

Zur Produktivität von Eichen in Rein- und Mischbeständen in Abhängigkeit von Bestandsstruktur und Standort – vom Bestand zum Einzelbaum

Kilian Stimm, Michael Heym, Enno Uhl, Ralf-Volker Nagel und Hans Pretzsch

Zusammenfassung In der Auswertung wurde die Produktivität von Eichen(misch)beständen und Einzelbäumen langfristiger Versuchsflächen anhand von ausgewählten Strukturmerkmalen analysiert. Die Bestandsproduktivität ist demnach in den Mischbeständen bis zu 22% höher als in den Reinbeständen. Dabei ist der Mehrzuwachs insbesondere von der Baumart Buche bestimmt. Ein vitaler Nebenbestand kann die Bestandsproduktivität zusätzlich um bis zu 14% steigern. Bei waldbaulich notwendigen Eingriffen zur Erzielung von ökonomisch wertvollen Eichen kann damit die Bestandsproduktivität aufrechterhalten werden. Eine rechtzeitige und konsequente Förderung, insbesondere auch die Schaffung vertikaler Bestandsstrukturen kann das Wuchspotenzial von Eichen-Zielbäumen effektiv unterstützen und scheint dadurch eine Verkürzung der Produktionszeit zu ermöglichen. Besonderes Augenmerk ist jedoch weiterhin auf die Buche als Mischbaumart zu richten, da sie im Vergleich zu anderen Mischbaumarten durch ihre Plastizität die Eiche scheinbar am stärksten konkurrenziert aber auch – im Nebenbestand wachsend – Flexibilität auf Bestandesebene erlaubt.

Schlüsselwörter Eiche, Produktivität, Bestandsstruktur, langfristige Versuche, Mischbestände, Waldbau

Abstract In the evaluation, the productivity of monospecific and mixed oak stands and individual trees growing on long-term experimental plots was analyzed on the basis of stand structural characteristics. According to the results, stand productivity is up to 22% higher in mixed stands than in monospecific stands. The increase is mainly determined by beech as admixed tree species. A vital second stand layer can additionally increase stand productivity by up to 14% or maintain it in case of silvicultural interventions necessary to achieve economically valuable oaks. Timely and consistent promotion, and especially the creation of vertical stand structures, can effectively support the growth potential of oak target trees and seems to allow, for example, a shortening of the rotation period. However, special attention should still be paid to beech as a mixed tree species, as it seems to compete most strongly with oak due to its plasticity, but also allows flexibility at stand level when growing in a second stand layer.

Keywords Oak, productivity, stand structure, long-term experiments, mixed stands, silviculture

1 Einleitung

In vielen modernen Waldbaukonzepten hat die Etablierung und Erhaltung von Mischbeständen einen besonderen Stellenwert, da diese besonders widerstandsfähig gegenüber dem Klimawandel gelten (Bolte et al. 2009; Lindner 2000). Insbesondere die Schaffung von Struktur und Mischung gilt als ein Baustein für die Bewirtschaftung mitteleuropäischer Wälder, damit diese ihre vielfältigen Funktionen weiterhin erfüllen können (Lindner et al. 2010). Dabei soll künftig neben alternativen Baumarten, so weit wie möglich, auch das Potenzial der heimischen Baumarten genutzt werden (Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten 2020; Bayerische Staatsforsten AÖR 2020). Die beiden häufigsten heimischen Eichenarten, Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) zählen zu den Baumarten, die aufgrund ihrer ökologischen Eigenschaften vergleichsweise gut mit den klimatischen Veränderungen zurechtkommen (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) 2020). Unabhängig von der klimatischen Eignung konnten Pretzsch et al. (2013) für Eichen-Buchen Mischbestände einen durchschnittlichen Mehrzuwachs von 30% feststellen. Die Änderung der Produktivität ist jedoch abhängig von den Standortbedingungen. Zudem leiden Eichen aufgrund ihres Lichtbedürfnisses und ihrer relativ geringen Konkurrenzkraft auf vielen Standorten unter dem starken Konkurrenzdruck durch Mischbaumarten, insbesondere durch den der Buche (Krahl-Urban 1959; Mosandl und Abt 2016; Lüpke 1998; Maleki et al. 2020; Abt und Felbermeier 2021; Stimm et al. 2021). Eine konsequente Förderung durch waldbauliche Pflege kann deshalb so großen Aufwand verursachen, dass bei vielen Waldbesitzern die Eiche als Mischbaumart unattraktiv wird (Abt und Felbermeier 2021). Umso wichtiger ist es, die Produktivität einzelner Eichen sowie von Eichenbeständen unter Beachtung struktureller Aspekte (Konkurrenzsituation, Bestandsaufbau) zu verstehen. Diese Kenntnis kann dahingehend genutzt werden, die Bewirtschaftung so zu steuern, dass Eichen und Eichenbestände als wesentlicher Bestandteil mitteleuropäischer Wäldern erhalten bleiben. Wie sich der Zuwachs der Eiche in verschiedenen Entwicklungsphasen sowie bei unterschiedlichen bestandsstrukturellen Gegebenheiten sowohl auf Bestandes- als auch auf Einzelbaumebene entwickelt, ist somit entscheidend für waldbauliche Eingriffe. Die Erhaltung der Eiche als stabilisierendes Mischungselement unter Berücksichtigung ihrer Zuwachsleistung, kann einen großen Beitrag dazu leisten, die Wälder zukunftsfähig zu gestalten.

Aus der genannten Motivation heraus, wurden in der vorliegenden Studie daher folgende Forschungsfragen behandelt.

- i. Wie entwickelt sich die Produktivität von Eichen(misch)beständen in Abhängigkeit von der Bestandsstruktur (Dichte, Mischungstyp, Unter-/Zwischenstand), Standortbedingungen (Bonität) und Entwicklungsphase (Alter)?
- ii. Wie verhält sich die Produktivität von Einzelbäumen in Abhängigkeit von ihrer sozialen Stellung, der Bestandsstruktur (Dichte, Mischungstyp, Höhenvariation) und Alter?
- iii. Wie verteilt sich der Zuwachs innerhalb der untersuchten Bestände und welchen Beitrag leisten schwächere Baumindividuen des Hauptbestands am Gesamtzuwachs?

2 Material und Methode

2.1 Versuchsflächen

Die Untersuchung basiert auf Daten von langfristigen ertragskundlichen Versuchsflächen des Lehrstuhls für Waldwachstumskunde sowie der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt. Die Datenbasis wurde zusätzlich mit ertragskundlichen Daten aus bayerischen Naturwaldreservaten und temporären Versuchsflächen ergänzt. Insgesamt wurden dadurch die Daten aus 62 Versuchen, die sich auf 147 einzelne Bestände verteilen, analysiert. Bis zu 23 Wiederholungsaufnahmen machten es möglich, auch lange Zeitreihen von 1898 bis 2019 und die Entwicklung zu verschiedenen Zeitpunkten, Entwicklungsstadien und Behandlungsregimen zu untersuchen. Die Größe der einzelnen Versuchsflächen variierte zwischen 0,02 und 1,0 ha.

Tabelle 1: Überblick über die in die Studie einbezogenen Versuchsflächen; N, Anzahl der Versuche; NS, Jahresniederschlagssumme in mm; TEMP, Jahresmitteltemperatur in °C; Bonität, Mittelhöhenbonität der Eiche in m; dargestellt sind die Mittelwerte, Minima und Maxima (kursiv in Klammer); TUM, Technische Universität München, NWFVA, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, LWF, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft

Table 1: Overview of experimental plots included in the study; N, number of trials; NS, annual precipitation sum in mm; TEMP, annual mean temperature in °C; site index, mean height at the age 100 of oak in m; shown are mean values, minima and maxima (italics in parentheses); TUM, Technical University of Munich, NWFVA, Northwest German Forest Research Institute, LWF, Bavarian State Institute of Forestry

	N	Aufnahmezeitraum	NS [mm] (min-max)	TEMP [°C] (min-max)	Höhe [m] ü. NN (min-max)	Bonität [m] (min-max)
Langfristige Versuchsflächen (TUM)	23	1900-2019	800 (592-1019)	8,1 (7,4-9,0)	421 (289-534)	26,8 (19,3-34,5)
Langfristige Versuchsflächen (NWFVA)	9	1898-2018	701 (570-926)	8,5 (7,9-9,5)	217 (37-370)	24,4 (16,9-34)
Repräsentationsflächen NWR (LWF)	25	1977-2017	774 (643-1174)	8,1 (7,7-8,9)	429 (286-579)	25,7 (15,6-33,6)
Temporäre Versuchsflächen (TUM)	5	2007-2017	728 (715-734)	9,2 (8,8-9,6)	391 (320-479)	24,7 (19,6-30,8)

2.2 Produktivität

Für die Analyse auf Bestandsebene wurden mit Hilfe der lehrstuhlinterne Auswertungssoftware die ertragskundlichen Kennwerte für die jeweiligen Versuchsflächen für jeden Aufnahmezeitpunkt berechnet. Die Bestandsproduktivität beschreibt den mittleren jährlichen periodischen Zuwachs (m^3/ha und Jahr). Die Produktivität des Einzelbaums wird durch den periodischen Einzelbaumzuwachs pro Standfläche der jeweiligen Eiche beschrieben. Aufgrund fehlender vollumfänglicher Informationen zur Standfläche wurden die individuellen Kronenschirmflächen verwendet. Diese wurden nach Schwaiger et al. (2018) artspezifisch hergeleitet.

