

# Plastizität von Baumkronen: Strukturmerkmale von Fichten und Buchen im Rein- und Mischbestand<sup>1)</sup>

Ein Beitrag zum Gedenkkolloquium anlässlich des 10. Todestages von Prof. Dr. FRIEDRICH FRANZ am 27. Juli 2012

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München

(Mit 4 Abbildungen und 6 Tabellen)

JOCHEN DIELER<sup>\*,2)</sup> und HANS PRETZSCH<sup>2)</sup>

(Angenommen März 2012)

## SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

*Kronenallometrie; Kronenlänge; Kronenbreite; Plumpheitsgrad; inter-spezifische Konkurrenz.*

*Crown allometry; crown length; crown width; crown fullness ratio; inter-specific competition.*

## 1. EINLEITUNG

Mischbestände aus Baumarten, die komplementäre funktionelle Eigenschaften besitzen, sind häufig 20–50% produktiver als Reinbestände der gleichen Arten (MORIN et al., 2011; PRETZSCH et al., 2013; ZHANG et al., 2012). Solche Mehrzuwächse pro Flächeneinheit sind gleichbedeutend mit einem geringeren Landflächenverbrauch für die Produktion einer gegebenen Holzmasse. Betrachten wir Landfläche als eine Ressource, dann können Mischbestände zur effizienteren Nutzung von Ressourcen beitragen (VANDERMEER, 1992). Gegenüber der großen Zahl von Arbeiten, die sich mit Mehr- und Minderzuwächsen pro Fläche beschäftigen (KENNEL, 1965; SCHERER-LORENZEN et al., 2005) sind Arbeiten, welche die Ursachen der Mischungsreaktion analysieren, seltener (FORRESTER et al., 2006; RICHARDS et al., 2010). Ein besseres Verständnis von den Interaktionen in Misch- gegenüber Reinbeständen ist aber aus folgenden Gründen wichtig: Liegen die Ursachen der Mehrzuwächse in längeren Kronen, längeren und dickeren Ästen, so könnten Gewinne in der Massenleistung mit Verlusten in der Holzqualität und Wertleistung verbunden sein. Weisen Mischbestände nicht nur eine höhere Raumbesetzungsdichte auf, sondern auch eine erhöhte Effizienz der Nutzung von Wasser, Nährstoffen oder Licht, dann würden sie erheblich zur Ressourceneinsparung beitragen. Werden Mehrzuwächse in Mischbeständen durch deren erhöhte Bestandesdichte verursacht, dann würden waldbauliche Behandlungsmaßnahmen, die zumeist gleichbedeutend mit Dichtereduktionen sind, Mischungseffekte aufheben. Solche Interaktion werden ganz wesentlich durch Konkurrenz und gegen-

seitige Förderung (Facilitation) zwischen den Pflanzen geprägt (VANDERMEER, 1992), wirken simultan und können durch die Umweltbedingungen modifiziert werden (CALLAWAY und WALKER, 1997). Eine Erhellung dieser Zusammenhänge erfordert Analysen auf Skalenebenen unterhalb der Bestandesebene, d. h. auf der Ebene von Einzelbäumen oder deren Organen.

Nach BINKLEY et al. (2004) ist die Produktivität in Waldbeständen letztlich immer abhängig von der Menge der zur Verfügung stehenden Ressourcen, der Rate der davon aufgenommenen Ressourcen und der Ressourcennutzungs-Effizienz. Produzieren Mischbestände mehr oder weniger als Reinbestände, dann muss sich dies in Veränderungen der Ressourcenverfügbarkeit, der Ressourcenaufnahme oder der Effizienz ihrer Nutzung widerspiegeln. Betrachten wir den Bestandesraum als eine Ressource (GRAMS und LÜDTKE, 2011), dann müsste sich in Mischbeständen im Falle von Mehrzuwächsen der pflanzenverfügbare Raum vergrößern, die Besetzung dieses Raumes mit Bäumen verändern oder die Ausnutzung des besetzten Raumes im Sinne der Zuwachseleistung pro Raum oder Fläche erhöhen. Letztlich sollten sich Mischungseffekte also in einer Veränderung der Baumstruktur und damit auch der Bestandesstruktur äußern (KELTY, 1992). Eine genauere Untersuchung der Baumformen und Kronenstruktur im Misch- gegenüber Reinbestand könnte zur Ursachenanalyse von Mischungseffekten beitragen, denn die Baummorphologie indiziert die Besetzung des Bestandesraumes.

Bisherige Analysen der Kronenmorphologie und Kronenstruktur von Bäumen im Misch- gegenüber dem Reinbestand beschränkten sich zumeist auf Vergleiche von Dimensionsgrößen zu gegebenen Aufnahmezeitpunkten. ASSMANN (1961), KENNEL (1965) oder KRAMER (1988) vergleichen Kronenmaße wie Höhe, Kronenlänge, Kronenbreite oder Quotienten wie Schlankheitsgrad und Plumpheitsgrad von Bäumen in Misch- und Reinbeständen zu gegebenen Aufnahmezeitpunkten. Solche Zustandsvergleiche von Dimensionsgrößen können aber insbesondere dann irreführend sein, wenn die eine oder andere Baumart im Mischbestand einen Größenvorsprung gegenüber dem Reinbestand hat, oder in der Größe deutlich zurück geblieben ist. Auf solche Unterschiede in der Größenentwicklung weist insbesondere MITSCHERLICH (1970) hin. Weil sich die Dimensionsgrößen von Bäumen und damit auch die Quotienten aus diesen Dimensionsgrößen, wie beispielsweise Höhe/Durchmesser, Kronenbreite/Kronenlänge (= Plumpheits-

<sup>1)</sup> Textfassung eines Beitrages anlässlich des Gedenkkolloquiums zum 10. Todestag von Prof. Dr. Dr. h. c. FRIEDRICH FRANZ am 27.07.2012 in Freising-Weihenstephan.

<sup>2)</sup> Anschrift der Autoren: Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, <http://www.wwk.forst.tu-muenchen.de>

<sup>\*</sup>) Korrespondierender Autor: JOCHEN DIELER.  
E-Mail: [jochen.dielers@lrz.tu-muenchen.de](mailto:jochen.dielers@lrz.tu-muenchen.de)

grad) mit zunehmender Baumgröße (z.B. dem Durchmesser) nicht linear, also nicht isometrisch verändern, sind reine Zustandsvergleiche wenig aussagekräftig. Wenn beispielsweise Dimensionsgrößen, Leistungsgrößen oder Stabilität von Mischbeständen mit Reinbeständen verglichen werden (von LÜPKE und SPELLMANN, 1997; SPELLMANN, 1996), dann sollten solche Vergleiche unter Berücksichtigung der Größenunterschiede erfolgen. Andernfalls können Formunterschiede fehlinterpretiert und mit Größenunterschieden verwechselt werden (POORTER et al., 2012; PRETZSCH, 2010). Scheinbare Formunterschiede können also schlichtweg daher rühren, dass Bäume im Mischbestand schon weiter in ihrer Ontogenese fortgeschritten sind (oder im Vergleich zu Reinbeständen gleichen Alters weiter zurück sind), sich also auf derselben Formentwicklungskurve befinden, welche benachbarte Reinbestände erst später durchlaufen. Zur Vermeidung solcher Fehlinterpretationen führen wir den Formvergleich auf Grundlage allometrischer Analysen durch.

Für die Auswertung wurden die Baumarten Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) nicht nur deshalb gewählt, weil sie in den Rein- und Mischbeständen in Mitteleuropa dominieren, sondern auch, weil sie zwei komplementäre funktionelle Typen repräsentieren. Unterschiede zwischen den Arten bestehen vor allem in ihren Strategien der Raumbesetzung: Die Fichte ist v.a. vertikal orientiert und schlank, mit hoher Ressourcennutzungseffizienz bei voller Besonnung und geringerer Schattentoleranz. Die Buche ist lateral orientiert, ausladend und besitzt von den mitteleuropäischen Hauptbaumarten den geringsten Licht-

Kompensationspunkt. Ähnliche funktionelle Rollenverteilungen wie die zwischen Fichte und Buche weisen Mischungen aus Douglasie und Buche, Tanne und Buche, Eukalyptus und Nothofagus, Erle und Tanne oder Fichte und Hemlock auf. Die gewählte Baumartenkombination aus Fichte und Buche repräsentiert also eine funktionelle Rollenverteilung in der Raumbesetzung, die in anderen Mischungen in ähnlicher Form zu finden ist.

Im Vergleich zu den genannten Artenkombinationen liegen für die Baumarten Fichte und Buche jedoch langjährige Messungen der Kronen- und Bestandesstruktur vor, die zur Erhellung folgender Fragestellungen bezüglich Mischungsinteraktionen, insbesondere die der Plastizität der Baumkronen zur Verfügung stehen:

- (i) Inwieweit unterscheiden sich die mittleren Dimensions- und Kronenkennwerte von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand auf Basis des vorliegenden Datenmaterials?
- (ii) Führen interspezifische Wuchskonstellation zu einer Veränderung der vertikalen Kronenexpansion bei Berücksichtigung der umgebenden Konkurrenz?
- (iii) Zeigt sich in der horizontalen Kronenexpansion ein Mischungseffekt unter analogen Konkurrenzkonstellationen?
- (iv) Verändert sich der Plumpheitsgrad der Baumkronen von Fichte und Buche durch Baumartenmischung?

Die dargelegten Muster der Kronenplastizität werden in ihrer Relevanz für die Mischbestandsforschung, die allometrischen Skalierungstheorien und die waldbauliche Behandlung von Mischbeständen diskutiert.

Tab. 1

**Geographische Lage und standörtliche Kennwerte (Höhe ü.N.N., mittlere Jahrestemperatur, T, und mittlerer Jahresniederschlag, P) der Rein- und Mischbestandsversuche aus Buche und Fichte.**  
**Locations and site conditions (elevation, mean annual temperature, T, and mean annual precipitation, P) of the long-term plots of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech.**

| Versuch              | Rein- / Mischbestand<br>[fi, bu, fi/bu] | Geographische Lage |               | Wuchsgebiet   | Höhe ü.N.N.<br>[m] | T<br>[°C] | P<br>[mm] |
|----------------------|---|--------------------|---------------|---|--------------------|-----------|-----------|
|                      |   | Länge              | Breite        |   |                    |           |           |
| Amberg 833           | fi/bu                                   | 11,5 - 11,54       | 49,18 - 49,22 | Frankenalb und Oberpfälzer Jura                                   | 480-515            | 7,5       | 650       |
| Arnstein 638         | bu                                      | 9,97               | 49,90         | Frankische Platte   | 330                | 8         | 670       |
| Denklingen 05        | fi                                      | 10,84              | 47,87         | Schwäbisch - Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge            | 782                | 6,8       | 1.114     |
| Fabrikschleichach 15 | bu                                      | 10,57              | 49,92         | Fränkischer Keuper und Alpvorland                                 | 460                | 7,5       | 820       |
| Freising 813         | fi, bu, fi/bu                           | 11,39 - 11,52      | 48,25 - 48,50 | Tertiäres Hügelland   | 480-515            | 7,7       | 814       |
| Fürstenfeldbruck 612 | fi                                      | 11,08 - 11,09      | 48,23 - 48,24 | Schwäbisch - Bayerische Schotterplatten- und Altmoränenlandschaft | 542                | 7,5       | 825       |
| Gerolzhofen 627      | bu                                      | 10,51              | 49,91         | Fränkischer Keuper und Alpvorland                                 | 420                | 7,5       | 800       |
| Nordhalben 811       | fi/bu                                   | 11,52 - 11,58      | 50,31 - 50,35 | Frankenwald, Fichtelgebirge und Steinwald                         | 575-660            | 5,5       | 850       |
| Sachsenried 607      | fi                                      | 10,82              | 47,87         | Schwäbisch - Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge            | 775                | 6,8       | 1.115     |
| Sachsenried 68       | fi                                      | 10,75              | 47,83         | Schwäbisch - Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge            | 843                | 6,2       | 1.204     |
| Schongau 814         | fi/bu                                   | 10,46 - 10,51      | 47,51 - 47,53 | Schwäbisch - Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge            | 760-800            | 6,8       | 1.114     |
| Vohenstrauß 622      | fi                                      | 12,44              | 49,68         | Oberpfälzer Wald  | 725                | 6         | 904       |
| Waldbrunn 105        | bu                                      | 9,87               | 49,71         | Frankische Platte   | 360                | 8,5       | 700       |
| Waldbrunn 106        | bu                                      | 9,86               | 49,68         | Frankische Platte   | 340                | 8,5       | 690       |
| Wolfratshausen 97    | fi                                      | 11,37              | 47,94         | Schwäbisch - Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge            | 655                | 7,5       | 1.173     |
| Zusmarshausen 603    | fi                                      | 10,29              | 48,24         | Tertiäres Hügelland   | 510                | 7,5       | 800       |
| Zwiesel 111          | fi, bu, fi/bu                           | 13,31              | 49,07         | Bayerischer Wald  | 760                | 6,2       | 1.200     |

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Datengrundlage

Als Datenbasis für die Analyse der Allometrie von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand dienen 17 langfristige waldwachstumskundliche Versuche aus dem Flachland und Mittelgebirge von Bayern (neun bestehen aus Fichten-Reinbestände, sechs aus Buchen-Reinbeständen und fünf aus Fichten-Buchen-Reinbeständen) mit 67 Parzellen und insgesamt 68 Aufnahmen. *Tabelle 1* gibt eine Übersicht über die geographische Lage und standörtlichen Kennwerte der Versuche.

