

Zuwachstrend und Stressresilienz von Tanne und Fichte im Vergleich

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, der Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen der Georg-August-Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt sowie der Professur Waldbau und Waldwachstum der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf

(Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen)

E. UHL^{*}, C. AMMER¹, H. SPELLMANN², M. SCHÖLCH³ und H. PRETZSCH⁴

(Angenommen September 2013)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Immissionsschäden; Stressreaktion; Verschiebung der Realnische; Konkurrenzrelation; Baumartenwahl.

Forest decline induced by immissions; stress reaction; shift of realised niche; competitive strengths; species choice.

1. EINLEITUNG

Der Anteil der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) am Waldaufbau in Deutschland hat in den vergangenen zwei bis drei Jahrhunderten drastisch abgenommen. Zunächst wurde die Tanne vor allem dadurch zurückgedrängt, dass seitens der Forstwirtschaft die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) favorisiert bzw. die Verjüngung der Tanne durch großflächige Nutzungen und hohen Wildverbiss erschwert wurde. Seit dem Ende des 19. Jahrhunderts kamen Schädigungen der Tanne in den verschiedensten Regionen ihres Verbreitungsgebietes hinzu. Hohe Nadelverluste, verbunden mit starken Wuchsdepressionen, bis hin zum flächigen Absterben prägten den Begriff des „Tannensterbens“ (NEGER, 1908; WIEDEMANN, 1927; SCHÜTT, 1978). Besonders deutlich traten die entsprechenden Symptome ab Mitte der 1960er Jahre auf. Sie waren erstmals nicht nur an Tannen am Rande ihres Verbreitungsgebietes, sondern auch im gegenwärtigen Kerngebiet ihrer Verbreitung zu beobachten, so zum Beispiel im Schwarzwald, im Bayerischen Wald und in den Bayerischen Alpen (ELLING et al., 2007, S. 178f.). Damit fällt die Phase der stärksten

Schädigung mit der Phase besonders hoher Emissionsraten von Luftschadstoffen, insbesondere Schwefeldioxid zusammen. Das gegenwärtige Verbreitungsgebiet repräsentiert dabei vermutlich nicht das potentielle, denn die natürliche Ausbreitungsdynamik aus den eiszeitlichen Refugialgebieten war noch nicht abgeschlossen, als der Mensch durch waldbauliche Maßnahmen die Baumartenzusammensetzung der Wälder deutlich beeinflusste (GAUER und ALDINGER, 2005). Die Wiederausbreitung von Tanne und Fichte erfolgte nach der letzten Eiszeit auf unterschiedlichen Wegen. Während die an kühl feuchtes Klima angepasste Fichte in Alpentälern bzw. in eisfreien Gebieten in Nordosteuropa überdauerte und von dort aus die Gebirge und Mittelgebirge in Mitteleuropa besiedelte, wanderte die Tanne zunächst aus ihren eiszeitlichen Refugien in Südeuropa im Wesentlichen über drei Haupttäler der Alpen ein, bevor sie weiter nach Norden drang (FIRBAS, 1949; SCHÜTT et al., 2008).

Aufgrund ihrer zunehmenden Schädigung seit den 1960er Jahren verlor die Tanne als Wirtschaftsbaumart an Bedeutung und Zukunftsperspektiven. Erst als sich ab etwa Anfang der 1990er Jahre eine Erholung der Tanne nach Rückgang der Schwefelbelastung abzeichnete (WILSON und ELLING, 2002), erfuhr die Tanne als Alternative zur Fichte wieder mehr Beachtung. Dies insbesondere deshalb, weil für die Fichte durch den Klimawandel mit zunehmenden Trockenzeiten ein erhöhtes Anbaurisiko erwartet wird.

Weißtanne und Fichte weisen hinsichtlich ihrer tolerierten Nährstoffversorgung und Bodenversauerung eine weite Amplitude auf. Bezüglich der Wasserversorgung sind beide Baumarten empfindlich gegenüber Wassermangel und sommerlicher Trockenheit (ELLING, 2007; ZANG, 2010). Die Tanne hat hierbei jedoch Vorteile, weil sie mit ihrem Pfahl- bzw. Herzwurzelsystem den Boden besser erschließt (KÖLLING, 2004). Für mitteleuropäische Verhältnisse ergeben sich dadurch für beide Baumarten potenziell auf großer Fläche gute Wuchsverhältnisse. Unter welchen Verhältnissen die beiden Baumarten tatsächlich gedeihen, hängt aber auch noch von anderen Faktoren ab. So begrenzt beispielsweise die Empfindlichkeit der Tanne gegenüber Frösten ihre Verbreitung bis zu einer gewissen Höhenlage im Gebirge. Ihr hohes Schattenerträgnis verleiht ihr hingegen Vorteile bei der Etablierung und Entwicklung der Verjüngung in noch weitgehend geschlossenen Beständen mit tragbaren Wilddichten.

¹) Prof. Dr. CHRISTIAN AMMER, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D- 37077 Göttingen, Deutschland. E-Mail: Christian.Ammer@forst.uni-goettingen.de

²) Prof. Dr. HERMANN SPELLMANN, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Grätzelstr. 2, D-37079 Göttingen, Deutschland. E-Mail: Hermann.Spellmann@NW-FVA.de

³) Prof. Dr. MANFRED SCHÖLCH, Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3, D-85354 Freising, Deutschland. E-Mail: manfred.schoelch@hswt.de

⁴) Prof. Dr. HANS PRETZSCH, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Deutschland. E-Mail: hans.pretzsch@lrz.tum.de

^{*}) Korrespondierender Autor: Forstoberrat ENNO UHL, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D- 85354 Freising, Deutschland. E-Mail: enno.uhl@lrz.tum.de

Der Existenzbereich, in dem eine Art aufgrund ihrer Eigenschaften wachsen und sich vermehren kann, wird als Fundamentalnische bezeichnet. Dieser Bereich kann als n-dimensionaler Raum aufgefasst werden, der sich aus den Umweltbedingungen und aus der Ressourcenversorgung aufbaut, an welche diese Art angepasst ist (BEGON et al., 1991). Unter der Realnische werden die Umweltbedingungen und Ressourcenversorgung verstanden, unter denen eine Art im Wettstreit mit anderen gedeihen kann und räumlich verbreitet ist. Entscheidend für die von den Baumarten tatsächlich eingenommene Realnische in unbewirtschafteten Beständen ist deshalb die jeweilige interspezifische Konkurrenzsituation in Mischung. In der subatlantisch, gemäßigten Laubmischwaldzone Mitteleuropas dominiert die Buche. Sie vergesellschaftet sich bei zunehmender Höhenlage mit der Tanne, die in den Tannen-Buchenwäldern bzw. den sich daran anschließenden Bergmischwäldern eine bedeutende Rolle spielt (WALENTOWSKI et al., 2006). In den höheren Lagen lässt jedoch die Konkurrenzkraft von Buche und Tanne nach und beide Baumarten werden zunehmend von der Fichte abgelöst. Für die Weißtanne ergibt sich daraus, dass sie in tieferen Lagen vor allem in Konkurrenz zur Buche und in höheren Lagen in Konkurrenz zur Fichte steht und ihre Schwächung jeweils die Konkurrenzsituation der anderen Baumart verbessert. In bewirtschafteten Wäldern beeinflussen neben der inter- bzw. intraspezifischen Konkurrenz weitere Faktoren die Ausprägung der Realnische. Bei der Baumart Tanne sind es vor allem die Faktoren hohe Wilddichte und das jeweils angewandte waldbauliche Verjüngungsverfahren, die die Etablierung steuern.

Angesichts dieser unterschiedlichen ökologischen Charakteristika von Tanne und Fichte und ihrer künftigen Anbauwürdigkeit bei den sich abzeichnenden Klimaänderungen interessiert ihre aktuelle Entwicklung im Rein- und Mischbestand. Besondere Relevanz kommt den Interaktionen beider Arten in Mischbeständen zu (JENSEN, 1983), die unterschiedliche Entwicklungen zulässt. So war in der Vergangenheit, z.B. durch die Minderung der Vitalität der Tanne in Folge großregionaler Störfaktoren wie den luftgebundenen Schwefeleinträgen ein Nachlassen der Konkurrenzkraft der Tanne im Vergleich zu resistenteren Arten zu beobachten, was eine Verminderung der Produktivität der entsprechenden Mischbestände mit Weißtanne zur Folge hatte. Nach Erholung der Tanne in den letzten ein bis zwei Jahrzehnten könnte hingegen die Beteiligung der Tanne am Aufbau von Mischbeständen zu einer Stabilisierung der Wälder und einer Produktivitätssteigerung beitragen (PRETZSCH, 2003). Vor diesem Hintergrund erscheint eine vergleichende überregionale Betrachtung des von Weißtanne und Fichte in den letzten Jahrzehnten geleisteten Wachstums von besonderem Interesse. Im Mittelpunkt des vorliegenden Aufsatzes stehen daher folgende Fragestellungen

(i) Wie unterscheiden sich Tanne und Fichte in ihrer langfristigen Zuwachsentwicklung in Mitteleuropa?

(ii) Wie unterscheiden sich Tanne und Fichte in ihren Zuwachsreaktionen auf Trockenstress in den Jahren 1976 und 2003?

(iii) Wie hängen der langfristige Zuwachstrend und die Stressreaktionen auf Trockenheit (1976, 2003) von den jeweiligen Standortbedingungen ab?

Die Ergebnisse werden in ihren Konsequenzen für die Ökosystemdynamik und die forstwirtschaftliche Praxis diskutiert. Insbesondere werden wichtige Schlussfolgerungen für die Anbauwürdigkeit der Tanne zur Anpassung mitteleuropäischer Bestände an den Klimawandel und Extremereignisse abgeleitet.

2. MATERIAL

Zur vergleichenden Untersuchung des Zuwachs- und Resilienzverhaltens von Tanne und Fichte wurden ältere Mischbestände aus beiden Baumarten entlang eines ökologischen Gradienten von Nord- bis Süddeutschland beprobt. Geeignete Mischbestände wurden in Bayern mit Hilfe der Betriebsinventurdaten des Staatswaldes ermittelt. Suchkriterien waren neben dem Altersrahmen von 80 bis 120 Jahren ein Grundflächenanteil beider Baumarten von mindestens 90% am Inventurpunkt sowie ein Grundflächenanteil einer Baumart von mindestens 30%. In Niedersachsen erfolgte die Auswahl der Probestände ebenfalls anhand einer Analyse der Forsteinrichtungsdaten des Landeswaldes und einer nachfolgenden Befragung der Forstämter, die zusätzlich geeignete Bestände lieferte. Dabei kamen für die Bestandesauswahl die gleichen Kriterien (Alterspektrum, Mischungsanteile) zur Anwendung. In Bayern wurden insgesamt 13 Standorte beprobt, in Niedersachsen neun. Bis auf eine Ausnahme (Nr. 30, Dassel) waren Tanne und Fichte in den Beständen einzelbaumweise bis gruppenweise gemischt. *Abbildung 1* zeigt die Lage der einzelnen Standorte.

Die Probepunkte wurden auf Basis der standortserkundlichen Kartierung so ausgewählt, dass damit ein breites, standörtliches Spektrum abgedeckt war und der Untersuchung somit hinsichtlich der Wasser- und Nährstoffversorgung ein weiter ökologischer Gradient zugrunde lag. So weisen die Standorte eine Spanne der durchschnittlichen Jahrestemperatur von minimal 6,2°C und maximal 8,9°C auf. Die mittleren Jahresniederschläge schwanken von 670 mm am Probepunkt 34 (Nienburg) bis 1262 mm in Sonthofen (Nr. 9 und 10). Für jeden Versuchsstandort wurden Klimadaten zu Temperatur und Niederschlag in täglicher Auflösung von nahegelegenen Messstationen des Deutschen Wetterdienstes verwendet. Die Nährstoffversorgung, abgeleitet aus dem Schlüssel für die Standortseinheit reicht von nährstoffarm bis sehr gute Nährstoffversorgung. *Tabelle 1* gibt einen Überblick über die standörtlichen und klimatischen Verhältnisse der Probestandorte. Durch die Beprobung von Mischbeständen konnte sichergestellt werden, dass Tanne und Fichte an den Probestandorten jeweils standortsgleich aufgewachsen sind.

