

# Einfluss der Trockenheit auf die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen in Waldbeständen

---

*Hans Pretzsch*  
*Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, TU München*

## Zusammenfassung

Wie Trockenheit den Zuwachs von Waldbeständen und herrschenden Bäumen mindern kann ist bekannt, wie sie aber die Zuwachsverteilung zwischen großen und kleinen Bäumen im Bestand beeinflusst, wurde bisher kaum untersucht. Basierend auf langfristigen Versuchsflächen in Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche, die seit 1998 mit Dauerumfangmessbändern ausgestattet sind, wurde analysiert, welchen Einfluss die jährliche Wasserverfügbarkeit auf die Zuwachsverteilung zwischen Bäumen unterschiedlicher sozialer Stellung im Bestand hat.

Erstens zeigten dominante Fichten wesentlich stärkere Trockenstressreaktionen und Zuwachseinbußen als zwischen- und unterständige Fichten. Zweitens waren bei der Buche die Zuwachseinbußen generell, aber auch die Unterschiede zwischen der Stressreaktion von dominanten und unterständigen Bäumen, wesentlich geringer als bei der Fichte. Drittens zeigte sich insbesondere für die Fichte, dass die herrschenden Bäume bei guter Wasserversorgung besonders profitieren, bei Trockenheit aber auch besonders leiden. Feuchte Jahre verstärken demnach die Größenasymmetrie der Konkurrenz, trockene Jahre verursachen symmetrische Konkurrenz. Zwischen- und unterständige Fichten können in Trockenjahren sogar mehr Zuwachs leisten als in feuchten Jahren.

Als wichtigste Ursachen für die stärkere Zuwachsdepression der Fichte im Vergleich zur Buche und der dominanten im Vergleich zu unterständigen Fichten, wird der isohydrische Charakter der Fichte diskutiert. Insbesondere herrschende Fichten, die unmittelbar dem Hitzestress ausgesetzt sind, schließen ihre Spaltöffnungen bei Trockenheit früher, um das innere Wasserpotential zu halten. Buchen verhalten sich anisohydrisch; sie setzen die Transpiration und den Zuwachs bei Trockenheit länger fort. Bäume in Rein- und Mischbeständen zeigten keine Unterschiede in diesen Reaktionsmustern.

Aus diesen art- und größenabhängigen Reaktionsmustern ergeben sich folgende Konsequenzen: In Fichtenbeständen können kleine Bäume die Zuwachsverluste von herrschenden Nachbarn zu einem gewissen Grad kompensieren. Deshalb kann eine Hochskalierung der Zuwachsverluste von herrschenden Bäumen auf den Gesamtbestand insbesondere bei der Fichte zu Überschätzungen der Zuwachsverluste durch Trockenstress führen. Bei ausreichender Wasserversorgung üben die herrschenden Bäume starke asymmetrische Konkurrenz auf die kleineren Nachbarn aus, weil sie dann vollen Nutzen aus ihrer bevorzugten Strahlungsversorgung ziehen können. Bei Hitze und Trockenheit kann aus der Sonnenexposition ein Nachteil werden. Die Einschränkung der Transpiration herrschender Bäume kann eine Verbesserung der Wasserversorgung und Wuchsbedingungen ihrer kleineren Nachbarn bewirken. Für die Modellierung bedeuten die Ergebnisse, dass unter feuchten Bedingungen, d.h. wenn im Wesentlichen das Licht den Zuwachs limitiert, positionsabhängige Konkurrenzindizes bestmögliche Zuwachsschätzungen liefern, weil sie die Strahlungsverfügbarkeit abbilden. Unter trockenen Bedingungen können positionsabhängige Konkurrenzmodelle ihren Vorteil verlieren, weil der Zuwachs herrschender Bäume weniger durch Licht also durch Wasser limitiert wird.

## 1 Einleitung

Gegenstand der Untersuchung ist die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen in Waldbeständen bei Trockenheit. Wie sich der Zuwachs zwischen den Bäumen unter Normalbedingungen verteilt, ist relativ gut untersucht. Bei ausreichender Wasserversorgung wachsen große Bäume überproportional zu ihrer

Größe. Sie haben bevorzugten Zugang zum Licht und können kleinere Bäume beschatten, so dass sie eine größen-*asymmetrische* Konkurrenz und größen-*überproportionale* Zuwachsleistung erbringen. Wie sich die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen unter Stress, z.B. unter dem Einfluss von Trockenheit, Ozon oder Pathogenbefall verändert, wurde bisher kaum untersucht.

Die Kenntnis des Verteilungsmusters des Zuwachses auf Bäume unterschiedlicher Größe in Abhängigkeit von Wuchsbedingungen ist aber von großer praktischer Relevanz. Beispielsweise wird beim Waldmonitoring oder bei Inventuren die Zuwachsreaktion nur an dominanten Bäumen gemessen und dann von diesen auf das Bestandeswachstum geschlossen. Sollten dominante Bäume empfindlicher auf Stress reagieren als kleine, so würden die Zuwachseinbußen des Bestandes überschätzt. Auch die Mortalitätsraten in verschiedenen Durchmesserklassen dürften sich verändern, wenn sich die Zuwachsverteilung zwischen großen und kleinen Bäumen in Abhängigkeit von Stress wandelt. Die Kenntnis der Zuwachsverteilung in Abhängigkeit von den Standortbedingungen hat auch Konsequenzen für die Modellierung des Zuwachsverhaltens. Die meisten Konkurrenzindizes quantifizieren den Lichtgenuss von Bäumen und steuern in Modellen dann den Zuwachs dergestalt, dass der Zuwachs umso größer ist, je geringer der Konkurrenzindex. Unter Trockenheit könnten aber gerade große Bäume mit geringem Konkurrenzindex aufgrund der stärkeren Sonnenexposition stärker leiden, ihren Zuwachs deutlicher absenken, und kleine Bäume mit hohen Indizes, in Relation zu den großen, gewinnen. Schließlich ist die Kenntnis der Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen eines Waldbestandes wichtig für waldbauliche Maßnahmen, der Überführung vom Altersklassenwald in strukturreiche Waldbestände und für den Übergang zu klimaresistenten Waldaufbauformen. Sollten kleine Bäume besser über Trockenstress hinwegkommen als große, so dürften insbesondere auf trockneren Standorten strukturreiche Waldbestände und Voranbauten mit klimaresistenten Baumarten gute Erfolgsaussichten besitzen. Andererseits könnte die Entnahme solcher unterständiger Bäume, die bei Trockenheit immer noch relevante Transpirations- und Zuwachsraten haben, zur Verbesserung der Wasserversorgung herrschender Bäume beitragen.

Theoretische Überlegungen von SCHWINNING und WEINER (1998) und Modellstudien von HARA (1993) gehen davon aus, dass sich die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen eines Waldbestandes in einem Kontinuum zwischen völlig *symmetrisch* bis hin zu stark *größen-*asymmetrisch** bewegt. Auf armen Standorten wäre eher mit einer *symmetrischen* Zuwachsverteilung zu rechnen, während auf gut mit Wasser und Nährstoff versorgten Standorten große Bäume ihren Größenvorteil zu einer stark *größen-*asymmetrischen** Bevorteilung in Lichtausbeute und Zuwachsbildung nutzen können. WICHMANN (2001) konnte in einem Sitka-Fichtenbestand Reaktionsmuster finden, die in etwa diesen theoretischen Überlegungen und Modellsimulationen entsprechen. Feuchte Jahre förderten den Zuwachs dominanter Bäume, trockene Jahre kamen eher den kleinen Bäumen zugute, weil dominante, große Bäume aufgrund des Wassermangels den bevorzugten Zugang zum Licht weniger effizient nutzen konnten.