Die Auswahl der Mischbestände beschränkte sich ausschließlich auf solche Versuche, bei denen beide Arten intensiv durchmischt und in ihrer sozialen Stellung vergleichbar sind. Versuche mit gruppen- oder horstweiser Mischung wurden nicht berücksichtigt. Für alle Versuche lagen Messungen sowohl von Stamm- als auch Kronendimensionen vor. Messungen des Brusthöhendurchmessers,  $d$ , wurden mit Umfangmaßband durchgeführt. Die Baumhöhe,  $h$ , und der Kronenansatz,  $ka$ , wurde bis in die 1990er Jahre mit dem Höhenmessgerät nach Blume-Leiss und in den darauffolgenden Jahren mit dem Gerät Vertex gemessen. Als Kronenansatz wurde der unterste lebende Primäraast angenommen. Folglich definiert sich die Kronenlänge als  $kl=h-ka$ . Die Kronenablotungen erfolgten mittels optischem Dachlot in acht Himmelsrichtungen (N, NO, ..., NW) und erlaubten die Berechnung des mittleren quadratischen Kronendurchmessers,  $kd$ , aus dem quadratischen Mittel der acht Kronenradien

$$kd = 2 \times \sqrt{(r_N^2 + \dots + r_{NW}^2) / 8}.$$

Als weitere Kronenkennwerte wurden das Ausladungsverhältnis,  $ausl=kd/d$ , und der Plumpheitsgrad,  $pl=kd/kl$ , aus den vorliegenden Daten errechnet. Der

Schlankheitsgrad, definiert als  $hd=h/d$ , fand Verwendung als Kennwert der Stammform (ASSMANN, 1961). Für alle Versuche lagen Einzelbaumpositionen vor, sodass eine räumlich-explicite Analyse der umgebenden Konkurrenz möglich war. Eine Übersicht des Datenmaterials findet sich in *Tabelle 2*. Für die Fragen (i) bis (iv) fanden nur solche Einzelbäume Berücksichtigung, für die Kronendurchmesser und Kronenlänge zum gleichen Aufnahmezeitpunkt gemessen wurden.

### 2.2 Quantifizierung der Konkurrenz

Entsprechend der räumlich erfassten Wuchskonstellation jedes Einzelbaums lässt sich ein Konkurrenzmaß der seitlichen Einengung definieren. Die Analyse der Konkurrenzsituation erfolgte dabei innerhalb eines konzentrischen Kreises mit der Position des Baumes,  $k$ , als Mittelpunkt und dem Radius,  $r'$ , der durch den zweifachen Kronendurchmesser bestimmt wird. Entsprechend der Anwendung des baumgrößenabhängigen Kronendurchmessers wird berücksichtigt, dass sich der mittlere Abstand zum nächsten Nachbarn proportional zum Stammdurchmesser verhält (ENQUIST et al., 2009). Der angenommene Kronendurchmesser ergibt sich in Anhalt an PRETZSCH und BIBER (2010). Die Quantifizierung der horizontalen Konkurrenz bzw. seitlichen Einengung des Baumes,  $k$ , basiert auf dem Konzept des stand density index (REINEKE, 1933), definiert als

$$sdi_{\text{lokal}} = N_{\text{beo}} (25/\bar{d})^{\alpha_{N,\bar{d}}} \quad (1)$$

und wird im Folgenden als  $sdi_{\text{lokal}}$  bezeichnet. Entsprechend der Gleichungsnotation normiert der Index die Bestandesdichte auf einen Mitteldurchmesser von 25 cm, wobei  $N_{\text{beo}}$  die tatsächliche Stammzahl und  $\bar{d}$  der quadratische Mitteldurchmesser innerhalb des Einflussbereichs mit dem Radius,  $r'$ , und  $\alpha_{N,\bar{d}}$  der Allometrie-koeffizient zwischen Stammzahl,  $N$ , und Mitteldurchmesser,  $\bar{d}$ , ist. Für die Berechnung des  $sdi_{\text{lokal}}$  wurde die

Tab. 2  
Waldwachstumskundliche Merkmale der Versuche  
gesondert nach Baumarten und Mischung.  
Characteristics of the samples differentiated by pure and mixed stands  
applied for answering questions (i) to (iv).

| Merkmale   | Reinbestand | Mischbestand |             | Reinbestand  |
|--|-------------|--------------|-------------|--------------|
|  | Fichte      | Fichte       | Buche       | Buche        |
| Versuche [N]   | 9           | 5            |             | 6            |
| Parzellen [N]  | 34          | 15           |             | 18           |
| Aufnahmen [N]  | 49          | 16           |             | 23           |
| Aufnahmezeitpunkte [min-max]                             | 1959 - 2002 | 1954 - 2004  |             | 1959 - 2002  |
| Durchmesser [min - max] (cm)                             | 4,1 - 83,1  | 10,1 - 83,9  | 8,5 - 69,8  | 11,0 - 103,4 |
| Baumhöhe [min - max] (m)                                 | 4,7 - 46,3  | 11,9 - 44,7  | 12,7 - 42,0 | 14,3 - 45,3  |
| Kronenlänge [min - max] (m)                              | 0,7 - 25,7  | 1,1 - 33,0   | 3,5 - 28,8  | 2,5 - 35,0   |
| Kronendurchmesser [min-max] (m)                          | 0,8 - 9,7   | 1,7 - 11,8   | 1,4 - 14,7  | 2,3 - 20,1   |
| $sdi_{\text{lokal}}$ [min - max] ( $N \text{ ha}^{-1}$ ) | 26 - 1.167  | 190 - 1.193  | 97 - 1.203  | 40 - 1.035   |

verallgemeinerte Beziehung  $\alpha_{N,\bar{d}} = -1.605$  nach REINEKE (1933) angenommen.

### 2.3 Analyse der Kronallometrie

Kronallometrie bezieht sich in dieser Arbeit auf den Zusammenhang zwischen Variablen der Baumkronen und der Stammdimension. Dieser Zusammenhang wird in generalisierter allometrischer Form durch die Potenzfunktion (vgl. NIKLAS, 2004)

$$y = \beta_0 x^{\alpha_{y,x}} \quad (2)$$

beschrieben. Hierbei ist die unabhängige Variable  $x$  der Brusthöhendurchmesser,  $d$ , und die abhängige Variable

$y$  die Kronenlänge,  $kl$  (Frage ii) bzw. der Kronendurchmesser,  $kd$  (Frage iii). Die Normalisierungskonstante wird durch  $\beta_0$  und der Allometrikoeffizient durch  $\alpha_{y,x}$  ausgedrückt. Das allometrische Modell beschreibt quantitativ die relative Größenveränderung zweier Pflanzenorgane, eines Teils des Organismus bzw. des Gesamtorganismus (NIKLAS, 2004). Der Exponent  $\alpha_{y,x}$  ist hierbei ein Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Größe  $y$ , ausgedrückt durch die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Größe  $x$ , und wird als Allometrikoeffizient bezeichnet. Indem dieser die Änderung von  $y$  bei 1%iger Änderung von  $x$  ausdrückt, repräsentiert das Maß direkt den internen Allokationsschlüssel zwischen

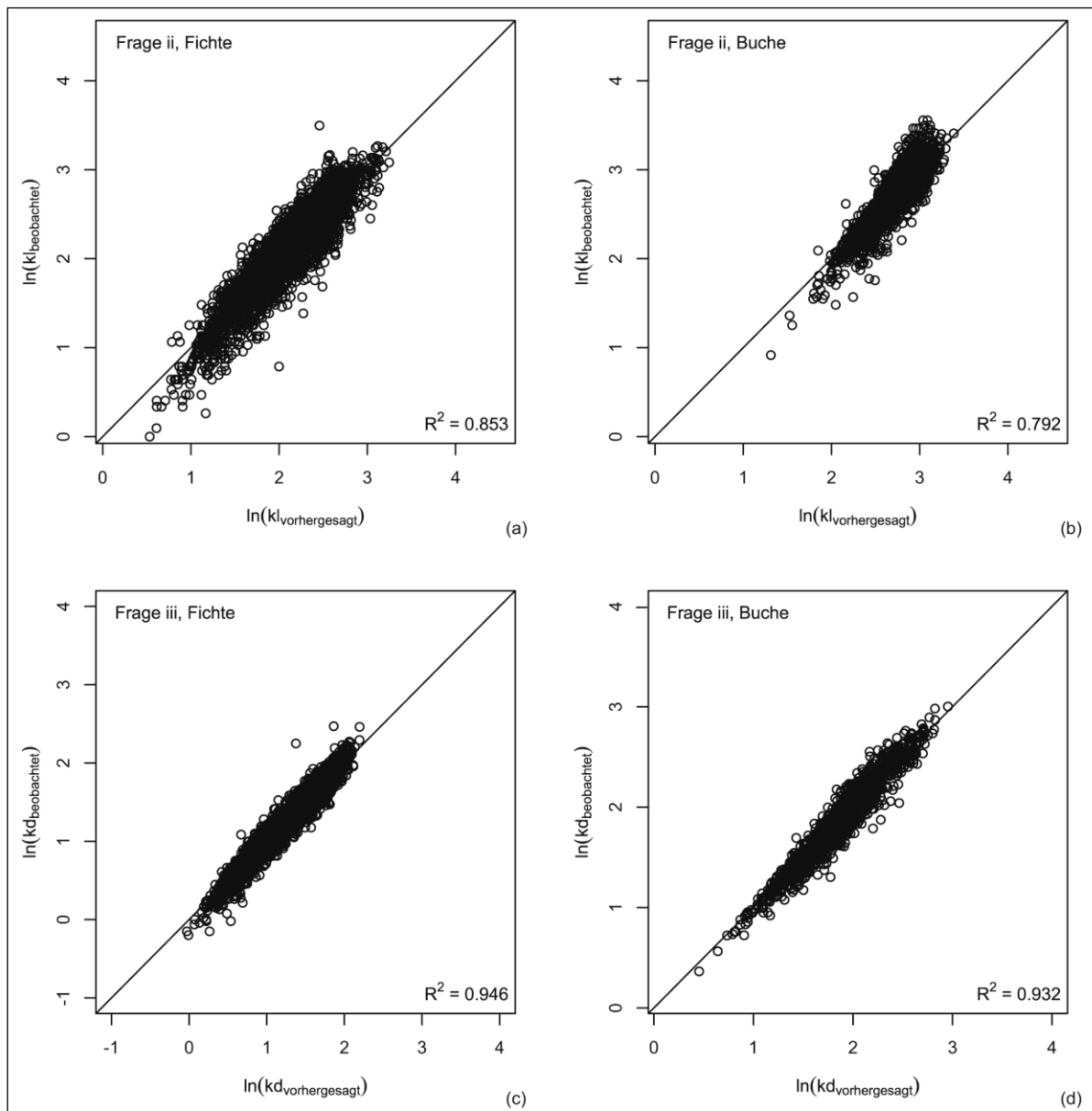


Abb. 1

Goodness of fit für die angepassten allometrischen Modelle der Kronenlänge,  $kl$  und des Kronendurchmessers,  $kd$  (vgl. Gleichung 4) dargestellt für Fichte (a, c) und Buche (b, d).

Goodness of fit for the allometric models with crown length and crown diameter as dependent variables (cf. Equation 4) for Norway spruce (a, c) and European beech (b, d).

Lines represent the 1:1 relationship between observed and predicted values.

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.

Die vorliegende Arbeit nutzt die dem Pflanzenwachstum unterliegende allometrische Beziehung (Gleichung 2), um den Zusammenhang zwischen strukturbeschreibenden Baumattributen (Durchmesser und Kronenlänge bzw. Kronendurchmesser) der Baumarten Fichte und Buche in Rein- und Mischbeständen quantitativ zu untersuchen. Die ln-lineare Transformation (logarithmus naturalis) der allometrischen Grundgleichung ergibt

$$\ln(y) = \ln(\beta_0) + \alpha_{y,x} \times \ln(x), \quad (2)$$

wobei  $y$  und  $x$  jeweils die Größe einer Baumdimension bezeichnen,  $\alpha_{y,x}$  den Allometrikoeffizienten und  $\beta_0$  die Normalisierungskonstante. Gleichung 2 wurde entsprechend der Forschungsfragen modifiziert, indem der Allometrikoeffizient  $\alpha_{y,x}$  als eine Funktion von Konkurrenz,  $sdi_{\text{lokal}}$ , und Nachbarbaumart,  $me_{\text{fi, bu}}$ , ausgedrückt wurde.

