und R_s in den Jahren 1976 und 2003 (Tab. 2 A) zeigt in allen Fällen signifikante Artenunterschiede. Je besser die Wasserversorgung, repräsentiert durch den Index von MARTONNE, Ma , desto höher sind Resistenz und Resilienz und desto geringer der Erholungseffekt. Die Zellenmittelwerte der Gruppen Fichte, Buche und Eiche in Tabelle 2 (B) betragen im Jahre 1976 ($R_t=0.55$, 0.65 und 0.86) und zeigen Zuwachsverluste durch Trockenheit von 45, 35 bzw. 14% im Vergleich zum Zuwachsniveau der Referenzperiode an. Die Trockenperiode 2003 verursachte eine Reduktion um 35, 15 bzw. 4% für Fichte, Buche bzw. Eiche im Reinbestand ($R_t=0.63$, 0.85 und 0.96). In der Tabelle sind Unterschiede in den Zellenmittelwerten, sofern sie auf dem Niveau $p<0.05$ gesichert sind, durch Verbindungspfeile angedeutet. Die Zellenmittel lassen erkennen, dass die Fichte im Trockenjahr 1976 am stärksten absinkt, sich in der Folgeperiode aber auch am stärksten von allen Baumarten wieder erholt. Bei den Baumarten Buche und Eiche sind die Zuwachsrückgänge weniger deutlich ausgeprägt, aber auch die Erholungseffekte langsamer.

Das artspezifische Reaktionsmuster ist in Abbildung 6 beispielhaft für das Trockenjahr 1976 dargestellt. Die Darstellung lässt die Rangordnung mit Blick auf die Resistenz im Trockenjahr 1976 erkennen: Fichte<Buche<Eiche. Dagegen ist die Rangordnung beim Erholungseffekt anders herum: die Fichte erholt sich am stärksten, die Buche weniger deutlich und die Eiche fällt in der Trockenperiode kaum ab und ist nach der Trockenperiode etwa wieder auf demselben Niveau wie vor der Trockenperiode.

Tab. 2: (A) Kovarianzanalyse der Differenzen zwischen Resistenz Rt, Erholung Rc und Resilienz Rs, der Arten Fichte, Buche und Eiche für die Trockenperiode 1976 (links) und 2003 (rechts). Dargestellt sind die Werte für die Modellkonstante, die Kovariaten Durchmesser, dbh, Bestandesgrundfläche BA, Baumalter, age, Höhenbonität, site index, Index von DE MARTONNE (1929), Ma, und die Regressionskoeffizienten für die Artengruppen Traubeneiche, Buche und Fichte (Referenzgruppe). Fettgedruckte Werte zeigen signifikante Variablen auf dem Niveau $p < 0.05$ an. Stichprobenumfang, n, Bestimmtheitsmaß, R^2 , und p-Werte beziehen sich auf das Gesamtmodell.

(B) Zellenmittelwerte und Standardfehler (SE) als Ergebnis der Kovarianzanalyse. Dargestellt sind die Mittelwerte für Rt, Rc und Rs für die Artengruppe Fichte, Buche und Traubeneiche für die Trockenperioden 1976 und 2003. Verbindungspfeile zwischen den Zellen-Mittelwerten zeigen signifikante Differenzen auf dem Niveau $p < 0.05$ an.

A

Dependent variables	Rt	Rc	Rs	Rt	Rc	Rs
	1976			2003		
Independent variables						
constant	-0.476	11.636	1.309	0.781	0.984	0.687
dbh	-	0.001	0.001	-	-0.001	-0.001
BA	0.003	-	0.002	-0.004	-	-0.006
age	-	-0.015	-0.003	-	-	-
Site index	0.011	-0.139	-	-0.016	0.024	-
Ma	0.011	-0.069	-	0.012	-0.005	0.010
Sessile oak	0.312	-2.422	-0.256	0.337	-0.355	0.176
European beech	0.099	-0.932	-0.146	0.229	-0.415	0.018
Norway spruce	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Model characteristics						
n	284	284	284	284	284	284
R^2	0.269	0.471	0.186	0.351	0.328	0.134
p-value	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

