

ONLINE-BESTELLUNG dokumentUM



TUM-000010627

Bestelldatum: 2008-04-14 10:57:43

Benutzernummer 04000708503
Name Klemmt

Straße TU-Weihenstephan Hauspost
Postleitzahl 85350
Ort/Stadt Freising
E-Mail-Adresse stefan.stelzmueller@lrz.tum.de

Unter Anerkennung des Urheberrechtsgesetzes wird bestellt:

ISSN 0002-5860
Zeitschrift AFZ
Aufsatz-Autor Pretzsch, H.
Aufsatz-Titel Von der Standflaecheneffizienz der Baeume zur Dichte-Zuwachs-Beziehung des
zur Inte
Band/Heft 177, Heft 10
Jahrgang 2006
Seiten 188-199

Signatur 1006/FOR 001z 21050

Vermerk der Bibliothek

- Jahrgang nicht vorhanden
- verliehen
- nicht am Standort
- beim Buchbinder
- vermißt
- Sonstiges

Von der Standflächeneffizienz der Bäume zur Dichte-Zuwachs-Beziehung des Bestandes. Beitrag zur Integration von Baum- und Bestandesebene^{*)}

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München

(Mit 8 Abbildungen und 1 Tabelle)

Von H. PRETZSCH¹⁾

(Angenommen Mai 2006)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Skalenübergang vom Baum zum Bestand; Zuwachsbeschleunigung; unimodale Optimumkurve für Dichte-Zuwachs; ontogenetische Drift; Zuwachs-Elastizität; Größen-Symmetrie der Konkurrenz; Risikostreuung.

Scaling from tree to stand growth; growth acceleration; unimodal optimum curve for density-growth relation; ontogenetic drift; growth elasticity; size-symmetry of competition; risk distribution.

1. BESTANDESDICHTE UND ZUWACHS

Die Frage, ob durchforstete Bestände mehr Zuwachs leisten als dicht gehaltene, fesselt die Forstwissenschaft seit ihren Anfängen (HARTIG, 1795, S. 17; COTTA, 1828, S. 103; REVENTLOW, 1879, S. 79–81). Denn Wissen über den Zusammenhang zwischen Dichte und Bestandeszuwachs verspricht Maximierung der Massenproduktion auf Bestandesebene (SCHWAPPACH, 1908, 1911; WIEDEMANN, 1936). Aber neben der bloßen Massenproduktion gelangen Dimension und Qualität der Einzelbäume in den Mittelpunkt des Interesses (ABETZ, 1977; STERBA, 2005). Mit dieser Hinwendung zum Einzelbaum erhebt sich die Frage, ob große oder kleine Baumkronen effizienter mit Wuchsraum umgehen (KENNEL, 1965; MAYER, 1958; PRETZSCH und SCHÜTZE, 2005; SPIECKER, 1986; WEBSTER und LORIMER, 2003). Die zuvor auf Bestandesebene behandelte Frage nach dem Zusammenhang zwischen Dichte und Zuwachs wird also auf Baumebene neu gestellt. Die Betrachtungsebene hat sich geändert, aber letztlich wird beide Male nach der Effizienz der Ressourcenausbeutung durch Bäume gefragt. Von einer konsistenten Antwort oder gar einer theoretischen Basierung des Zusammenhangs zwischen Dichte und Zuwachs und einer Integration der Ergebnisse auf Baum- und Bestandesebene sind wir noch weit entfernt. Dabei verleiht die zunehmende energetische Nutzung von Biomasse (WITTKOPF, 2005) der alten Frage neue Relevanz.

Untersuchungen auf Bestandesebene liefern widersprüchliche Aussagen: BRYNDUM (1978, 1980), DITTMAR (1959), KRAMER (1988), LANGSAETER (1941), SCHOBER (1979, 1980) weisen auf langfristigen Versuchsflächen beträchtliche Zuwachssteigerungen durch Durchforstung nach. CURTIS et al. (1997) und ZEIDE (2001) diskutieren dagegen Zuwachsverluste schon bei geringfügiger Unterschreitung maximaler Dichte. ASSMANN (1961, S. 222 ff.) systematisiert die zusammengetragenen Befunde und zeigt, dass die Dichte-Zuwachs-Beziehung je nach Baumart, Alter und Standort einer Sättigungskurve oder unimodalen Optimumbeziehung folgen kann. PRETZSCH (2005) und ZEIDE (2001; 2002) verdichten vermeintlich widersprüchliche Reaktionsmuster in einem Modellansatz.