$$\alpha_{y,x} = f(sdi_{\text{lokal}}, me_{\text{fi, bu}}). \quad (3)$$

Die umgebende Konkurrenz geht metrisch über den  $sdi_{\text{lokal}}$  (vgl. 2.2) in das Modell ein. Der Einfluss der Nachbarbaumart wird über die binäre Dummy-Variable  $me_{\text{fi, bu}}$  erfasst und unterscheidet dabei, ob ein Baum im Reinbestand  $me_{\text{fi, bu}} = 0$  bzw. im Mischbestand  $me_{\text{fi, bu}} = 1$  wächst. Als Regressionsmodell zur Analyse von Kronenlänge,  $kl$ , und Kronendurchmesser,  $kd$ , wurde ein ln-lineares gemischtes Modell gewählt, um sowohl dem geclusterten Versuchsdesign, als auch den autokorrelativen Effekten, bedingt durch Mehrfachbeobachtungen (Wiederholungsmessungen) am Einzelobjekt ‚Baum‘, Rechnung zu tragen (PINHEIRO und BATES, 2000). Die geclusterte Datenstruktur kommt dadurch zum Ausdruck, dass innerhalb einer Parzelle (Behandlungseinheit) Messungen an mehreren Objekten erfolgten, wobei wieder mehrere Parzellen innerhalb eines Versuches (oder auf analogem Standort) zusammengefasst sind (vgl. Tabelle 2). Beide Eigenschaften der vorliegenden Daten beeinflussen maßgeblich die statistischen Berechnungen. Die Berücksichtigung ist wichtig, um korrekte Konfidenzintervalle für die fixen Effekte zu erhalten. Das ln-lineare gemischte Modell ist wie folgt beschrieben

$$\ln(y_{ijk}) = \ln(\beta) + \alpha \times \ln(d_{ijk}) + \chi \times \ln(d_{ijk}) \times sdi_{\text{lokal } ijk} + \delta \times \ln(d_{ijk}) \times me_{\text{fi, bu } ijk} + b_i + b_{ij} + a_i \times \ln(d_{ijk}) + a_{ij} \times \ln(d_{ijk}) + \varepsilon_{ijk} \quad (4)$$

wobei

$$\alpha_{y,d} = f(sdi_{\text{lokal } ijk}, me_{\text{fi, bu } ijk}) = (\alpha + \chi \times sdi_{\text{lokal } ijk} + \delta \times me_{\text{fi, bu } ijk}) \quad (5)$$

mit  $y$ , abhängige Variable (hier: Kronenlänge,  $kl$ , bzw. Kronendurchmesser,  $kd$ );  $d$ , Brusthöhendurchmesser,  $sdi_{\text{lokal}}$ , horizontale Konkurrenz;  $me_{\text{fi, bu}}$ , dummy-kodierter Mischungseffekt;  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\chi$ ,  $\delta$ , Regressionskoeffizienten;

Index  $i$ , Versuch; Index  $j$ , Baum; Index  $k$ , Einzelbeobachtung von Baum  $j$  auf Versuch  $i$ ;  $b$  und  $a$ , zufällige Effekte auf Ebene  $i$  und  $ij$ ;  $\varepsilon_{ijk}$ , Zufallsfehler für Beobachtung  $k$  an Baum  $i$  auf Versuch  $j$ . Gleichung 4 wurde für jede Baumart und Fragestellungen (ii, iii) getrennt angepasst.

## 2.4 Analyse von Unterschieden im Plumpheitsgrad

Der Einfluss von Mischungseffekten auf den Plumpheitsgrad von Fichte und Buche (Frage iv) wurde durch eine Kovarianzanalyse geprüft. Neben dem Faktor Mischung,  $me_{\text{fi, bu}}$ , gingen die gemessenen Variablen Durchmesser,  $d$ , und umgebende Konkurrenz,  $sdi_{\text{lokal}}$ , als Kovariaten in das Modell ein. Auch hier wurde ein gemischtes lineares Modell verwendet (vgl. 2.3), um sowohl der geclusterten Datenstruktur als auch den autokorrelativen Effekten Rechnung zu tragen.

## 2.5 Parameterschätzung und Modellauswahl

Für die Modellanpassung wurde die lmer Funktion des R-Pakets lme4 (BATES et al., 2011) angewendet. Lmer bedient sich dabei der Methode REML (restricted maximum likelihood criterion) zur Schätzung der Varianzkomponenten. Alternativmodelle bezogen auf die Struktur der gemischten Effekte als auch unterschiedliche Kombinationen der fixen Effekte wurden anhand des Akaike's Information Criterion (AIC; AKAIKE, 1974) und Schwarz's Information Criterion (BIC; Schwarz, 1978) verglichen, was schließlich zu dem finalen Modell (Gleichung 4) führte. Das finale Modell mit Zufallseffekten  $a_i$ ,  $a_{ij}$  auf dem Intercept  $\ln(\beta)$  und  $b_i$ ,  $b_{ij}$  auf dem Steigungsparameter  $\ln(d)$  enthält nur signifikante Parameter und die Residuen waren normalverteilt. Bezogen auf die Struktur der gemischten Effekte zeigte sich, dass das Modell mit Effekten auf den Ebenen „Baum in Versuch“ jenem mit „Baum in Parzelle in Versuch“ überlegen war. Mögliche Gründe hierfür könnten sein, dass ein Großteil der durch die Parzellenzugehörigkeit bedingten Streuung durch die unabhängige Variable  $sdi_{\text{lokal}}$  erklärt wird. *Abbildung 2* zeigt einen Vergleich der vorhergesagten mit den beobachteten Werte.

Bei der Rücktransformation der ln-linearen Funktion (vgl. Gleichung 4) in eine Potenzfunktion, d.h. von der logarithmischen Skala auf die Originalskala, kommt es zu Verzerrungen, da der logarithmierte Erwartungswert ungleich dem Erwartungswert des Logarithmus ist,  $E(\ln(x)) \neq \ln(E(x))$ . Dieser Fehler wurde bei der Darstellung durch den Korrekturfaktor,

$$cf = e^{\frac{\sigma^2}{2}}, \text{ mit } \sigma^2 = \text{var}(\varepsilon_{ijk}),$$

berücksichtigt (MCCULLOCH and SEARLE, 2001, S. 223). Für den bedingten Erwartungswert folgt  $\hat{y} = e^{\ln(\hat{y})}$  mit der Interpretation eines „typischen“ Baumes in einem „typischen“ Versuch und allen Zufallseffekten auf Null gesetzt (vgl. *Abbildungen 2* und *3*). Eine Methode für Vorhersagen auf Populationsebene ist bei WIRTH et al. (2004) beschrieben.

Für die gesamte statistische Auswertung wurde das Statistikpaket R 2.13 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011) verwendet.

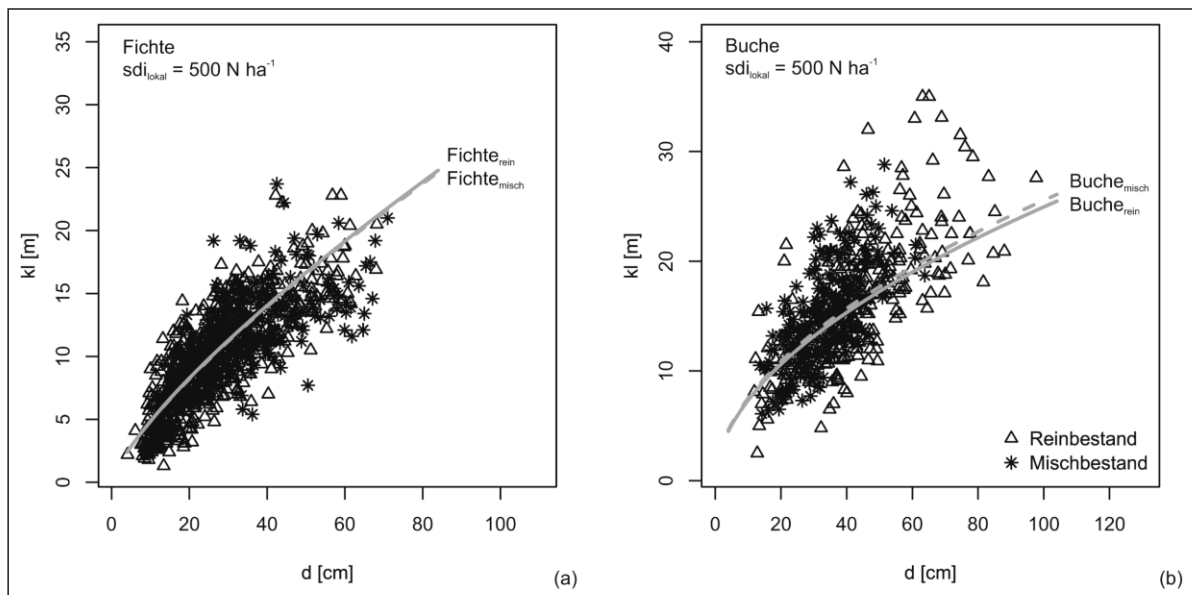


Abb. 2

Funktioneller Zusammenhang zwischen Kronenlänge,  $kl$ , und Durchmesser,  $d$ , für Fichte (a) und Buche (b) bei intra- (Fichte<sub>rein</sub> bzw. Buche<sub>rein</sub>; durchgezogene) und interspezifischer Konkurrenz (Fichte<sub>misch</sub> bzw. Buche<sub>misch</sub>; gestrichelte Linie). Die Kurvenverläufe sind dargestellt für  $sdi_{lokal} = 500 \text{ N ha}^{-1}$  und verwenden die in *Tabelle 4* dargestellten Parameter (Gleichung 4). Zu Zwecken der Übersichtlichkeit sind die Datenpunkte für  $sdi_{lokal}$ -Werte zwischen 450 und 550  $\text{N ha}^{-1}$  eingezeichnet (Dreiecke = Reinbestand; Sterne = Mischbestand).

Crown length – diameter curves depending on intraspecific (Fichte<sub>rein</sub> bzw. Buche<sub>rein</sub>; solid lines) and interspecific competition (Fichte<sub>misch</sub> bzw. Buche<sub>misch</sub>; dashed lines) of Norway spruce (a) and European beech (b) for the case of  $sdi_{lokal} = 500 \text{ N ha}^{-1}$  (cf. *Table 4*, Equation 4). Data points are shown for  $sdi_{lokal}$  values between 450 and 550  $\text{N ha}^{-1}$ .

### 3. ERGEBNISSE

#### 3.1 Mittlere Stammdimensionen und Kronenkennwerte von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand

Die mittleren Baumdimensionen und Kronenkennwerte lassen deutliche Unterschiede bei Fichte und Buche im Rein- gegenüber dem Mischbestand erkennen (*Tabelle 3*). So ist bei Fichte in Mischbeständen der mittlere Durchmesser um 59%, die Höhe um 32% und die Kronendimensionen Kronenlänge und Kronendurchmesser um 42 bzw. 35% gegenüber den mittleren Ausprägungen im Reinbestand erhöht. Die Mittelwerte bei Buche zeigten ein gegensätzliches Muster. Die genannten Stamm- und Kronendimension der Reinbestandsbäume sind durchschnittlich höher, wobei die Unterschiede im Vergleich zur Fichte geringer ausfielen. Die mittleren Stammdimensionen waren im Mischbestand um 27 bis 12% und die Kronendimensionen um 10 bzw. 15% kleiner als im Reinbestand. Je größer die Unterschiede in den Stammdimensionen, desto größer werden die mittleren Differenzen in den Kronenwerten.

Des Weiteren wurden Kennwerte der Stamm- und Kronenform betrachtet. Demnach ist der Mittelwert des Schlankheitsgrades der Fichte im Misch- gegenüber jenem im Reinbestand niedriger (–20%), während er bei Buche größer ausfällt (+17%). In Bezug auf den Bekronungsgrad zeigt das Datenmaterial an Fichte und Buche nur minimale Unterschiede im Rein- und Mischbestand. Demgegenüber lässt das Ausladungsverhältnis, der Quotient aus Brusthöhendurchmesser und Kronenbreite, für beide Baumarten größere Unterschiede beim Rein- und

Mischbestandsvergleich erkennen. Während das Ausladungsverhältnis bei Fichte in Mischbeständen reduziert ist (–19%), zeigt der Mittelwert bei Buche eine Erhöhung um 16%. Der Plumpheitsgrad, das Verhältnis von Kronenbreite und Kronenlänge, weist trotz der Mittelwertsunterschiede in den absoluten Kronendimensionen nur geringere Differenzen auf. Die Unterschiede zwischen Rein- und Mischbestand sind bei beiden Baumarten gleichgerichtet. So ist der Plumpheitsgrad bei Fichte im Mischbestand um durchschnittlich 7% und bei Buche um 5% geringer als im Reinbestand.

Die Betrachtung der Mittelwerte wirft die Frage auf, welche Ursachen hinter den mittleren Mischungsreaktionen stecken und ob die aufgezeigten Unterschiede auch dann erhalten bleiben, wenn berücksichtigt wird, dass sich die Bäume im Misch- und Reinbestand in unterschiedlichen Entwicklungsphasen befinden, sich also in der Größe unterscheiden.