B

species		Rt	Rc	Rs	Rt	Rc	Rs
		1976			2003		
Norway spruce	mean	0.55	3.04	1.23	0.63	1.40	0.78
	SE	0.03	0.17	0.06	0.04	0.05	0.04
European beech	mean	0.65	2.10	1.08	0.85	0.99	0.80
	SE	0.02	0.10	0.03	0.03	0.03	0.03
Sessile oak	mean	0.86	0.61	0.97	0.96	1.05	0.96
	SE	0.04	0.19	0.06	0.05	0.06	0.04

3.2 Unterschiede zwischen Rt, Rc und Rs zwischen Bäumen in Misch- und Reinbeständen

Die kovarianzanalytische Prüfung auf Unterschiede zwischen Misch- und Reinbestand mit Blick auf die Indizes Rt, Rc und Rs erbrachte für Fichte und Eiche keine signifikanten Abweichungen; das gilt sowohl für die Globalhypothese der Kovarianzanalyse als auch für die Vergleiche der Zellenmittelwerte auf signifikante Unterschiede. Für die Baumart Buche erbrachte die Kovarianzanalyse dagegen deutliche Unterschiede zwischen der Stresstoleranz von Bäumen im Misch- gegenüber dem Reinbestand.

In der Ergebnisdarstellung verzichten wir auf die tabellarische Darstellung der kovarianzanalytischen Ergebnisse und fassen die wichtigsten Ergebnisse in den generischen Reaktionsmustern für die drei Baumarten im Jahre 1976 zusammen (vgl. Abb. 6). Aus dieser Abbildung geht hervor, dass Buchen im Mischbestand im Trockenjahr 1976 signifikant geringer im Zuwachs abfallen als im Reinbestand, und sich dort auch wesentlich schneller von der Trockenheit erholen als im Reinbestand (vgl. Abb. 6B). Dagegen weisen die Reaktionsmuster von Eiche im Misch- und Reinbestand kaum Unterschiede auf (vgl. Abb. 6C).

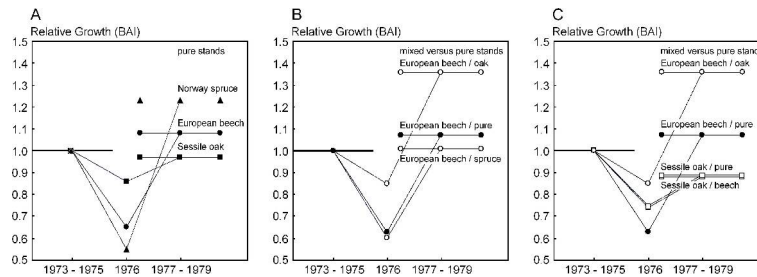


Abb. 6: Artspezifische Stressreaktion auf das Trockenjahr 1976, dargestellt in Relation zum mittleren Zuwachsniveau in der 3-Jahre-Periode 1973-1975 vor Eintritt des Trockenstresses (Referenzlinie=1.0). (A) Fichte, Buche und Traubeneiche im Reinbestand. (B) Buche im Reinbestand, Buche gemischt mit Fichte, Buche gemischt mit Traubeneiche. (C) Buche im Reinbestand und Buche gemischt mit Eiche. Im Vergleich dazu Darstellung der Stressreaktion der Eiche im Rein- und Mischbestand mit Buche. Die Entwicklungsgänge repräsentieren den Zuwachs im Trockenjahr 1976 und in der Erholungsphase 1977-1979 in Relation zum Zuwachsniveau in der Referenzperiode 1973-1975.