^{*)} Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. KLAUS VON GADOW zur Emeritierung gewidmet mit großem Dank für jahrzehntelange fachliche Anregung und persönliche Verbundenheit.

¹⁾ Prof. Dr. HANS PRETZSCH, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technische Universität München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, Germany, Tel.: ++49-8161-714710, Fax: ++49-8161-714721, E-Mail: H.Pretzsch@lrz.tum.de, <http://www.wwk.forst.tu-muenchen.de>

Untersuchungen auf Baumebene belegen zumeist eine überlegene Effizienz kleiner Kronen und einen Rückgang der flächenbezogenen Leistung bei Größenzunahme (MAYER, 1958; PRETZSCH, 2005; WEBSTER und LORIMER, 2003). Das kann aber schon allein deshalb nicht allgemein zutreffen, weil die flächenbezogene Bestandesleistung in mittlerem Alter kulminiert; in der Jugendphase bis zur Kulmination muss demnach auch die Kroneneffizienz im Mittel zunehmen. Später setzt dann im Zuge der ontogenetischen Drift ein Rückgang der Effizienz ein (EVANS, 1972, S. 16 ff.).

Wie münden nun die Befunde zur Effizienz von Einzelbäumen in dem Reaktionsmuster des Bestandes und andersherum? Mit dem reinen Sammeln von Befunden auf einer der beiden Ebenen bleibt man in statistischer Beschreibung stecken. Top-down Wachstumsmodelle, die die Bestandesdynamik auf Bestandesebene beschreiben und nach vorgegebenem Schlüssel auf Einzelbäume verteilen (VON GADOW, 1987; LANDSBERG, 1986, S. 167 ff.) und bottom-up Modelle, die vom Organ- oder Baumwachstum ausgehen und durch Summation auf Bestandesebene gelangen (GROTE et al., 2002; PRETZSCH, 1992), beschreiben den Dichte-Zuwachseffekt zwar ebenenübergreifend, haben bisher aber kaum zu einem tieferen Verständnis beigetragen.

Am Beispiel eines Standraum-Durchforstungsversuchs wird die Dichte-Zuwachsreaktion von der Bestandes- bis zur Baumebene analysiert:

(1) Auf Bestandesebene wird geprüft, ob bzw. bei welcher Dichte periodischer Bestandeszuwachs und Gesamtwuchsleistung ein Maximum erreichen.

(2) Anhand der Mittelstammentwicklung wird untersucht, ob indirekte Größeneffekte oder direkte Durchforstungseffekte für die Dichte-Zuwachs-Beziehung verantwortlich sind.

(3) Nebenbei kommt die Eignung der Dichtemaße SDI und Bestandesgrundfläche für die Abbildung der Dichte-Zuwachs-Beziehung auf den Prüfstand.

(4) Veränderung der Größenverteilung und Standflächenleistung der Bäume bei abnehmender Dichte werden als Ursachen der unimodalen Dichte-Zuwachs-Beziehung isoliert.

(5) Größen-Symmetrie bzw. Asymmetrie der Konkurrenz werden als Ursachen der maximalen bzw. reduzierten Ressourcenausbeutung und Zuwachsleistung analysiert.

(6) Die ökologische und ökonomische Relevanz der gefundenen Resilienz hinsichtlich der Ressourcenausbeutung und Biomasseallokation wird aufgezeigt.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Material

Der kombinierte Standraum-Durchforstungsversuch Fürstenfeldbruck 612 (FBB 612) liegt in einem bei der Aufnahme im Jahr 2001 32-jährigen Fichtenreinbestand im Wuchsgebiet „Schwäbisch-Bayerische-Schotterplatten- und Altmoränenlandschaft“ in Südbayern, 40 km nordwestlich von München. Der Bestand liegt 550 m über Seehöhe. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 7,5 °C und der Niederschlag 825 mm; die korrespondierenden Werte in

Tab. 1

Basisdaten zum kombinierten Standraum-Durchforstungsversuch zur Fichte Fürstenfeldbruck 612: Minima, Maxima und Mittelwerte von Parzellengröße, Baumzahlen, Mitteldurchmesser und Stand Density Index auf den 21 Parzellen bei Versuchsgründung und Folgeaufnahmen.