Pro Standort wurden in Bayern jeweils sechs vorherrschende Tannen und Fichten (in einem Fall sieben) analysiert. In den niedersächsischen Probeständen wurden jeweils fünf vorherrschende bzw. herrschende Tannen und Fichten vermessen. Auf zwei Standorten umfasste die Probebaumanzahl lediglich eine bzw. vier Tannen. In einem Fall konnten keine entsprechenden

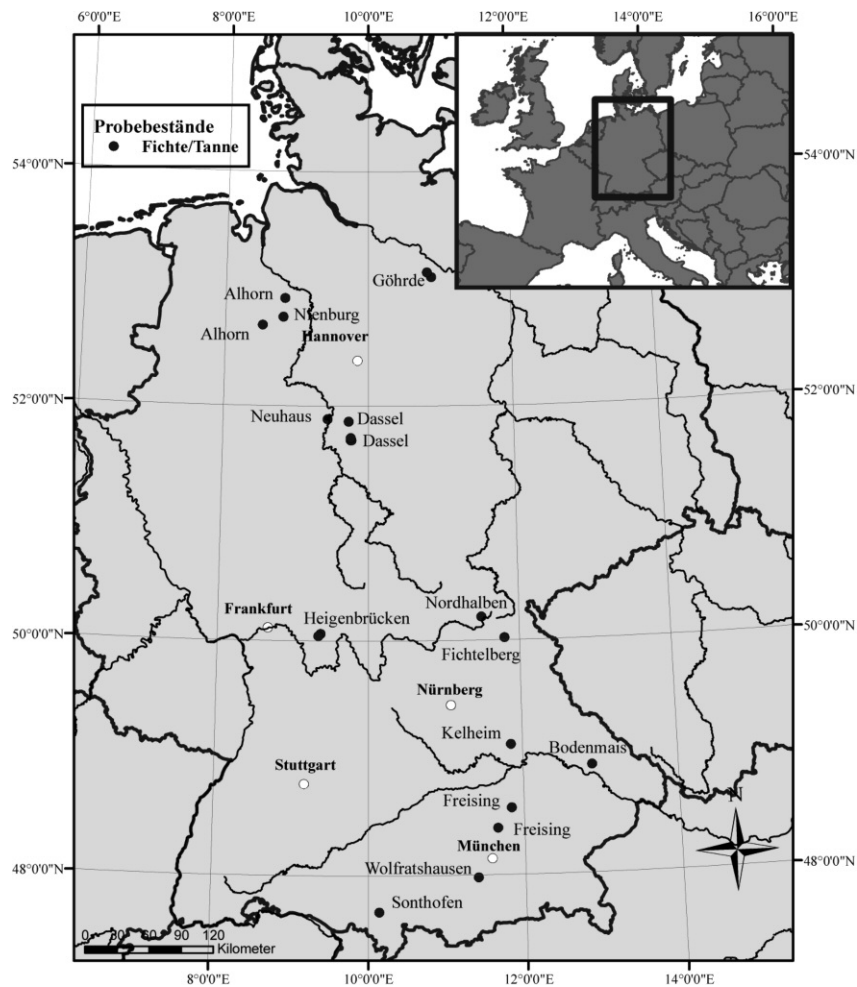


Abb. 1

Untersuchungsraum mit Lage der Probestände.
Locations of the sample stands.

Tab. 1

Lage und Standortinformationen zu den Probestandorten.
Site conditions of sample plots.

Probe- fläche	Forstbetrieb/ Forstamt	Standortsklasse	Klimastation	Zeitraum vorh.	Temperatur	Niederschlag	de Martonne-
					(°C)	(mm)	Index
				Klimawerte	Mittelwerte von 1960 bis 2009		
Bayern							
1	Freising	trocken / nährstoffreich	Weihenstephan	1940 - 2009	7,8	790	44,5
2	Freising	trocken / nährstoffarm	Weihenstephan	1940 - 2009	7,8	790	44,5
3	Kelheim	mäßig frisch / nährstoffreich	Parsberg	1950 - 2009	7,7	804	45,5
4	Kelheim	mäßig frisch / nährstoffarm	Parsberg	1950 - 2009	7,7	804	45,5
5	Heigenbrücken	mäßig frisch / nährstoffarm	Bischbrunn	1968 - 2006	7,9	971	54,2
6	Heigenbrücken	mäßig frisch / nährstoffreich	Bischbrunn	1968 - 2006	7,9	971	54,2
7	Nordhalben	trocken / nährstoffreich	Kronach	1949 - 2009	8,4	809	43,9
8	Fichtelberg	trocken / nährstoffarm	Fichtelberg	1948 - 2009	6,2	1142	70,8
9	Sonthofen	frisch / nährstoffreich	Kempten	1952 - 2009	7,2	1262	73,4
10	Sonthofen	frisch / nährstoffarm	Kempten	1952 - 2009	7,2	1262	73,4
11	Bodenmais	frisch / nährstoffreich	Metten	1941 - 2009	8,1	973	53,8
12	Bodenmais	frisch / nährstoffarm	Metten	1941 - 2009	8,1	973	53,8
13	Wolfratshausen	frisch / nährstoffreich	Ammerland/Attenkam	1941 - 2009	7,9	1130	63,2
Niedersachsen							
				Mittelwerte von 1960 bis 1990			
30	Dassel	frisch/ nährstoffreich	Mohringen-Fredelsloh, Mohringen-Lutterbeck	1960 - 1990	8,8	821	43,8
31	Neuhaus	frisch / nährstoffreich	Höxter-Stahle, Bevern	1960 - 1990	8,8	809	43,2
32	Dassel	mäßig frisch / nährstoffreich	Eimen-Vorwohle, Bevern	1960 - 1990	8,8	851	45,2
33	Dassel	frisch / sehr gute Nährstoffversorgung	Mohringen-Fredelsloh, Mohringen-Lutterbeck	1960 - 1990	8,8	821	43,8
34	Nienburg	frisch / nährstoffreich	Ehrenburg-Stocksdorf, Bremen	1960 - 1990	8,7	670	35,6
35	Ahlhorn	frisch / nährstoffarm	Barnstorf, Diepholz	1960 - 1990	8,9	700	37,0
36	Ahlhorn	mäßig frisch / nährstoffreich	Bassum-A, Bremen	1960 - 1990	7,7	711	38,2
37	Göhrde	mäßig frisch / nährstoffarm	Zienitz, Lüchow	1960 - 1990	8,6	704	37,9
38	Göhrde	trocken / nährstoffarm	Zienitz, Lüchow	1960 - 1990	8,6	704	37,9

Fichten im Probestand gefunden werden (Tabelle 2). Die einzelnen Probestämme wurden in den Untersuchungsbeständen so ausgewählt, dass eine gegenseitige Beeinflussung auszuschließen war (ausreichende Abstände). Die Probenflächengröße schwankte in Abhängigkeit vom Bestandesalter und jeweiligen Mischungsanteil von Tanne und Fichte.

Als Probestämme wurden ausschließlich herrschende Bäume der Kraft'schen Klassen I und II verwendet. Das Messprogramm an jedem Probestamm umfasste die Erhe-

bung des Brusthöhendurchmessers (BHD) in 1,3 m Stammhöhe mittels Umfangmaßband, der Baumhöhe und der Höhe des Kronenansatzes mittels Ultraschallmessung (Vertext IV, Haglöff). Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Baumdimensionsgrößen aller Probestämme getrennt nach den bayerischen und niedersächsischen Teilkollektiven. Die Datenerfassung der bayerischen Probestämme erfolgte im Herbst 2009, die der niedersächsischen im Herbst 2010 (ZELLNER, 2011; RIS, 2012). Das Alter der Bäume für das Teilkollektiv Bayern wurde

Tab. 2

Baum- und Bestandsinformationen der Probestflächen in Bayern und Niedersachsen.
Tree and stand information of sample plots in Bavaria and Lower Saxony.

Probestflächen- nummer Bayern	N (Probe- bäume)	BHD [cm]		Höhe [m]		Alter [Jahre]		Oberhöhen- bonität (Fichte) [m]	
		Mittelwert	min-max	Mittelwert	min-max	Mittelwert	min-max		
1	Fichte	6	46,37	34,6 - 55,2	32,0	28,6 - 36,3	76	61 - 90	37
	Tanne	6	54,53	41,5 - 66,8	34,4	32,1 - 36,0	80	79 - 81	
2	Fichte	6	49,67	42,0 - 63,0	36,9	31,4 - 40,3	104	99 - 109	36
	Tanne	6	53,33	46,0 - 67,0	33,8	30,7 - 37,1	125	119 - 132	
3	Fichte	7	50,83	40,0 - 63,0	31,8	28,8 - 37,4	76	60 - 96	36
	Tanne	6	56,67	47,0 - 71,0	29,4	19,2 - 31,9	76	64 - 82	
4	Fichte	6	52,00	43,0 - 61,0	29,9	25,8 - 33,7	113	82 - 133	28
	Tanne	6	56,83	45,0 - 65,0	30,4	28,4 - 33,5	113	102 - 121	
5	Fichte	6	55,50	49,0 - 65,0	32,1	30,4 - 33,4	88	85 - 92	34
	Tanne	6	77,67	66,0 - 89,0	32,0	27,4 - 35,8	105	100 - 107	
6	Fichte	6	59,83	53,0 - 70,0	32,2	25,6 - 35,2	90	85 - 94	34
	Tanne	6	61,17	48,0 - 75,0	33,4	29,7 - 35,8	101	95 - 106	
7	Fichte	6	60,97	54,5 - 71,1	37,3	33,9 - 40,3	137	121 - 162	34
	Tanne	6	62,60	54,1 - 71,5	34,4	32,7 - 40,2	151	133 - 158	
8	Fichte	6	61,12	57,9 - 64,0	29,2	26,3 - 32,3	102	70 - 136	29
	Tanne	6	57,58	47,0 - 69,9	26,5	23,0 - 30,8	110	70 - 141	
9	Fichte	6	66,07	63,7 - 68,0	40,1	37,6 - 43,5	107	100 - 112	39
	Tanne	6	65,10	57,3 - 73,0	37,9	36,0 - 40,0	109	104 - 115	
10	Fichte	6	67,03	56,9 - 75,5	33,5	31,7 - 36,0	147	99 - 168	30
	Tanne	6	65,15	51,8 - 88,5	31,9	25,7 - 38,5	121	93 - 161	
11	Fichte	6	67,93	56,0 - 76,6	35,1	32,5 - 36,7	128	119 - 135	32
	Tanne	6	74,12	63,0 - 91,7	34,5	32,5 - 38,0	124	119 - 133	
12	Fichte	6	64,10	52,8 - 73,3	30,6	29,1 - 33,9	137	130 - 148	27
	Tanne	6	65,52	54,1 - 81,5	29,4	26,8 - 33,4	133	125 - 143	
13	Fichte	6	59,02	56,6 - 61,8	35,6	33,1 - 38,1	122	107 - 131	33
	Tanne	6	58,43	51,2 - 73,0	34,9	33,0 - 38,4	131	119 - 142	
Mittel	Fichte	79	58,50	34,6 - 76,6	33,6	25,6 - 43,5	110	60 - 168	
	Tanne	78	62,20	41,5 - 91,7	32,5	19,2 - 40,2	114	64 - 161	
Niedersachsen									
30	Fichte	-	-	-	-	-	-	-	33
	Tanne	5	72,0	63,2 - 85,5	34,0	31,8 - 35,2	123	-	
31	Fichte	5	48,3	44,5 - 50,6	33,9	32,4 - 34,7	89	-	36
	Tanne	1	64,0	64,0 - 64,0	34,2	34,2 - 34,2	96	-	
32	Fichte	5	53,4	48,1 - 59,2	31,2	29,7 - 32,6	70	-	37
	Tanne	5	66,8	61,1 - 76,8	32,9	31,7 - 34,6	93	-	
33	Fichte	5	58,4	51,1 - 72,8	35,2	34,1 - 37,8	124	-	33
	Tanne	4	58,5	55,0 - 62,3	35,5	34,2 - 36,7	126	-	
34	Fichte	5	44,1	39,0 - 48,8	28,3	26,6 - 29,9	35	-	56
	Tanne	5	53,5	45,9 - 61,4	25,2	23,8 - 26,6	86	-	
35	Fichte	4	46,7	40,1 - 55,0	30,1	28,8 - 31,4	72	-	36
	Tanne	5	58,9	44,9 - 70,0	30,7	28,6 - 31,7	103	-	
36	Fichte	5	43,3	38,3 - 53,0	29,1	28,3 - 29,9	55	-	41
	Tanne	5	51,3	47,6 - 57,9	31,7	30,5 - 32,4	37	-	
37	Fichte	5	34,8	29,6 - 41,1	23,6	22,5 - 25,7	43	-	41
	Tanne	5	42,3	35,0 - 50,2	26,6	22,8 - 29,1	58	-	
38	Fichte	5	44,6	33,0 - 56,0	27,4	24,1 - 30,7	87	-	29
	Tanne	5	61,0	46,0 - 74,0	27,7	26,7 - 28,8	66	-	
Mittel	Fichte	39	46,7	34,8 - 58,4	29,8	23,6 - 35,2	72	-	
	Tanne	40	58,7	42,3 - 71,9	30,9	25,2 - 35,5	88	-	

* Der hohe Wert für die Oberhöhenbonität der Probestfläche 34 lässt sich auf das junge Alter der Fichten und die damit verbundene Fehlerquelle bei der Interpolation zurückführen.

durch Auszählen der Jahrringe bis zum Kern ermittelt. Da für das Teilkollektiv Niedersachsen zwar Bohrungen durchgeführt wurden, häufig allerdings keine Kernbohrungen vorlagen, wurde das Alter der Bäume aus den Bestandesdaten der Revierbücher übernommen.