3.3 Abhängigkeit von R_t , R_c und R_s in der Mischung von der Mischungskombination

Nachdem die Kovarianzanalysen für beide Trockenjahre signifikante Unterschiede der Buche im Misch- und Reinbestand erbrachten, wurde in einem weiteren Auswertungsschritt geprüft, ob die Mischungsreaktion der Buche von ihrer Vergesellschaftung mit Fichte bzw. Eiche abhängt. In diesem Fall zielt die Kovarianzanalyse darauf, Unterschiede zwischen den Artengruppen Buche im Buchen-Fichten-Mischbestand und Buche im Buchen-Eichen-Mischbestand aufzudecken. Wiederum wird auf die Darstellung der kovarianzanalytischen Detailinformationen verzichtet und das prinzipielle Ergebnis für das Jahr 1976 in Form von gruppenspezifischen Reaktionsmustern dargestellt. Abbildung 6 (B) zeigt, dass Buchen in Buchen-Fichten-Mischbestand die stärksten Zuwachseinbrüche und die geringste Erholung in der Folgeperiode aufweisen. In Mischung mit der Eiche kommt es dagegen zu einer deutlichen Stressentlastung. Die Buche bricht dann im Trockenjahr 1976 nur halb so stark ein und erholt sich auch wesentlich rascher. Die Buche im Buchen-Reinbestand verhält sich ähnlich wie die Buche in Vergesellschaftung mit der Fichte. Besonders bemerkenswert ist, dass die Stressentlastung der Buche in der Mischung mit Eiche nicht auf Kosten des Zuwachses der Eiche geht (Abb. 6 C). Während die Buche in Vergesellschaftung mit der Eiche deutlich gewinnt, also eine signifikante Förderung erfährt, verhält sich die Eiche im Misch- und Reinbestand gleich. Die drei Kovarianzanalysen mit nachgeschalteten post hoc-Tests erbringen zum einen klare artspezifische Reaktionsmuster auf Trockenheit, zum anderen decken sie aber für die Baumart Buche deutliche Stressreduktion im Mischbestand gegenüber benachbarten Reinbeständen auf.

4 Diskussion

Der jährliche Grundflächenzuwachs in Brusthöhe findet Verwendung für die Analyse der Stressreaktion, weil er relativ einfach über Bohrkernanalysen ermittelt werden kann. Bei seiner Interpretation muss allerdings im Blick behalten werden, dass Bäume unter Stress in Brusthöhe häufig besonders stark reagieren (KRAMER 1988) und dass Bäume unter Stress häufig vom Sprosswachstum zum Wurzelwachstum umsteuern (COMEAU und KIMMINS 1989; PRETZSCH et al. 2012). Von der Reaktion des Grundflächenzuwachses kann also nicht ohne weiteres auf die Reaktion des oberirdischen Zuwachses des Baumes oder gar auf den Zuwachs des Baumes insgesamt inklusive Wurzeln geschlossen werden.

Die gezeigten Stressreaktionen sind statistisch gut abgesichert und decken ein breites Spektrum von Standortbedingungen, Baum- und Bestandesmerkmalen ab. Weil in den beprobten Rein- und Mischbeständen keine ergänzenden physiologischen oder hydrologischen Messungen erfolgten, bleiben die folgenden kausalen Erklärungen der Reaktionsmuster aber weitgehend Spekulation.

Die aufgedeckten Zuwachsreaktionsmuster sind als physiologische Primärreaktion der untersuchten Baumarten in Rein- und Mischbeständen zu verstehen. Insbesondere in Koniferen-Reinbeständen können solche primären Störungen durch Trockenstress sekundäre Schäden durch Insekten, Pilze oder Windwurf (GRIESS und KNOKE 2011) auslösen, welche über das Ausmaß der primären Reaktion weit hinausgehen. Mischung kann die Anfälligkeit für solchen sekundären Stress wirkungsvoll mindern (JACTEL und BROCKERHOFF 2007). Zusätzlich zu den hier aufgezeigten Zuwachseffekten können in Rein- und Mischbeständen sekundäre Schäden ausgelöst bzw. gemindert werden, die den Zuwachs auf Baum- und Bestandesebene weiter modifizieren (SCHERER-LORENZEN 2005).

Die artspezifischen Reaktionen im Reinbestand, wonach die Fichte besonders stark, die Buche weniger deutlich, und die Eiche am wenigstens im Zuwachs einbricht, lassen sich durch den isohydrischen Charakter der Fichte, den anisohydrischen Charakter der Eiche und die intermediäre Stellung der Buche erklären. Isohydrische Arten, wie zum Beispiel die Fichte, reduzieren den Wasserverbrauch in sehr früher Phase des Wasserstress durch Stomatascchluss. Durch solch eine präventive Strategie überlassen sie andersartigen Nachbarn Ressourcen. Aber insbesondere bei kurzfristigen Dürreperioden können isohydrische Arten durch ein solches Verhalten ober- und unterirdische Organverluste vermeiden und nach Beendigung des Trockenstress wieder relativ schnell das vorherige Zuwachsniveau erreichen (HARTMANN 2010). Anisohydrische Arten verhalten sich entgegengesetzt: trotz des Trockenstress transpirieren und wachsen sie weiter. Deshalb fällt ihr Zuwachs dann weniger stark ab; dafür riskieren sie aber Organverluste durch Trockenheit, was gleichbedeutend mit einer langsameren Erholungsfähigkeit nach Ende der Trockenheit ist.