Wie kleine im Vergleich zu großen Bäumen in Waldbeständen auf Trockenheit reagieren, wurde wiederholt am Rande oder konzeptionell u. a. von MARTÍN-BENITO et al. (2008), WICHMANN (2001), PRETZSCH et al. (2012), ZANG et al. (2012) und GROTE et al. (2016) behandelt. Wie diese Reaktionen an mitteleuropäischen Baumarten in den zurückliegenden Trockenjahren im Einzelnen ausfallen, wurde bisher aber nicht grundlegend untersucht. Aufbauend auf langfristigen Zuwachsmessungen mit permanenten Umfangmessbändern von 1998 bis 2016 wird in der vorliegenden Arbeit die Zuwachsverteilung zwischen Bäumen unterschiedlicher Größe in Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche in normalen und trockenen Jahren untersucht. Indem Maßzahlen der Zuwachsverteilung mit Klimadaten statistisch verknüpft werden, können verallgemeinerte Beziehungen zwischen dem Zuwachsverteilungsmuster und der Wasserversorgung aufgedeckt werden. Im Einzelnen wurden folgende Fragen beantwortet: (i) Wie

stark reduziert Trockenheit den Zuwachs von Fichten unterschiedlicher sozialer Stellung? (ii) Wie unterscheiden sich Fichte und Buche in der größenabhängigen Stressreaktion? (iii) Welcher Fehler resultiert, wenn von der Stressreaktion herrschender Bäume auf den Gesamtbestand geschlossen wird?

## 2 Material und Methoden

Versuchsobjekte sind die Rein- und Mischbestände aus Fichte und Buche im Kranzberger Forst, die von HÄBERLE et al. (2012) und PRETZSCH et al. (2014) eingehend beschrieben wurden. Die Bestände stocken auf nährstoffreichen Braunerden aus Feinlehm. Die Klimadaten für die Zeitperiode 1998 bis 2016 belaufen sich auf eine Mitteltemperatur im Jahr von 8,3° Celsius und in der Vegetationszeit von 14,4° Celsius. Die Niederschläge betragen 826 mm pro Jahr und 488 mm in der Vegetationsperiode. Der Index von DE MARTONNE (1926) lag bei 45,3 mm °C<sup>-1</sup> bzw. 20,1 mm °C<sup>-1</sup> in der Vegetationsperiode. In den zurückliegenden Jahren gab es sowohl normale als auch besonders feuchte und besonders trockene Jahre; hervorzuheben sind die Trockenjahre 2003 und 2015.

Die letzte Vollaufnahme im Jahre 2012 erbrachte eine Höhenbonität der Buchen- bzw. Fichtenbestände von 34,5 bis 43,9 m, die Grundfläche betrug 50,2 bis 58,7 m<sup>2</sup> pro ha, der Vorrat 691 bis 815 Vorratsfestmeter Derbholz ha<sup>-1</sup> und die Zuwächse beliefen sich in dem Zeitraum auf 19,1 bis 26,1 m<sup>3</sup> pro ha und Jahr. Zur letzten Aufnahme im Jahre 2012 betrug das Alter von Fichte bzw. Buche 58 bis 78 Jahre. Auf der Gesamtfläche des Experimentes Kranzberger Forst befinden sich sowohl Teile mit reiner Fichte und reiner Buche, als auch Mischungen aus Fichte und Buche.

Die Periode 1998 bis 2012 war für die vorliegende Untersuchung besonders geeignet, weil in diesem Zeitraum die Witterungsbedingungen in besonderer Weise variierten, und weil in diesem Zeitraum zahlreiche Bäume mit regelmäßig abgelesenen Dauerumfangmessbändern ausgestattet waren.

Abbildung 1 zeigt die Variation der Witterungsbedingungen von 1998 bis 2016. Hier fällt besonders der Rückgang der Niederschläge in den Jahren 2003 und 2015 auf; die Temperaturen waren in diesen beiden Trockenjahren leicht erhöht. In den späten 90iger und 2010er Jahren gab es neben diesen Trockenjahren auch Vegetationszeiten mit besonders guter Wasserversorgung.

In reinen und gemischten Teilen der Bestände wurden insgesamt 62 Fichten und 93 Buchen ausgewählt, die seit 1998 mit Dauerumfangmessbändern ausgestattet waren (Tabelle 1). Abbildung 2 zeigt die Entwicklung des Volumenzuwachses pro Baum und Jahr von 1998 bis 2016. Es handelt sich dabei um die mittleren Volumenzuwächse (Mittelwert ± Standardfehler), die auf der Basis der Durchmesser-messung über Dauerumfangmessbänder und turnusmäßiger Höhenmessung sowie Abgriff der Formzahl in Abhängigkeit von Durchmesserhöhe aus Formzahlfunktionen nach dem von PRETZSCH et al. (2015) beschriebenen Verfahren berechnet wurden. Abbildung 2 zeigt, dass die Fichten im Rein- und Mischbestand ein ähnliches Zuwachsmuster haben. Gleiches gilt für die Buchen. In dem Zuwachsgang der Fichten zeichnet sich deutlich der Zuwachseinbruch in den Jahren 2003 und 2015 ab, der auf extreme Trockenheit zurückzuführen ist. Bei der Buche gibt es solche Trockenstress-bedingte Zuwachsreduktionen nicht; hier sticht nur das Jahr 2011 heraus, in dem es einen extremen Spätfrost gab.

Abbildung 3 veranschaulicht die Verteilung der Baumzahlen über dem Stammvolumen der Fichten und Buchen zu Beginn des Beobachtungszeitraumes, d.h. im Jahr 1998. Aus der Grafik geht hervor, dass die Bestände eine in etwa normal verteilte Baumzahlgrößenverteilung besitzen, die eine Linkssteilheit und Rechtsschiefe aufweist. Für die folgende Untersuchung ist die relativ breite Verteilung besonders wichtig, denn Ziel ist es ja gerade, das Zuwachsverhalten von kleinen im Vergleich zu mittelgroßen und großen Bäumen des Bestandes zu analysieren. So gesehen zeigt die Abbildung 3, dass die Bestände gut für die Beantwortung der o.g. Fragestellungen geeignet sind.

Tabelle 1 Übersicht über die mit permanenten Umfangmessbändern ausgestatteten Fichten und Buchen in Rein- und Mischbeständen in dieser Untersuchung. Angegeben sind der Stichprobenumfang  $n$ , die Baumdimensionen im Jahre 2016 und der mittlerer jährliche Volumenzuwachs in dem Zeitraum 1998-2016. Stichprobenumfang 2016,  $n_{2016}$ , Mittelwert, Minimum, und Maximum von Baumdurchmesser,  $d$ , Baumhöhe,  $h$ , und Stammvolumen,  $v$ , mittlerer jährlicher Zuwachs in der Periode 1998-2016,  $iv_{1998-2016}$

	$n_{2016}$	$d$	$h$	$v$	$iv_{1998-2016}$
		(cm)	(m)	(m <sup>3</sup> )	(cdm <sup>3</sup> yr <sup>-1</sup> )
<i>mono-specific stands</i>					
N. spruce	43				
mean		34.8	32.2	1.54	32.4
min		21.5	27.7	0.50	0.8
max		51.0	35.3	3.23	95.0
E. beech	28				
mean		26.0	27.7	0.87	18.8
min		11.3	20.0	0.09	0.4
max		48.1	32.0	3.07	77.2
<i>mixed-species stand</i>					
N. spruce	19				
mean		35.8	32.4	1.62	30.1
min		18.9	26.1	0.36	0.4
max		48.0	34.9	2.86	69.0
E. beech	35				
mean		28.4	28.5	1.05	17.1
min		15.4	23.6	0.20	0.3
max		47.9	32.0	3.05	91.7
total	54				
mean		31.0	29.9	1.25	23.2
min		15.4	23.6	0.20	0.3
max		48.0	34.9	3.05	91.7