An jedem Probestaum wurden jeweils zwei Bohrkerne mit einem Zuwachsbohrer (Haglöff) in 1,3 m Baumhöhe entnommen. Die Entnahme erfolgte dabei aus zwei, um 90° versetzten Richtungen (Nordost, Südost), um etwaige Zuwachshunterschiede innerhalb eines Jahrrings aufgrund nicht konzentrischer Stammquerschnittsflächen auszugleichen.

3. METHODEN

3.1 Bohrkernanalyse

Die Bohrkern wurden einzeln auf Objektträger aufgeklebt und zur besseren Sichtbarmachung der Jahrringe kornabgestuft (Körnung 80 bis 200) mit Sandpapier geschliffen. Die anschließende Jahrringmessung erfolgte mit dem Messtisch LINTAB (Rinntech). Eine visuelle Synchronisation zunächst der zwei Jahrringserien pro Baum und dann aller Serien wurde mit Hilfe des Programms TSAP-Win (Rinntech) durchgeführt. Zur Identifizierung fehlender beziehungsweise falscher Jahrringe wurden die Jahrringserien zusätzlich mit den in TSAP-Win implementierten, statistischen Tests Gleichläufigkeit (GLK) nach ECKSTEIN und BAUSCH (1969) sowie student's t-Test der Korrelationskoeffizienten nach BAILLIE und PILCHER (1973) geprüft. Anschließend wurde aus den zwei Bohrkernen eines Probebaumes eine mittlere Jahrringserie berechnet.

3.2 Zuwachstrendanalyse

Die Analyse des Zuwachsniveaus von Fichte und Tanne beschränkt sich im Folgenden auf die Zeitspanne von

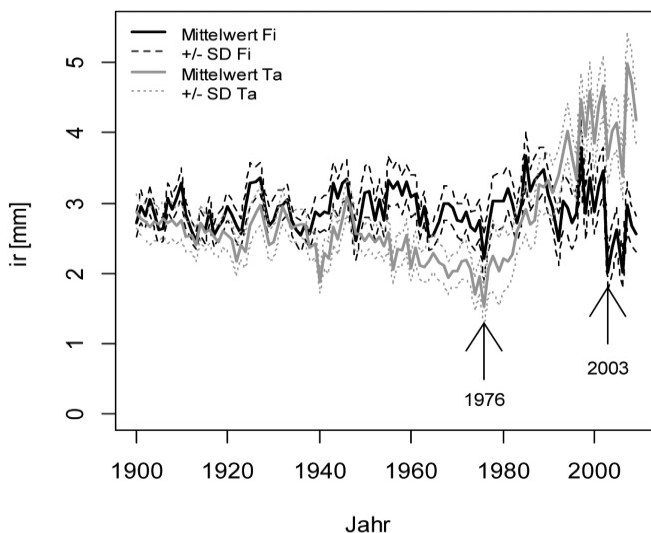


Abb. 2

Mittlerer Zuwachsgang und 2-fache Standardabweichung aller erfassten Tannen und Fichten, dargestellt anhand der Jahrringbreite in mm. Die extremen Trockenjahre 1976 und 2003 werden durch Pfeile verdeutlicht.

Mean ring width (thick lines) and double standard deviation (dashed lines) of all Silver firs (grey) and Norway spruces (black). Perpendicular lines indicate the dry years 1976 and 2003.

1900 bis 2009. Der Zeitraum vor 1900 ist durch zu wenige Jahrringmesswerte repräsentiert. *Abbildung 2* zeigt den durchschnittlichen, jährlichen Jahrringzuwachs aller erfassten Bäume für die einzelnen Jahre des Betrachtungszeitraums, getrennt nach den Baumarten Tanne und Fichte.

Um den natürlichen Alterstrend und mögliche Zuwachsschwankungen zwischen verschiedenen Jahren bei der Analyse des Zuwachsniveaus der unterschiedlich alten Bäumen zu berücksichtigen, wurde ein regressionsanalytischer Ansatz unter Verwendung eines generalisierten, additiven gemischten Modells (GAMM) gewählt (ZUUR et al., 2009). Dieses hat den Vorteil, nicht linear wirkende Effekte auf das Zuwachsniveau wie beispielsweise den Alterstrend über nichtparametrische Glätter in einem linearen Modell integrieren zu können. Die Modellgleichung (1) beinhaltet deshalb als unabhängige Variablen das Baumalter und das Kalenderjahr in Wechselwirkung mit der Baumart:

$$ir_{ij} = a_0 + f_1(\text{Jahr}_j, \text{Art}_i) + f_2(\text{Jahr}_{ij}, \text{Art}_i) + b_i + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

In der Formel steht ir für die Jahrringbreite, $Jahr$ für das Kalenderjahr, Art für die Baumart und $Alter$ für das Baumalter. Der Index i repräsentiert die einzelnen Bäume, j die einzelnen Beobachtungen. f_1 und f_2 sind nichtparametrische Glättungsfunktionen, die den Einfluss des Kalenderjahres und des Baumalters nach Baumart differenziert beschreiben. Der Koeffizient a_0 gibt den Interzept an, b_i quantifiziert zufällige Effekte auf Ebene des Baumes ($b_i \sim N(0, \tau^2)$), damit wird die Autokorrelation auf Baumebene berücksichtigt. ε repräsentiert die Reststreuung ($\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$). Für diese Modelle werden im Vergleich zu parametrischen Modellen keine Parameterschätzwerte angegeben, der Effekt wird lediglich graphisch wieder gegeben.

Zur Identifizierung möglicher Wechsel im Zuwachsniveau wurden die Jahrringserien einer Bruchpunktanalyse unterzogen. Dabei werden signifikante Unterschiede im gemittelten Zuwachs zwischen einzelnen Zuwachsperioden eines Baumes mit Hilfe der Wahrscheinlichkeits-Teststatistik ermittelt. Die Analysen erfolgten mit dem R package „changeoint“ (KILLICK und ECKLEY, 2013) unter Verwendung der Funktion für multiple Bruchpunkte.

3.3 Resilienzanalyse

Zur Analyse der Zuwachsreaktion von Tanne und Fichte auf kurzfristige Stressereignisse wurden die beiden Trockenjahre 1976 und 2003 herangezogen. Beide Jahre repräsentierten sich als die trockensten der letzten 40 Jahre in Mitteleuropa. Im Schnitt lag die Mitteltemperatur der Monate Mai bis August um 5–6°C über dem langjährigen Mittel. Die Niederschlagssummen lagen für die Monate Februar bis April und Juli bis September bis zu 50% unter der langfristigen Niederschlagsmenge für diese Monate. Beide Jahre unterschieden sich dadurch, dass 1976 die Trockenheit im Frühjahr begann und bis in den Sommer anhielt, wohingegen die Trockenphase 2003 während der Monate Mai und Juni kurzfristig unterbrochen war, um im Juli und August sogar in eine aride Periode überzugehen (PRETZSCH et al., 2012). In beiden Jahren zeigten Tanne

und Fichte deutliche Zuwachseinbrüche (*Abbildung 2*). Als Reaktionsmaße wurden die Indizes Rt (Resistenz) und Rs (Resilienz) nach LLORET et al. (2011) berechnet. Rt setzt dabei den Zuwachs eines oder mehrerer Jahre mit ungünstigen Wuchsbedingungen (hier 1976 bzw. 2003) zum durchschnittlichen Zuwachs einer vorangegangenen Referenzperiode ins Verhältnis und zeigt damit den Zuwachseinbruch aufgrund der Stresssituation an. Die Resilienz (Rs) ergibt sich aus dem Verhältnis des durchschnittlichen Zuwachses einer Periode, die sich an das Extremereignis anschließt und dem Zuwachs der dem Stressereignis vorangegangenen Referenzperiode. Sie ist damit ein Maß für die Fähigkeit eines Baumes nach einer Störung das vorige Zuwachsniveau zu halten. Auf die Berechnung des Parameters Rc (Recovery) wurde verzichtet, da er redundant ist (PRETZSCH et al., 2012) und sich aus den beiden vorgenannten Indizes ableiten lässt. Insgesamt wurden Referenzperioden mit drei, vier und fünf Jahren getestet. In der Ergebnisdarstellung wird lediglich auf die fünfjährige Referenzperiode Bezug genommen, alle anderen zeigen tendenziell gleiche Reaktionsmuster. In der Modellgleichung (lineares gemischtes Modell) zur Schätzung der Resilienz-Parameter Rt und Rs

$$R_{ijk} = a_0 + a_1 Art_{ij} + a_2 Phase_k + a_3 Bhd_{ij} + a_4 Art_{ij} \cdot Phase_k + b_i + b_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

wurden die Baumart (Art), die Trockenereignisse der Jahre 1976 und 2003 (Phase), als Faktoren berücksichtigt. Die Tanne und das Jahr 2003 wurden hinsichtlich der Faktoren Art und Phase jeweils als 1 kodiert. Die Baumdimension ging in Form der metrischen Größe des Brusthöhendurchmessers (Bhd) ein. Zusätzlich wurden die Wechselwirkungen zwischen Baumart und Phase berücksichtigt. $a_0 \dots a_4$ bezeichnen die Schätzparameter. b_i und b_{ij} sind Zufallseffekte auf Bestandes- und Baumebene, ε_{ijk} repräsentiert die Reststreuung ($b_i \sim N(0, \tau^2)$, $b_{ij} \sim N(0, \tau^2)$, $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$).

3.4 Analyse der Standorteffekte

Zur Untersuchung eines möglichen Standorteffektes, sowohl auf das langfristige Zuwachsniveau als auch auf das Resilienzverhalten wurden zur Differenzierung der unterschiedlichen Versuchsstandorte verschiedene Parameter herangezogen. Zum einen erfolgte eine Standortsgüteeinschätzung über die Oberhöhenbonität. Dazu wurde eine mittlere Oberhöhe aus allen Fichten eines Standortes über den Ertragstafelfächer von ASSMANN und FRANZ (1963), mäßige Durchforstung, hergeleitet.

Eine weitere Charakterisierung des Standortes erfolgte über den Ariditätsindex (Ma) von DE MARTONNE (1926). Dieser stellt ein Maß für die Wasserversorgung dar und wurde hier über die jährliche Niederschlagsmenge (Ns in mm) und durchschnittlicher Jahrestemperatur (T in °C) hergeleitet:

$$Ma = \frac{Ns(mm)}{T(^{\circ}C) + 10} \quad (3)$$

Ein hoher Wert bezeichnet eher gute Wuchsbedingungen, ein niedriger Wert entsprechend ungünstige Verhältnisse. Bei Periodenbetrachtungen wurde für die jeweilige Periode ein durchschnittlicher Ma aus dem

arithmetischen Mittel der Einzeljahre berechnet. Für die Standortscharakterisierung wurde ein durchschnittlicher Index aus den Jahren 1960 bis 1990 ermittelt.

Zur Identifizierung möglicher Standorteffekte auf das Zuwachsverhalten der untersuchten Bäume wurden die Formeln (1) und (2) um entsprechende unabhängige Variablen, die den Standort charakterisieren erweitert. Die Probestfläche 34 blieb bei der Betrachtung der Oberhöhe aufgrund ihres unplausiblen Wertes unberücksichtigt.