Basic characteristics of the combined spacing and thinning experiment Fürstenfeldbruck 612 for Norway spruce: Minimum, maximum, and mean of plot size, tree number, mean diameter and Stand Density Index on the 21 plots for the year of establishment and three successive surveys.

| | Minimum | Maximum | Mittelwert |
|---|---------|---------|------------|
| Parzellengröße (ha) | 0,088 | 0,0912 | 0,0904 |
| Baumzahl (Stück ha ⁻¹) | | | |
| 1967 | 400 | 10.000 | 3.086 |
| 1992 | 344 | 5.122 | 1.995 |
| 1996 | 300 | 2.511 | 1.196 |
| 2001 | 300 | 2.478 | 1.166 |
| Mitteldurchmesser (cm) | | | |
| 1992 | 8,9 | 18,7 | 13,1 |
| 1996 | 12,0 | 27,4 | 17,6 |
| 2001 | 15,0 | 33,9 | 21,6 |
| Stand Density Index (N ₂₅ ha ⁻¹) | | | |
| 1992 | 152 | 1.006 | 583 |
| 1996 | 267 | 930 | 578 |
| 2001 | 403 | 1.105 | 786 |

der Vegetationszeit betragen 15,2 °C und 380 mm Niederschlag. Die vorherrschende Parabraunerde ist aus einer Lösschicht über Grundmoräne der Würm-Eiszeit hervorgegangen. Die natürliche Vegetation wäre ein Galio-Fagetum, d. h. eine von der Buche dominierte Waldgesellschaft.

In den 60er Jahren initiierte die IUFRO (Arbeitsgruppe 1.05.05) den Europäischen Stammzahlversuch in Fichte. Die 3,36 ha große Versuchsfläche FBB 612 wurde 1967 als deutscher Beitrag zu diesem europäischen Stammzahlversuch mit 4-jährigen Pflanzen (2/2 verschult) begründet, umfasst 21 Parzellen aus reiner Fichte, die im Verband 1,0 m x 1,0 m bis 5,0 m x 5,0 m begründet wurden, was einer Stammzahl von 400 bis 10.000 Bäumen pro ha entspricht (Tab. 1). Um die anfänglichen Dichteunterschiede bei der folgenden Bestandesentwicklung zu erhalten, wurden den Parzellen sehr unterschiedliche Behandlungsvarianten zugeordnet: Keine, moderate und starke Reduktion der Stammzahl durch selektive Hochdurchforstung in den Jahren 1992, 1996 und 2001. Bei der letzten Aufnahme im Jahre 2001 lagen die Stammzahlen zwischen 300 und 2.478 Bäumen pro ha. Vorliegender Report beschränkt sich auf für die Dichte-Zuwachs-Relation relevanten Daten; weitere Details sind an anderer Stelle publiziert (ABETZ, 1977).

Die folgenden ertragskundlichen Kenngrößen der 21 Parzellen (Aufnahme 2001, Alter 32) unterstreichen die überragende Leistungsfähigkeit des Standortes sowie die große Dichteveriation zwischen den 21 Parzellen. Bei der letzten Aufnahme lag die Mittelhöhe bei 13,1–17,4 m, die Oberhöhe bei 14,9–18,8 m, der quadratische Mitteldurchmesser bei 15,0–33,9 cm, das Volumen des stehenden Bestandes bei 126–393 m³ ha⁻¹. In der Periode 1996

bis 2001 betrug der Zuwachs an Stammholzvolumen 13,3–32,5 m³ ha⁻¹ Jahr⁻¹; die Gesamtwuchsleistung bis zum Alter 32 betrug 131–524 m³ ha⁻¹. Die Angaben zum Stammholzvolumen beziehen sich auf Derbholz.