2.3 Standort und Strukturvariablen

Im Zuge der Bestandsauswertungen wurden die Mittelhöhenbonitäten für die Baumart Eiche nach Jüttner (1955) ermittelt. Diese wurden in den Auswertungen als Proxy zur Beschreibung der Standortbedingungen verwendet.

Ebenso wie die ertragskundlichen Kennwerte wurden alle Strukturvariablen für jeden Aufnahmezeitpunkt berechnet. Zur Beschreibung der Bestandsdichte wurde der Stand Density Index (SDI) des Hauptbestands nach Reineke (1933) verwendet. Die Berechnung für die Mischbestände erfolgte durch Aufsummierung der baumartenspezifischen SDI. Die Berücksichtigung unterschiedlicher baumartenspezifischer Maximaldichten erfolgt durch Korrekturfaktoren der hergeleiteten SDI-Werte (Pretzsch und Biber 2016).

$$SDI_i = \sum_1^j N_{ij} \times \left(\frac{25}{d_{gij}} \right)^{-1,605} \times E_j \quad (1)$$

SDI charakterisiert die Bestandsdichte, *N* die Stammzahl je Hektar, *dg* den Durchmesser des Grundflächenmittelstammes sowie *E* den Korrekturfaktor zur Berücksichtigung der baumartenspezifischen Maximaldichten. Die Indizes *i* und *j* beziehen sich auf die Versuchsfläche (*i*) bzw. die jeweilige Baumart (*j*).

Die Beschreibung des Mischungsanteils der Eiche (*Ei_Ant*) der jeweiligen Bestände erfolgte mittels der baumartenspezifischen *SDI*-Werte je Hauptschicht und Versuchsfläche. Hierbei wurden jeweils alle Bäume mit einer Baumhöhe größer 2/3 der Bestandesoberhöhe berücksichtigt.

$$Ei_Ant = \frac{SDI_{Eiche}}{SDI_{Gesamt}} \quad (2)$$

Für die Analysen wurden Bestände mit einem Eichenanteil von mind. 90% in der Hauptschicht als Reinbestände und Bestände mit entsprechend geringeren Anteilen als Mischbestände betrachtet.

Für die Beschreibung der vertikalen Bestandsstruktur wurden die analysierten Bestände zwischen Beständen mit und ohne Unter- und Zwischenstand (U/Z) klassifiziert. Dabei handelt es sich bei dem U/Z im Wesentlichen um einen dienenden Nebenbestand, der sich insbesondere aus den Baumarten Buche und Hainbuche zusammensetzt.

Des Weiteren wurde die vertikale Struktur der Bestände bei der einzelbaumweisen Betrachtung durch den Variationskoeffizienten der Baumhöhen innerhalb eines Bestandes (*VarKoeff*) beschrieben.

Für die Analyse der Einzelbaumproduktivität wurde zusätzlich die soziale Stellung (*relBHD*) des betrachteten Baumes (*k*) im Bestand betrachtet. Hierzu wurde der BHD des jeweiligen betrachteten Baumes (*BHD_k*) in Relation zum maximalen BHD auf der Versuchsfläche (*BHD_{max}*) gesetzt.

$$relBHD_k = \frac{BHD_k}{BHD_{max}} \quad (3)$$

Zur Beschreibung der Zuwachsverteilung innerhalb des Bestandes wurde der Growth Dominance Koeffizient (*GDC*) nach Binkley (2004) berechnet. Dieser beschreibt den Zuwachs (*iv*) eines Baumes relativ zu seiner Größe (*v*). Leistet ein Baum proportional zu seinem Volumen den gleichen Zuwachs zum Gesamtzuwachs wird der Koeffizient 0. Leisten kleinere Bäume, relativ zu ihrer Größe in dem Bestand einen höheren Zuwachs, so wird der Koeffizient negativ (*GDC* < 0), umgekehrt sind bei einem positiven Wert die größeren Baumindividuen produktiver (*GDC* > 0). In der vorliegenden Studie wurde der Koeffizient für den Hauptbestand (> 2/3 der Oberhöhe) berechnet, um eine Verzerrung durch den meist von schattentoleranteren Baumarten gebildeten Nebenbestand zu minimieren.

$$GDC_i = 1 - \sum_{k=1}^n (v_k - v_{k-1}) (iv_k + iv_{k-1}) \quad (4)$$

Dabei ist *n* die Anzahl der Bäume pro Versuchsfläche bzw. in Mischbeständen pro Baumart (*i*). *v* und *iv* sind Stammvolumen und Volumenzuwachs des Baumes (*k*).

Tabelle 2: Ertragskundliche Bestandsdaten der untersuchten Versuchsflächen; PAIV, periodischer Bestandszuwachs in m³/ ha/ Jahr; SDI, Bestandsdichte; Bonität, Mittelhöhenbonität der Eiche in m; GDC, Growth Dominance Koeffizient; N, Anzahl; U/Z, Unter- und Zwischenstand; Mittel, Mittelwert; Min, Minimalwert; Max, Maximalwert; SD, Standardabweichung

Table 2: growth and yield stand data of the investigated experimental plots; PAIV, periodic annual increment in m³/ ha/year; SDI, stand density index; site index, mean height at the age 100 of oak in m; GDC, growth dominance coefficient; N, number of observations; U/Z, second stand layer; Mittel, mean value; Min, minimum; Max, maximum; SD, standard deviation

		PAIV	Vorrat	Alter	SDI	Ei-Anteil	Bonität	GDC
		[m ³ / ha/ Jahr]	[m ³ / ha]	[Jahre]	[n Bäume/ ha]	[%]	[m]	[./.]
Rein	Mittel	9.15	278.37	96	200	99.0	24.46	0.02
	Min	2.92	42.03	17	75	90.0	16.91	-0.20
	Max	20.91	729.62	229	399	100.0	32.17	0.19
	SD	3.43	124.6	45	63	2.0	3.74	0.06
Misch	Mittel	10.94	428.02	117	266	63.0	26.86	-0.03
	Min	2.90	73.66	27	102	2.0	15.63	-0.53
	Max	26.90	1139.87	360	549	90.0	34.53	0.20
	SD	3.32	175.79	51	94	23.0	3.19	0.10
		Gesamt	Misch	Rein	mit U/Z	ohne U/Z		
	N	785	395	390	364	421		

Tabelle 3: Baumdaten der untersuchten Eichen; iv/cpa, Einzelbaumproduktivität in dm³/ m²/ Jahr; SDI, Bestandsdichte; VarKoeff, Variationskoeffizient der Baumhöhe; rel.BHD, relativer Brusthöhendurchmesser; cpa, Kronenschirmfläche in m²; N, Anzahl; Mittel, Mittelwert; Min, Minimalwert; Max, Maximalwert; SD, Standardabweichung

Table 3: Tree data of sampled oaks; iv/cpa, individual tree productivity in dm³/ m²/year; SDI, stand density index; VarKoeff, coefficient of variation of tree height; rel.BHD, relative dbh; cpa, crown projection area in m²; N, number of observations; Mittel, mean value; Min, minimum; Max, maximum; SD, standard deviation

		iv/cpa	Alter	SDI	VarKoeff	rel.BHD	cpa
		[dm ³ / m ² / Jahr]	[Jahre]	[n Bäume/ ha]	[./.]	[./.]	[m ²]
Rein	Mittel	0.92	79	213	0.13	0.62	17.21
	Min	0	22	96	0	0.15	1.91
	Max	4.52	234	426	0.44	1	232.97
	SD	0.52	38	65	0.08	0.16	17.04
Misch	Mittel	0.95	106	279	0.24	0.62	31.46
	Min	0	28	28	0.03	0.09	2.01
	Max	5.7	371	570	0.58	1	252.07
	SD	0.45	48	94	0.1	0.16	26.94
		Gesamt	Rein	Misch			
	N	67.479	40.827	26.652			