Für die bayerischen Standorte wurden zusätzlich für die Jahre 1978 und 1993 Schwefelbelastungswerte in Form von Schwefelgehalten in Fichtennadeln aus Karten abgegriffen (ELLING und PFAFFELMOSER, 1997). Die Werte liegen nur für den Zeitraum 1978 bis 1993 vor, wobei 1978 in eine Phase hoher Schwefeldioxydemissionen fällt. 1993 war bereits eine deutliche Reduktion der Emissionsmenge messbar. Da der Schwefelgehalt in Fichtennadeln und der Luftschwefelgehalt gut miteinander korrelieren, kann er als Maß für die standortsbezogene Schwefelbelastung herangezogen werden (ELLING und PFAFFELMOSER, 1997). Im Jahr 1978 herrschte im Allgemeinen eine deutlich höhere Schwefelbelastung auf allen bayerischen Probestandorten als 1993. Die Wirkung der Schwefelbelastung auf den Zuwachs wird über folgendes, lineares gemischte Modell geprüft:

$$ir_{ij} = a_0 + a_1 Bhd_{ij} + a_2 Art_i + a_3 S_j + a_4 Bhd_{ij} \cdot Art_i + a_5 S_j \cdot Art_i + b_i + b_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (4)$$

Die Variable S repräsentiert den Schwefelgehalt der Fichtennadeln am jeweiligen Standort in $\mu\text{g/g}$.

Alle statistischen Analysen wurden mit dem Statistikprogramm R durchgeführt (R CORE TEAM, 2012).

4. ERGEBNISSE

4.1 Langfristige Zuwachstrends von Fichte und Tanne im Vergleich

Wird der durchschnittliche Jahrringzuwachs aller betrachteten Tannen am durchschnittlichen Zuwachs aller betrachteten Fichten relativiert, so zeigen sich Phasen unterschiedlichen Zuwachsniveaus (*Abbildung 3*). Während zu Beginn des 20sten Jahrhunderts die Zuwachsraten beider Baumarten in etwa gleich waren, so fiel ab etwa 1940 das Zuwachsniveau der Tanne unter jenes der Fichte. Ab etwa 1980 setzte dann eine Trendumkehr mit Steigerung des Zuwachses bei der Tanne ein, die zu einem deutlich höheren Zuwachs als bei der Fichte in den letzten 20 Jahren führte.

Das allgemeine additive Modell (Formel 1) macht den allgemeinen Zuwachstrend beider Baumarten deutlich. Es erbringt ein höchst signifikantes Zuwachsniveau (Interzept) von 2,9 mm für den Zeitraum von 1900 bis 2009. Dieses wird durch einen jeweils baumartenspezifischen Alters- und Jahrestrend modifiziert (Irrtumswahrscheinlichkeit beider Glätter: $p < 0,001$). *Abbildung 4* zeigt auf der rechten Seite den Alterstrend beider Baumarten an. Erwartungsgemäß nimmt mit zunehmendem Alter die Zuwachsleistung ab. Dabei verhalten sich Tanne und Fichte relativ ähnlich, wobei die Tanne in jüngeren Jahren ein zunächst geringeres Wachstum als die Fichte zeigt, im Alter von 50 bis 100 Jahren aber die Fichte übertrifft. Überschneiden sich die 95%-Kon-

fidenzintervalle (graue bzw. gestrichelte Bereiche) nicht, deutet dies auf einen signifikanten Unterschied zwischen beiden Baumarten hin.

Von 1900 bis 2009 zeigt sich eine allgemeine Steigerung des Zuwachsniveaus bei beiden Baumarten (Abbildung 4, links). Der Wachstumstrend flacht ab etwa 1950 bei beiden Baumarten ab, wobei die Fichte auf einem höheren Niveau als die Tanne stagniert. Diese Phase

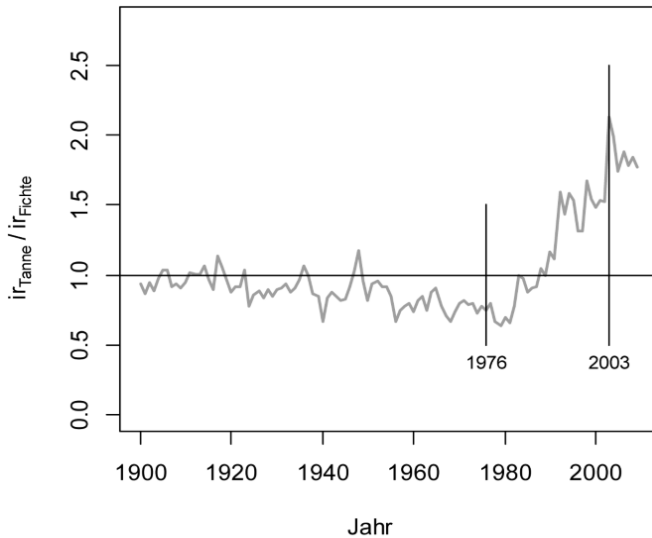


Abb. 3

Am Jahrringzuwachs der Fichte relativierter Zuwachsverlauf der Tanne (graue Linie) für den Zeitraum 1900 bis 2009.

Die extremen Trockenjahre 1976 und 2003 sind durch senkrechte Linien verdeutlicht.

Mean yearly ring width of Silver fir (grey line) in relation to Norway spruce from 1900 to 2009.

Perpendicular lines indicate the dry years 1976 and 2003.

koinzidiert mit dem Zeitraum hoher Schwefelemissionsraten in Deutschland. Der Unterschied zwischen Fichte und Tanne liegt in dieser Phase bei etwa einem mm Jahrringbreite. Anschließend nehmen bei beiden Baumarten die Zuwachsraten zu. Während der Fichtenzuwachs ab etwa 1995 asymptotisch einschwingt, zeigt die Tanne weiter eine deutliche Zuwachszunahme in den letzten Jahren. Der jahresbezogene Zuwachsunterschied zwischen Tanne und Fichte liegt in den letzten Jahren bei ca. zwei mm zugunsten der Tanne.

Abbildung 5 zeigt die relative Häufigkeit signifikanter positiver Zuwachssprünge getrennt nach den Baumarten Tanne und Fichte. Positiv bedeutet in diesem Zusammenhang, dass das mittlere Zuwachsniveau nach dem Bruchpunkt signifikant höher liegt als jenes davor. Die durchgezogenen Linien markieren die baumartenspezifischen durchschnittlichen relativen Häufigkeiten positiver Bruchpunkte für den betrachteten Zeitraum. Insgesamt zeigt sich die Tanne mit dem höheren Durchschnittswert reaktionsfreudiger als die Fichte. Eine deutliche Trendwende im Zuwachs beider Baumarten ab etwa 1980 zeichnet sich wie in Abbildung 4 (links) auch bei der Betrachtung signifikanter Zuwachssprünge ab. Die Bruchpunktanalyse zeigt ab diesem Zeitpunkt eine deutliche Zunahme der positiven Zuwachsniveausprünge. Dabei traten bei der Tanne wesentlich häufiger Zuwachszunahmen auf als bei der Fichte.

4.2 Stressreaktionen von Fichte und Tanne im Vergleich für die Jahre 1976 und 2003

Neben der weiter oben beschriebenen, annähernd gleichen Stresssituation der Waldbäume durch Trockenheit in den Jahren 1976 und 2003 unterscheiden sich beide Jahre in den meisten Regionen Deutschlands durch

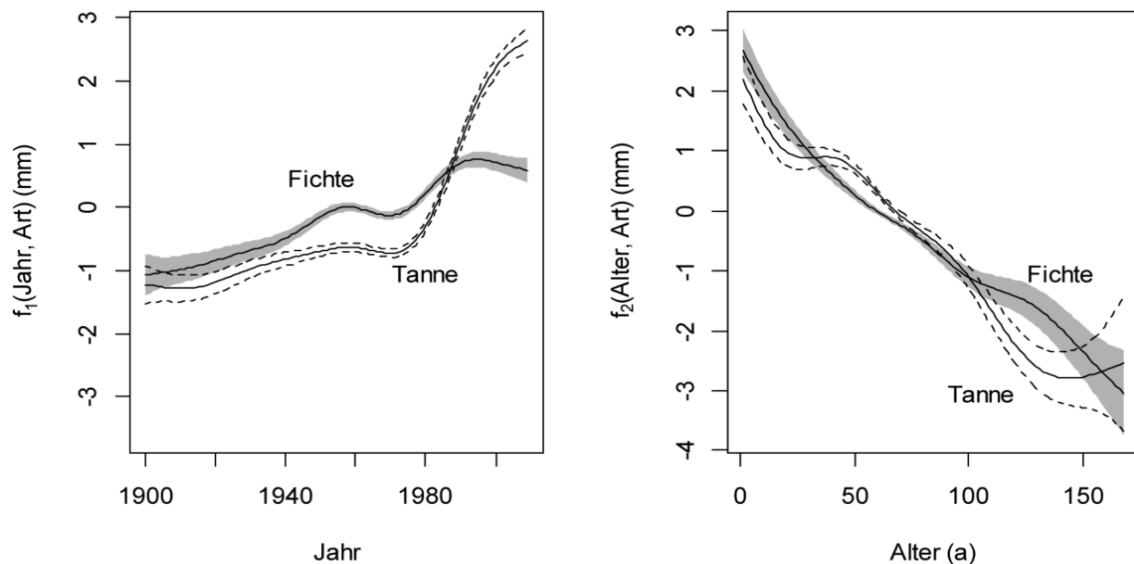


Abb. 4

Jahres- (links) und altertrendbezogener (rechts) Effekt auf den Zuwachsverlauf von Tanne und Fichte.

$f_1(\text{Jahr}, \text{Art})$ gibt den geglätteten Zuwachsverlauf unter Berücksichtigung der Wechselbeziehungen zwischen dem Kalenderjahr und der Baumart wieder, $f_2(\text{Alter}, \text{Art})$ den geglätteten, baumartenspezifischen Alterstrend als Ergebnis der Modellgleichung 1.

Effect of calendar year (left) and age trend (right) on growth of Silver fir and Norway spruce.

$f_1(\text{Jahr}, \text{Art})$ and $f_2(\text{Alter}, \text{Art})$ represent the smoothed trend of year and tree age regarding interactions between year and species (f_1) and between tree age and species (f_2).

unterschiedlich hohe Werte an Schwefeldioxidimmissionen. Mitte der 70er Jahre hatte die immissionsbedingte Schwefelbelastung der Waldbäume in Deutschland einen Höhepunkt erreicht. Diese Belastung reduzierte sich bis heute auf etwa 10% der damaligen Werte. Insofern differieren beide Jahre in der Kombinationswirkung beider Stressoren auf das Baumwachstum. Für die Fichte spielt sich dabei das Zuwachsniveau in den Referenzperioden vor (1971 bis 1975, bzw. 1998 bis 2002) und nach (1977 bis 1981, bzw. 2004 bis 2009) dem jeweiligen Trockenereignis auf einem relativ konstanten Level ab (Abbildung 6). Auch wenn sich der mittlere Zuwachs der Erholungsphase nach 2003 von dem von 1976 unterscheidet, so sind die entsprechenden Werte für Rt (1976: 0,72; 2003: 0,64) und Rs (1976: 0,99; 2003: 0,80) nicht signifikant voneinander verschieden, wie in Tabelle 3 am Signifikanzwert der Variable „Phase“ ersichtlich.

Bei der Tanne fällt visuell der Unterschied im allgemeinen Zuwachsniveau zwischen den betrachteten Trockenereignissen auf (Abbildung 6). So liegt der Zuwachs der Tanne 1976 unter, im Jahr 2003 dagegen deutlich über dem der Fichte. Grundsätzlich unterscheiden sich aber Tanne und Fichte nicht signifikant in Rt und Rs voneinander (Tabelle 3). Jedoch zeigt die Tanne beim Trockenereignis 2003 ein signifikant vom allgemeinen Trend abweichendes Reaktionsmuster (signifikante Interaktion der Variablen Art und Phase). Rt liegt hier um 19 Prozentpunkte höchst signifikant und Rs um 26 Prozentpunkte signifikant höher (Tabelle 3) als die korrespondierenden Werte der Fichte. Die durchschnittlichen Werte für Rt und Rs betragen für die Tanne 1976 0,73 bzw. 0,91 und 2003 0,84 respektive 0,99. Der Schätzwert für den mit dem Bhd verbundenen Para-

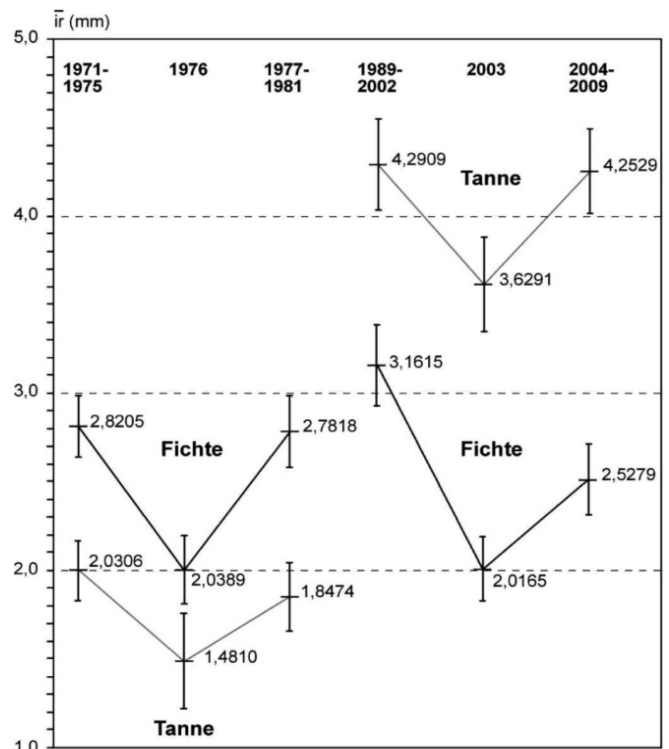


Abb. 6

Mittlere Zuwächse und einfacher Standardfehler für Fichte und Tanne in den Trockenjahren 1976 und 2003 und den jeweiligen Referenzperioden.