Die Reaktionsmuster in Abbildung 6 spiegeln diese artspezifischen Verhaltensmuster wider. Bemerkenswert ist die schnelle Erholung nach dem Trockenjahr 1976, die insbesondere bei Fichte und Buche auffällt. Nach KÖRNER (2002) ist zu vermuten, dass der Zuwachseinbruch in den kurzen Trockenperioden 1976 und 2003 im Wesentlichen auf Nährstofflimitierung, ausgelöst durch reduzierte Dekompostierung und Mineralisierung, zurückzuführen ist. Je geringer der Ressourcenverbrauch im Trockenjahr ausfällt, desto stärker ist die Erholung nach Überwindung des Trockenjahres (vgl. Abb. 6 A). Eine Erklärung hierfür ist, dass insbesondere bei isohydrischen Arten im Trockenjahr weniger Wasser und Nährstoffe verbraucht werden, die dann im Wurzelraum in der Nachperiode in erhöhtem Maße zur Verfügung stehen und den Zuwachs stark ansteigen lassen.

Einen weiteren Erklärungsansatz für den starken Erholungseffekt, der insbesondere bei Fichte und Buche festzustellen ist, liefert die allometrische Theorie zum Spross-Wurzel-Verhältnis (MCCARTHY und ENQUIST 2007, PRETZSCH et al. 2012). Demnach wird in Trockenjahren auf Kosten der Zuwachsbildung im oberirdischen Bereich schwerpunktmäßig Zuwachs in den Wurzelraum investiert. Zur Überwindung des Trockenjahres und Wiederausbalancierung des Spross-Wurzel-Verhältnisses wird in der Nach-Trockenperiode dann wieder verstärkt in den Spross investiert, um die langfristige Balance zwischen Spross (Licht- und Kohlenstoffaufnahme) und Wurzel (Wasser- und Nährstoffaufnahme) wieder herzustellen.

In Mischung wachsen Fichte und Eiche in Trockenjahren ähnlich wie im Reinbestand. Bei diesen Baumarten kommt es also nicht zu einer Verminderung des Trockenstress. Es ist allerdings auch keine Verstärkung des Trockenstress festzustellen, etwa eine Reduktion des Zuwachses der Fichte durch die zumeist konkurrenzstärkere Buche im Fichten-Buchen-Mischbestand.

Besonders bemerkenswert ist die Reduktion des Trockenstress und Zuwachseinbruches der Buche im Mischbestand aus Buche und Eiche. Der Zuwachs der Buche bricht in den Trockenjahren 1976 und 2003 bei der Buche dann deutlich weniger ein, wenn sie in Vergesellschaftung mit der Eiche wächst. Dieser Gewinn der Buche geht aber nicht auf Kosten der Eiche. Vielmehr ist der Zuwachs der Eiche im Mischbestand weitgehend identisch mit ihrem Zuwachs im Reinbestand. Diese Förderung der Buche durch die Eiche im Mischbestand könnte zum einen durch den eher isohydrischen Charakter der Buche und den anisohydrischen Charakter der Eiche erklärt werden. Das heißt, die Baumarten haben asynchrone Stressreaktionen und vermindern dadurch wechselseitig ihren Stress. Gegen eine solche Erklärung spricht allerdings die Tatsache, dass eine solche Stress-Entspannung in der Mischung von Buche und Fichte auch zu erwarten wäre, aber nicht zu finden ist.

Eine mögliche Erklärung, die wiederholt in Mischungen mit Eiche festgestellt wurde (DAWSON 1993), ist die hydraulische Anhebung von Wasser bei Vergesellschaftung von tiefwurzelnden mit flachwurzelnden Arten. Insbesondere während der Nacht können die tiefwurzelnden Arten Wasser in höhere Bodenhorizonte befördern. Unter extrem trockenen Bedingungen kann dieses Wasser durch den Boden aus den Wurzeln herausgezogen werden und zur Bodenaneftung, Mineralisierung und Dekompostierung beitragen. Auf diese Weise wäre erklärbar, dass die Buche wohl durch die tiefwurzelnde Eiche, nicht aber durch die flach wurzelnde Fichte, im Zuwachs profitiert.