#### 3.2 Allometrische Betrachtung der Kronenexpansion

Die Überlegungen im vorherigen Abschnitt galten dem im Datenmaterial gegebenen mittleren Effekt von Mischung auf die Stamm- und Kronenkennwerte. Diese mittleren Unterschiede bei Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand können jedoch dadurch verfälscht sein, dass die Bäume einerseits durch voneinander abweichende Baumdimensionen (Größeneffekt), andererseits durch unterschiedliche Konkurrenzverhältnisse (Konkurrenzeffekt) gekennzeichnet sind. Solche Artefakte können besonders gut anhand der Kronenallometrie

Tab. 3

Vergleich der mittleren Stamm- und Kronendimensionen von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand auf den analysierten Versuchsfeldern. Dargestellt ist der arithmetische Mittelwert  $\pm$  Standardfehler. Comparison of the mean trunk and crown dimensions of Norway spruce and European beech in pure and mixed stand within the applied data. Shown is the arithmetic mean  $\pm$  standard error.

| Stamm- und Kronenkennwerte                   | Reinbestand Fichte  |                   | Fichte              |                   | Mischbestand Buche  |                   | Reinbestand Buche   |                   |
|--|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
|  | Mittelwert $\pm$ SE | N                 | Mittelwert $\pm$ SE | N                 | Mittelwert $\pm$ SE | N                 | Mittelwert $\pm$ SE | N                 |
|  | Durchmesser [cm]    | 25,64 $\pm$ 0,219 | 3493                | 40,87 $\pm$ 0,520 | 925                 | 31,13 $\pm$ 0,389 | 689                 | 42,43 $\pm$ 0,460 |
| Baumhöhe [m]                                 | 23,89 $\pm$ 0,139   | 3493              | 31,59 $\pm$ 0,254   | 746               | 28,37 $\pm$ 0,210   | 689               | 32,40 $\pm$ 0,184   | 1209              |
| Kronenlänge [m]                              | 9,16 $\pm$ 0,066    | 3493              | 12,99 $\pm$ 0,148   | 648               | 14,66 $\pm$ 0,162   | 689               | 16,22 $\pm$ 0,151   | 1209              |
| Kronendurchmesser [m]                        | 3,64 $\pm$ 0,026    | 3493              | 4,91 $\pm$ 0,057    | 925               | 6,21 $\pm$ 0,077    | 689               | 7,26 $\pm$ 0,083    | 1209              |
| Schlankheitsgrad [m cm <sup>-1</sup> ]*      | 1,02 $\pm$ 0,004    | 3493              | 0,81 $\pm$ 0,006    | 746               | 0,97 $\pm$ 0,009    | 689               | 0,83 $\pm$ 0,006    | 1209              |
| Bekronungsgrad [m m <sup>-1</sup> **         | 0,40 $\pm$ 0,003    | 3493              | 0,41 $\pm$ 0,004    | 648               | 0,52 $\pm$ 0,004    | 689               | 0,50 $\pm$ 0,004    | 1209              |
| Ausladungsverhältnis [m cm <sup>-1</sup> *** | 0,15 $\pm$ 0,001    | 3493              | 0,12 $\pm$ 0,001    | 925               | 0,20 $\pm$ 0,002    | 689               | 0,18 $\pm$ 0,001    | 1209              |
| Plumpheitsgrad [m m <sup>-1</sup> ****       | 0,43 $\pm$ 0,003    | 3493              | 0,39 $\pm$ 0,006    | 648               | 0,44 $\pm$ 0,005    | 689               | 0,46 $\pm$ 0,004    | 1209              |

\* Schlankheitsgrad = Baumhöhe / Durchmesser.

\*\* Bekronungsgrad = Kronenlänge / Baumhöhe.

\*\*\* Ausladungsverhältnis = Kronenbreite / Durchmesser.

\*\*\*\* Plumpheitsgrad = Kronenbreite / Kronenlänge.

analysiert werden, indem die Skalierung zwischen Stamm- und Kronendimension in Abhängigkeit der Konkurrenz und Mischung betrachtet wird.

### 3.2.1 Zusammenhang zwischen Kronenlänge und Durchmesser in Abhängigkeit von Konkurrenz und Mischung

Die Analyse der vertikalen Kronenexpansion erbrachte für beide Baumarten eine durch die umgebende Konkurrenz bedingte Variabilität der Kronenlängen-Durchmesser-Allometrie. Dieser Einfluss wird über den Parameter  $\chi$  (vgl. Gleichung 4) beschrieben. Tabelle 4 lässt erkennen, dass sowohl Fichte als auch Buche eine signifikante Reduktion des Allometrikoeffizienten  $\alpha_{kl,d}$

mit ansteigender Konkurrenz,  $sdi_{lokal}$ , zeigen (Parameter  $\chi < 0$ ,  $p < 0,001$ ). Diese Reduktion ist gleichbedeutend mit kürzeren Kronen bei analogen Stammdimensionen, drückt doch  $\alpha_{kl,d}$  die prozentuale Änderung der Kronenlänge bei 1%iger Änderung des Stammdurchmessers aus. Ein Einsetzen der min und max-Werte des  $sdi_{lokal}$  in Gleichung 5 erbringt für Fichte Allometrikoeffizienten zwischen  $\alpha_{kl,d} = 0,78$  ( $sdi_{lokal} = 26 \text{ N ha}^{-1}$ ) bei geringer und  $\alpha_{kl,d} = 0,74$  ( $sdi_{lokal} = 1167 \text{ N ha}^{-1}$ ) bei hoher umgebender Konkurrenz und für Buche zwischen  $\alpha_{kl,d} = 0,55$  ( $sdi_{lokal} = 26 \text{ N ha}^{-1}$ ) und  $\alpha_{kl,d} = 0,51$  ( $sdi_{lokal} = 1035 \text{ N ha}^{-1}$ ) unter intraspezifischer Konkurrenz, d. h. nachbarschaftliche Konkurrenz der gleichen Art.

Tab. 4

Statistik für das ln-lineare gemischte Modell zur Schätzung der Kronenlänge, kl, in Abhängigkeit von Durchmesser, d, Konkurrenz,  $sdi_{lokal}$ , und Mischung,  $me_{fi, bu}$ , für Fichte und Buche. Das Regressionsmodell (Gleichung 4) ist in Abbildung 1 und 2 gezeigt.

Statistics of the ln-linear mixed effect model for the allometric relationship between crown length and trunk diameter as dependent on competition and mixture. Curves (Equation 4) are shown in Figure 2.

| Parameter     | Variable                     | Fichte <sup>a</sup>                            |                               |             | Buche <sup>b</sup>                            |                               |             |
|---------------|------------------------------|--|-------------------------------|-------------|---|-------------------------------|-------------|
|               |                              | N <sub>Fichte</sub> : 3493 (rein), 648 (misch) |                               |             | N <sub>Buche</sub> : 1209 (rein), 689 (misch) |                               |             |
|               |                              | Schätzer                                       | SE                            | p-value     | Schätzer                                      | SE                            | p-value     |
| ln( $\beta$ ) |                              | -0,202   | ( $\pm 0,189$ )               | $p < 0,05$  | 0,751   | ( $\pm 0,199$ )               | $p < 0,001$ |
| $\alpha$      | ln(d)                        | 0,780  | ( $\pm 0,047$ )               | $p < 0,001$ | 0,550   | ( $\pm 0,062$ )               | $p < 0,001$ |
| $\chi$        | ln(d) $\times$ $sdi_{lokal}$ | -0,305 $10^{-4}$                               | ( $\pm 0,088 \cdot 10^{-4}$ ) | $p < 0,001$ | -0,035 $10^{-3}$                              | ( $\pm 0,011 \cdot 10^{-3}$ ) | $p < 0,001$ |
| $\delta$      | ln(d) $\times$ $me_{bu, fi}$ | 0,626 $10^{-2}$                                | ( $\pm 0,885 \cdot 10^{-2}$ ) | $p > 0,05$  | 0,024   | ( $\pm 0,011$ )               | $p < 0,05$  |

<sup>a</sup>  $a_i = N(0, \sigma^2_1 = 0,433)$ ,  $a_{ij} = N(0, \sigma^2_2 = 0,367)$ ,  $b_i = N(0, \sigma^2_2 = 0,032)$ ,  $b_{ij} = N(0, \sigma^2_3 = 0,021)$ ,  $\epsilon_{ijk} = N(0, \sigma^2_4 = 0,044)$ .

<sup>b</sup>  $a_i = N(0, \sigma^2_1 = 0,449)$ ,  $a_{ij} = N(0, \sigma^2_2 = 0,308)$ ,  $b_i = N(0, \sigma^2_2 = 0,024)$ ,  $b_{ij} = N(0, \sigma^2_3 = 0,031)$ ,  $\epsilon_{ijk} = N(0, \sigma^2_4 = 0,035)$ .

Tab. 5

**Statistik für das ln-lineare gemischte Modell zur Schätzung des Kronendurchmessers, kd, in Abhängigkeit von Durchmesser, d, Konkurrenz, sdi<sub>lokal</sub>, und Mischung, me<sub>fi, bu</sub>, für Fichte und Buche. Das Regressionsmodell (Gleichung 4) ist in *Abbildung 1* und *3* gezeigt.**

**Statistics of the ln-linear mixed effect model for the allometric relationship between crown diameter and trunk diameter as dependent on competition and mixture. Curves (Equation 4) are shown in *Figure 3*.**

| Parameter | Variable                     | Fichte <sup>a</sup>                            |                            |           | Buche <sup>b</sup>                            |                            |           |
|-----------|------------------------------|--|----------------------------|-----------|---|----------------------------|-----------|
|           |                              | N <sub>Fichte</sub> : 3493 (rein), 648 (misch) |                            |           | N <sub>Buche</sub> : 1209 (rein), 689 (misch) |                            |           |
|           |                              | Schätzer                                       | SE                         | p-value   | Schätzer                                      | SE                         | p-value   |
| ln(β)     |                              | -1,118   | (±0,097)                   | p < 0,001 | -1,151  | (±0,128)                   | p < 0,001 |
| α         | ln(d)                        | 0,794  | (±0,022)                   | p < 0,001 | 0,874   | (±0,042)                   | p < 0,001 |
| χ         | ln(d) × sdi <sub>lokal</sub> | -0,573 10 <sup>-4</sup>                        | (±0,056 10 <sup>-4</sup> ) | p < 0,001 | -0,738 10 <sup>-4</sup>                       | (±0,082 10 <sup>-4</sup> ) | p < 0,001 |
| δ         | ln(d) × me <sub>bu, fi</sub> | 0,918 10 <sup>-2</sup>                         | (±0,059 10 <sup>-1</sup> ) | p > 0,05  | 0,040   | (±0,011)                   | p < 0,001 |

<sup>a</sup> a<sub>i</sub> = N(0, σ<sub>1</sub><sup>2</sup> = 0,135), a<sub>ij</sub> = N(0, σ<sub>2</sub><sup>2</sup> = 0,092), b<sub>i</sub> = N(0, σ<sub>2</sub><sup>2</sup> = 0,008), b<sub>ij</sub> = N(0, σ<sub>3</sub><sup>2</sup> = 0,004), ε<sub>ijk</sub> = N(0, σ<sub>4</sub><sup>2</sup> = 0,014).

<sup>b</sup> a<sub>i</sub> = N(0, σ<sub>1</sub><sup>2</sup> = 0,488), a<sub>ij</sub> = N(0, σ<sub>2</sub><sup>2</sup> = 0,113), b<sub>i</sub> = N(0, σ<sub>2</sub><sup>2</sup> = 0,027), b<sub>ij</sub> = N(0, σ<sub>3</sub><sup>2</sup> = 0,014), ε<sub>ijk</sub> = N(0, σ<sub>4</sub><sup>2</sup> = 0,016).

Neben Konkurrenz- tragen auch Mischungseffekte zu einer Variabilität der Skalierung zwischen Kronenlänge und Durchmesser bei. Die auf analoge Baumdimension, d, und Konkurrenzeinfluss, sdi<sub>lokal</sub>, normierte Kronenlänge, kl, ist bei Buche im Mischbestand erhöht (*Tabelle 4*, Parameter δ, p < 0,05), während interspezifische Interaktionen bei Fichte nur einen tendenziell positiven, jedoch nicht signifikanten Einfluss (*Tabelle 4*, Parameter δ, p > 0,05) auf die Kronenlänge erbringen. Parameter δ drückt dabei direkt die Abweichung interspezifischer von intraspezifischer Nachbarschaft aus. *Abbildung 2* legt den durch den Mischungseffekt bedingten Anstieg des Allometrikoeffizienten α<sub>kl,d</sub> für Buche bei eingesetzter mittlerer Konkurrenz von sdi<sub>lokal</sub> = 500 N ha<sup>-1</sup> durch die nach oben verlagerte (gestrichelte) Kurve im Mischbestand im Vergleich zum (durchgezogenen) Verlauf der Kronenlänge innerhalb der Reinbestände dar (*Abbildung 2b*). Bei Fichte überlagern sich dagegen beide Kurven, was den nicht vorhandenen Mischungseffekt unterstreicht (*Abbildung 2a*). Demnach übt die interspezifische Konkurrenz der Fichte auf die Buche eine für die Kronenlängenexpansion entspannende Wirkung aus, was sich in einem Anstieg des Allometrikoeffizienten α<sub>kl,d</sub> um 4,5% (für sdi<sub>lokal</sub> = 500 N ha<sup>-1</sup>) äußert.

Die Prüfung von Frage (ii) erbrachte, dass die Kronenlängen-Durchmesser-Allometrie beider Baumarten von der umgebenden Konkurrenz abhängt. Bei Buche zeigt sich darüber hinaus eine durch die Beimischung von Fichte bedingte Variation des Allometrikoeffizienten α<sub>kl,d</sub>.

### 3.2.2 Effekt von Konkurrenz und Mischung auf die Skalierung zwischen Kronendurchmesser und Stammdurchmesser

Die Ergebnisse der Regressionsmodelle lassen erkennen, dass die horizontale Kronengröße und die relative Veränderung mit dem Stammdurchmesser bei beiden

Baumarten plastisch auf die umgebende Konkurrenz reagieren (*Tabelle 5*). Sowohl bei Fichte als auch bei Buche nimmt der Kronendurchmesser mit Anstieg des sdi<sub>lokal</sub> ab (Parameter χ < 0, p < 0,001). Zudem zeigte sich, dass Buche weitaus plastischer auf Konkurrenz reagiert als Fichte, was sich im Betrag des Parameters χ (χ<sub>Fichte</sub> < χ<sub>Buche</sub>) widerspiegelt. Für geringe und hohe intraspezifische Konkurrenz ergeben sich aus den Modellen Allometrikoeffizienten α<sub>kd,d</sub> (*Tabelle 5*; Gleichung 4) für Fichte von 0,79 (sdi<sub>lokal</sub> = 26 N ha<sup>-1</sup>) bzw. 0,73 (sdi<sub>lokal</sub> = 1167 N ha<sup>-1</sup>) und für Buche von 0,87 (sdi<sub>lokal</sub> = 40 N ha<sup>-1</sup>) bzw. 0,80 (sdi<sub>lokal</sub> = 1035 N ha<sup>-1</sup>). Werden beide Baumarten unter mittlerer intraspezifischer Konkurrenz hinsichtlich ihres Kronenexpansionsvermögens verglichen, so zeigt sich für Buche ein größeres Kronenexpansionsvermögen als für Fichte (α<sub>kd,d</sub> Fichte = 0,77 versus α<sub>kd,d</sub> Buche = 0,84).