Mean growth and standard error of Silver fir and Norway spruce during the dry years 1976 and 2003 and during the respective, 5-years precedent and subsequent reference periods.

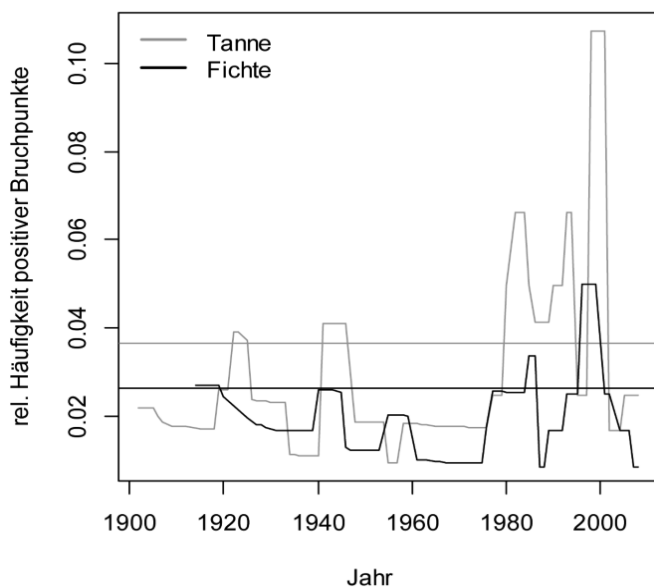


Abb. 5

An der Anzahl der pro Jahr vorhandenen Jahrringe relativierte Häufigkeit von positiven Bruchpunkten in den Jahrringserien im Zeitraum von 1900 bis 2009. Die mittlere Häufigkeit für diesen Zeitraum ist jeweils durch die waagerechte Linie markiert.

Positive break points within ring series from 1900 to 2009 in relation to total number of rings per year. Horizontal lines depict mean values of break points within Silver fir (grey) and Norway spruce (black).

meter zeigt sowohl für Rt als auch Rs einen signifikanten, wenn auch geringen negativen Wert auf. Da der Bhd als Maß für das ontogenetische Entwicklungsstadium eines Baumes interpretiert werden kann, bedeutet dies, dass in diesem Sinne physiologisch ältere Bäume jeweils eine geringfügig reduzierte Resistenz und Resilienz zeigen.

4.3 Zuwachstrend und Stressresilienz in Abhängigkeit von den Standortbedingungen

Zur Analyse des Standorteffektes auf den langfristigen Zuwachsgang und der Zuwachsreaktion auf Trockenstress bei Tanne und Fichte wurden als zusätzliche Kovariablen in die Formeln 1 und 2 die Oberhöhenbonität, der durchschnittliche Ma aus den Jahren 1960 bis 1990 sowie der jährliche Ma getestet. Bei Betrachtung der Oberhöhenbonität wurde die Probefläche 34 wegen ihres unplausibel hohen Bonitätswertes nicht in die Analyse mit einbezogen. Zusätzlich wurde getestet, inwieweit sich die Schwefelbelastung auf den Zuwachs in den Jahren 1978 und 1993 auswirkt (Formel 4).

4.3.1 Oberhöhenbonität

Die Standortqualität, indiziert durch die Oberhöhenbonität der Fichte, wirkt sich lediglich auf das Zuwachsgeschehen der Fichte signifikant aus. Mit zunehmender Bonität nimmt ihr Radialzuwachs zu. Für die Tanne ergibt sich kein Effekt der Oberhöhenbonität auf den

Tab. 3

Schätzparameter und Signifikanzen für das Modell zur Schätzung der Resilienzparameter Rt (links) und Rs (rechts) nach Formel (2).

Signifikanzniveaus: ***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$.

Die Varianz des zufälligen Effekts beträgt bei Rt 0,019 auf Ebene des Probebestandes und 0,0015 auf Bauebene, bei Rs lauten die Werte 0,079 bzw. $< 0,001$.

Estimates and level of significance resulting from the model for estimating resistance (left) and resilience (right) according to formular 2

(Art: species, Phase: dry year, Bhd: dbh). Significant differences are marked with asterisks (***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$). The variance of the random effect amount 0,019 for resistance on stand level and 0,0015 on tree level, respective 0,079 and $< 0,001$ for resilience.

Variable	Parameter	Schätzwert	Std. Fehler	Signifikanz	Schätzwert	Std. Fehler	Signifikanz
	a_0	0,9051	0,0701	***	1,3732	0,1396	***
Art	a_1	0,0036	0,0406		-0,0493	0,0806	
Phase	a_2	-0,0431	0,0464		-0,1252	0,0926	
Bhd	a_3	-0,0004	0,0002	*	-0,0008	0,0003	*
Art-Phase	a_4	0,1946	0,0558	***	0,2593	0,1115	*

Zuwachstrend. Dies wird am linearen Verlauf des Glätters (f_3) für die Tanne in *Abbildung 7* ersichtlich.

4.3.2 Martonne-Index

Der durchschnittliche Martonne-Index zeigt keinen signifikanten Einfluss auf das Zuwachsgeschehen von Tanne und Fichte. Hingegen wirkt der jahresbezogene Martonne-Index signifikant auf den jährlichen Zuwachs beider Baumarten. Es zeigt sich hierbei ein Schwellenwert bei etwa $Ma = 40$ (*Abbildung 8*). Bei geringeren Werten, also bei zunehmend ungünstigeren Bedingungen nimmt der Zuwachs ab. Dieser Effekt war bei der Tanne geringer ausgeprägt als bei der Fichte, wenn-

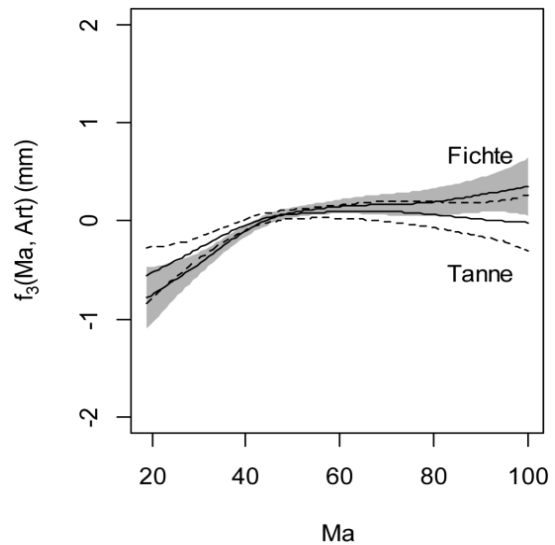


Abb. 8

Wirkung des Ariditätsindex von de Martonne (Ma) auf das Zuwachsniveau von Fichte (graues Band) und Tanne (gestricheltes Band). $F_3(Ma, Art)$ quantifiziert den baumarten-spezifischen, geglätteten Effekt auf den Zuwachs ($p < 0,001$).

Effect of aridity index according to de Martonne (Ma) on ring width of Norway Spruce (grey) and Silver fir. $F_3(Ma, Art)$ represents the smoothed trend of Ma regarding interactions between Ma and species ($p < 0,001$).

gleich sich diese Tendenz als statistisch nicht signifikant erwies. Oberhalb eines Martonne-Index von 40 bleibt der Zuwachs beider Baumarten stabil, eine weitere Zunahme der Wasserversorgung wirkt sich demnach nicht zuwachs-fördernd aus.

4.3.3 Schwefelbelastung

Der Schwefelgehalt in den Fichtennadeln als Surrogat für die standortsbezogene Schwefelbelastung zeigt bei den hier untersuchten Fichten keinen signifikanten Einfluss auf den Jahrringzuwachs für die Jahre 1978 und 1993 (*Tabelle 4*). Ein anderes Bild ergibt sich bei der Tanne. Ein höherer Schwefelgehalt reduziert bei der Tanne den Jahrringzuwachs höchst signifikant.

Keine der untersuchten Standortfaktoren (Bonität und Martonne-Index) zeigten einen signifikanten Ein-

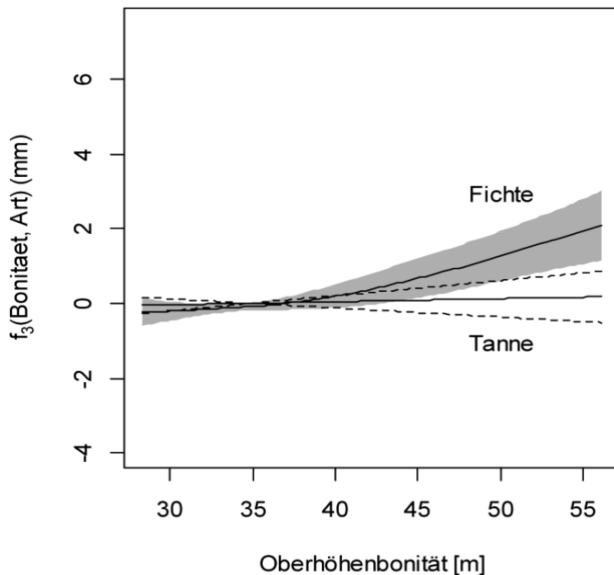


Abb. 7

Effekt der Standortsgüte (Oberhöhenbonität Fichte) auf den Zuwachsverlauf von Tanne und Fichte (graues Band). $f_3(Bonität, Art)$ gibt den geglätteten Zuwachsverlauf unter Berücksichtigung der Wechselbeziehungen zwischen der Bonität und der Baumart wieder. (Tanne: $p > 0,6$; Fichte $p < 0,001$).

Effects of site quality (top height Norway spruce) on the growth trend of Silver fir and Norway Spruce (grey).

$f_3(Bonität, Art)$ represents the smoothed trend of site quality regarding interactions between site quality and species (f_3) (Silver fir: $p > 0,6$; Norway Spruce $p < 0,001$).

Tab. 4

Schätzparameter und Signifikanz für das Modell zur Schätzung des Effektes der Schwefelbelastung auf die baumartenspezifischen Jahrringbreiten in den Jahren 1978 und 1993 nach Formel (4).

Signifikanzniveau: *: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$. Die Varianz des zufälligen Effekts beträgt auf Ebene des Probebestandes 0,3712 und auf Bauebene 0,0598.**

Estimates and level of significance resulting from the model for estimating the effect of sulphur load on ring width according to formula 4 using ring width of the years 1978 and 1993.

(Art: species, S: sulphur load, Bhd: dbh). Significant differences are marked with asterisks (*: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$). The variance of the random effect amount 0,371 on stand level and 0,0598 on tree level.**

Variable	Parameter	Schätzwert	Std.Fehler	Signifikanz
	a_0	2,7065	1,0371	*
Bhd	a_1	-0,0017	0,0011	
Art	a_2	2,9852	1,2631	*
S	a_3	0,0006	0,0006	
Bhd-Art	a_4	0,0041	0,0014	**
S-Art	a_5	-0,0041	0,0007	***

fluss bezüglich der Resistenz- und Resilienzindizes nach LLORET (2011). Der Referenzzeitraum für die jeweilige, dem Trockenereignis vorausgehende und nachfolgende Periode wurde dabei sowohl für eine 3-jährige als auch 5-jährige Periode getestet.