2.2 Methoden

Im Jahr 1967 wurde der Versuch durch Pflanzung realisiert und im Jahre 1992 zum ersten Mal ertragskundlich aufgenommen. Stammfußkoordinaten wurden mit dem Theodolit LEICA TC500 gemessen, Durchmesser in Brusthöhe mit Umfangmessband, Baumhöhe und Höhe des Kronenansatzes mit dem Höhenmesser LEDHA GEO und 8 Kronenradien (N, NO, ... , NW) mit dem optischen Dachlot von biritz+hatziTM. Messungen von Durchmesser, Höhe und Höhe des Kronenansatzes wurden in den Jahren 1996 und 2001 wiederholt und nach den von PRETZSCH (2002, S. 85–97) beschriebenen Verfahren zur Ableitung von ertragskundlichen Bestandeskennwerten verwendet (Tab. 1).

Die Bestandesdichte wurde über den Stand Density Index von REINEKE (1933) $SDI = N(25/\bar{d})^2$ berechnet, der auf der Baumzahl pro ha (N), dem quadratischen Mitteldurchmesser

$$\bar{d} = \sqrt{\sum_{i=1}^N d_i^2 / N}$$

und dem Allometrikoeffizienten r aufbaut. Der SDI repräsentiert die Baumzahl bei einem Indexdurchmesser des Bestandes von 25 cm. Für r wurde der von PRETZSCH und BIBER (2005) verallgemeinerte Wert $r = -1,664$ für die Fichte benutzt; anstelle des von REINEKE für alle Arten postulierten Wertes $r = -1,605$. Darüber hinaus wurden mittlere SDI-Werte (\overline{SDI}) für den gesamten Beobachtungszeitraum als gewichtete Mittel der Periodenanfangs- und Periodenendwerte berechnet. Der SDI für den Initialbestand 1967 wurde auf der Basis der Pflanzenzahlen pro ha und einem unterstellten Initialdurchmesser von 1 cm berechnet; eine Anfangspflanzenzahl von $N_0 = 4.000$ erbringt beispielsweise $SDI_0 = 4.000 (25/1)^{-1,664} = 18,88$. Für die Schätzung der oberirdischen Biomasse einzelner Bäume kommt die Allometriefunktion für Fichte $w = 0,044 d^{2,659}$ mit $w =$ Gewicht (kg) und $d =$ Durchmesser (cm) zur Anwendung, über deren Entwicklung und Anwendung an anderer Stelle berichtet wurde (PRETZSCH, 2006). Der mittlere periodische Biomassenzuwachs w' ergibt sich als Differenz der Biomasse aus zwei Aufnahmen geteilt durch die Periodenlänge (z. B. $w' = (w_{1996} - w_{1992})/5$). Der mittlere Kronenradius wurde als quadratisches Mittel aus 8 Kronenradien berechnet

$$kr = \sqrt{(r_1^2 + r_2^2 + \dots + r_8^2) / 8}$$

Über die allometrische Beziehung $\ln(ks) = -2,159 + 1,572 \ln(d)$ ($n = 355$, $p < 0,001$, $r^2 = 0,74$) zwischen Kronenschirmfläche $ks = kr^2 \pi$ und Baumdurchmesser d , die auf stichprobenartigen Kronenablotungen an 355 Bäumen, gleichmäßig verteilt über die 21 Parzellen zurückgeht, lässt sich für jeden Baum die Kronenschirmfläche in m² schätzen. Zur Bestimmung der individuellen Standfläche sf wurden über die obige Schätzfunktion zunächst alle $i = 1 \dots n$ ks -Werte einer Parzelle berechnet und aufsummiert

$$KS = \sum_{i=1}^n ks_i$$

Dann wurde über den Quotienten $UG = KS/A$ aus KS und Parzellenfläche A der Überschirmungsgrad UG berechnet, der zur Bestimmung der baumindividuellen Standfläche aus der Kronenschirmfläche dient: $sf = ks/UG$; die ungeschirmte Fläche bzw. mehrfach überschirmte Fläche auf den Parzellen wird also flächenproportional auf die Bäume verteilt. Diese und alle folgenden Berechnungen wurden mit dem Programm SPSS 11.5 ausgeführt. In die unten gezeigten Modelle wurden nur auf dem Niveau ($p < 0,05$) gesicherte Variablen aufgenommen.