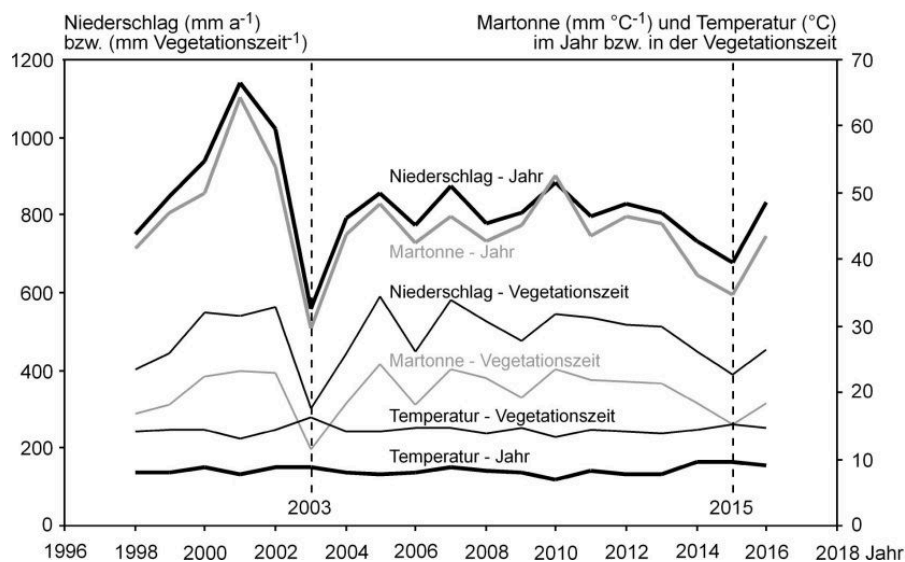


Abbildung 1 Entwicklungsgang von Niederschlag, Mitteltemperatur und Martonne-Index seit 1998 im Jahr insgesamt und in der Vegetationsperiode von Mai bis September für den Kranzberger Forst / Süddeutschland. Die Jahre 2003 und 2015 sind hervorgehoben, weil sie besonders geringe Wasserverfügbarkeit repräsentieren.

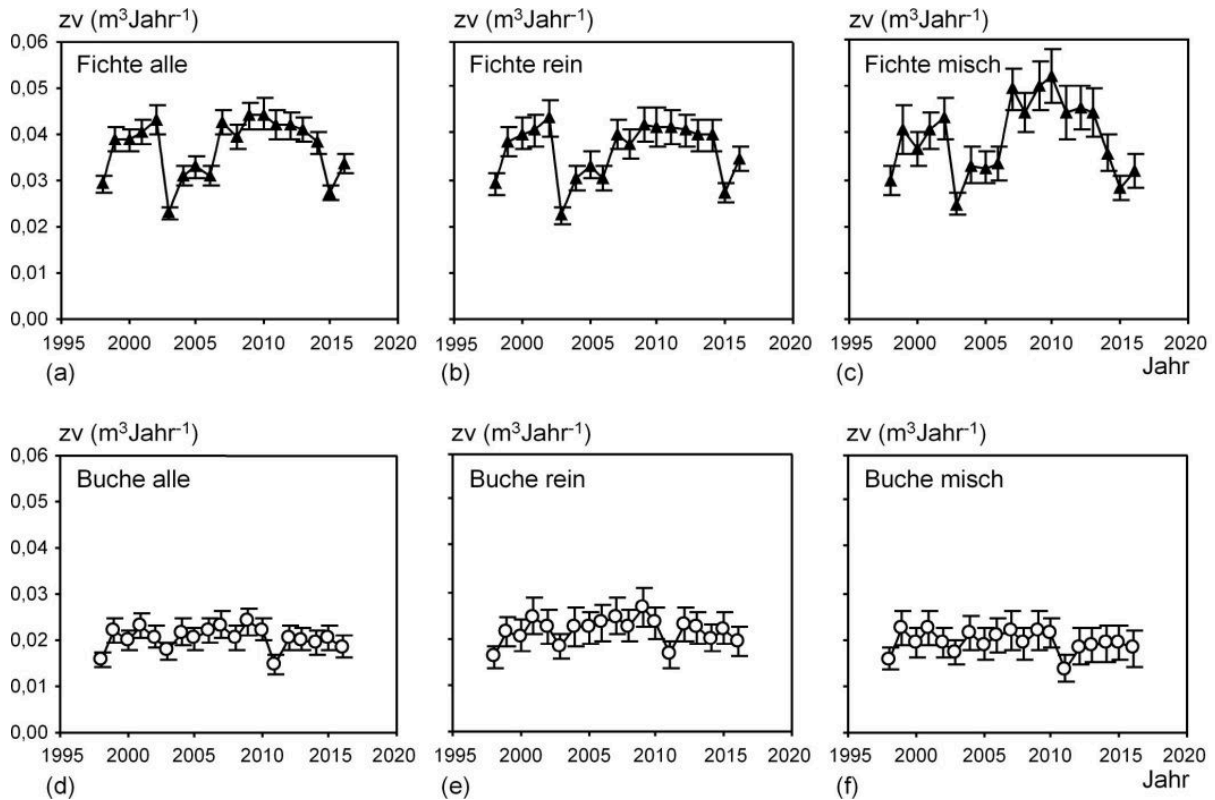


Abbildung 2 Entwicklungsgang des jährlichen Volumenzuwachses von Fichten ( $n=62$ ) und Buchen ( $n=63$ ) auf der Grundlage von Dauerumfangmessungen seit 1998. Angegeben ist der mittlere Volumenzuwachs (Mittelwert  $\pm$  SE) für die Fichten und Buchen insgesamt und für beide Baumarten gesondert nach Rein- und Mischbestand.