Die in *Tabelle 5* zusammengefassten Modelle zur Schätzung der Kronenbreite (Gleichung 4) belegen quantitativ, dass ein Teil der Streuung von α<sub>kd,d</sub> mit der einwirkenden Konkurrenz erklärt werden kann. Weiter erbringt die Wechselwirkung zwischen ln(d) und me<sub>fi, bu</sub> für Buche einen zusätzlichen positiven Beitrag (*Tabelle 5*; δ > 0, p < 0,001), während für Fichte kein Mischungseffekt nachzuweisen war (p > 0,05) (*Abbildung 3*). Demnach besteht bei Buche eine signifikante Abhängigkeit der Kronenbreite von der Rein- bzw. Mischzugehörigkeit oder intra- bzw. interspezifischen Bauminteraktionen, die zu einem Anstieg des Kronendurchmesser bei analoger Stammdimension führt, also zu einer positiven Wirkung der Beimischung von Fichte (*Abbildung 3b*). Im Mischbestand ist α<sub>kd,d</sub> bei Buche unabhängig der Konkurrenz um 0,04 erhöht (Parameter δ, *Tabelle 5*). Bei gegebener mittlerer Konkurrenz von 500 N ha<sup>-1</sup> führt der Mischungseffekt zu einem Koeffizienten von α<sub>kd,d</sub> = 0,88, während jener für Buche im Reinbestand α<sub>kd,d</sub> = 0,84 beträgt; dies entspricht einem Anstieg 4,8% im Mischbestand.



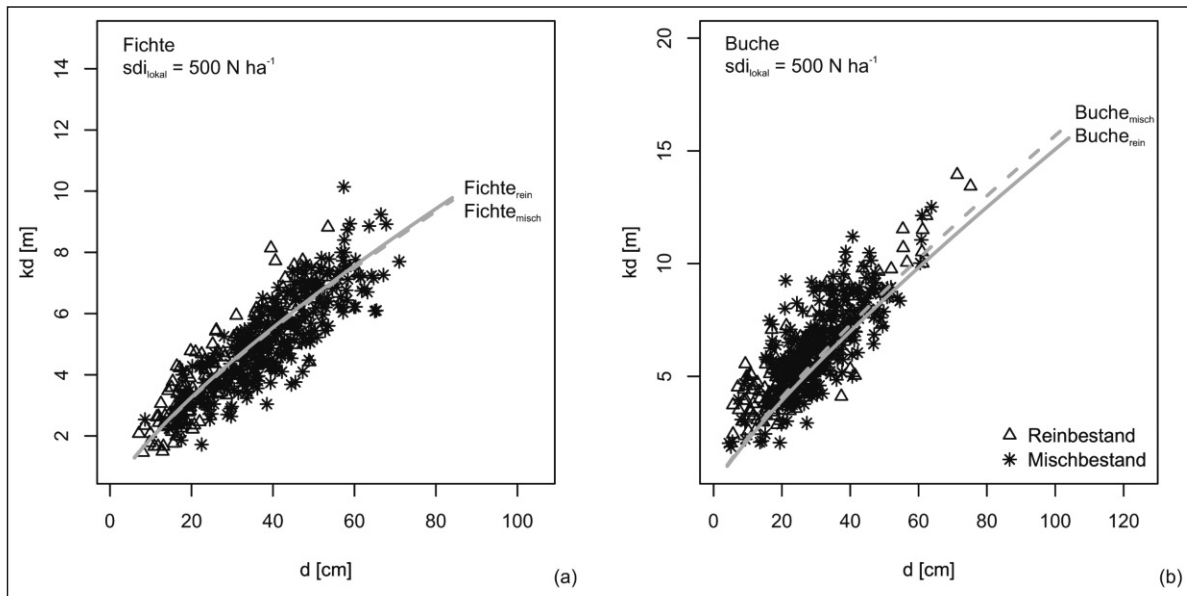


Abb. 3

Funktioneller Zusammenhang zwischen Kronendurchmesser, kd, und Stammdurchmesser, d, für Fichte (a) und Buche (b) bei intra- (Fichte<sub>rein</sub> bzw. Buche<sub>rein</sub>; durchgezogene) und interspezifischer Konkurrenz (Fichte<sub>misch</sub> bzw. Buche<sub>misch</sub>; gestrichelte Linie). Die Kurvenverläufe sind dargestellt für  $sdilokal = 500 \text{ N ha}^{-1}$  und verwenden die in *Tabelle 5* dargestellten Parameter (Gleichung 4). Zu Zwecken der Übersichtlichkeit sind die Datenpunkte für  $sdilokal$ -Werte zwischen 450 und 550  $\text{N ha}^{-1}$  eingezeichnet (Dreiecke = Reinbestand; Sterne = Mischbestand).

Crown diameter – diameter curves depending on intraspecific (Fichte<sub>rein</sub> bzw. Buche<sub>rein</sub>; solid lines) and interspecific competition (Fichte<sub>misch</sub> bzw. Buche<sub>misch</sub>; dashed lines) of Norway spruce (a) and European beech (b) for the case of  $sdilokal = 500 \text{ N ha}^{-1}$  (cf. *Table 5*, Equation 4). Data points are shown for  $sdilokal$  values between 450 and 550  $\text{N ha}^{-1}$ .

Tab. 6

**Kovarianzanalyse des Zusammenhangs zwischen Plumpeitsgrad und Mischungseffekt bei Fichte und Buche. Ergebnisse der multiplen linearen gemischten Regressionen ( $pl_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 \times d_{ijk} + \beta_2 \times sdilokal_{ijk} + \beta_3 \times me_{fi, bu_{ijk}} + b_i + b_{ij} + a_i \times d_{ijk} + a_{ij} \times d_{ijk} + \varepsilon_{ijk}$ ) mit pl, der abhängigen Variable Plumpeitsgrad; und den unabhängigen Variablen d, Brusthöhendurchmesser,  $sdilokal$ , horizontale Konkurrenz;  $me_{fi, bu}$ , dummy-kodierter Mischungseffekt (0 = rein; 1 = misch);  $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ , Regressionskoeffizienten; Index i, Versuch; Index j, Baum; Index k, Einzelbeobachtung von Baum j auf Versuch i; b und a, zufällige Effekte auf Ebene i und ij;  $\varepsilon_{ijk}$ , Zufallsfehler für Beobachtung k an Baum i auf Versuch j.**

**Analysis of covariance for the relationship between the ratio crown diameter to crown length and mixing effects for Norway spruce and European beech. Results are shown for the multiple linear mixed effect model ( $pl_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 \times d_{ijk} + \beta_2 \times sdilokal_{ijk} + \beta_3 \times me_{fi, bu_{ijk}} + b_i + b_{ij} + a_i \times d_{ijk} + a_{ij} \times d_{ijk} + \varepsilon_{ijk}$ ) with the dependent variable pl, ratio crown diameter / crown length; the independent variables d, trunk diameter,  $sdilokal$ , surrounding competition,  $me_{fi, bu}$ , dummy coded mixing effect (0 = pure stand, 1 = mixed stand),  $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ , regression coefficients; index i, experiment; index j, individual tree; index k, kth measurement of tree j of experiment i; b and a, random effects on levels i and j;  $\varepsilon_{ijk}$ , i.i.d. errors.**

| Variable      | Fichte <sup>a</sup>                                    |                               |             | Buche <sup>b</sup>                                    |                               |             |
|---------------|--|-------------------------------|-------------|---|-------------------------------|-------------|
|               | $N_{Fichte}: 3493 \text{ (rein)}, 648 \text{ (misch)}$ |                               |             | $N_{Buche}: 1209 \text{ (rein)}, 689 \text{ (misch)}$ |                               |             |
|               | Schätzer   | SE                            | p-value     | Schätzer  | SE                            | p-value     |
| Konstante     | 0,456  | ( $\pm 0,331 \cdot 10^{-1}$ ) | $p < 0,001$ | 0,334   | ( $\pm 0,272 \cdot 10^{-1}$ ) | $p < 0,001$ |
| d             | $-0,211 \cdot 10^{-3}$                                 | ( $\pm 0,694 \cdot 10^{-3}$ ) | $p > 0,05$  | $0,361 \cdot 10^{-2}$                                 | ( $\pm 0,419 \cdot 10^{-3}$ ) | $p < 0,001$ |
| $sdilokal$    | $-0,575 \cdot 10^{-4}$                                 | ( $\pm 0,164 \cdot 10^{-4}$ ) | $p < 0,001$ | $-0,438 \cdot 10^{-4}$                                | ( $\pm 0,193 \cdot 10^{-4}$ ) | $p < 0,05$  |
| $me_{fi, be}$ | $0,218 \cdot 10^{-2}$                                  | ( $\pm 0,169 \cdot 10^{-1}$ ) | $p > 0,05$  | $0,562 \cdot 10^{-1}$                                 | ( $\pm 0,182 \cdot 10^{-1}$ ) | $p < 0,01$  |

<sup>a</sup>  $a_i = N(0, \sigma^2_1 = 0,002)$ ,  $a_{ij} = N(0, \sigma^2_2 = 0,001)$ ,  $b_i = N(0, \sigma^2_3 = 0,0001)$ ,  $b_{ij} = N(0, \sigma^2_4 = 0,0001)$ ,  $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma^2_5 = 0,01)$ .

<sup>b</sup>  $a_i = N(0, \sigma^2_1 = 0,01)$ ,  $a_{ij} = N(0, \sigma^2_2 = 0,004)$ ,  $b_i = N(0, \sigma^2_3 = 0,0001)$ ,  $b_{ij} = N(0, \sigma^2_4 = 0,0001)$ ,  $\varepsilon_{ijk} = N(0, \sigma^2_5 = 0,007)$ .

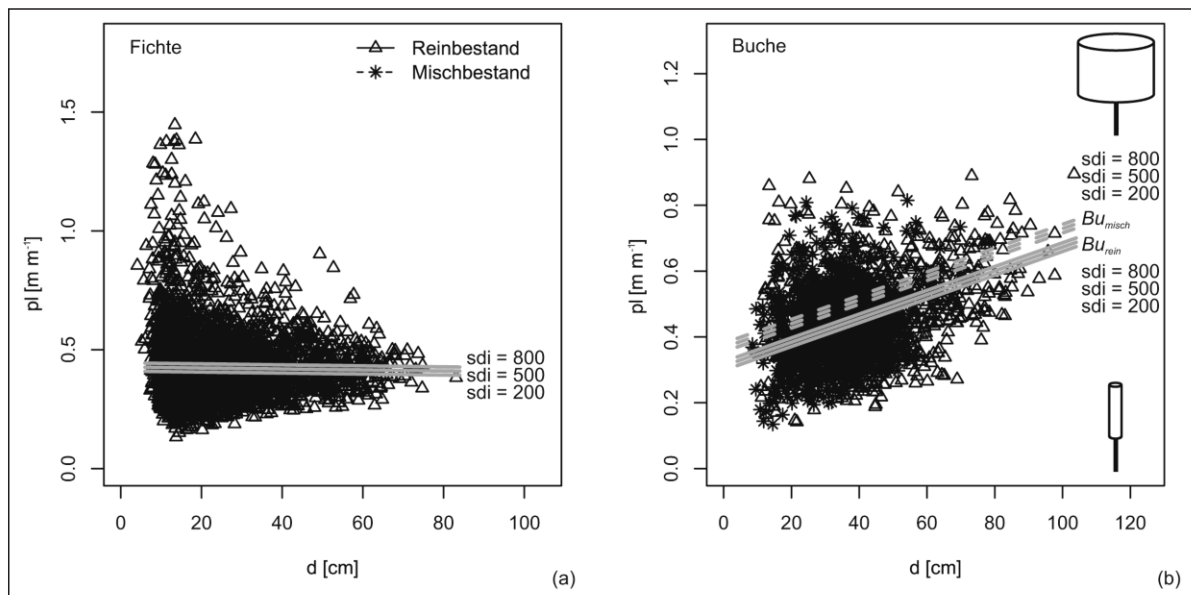


Abb. 4

Ergebnisse der Kovarianzanalyse des Zusammenhangs zwischen Plumpeitsgrad,  $pl$ , Stammdurchmesser,  $d$ , und umgebender Konkurrenz,  $sdi_{\text{lokal}}$ , im Rein- (Dreiecke, durchgezogene Linie) und Mischbestand (Sterne, gestrichelte Linie). Dargestellt sind die linearen Modelle über dem Stammdurchmesser,  $d$ , für unterschiedliche Konkurrenzsituationen ( $sdi_{\text{lokal}} = 200 - 800$ ) (Tabelle 6). Die Datenpunkte enthalten den gesamten Datensatz an Fichte ( $N_{\text{gesamt}} = 4141$ ,  $N_{\text{rein}} = 3493$ ,  $N_{\text{misch}} = 648$ ) und Buche ( $N_{\text{gesamt}} = 1898$ ,  $N_{\text{rein}} = 1209$ ,  $N_{\text{misch}} = 689$ ).

Results of the analysis of covariance for the relationship between the ratio crown width versus crown length, diameter and competition in pure and mixed stands. Lines are shown for surrounding competition of 200, 500, and 800  $N\ ha^{-1}$ . Data points include the total data set for Norway spruce ( $N_{\text{total}} = 4141$ ,  $N_{\text{pure}} = 3493$ ,  $N_{\text{mixture}} = 648$ ) and European beech ( $N_{\text{total}} = 1898$ ,  $N_{\text{pure}} = 1209$ ,  $N_{\text{mixture}} = 689$ ).