5. DISKUSSION

5.1 Zuwachsentwicklung und Stressreaktion von Tanne und Fichte im Vergleich

Die auf Einzelbaumbasis gestützte Untersuchung zum Wachstumstrend an Tannen und Fichten in Mischbeständen zeigt eine allgemeine Produktivitätszunahme seit etwa 1900 bei beiden Baumarten auf. Dieser Befund deckt sich mit Ergebnissen anderer Studien sowohl an Fichte und Tanne (SCHÖPFER et al., 1997) als auch an anderen Baumarten (SPIECKER et al., 1996; PRETZSCH, 1999) und ist vermutlich mit einer allgemeinen Standortverbesserung in Zusammenhang zu bringen. So stieg die CO_2 -Konzentration seit etwa 1900 um etwa 10–20 ppm, die jährliche Durchschnittstemperatur um $0,1^\circ\text{C}$ pro Dekade (IPCC, 2007). Gleichzeitig nahm der jährliche Niederschlag um 0,5 bis 1,0 mm pro Jahr zu (SCHÖNWIESE et al., 2005). In Folge expandierte auch die Länge der Vegetationsperiode (CHMIELEWSKI und RÖTZER, 2001; MENZEL und FABIAN, 1999). Eine zusätzliche Standortverbesserung erfolgt durch zunehmende Stickstoffeinträge, die sich in den letzten hundert Jahren durchschnittlich um 0,5 bis 1,0 kg pro Hektar und Jahrzehnt erhöhten (IPCC, 2007; SKEFFINGTON und WILSON, 1988). Die Produktivitätszunahme verläuft dabei nicht stetig, sondern weist bei beiden Bauarten einen gleichgerichteten Wellenverlauf auf. Mitte des 20sten Jahrhunderts schwächt sich die Zuwachszunahme ab und mündet schließlich in einen Zuwachsrückgang. Diese Phase hielt bis etwa 1980 an und deckte sich mit dem Zeitraum der höchsten Schwefelemissionen in der Bundesrepublik (ELLING et al., 2007) und den höchsten Schädigungen der Tannenkronen (BAY. STAATSMINIS-

TERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN, 2012). Mit Rückgang der Schwefelemissionen nach Inkrafttreten der Großfeuerungsanlagenverordnung im Jahr 1983 kam es bei beiden Baumarten zu einer bemerkenswerten Steigerung des Zuwachses. Dieser Trend wurde insbesondere bei der Tanne bereits in früheren Arbeiten beschrieben (SCHÖPFER et al., 1997; WILSON und ELLING, 2002) und scheint sich bis zum heutigen Zeitpunkt fortzusetzen (KAHLE, 2013).

Allerdings herrschten in dem hier beobachteten Zeitraum signifikante Unterschiede und Wechsel in der Zuwachsrelation zwischen Tanne und Fichte. Während Anfang des 20sten Jahrhunderts beide Baumarten ein vergleichbares Zuwachsniveau aufwiesen, fiel die Tanne ab Mitte des Jahrhunderts hinter die Fichte zurück. Anschließend kam es zu einer Umkehr der Zuwachsrelation. Die geringer ausgeprägte Zuwachszunahme bei der Fichte in den letzten 20 Jahren führte zu einer deutlichen Produktivitätsüberlegenheit der Tanne.

Die Tanne gilt unter den heimischen Baumarten als die empfindlichste gegenüber Schwefelmissionen (WENTZEL, 1980). Geringere Pufferkapazitäten als bei der Fichte, die einen Abtransport von stomatär aufgenommenen SO_2 gewährleisten, führen bei chronischer Belastung zu einer Übersäuerung und frühzeitigem Absterben der Nadeln (ELLING et al., 2007). Die Phase einer stetigen und zunehmenden Stressbelastung durch Schwefelmissionen fällt mit der Wachstumsperiode zusammen, in der die Fichte der Tanne im Zuwachs überlegen ist. Mit Rückgang der Stressbelastung steigert die Tanne dann wieder ihren Zuwachs. Der Zuwachsunterschied zwischen 1978 mit einem durchschnittlichen Schwefelgehalt in den Fichtennadeln aller Probestandorte von $1384 \mu\text{g/g}$ und 1993 ($1076 \mu\text{g/g}$) beträgt ceteris paribus bei einer Tanne mit einem Brusthöhendurchmesser von 25 cm $+1,3$ mm Jahrringbreite. Auch die deutliche Zunahme positiver Zuwachsniveausprünge bei der Tanne nach 1980 kann als Vitalitätszunahme interpretiert werden. Bei der Bewertung der Ergebnisse ist zu berücksichtigen, dass sich die Zuwachsuntersuchungen auf den Radialzuwachs des Schaftes in Brusthöhe beziehen. Mögliche Änderungen der Allokationsmuster, beispielsweise eine mögliche Investition in Wurzelbiomasse oder in obere Stammbereiche wurden in vorliegenden Analysen nicht untersucht.

Die Tanne zeigt in hiesiger Untersuchung keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Wachstumstrendverlauf und Standortqualität gemessen an der Oberhöhenbonität der Fichte. Anders verhält sich die Fichte, deren Radialzuwachs mit zunehmender Oberhöhenbonität zunimmt. Dadurch schwächt sich der Zuwachsunterschied zwischen beiden Baumarten auf besseren Standorten ab. Bei der Bewertung dieses Befundes ist zu berücksichtigen, dass sich der jeweilige Bonitätswert der Standorte auf die aktuelle Standortssituation bezieht. Mögliche Standortverbesserungen durch Stoffeinträge, die aufgrund der Lage der Untersuchungsstandorte auch einem unterschiedlichen zeitlichen Verlauf gefolgt sein können, sowie unterschiedliche artspezifische Wirkungsdauer aufgrund des teilweise divergierenden Alters der untersuchten Tannen und Fichten wurden nicht berücksichtigt.

Der in vorliegender Untersuchung verwendete Ariditätsindex von de Martonne als vereinfachtes Maß für die Wasserversorgung ohne Berücksichtigung der standortsbezogenen, nutzbaren Feldkapazität offenbart für beide Baumarten einen Schwellenwert von etwa 40. Dieser Wert entspricht in etwa den durchschnittlichen Klimabedingungen in Bayern bei etwa 7,5 °C Jahresmitteltemperatur und 750 mm Jahresniederschlag. Oberhalb des Schwellenwertes wirkt sich eine Verbesserung der Wasserversorgung nur noch unmerklich auf den Zuwachs aus. Unterhalb des Schwellenwertes kommt es für beide Baumarten zu Zuwachsrückgängen, der bei der Tanne etwas geringer ausfällt (nicht signifikant), und die Tendenz der Tanne zum Ausdruck bringt, vermutlich aufgrund der besseren Tiefenerschließung durch die Wurzeln, im Vergleich zur Fichte besser mit trockenen Situationen zurecht zu kommen (KÖLLING, 2004).

Auch die Reaktionsfähigkeit auf Trockenheitsereignisse wird bei der Tanne in Phasen erhöhter zusätzlicher Stressbelastung negativ modifiziert (WIEDEMANN, 1927). Im Allgemeinen gilt die Tanne als robuster gegenüber Dürrestress als die Fichte (ELLING et al., 2007; ZANG, 2010). Im Trockenjahr 1976 unterschieden sich Fichte und Tanne jedoch kaum in ihren Resilienzeigenschaften. Hingegen weist die Tanne 2003 eine signifikant höhere Resistenz und Resilienz auf, während die gegenüber Schwefelbelastung unempfindlichere Baumart Fichte sich in ihren Reaktionsmustern in den Trockenereignissen 1976 und 2003 nicht unterscheidet. In vorliegender Untersuchung wurden lediglich Mischbestände aus Tanne und Fichte untersucht. In jeweiligen Reinbeständen kann sich das baumartenspezifische Reaktionsmuster auf Trockenjahre anders ausprägen.

5.2 Verschiebung der Realnische von Tanne, Fichte und Buche durch großregional wirksame Störfaktoren

Wie die Untersuchungen der vorliegenden Studie und vorangegangene Arbeiten (SCHÖPFER et al., 1997) gezeigt haben, hat sich die Wuchsrelation von Fichte und Tanne in den vergangenen hundert Jahren deutlich verändert. Während die Tanne vor allem in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts unter massiven Zuwachseinbußen zu leiden hatte, scheint sie derzeit der Fichte hinsichtlich des Zuwachses und der Resilienz nach Stressereignissen ebenbürtig oder sogar überlegen zu sein. Diese Ergebnisse spiegeln sehr anschaulich wider, welche Bedeutung externe Faktoren für die Konkurrenzbeziehungen zwischen Arten und damit für deren Dynamik sowie das Ausmaß haben, in dem Fundamental- und Realnische einer Art auseinanderklaffen.

Die Resistenz gegenüber Immissionen kann als eine dieser n-Dimensionen aufgefasst werden. Untersuchungen zur Resistenz gegenüber gasförmigen Einträgen zeigen ein klares Ranking der Baumarten: die Fichte wird hierbei zumeist als besonders resistent, die Buche als weniger resistent und die Tanne als besonders empfindlich eingestuft (POLLANSCHÜTZ, 1969; ROHMEDEK und SCHÖNBORN, 1965). Das heißt, die Zuwachsproduktion, die Ontogenese und dementsprechend auch die Fitness der Tanne nehmen bei Rauchschadensbelastung stärker

ab als jene von Fichte und Buche. Zu dieser *direkten* Reaktion einer Art auf Störfaktoren kommt eine *indirekte* Reaktion, wenn eine Baumart, in unserem Fall die Tanne, mit weiteren konkurrierenden Arten vergesellschaftet ist. So hängen die Fitness einer Art und ihre Verbreitung nicht nur von ihrer Adaption an die gegebenen Umweltbedingungen ab, sondern sind ganz wesentlich davon beeinflusst, in welchem Umfang konkurrierende Arten die Ressourcenverfügbarkeit begrenzen. Im Ergebnis kann, je nach der Konkurrenzkraft benachbarter Arten, die Fundamentalnische mehr oder weniger stark zur Realnische eingeeengt werden.

Grundsätzlich sind in der Wechselwirkung mit den anderen Arten bei der Ausbildung einer Realnische beide Optionen denkbar: Faszilitation kann die Realnische im Vergleich zum Vorkommen im Reinbestand erweitern, Konkurrenz führt dagegen dazu, dass die Fundamentalnische zur Realnische eingeeengt wird. Für beide Möglichkeiten lassen sich Beispiele finden. So zeigten PRETZSCH et al. (2012), dass Buchen resilienter gegenüber Trockenheit sind, wenn sie mit Eichen vergesellschaftet vorkommen. Vermutlich verursacht die Eiche einen hydraulic lift von Wasser zugunsten der Wasserversorgung der Buche (CALDWELL et al., 1998; DAWSON, 1993).

Buchen kommen demnach in Vergesellschaftung mit Eichen besser über Trockenperioden hinweg als im Buchenreinbestand; interessant hierbei ist, dass die Buche diesen Vorteil gewinnt, ohne dass die Eiche sichtbar darunter leidet. In diesem Fall findet Faszilitation statt und die Buche kann ihre Realnische durch Vergesellschaftung mit der Eiche offensichtlich gegenüber ihrem Vorkommen im Reinbestand ausdehnen. Ähnliche Beobachtungen haben LEBOURGEOIS et al. (2013) bei der Analyse von Weißtannen in Rein- und Mischbeständen in Frankreich gemacht. Dabei erwies sich die Tanne vor allem auf trockenen Standorten in Mischung mit Fichte und Buche als weitaus weniger trockenheitsanfällig als im Reinbestand.

Vergesellschaftung kann aber auch das Gegenteil auslösen. Die Tanne steht im ökologischen Gradienten von atlantisch zu kontinental zwischen der Buche im Flachland und der Fichte im Gebirge bzw. im borealen Bereich. Und in diesen mittleren Lagen im Mittel- und Hochgebirge bzw. im südlichen Boreal koexistieren Buche, Tanne und Fichte in enger räumlicher Vergesellschaftung. Nun sind aber Buche und Fichte in diesen, vor allem in der jüngeren Vergangenheit zum Teil mit Rauchgasen belasteten Lagen resistenter gegenüber SO₂-Emissionen als die Tanne. Das bewirkte vermutlich neben der *direkten* Beeinträchtigung auch eine *indirekte* Schwächung der Tanne durch die relative Stärkung von Buche und Fichte und die damit einhergehende Verkleinerung der Realnische der Tanne (*Abbildung 9*).