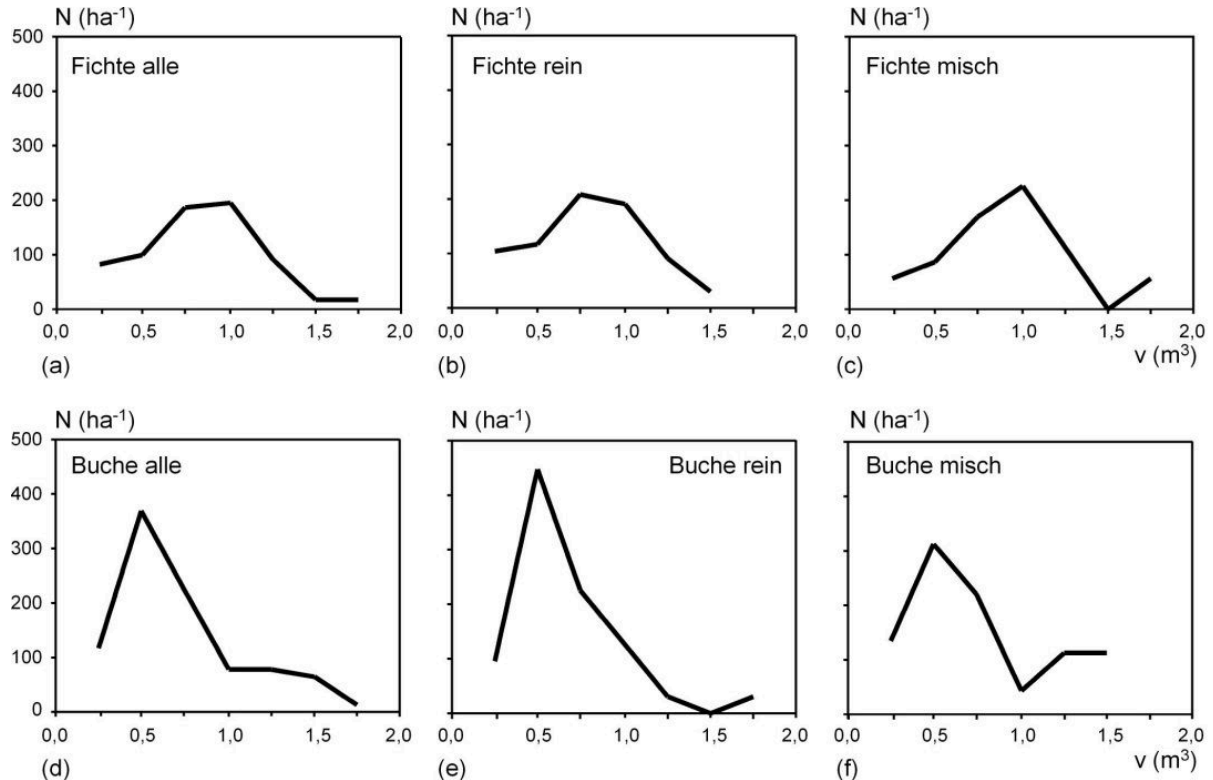


Abbildung 3 Verteilung der Baumzahlen über dem Stammvolumen für Fichten und Buchen zu Beginn des Beobachtungszeitraumes im Jahre 1998. Dargestellt sind die Baumzahl-Stammvolumen-Verteilungen für Fichten und Buchen insgesamt und gesondert für beide Baumarten nach Rein- und Mischbestand.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Wie stark reduziert Trockenheit den Zuwachs von Fichten unterschiedlicher sozialer Stellung?

Abbildung 4a zeigt den Zusammenhang zwischen dem Volumenzuwachs pro Jahr und dem Stammvolumen zu Periodenbeginn für alle Fichten im Rein- und Mischbestand im Zeitraum 1998 bis 2016. Für ausgewählte normale Jahre (2001, 2007) und trockene Jahre (2003, 2015) ist der Zusammenhang zwischen dem jährlichen Volumenzuwachs und Stammvolumen zu Beginn des Jahres durch *zv-v*-Geraden linear ausgeglichen. Die Abbildung zeigt, dass die *zv-v*-Geraden in feuchten Jahren wesentlich höher und steiler verlaufen als in trockenen Jahren. Die feuchten Jahre weisen Martonne-Indizes in der Vegetationszeit von 23,2 bzw. 23,6 auf, während die Trockenjahre 11,5 bzw. 15,3  $\text{mm} \cdot \text{C}^{-1}$  zeigen. Offensichtlich äußert sich Trockenheit in einer Abnahme der größten-*asymmetrischen Konkurrenz*.

Der Zusammenhang zwischen dem Verlauf der *zv-v*-Geraden und dem Martonne-Index wurde näher untersucht, indem für alle Jahre von 1998 bis 2016 ein linearer Ausgleich des *zv-v*-Zusammenhangs berechnet wurde. Die entsprechenden *y*-Achsenabschnitte und Steigungen der insgesamt 19 jährlichen *zv-v*-Geraden können dann über dem Martonne-Index in der Vegetationszeit aufgetragen werden (Abbildung 4b und c). Es wird dann deutlich, dass der *y*-Achsenabschnitt mit zunehmender Wasserversorgung abnimmt und die Steigung ansteigt. Mit steigender Wasserversorgung wird demnach die größten-*asymmetrische Konkurrenz* zunehmend stärker, während Trockenheit zu einer gleichmäßigeren Verteilung des Zuwachses zwischen den Bestandegliedern unterschiedlicher Größe führt.

Dieser Zusammenhang wird auf Abbildung 5 beispielhaft für Martonne-Indizes von 10, 20 bzw. 30  $\text{mm} \cdot \text{C}^{-1}$  in der Vegetationsperiode dargestellt. Für die Fichtenbestände gilt demnach, dass von guter Wasserversorgung vorwiegend die dominanten Bäume profitieren während kleine Bäume stärker konkurrenziert werden. Bei Abnahme der Wasserversorgung reduzieren vor allem dominante Bäume ihren Zuwachs, während kleine Bäume kaum Einbußen erleiden oder sogar im Zuwachs zunehmen können.

Würden die *zv-v*-Geraden durch den Ursprung verlaufen und abnehmende Wasserversorgung nur die Steigung, nicht aber den *y*-Achsenabschnitt der Geraden verändern, so würde das eine größten-*symmetrische Zuwachsverteilung* anzeigen und eine proportionale Abnahme des Zuwachses bei abnehmender Wasserversorgung. Je mehr die Zuwachsgeraden aber von dieser proportionalen Zuwachsverteilung nach oben bzw. nach unten abweichen, desto größten-*symmetrischer* bzw. *asymmetrischer* ist die Zuwachsverteilung.

Zusammenfassend zeigen die Auswertungen, dass die Zuwächse der Fichten in den Trockenjahren 2003 und 2015 durchschnittlich um 42 bzw. 29% einbrechen. Dominante Bäume gehen im Zuwachs stärker zurück als zwischen- und unterständige Fichten. Feuchte Jahre begünstigen die *asymmetrische Konkurrenz*, während trockene Jahre die größten-*symmetrische Konkurrenz* fördern.

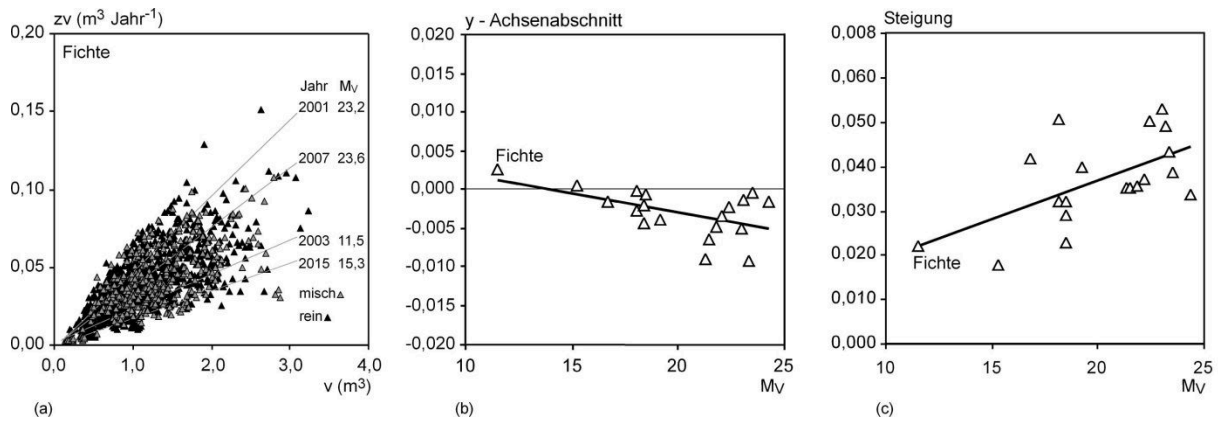


Abbildung 4 Zusammenhang zwischen Volumenzuwachs und Stammvolumen der Fichte in den Jahren 1998 bis 2016.