Die statistischen Analysen zu Frage (iii) konnten nachweisen, dass sich die Kronendurchmesser-Durchmesser-Allometrie von Fichte und Buche unter differierenden Konkurrenzregimen plastisch verhält. Wie bereits für  $\alpha_{kl,d}$  gezeigt, bewirkt die Beimischung der Fichte in Buchenbeständen eine entspannende, d.h. positive Wirkung auf die Kronenbreitenexpansion.

### 3.3 Einfluss der Mischung auf den Plumpeitsgrad von Fichte und Buche

Nachdem die beiden vorangegangenen Abschnitte die Kronendimension in ihrer vertikalen und horizontalen Ausprägung getrennt voneinander untersucht haben, wird im Folgenden der statistische Zusammenhang zwischen dem Plumpeitsgrad, der das Verhältnis zwischen Kronenbreite und -länge beschreibt, beider Baumarten im Misch- gegenüber dem Reinbestand und bei gegebener Konkurrenz analysiert.

In die Kovarianzanalyse flossen dafür neben dem Plumpeitsgrad als abhängige Variable die unabhängigen Variablen Brusthöhendurchmesser, umgebende Konkurrenz sowie die dummy-kodierte Mischungszugehörigkeit als Gruppierungsvariablen ein. Durchmesser und Konkurrenz dienen insbesondere dazu, deren Effekt auf die Zielvariable des Mischungseffektes zu neutralisieren. Die in Tabelle 6 aufbereiteten Ergebnisse lassen erkennen, dass der Plumpeitsgrad von Fichte keinen Mischungseffekt zeigt ( $me_{fi,be}$ ,  $p > 0,05$ ). Dagegen führt eine Beimischung der Fichte bei Buche zu einem Anstieg des

Plumpeitsgrades um 0,06 ( $me_{fi,be}$ ,  $p < 0,001$ ). Demnach haben interspezifische Wuchskonstellationen von Fichte/Buche unter Berücksichtigung der Dimension, hier der Brusthöhendurchmesser, und der umgebenden Konkurrenz bei Buche eine Veränderung der Kronenform zur Folge, während sie bei Fichte unverändert bleibt. Im Falle der Buche bedeutet dieser Mischungseffekt, dass es bei analoger Kronenlänge zu einer Verbreiterung der Krone kommt oder dass die Kronen bei gleichem Durchmesser weniger lang sind. Zur graphische Veranschaulichung der Ergebnisse der Kovarianzanalyse wurde der Plumpeitsgrad über dem Brusthöhendurchmesser für niedrige ( $sdi_{\text{lokal}} = 200\ N\ ha^{-1}$ ), mittlere ( $sdi_{\text{lokal}} = 500\ N\ ha^{-1}$ ) und hohe Konkurrenz ( $sdi_{\text{lokal}} = 800\ N\ ha^{-1}$ ) aufgetragen (Abbildung 5). Die umgebende Konkurrenz zeigt für beide Baumarten einen signifikant negativen Effekt auf den Plumpeitsgrad (vgl. Tabelle 6).

## 4. DISKUSSION

Die Auswertung der Zustandsdaten erbrachte klare Mittelwertunterschiede für die Kronen im Misch- gegenüber dem Reinbestand. Danach sind Fichten in Mischbeständen jenen in Reinbeständen in der Größenentwicklung klar überlegen. Dagegen vollzieht sich die Größenentwicklung der Buchen im Mischbestand verzögert und die meisten Kronendimensionen in Mischbeständen bleiben hinter jenen gleichaltriger Buchen-Reinbestände deutlich zurück. Während bisherige Untersuchungen bei solchen Vergleichen zwischen

gleichaltrigen Misch- und Reinbeständen aus Fichte und Buche stehenblieben (KENNEL, 1965; MITSCHERLICH, 1970), geht die vorliegende Untersuchung einen Schritt weiter. Es wird danach gefragt, ob sich die Größenentwicklung im Misch- gegenüber dem Reinbestand lediglich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit vollzieht, also ob Bäume im Mischbestand zwar dieselbe Dimension erreichen, aber zu einem anderen Zeitpunkt als im Reinbestand, oder ob die Mischung auch mit charakteristischen Formveränderungen einhergeht. Der Schritt hin zur allometrischen Betrachtung der Baumkrone eliminiert dabei Größenunterschiede zwischen den Pflanzen (POORTER et al., 2012), die beispielsweise als Folgeeffekte von Pflanzung, Konkurrenzreaktionen oder waldbaulicher Behandlung auftreten. Dass Fichten im Misch- gegenüber dem Reinbestand auf den untersuchten Versuchsflächen offensichtlich nur schneller wachsen, aber sich kaum in der Form verändern, die Buchen aber sowohl in der Wachstumsgeschwindigkeit als auch in der charakteristischen Formentwicklung auf Mischung reagieren, ist aus mehreren Gründen essentiell: Zum einen werden hierdurch die Mischungseffekte komplexer. Modifiziert Mischung lediglich die Geschwindigkeit der Größenentwicklung, so könnte die Dynamik von Mischbeständen auch aus dem Verhalten der beteiligten Baumarten in Reinbeständen erklärt werden. Entfalten die Baumarten dagegen in Mischung neue Eigenschaften, dann lassen sich Raumangebot, Raumbesetzung und Raumnutzungseffizienz nicht mehr aus ihrem entsprechenden Verhalten im Reinbestand erklären. In unserem Fall bleibt die Fichte in ihrer Formentwicklung in Misch- und Reinbestand ähnlich, während die Buche emergente Eigenschaften mit Blick auf die vertikale und horizontale Raumschließung und Raumbesetzung entwickelt.

#### 4.1 Vergleich der Ergebnisse mit allgemeinen Skalierungsgesetzen

Verallgemeinernde, artübergreifende Allometriegesetze, wie jene der metabolischen Skalierung ('metabolic scaling theory', MST), gehen von konstanten allometrischen Zusammenhängen zwischen dem pflanzeninternen Gefäßsystem, den Organ- und Dimensionsgrößen, der Kronen- oder der Bestandesstruktur aus (ENQUIST et al., 1998). Die Theorie beschreibt dabei allometrisch ideale Pflanzen, die bedingt durch funktionelle Optimierung immer ähnlichen Trajektorien folgen. So formuliert die MST beispielsweise, dass Kronendurchmesser und Stammdurchmesser bzw. Kronenlänge und Stammdurchmesser mit dem Exponent  $\alpha_{kd,d} = \alpha_{kl,d} = 2/3$  skalieren (MCMAHON und KRONAUER, 1976; NIKLAS, 2004; WEST et al., 2009). In der Literatur findet sich jedoch eine Reihe von Studien, die eine intra- bzw. interspezifische Variabilität der strukturellen Allometrie nachweisen konnten (DIELER und PRETZSCH, 2013; DUURSMA et al., 2010; KOLOKOTRONES et al., 2010; PRETZSCH und DIELER, 2012; PRICE et al., 2009, 2010). Letzteres deutet darauf hin, dass morphologische Pflanzeigenschaften nicht konstant skalieren und durch metabolische (WEST et al., 2009) oder isometrische Skalierungsgesetze (NIKLAS, 2004) unzureichend abgebildet werden.

Die vorliegende Arbeit reiht sich in die Befunde der genannten Studien ein und quantifiziert die Plastizität der Baumkrone von Fichte und Buche anhand intra- und interspezifischer Konkurrenz. Im Vergleich zur metabolischen Skalierung, die für  $\alpha_{kd,d}$  bzw.  $\alpha_{kl,d}$  einen Exponenten von  $2/3$  annimmt, erbringen unsere Analysen folgende Befunde:

(1) Die Kronenlängen-Durchmesser-Allometrie beider Baumarten wird durch intraspezifische Konkurrenz negativ beeinflusst (Parameter  $\chi$ , *Tabelle 4*). Der Einfluss nachbarschaftlicher Konkurrenz erbrachte für Fichte Exponenten von Kronendurchmesser versus Durchmesser von  $\alpha_{kl,d} = 0,78-0,74$  ( $sdi_{lokal} = 26-1167$  N ha<sup>-1</sup>) bzw. für Buche von  $\alpha_{kl,d} = 0,55-0,51$  ( $sdi_{lokal} = 40-1035$  N ha<sup>-1</sup>). Die Abhängigkeit der Allometriekoeffizienten von der intraspezifischen Konkurrenz hat zur Folge, dass die Kronenlänge für eine Fichte mit 30 cm Brusthöhendurchmesser zwischen 11,8 und 10,5 m und die einer 30 cm starken Buche zwischen 13,9 und 12,3 m beträgt. Des Weiteren zeigte sich, dass bei Fichte die Kronenlänge sowohl bei intra- wie auch interspezifischer Konkurrenz ähnlich über dem Durchmesser skaliert. Dagegen konnte für Buche ein positiver Effekt der Beimischung von Fichte auf den Allometriekoeffizienten  $\alpha_{kl,d}$  nachgewiesen werden (Parameter  $\delta$ , *Tabelle 4*). Bezogen auf eine mittlere Konkurrenz von  $sdi_{lokal} = 500$  N ha<sup>-1</sup> beträgt dieser im Reinbestand  $\alpha_{kl,d} = 0,53$ , während er im Mischbestand  $\alpha_{kl,d} = 0,56$  erreicht. Daraus ergeben sich bei einem Stammdurchmesser von 30 cm Unterschiede in der Kronenlänge von 13,2 versus 13,5 m bzw. 2,4 % zwischen Rein- und Mischbestand. Der theoretische Vorhersagewert der metabolischen Skalierung von  $\alpha_{kl,d} = 2/3$  wurde innerhalb des Datenmaterials für keine der beiden Baumarten nachgewiesen.

(2) Für die Kronendurchmesser-Durchmesser-Allometrie zeigte sich analog zur Kronenlängen-Durchmesser-Allometrie, dass ein Großteil der Variabilität durch intra- und interspezifische Konkurrenz erklärt werden kann, wobei Letztere nur bei Buche einen signifikanten Erklärungswert hatte. Intraspezifische Konkurrenz führt bei beiden Baumarten zu schmalen Kronen (Parameter  $\chi$ , *Tabelle 4*). Die Abhängigkeit des Allometriekoeffizienten  $\alpha_{kd,d}$  führt bei Fichte mit einem Brusthöhendurchmesser von 30 cm zu Kronendurchmessern von 4,9 m bei geringer und 3,9 m bei hoher Konkurrenz. Buche erreicht Kronenbreiten von 6,2 m bis 4,8 m. Im Gegensatz zur Fichte ließ sich für Buche ein Mischungseffekt bezogen auf die Skalierung zwischen Kronendurchmesser versus Durchmesser nachweisen. Die Beimischung der Fichte führt zu einem Anstieg von  $\alpha_{kd,d}$ . Bei umgebender Konkurrenz von  $sdi_{lokal} = 500$  N ha<sup>-1</sup> ergeben sich Exponenten von  $\alpha_{kd,d} = 0,84$  für Buche im Reinbestand und  $\alpha_{kd,d} = 0,88$  für Buche im Fichten-Buchen-Mischbestand. Diese intraspezifische Variabilität führt bei einer 30 cm starken Buche im Reinbestand zu einem Kronendurchmesser von 5,5 m und im Mischbestand zu 5,7 m. Die Allometrieexponenten beider Baumarten übersteigen die Vorhersagewerte der metabolischen Skalierung.

Die dargelegten Ergebnisse zeigen, dass Modelle, die neben Dimensionsgrößen weitere Kovariablen wie jene

der Konkurrenzsituation der Einzelbäume berücksichtigen, einen größeren Teil der Datenstreuung erklären können, als solche wie die der metabolische Skalierung (vgl. PRICE et al., 2010). Anhand der vorliegenden Daten konnte für Fichte und Buche veranschaulicht werden, dass der Zusammenhang zwischen Kronenlänge bzw. -breite und Stammdurchmesser signifikant durch die umgebende Konkurrenz beeinflusst wird und dass im Falle der Buche die Beimischung der Fichte einen zusätzlichen Effekt auf die Skalierung ausübt. Die Abhängigkeit der Kronenexpansion von intra- und interspezifischer Konkurrenz belegt für beide Baumarten die Fähigkeit, sich durch phänotypische Plastizität der strukturellen Umgebung anzupassen (SULTAN, 2000).

Die in Abschnitt 3.3 dargelegten Ergebnisse konnetn auch für den Größenquotienten zwischen Kronenbreite und -länge eine Variabilität in Abhängigkeit der Konkurrenz nachweisen. Mit zunehmender seitlicher Einengung werden die Baumkronen im Verhältnis zur Länge schmaler. Während sich dieses Reaktionsmuster bei Fichte sowohl im Rein- und Mischbestand zeigt, d. h. die Kronenproportion bleibt konstant, führt eine Beimischung der Fichte zu einer Zunahme des Quotienten bei Buche. Dies deutet darauf hin, dass sich Kronenlänge und Kronenbreite bei Buche im Mischbestand nicht proportional zueinander vergrößern, sondern die Kronen bei analoger Länge breiter sind. Diese gegenseitige Beeinflussung von Kronenlänge- und breite ist von Relevanz für die allometrische Theorie. So zeigen MÄKELÄ und VALENTINE (2006), dass die Berücksichtigung der relativen Kronenlänge den allometrischen Zusammenhang zwischen Baummasse und Blattmasse stabilisiert und invariante Skalierungsexponenten wie für Kronenmasse versus Blattmasse erbringt (vgl. DUURSMÄ et al., 2010).