Untersuchungen in Mischbeständen aus Eiche und Buche zeigen, dass Mischungen beider Baumarten um 20-30% mehr Zuwachs leisten können als benachbarte Reinbestände. Bäume in Mischung können zum einen bei gegebener Größe mehr Zuwachs leisten (wegen besserer Wasser- und Nährstoffnutzungseffizienz), zum anderen können solche Mischbestände aber auch dichter bestockt sein (erhöhte standörtliche Tragfähigkeit, d. h. erhöhte maximale Bestandesdichte). Das Ausmaß von Zuwachsgewinnen durch Mischung ist auf armen Standorten offensichtlich größer als auf reicheren Standorten (PRETZSCH 2012). Vorliegende Untersuchung zeigt, dass sich ein solcher positiver Effekt der Mischung, zumindest bei der Artenkombination Eiche und Buche, auch in extremen Trockenjahren zeigt. Ähnlich wie Untersuchungen entlang räumlicher ökologischer Gradienten insbesondere auf ärmeren Standorten Produktionsgewinne durch Mischung erkennen lassen, treten offenbar auch in Trockenjahren, also wiederum unter extremen Bedingungen, positive Mischungseffekte auf. Trockenjahre wie 1976 und 2003 sind deshalb besonders interessante Ereignisse, weil sie in situ Analysen über Mischungseffekte unter limitierenden Bedingungen ermöglichen. Nach hiesigen Untersuchungen tragen also episodische Stressereignisse zu Mehrzuwachsen von Mischbeständen gegenüber Reinbeständen bei. Dieser Beitrag zum over-yielding von Misch-

gegenüber Reinbeständen dürfte umso stärker ausgeprägt sein, je häufiger Trockenjahre auftreten. Die von CALDWELL et al. (1998) formulierte Stress-Gradienten-Hypothese, wonach auf armen Standorten gegenseitige Förderung dominiert, während auf reicheren Standorten Konkurrenz zwischen Arten vorherrscht, trifft offensichtlich nicht nur auf die langfristigen Verhältnisse entlang von räumlichen Stressgradienten, sondern auch auf episodische Stressereignisse zu.

Zahlreiche neuere Untersuchungen (MORIN et al. 2011; PRETZSCH 2012; ZHANG et al. 2012) weisen auf die Produktionsüberlegenheit von Mischbeständen gegenüber Reinbeständen hin. Diese Erkenntnisse finden bisher nur wenig Berücksichtigung, wenn über die Anpassungsfähigkeiten heimischer Baumarten an Klimaänderungen diskutiert wird (RENNENBERG et al. 2004). Am Beispiel der Baumarten Eiche und Buche in Mischung kann hier gezeigt werden, dass die Mischung beider Arten offenbar zu einem stark veränderten Stressverhalten, in diesem Fall zu einer Stressminderung der Buche, führen kann. Demnach sind Überlegungen zur Anfälligkeit heimischer Baumarten gegenüber Stress, solange sie auf Reinbeständen beruhen (vgl. KÖLLING und ZIMMERMANN 2007), von begrenzter Relevanz, wenn einbezogen wird, dass die meisten Baumarten schon gegenwärtig überwiegend in Mischbeständen kultiviert werden.

Gegenwärtig zeichnet sich fast weltweit der Trend ab, dass von Klonplantagen oder Reinbestandskulturen abgerückt und zur Mischung von Klonen oder Arten übergegangen wird, um so die komplementären Nischen der gemischten Bäume auszuschöpfen. Vorliegende Analyse zeigt, dass bei solchen Überlegungen nicht immer davon ausgegangen werden kann, dass das arttypische Verhalten im Reinbestand auch in der Mischung beibehalten wird. Vielmehr finden wir eine Emergenz neuer Verhaltensweisen der Arten in Mischung, die bisher nicht annähernd untersucht oder verstanden ist. Experimente mit jungen Pflanzen können sicher zur Aufklärung inter-spezifischer Reaktionen beitragen. Allerdings sind solche Reaktionsmuster häufig kaum auf ältere Bäume oder Freilandbedingungen übertragbar. Andererseits können Experimente zur Auswirkungen von Trockenstress, CO₂- oder Ozonbelastung an Altbäumen wegen des hohen Aufwandes allenfalls an einigen wenigen Standorten ausgeführt werden; ihre Ergebnisse sind dann wiederum kaum verallgemeinerbar. Dieses Dilemma kann durch in situ Untersuchungen, wie hier dargestellt, überwunden werden. Denn unter Trockenstress enthüllen Artenmischungen spezielle Aspekte ihrer Interaktion, die dann für ein verbessertes Systemverständnis und eine Herstellung besserer Stressresilienz durch Baumartenmischung nutzbar gemacht werden können.