2.4 Modellansatz

In der statistischen Analyse wurde jeder Aufnahmezeitpunkt als konkreter Fall betrachtet. Deshalb wurde ein lineares gemischtes Modell angepasst, um die Autokorrelation durch Wiederholungsaufnahmen berücksichtigen zu können. Weiterhin erlaubt diese Vorgehensweise die Berücksichtigung zufälliger standörtlicher Unterschiede zwischen Parzellen eines Versuchs (vgl. Zuur et al. 2009). Zur Schätzung der Bestandsproduktivität wurde folgendes Modell (Formel 5) entwickelt.

$$\begin{aligned}
 \log(\text{PAIV}_{ij}) = & a_0 + a_1 * \log(\text{Vol}_{ij}) + a_2 * A_{ij} + a_3 * \log(\text{SDI}_{ij}) + a_4 * \text{Mix}_{ij} + a_5 * \text{U/Z}_{ij} + a_6 \\
 & * \log(\text{Bon}_i) + a_7 * \log(\text{SDI}_{ij}) * A_{ij} + a_8 * \log(\text{SDI}_{ij}) * \text{Mix}_{ij} + a_9 * \log(\text{SDI}_{ij}) \\
 & * \text{U/Z}_{ij} + b_i + b_{ij} + \varepsilon_{ij}
 \end{aligned} \quad (5)$$

Dabei sind a_0 bis a_9 die geschätzten Koeffizienten des Modells. Index i beschreibt die Versuchsfläche und j den Aufnahmezeitpunkt. Die abhängige Variable $PAIV$ ist der mittlere periodische jährliche Bestandszuwachs (m^3/ha Jahr). Die Erklärungsvariablen sind der Bestandsvorrat Vol (m^3/ha), das Bestandsalter A (Jahre), die Bestandsdichte SDI (n/ha), die faktoriellen Variablen Mix (rein/misch) und U/Z (mit/ohne) und die Mittelhöhenbonität der Eiche Bon (m). Für die Strukturvariablen und das Alter wurde jeweils die 2-fache Wechselwirkung betrachtet. Die Zufallseffekte b_i und b_{ij} sind die Versuchsfläche und der Aufnahmezeitpunkt zur Berücksichtigung räumlicher und zeitlicher Autokorrelation. ε_{ij} beschreibt die Reststreuung der Residuen. Für die Mischbestände wurde der Bestandszuwachs zusätzlich zum gemischten linearen Modell als nichtlineare Funktion in Abhängigkeit vom Eichen- und Buchenanteil dargestellt (Abb. 2, Tab. A2).

Gegenüber dem Bestandsmodell wurde auf Einzelbaumebene die Produktivität der Einzelbäume (iv/cpa) als abhängige Variable verwendet (Formel 6). Zusätzlich wurde die soziale Stellung des Baumes ($relD$) und der Variationskoeffizient der Baumhöhen (VK) mit in das Modell genommen. Neben den Haupteffekten gingen zudem die 2-fachen Wechselwirkungen aller Erklärungsvariablen in das Modell ein. Die Variablen Baumgröße, U/Z und Bonität sind nicht mehr im Modell. Der zusätzliche Index k repräsentiert den Einzelbaum.

$$\begin{aligned} \log(iv/cpa_{ijk}) = & a_0 + a_1 * \log(A_{ijk}) + a_2 * relD_{ijk} + a_3 * \log(SDI_{ij}) + a_4 * Mix_{ij} + a_5 * VK_{ij} \\ & + a_6 * \log(A_{ijk}) * \log(SDI_{ij}) + a_7 * \log(A_{ijk}) * relD_{ijk} + a_8 * \log(A_{ijk}) * Mix_{ij} \\ & + a_9 * \log(A_{ijk}) * VK_{ij} + a_{10} * relD_{ijk} * Mix_{ij} + a_{11} * relD_{ijk} * \log(SDI_{ij}) \\ & + a_{12} * relD_{ijk} * VK_{ij} + a_{13} * VK_{ij} * \log(SDI_{ij}) + a_{14} * Mix_{ij} * \log(SDI_{ij}) + a_{15} \\ & * Mix_{ij} * VK_{ij} + b_i + b_{ij} + b_{ijk} + \varepsilon_{ijk} \end{aligned} \quad (6)$$

Zur Beantwortung der dritten Forschungsfrage wurde der Growth Dominance Koeffizient (GDC) als abhängige Variable betrachtet (Formel 7). Dieser wurde auf Bestands- und Baumartenebene berechnet.

$$\begin{aligned} GDC_{ij} = & a_0 + a_1 * A_{ij} + a_2 * Mix_{ij} + a_3 * \log(SDI_{ij}) + a_4 * A_{ij} * Mix_{ij} + a_5 * A_{ij} * \log(SDI_{ij}) \\ & + a_6 * Mix_{ij} * \log(SDI_{ij}) + b_i + b_{ij} + \varepsilon_{ij} \end{aligned} \quad (7)$$

Die Modelle 5 – 7 stellen jeweils die finalen Modelle mit den einbezogenen Erklärungsvariablen dar. Mögliche Wechselwirkungen zwischen den jeweiligen Variablen wurden ebenso getestet. Für die Selektion des am besten geeigneten Modells wurden das Akaike Information Criterion (AIC) genutzt und durch die Herausnahme nicht signifikanter Wechselwirkungen jenes Modell mit dem geringsten AIC erreicht (Burnham und Anderson 2010). Bei signifikanter Wechselwirkung und nicht signifikantem Haupteffekt wurde dieser im Modell belassen (vgl. Zuur et al. 2009). Die statistischen Auswertungen wurden mit dem Statistikprogramm R, Paket lme4 und mgcv (Bates et al. 2015; R Core Team 2018; Wood 2017) durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Bestandsproduktivität in Abhängigkeit von Struktur und Standort

Für die Bestandsproduktivität konnte für die untersuchten Bestände sowohl ein geringer altersbedingter als auch struktureller Einfluss gefunden werden. So haben die Bestandsvolumina und die Bonität einen positiven Effekt auf die Produktivität der Eichenbestände. Beide Variablen waren in der Wechselwirkung nicht signifikant und gingen daher nur als Haupteffekt in das Modell ein.

Die Strukturvariablen SDI (Hauptbestand) und die Variable U/Z haben einen positiven Einfluss auf den Bestandszuwachs im Haupteffekt. In Wechselwirkung wirken sie jedoch negativ auf die Produktivität der Eichenbestände, d.h. mit steigender Dichte wirkt der U/Z zunehmend produktivitätsmindernd.

In Reinbeständen ist die Produktivität geringer als in Mischbeständen. Das Alter wirkt im Haupteffekt negativ. Die Wechselwirkung zwischen Alter und SDI ist signifikant, hat aber nur einen sehr geringen, positiven Einfluss auf den Bestandszuwachs.

Tabelle 4: Ergebnisse des linearen gemischten Modells zur Bestandsproduktivität (Formel 5)
Table 4: statistical results of the linear mixed effects model on stand level (Equation 5)

Feste Effekte	Schätzer	Std. Fehler	p-Wert	Sig.	Zufalls- effekte	SD
(Konstante)	-2.368	0.536	0.000	***	b_i	0.14
log(Vol)	0.119	0.036	0.001	***	b_{ij}	0.22
log(Bon)	1.000	0.113	0.000	***	ϵ_{ij}	0.12
Alter	-0.011	0.003	0.001	***		
log(SDI)	0.135	0.077	0.083	ns	n obs	785
Mix [Rein]	-0.558	0.267	0.038	*		
U/Z [UZ]	1.182	0.230	0.000	***		
Alter x log(SDI)	0.002	0.001	0.001	***		
log(SDI) x Mix [Rein]	0.099	0.049	0.046	*		
log(SDI) x U/Z [UZ]	-0.208	0.042	0.000	***		

Bonität und der Nebenbestand (U/Z) haben den stärksten Effekt auf den Bestandszuwachs. Somit bewegt sich die Produktivität im Durchschnitt über alle Bestände von 5,8 m³/ha und Jahr auf den schwächeren Standorten, bis 12,8 m³/ha und Jahr auf den besseren Standorten. Die Modellergebnisse zeigen, dass der Nebenbestand die Produktivität des Gesamtbestands im Durchschnitt um 0,5 m³/ha und Jahr oder 6% steigern kann. In Beständen mit niedriger Dichte ist die Produktivitätssteigerung gegenüber Beständen ohne U/Z um bis zu 14% erhöht. Mit zunehmenden Dichten wird die Produktivität der Bestände mit U/Z zunehmend gedämpft und fallen ab höheren SDI Werten von 300 Bäumen/ha unter die Produktivität ohne U/Z (Abb. 1).