Zusammenfassend sind die Annahmen allgemeiner, art-invarianter Skalierungsgesetze (ENQUIST et al., 1998; WEST et al., 2009) brauchbar für ein grobes Upscaling von Funktionen und Strukturen von der Baum- auf die Ökosystemebene, stoßen jedoch bei komplexen (Misch-)Beständen rasch an ihre Grenzen (PRETZSCH und DIELER, 2012; DIELER und PRETZSCH, 2013).

#### **4.2 Relevanz der Ergebnisse für Konkurrenz- und Zuwachsverhalten von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand**

Bisherige Arbeiten zu Mischbeständen zielen in der Mehrzahl auf die Aufdeckung von Mehr- oder Minderzuwachsen ab. So erbringen Studien zur Mischung von Fichte und Buche, dass der Zuwachs auf Bestandesebene in Abhängigkeit der Standortgüte von -46% bis +138% im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen variieren kann (KENNEL, 1965; PRETZSCH und SCHÜTZE, 2009; PRETZSCH et al., 2010). Solche Untersuchungen sind wichtig, eine Generalisierung der Ergebnisse erfordert jedoch Analysen, die über jene der Produktivität (z. B. PRETZSCH et al., 2010) oder Ressourcen-Nutzungseffizienz (z. B. RICHARDS et al., 2010) hinaus bis zur Einzelbaum- oder sogar Organebene gehen. Die Nischenkomplementarität zwischen zwei Arten wird in diesem Zusammenhang als eine wichtige Ursache für Mischungseffekte angesehen (MORIN et al., 2011), die

sich bezogen auf die Baumkronen u. a. in deren Expansionsvermögen ausdrückt. Inwieweit die Mischung über die Kronengröße hinaus Blattmasse, spezifische Blattfläche und Blattdichte modifiziert, ist weit von einer Klärung entfernt. Ebenso wurde die Bedeutung der Kronenexpansion für die Konkurrenzstärke und Produktivität untersucht (PRETZSCH und SCHÜTZE, 2005; THORPE et al., 2010). Über den Effekt der Mischung auf die Kronenplastizität wurden zwar vereinzelte Untersuchungen angestellt (LINTUNEN und KAITANIEMI, 2010; SCHRÖTER et al., 2012; THORPE et al., 2010), es liegen aber nur selten quantitative Analysen zum Einfluss der nachbarschaftlichen Konkurrenz und des Effektes der Mischbaumart vor (DIELER und PRETZSCH, 2013).

Nach den hier gezeigten Untersuchungsergebnissen kann sich die Plastizität der Baumkrone durch Mischung signifikant ändern. Die Beimischung der Fichte bewirkt bezogen auf die Buche eine Steigerung der Kronenlängen- als auch der Kronenbreitenexpansion. Fichte dagegen verhält sich im Rein- und Mischbestand invariant, d. h. die relative Größenveränderung von Stammdurchmesser und Kronendimensionen verläuft gleichgerichtet. Die Interaktion von Fichte und Buche bringt im Kronenraum damit besonders für Buche positive Effekte. Der auf die Kronenexpansion wirkende entspannende Effekt kann in Anlehnung an KELTY (1992) und VANDERMEER (1992) als Konkurrenzreduktion interpretiert werden. Bezogen auf die Hauptbaumarten Fichte, Eiche und Kiefer scheint die Fichte dabei die Konkurrenzkraft der Buche noch am geringsten zu steigern. So berichten DIELER und PRETZSCH (2013) von einem Anstieg der Kronenschirmfläche bei Eliminierung von Unterschieden in der Stammdimension und umgebender Konkurrenz von Buchenreinbeständen hin zu Mischbeständen mit Fichte, Eiche oder Kiefer in der Rangfolge  $Bu < Bu(Fi) < Bu(Ei) < Bu(Ki)$ . Jede Beimischung einer der drei Arten führt zu einer Entspannung der Konkurrenzkraft für die Buche. Die Befunde von Konkurrenzreduktionseffekten in Mischbeständen decken sich mit Untersuchungen von PRETZSCH und BIBER (2005) zur Grenzbeziehung zwischen Bestandesdichte und Baumdimension (self-thinning Linie), wonach Buche in Reinbeständen die steilste Stammzahl-Durchmesser-Abnahme ( $Buche > Fichte > Kiefer > Eiche$ ) gleichbedeutend mit der geringsten Selbsttoleranz zeigt. Baumartenmischung dagegen führt zu einer Umkehrung der Rangfolge:  $Buche < Fichte < Kiefer < Eiche$  (PRETZSCH und BIBER, 2005; PRETZSCH und SCHÜTZE, 2005). Offensichtlich treten Strategien der Konkurrenzausübung, die bereits im Reinbestand zu beobachten sind, im Mischbestand umso ausgeprägter in Erscheinung (vgl. Buche versus Eiche).

Die aufgezeigten Interaktionseffekte im Kronenraum stellen wichtige Indikatorgrößen für den in der Mehrzahl berichteten Anstieg der Flächenproduktivität von Fichten-Buchen-Mischbeständen dar (PRETZSCH et al., 2010). Aus den Ergebnissen wird folgendes Grundmuster erkennbar: Fichte zeigt in der Mischung mit Buche keinerlei Änderungen in der Kronenexpansion. Vorteile in der mittleren Baumproduktivität können somit nicht auf eine Steigerung der Expansionsfähigkeit zurück-

geführt werden, sondern auf eine Effizienzsteigerung bei gegebener Kronengröße (PRETZSCH, 2010; STERBA, 1999). Der Anstieg der Kronengröße von Buche in der Mischung ist dagegen gleichbedeutend mit einer effizienteren Besetzung des Bestandesraums. PRETZSCH und SCHÜTZE (2005) weisen für Buche ebenfalls eine Zunahme der horizontalen Kronenmaße nach, diese ist jedoch mit keiner Veränderung der Raumausnutzungseffizienz verbunden; d. h. die Produktivität je Kronenfläche bleibt konstant. Daraus geht hervor, dass Mehrzuwächse der Buche in Mischbeständen nicht auf eine gesteigerte Zuwachseffizienz, sondern in erster Linie auf einen Dichteeffekt zurückzuführen sind. Damit kommt der intraspezifischen Kronenplastizität eine große Relevanz bei der Frage nach Minder- und Mehrzuwächsen im Mischbestand zu, indem diese wichtige Konkurrenzmuster im Wechselspiel zwischen Facilitation und Konkurrenz enthüllt (RICHARDS et al., 2010).

#### 4.3 Konsequenzen für die forstliche Praxis

Invarianz oder Varianz von Kroneneigenschaften im Misch- gegenüber dem Reinbestand sind auch für die waldbauliche Steuerung relevant, ist doch die Steigerung des Anteils von Mischbeständen eng mit den Zielen des naturnahen Waldbaus verknüpft (KOHLE und KLÄDTKE, 2010; LEIBUNDGUT, 1987). Verhält sich die Fichte mehr oder weniger invariant bei inter- und intraspezifischer Konkurrenz, so dürfte Mischung kaum Einflüsse auf ihre Einzelbaumstabilität gegenüber Wind, Schneebruch und Sturm haben. Bei der Buche, die insbesondere Kronenlänge, Kronenbreite und Plumpheitsgrad im Misch- gegenüber dem Reinbestand vergrößert, sind im Mischbestand andere Stabilitäts-, Konkurrenz- und Zuwachseigenschaften zu erwarten. Für die Holzverwendung bedeutet ein reiner Größeneffekt auf die Kronenentwicklung, dass Fichten im Rein- und Mischbestand bei gleicher Größe ähnliche Holzeigenschaften aufweisen dürften. Ändert sich dagegen die Kronenform und Formentfaltung im Misch- gegenüber dem Reinbestand, dann weisen Buchen gleichen Durchmessers im Mischbestand andere Holzeigenschaften bezogen auf Astdurchmesser, astfreie Schaftlänge oder Jahrringbreite auf. Neben Fragen der Stabilität und Holzqualität erfordern die Zusammenhänge zwischen Kronengrößenentwicklung und Baumartenmischung zukünftig stärkere Berücksichtigung in waldbaulichen Behandlungskonzepten. Insbesondere die gesteigerte Kronenbreite der Buche in der Mischung mit Fichte, die gleichbedeutend mit einer Steigerung der Packungsdichte innerhalb von Fichten-Buchen-Mischbeständen ist, lässt das Risiko von Zuwachsverlusten infolge von zu starken Dichteabsenkungen innerhalb von Mischbeständen erkennen. So führen PRETZSCH et al. (2013) aus, dass Mehrzuwächse von Mischbeständen neben der Steigerung der mittleren Baumproduktivität wesentlich mit einem Anstieg der maximalen Bestandesdichte verknüpft sind.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstreichen die Bedeutung von Untersuchungen der Kronenstruktur für ein besseres Verständnis des Zuwachsverhaltens und der Bestandesdynamik von Rein- und Mischbeständen. Im Vergleich zu Studien, die die Morphologie und Pro-

duktivität von Baumkronen in Rein- und Mischbeständen nur sehr allgemein fassen (WEST et al., 2009; PURVES et al., 2007; PRETZSCH und DIELER, 2012), trägt diese Arbeit zu einer Quantifizierung von Mischungsreaktionen mit Blick auf die Variabilität der Baumkronen und damit zum Verstehen von Mischungseffekten auf der Bestandesebene bei (MORIN et al., 2011; PRETZSCH et al., 2010; ZHANG et al., 2012).

#### 5. ZUSAMMENFASSUNG

Im Mittelpunkt des Aufsatzes steht die Frage, wie sich die Kronenmorphologie von Fichte und Buche durch intra- und interspezifische Konkurrenz verändern. Neben absoluten Größenunterschieden zwischen Rein- und Mischbestand war dabei von besonderem Interesse, inwieweit interspezifische Konkurrenzeffekte die vertikale und horizontale Kronenexpansion in Form der Kronenlänge und -breite beeinflussen. Beide Proportionen sind von großer Bedeutung, da sie die Baumkrone aufspannen und deren Quotient bzw. deren Plumpheitsgrad die Kronenform beschreibt. Durch die Betrachtung sowohl der absoluten Ausprägung als auch der relativen Größenveränderung kann quantifiziert werden, ob sich die Größenentwicklung im Misch- gegenüber dem Reinbestand lediglich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit vollzieht, also ob Bäume im Mischbestand zwar dieselbe Dimension erreichen, aber zu einem anderen Zeitpunkt als im Reinbestand oder ob die Mischung auch mit charakteristischen Formveränderungen einhergeht. Die Untersuchung basiert auf Einzelbaumdaten langfristiger Versuche Bayerns, die ein breites Spektrum an Stamm- und Kronendimensionen abdecken (*Tabelle 1*, *Tabelle 2*).

Die Zustandsdaten von Fichte und Buche zeigen klare Mittelwertunterschiede für die Kronen im Misch- gegenüber dem Reinbestand (*Tabelle 3*). Diese erbringen, dass Fichten in Mischbeständen jenen in Reinbeständen in der Größenentwicklung klar überlegen sind. Letzteres gilt sowohl für die Stamm- als auch Kronendimensionen. Dagegen vollzieht sich die Größenentwicklung der Buchen im Mischbestand verzögert. Die meisten Kronendimensionen in Mischbeständen bleiben hinter jenen von Buchen-Reinbeständen zurück.

Im zweiten Teil der Arbeit wird die Baumkrone allometrisch analysiert, um mögliche Unterschiede in der absoluten Baumdimension zu eliminieren. Dabei werden Effekte der Konkurrenz und Baumartenmischung auf die Skalierung zwischen Kronenlänge bzw. -breite und Stammdurchmesser berücksichtigt. Die Kronenexpansion von Fichte und Buche, zunächst unabhängig von Baumartenmischung betrachtet, lässt eine signifikante Abhängigkeit von der umgebenden Konkurrenz erkennen (*Tabelle 4* und *5*). Je stärker die Konkurrenz, desto kürzer und schmaler werden die Baumkronen. Die Analyse von Mischungseffekten erbringt dagegen für die betrachteten Arten ein uneinheitliches Bild. Die Beimischung der Buche bewirkt bei Fichte keine Änderung der Kronenformentwicklung (*Abbildung 2*, *3* und *4*). Unterschiede in der absoluten Dimension sind offensichtlich darauf zurückzuführen, dass Fichten im Misch- gegenüber dem Reinbestand schneller wachsen. Im Ver-

gleich dazu erbringen die Ergebnisse für Buche, dass sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als auch die Formentwicklung auf Mischung reagiert. Die Allometrie-Koeffizienten von Kronenlänge bzw. Kronenbreite und Stammdurchmesser steigen in der Mischung mit Fichte an (*Abbildung 2 und 3*), d.h. jede Durchmesseränderung ist im Vergleich zum Reinbestand mit einer gesteigerten Kronenexpansion gekoppelt. Die Kronenbreitenexpansion und Kronenlängenexpansion der Buche verändern sich jedoch nicht im gleichen Verhältnis zueinander, was sich in einem Anstieg des Plumpheitsgrads im Mischgegenüber dem Reinbestand ausdrückt (*Abbildung 4*).

Als Ursachen für die Mischungsreaktion werden Konkurrenzveränderungen zwischen den Baumarten diskutiert. Weiter wird die Relevanz der Ergebnisse für allometrische Skalierungsgesetze und die forstliche Praxis hervorgehoben.

## 6. SUMMARY

Title of the paper: *Crown plasticity of Norway spruce and European beech in mixed versus pure stands.*

The paper focused on how crown morphology of Norway spruce and European beech varies with intra- and interspecific competition. In addition to mean differences in crown size between pure and mixed stands the question about effects of interspecific neighborhood on vertical and horizontal crown expansion, in detail crown length and crown width, was of particular interest. By considering both the absolute size as well the relative size development the study quantified, whether the size development in pure and mixed stands simply varies on the temporal scale, meaning that both will achieve the same size but at different times or whether mixture leads to different morphological patterns. A local stand density index for single trees was used as a competition measure. The study was based on a unique data set from long-term research plots in Bavaria/Germany.