(a) *zv-v-Geraden für ausgewählte normale und trockene Jahre*

(b) *statistischer Zusammenhang zwischen dem y-Achsenabschnitt der zv-v-Gerade und dem Martonne Index während der Vegetationsperiode*

(c) *Zusammenhang zwischen der Steigung der zv-v-Geraden und dem Martonne-Index in der Vegetationsperiode*

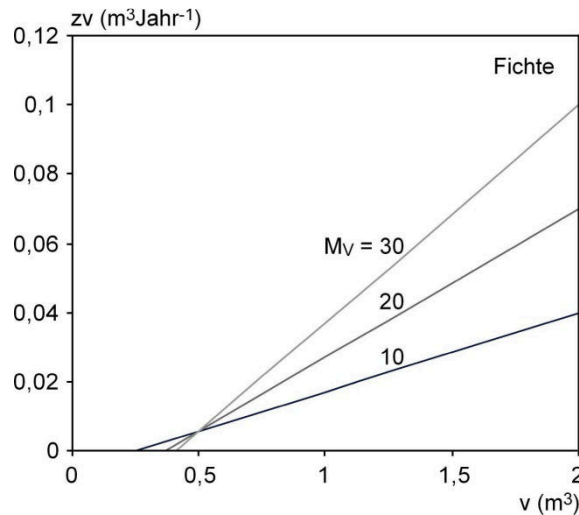


Abbildung 5 Darstellung der *zv-v-Geraden* für die Fichte in trockenen, mittleren und feuchten Jahre, charakterisiert durch Martonne-Indizes in der Vegetationsperiode von 10, 20 bzw. 30  $\text{mm } ^\circ\text{C}^{-1}$

### 3.2 Wie unterscheiden sich Fichte und Buche in der größenabhängigen Stressreaktion?

Abbildung 6a und b zeigen die entsprechenden Zuwachsreaktionsmuster der *zv-v-Geraden* für Fichte und Buche. Im Vergleich zu der zuvor analysierten Fichte ergeben sich für die Buche folgende Abweichungen: Erstens liegt das absolute Zuwachsniveau der *zv-v-Geraden* bei der Buche im Durchschnitt unter dem Niveau der Fichte. Zweitens sind die *y-Achsenabschnitte* im Falle der Buche zumeist negativ, d.h. die Buche zeigt im Mittel eine stärkere größen-asymmetrische Konkurrenz zwischen Bäumen unterschiedlicher Größe. Drittens sinken die Zuwächse der Buche wesentlich geringer ab, wenn die Wasserversorgung abnimmt. Die *zv-v-Geraden* der Jahre 2003 und 2015 (Trockenjahre) liegen nur geringfügig unter den Geraden in den Jahren 2001 und 2007 (feuchte Jahre).

Dementsprechend unterscheidet sich der regressionsanalytische Ausgleich zwischen dem *y-Achsenabschnitt* bzw. der Steigung und den Martonne-Indizes in der Vegetationsperiode bei der Buche von der Fichte folgendermaßen (vgl. Abbildung 7): Die Geraden der Buche sind tendenziell steiler und weisen durchweg negative *y-Achsenabschnitte* auf, d.h. die Zuwachsverteilung ist bei der Buche immer größen-asymmetrischer als bei der Fichte. Das Verteilungsmuster des Zuwachses auf Buchen unterschiedlicher Größe ist dagegen kaum von der Wasserversorgung abhängig; *y-Achsenabschnitt* und Stei-

gung zeigen keine signifikanten Veränderungen über den Martonne-Index, während bei der Fichte klare Abhängigkeiten bestehen.

Zusammenfassend lässt sich für die Buche eine durchschnittlich größere Asymmetrie der Konkurrenz feststellen. Im Vergleich zur Fichte verliert die Buche in Trockenjahren nur etwa halb so viel Zuwachs. Die Wasserverfügbarkeit hat in dem Buchenbestand kaum Einfluss auf die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen.

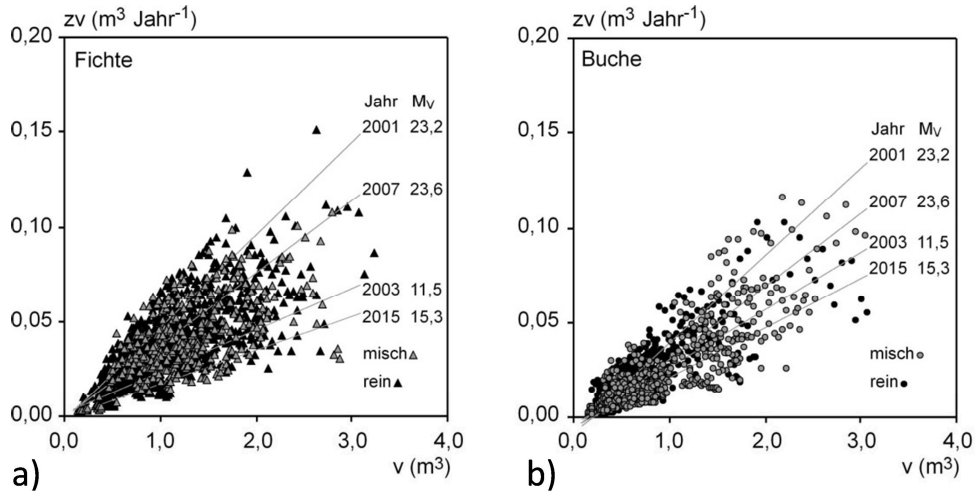


Abbildung 6 Zusammenhang zwischen Volumenzuwachs und Stammvolumen in den Jahren 1998 bis 2016 für Fichte und Buche. Für ausgewählte trockene und normale Jahre sind die  $zv$ - $v$ -Geraden mit den entsprechenden Martonne-Indexwerten in der Vegetationsperiode eingetragen.

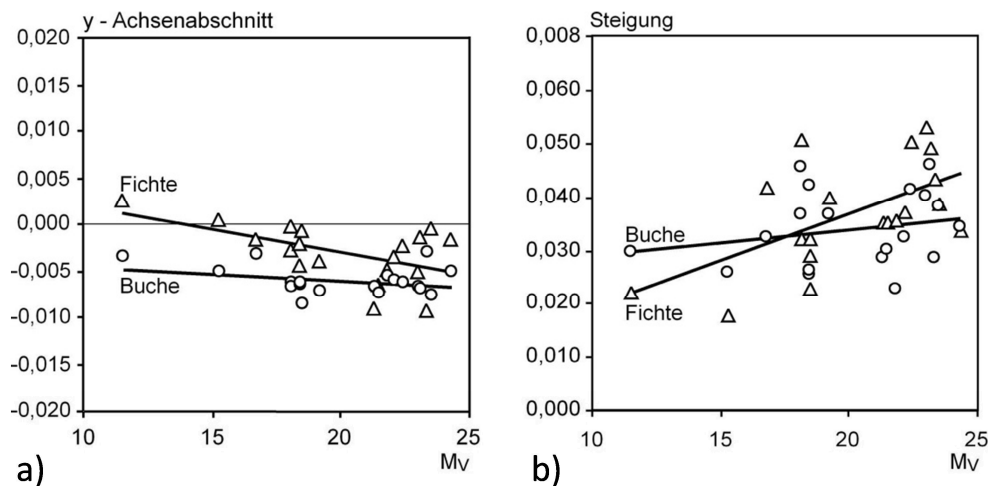


Abbildung 7 Abhängigkeit der Koeffizienten der  $zv$ - $v$ -Geraden ( $y$ -Achsenabschnitt und Steigung) von dem Martonne-Index in der Vegetationsperiode, dargestellt für Fichte und Buche. Bei der Buche ist die Asymmetrie der Konkurrenz durchschnittlich größer. Bei der Fichte steigt die Asymmetrie der Konkurrenz bei zunehmender Wasserversorgung besonders deutlich an.

### 3.3 Welcher Fehler resultiert, wenn von der Stressreaktion herrschender Bäume auf den Gesamtbestand geschlossen wird?