In Mischbeständen wirken sich geringere Bestandsdichten weniger nachteilig auf die Bestandsproduktivität aus. Die Produktivität wird in den Reinbeständen stärker durch die Bestandsdichte festgelegt. Junge und mittelalte Reinbestände sind bei hohen Dichten, ab 300 Bäumen/ha produktiver als Mischbestände. Dieser Effekt ist jedoch nur eingeschränkt interpretierbar, da die beobachteten maximalen SDI-Werte der Bestände in den Reinbeständen durchgehend geringer sind als in den Mischbeständen. Von 18% in jungen bis 43% in alten Beständen (Abb. 1).

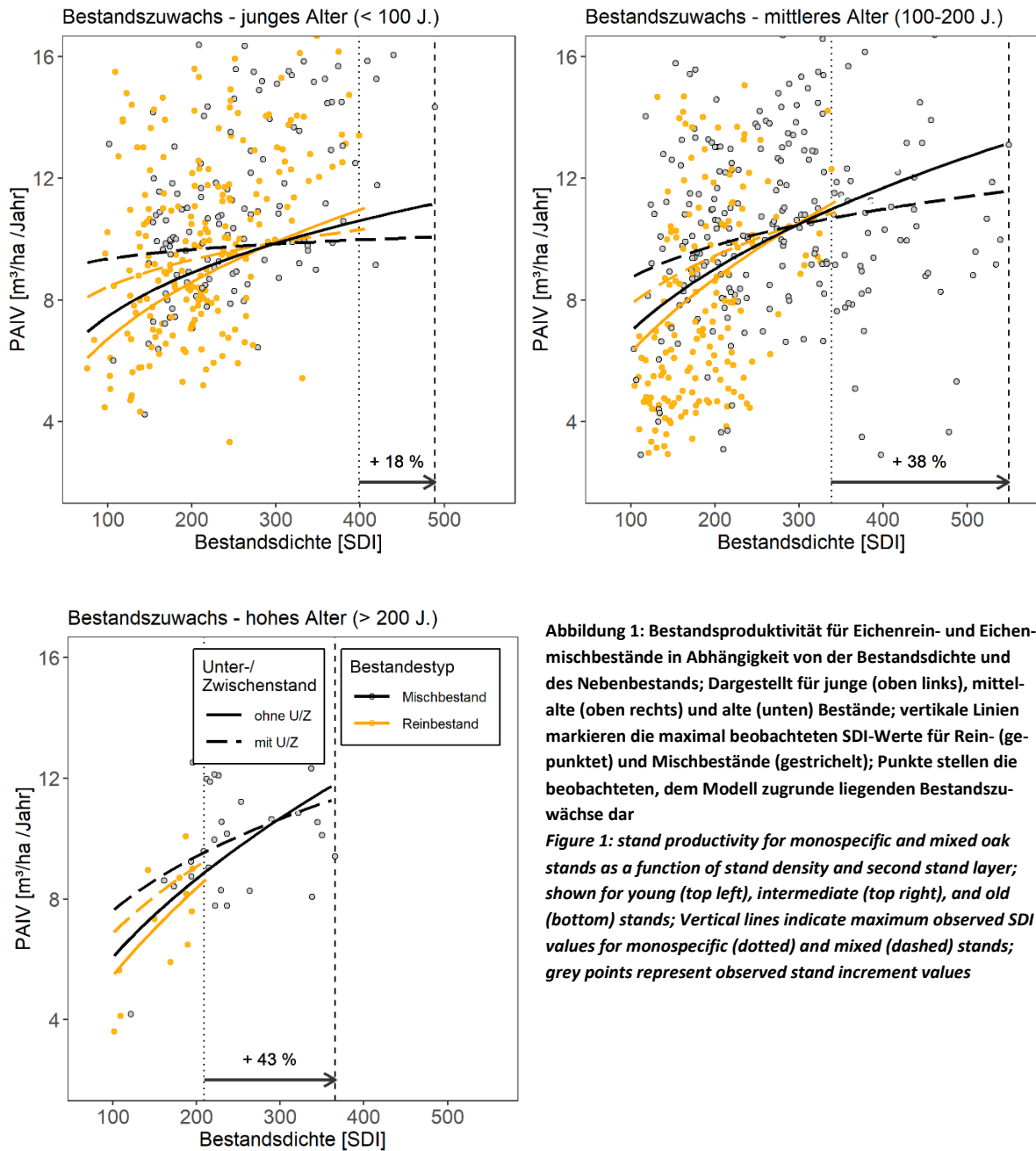


Abbildung 1: Bestandsproduktivität für Eichenrein- und Eichenmischbestände in Abhängigkeit von der Bestandsdichte und des Nebenbestands; Dargestellt für junge (oben links), mittelalte (oben rechts) und alte (unten) Bestände; vertikale Linien markieren die maximal beobachteten SDI-Werte für Rein- (gepunktet) und Mischbestände (gestrichelt); Punkte stellen die beobachteten, dem Modell zugrunde liegenden Bestandszuwächse dar

Figure 1: stand productivity for monospecific and mixed oak stands as a function of stand density and second stand layer; shown for young (top left), intermediate (top right), and old (bottom) stands; Vertical lines indicate maximum observed SDI values for monospecific (dotted) and mixed (dashed) stands; grey points represent observed stand increment values

Zur weiteren Analyse der Mischbestände und Darstellung ihrer Produktivität in Abhängigkeit vom Grad der Baumartenmischungen wurde dieser aufgenommen und die Funktion als Generalisiertes gemischtes additives Modell (GAMM) gerechnet. Dabei konnte ein nichtlinearer Zusammenhang zwischen Eichenanteil und der Produktivität der Mischbestände gefunden und dargestellt werden.

Neben dem Eichenanteil wurde der Mischungsanteil der Buche in den Beständen mit ins Modell genommen, um die Wirkung verschiedener beigemischter Arten zu analysieren. Bei der Betrachtung der nichtlinearen Glättungsfunktion (Abb. 2) kann man erkennen, dass die Produktivität mit Abnahme des Eichenanteils stark anstieg, sofern als Mischbaumart die Buche mit beigemischt war. Reine Buchen-Eichen-Mischungen zeigten mit abnehmendem Eichenanteil einen bis zu 26% ansteigenden Bestandszuwachs (Abb. 2). Setzten sich die Bestände aus mehreren Baumarten zusammen, so zeigte sich ebenfalls noch der positive Effekt der Buchenbeimischung. Für die betrachteten Bestände lag der mittlere Mehrzuwachs bei etwa 22%.

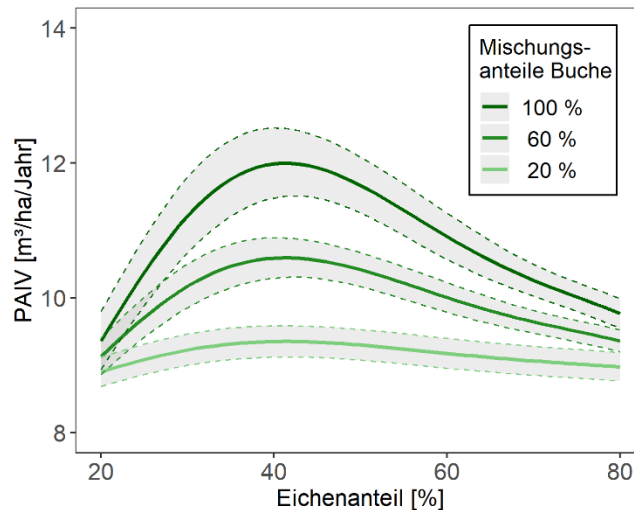


Abbildung 2: Bestandszuwächse in Abhängigkeit vom Eichenanteil und dem Grad der Buchen-Beteiligung an der Mischung; die Modellstatistik (GAMM) ist in Tabelle A1 im Anhang dargestellt

Figure 2: Stand productivity as a function of oak and beech proportions; the statistical model output (GAMM) is shown in Table A1 in the Appendix

3.2 Einzelbaumproduktivität in Abhängigkeit von Bestandsstruktur und sozialer Stellung im Bestand

Von den untersuchten Strukturvariablen üben Dichte (SDI) und soziale Stellung (relD) im Haupteffekt eine positive Wirkung auf die Produktivität aus. Der Mischungstyp sowie die Baumhöhenvariabilität (VK) bleiben nicht signifikant.