5 Zusammenfassung

Bisherige Arbeiten zur Reaktion verschiedener Baumarten auf Trockenstress konzentrierten sich auf Reinbestände. Der vorliegende Beitrag prüft, ob Stressreaktionen in Mischbeständen von der Reaktion in Reinbeständen abweichen. Die Auswertung basiert auf Bohrkernanalysen an 320 Fichten, Buchen und Eichen, wobei jeweils die Hälfte der Proben in Reinbeständen und die andere Hälfte in benachbarten Mischbeständen gewonnen wurden. Die Bestände wurden entlang eines ökologischen Gradienten von nährstoffarmen und trockenen bis zu nährstoffreichen und feuchten Standorten ausgewählt. Die Bohrkernkerne decken die Trockenjahre 1976 und 2003 ab, die im Mittelpunkt der Untersuchung stehen. Indizes für Resistenz, Rt, Erholung, Rc, und Resilienz, Rs, kommen zur Anwendung, um die Zuwachsreaktion der Bäume auf episodischen Trockenstress zu quantifizieren.

Obwohl die Jahre 1976 und 2003 unterschiedliche Trockenstressszenarien repräsentieren, zeigt die Analyse für beide Jahre ein eher einheitliches Zuwachsreaktionsmuster: Die Fichte hat in Reinbeständen die geringste Resistenz, zeigt dort aber eine bemerkenswert rasche Erholung. Im Vergleich zur Fichte sind Eiche und Buche in Reinbeständen resistenter gegenüber Trockenheit, sie erholen sich aber wesentlich langsamer vom Trockenstress. In den untersuchten Mischbeständen ist insbesondere die Buche resistenter und resilienter bei Trockenheit als im Reinbestand. Diese Überlegenheit der Buche im Mischbestand geht nicht auf Kosten der beigemischten Baumarten. Vielmehr wird auch deren Zuwachs im Mischbestand tendenziell weniger durch Trockenstress gemindert als im Reinbestand.

Die überlegene Stressverträglichkeit der Buche im Mischbestand bedeutet eine Steigerung ihrer Fitness und einen Beitrag zu ihrem wiederholt berichteten Mehrzuwachs in Mischung gegenüber ihrem Wachstum im Reinbestand. Es wird die Arbeitshypothese aufgestellt, dass die Minderung des Wasserstress bei der Buche im Mischbestand insbesondere dann auftritt, wenn sie mit isohydrischen Arten, wie der Fichte oder Eiche gemischt ist. Denn letztere schließen ihre Stomata unter Trockenstress wesentlich früher und überlassen so die knappen Wasserreserven der Buche. Es wird diskutiert, welche Konsequenzen die gezeigten artspezifischen Stressreaktionen für die Bestandesdynamik, die Bestandesbehandlung und das Wuchsverhalten unter Klimaveränderungen haben.

Danksagung – Gedankt wird dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung der Arbeitsgruppe W 07 „Ertragskundliche Betreuung der langfristigen Versuche“ (# 7831-20400-2012). Dank geht ferner an Enno Uhl und Gerhard Schütze für die Mitwirkung bei der Probennahme und

Probenauswertung, Oliver Schuster und Markus Hofmann für die Aufnahmen und Auswertungen im Rahmen ihrer Bachelor-Arbeiten, Thomas Rötzer für die Aufbereitung der meteorologischen Daten, Peter Biber für die Prüfung der statistischen Analyse und an Ulrich Kern für die Anfertigung der Abbildungen und Tabellen.