Der GDC-Koeffizient charakterisiert, wie sich der kumulative Zuwachs (CSVG) in einem Bestand über dem kumulativen Stammvolumen (CSV) darstellt (Abbildung 8, oben). Die Abbildung visualisiert das Prinzip des GDC; BINKLEY (2004) und BINKLEY et al. (2006) geben die entsprechenden Algorithmen für die Berechnung des Growth Dominance Coefficients an. Tragen alle Bäume innerhalb eines Waldbestandes proportional zu ihrem Stammvolumen zum Stammvolumenzuwachs des Gesamtbestandes bei, so entspricht die Verteilungskurve der Winkelhalbierenden in Abbildung 8, oben. Der Growth Dominance Coefficient wird dann gleich  $GDC=0$ . Tragen kleine Bäume unterproportional bzw. überproportional



zum Bestandeszuwachs bei, so liegt die Verlaufskurve unter- bzw. oberhalb der Winkelhalbierenden und der Growth Dominance Coefficient wird größer bzw. kleiner  $GDC=0$ .

Der GDC wurde verwendet, um die Zuwachsverteilung in den untersuchten Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche zu charakterisieren. Die Ergebnisse sind auf Abbildung 8, unten dargestellt. In allen untersuchten Gruppen nimmt der GDC mit zunehmender Wasserversorgung zu. Demnach fördert steigende Wasserversorgung vor allem dominante Bäume. Diese Förderung ist bei der Buche im Vergleich zur Fichte besonders stark ausgeprägt. Sie ist auch in Reinbeständen deutlicher festzustellen als in Mischbeständen. Anders herum führt eine Abnahme der Wasserversorgung (angezeigt durch abnehmenden Martonne-Index) zu einer größenproportionalen Verteilung des Zuwachses oder sogar zu einer überproportionalen Förderung kleiner im Vergleich zu großen Bäumen (d.h. zu GDC-Werten von  $GDC=0$  bzw.  $GDC < 0$ ).

Diese artspezifische Tendenz der Zuwachsreduktion dominanter Bäume in Trockenjahren ist auf Abbildung 9 noch prägnanter dargestellt. Hier sind die Zuwachsverläufe der 10% größten und 10% kleinsten Bäume einander gegenübergestellt. Bei der Fichte (Abbildung 9a) bewirken Trockenjahre immer eine Zuwachsreduktion bei den dominanten Bäumen, während zwischen- und unterständige Bäume profitieren. Dieses Verhalten ist bei der Buche (Abbildung 9b) weniger deutlich ausgeprägt.

Tabelle 2 quantifiziert diese Unterschiede zwischen der Zuwachsreaktion von Bäumen unterschiedlicher sozialer Stellung auf Trockenheit am Beispiel der Jahre 2003 und 2015. Während die Fichten in den Trockenjahren 2003 und 2015 im Durchschnitt auf 0,58 bzw. 0,71 der Vorperiode (1,00) absinken, gehen dominante Bäume deutlich stärker zurück (0,50 bzw. 0,54), während subdominante Bäume weniger deutlich reagieren (0,64 bzw. 1,01). Diese größenabhängige Stressreaktion ist bei der Buche wesentlich geringer ausgeprägt.

Zusammenfassend ergibt sich, dass Trockenjahre eine Verlagerung des Zuwachses zugunsten der kleineren Bäume bewirken. Diese Tendenz ist bei Fichte stärker ausgeprägt als bei Buche. Zuwachsverluste, ermittelt auf der Grundlage herrschender Bäume, können zu einer Überschätzung der Einbußen führen. Kleine Bäume können Verluste der größeren teilweise kompensieren.

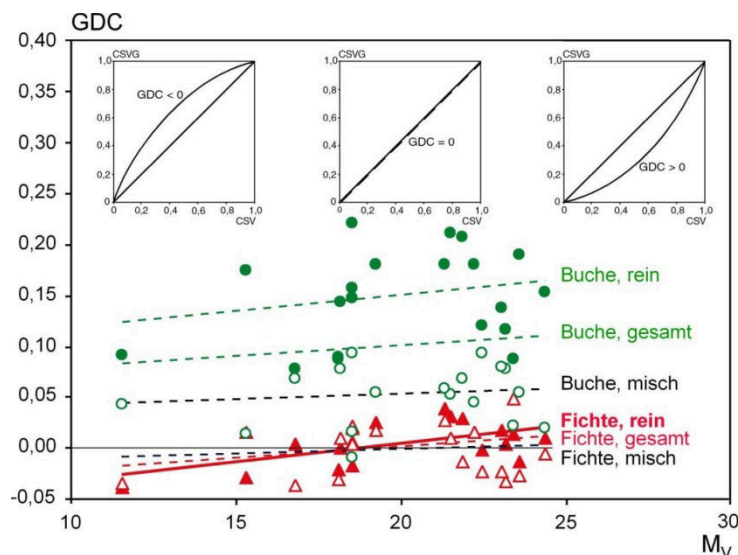


Abbildung 8 Koeffizient GDC für die Beschreibung der Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen innerhalb von Waldbeständen und seiner Ausprägung in Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche bei unterschiedlicher Wasserversorgung.

(oben) Tragen Bäume aller Größe proportional zu ihrer Größe zum Bestandeszuwachs bei, dann wird  $GDC=0$ . Wenn kleine Bäume überproportional viel oder unterproportional wenig zum Bestandeszuwachs beitragen, dann wird GDC kleiner bzw. größer 0.

(unten) Für alle betrachteten Gruppen gilt eine Zunahme von GDC mit zunehmender Wasserversorgung, d.h. je besser die Wasserversorgung, desto stärker konzentriert sich der Zuwachs auf die dominanten Bäume. Andersherum profitieren kleine Bäume von Trockenheit.

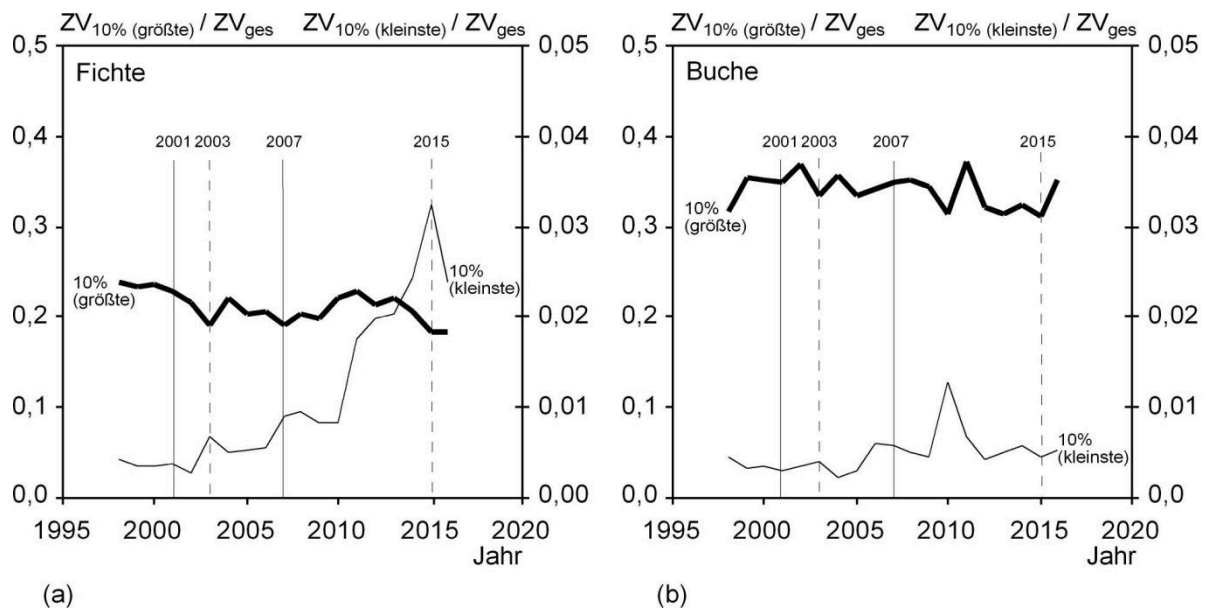


Abbildung 9 Anteil der 10% größten und der 10% kleinsten Bäume am Bestandeszuwachs von Fichte und Buche. Während die Anteile der zwei Gruppen am Bestandeszuwachs bei der Fichte (a) eindeutig negativ korreliert sind, bleiben sie bei der Buche (b) weitgehend konstant. Demnach profitieren bei der Fichte kleine Bäume auf Kosten großer, sofern die Wasserversorgung knapp wird. Bei der Buche verändert die Wasserversorgung weniger an der Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen.