Tabelle 5: Ergebnisse des gemischten linearen Modells zur Einzelbaumproduktivität (Formel 6)
Table 5: Results of the linear mixed effects model on individual tree productivity (Equation 6)

Feste Effekte	Schätzer	Std. Fehler	p-Wert	Sig.	Zufalls- effekte	SD
(Konstante)	-22.790	0.725	0.000	***	b_i	0.21
log(A)	4.987	0.157	0.000	***	b_{ij}	0.29
log(SDI)	3.325	0.122	0.000	***	b_{ijk}	0.31
relD	9.342	0.410	0.000	***	ϵ_{ijk}	0.46
Mix [Rein]	0.042	0.193	0.827	ns		
VK	1.294	0.817	0.113	ns	n obs	67.479
log(A) x log(SDI)	-0.782	0.027	0.000	***		
log(A) x relD	-1.493	0.041	0.000	***		
log(A) x Mix [Rein]	-0.298	0.024	0.000	***		
log(A) x VK	-0.231	0.093	0.013	*		
relD x Mix [Rein]	0.668	0.048	0.000	***		
relD x log(SDI)	-0.126	0.058	0.030	*		
relD x VK	2.953	0.200	0.000	***		
VK x log(SDI)	-0.341	0.109	0.002	**		
Mix [Rein] x log(SDI)	0.136	0.027	0.000	***		
Mix [Rein] x VK	0.272	0.085	0.001	**		

Unter Berücksichtigung der Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Variablen zeigt sich, dass insbesondere das Alter zusammen mit der sozialen Stellung des Baumes einen negativen Effekt auf die Einzelbaumproduktivität hat. Vorherrschende Eichen scheinen relativ gesehen mit dem Alter stärker in ihrer Effizienz nachzulassen als mitherrschende oder beherrschte Eichen. Absolut jedoch liegt die

Produktivität der großen Bäume auch im hohen Alter noch über den kleineren Baumindividuen. Steigende Bestandsdichten wirken in Wechselwirkung mit höherem Alter negativ auf die Produktivität der einzelnen Eichen.

In Wechselwirkung mit der sozialen Stellung hat der Variationskoeffizient der Baumhöhe insbesondere auf die Effizienz von vor- und mitherrschenden Eichen einen positiven Einfluss bis ins hohe Alter (Abb. 3). Ist die Eiche von geringer sozialer Stellung, kann sie von einer hohen vertikalen Strukturierung gegenüber Eichen in strukturarmen Beständen kaum profitieren. Die Produktivität liegt auf vergleichbar niedrigerem Niveau. Wachsen die vorherrschenden Eichen in Mischbeständen, so ist ihre Leistung in jungen Beständen gegenüber der von Eichen in Reinbeständen geringer. Dieser negative Effekt ist bei den herrschenden Eichen bis zu einem Alter von ca. 100 bis 150 Jahre zu beobachten. Die unterdrückten Eichen sind lediglich in sehr jungem Bestandsalter in Reinbeständen noch produktiver. Die mittlere Produktivität liegt damit in Mischbeständen für die dominanten und mitherrschenden Eichen 17% bzw. 6% unter und für die unterdrückten Eichen 6% über den Reinbeständen.

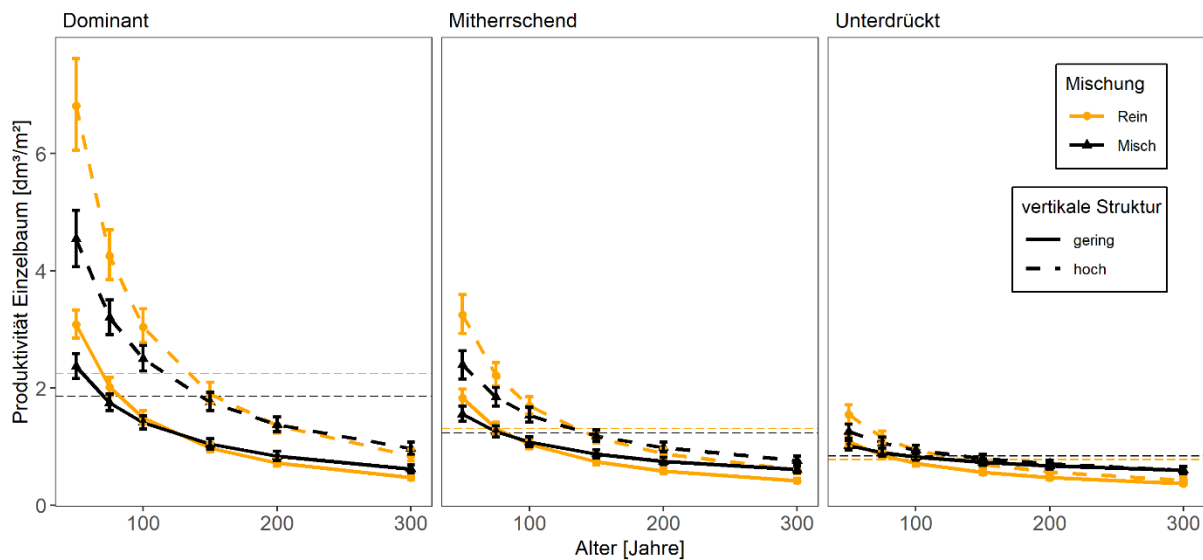


Abbildung 3: Alterstrend der modellierten Einzelbaumproduktivität von dominanten, mitherrschenden und unterdrückten Eichen in Abhängigkeit von Mischung und vertikaler Bestandsstruktur (Formel 5); horizontale Linien markieren die mittlere Produktivität der jeweiligen sozialen Klasse und Mischungstyp

Figure 3: Age trend of modeled individual tree productivity of dominant, co-dominant, and suppressed oaks as a function of mixture type and vertical stand structure (Eq. 5); horizontal lines mark the mean productivity of the respective social class and mixture type

3.3 Entwicklung des Growth Dominance Koeffizienten in Abhängigkeit von Dichte und Mischung

Die Modellergebnisse zeigen eine Abhängigkeit der Zuwachsvorteilung innerhalb des Hauptbestands der untersuchten Eichenbestände von Alter, Bestandsdichte und Mischungstyp. Dabei weisen insbesondere die Mischbestände einen verstärkten Trend entlang der Bestandsentwicklung, hin zu negativen GDC-Werten in älteren Beständen auf (Abb. 4). Bei geringen Bestandsdichten tragen in den Mischbeständen die kleinen Bestandsindividuen schon früher verstärkt zum Gesamtzuwachs bei. Bei mittleren bis hohen Dichten liegt in jungen Beständen der Beitrag zum Gesamtzuwachs verstärkt bei den größeren Bäumen. Dies gilt für Rein- wie für Mischbestände. In den Reinbeständen wirkt dieser Effekt bis zu einem Alter von 150 Jahren. In den Mischbeständen wird der Zuwachs bei mittleren Dichten bereits ab einem Alter von 100 Jahren überproportional von kleineren Baumindividuen getragen. Generell erreicht der GDC in den Mischbeständen geringere Werte mit einer dynamischeren Zuwachsvorteilung über das Bestandsalter als in den Reinbeständen.

Tabelle 6: Ergebnisse des gemischten linearen Modells zum Growth Dominance Koeffizienten (Formel 7)
 Table 6: Results of the linear mixed effects model for the growth dominance coefficient (Equation 7)

Feste Effekte	Schätzer	Std.Fehler	p-Wert	sig	Zufalls- effekte	SD
(Konstante)	-0.442	0.115	0.000	***	b_i	0.01
Alter	0.003	0.000	0.001	**	b_{ij}	0.04
Mix [Misch]	-0.198	0.108	0.068	ns	ϵ_{ij}	0.06
log(SDI)	0.098	0.021	0.000	***		
Alter x Mix [Misch]	-0.001	0.000	0.001	**	n obs	740
Alter x log(SDI)	-0.001	0.000	0.000	***		
Mix [Misch] x log(SDI)	0.038	0.019	0.044	*		

Die Zuwachsverteilung innerhalb der beteiligten Baumarten zeigt baumartenspezifische Unterschiede (Abb. 4 rechts; Tab. A2 im Anhang). Insbesondere die Buche erreicht mit zunehmendem Alter sehr geringe GDC Werte. Mit zunehmendem Alter tragen besonders die kleineren Buchen überproportional zur gesamten Zuwachsleistung der Buche bei. Allgemein liegt in jungem Bestandsalter von 60 Jahren der Zuwachs für alle Baumarten überproportional bei den stärkeren Bäumen. Bei allen Baumarten ist, bis auf die Hainbuche, ein negativer zeitlicher Trend beim GDC erkennbar. Die Eichen erreichen im Alter 200 annähernd eine größenproportionale Zuwachsleistung. Dabei unterscheidet sich die Zuwachsverteilung bei den Eichen für Rein- und Mischbestand nicht signifikant. Mit Ausnahme der Buche und Hainbuche ist dieser Alterstrend auch für die Mischbaumarten zu beobachten.