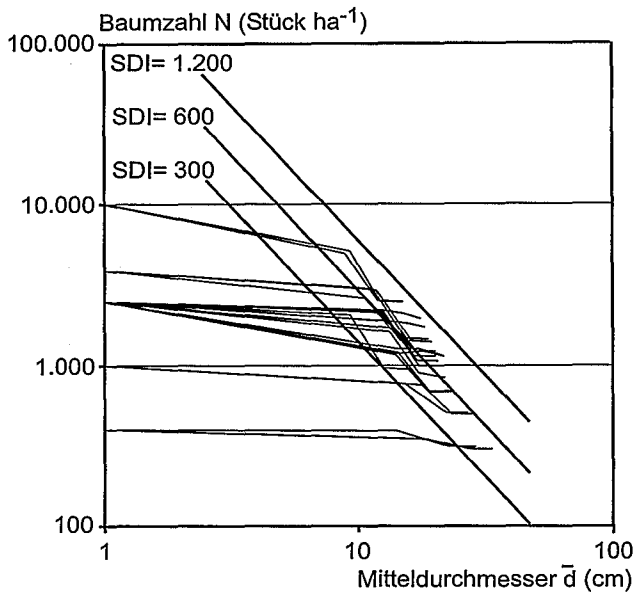


Abb. 1

Baumzahl-Mitteldurchmesser-Entwicklung auf den 21 Parzellen von 1967-2001 im doppelt-logarithmischen Netz. Die eingezeichneten Geraden $\ln(N) = a - 1,664 \ln(\bar{d})$ ($a = 11,1, 11,8$ bzw. $12,5$) repräsentieren die Stammzahlabnahme bei Bestandesdichten von $SDI = 300, 600$ bzw. 1200 . Die Geradensteigung von $-1,664$ repräsentiert die artspezifische Baumzahl-Durchmesser-Allometrie in undurchforsteten Fichtenbeständen (PRETZSCH und BIBER, 2005). Tree number-diameter-development for the 21 plots from 1967-2001 in ln-ln-grid. The straight lines $\ln(N) = a - 1,664 \ln(\bar{d})$ ($a = 11,1, 11,8$ bzw. $12,5$) display the tree number reduction for stand densities of $SDI = 300, 600$, resp. 1200 . Slope $-1,664$ represents the species specific tree number-diameter-allometry of Norway spruce stands under self-thinning conditions (PRETZSCH und BIBER, 2005).

3. ERGEBNISSE

3.1 Bestandeszuwachs in Abhängigkeit von der Dichte

Die Mitteldurchmesser-Baumzahl-Trajektorien (Abb. 1) zeigen, dass die bei Versuchsbeginn vorhandenen Dichteunterschiede zwischen den 21 Parzellen ($N = 400$ bis 10.000 Bäume ha^{-1}) bis zur letzten Aufnahme im Jahr 2001 etwas abnehmen. Während die baumzahlarm begründeten Bestände eher x-achsenparallele \bar{d} - N -Linien aufweisen und weit von der oberen Grenzlinie $SDI = 1.200$ entfernt bleiben, nähern sich die baumzahlreich begründeten Bestände bereits der Kapazitätsgrenze, sodass es zu einem Stammzahlrückgang durch Selbstdifferenzierung bzw. Durchforstung kommt. Bei der letzten Aufnahme lag der SDI auf der dichtesten Parzelle etwa beim 3fachen der lichtesten Parzelle ($SDI = 1.105$ gegenüber $SDI = 403$). Das langfristige Mittel \overline{SDI} nimmt auf den unbehandelten Parzellen sogar die 5fache Höhe der lichtesten Parzellen an ($\overline{SDI} = 634$ gegenüber $= 138$).