Tabelle 2 Volumenzuwachs von Fichten und Buchen unterschiedlicher sozialer Stellung in den Trockenjahren 2003 und 2015 in Relation zum mittleren Zuwachs in den drei Jahren vor dem Trockenereignis (1,0). Signifikante Unterschreitungen des Zuwachsniveaus der Vorperiode sind durch Fettdruck hervorgehoben. Die eingetragenen Pfeile indizieren statistisch abgesicherte Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen den Kollektiven subdominant, dominant und alle.

Baumarten	soziale Stellung	n	2003	2015
Fichte	subdominant	5	→ <b>0,64</b> ( $\pm 0,04$ )	→ 1,01 ( $\pm 0,04$ ) ←
	dominant	5	→ <b>0,50</b> ( $\pm 0,02$ )	→ <b>0,54</b> ( $\pm 0,05$ ) ←
	alle	61	→ <b>0,58</b> ( $\pm 0,01$ )	→ <b>0,71</b> ( $\pm 0,02$ ) ←
Buche	subdominant	5	0,98 ( $\pm 0,08$ )	0,85 ( $\pm 0,11$ )
	dominant	5	<b>0,71</b> ( $\pm 0,05$ )	<b>0,94</b> ( $\pm 0,03$ )
	alle	64	<b>0,87</b> ( $\pm 0,03$ )	1,02 ( $\pm 0,04$ )

## 4 Diskussion

Insbesondere in Fichtenbeständen führen Trockenjahre zu einer relativen Begünstigung kleiner Bäume und zur überproportionalen Reduktion des Zuwachses ihrer großen Nachbarn. Abbildung 10 illustriert, dass herrschende Fichten bei guter Wasserversorgung besonders profitieren, bei Trockenheit aber auch besonders leiden. Feuchte Jahre verstärken demnach die Größenasymmetrie der Konkurrenz (Abbildung 10a), trockene Jahre verursachen symmetrische Konkurrenz (Abbildung 10b). Zwischen- und unterständige Fichten können in Trockenjahren sogar mehr Zuwachs leisten als in feuchten Jahren (Abbildung 10c).

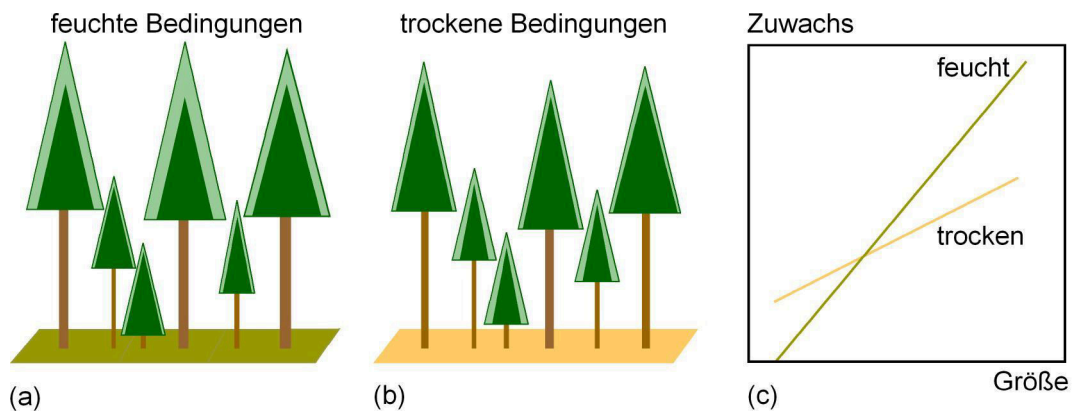


Abbildung 10 Zuwachsverteilung zwischen unterschiedlich großen Bäumen in einem Waldbestand in Abhängigkeit von der Wasserversorgung

(a) in feuchten Jahren können dominante Bäume von ihrem bevorzugten Zugang zum Licht profitieren, größenasymmetrische Konkurrenz ausüben und größenüberproportionale Zuwachsraten im Vergleich zu ihren kleinen Nachbarn ausbilden. Die hell eingezeichneten Hüllen um die Kronen repräsentieren die aktuelle Zuwachsrate von Bäumen unterschiedlicher Größe.

(b) Trockenheit fördert die Zuwachsrate kleinerer Bäume im Vergleich zu ihren dominierenden Nachbarn.

(c) Die Relation zwischen Baumgröße und Größenzuwachs ist steil ausgeprägt und reflektiert in feuchten Jahren deutliche Größenasymmetrie. In trockenen Jahren wird der Zusammenhang flacher und die Zuwachsleistung verschiebt sich zu Gunsten kleinerer Bäume im Bestand.

Möglicherweise können große Bäume ihren bevorzugten Zugang zum Licht in feuchten Jahren besser ausnutzen, während sie in trockenen Jahren in der Wasserversorgung limitiert sind und damit ihre dominante Stellung weniger erfolgreich für hohe Zuwächse und starke Konkurrenzwirkung ausnutzen können. Kleine Bäume leiden in feuchten Jahren offenbar stärker unter der Licht- und Wasserkonkurrenz durch größere Bäume als in trockenen Jahren. In trockenen Jahren, insbesondere in Jahren mit starker Sonneneinstrahlung, können sie aus der Beschattung durch größere Bäume sogar einen Nutzen ziehen. Offenbar werden kleine Bäume in feuchten Jahren von großen eher konkurrenziert und in trockenen Jahren eher gefördert. Diese Zusammenhänge wurden bisher an krautigen Pflanzen vermutet und zum Teil auch beschrieben (CALLAWAY 2013, HOLMGREN et al. 1997, SCHWINNING und WEINER 1998). In Waldbeständen, insbesondere an Fichte und Buche, scheinen ähnliche Zusammenhänge zu gelten.

Die dauerhafte Wirkung dieser unterschiedlichen Zuwachsverteilung in Abhängigkeit von der Wasserversorgung besteht in einer Förderung der Einschichtigkeit durch feuchte Jahre und in einer Förderung der vertikalen Strukturierung in trockenen Jahren. Evtl. könnte auf diese Weise auch erklärt werden, warum auf besonders gut versorgten Standorten Strukturreichtum durch waldbauliche Maßnahmen schwerer herzustellen ist als auf trockeneren und ärmeren Standorten. Auf trockenen Standorten profitieren kleine Bäume aufgrund der dargestellten Begünstigung im Vergleich zu großen Bäumen im Zuwachs, und sie dürften auch weniger von Mortalität betroffen sein.

Mit Blick auf die Zuwachsverteilung in Abhängigkeit von der Wasserversorgung wurden keine Unterschiede zwischen Rein- und Mischbeständen gefunden. Es ergeben sich bei etlichen der Auswertungen zwar tendenzielle Differenzen, insgesamt dürfte der untersuchte Stichprobenumfang aber zu gering für signifikante Nachweise von Unterschieden zwischen Rein- und Mischbeständen sein. Tendenziell ergeben sich etwas geringere Zuwachseinbußen in Misch- im Vergleich zu Reinbeständen, eine stärkere Größenasymmetrie in Misch- im Vergleich zu Reinbeständen und eine geringere Abhängigkeit der Zuwachsverteilung von der Wasserversorgung. Künftige Untersuchungen dürften hier mehr Klarheit bringen.