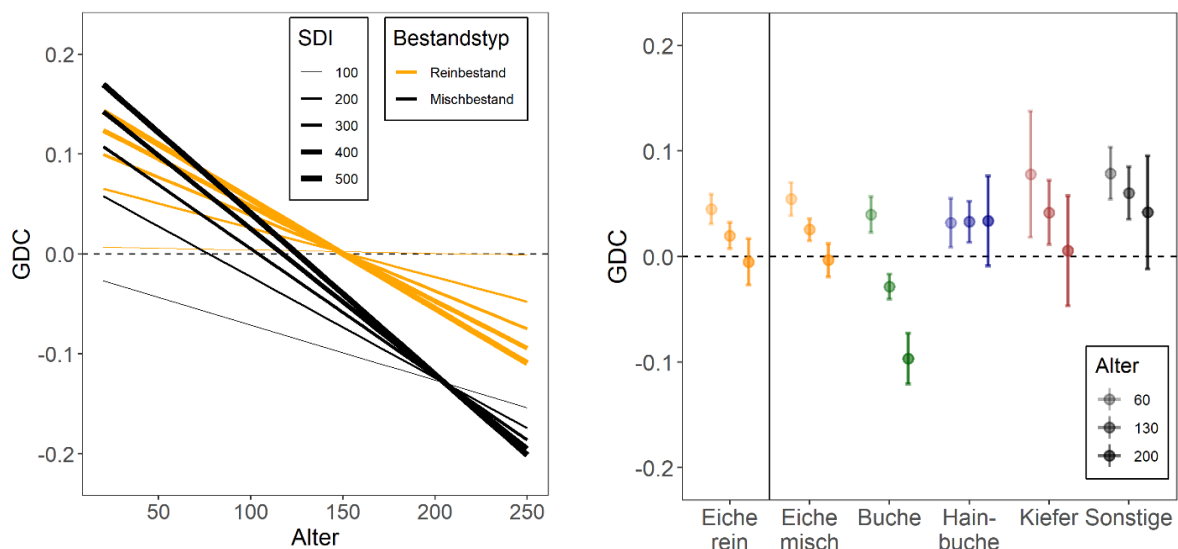


Abbildung 4: Links - Growth Dominance Koeffizient (GDC) für Rein- und Mischbestände in Abhängigkeit von Alter und Bestandsdichte (Formel 6); rechts - Zuwachsverteilung innerhalb der betrachteten Baumartenkollektive (Statistik in Tabelle A2 im Anhang)
 Figure 4: left - Growth dominance coefficient for monospecific and mixed stands as a function of age and stand density (Eq. 6); right - Growth Dominance within the considered tree species collectives (model statistics in table A2 in the appendix)

4 Diskussion und Überlegungen zur waldbaulichen Praxis

4.1 Bestandsproduktivität

Die Auswertungen zur Bestandsproduktivität und Bestandsstruktur zeigen, dass sich aus den beobachteten Effekten waldbaulich relevante Aspekte zur Bewirtschaftung von Eichenbeständen ableiten lassen. Der positive Effekt der Bestandsdichte auf die Produktivität der Eichen(misch)bestände deckt sich mit den grundsätzlichen Zusammenhängen zwischen Dichte und Produktivität von Waldbeständen (Pretzsch 2019; Forrester und Bauhus 2016), ebenso wie die schon von Pretzsch et al. (2013) gefundenen Mehrzuwächse in Eichen-Buchen-Mischbeständen. Dabei scheinen sich die treibenden Faktoren des Mehrzuwachses jedoch über dem Alter der Eichenbestände zu verändern. So scheint in jungen Beständen u.a. die interspezifische Konkurrenz um Licht die Produktivität anzutreiben, wohingegen in fortgeschrittenem Alter insbesondere die Bestandsdichte an sich sowie die höheren maximalen Dichten in Mischbeständen positiv auf die Produktivität wirken (Pretzsch und Schütze 2016; Dieler et al. 2017). Diesen zeitlichen Aspekt der Produktivität von Mischbeständen nennt auch Ammer (2019) in einem Review zu Produktivitäts- und Diversitätszusammenhängen. Zeller und Pretzsch (2019) konnten beispielweise auf Basis langfristiger Versuchsflächen einen negativen Struktureffekt auf die Produktivität von jungen Beständen beschreiben, der sich in späteren Entwicklungsphasen des Bestandes ins Positive drehte.

Der Unter- und Zwischenstand, in Eichenbeständen meist als dienender Nebenbestand zur Erzeugung von qualitativ hochwertigem Stammholz (Lüpke 1998; Atocchi 2015), kann den negativen Effekt auf den Bestandszuwachs bei niedrigen Bestandsdichten abpuffern und den Zuwachs auf vergleichsweise hohem Niveau halten. Die beobachtete Umkehr zu einem negativen Effekt auf den Bestandszuwachs gegenüber einschichtigen Beständen mit zunehmender Dichte lässt sich zum einen durch einen scheinbar gebremsten Nebenbestand und zum anderen durch den negativen Effekt auf den Hauptbestand durch die Konkurrenz um Ressourcen (del Río et al. 2016) erklären.

Interessant ist der Zusammenhang der Bestandsproduktivität mit dem Buchenanteil an der Mischung. Die für die Auswertung verwendeten Mischbestände setzen sich aus unterschiedlichen Mischbaumarten zusammen. Der Bestandszuwachs scheint daher nicht allein durch die Regulation des Eichenanteils bestimmt. Vielmehr ist die maßgebliche Triebkraft der Bestandsproduktivität in den betrachteten Mischbeständen die Buche. Dieser Mischungseffekt in Eichen-Buchen-Mischbeständen ist schon von Pretzsch et al. (2013) in einer Untersuchung beschrieben worden.

Folgerungen für die waldbauliche Bestandsbehandlung:

1. Mischbestände können die Flexibilität in Bezug auf die Bestandsproduktivität bei waldbaulichen Eingriffen erhöhen.
2. Ein vitaler Nebenbestand kann die Produktivität bei geringen bis mittleren Dichten zusätzlich positiv beeinflussen und mögliche Zuwachsverluste, die durch die Entnahme bedrängender Buchen entstehen können, auf Bestandesebene abpuffern.
3. Die Bestandsdichte sollte in den Mischbeständen rechtzeitig reduziert werden, um die Konkurrenz durch Mischbaumarten abzuschwächen.

4.2 Einzelbaumproduktivität

Die abnehmende Produktivität der untersuchten Eichen mit zunehmendem Alter folgt dem charakteristischen Wachstumsgang von einzelnen Bäumen (Pretzsch 2019). Auffallend ist die geringe Abnahme der Produktivität in hohem Alter (> 200 Jahre). Diese langanhaltende Zuwachsleistung der Eiche deckt

sich mit einer aktuellen Studie von Pretzsch (2020), in der die Wachstumsgänge heimischer Baumarten betrachtet wurden. Der bei unterdrückten Eichen kaum beobachtbare zeitliche Trend scheint darauf zurückzuführen zu sein, dass der Effekt der Konkurrenz von dominanteren Bäumen die insbesondere in jungem Alter positiv wirkenden Struktureffekte überlagert. Die soziale Stellung der Eichen im Bestand ist entscheidend für ihre Produktivität und kann diese mehr als verdoppeln. Den positiven Effekt der sozialen Stellung im Bestand konnten auch schon Manso et al. (2015) oder del Río et al. (2014) für Eichen in Mischung mit Buche feststellen.

Die geringere Produktivität der einzelnen Eiche in Mischbeständen scheint durch den starken Konkurrenzdruck der Buche bedingt. Diese Beobachtungen decken sich mit den Ergebnissen aus verschiedenen Studien zum Einzelbaumwachstum von Eiche in Mischung mit Buche (Hein und Dhôte 2006; Manso et al. 2015; del Río et al. 2014). Erst in höherem Alter können die Eichen, auch aufgrund grundsätzlich etwas geringerer Mischungsanteilen von der Mischung profitieren. Die altersbedingte Abnahme der Konkurrenzkraft oder die Entnahme von hiebsreifen Mischbaumarten scheinen diesen Trend zu unterstützen. Wenn auch auf niedrigerem Niveau ist die Produktivität unterdrückter Eichen in Mischbeständen gegenüber der in Reinbeständen erhöht. Dieser umgekehrte Trend deutet aber auf eine verstärkte intraspezifische asymmetrische Konkurrenz hin. Ähnliche Wachstumsreaktionen konnte del Río et al. (2014) für Eichen-Buchen Mischbestände in Spanien finden.