Die Wirkung der mittleren Dichte \overline{SDI} bis zum Alter 32 auf die Gesamtwuchsleistung ΣW ($t ha^{-1}$) im Alter 32 kann über das Modell

$$\ln(\Sigma W) = 1,248 + 0,7654 \ln(\overline{SDI}) - 0,00144 \overline{SDI} \quad (1)$$

mit ($n = 21, r^2 = 0,69, p < 0,001$) beschrieben werden (Abb. 2, links). Die Wirkung der Dichte zum jeweiligen Periodenbeginn SDI (Bäume ha^{-1}) auf den mittleren periodischen Zuwachs W' ($t ha^{-1} Jahr^{-1}$) in der Periode 1992-1996 wird über

$$\ln(W') = -0,168 + 0,47661 \ln(SDI) - 0,00092 SDI \quad (2)$$

mit ($n = 21, r^2 = 0,60, p < 0,001$) abgebildet; analog dazu gilt

$$\ln(W') = -2,987 + 1,056 \ln(SDI) - 0,00205 SDI \quad (3)$$

mit ($n = 21, r^2 = 0,40, p < 0,01$) für die Zuwachsperiode 1996 bis 2001 (Abb. 2, rechts). Für die Periode 1967 bis 1992 ergeben sich Anfangswerte des SDI von 2-24 und mittlere jährliche Biomasse-

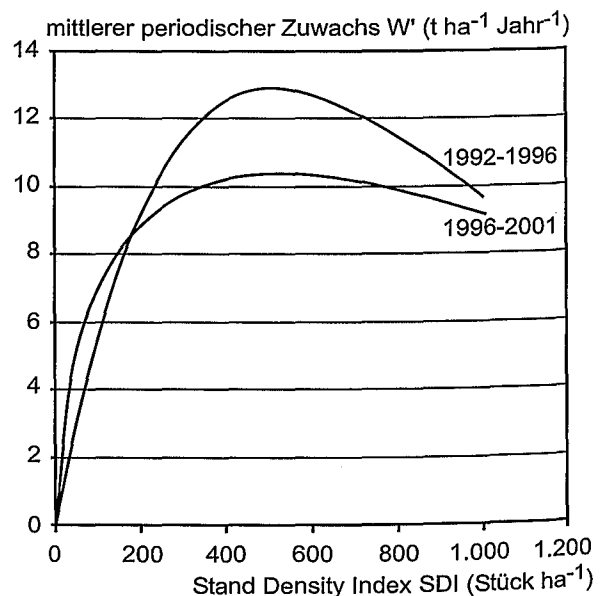
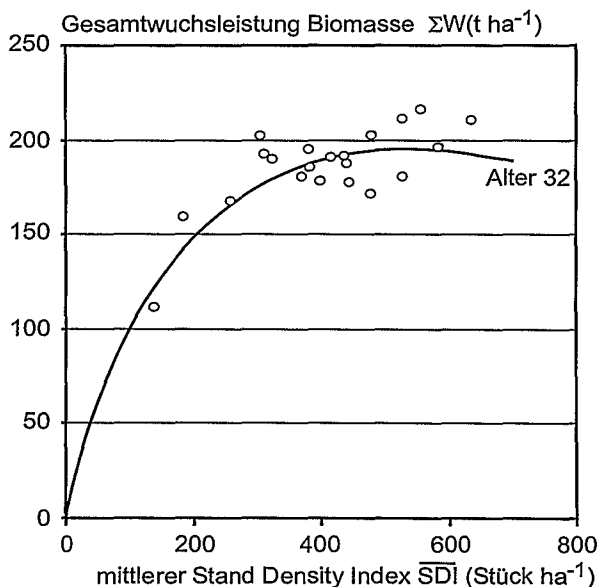


Abb. 2

Unimodale Optimumbeziehung zwischen Bestandesdichte und Biomasseproduktion (Gleichungen (1)-(3)). Gesamtwuchsleistung an oberirdischer Biomasse ΣW bis Alter 32 in Abhängigkeit vom mittleren Stand Density Index \overline{SDI} (links); mittlerer jährlicher Biomassenzuwachs W' in den Perioden 1992F-1996H bzw. 1996H-2001H in Abhängigkeit vom SDI jeweiligen Periodenbeginn (rechts) (F, H = Aufnahme im Frühjahr bzw. Herbst).