Das Zuwachsverhalten von Fichte und Buche entspricht dem isohydrischen Charakter der Fichte und dem anisohydrischen Charakter der Buche (HARTMANN 2011, PRETZSCH et al. 2014). Auf starke Trockenheit reagiert die Fichte offenbar mit raschem und anhaltendem Schluss der Stomata, wenn sie sich in

dominanter Stellung befindet. Unterständige Fichten erhalten ihre Transpiration auch bei Trockenheit länger aufrecht, weil sie weniger stark sonnenexponiert sind und aufgrund der Transpirationseinschränkungen ihrer dominanten Nachbarn offensichtlich in der Wasserversorgung bessergestellt sind. Die Buche reagiert unabhängig von der sozialen Stellung ähnlich auf Trockenstress, d.h. entsprechend ihres anisohydrischen Charakters hält die Buche die Transpiration und Zuwachsleistung länger aufrecht und zwar über alle sozialen Schichten des Bestandes hinweg.

Die offenbar anhaltende Zuwachsleistung und Transpiration kleiner Fichten und Buchen legt nahe, dass der Trockenstress für den Bestand insgesamt möglicherweise durch Entnahme von kleinen Bäumen reduziert werden könnte. Insbesondere bei der Fichte werden der Niederdurchforstung ja deshalb zuwachsfördernde Effekte zugeschrieben, weil die kleinen Bäume weniger effizient mit den Ressourcen, insbesondere mit Wasser umgehen (ASSMANN 1961). Durch ihre Entnahme werden Ressourcen frei, die von dominanten Bäumen unter Umständen effizienter in Zuwachs umgesetzt werden können.

Aus den größenabhängigen Stressreaktionen lässt sich die Empfehlung ableiten, künftige Untersuchungen zu Zuwachsverlusten auf Bäume unterschiedlicher sozialer Stellung zu stützen. Werden nur dominante Bäume beprobt, so dürfte insbesondere in Trockenjahren der Zuwachsverlust des Bestandes insgesamt deutlich überschätzt werden. Denn kleine Bäume reagieren auf Stress weniger stark oder können aufgrund der starken Stressreaktion ihrer großen Nachbarn bei Trockenheit, gegenüber jedem normalen Zuwachsniveau, sogar zulegen.

Die aufgedeckten Zusammenhänge haben auch Konsequenzen für die einzelbaumorientierte Bestandesmodellierung und –simulation. Konkurrenzindizes, die abstandsabhängig sind und den Lichtgenuss individueller Bäume quantifizieren, dürften in feuchten Jahren gut geeignet für die Zuwachsschätzung sein. In trockenen Jahren dagegen reduzieren dominante Bäume ihren Zuwachs stärker als unterständige Bäume, so dass positionsabhängige, lichtorientierte Indizes den Zuwachs dominanter Bäume überschätzen und jenen unterständiger Bäume unterschätzen dürften. Je nach Art der Limitierung des Zuwachses, durch Licht bzw. Wasser, sind von licht- bzw. dichteorientierten Indizes zutreffendere Zuwachsschätzungen zu erwarten. Da auch Mortalitätsmodelle für Einzelbäume häufig auf Zuwächsen aufbauen, ist hier ebenfalls eine Überschätzung der Mortalität in trockenen Jahren und eine Unterschätzung der Mortalität in feuchten Jahren zu erwarten. Sofern die Witterungsverhältnisse eher ausgeglichen und gleichbleibend sind, dürfte die Annahme einer witterungs-invarianten Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen keine großen Fehler in der Zuwachsschätzung erbringen. Die Fehler werden aber vermutlich bei wechselhaften Witterungsbedingungen oder Häufung von Trockenjahren deutlich zunehmen.

## 5 Danksagung

Dank für die Förderung der Untersuchung geht an das Bayerische Staatsministerium für Umwelt und Gesundheit, das Bayerische Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, die Bayerischen Staatsforsten BaySF, die Deutsche Forschungsgemeinschaft und die Europäische Union COST Programm. Weiter sei Herr Gerhard Schütze für die Erhebung und Auswertung der Daten und Herrn Ulrich Kern für die Anfertigung der Grafiken gedankt.

## 6 Literatur

- ASSMANN, E.: Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, 490 S., 1961
- BINKLEY, D.: A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *Forest Ecology and Management*, 190(2): 265-271, 2004
- BINKLEY D, KASHIAN DM, BOYDEN S, KAYE MW, BRADFORD JB, ARTHUR MA, FORNWALT PJ, RYNA MG.: Patterns of growth dominance in forests of the Rocky Mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, 236(2): 193-201, 2006
- CALLAWAY RM.: Facilitation, Competition and the Organization of Plant Communities. *Nova Acta Leopoldina* 114(391): 147 – 158, 2013
- CALLAWAY RM, WALKER LR.: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965, 1997
- GROTE, R., GESSLER, A., HOMMEL, R., POSCHENRIEDER, W., PRIESACK, E.: Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*, 30(5), 1467-1482, 2016
- HÄBERLE, K.-H., WEIGT, R., NIKOLOVA, P.S., REITER, I.M., CERMAK, J., WIESER, G., BLASCHKE, H., RÖTZER, T., PRETZSCH, H., MATYSSEK, R.: Case Study "Kranzberger Forst": Growth and Defence in European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst). In R. Matyssek et al. (eds.), *Growth and Defence in Plants, Ecological Studies 220*, DOI 10.1007/978-3-642-30645-7\_11. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012. 243-271, 2012
- HARA, T.: Mode of Competition and Size-structure Dynamics in Plant Communities. *Plant Species Biol.* 8: 75-84, 1993
- HARTMANN, H.: Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon?— How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biology*, 17(1), 642-655, 2011
- HOLMGREN M, SCHEFFER M, HUSTON MA.: The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975, 1997
- MARTIN-BENITO D, CHERUBINI P, DEL RIO M, CANELLAS I.: Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees* 22:363–373, 2008
- MARTONNE DE E. : Une nouvelle fonction climatologique : L'indice d'aridité. *La Météorologie* 21, 449-458, 1926
- PRETZSCH H, BIBER P.: Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 40:370-384, 2010
- PRETZSCH, H., DIELER, J., RÖTZER, T.: Principles of Growth Partitioning Between Trees in Forest Stands Under Stress. In R. Matyssek et al. (eds.), *Growth and Defence in Plants, Ecological Studies 220*, DOI 10.1007/978-3-642-30645-7\_14. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012. 311-32, 2012
- PRETZSCH, H., RÖTZER, T., MATYSSEK, R., GRAMS, T. E. E., HÄBERLE, K. H., PRITSCH, K., KERNER, R., MUNCH, J. C.: Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] Karst) stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees Structure and Function*, 28:1305-1321, 2014
- PRETZSCH, H., RÍO, DEL M., AMMER, CH., AVDAGIC, A., BARBEITO, I., BIELAK, K., BRAZAITIS, G., COLL, L., DIRNBERGER, G., DRÖSSLER, L., FABRIKA, M., FORRESTER, D. I., GODVOD, K., HEYM, M., HURT, V., KURYLYAK, V., LÖF, M., LOMBARDI, F., MATOVIĆ, B., MOHREN, F., MOTTA, R., DEN OUDEN, J., PACH, M., PONETTE, Q., SCHÜTZE, G., SCHWEIG, J., SKRZYSZEWSKI, J., SRAMEK, V., STERBA, H., STOJANOVIĆ, D., SVOBODA, M., VANHELLEMONT, M., VERHEYEN, K., WELLHAUSEN, K., ZLATANOV, T., BRAVO-OVIEDO, A.: Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur J Forest Res*, 134 (5): 927-947, 2015
- SCHWINNING S, WEINER S.: Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447-455, 1998
- WICHMANN L.: Annual Variations in Competition Symmetry in Even-aged Sitka Spruce. *Annals of Botany* 88:145-151, 2001
- ZANG, C., PRETZSCH, H., ROTHE, A.: Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees*, 26(2), 557-569, 2012