6 Literatur

- ALLEN C. D., MACALADY A. K., CHENCHOUNI H., BACHELET D., MCDOWELL N., VENNETIER M., KITZBERGER Th., RIGLING A., BRESHEARS D. D., HOGG E. H., GONZALEZ P., FENSHAM R., ZHANG Z., CASTRO J., DEMIDOVA N., LIM J.-H., ALLARD G., RUNNING St. W., SEMERCI A., COBB N.: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684, 2009.
- BINKLEY D., STAPE J. L., RYAN M. G.: Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5-16, 2004.
- BRÉDA N., HUC R., GRANIER A., DREYER E.: Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625-644, 2006.
- CALDWELL M. M., DAWSON T. E., RICHARDS J. H.: Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots to plants. *Oecologia*, **113**, 151-161, 1998.
- COMEAU P. G., KIMMINS J. P. (1989) Above- and below-ground biomass and production of Lodgepole pine on sites with differing soil moisture regimes. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**, 447-454.
- DAWSON T. E.: Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**, 565-574, 2003.
- GRIESS V. C., KNOKE Th.: Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research*, **41**, 1141-1158, 2011.
- HARTMANN H.: Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biology*, **17**, 642-655, 2010.
- HECTOR A., BAGCHI R.: Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, **448**, 188-190, 2007.
- IPCC: Fourth Assessment Report: Climate Change 2007. Working Group I Report. The Physical Science Basis. Geneva, 2007.
- JACTEL H., BROCKERHOFF E.: Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, **10**, 835-848, 2007-
- KÖLLING C., ZIMMERMANN L.: Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel. *Gefahrstoffe-Reinhaltung der Luft*, **67**, 259-268, 2012.
- KÖRNER C.: Ökologie. In: Sitte, P. et al. (Eds), *Strasburger Lehrbuch für Botanik*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 930-932, 2002.
- KRAMER H.: *Waldwachstumslehre*. Paul Parey, Hamburg: 374 pp, 1988.
- LfU: High resolution climate maps for Bavaria. http://www.lfu.bayern.de/wasser/klima_wandel/bayern/klimakarten/index.htm, 2012.
- LLORET F., KEELING E. G., SALA A.: Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, **120**, 1909-1920, 2011.
- MARTONNE de E. (1926) Une nouvelle fonction climatologique : L'indice d'aridité. *La Météorologie*, **21**, 449-458
- MORIN X., FAHSE L., SCHERER-LORENZEN M., BUGMANN H.: Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between niches. *Ecology Letters*, DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x, 2011.
- PRETZSCH H.: Facilitation and competition in mixed-species forests analysed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina*, in press, 2012.
- PRETZSCH H., BLOCK J., DIELER J., DONG P. H., 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*, **67**, 712-723, 2010.
- PRETZSCH H., DIELER J.: The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress. *Trees. Structure and Function*, **25**, 355-369, 2012.
- 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., UHL E., BIBER P., SCHÜTZE G., Coates D.: Change of allometry between coarse root and shoot of Lodgepole pine (*Pinus contorta* DOUGL. ex. LOUD.) along a stress gradient in the sub-boreal forest zone of British Columbia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, DOI: 10.1080/02827581.2012.672583, 2012.
- PRETZSCH H., SCHÜTZE G., UHL E.: Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation, *Plant Biology*, accepted, 2012.
- RENNENBERG H., SEILER W., MATYSSEK R., GESSLER A., KREUZWIESER J.: Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) – ein Waldbaum ohne Zukunft im südlichen Mitteleuropa? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 175, 210-224, 2004.
- RENNENBERG H., LORETO F., POLLE A., BRILLI F., FARES S., BENIWAL R. S., GESSLER A.: Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, 8, 556-571, 2006.
- RICHARDS A. E., FORRESTER D. I., BAUHUS J., SCHERER-LORENZEN M.: The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, DOI: 10.1093/treephys/tpq035, 2010.
- SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER Ch., SCHULZE E.-D.: Forest diversity and function. *Ecological Studies*, 176, Springer, Berlin: 399 pp, 2005.
- SCHÖBER R.: Ertragstabellen wichtiger Baumarten. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt: 154 pp, 1975.
- VANDERMEER J. (1989) The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge: 237 pp.
- ZANG C., ROTHE A., WEIS W., PRETZSCH H.: Zur Baumarteneignung bei Klimawandel: Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahrringbreiten. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 182, 98-112, 2011.
- ZANG C., PRETZSCH H., ROTHE A.: Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees. Structure and Function*, 26, 557-569, 2012.
- ZHANG Y., CHEN H. Y. H., REICH P. B.: Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x, 2012.