The comparison of individual tree dimensions revealed significant differences between pure and mixed stands (*Table 3*). Norway spruce showed increased tree sizes in mixture. This applies for trunk as well as for crown dimensions. In contrast, beech gave evidence for a delayed size development in mixture.

In the second part of the study we quantified the scaling between crown length or width and trunk diameter by analyzing crown allometry as dependent on intra- and interspecific competition. As a consequence, the allometric approach eliminates size-induced allocation patterns and makes the effect of mixture more apparent. Our results revealed that in pure stands crown allometry of spruce and beech is far from constant, but closely related to intraspecific competition (*Table 4 and 5*). The higher the neighborhood competition, the smaller was the vertical and lateral crown expansion. The impact of mixture on crown plasticity varied between the species. In the case of spruce, both crown length and crown width scaled identically with diameter in pure and mixed stands. Differences in the mean values of crown dimensions seem to be the result of higher growth rates in mixture. In contrast, crown allometry of beech is considerably modified when growing in the vicinity of

spruce. Both crown length – diameter and crown width – diameter allometry were increased in mixture (*Figure 2 and 3*), which means that any change in diameter is coupled with a higher increase in crown length or width under interspecific competition. However, the increase of both dimensions is not proportional leading to higher ratios of crown width to crown length for beech in mixture (*Figure 4*).

Thus, we conclude that competition changes between interacting species are an important driver for mixing effects. Implications for allometric theory and forest management are discussed.

## 7. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Plasticité des couronnes des arbres: caractéristiques structurales des épicéas et des hêtres en peuplement pur et en peuplement mélangé.*

Le point central de cet article porte sur cette question: comment la morphologie des couronnes d'épicéa et de hêtre se modifient-elles par le biais de concurrence intra- et interspécifique. À côté de différences des grandeurs absolues entre un peuplement monospécifique et un peuplement mélangé, il était particulièrement intéressant de voir jusqu'où les effets de concurrence interspécifique influencent l'expansion des couronnes verticalement et horizontalement dans la longueur de la couronne et sa largeur. Les deux proportions sont de grande importance car elles fixent les dimensions de la couronne de l'arbre, et leur quotient (largeur de la couronne/longueur de la couronne) décrit la forme de la couronne. Par l'observation de la forme absolue aussi bien que celle de la modification de la taille, il peut être quantifié si le développement de la taille en peuplement mélangé par rapport à un peuplement monospécifique s'effectue uniquement avec des vitesses différentes, c'est-à-dire si des arbres d'un peuplement mélangé atteignent certes la même dimension mais à un autre moment que dans un peuplement monospécifique, ou bien si le mélange s'accompagne de modifications caractéristiques de la forme. La recherche s'appuie ici sur des données issues de mesures suivies sur le long terme d'arbres individuels dans des parcelles expérimentales en Bavière/Allemagne qui couvrent un large spectre de dimensions de tiges et de couronnes (*Tableaux 1 et 2*).

La comparaison des dimensions d'arbres individuels d'épicéa et de hêtre montre des différences significatives entre les couronnes d'arbres dans des peuplements mélangés et celles d'arbres dans des peuplements monospécifiques (*Tableau 3*). Celles-ci font apparaître que les épicéas en peuplements mélangés présentent un développement de leur taille de manière significativement plus importante qu'en peuplements monospécifiques. Ceci se vérifie tant pour les dimensions des tiges que pour celles des couronnes. À l'inverse, le développement de la taille des hêtres est retardé en peuplement mélangé. La plupart des dimensions de couronnes des hêtres situés en peuplements mélangés présentent un retard de développement par rapport à celles des hêtres situés en peuplements monospécifiques.

Dans la seconde partie du travail, la couronne d'arbre est analysée de manière allométrique pour éliminer

d'éventuels biais dus aux différences dans les dimensions absolues des arbres. Les effets de la concurrence et du mélange d'espèces sur les longueurs et largeurs de couronnes et les diamètres des tiges, sont ainsi pris en considération. Le développement de la couronne de l'épicéa et de celle du hêtre, observé en premier lieu indépendamment du mélange d'espèces, fait apparaître une dépendance significative avec la concurrence alentours (Tableaux 3 et 4). Plus la concurrence est forte, plus les couronnes des arbres seront plus courtes verticalement et plus étroites horizontalement. L'analyse des effets du mélange fournit au contraire une image hétérogène suivant les espèces concernées. Ainsi, le mélange du hêtre avec l'épicéa ne provoque chez l'épicéa aucun changement du développement de la forme de la couronne (Figures 2, 3 et 4). Des différences dans la dimension absolue sont visiblement à rapporter au fait que les épicéas en peuplements mélangés croissent plus rapidement qu'en peuplements monospécifiques. A contrario, les résultats portant sur le hêtre montrent que la vitesse de croissance tout comme le développement de la forme réagissent au mélange. Les coefficients allométriques de la longueur de couronne, tout comme ceux de la largeur de couronne et du diamètre du tronc s'accroissent dans un mélange avec l'épicéa (Figures 2 et 3), ce qui signifie que chaque changement de diamètre est couplé avec un développement de la couronne par rapport au peuplement monospécifique. Le développement de la largeur et de la longueur de la couronne du hêtre ne se modifie pas dans les mêmes proportions de manière intraspécifique, ce qui s'exprime par un accroissement du rapport largeur de la couronne/longueur de la couronne en peuplement mélangé par rapport au peuplement monospécifique (Figure 4).

Comme causes de cette réaction des mélanges, sont envisagées les modifications entraînées par la concurrence interspécifique. Il en résulte l'importance de ces résultats pour les lois allométriques et la pratique forestière.

## 8. DANKSAGUNG

Die Autoren danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Förderung des Projektes PR 292/12-1 „Tree and stand-level growth reactions on drought in mixed versus pure forests of Norway spruce and European beech“, das diese übergreifende Baumkronenanalyse ermöglichte und dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten für die Förderung der Arbeitsgruppe W 07 „Ertragskundliche Betreuung der langfristigen Versuche“ (# 7831-20400-2012), auf welche große Teile der Datenbasis zurückgehen. Dank gilt ferner den anonymen Gutachtern für ihre Hinweise zur Überarbeitung des Manuskriptes.

## 9. LITERATUR

- AKAIKE, H. (1974): A new look at the statistical identification model. *IEEE Trans Automat Control* **19**(2), 716–723.
- ASSMANN, E. (1961): *Waldtragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen*. BLV, München.
- BATES, D., M. MAECHLER und B. BOLKER (2011): lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4 Classes. R package version 0.999375-38, URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- BINKLEY, D., J. L. STAPE und M. G. RYAN (2004): Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management* **193**: 5–16.
- CALLAWAY, R. M. und L. R. WALKER (1997): Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**(7), 1958–1965.
- DIELER, J. und H. PRETZSCH (2013): Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *Forest Ecology and Management* **295**: 97–109, DOI: 10.1016/j.foreco.2012.12.049.
- DUURSMA, R. A., A. MÄKELÄ, D. E. B. REID, E. J. JOKELA, A. J. PORTÉ und S. D. ROBERTS (2010): Self-shading affects allometric scaling in trees. *Functional Ecology* **24**, 723–730.
- ENQUIST, B. J., J. H. BROWN und G. B. WEST (1998): Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* **410**, 655–660.
- ENQUIST, B. J., G. B. WEST und J. H. BROWN (2009): Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 7046–7051.
- FORRESTER, D. I., J. BAUHUS, A. L. COWIE und J. K. VANCE (2006): Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: A review. *Forest Ecology and Management* **233**: 211–230.
- GRAMS, T. E. E. und U. LÜDTKE (2011): Space as resource. *Progress in Botany* **72**, 349–370.
- KELTY, M. J. (1992): Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty, M. J.; LARSON, B. C.; OLIVER, C. D. (eds) *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125–141.
- KENNEL, R. (1965): Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. Teil 1 u. Teil 2. *Allgemeine Forst- u. Jagdzeitung* **136**, 149–161, 173–189.
- KOLOKOTRONES, T., S. VAN, E. J. DEEDS und W. FONTANA (2010): Curvature in metabolic scaling. *Nature* **464**, 753–756.
- KRAMER, H. (1988): *Waldwachstumslehre*. Parey, Hamburg und Berlin, 374 S.
- LEIBUNDGUT, H. (1987): Ziele und Wege der naturnahen Waldwirtschaft. Schweiz. Z. Forstwes. **137**: 245–250.
- LINTUNEN, A. und P. KAITANIEMI (2010): Responses of crown architecture in *Betula pendula* to competition are dependent on the species of neighbouring trees. *Trees* **24**, 411–424.
- LÜPKE, VON B. und H. SPELLMANN (1997): Aspekte der Stabilität und des Wachstums von Mischbeständen aus Fichte und Buche als Grundlage für waldbauliche Entscheidungen. *Forstarchiv* **68**: 167–179.
- MÄKELÄ, A. und H. VALENTINE (2006): Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* **87**, 2967–2972.
- MCCULLOCH, C. E. und S. R. SEARLE (2001): *Generalized, Linear and Mixed Models*. Wiley & Sons, New York, 1. Edition.
- MCMAHON, T. A. und R. E. KRONAUER (1976): Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *J Theor Biol* **59**: 443–466.
- MITSCHERLICH, G. (1970): *Wald, Wachstum und Umwelt, Eine Einführung in die ökologischen Grundlagen des Waldwachstums*, I. Band: Form und Wachstum von Baum und Bestand, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 142 S.

- MORIN, X., L. FAHSE, M. SCHERER-LORENZEN und H. BUGMANN (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* **14**, 1211–1219.
- NIKLAS, K. J. (2004): Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews* **79**, 871–889.
- PINHEIRO, J. C. und D. M. BATES (2000): *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer, New York.
- POORTER, H., K. J. NIKLAS, P. B. REICH, J. OLEKSYN, P. POOT und L. MOMMER (2012): Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**(1), 30–50.
- PRETZSCH, H. (2010): Re-Evaluation of Allometry: State-of-the-Art and Perspective Regarding Individuals and Stands of Woody Plants, *Progress in Botany* **71**, 339–369.
- PRETZSCH, H. und P. BIBER (2005): A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *For Sci* **51**(4), 304–320.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2005): 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.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2009): Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur J Forest Res* **128**, 183–204.
- PRETZSCH, H. und P. BIBER (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. und J. DIELER (2012): Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* **169**, 637–649.
- PRETZSCH, H., K. BIELAK, A. BRUCHWALD, J. DIELER, M. DUDZIŃSKA, H.-P. ERHART, A. M. JENSEN, V. K. JOHANNSEN, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN, M. ZASADA und A. ZINGG (2013): Mischung und Produktivität von Waldbeständen. Ergebnisse langfristiger ertragskundlicher Versuche. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, akzeptiert.
- PRETZSCH, H., J. BLOCK, J. DIELER, P. H. DONG, U. KOHNLE, J. NAGEL, H. SPELLMANN und A. ZINGG (2010): Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, **67**, DOI:10.1051/forest/2010037.
- PRICE, C. A., J. F. GLOOLY, A. P. ALLEN, J. S. WEITZ und K. J. NIKLAS (2010): The metabolic theory of ecology: prospects and challenges for plant biology. *New Phytologist* **188**, 696–710.
- PRICE, C. A., K. OGLE, E. P. WHITE und J. S. Weitz (2009): Evaluating scaling models in biology using hierarchical Bayesian approaches. *Ecology Letters* **12**, 641–651.
- PURVES, D. W., J. W. LICHSTEIN und S. W. Pacala (2007): Crown Plasticity and Competition for Canopy Space: A New Spatially Implicit Model Parameterized for 250 North American Tree Species. *PLoS ONE* **2**, e870.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- REINEKE, L. H. (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* **46**, 627–638.
- RICHARDS, A. E., D. I. FORRESTER, J. BAUHUS und M. SCHERER-LORENZEN (2010): The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* **30**(9), 1192–1208.
- SCHERER-LORENZEN, M., C. KÖRNER und E.-D. SCHULZE (2005): *Forest diversity and function*. *Ecol Studies* **176**, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 399 S.
- SCHRÖTER, M., W. HÄRDTLE und G. VON OHEIMB (2012): Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest. *European Journal of Forest Research* **131**, 787–798.
- SCHWARZ, G. (1978): Estimating the dimension of a model. *Anal Stat* **6**: 461–464.
- SPELLMANN, H. (1996): Leistung und Windstabilität von Fichten-Buchen-Mischbeständen. *Proc Dt Verb Forstl Forschungsanst, Sek Ertragskd*, in Neresheim, S. 46–56.
- STERBA, H. (1999): 20 Jahre Zielstärkennutzung in der „Hirschlacke“, *Stift Schlägl. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **170**(9): 170–175.
- SULTAN, S. E. (2000): Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**(12), 537–542.
- THORPE, H. C., R. ASTRUP, A. TROWBRIDGE und K. D. COATES (2010): Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management* **259**(8), 1586–1596.
- VANDERMEER, J. H. (1992): *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press, Cambridge [England]; New York, 237 S.
- WEST, G. B., B. J. ENQUIST und J. H. BROWN (2009): A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 7040–7045.
- WIRTH, C., J. Schumacher und E. D. SCHULZE (2004): Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe – a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology* **24**, 121–139.
- ZHANG, Y., H. Y. H. CHEN und P. B. REICH (2012): Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* **100**, 742–749.