Unimodal optimum relationship between stand density and above ground biomass production (Equations (1)-(3)). Cumulative above ground biomass growth ΣW until age 32 in dependence on mean Stand Density Index \overline{SDI} (left); mean annual biomass increment W' in the survey periods 1992S-1996A resp. 1996A-2001S in dependence on SDI at the beginning of the survey period (right) (S, A = measurement in spring resp. autumn).

zuwächse von $W' = 1,0-4,0 \text{ t ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$; in der Initialphase steigt der Zuwachs mit dem SDI etwa linear an; selbst die am dichtesten bestockten Parzellen liegen noch deutlich unter der maximalen Dichte.

Die gewählte Modellfunktion $\ln(y) = a_0 + a_1 \ln(x) + a_2 x$ ist so flexibel, dass sie in allen drei Fällen (Gleichungen (1) bis (3)) eine unimodale Optimumkurve für den Zusammenhang zwischen Dichte und Wachstum bzw. Dichte Zuwachs enthüllt. Die Bestandesdichte, bei der ΣW bzw. W' kulminieren, lässt sich durch Ableitung letztgenannter Gleichung nach x folgendermaßen finden: Zunächst erbringt die Delogarithmierung $y = e^{(a_0 + a_1 \ln(x) + a_2 x)}$, die erste Ableitung davon ist $y' = (a_1/x + a_2) e^{(a_0 + a_1 \ln(x) + a_2 x)}$, und durch Nullsetzung dieser Ableitung und Auflösung nach x ergibt sich $x_{\max} = a_1 / -a_2$. Setzen wir a_1 und a_2 für die $\overline{\text{SDI}}-\Sigma W$ -Beziehung ein, so resultiert als Bestandesdichte, bei der die Gesamtwuchsleistung maximal wird, $\overline{\text{SDI}}_{\max} = 531$. Die entsprechenden SDI_{\max} -Werte für die $\text{SDI}-W'$ -Beziehungen (Abb. 2, rechts) betragen $\text{SDI}_{\max} = 522$ bzw. $\text{SDI}_{\max} = 516$. Abbildung 2 verdeutlicht, dass ein Produktionsentgang nach Dichtereduktion zumindest bis zum Alter 32 in breitem Umfang durch Mehrzuwachs der verbleibenden Bäume abgepuffert werden kann. Wie ist diese Elastizität von Gesamtwuchsleistung und Zuwachs bei Senkung der Dichte zu erklären?

3.2 Zuwachs des Mittelstammes in Abhängigkeit von Baumzahl und Baumgröße

Die Kurven in Abb. 2, rechts dürfen nicht dahingehend interpretiert werden, dass die Dichte zu Beginn der jeweiligen Zuwachsperioden auf $\text{SDI} = 400-600$ gesenkt werden kann und der Zuwachs dennoch über das Niveau der dicht belassenen Parzellen ansteigt; dass der Zuwachsanstieg also eine kurzfristige Reaktion auf die Durchforstung ist. Eine solche Interpretation liefe, wie die folgende Auswertung zeigt, auf eine Überschätzung des direkten Durchforstungseffektes hinaus. Es wird analysiert, ob die Steigerung von W' der Baumzahlsenkung zu Periodenbeginn (direkter Durchforstungseffekt) oder der zurückliegenden Bestandesentwicklung (Größeneffekt) zuzuschreiben ist.

Diese für das Begreifen von Durchforstungsreaktionen generell wichtige Frage wird im Folgenden anhand der Mittelstamm-Entwicklungen in der Zuwachsperiode 1992–1996 analysiert. Mittelwerte (Minima-Maxima) der 21 Mittelstämme betragen zu Periodenbeginn: Baumzahl $N = 1.995$ Bäume ha^{-1} (344–5.122), Standfläche $\overline{\text{sf}} = 8,1 \text{ m}^2$ (1,95–29,07), Mitteldurchmesser $\overline{d} = 13,0 \text{ cm}$ (8,9–18,7). Neben Stammzahlen und Standflächen unterscheiden sich auch die Mitteldurchmesser schon zu Periodenbeginn; und eben dieser Größenunterschied wird zum Schlüssel für das Verständnis der Dichte-Zuwachs-Reaktion. Zur Separierung des Effektes von Stammzahlhaltung und Größe auf den Bestandeszuwachs wird für die 21 Parzellen der Biomassenzuwachs des Mittelstammes \overline{w}' (kg Jahr^{-1}) und darauf aufbauend seine Standflächeneffizienz $\overline{\text{Esf}} = \overline{w}' / \overline{\text{sf}}$ ($\text{kg m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$) berechnet und als abhängige Variable im Modell