Die mit dem Alter abnehmenden und sich annähernden Produktivitätskurven von Rein- und Mischbestand scheinen die veränderte Konkurrenzsituation abzubilden. Zum einen kommt der Eiche als Lichtbaumart eine frühe Kulmination der Zuwächse gegenüber ihren Mischbaumarten zugute, zum anderen gehören insbesondere die herrschenden Individuen auf den Versuchsflächen zum teilweise geförderten Baumkollektiv. Diese waldbauliche Förderung zur Regulierung der Konkurrenzverhältnisse ist insbesondere in Mischbeständen auf guten Standorten von Bedeutung. Die Schaffung von strukturierten Beständen kann die Konkurrenzkraft der Eiche gegenüber der Buche zusätzlich unterstützen. Freien Kronenraum kann die Eiche, sofern sie in der herrschenden Schicht vorkommt, insbesondere in jüngeren Beständen verstärkt nutzen. Der kaum beobachtete positive Effekt der vertikalen Struktur bei den unterdrückten Eichen resultiert scheinbar aus der erhöhten Kronenkonkurrenz (Pretzsch 2014; Pretzsch und Biber 2005).

Die Ergebnisse zeigen, dass die Mischungseffekte und Struktureffekte auch auf Einzelbaumebene einem zeitlichen Trend unterliegen. Das belegen auch verschiedene Studien, die neben einer Förderung auch eine verstärkte Konkurrenz als Ursache für die entsprechenden Wuchsreaktionen ausmachen (Groote et al. 2018; Manso et al. 2015; Pretzsch et al. 2013; Vannoppen et al. 2019). Mitunter hat auch eine erhöhte Schattentoleranz der Mischbaumart einen negativen Effekt auf die Mischungsreaktion der Eiche (Toigo et al. 2018).

Folgerungen für die Behandlung einzelner Eichen:

1. Eine frühe Förderung von jungen Eichen (Erziehung vorherrschender und mitherrschender Bäume) erhöht deren Wuchsleistung effektiv und schafft Potenzial zur Produktionszeitverkürzung.
2. Eingriffe zur Erhaltung und Pflege einer hohen vertikalen Struktur innerhalb der Mischbaumarten können die Wuchsleistung dominanter Eichen durch positive Komplementaritätseffekte zusätzlich erhöhen und negative Konkurrenzeffekte abschwächen.
3. Eine waldbauliche Konkurrenzregelung zugunsten der Eichen ist insbesondere in Mischbeständen notwendig.

4.3 Growth Dominance Koeffizient

Die in Mischbeständen insgesamt geringeren Growth Dominance Koeffizienten zeigen, dass der Anteil der Zuwachsleistung kleinerer Bäume, insbesondere der Mischbaumarten, am Gesamtzuwachs des Bestands gegenüber den Reinbeständen erhöht ist. Dies kann unter anderem aufgrund der individuellen baumartenspezifischen Schattentoleranz erklärt werden (Pothier 2017). Insbesondere die bei der Buche gefundenen geringeren Koeffizienten lassen dies schlussfolgern.

Die in jungem Bestandsalter noch zwischen Rein- und Mischbestand vergleichbaren, positiven Werte belegen, dass der Zuwachs bei den stärksten Baumindividuen unabhängig von den Mischungsverhältnissen liegt. Pflege und Durchforstungseingriffe fördern hier insbesondere die stärkeren Bestandsindividuen (Pothier 2017). Ein zeitlicher, in den Mischbeständen stärkerer Abfall des GDC deutet darauf hin, dass insbesondere bei hohen Dichten der Bestandszuwachs vermehrt von der Mischbaumart Buche (auch einwachsende Bäume) getragen wird. Durchforstungseingriffe kommen hier zunehmend auch den schwächeren Bäumen (vermehrt Mischbaumarten) im Bestand zugute. Geringere Dichten scheinen diesen Trend abzumildern, ebenso in den Reinbeständen. Die Zuwachsleistung von Eichen scheint von der Behandlung in jungen und mittleren Altersphasen abhängig zu sein. So zeigen die Ergebnisse, dass die Zuwachsleistung der Eiche in hohem Alter proportional zu ihrer Größe ist. Die Größe im Baumarten- bzw. Bestandskollektiv ist wiederum durch die frühere Behandlung geprägt.

Zuwachsverteilung und waldbauliche Folgerungen:

1. Der Zuwachsschwerpunkt liegt in den jungen Bestände insbesondere auf den dominanten Bäumen, wodurch ein rechtzeitiger Beginn der waldbaulichen Förderung den Zuwachs effektiv auf Eichen-Ausleseebäume lenken sollte.
2. Konsequenter herausgepflegte dominante Eichen sichern bis in hohe Bestandsalter eine hohe Zuwachsleistung der Eiche.
3. Bei rechtzeitigen waldbaulichen Eingriffen ist die Gefahr der überproportionalen Förderung schwächerer Baumindividuen (insbesondere der Buche) in Rein- und Mischbestand geringer.

5 Schlussfolgerung

Die vorliegende Auswertung benennt mögliche waldbauliche Behandlungsweisen der Eiche, die mit besonderer Berücksichtigung der Produktivität der Bestände und des Einzelbaums auch die vielfältigen Funktionen mit einbeziehen können. So kann man beispielsweise mit der Begründung von Mischbeständen sowohl ökologische als auch ökonomische Ansprüche erfüllen, indem man durch eine frühe Förderung von Eichen-Zielbäumen und einer moderaten Reduktion der Bestandsdichte vorwüchsige Zielbäume erhält. Eine entsprechend frühere Erreichung ihrer Zielstärke wäre möglich. Gleichzeitig scheinen sich geringere Dichten sowohl positiv auf die Eiche als Wirtsbaum vieler Insekten (Mölder et al. 2019) als auch auf die Resilienz der Eiche gegenüber Trockenheit (Steckel et al. 2020; Schmitt et al. 2020) auszuwirken. Zudem lässt sich auch durch einen vitalen Unter- und Zwischenstand die Erhaltung und Förderung des Eichenanteils im Hauptbestand älterer Bestände ohne nennenswerten Produktivitätsverlust auf Bestandesebene sowie ohne Qualitäts-/Wertverlust auf Einzelbaumebene zielgerichtet realisieren.

Förderung und Dank

Die vorliegende Auswertung wurde im Rahmen des vom Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (StMELF) geförderten Forschungsprojekts „W045 – Entwicklungspotenzial

der Eiche in bewirtschafteten und unbewirtschafteten Beständen“ durchgeführt. Dank gilt der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt (NW-FVA), die für die Auswertung Daten ihrer Eichenversuchsflächen bereitgestellt hat, sowie der Bayerischen Landesanstalt für Wald- und Forstwirtschaft (LWF), die sich als Projektpartner mit ertragskundlichen Daten aus bayerischen Naturwaldreservaten beteiligt hat.

Literatur

- Abt, A.; Felbermeier, B. (2021): Waldbauliche und finanzielle Effekte von Durchforstungseingriffen in jungen Traubeneichenbeständen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 97–115.
- Ammer, C. (2019): Diversity and forest productivity in a changing climate. In: *The New phytologist* 221 (1), S. 50–66. DOI: 10.1111/nph.15263.
- Attocchi, G. (2015): Silviculture of oak for high-quality wood production. Effects of thinning on crown size, volume growth and stem quality in even-aged stands of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Northern Europe. Alnarp: Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural Sciences (Acta Universitatis agriculturae Sueciae, 2015:39).
- Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B.; Walker, S. (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. In: *J. Stat. Softw.* 67 (1). DOI: 10.18637/jss.v067.i01.
- Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (2020): Praxishilfe: Klima – Boden – Baumartenwahl.
- Bayerische Staatsforsten AÖR (2020): Waldbauhandbuch BaySF. Richtlinie zur Baumartenwahl.
- Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (2020): Baumarten für den Klimawald; Leitlinien der Bayerischen Forstverwaltung.
- Binkley, D. (2004): A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. In: *Forest Ecology and Management* 190 (2-3), S. 265–271. DOI: 10.1016/j.foreco.2003.10.018.
- Binkley, D.; Kashian, D. M.; Boyden, S.; Kaye, M. W.; Bradford, J. B.; Arthur, M. A. et al. (2006): Patterns of growth dominance in forests of the Rocky Mountains, USA. In: *Forest Ecology and Management* 236 (2-3), S. 193–201. DOI: 10.1016/j.foreco.2006.09.001.
- Bolte, A.; Ammer, C.; Löf, M.; Madsen, P.; Nabuurs, G.-J.; Schall, P. et al. (2009): Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 24 (6), S. 473–482. DOI: 10.1080/02827580903418224.
- Burnham, K. P.; Anderson, D. R. (2010): Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2. ed. New York, NY: Springer.
- del Río, M.; Condés, S.; Pretzsch, H. (2014): Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. In: *Forest Ecology and Management* 325, S. 90–98. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.03.047.
- del Río, M.; Pretzsch, H.; Alberdi, I.; Bielak, K.; Bravo, F.; Brunner, A. et al. (2016): Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands. Review and perspectives. In: *Eur J Forest Res* 135 (1), S. 23–49. DOI: 10.1007/s10342-015-0927-6.
- Dieler, J.; Uhl, E.; Biber, P.; Müller, J.; Rötzer, T.; Pretzsch, H. (2017): Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. In: *Eur J Forest Res* 136 (4), S. 739–766. DOI: 10.1007/s10342-017-1056-1.
- Forrester, D. I.; Bauhus, J. (2016): A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. In: *Curr Forestry Rep* 2 (1), S. 45–61. DOI: 10.1007/s40725-016-0031-2.
- Groote, S. R.E. de; Vanhellemont, M.; Baeten, L.; van den Bulcke, J.; Martel, A.; Bonte, D. et al. (2018): Competition, tree age and size drive the productivity of mixed forests of pedunculate oak, beech and red oak. In: *Forest Ecology and Management* 430, S. 609–617. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.08.050.
- Hein, S.; Dhôte, J.-F. (2006): Effect of species composition, stand density and site index on the basal area increment of oak trees (*Quercus* sp.) in mixed stands with beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern France. In: *Annals of Forest Science* 63 (5), S. 457–467. DOI: 10.1051/forest:2006026.
- Jüttner, O. (1955): Ertragstabellen für Eichen. Ertragstabellen wichtiger Baumarten bei verschiedener Durchforstung, neu bearbeitet von R. Schober. Sauerländer's Verlag, Frankfurt 2. Auflage 1975, 154 S.