In der Tat haben sich die Verbreitung von Fichte und Buche im früheren Verbreitungsgebiet der Tanne zu Lasten der Tanne verschoben (SCHMIDT, 2004). Inzwischen haben allerdings die Reduktion der Emissionsbelastung und die Erholung der Tanne (ELLING et al., 2009) eine direkte Förderung ihrer Fitness und damit auch eine indirekte Förderung in der Konkurrenzbezie-

hung zu Fichte und Buche bewirkt. Während der aus den vorgestellten Daten abzulesende positive Zuwachstrend der Fichte in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts vermutlich zum Teil aus der Zuwachsdpression der Tanne resultierte (indem in gemischten Beständen mehr Ressourcen der Fichte zufließen, die zuvor der Tanne zur Verfügung standen), wirkt die Erholung der Tanne mit hoher Wahrscheinlichkeit auf das Wuchsverhalten der Fichte zurück. Die Fichte wird – ohne Zutun des Menschen – durch das Wiedererstarken der Tanne zurück in ihre Realnische gedrängt, die sie vor Beginn der Emissionsbelastung und Schwächung der Tanne innehatte. Entsprechend konnten auf langfristigen Versuchsflächen im Flachland (PRETZSCH, 1996) sowie im Plenterwald (STEINACKER und UHL, 2012) in den letzten Jahrzehnten deutliche Zuwachsanstiege der Tanne in Relation zu den benachbarten oder vergesellschafteten Fichten und Buchen festgestellt werden. Diese Erholungseffekte belegen auf Bestandesebene, was in der vorliegenden Untersuchung auf Einzelbaumebene zu Tage getreten ist.

Exakt dasselbe Prinzip, d.h. Veränderung einer aktuellen Konkurrenzbeziehung zwischen zwei Arten durch einen zusätzlichen Faktor, kann auch im Verjüngungsstadium beobachtet werden. Dort kommt es insbesondere in gemischten Verjüngungen durch den selektiven Verbiss des (Reh-)wildes zu einer direkten Schädigung der von den Tieren bevorzugten Baumarten, wie z. B. der Tanne. Genauso schwer wiegt aber die indirekte Förderung der weniger verbissempfindlichen Baumarten, wie z. B. der Fichte, die sich damit in vielen Fällen als scheinbar konkurrenzkräftiger erweist als die Tanne, obwohl sie ohne den zusätzlichen Faktor Wildverbiss, z. B. unter dem Schirm eines Altbestandes, aufgrund ihrer geringeren Schattentoleranz der Tanne deutlich unterlegen wäre (AMMER, 1996; HEUZE et al., 2005; PELLERIN et al., 2010). Aus waldbaulicher Sicht ist es bedauerlich, dass eine Entlastung der Tanne vom seit

langem andauernden konkurrenzsteuernden Effekt des Wildverbisses (WIEDEMANN, 1927) nicht in Sicht ist und sie dort nach wie vor aus Bereichen verdrängt wird, in denen sie an sich Konkurrenzvorteile hätte. Zu Konkurrenzverschiebungen kommt es auch durch Veränderungen des Strahlungsangebotes aufgrund von waldbaulichen Verjüngungsverfahren oder Störungen, die die Umweltbedingungen am konkreten Wuchsort wesentlich bestimmen bzw. verändern können. So zeigt sich die Tanne nach großflächigen Störungen oder nach Kahlschlägen gegenüber der Fichte regelmäßig als unterlegen, während sie von einzelstamm- oder gruppenweisen Endnutzungen profitiert.

5.3 Waldbauliche Konsequenzen

Vor dem Hintergrund des Klimawandels auf der einen und der wiederholten Klage der Sägeindustrie über die Gefährdung der Nadelrohholzversorgung aus deutschen Wäldern auf der anderen Seite erscheinen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit von erheblicher Bedeutung für den praktischen Waldbau. So erweist sich die Weißtanne als eine der Fichte seit dem Ende der Schwefeldioxidproblematik zumindest wieder ebenbürtige Alternative. Zwar gilt die Weißtanne allgemein als sensitiv gegenüber Trockenheit (ROLLAND et al., 1999; MACIAS et al., 2006; BATTIPAGLIA et al., 2009) und hat vor allem an den südlichen und östlichen Rändern ihres Vorkommens zunehmend Probleme mit dem Ausbleiben von Niederschlägen im Spätsommer (CAMARERO et al., 2011; TOROMANI et al., 2011), in Mischbeständen scheint sie nach den Untersuchungen von LEBOURGEOIS et al. (2013) davon jedoch weniger betroffen zu sein. Damit wird die Weißtanne angesichts der in der vorliegenden Untersuchung offenkundig gewordenen Wuchsüberlegenheit gegenüber der Fichte insbesondere für den Anbau in Mischbeständen mehr denn je zu einer interessanten Baumart. Dies gilt umso mehr, als dass sie aufgrund ihrer Schattentoleranz in den vielfach angestrebten

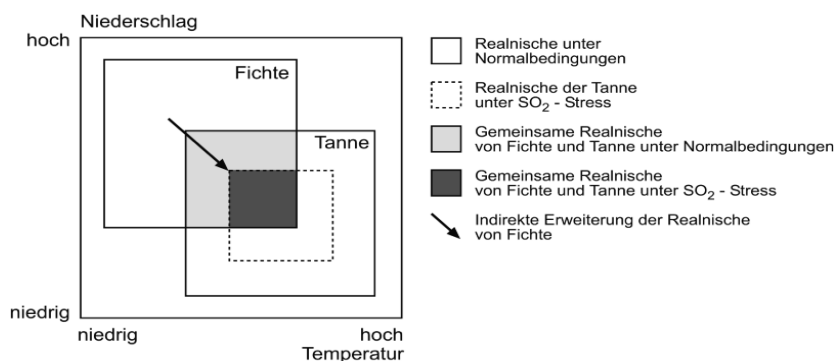


Abb. 9

Einfluss der Rauchsadensbelastung (SO₂-Emission) auf die Realnischen von Tanne und Fichte in schematischer Darstellung. Von der n-dimensionalen Realnische sind nur die Faktoren Temperatur und Niederschlag aufgetragen.

Die Darstellung zeigt, dass die Rauchsadensbelastung zu einer Verkleinerung der Realnische der Tanne führt und indirekt die Realnische der Fichte durch Konkurrenzreduktion erweitert.

Schematic drawing of the influence of SO₂-immissions on the real niche of Silver fir and Norway spruce. From the n-dimensional niche only the factors temperature and precipitation are shown. It is obvious that stress by SO₂ reduces the real niche of Silver fir and indirectly extends the real niche of Norway spruce by reducing competition.

strukturreichen Beständen mit langen Verjüngungszeiträumen leicht zu integrieren ist (WIEDEMANN, 1927; PINTO et al, 2008; ČATER und LEVANIČ (2013) und aufgrund ihrer Verjüngungsfreudigkeit auch leicht nachzuziehen ist (sofern der Wildverbiss dies zulässt). Auch wenn nicht abschließend geklärt ist, ob die Weißtanne langfristig tatsächlich besser mit der künftig vermutlich zunehmenden Sommertrockenheit zurecht kommen wird als die Fichte, kann ihr bevorzugter Anbau gegenüber der Fichte insbesondere dort empfohlen werden, wo eine geringe Niederschlagsmenge durch eine hohe Wasserspeicherkapazität des Bodens in tieferen Schichten abgemildert wird, die von der tiefer wurzelnden Tanne erschlossen werden kann (HOLZAPFEL, 1960). Für den Umbau von reinen Fichtenbeständen in Mischbestände ist die Weißtanne ohnehin eine ökonomisch interessante Option (KNOKE und PLUSZYK, 2001). Da sie zudem weniger anfällig gegenüber Verletzungen der Rinde, Borkenkäferbefall und Windwurf ist als die Fichte (KOHLE und KÄNDLER, 2007), kann die Weißtanne bei tragfähigen Wilddichten und einem – wie in der vorliegenden Untersuchung gezeigt werden konnte – mindestens ebenbürtigem Wachstum als insgesamt risikoärmer gelten. So gesehen wird das derzeitige Potenzial der Tanne im naturnahen Waldbau nicht annähernd ausgeschöpft.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Auf Basis von Zuwachsanalysen an Einzelbäumen wird der langfristige Zuwachstrend sowie das Resilienzverhalten von Tanne (*Abies alba* Mill.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) auf extreme Trockenereignisse vergleichend untersucht. In 22 Mischbeständen aus Tanne und Fichte wurden insgesamt jeweils 118 Bäume pro Baumart dendroökologisch analysiert. Die bayerischen und niedersächsischen Versuchsbestände decken dabei einen weiten standörtlichen Gradienten ab. In den letzten hundert Jahren zeigen beide Baumarten ein allgemein zunehmendes Zuwachsniveau, das in den 1960er und 1970er Jahre durch eine Zuwachsdepression unterbrochen ist. Aufgrund des baumartenspezifischen Zuwachsverhaltens herrschen während des Untersuchungszeitraums unterschiedliche Zuwachsrelationen zwischen beiden Baumarten. In den durch hohe Schwefeldioxidemissionen geprägten Jahren übertrifft die Fichte im Zuwachs die Tanne. Insbesondere in den letzten 20 Jahren kehrt sich die Zuwachsrelation zugunsten der Tanne um. Neben der in diesem Zeitraum gesteigerten Vitalität zeigt die Tanne im Trockenjahr 2003 auch ein stabileres Resilienzverhalten als 1976 mit höherer Stressbelastung durch Schwefeleinträge, während die Fichte ein ähnliches Reaktionsmuster bei beiden Extremereignissen aufweist. Standorteffekte lassen sich lediglich auf das Zuwachsniveau der Fichte nachweisen, nicht jedoch auf das Resilienzverhalten beider Baumarten. Trockenheit wirkt sich bei beiden Baumarten zuwachsmindernd aus, wobei die Reduktion bei der Fichte tendenziell stärker ausgeprägt ist. Die Ergebnisse werden hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Bewertung der Diskrepanz zwischen ökologisch möglicher Fundamentalnische und wirklicher Realnische der untersuchten Baumarten sowie deren Modifikation durch zusätzliche, externe Stressbelastung diskutiert. Waldbauliche Konsequenzen hin-

sichtlich der Beteiligung der Weißtanne am Bestandaufbau, insbesondere im Hinblick auf den Klimawandel werden aufgezeigt.

7. SUMMARY

Title of the paper: *Growth and growth resilience to stress of Silver fir and Norway spruce.*

The study compares long term growth trend and resilience performances due to drought stress of Silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). In total, 118 trees of each tree species were dendroecologically analysed. The sample trees were selected from 22 mixed stands of Silver fir and Norway spruce in Bavaria and Lower Saxony (Fig. 1) representing a wide range of ecological growth conditions (Tab. 1). During the last hundred years both tree species show a general increasing level of growth which is interrupted by a growth decline mainly during the 1960ies and 1970ies (Fig. 4). Due to the species specific differences in growth different growth relations occur in the period of observation (Fig. 3). In the time of high rates of sulphur dioxide emissions spruce outranges fir whereas in particular during the last 20 years the growth relation inverts (Fig. 4). Beside the obvious higher vitality in that time Silver fir shows a more stable resilience to the drought stress in 2003 compared to 1976 with higher loads of sulphur deposition (Fig. 6). No differences in resilience behaviour between the two dry years could be observed at Norway spruce. Significant effects by site conditions could only be detected in terms of growth level of Norway spruce (Fig. 7) but not in terms of resilience of both species. Drought reduces growth of both species whereas the effect is slightly stronger pronounced with Norway spruce. The results are discussed with regard to their relevance in understanding the gap between fundamental and real niche of both species and how those are modified by additional stress factors (Fig. 9). Silvicultural implications concerning the involvement of Silver fir in particular in the framework of climate change are drawn.

8. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Tendances d'accroissement et résistance au stress de manière comparative entre le sapin et l'épicéa.*

Sur la base d'analyses d'accroissements d'arbres pris individuellement, la tendance d'accroissement à long terme tout comme le comportement au niveau de la résilience lors d'événements extrêmes de sécheresse, sont étudiés ici de manière comparative. Dans 22 peuplements mélangés de sapin et d'épicéa, 118 arbres par espèce ont été analysés par la dendrochronologie. Les peuplements de recherche de Bavière et de Basse-Saxe (en Allemagne) recouvrent là une large palette de gradients stationnels. Durant le dernier siècle, les deux espèces ligneuses ont montré un niveau d'accroissement croissant d'une manière générale qui s'est interrompu dans les années 1960 et 1970 par une dépression d'accroissement. En raison du comportement d'accroissement spécifique à chaque espèce, des relations différentes d'accroissement entre les deux espèces apparaissent sur la durée de l'espace

d'observation et de recherche. Pendant les années marquées par les émissions élevées de dioxyde de soufre, l'épicéa dépasse le sapin en croissance. Ensuite, en particulier dans les 20 dernières années, la relation d'accroissement s'inverse au profit du sapin. A côté de sa vitalité accrue sur cette période, le sapin présente également en 2003, l'année de la sécheresse, un comportement de résilience plus stable qu'en 1976 où il était soumis à un stress plus élevé du fait des dépôts de soufre, alors que l'épicéa fait apparaître un canevas de réactions similaires lors les deux événements extrêmes. Les effets stationnels s'avèrent purement et simplement être à l'origine du niveau d'accroissement de l'épicéa, mais toutefois pas sur le comportement de résilience des deux espèces. La sécheresse agit sur les deux espèces par une diminution de l'accroissement, à ceci près que la réduction est tendanciellement plus marquée chez l'épicéa. Les résultats sont discutés au regard de leur significativité pour l'évaluation de l'écart se situant entre la niche fondamentale écologiquement possible et la niche réelle des espèces étudiées, et comment celles-ci sont modifiées par l'arrivée supplémentaire de facteurs externes de stress. Les conséquences sylvicoles sont ensuite présentées quant à la participation du sapin pectiné à la création d'un peuplement en particulier dans le contexte du changement climatique.

9. DANKSAGUNG

Die Autoren danken 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. Wir danken den Bayerischen Staatsforsten A. ö. R. für die Initiierung der Untersuchung sowie BaySF und Niedersächsischen Landesforsten für die Möglichkeit zur Beprobung von Versuchsbeständen. Dank gilt ferner den Diplom- und Masterstudenten KORBINIAN ZELLNER und DAVID RIS für die Erarbeitung des Datenmaterials und Mitwirkung bei der Datenauswertung, PETER BIBER für die kritische Durchsicht der statistischen Analyse, ULRICH KERN für die Anfertigung von Grafiken sowie den anonymen Gutachtern für ihre wertvollen Hinweise zur Überarbeitung.

10. LITERATUR

AMMER, C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* **88**: 43–53.

ASSMANN, E. und F. FRANZ (1965): Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **84** (1): 13–43.

BAILLIE und PILCHER (1973): A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* **33**: 7–14.

BATTIPAGLIA, G., M. SAURER, P. CHERUBINI, R. T. W. SIEGWOLF und M. F. COTRUFO (2009): Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a non-native (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For. Ecol. Manage.* **257**: 820–828.

BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (2012): Kronenzustandserhebung in Bayern – Ergebnisse von 1983 bis 2012. München, 7 Seiten.

BEGON, M., J. L. HARPER C. R. und TOWNSEND (1991): Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Birkhäuser Verlag, 1024 S.

CALDWELL, M., T. DAWSON und J. RICHARDS (1993): Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* **113** (2): 151–161.

CAMARERO, J. J., C. BIGLER, J. C. LINARES und E. GIL-PELEGRÍN (2011): Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, **262**: 759–769.

ČATER, M. und T. LEVANIČ (2013): Response of *Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill. in different silvicultural systems of the high Dinaric karst. *For. Ecol. Management* **289**: 278–288.

CHMIELEWSKI, F. M. und T. RÖTZER (2001): Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agric. For. Meteorol.* **108**: 101–112.

DAWSON, TODD E. (1993): Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* **95** (4): 565–574.

ECKSTEIN, D. und J. BAUSCH (1969): Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstw. Ctrbl.* **88** (1): 230–250.

ELLING, W. und K. PFAFFELMOSER (1997): Auswertung der Schwefeldaten des flächendeckenden Biindikatorsnetzes Fichte. Bericht, 83 S.

ELLING, W., U. HEBER, A. POLLE und F. BEESE (2007): Schädigung von Waldökosystemen. Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 422 S.

ELLING, W., C. DITTMAR, K. PFAFFELMOSER und T. RÖTZER (2009): Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *For. Ecol. Manage.* **257**: 1175–1187.

GAUER, J. und E. ALDINGER [Hrsg.] (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. Freiburg: Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung **43**, 324 S.

FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1, Gustav Fischer, Jena, 480 S.

HEUZE, P., A. SCHNITZLER und F. KLEIN (2005): Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. *Annals of Forest Science* **62**: 175–181.

HOLZAPFEL, R. (1960): Die natürliche und künstliche Verbreitung der Weisstanne im Mittelfränkischen Keupergebiet. *Forstwiss. Cent.bl.* **79**: 298–331

IPCC (2007): Fourth Assessment Report: Climate Change 2007. Working Group I Report. The Physical Science Basis. Geneva, Switzerland, 104 p.

JENSEN, A. M. (1983): Ædelgranens (*Abies alba* Mill.) vækst sammenlignet med rødgranens (*Picea abies* (L.) Karst.) i henholdsvis rene og blandede bevoksninger på sandede jorder i Midt- og Vestjylland. (Growth of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) compared with the growth of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in pure and mixed stands on sandy soils in the Western parts of Denmark). Meddelelser fra Skovbrugsinstituttet, No. 14, Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, Department of Forestry, 498 p.

KAHLE, H.-P. (2013): Rezente Wachstumsveränderungen der Weißtanne im 1.000 jährigen Kontext. Sektion Ertragskunde, DVFFA, Tagungsband: S. 84–94.

KILLICK, R. und I. A. ECKLEY (2013): changepoint: An R Package for Changepoint Analysis. Lancaster University, 15 S.

KNOKE, T. und N. PLUSZYK (2001) On economic consequences of transformation of a spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) dominated stand from regular into irregular age structure. *For. Ecol. Manage.* **151**: 163–179.

- KÖLLING, CHR. (2004): Lernen von der Natur: Die Tanne in den natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. In: Beiträge zur Tanne, LWF-Wissen 45: 24–29, Freising
- KOHNLE, U. und G. KÄNDLER (2007): Is Silver fir (*Abies alba*) less vulnerable to extraction damage than Norway spruce (*Picea abies*)? Eur. J. For. Res. 126: 121–129.
- LEBOURGEOIS, F., N. GOMEZ, P. PINTO und P. MÉRIAN (2013): Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer draught in the Vosges mountains, western Europe. Forest Ecology and management 303: 61–71.
- LLORET F., E. G. KEELING and A. SALA (2011): Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. Oikos, 120: 1909–1920.
- MARCÍAS, M., L. ANDREU, O. BOSCH, J. J. CAMARERO und E. GUTIÉRREZ (2006): Increasing Aridity is Enhancing Silver Fir *Abies Alba* Mill.) Water Stress in its South-Western Distribution Limit. Climate Change 79: 289–313.
- MARTONNE DE, E. (1926): Une nouvelle fonction climatologique: L'indice d'aridité. La Meteorologie, 449–458.
- MENZEL, A. and P. FABIAN (1999): Growing season: extended in Europe. Nature 397, 659.
- NEGER, F.W. (1908): Das Tannensterben in den sächsischen und anderen deutschen Mittelgebirgen. Tharandter Forstl. Jb 58: 201–225.
- PELLERIN, M., S. SAÏD, E. RICHARD, J. L. HAMANN, C. DUBOIS-COLI und P. HUM (2010): Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. Forest Ecology and Management 260: 429–437.
- PINTO, P. E., J. C. GÉGOUT, J. C. HERVÉ und J. F. DHÔTE (2008): Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. For. Ecol. Manage. 255: 619–629.
- POLLANSCHÜTZ, J. (1969): Beobachtungen über die Empfindlichkeit verschiedener Baumarten gegenüber Immissionen von SO₂, HF und Magnesitstaub. Air pollution: Proceedings of the first European Congress on the Influence of Air Pollution on Plants and Animals, Wageningen, Pudoc, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, April 22 to 27, 1968. Vol. 1.
- PRETZSCH, H. (1996): Growth Trends of Forests in Southern Germany. In: SPIEKER, H., MIELIKÄINEN, K., KÖHL, M. und SKOVSGAARD, J. P. [Hrsg.]: Growth Trends in European Forests. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, S. 107–131.
- PRETZSCH, H. (1999): Waldwachstum im Wandel, Konsequenzen für Forstwissenschaft und Forstwirtschaft., Forstw Cbl 118: 228–250.
- PRETZSCH, H. (2003): Diversität und Produktivität von Wäldern, Allg. Forst- u. J.-Ztg., 174: 88–98.
- PRETZSCH, H., G. SCHÜTZE und E. UHL (2012): Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biology 15: 483–495.
- R CORE TEAM: R (2012): A language and environment for statistical computing. Wien: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
- RIS, D. (2012): Vergleich des Wachstums der Weißtanne (*Abies alba*) und Fichte (*Picea abies*) auf unterschiedlichen Standorten in Niedersachsen. Unveröffentl. Masterarbeit, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen. 59 S.
- ROHMEDER, E., v. A. SCHÖNBORN (1965): Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigung durch Industrieabgase. Forstwissenschaftliches Centralblatt 84 (1): 1–13.
- ROLLAND, C., R. MICHALET, C. DESPLANQUE, A. PETETIN und S. AIMÉ (1999): Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science, 10: 297–306.
- SCHMIDT, O. (2004): Die Tanne im Frankenwald. In: Beiträge zur Tanne, Freising, LWF-Wissen 45: 41–46.
- SCHÖNWIESE, C. D., T. STAEGER und S. TRÖMEL (2005): Klimawandel und Extremereignisse in Deutschland. Deutscher Wetterdienst (ed.): Klimastatusbericht 2005, Selbstverlag Deutscher Wetterdienst, Offenbach, 191 p.
- SCHÖPFER, W., J. HRADETZKY und E. KUBLIN (1997): Wachstumsvergleiche von Fichte und Tanne in Baden-Württemberg. Forst und Holz 52: 443–448.
- SCHÜTT, P., (1978): Die gegenwärtige Epidemie des Tannensterbens. Ihre geographische Verbreitung im nördlichen Teil des natürlichen Areals von *Abies alba*. Eur. J. For. Path. 8: 187–190.
- SCHÜTT, P., H. WEISGERBER, H. J. SCHUCK, U. M. LANG, B. STIMM und A. ROLOFF (2004): Lexikon der Nadelbäume: Verbreitung-Beschreibung-Ökologie-Nutzung. Nikol, Hamburg.
- SKEFFINGTON, R. A. and E. J. WILSON (1988): Excess Nitrogen Deposition: Issues for Consideration. Environmental Pollution 54: 159–184.
- SPIEKER, H., K. MIELIKÄINEN, M. KÖHL und J. P. SKOVSGAARD [Hrsg.] (1996): Growth trends in European forests. Europ For Inst, Res Rep 5, Springer-Verlag, Heidelberg, 372 S.
- STEINACKER, L. und E. UHL (2012): Plenterwaldversuch Kreuzberger Plenterwald (FRY129). Exkursionsführer, DVFFA: MWW-EF 53/6, Freising, 24 S.
- TOROMANI, E., M. SANXHAKU und E. PASHO (2011): Growth responses to climate and drought in silver fir (*Abies alba*) along an altitudinal gradient in southern Kosovo. Can. J. For. Res. 41: 1795–1807.
- WALENTOWSKI, H., J. EWALD, A. FISCHER, C. KÖLLING und W. TÜRK (2006): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlager entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz, Geobotanica-Verlag: Freising, 2. überarb. Auflage: 441 S.
- WENTZEL, K. F. (1980): Weißtanne = immissionsempfindlichste einheimische Baumart. Allgemeine Forstzeitung 35 (14): 373–374.
- WIEDEMANN, E. (1927): Untersuchungen über das Tannensterben. Forstw. Cbl. 49: 759–780
- WIEDEMANN, E. (1927): Über den künstlichen gruppenweisen Voranbau von Tanne und Buche. Allg. Forst Jagdztg. 103: 433–452.
- WILSON, R. und W. ELLING (2004): Temporal instability in tree growth/climate response in the Lower Bavarian Forest region: implications for dendroclimatic reconstruction. Trees 18: 19–28.
- ZANG, CHR. (2010): Growth reactions of temperate forest trees to summer drought – a multispecies tree-ring network approach. Dissertation, Technische Universität München, 137 S.
- ZELLNER, K. (2011): Wachstumsvergleich zwischen Fichte und Tanne unter Trockenstress in Bayern. Diplomarbeit, Technischen Universität München, DVFFA: MWW-DA 168, 40S.
- ZUUR, A., E. IENO, N. WALKER, A. SAVELIEV und G. SMITH (2009): Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. New York: Springer Verlag, 574 S.