- Krahl-Urban, J. (1959): Die Eichen: forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche: P. Parey. Online verfügbar unter <https://books.google.de/books?id=54ROAAAAMAAJ>.
- Lindner, M. (2000): Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. In: *Tree physiology* 20 (5_6), S. 299–307. DOI: 10.1093/treephys/20.5-6.299.
- Lindner, M.; Maroschek, M.; Netherer, S.; Kremer, A.; Barbati, A.; Garcia-Gonzalo, J. et al. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. In: *Forest Ecology and Management* 259 (4), S. 698–709. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.023.
- Lüpke, B. von (1998): Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. In: *Forest Ecology and Management* 106 (1), S. 19–26. DOI: 10.1016/S0378-1127(97)00235-1.
- Maleki, K.; Zeller, L.; Pretzsch, H. (2020): Oak often needs to be promoted in mixed beech-oak stands - the structural processes behind competition and silvicultural management in mixed stands of European beech and sessile oak. In: *iForest* 13 (2), S. 80–88. DOI: 10.3832/ifor3172-013.
- Manso, R.; Morneau, F.; Ningre, F.; Fortin, M. (2015): Effect of climate and intra- and inter-specific competition on diameter increment in beech and oak stands. In: *Forestry* 88 (5), S. 540–551. DOI: 10.1093/forestry/cpv020.
- Mölder, A.; Meyer, P.; Nagel, R.-V. (2019): Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in Central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. In: *Forest Ecology and Management* 437, S. 324–339. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.01.006.
- Mosandl, R.; Abt, A. (2016): Waldbauverfahren in Eichenwäldern gestern und heute. In: *AFZ - Der Wald* (20), S. 28–32, zuletzt geprüft am 05.12.2017.
- Pothier, D. (2017): Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances. In: *Forest Ecology and Management* 406, S. 155–162. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.09.066.
- Pretzsch, H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. In: *Forest Ecology and Management* 327, S. 251–264. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.04.027.
- Pretzsch, H. (2019): Grundlagen der Waldwachstumsforschung. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, zuletzt geprüft am 26.03.2019.
- Pretzsch, H. (2020): The course of tree growth. Theory and reality. In: *Forest Ecology and Management* 478, S. 118508. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118508.
- Pretzsch, H.; Biber, P. (2005): A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. In: *Forest science* 51 (4), S. 304–320.
- Pretzsch, H.; Biber, P. (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density. In: *Can. J. For. Res.* 46 (10), S. 1179–1193. DOI: 10.1139/cjfr-2015-0413.
- Pretzsch, H.; Bielak, K.; Block, J.; Bruchwald, A.; Dieler, J.; Ehrhart, H.-P. et al. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. In: *European Journal of Forest Research* 132 (2), S. 263–280. DOI: 10.1007/s10342-012-0673-y.
- Pretzsch, H.; Schütze, G. (2016): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. In: *Eur J Forest Res* 135 (1), S. 1–22. DOI: 10.1007/s10342-015-0913-z.
- R Core Team (2018): R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reineke, L. H. (1933): Perfecting a stand-density index for even-aged forests. In: *Journal of Agricultural Research* 46 (7), S. 627–638.
- Schmitt, A.; Trouvé, R.; Seynave, I.; Lebourgeois, F. (2020): Decreasing stand density favors resistance, resilience, and recovery of *Quercus petraea* trees to a severe drought, particularly on dry sites. In: *Annals of Forest Science* 77 (2). DOI: 10.1007/s13595-020-00959-9.
- Schwaiger, F.; Poschenrieder, W.; Biber, P.; Pretzsch, H. (2018): Species Mixing Regulation with Respect to Forest Ecosystem Service Provision. In: *Forests* 9 (10), S. 632. DOI: 10.3390/f9100632.
- Steckel, M.; Moser, W. K.; del Río, M.; Pretzsch, H. (2020): Implications of Reduced Stand Density on Tree Growth and Drought Susceptibility: A Study of Three Species under Varying Climate. In: *Forests* 11 (6), S. 627. DOI: 10.3390/f11060627.
- Stimm, K.; Uhl, E.; Pretzsch, H. (2021): Zur langfristigen Verjüngungsdynamik der Eichen (*Quercus petraea* MATT. Liebl und *Quercus robur* L.) in Kieferrein- und Eichenmischbeständen – Struktur, Wachstum, waldbauliche Behandlung. In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 162–182.
- Toïgo, M.; Perot, T.; Courbaud, B.; Castagneyrol, B.; Gégout, J.-C.; Longuetaud, F. et al. (2018): Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. In: *J Ecol* 106 (3), S. 1073–1082. DOI: 10.1111/1365-2745.12811.

- Vannoppen, A.; Kint, V.; Ponette, Qu.; Verheyen, K.; Muys, B. (2019): Tree species diversity impacts average radial growth of beech and oak trees in Belgium, not their long-term growth trend. In: *For. Ecosyst.* 6 (1), S. 252. DOI: 10.1186/s40663-019-0169-z.
- West, P. W. (2014): Calculation of a Growth Dominance Statistic for Forest Stands. In: *Forest science* 60 (6), S. 1021–1023. DOI: 10.5849/forsci.13-186.
- Wood, S. N. (2017): *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd edition).: Chapman and Hall/CRC.
- Zeller, L.; Pretzsch, H. (2019): Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. In: *Forest Ecology and Management* 434, S. 193–204. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.12.024.
- Zuur, A. F.; Ieno, E. N.; Walker, N.; Saveliev, A. A.; Smith, G. M. (Hg.) (2009): *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer (Statistics for Biology and Health).

Anhang

Tabelle A1: Ergebnisse des gemischten additiven Modells (GAMM) zum Bestandszuwachs in Abhängigkeit der Baumartenanteile
Table A1: Results of the generalized additive mixed model (GAMM) of stand productivity as a function of species proportions

	Schätzer	Std.Fehler	p-Wert	sig		
(Konstante)	0.705	0.14	0.000	***	n obs	480
log(Vol)	0.700	0.02	0.000	***	R ²	0.69
log(Alter)	-0.560	0.04	0.000	***		
	Edf		p-Wert	sig		
f(Ei_Ant x Bu_Ant)	4.700		0.000	***		

Tabelle A2: Ergebnisse des gemischten linearen Modells zur baumartenweisen Betrachtung des Growth Dominance Koeffizienten
Table A2: Results of the linear mixed effects model for species-specific Growth Dominance Coefficients

	Schätzer	Std.Fehler	p-Wert	sig	Zufalls- effekte	SD
(Konstante)	0.0661	0.0118	0.000	***	b_i	0.02
Alter	-0.0004	0.0001	0.000	***	b_{ij}	0.02
Eiche [misch]	0.0130	0.0160	0.416	ns	ϵ_{ij}	0.08
Buche	0.0321	0.0182	0.078	.		
Hainbuche	-0.0351	0.0245	0.153	ns	n obs	1612
Kiefer	0.0428	0.0503	0.396	ns		
Sonstige	0.0284	0.0269	0.291	ns		
Alter x Eiche [misch]	-0.0001	0.0001	0.654	ns		
Alter x Buche	-0.0006	0.0002	0.000	***		
Alter x Hainbuche	0.0004	0.0002	0.098	ns		
Alter x Kiefer	-0.0002	0.0004	0.649	ns		
Alter x Sonstige	0.0001	0.0003	0.722	ns		