$$\ln(\overline{\text{Esf}}) = -3,972 + 0,215 \ln(N) + 0,924 \ln(\overline{d}) \quad (4)$$

mit ($n = 21$, $r^2 = 0,55$, $p < 0,001$) verwendet. Das Modell spiegelt den Effekt von Baumzahl N und Ausgangsdurchmesser \overline{d} auf den Biomassenzuwachs des Mittelstammes wider. Wegen $\overline{w}' = W' / N$ und $\overline{\text{sf}} = 10.000 / N$ gilt $\overline{\text{Esf}} = \overline{w}' / \overline{\text{sf}} = W' / 10.000$. $\overline{\text{Esf}}$ ($\text{kg m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$) $\times 10$ ergibt die Bestandeszuwachsleistung W' ($\text{t ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$).

Abbildung 3 zeigt, dass die Effizienz der Standflächennutzung $\overline{\text{Esf}}$ bei Abnahme der Stammzahl (direkter Durchforstungseffekt) degressiv abnimmt und bei Zunahme des Durchmessers fast linear ansteigt (Größeneffekt). In delogarithmierter Form macht die Modellgleichung das Verhältnis zwischen direktem Durchforstungseffekt und langfristigem Größeneffekt auf den flächenbezogenen Zuwachs noch deutlicher $\overline{\text{Esf}} = 0,0188 N^{0,215} \overline{d}^{0,924}$. $\overline{\text{Esf}}$

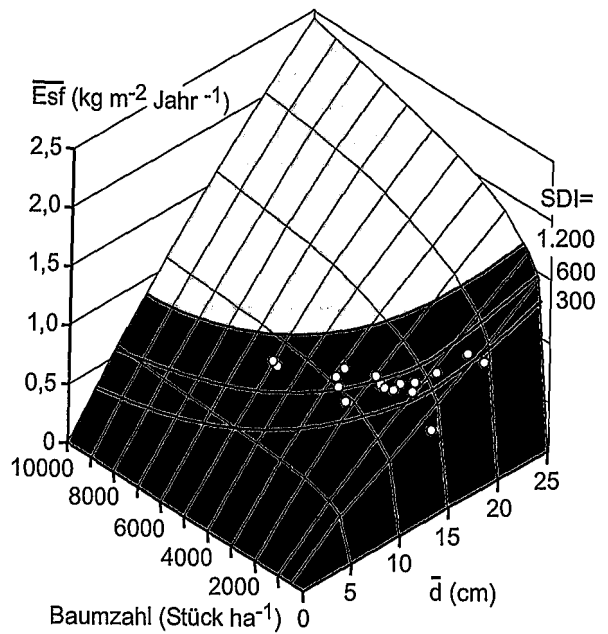


Abb. 3

Standflächeneffizienz $\overline{\text{Esf}}$ des Mittelstammes in Abhängigkeit von Baumzahl N und Durchmesser \overline{d} zu Beginn der Zuwachsperiode 1992–1996 (vgl. Gleichung (4)). $\overline{\text{Esf}}$ -Werte für Isolinien gleicher Bestandesdichte sind mit $\text{SDI} = 300, 600, 1.200$ gekennzeichnet und basieren auf $\ln(N) = a - 1,664 \ln(\overline{d})$ mit $a = 11,1, 11,8$ bzw. $12,5$ (vgl. Abb. 1). Die Punkte repräsentieren die gemessenen N - \overline{d} - $\overline{\text{Esf}}$ -Wertetriplets auf den 21 Parzellen.

Efficiency of space exploitation of the mean stem in dependence on tree number and mean diameter \overline{d} in survey period 1992–1996 (Equation (4)). $\overline{\text{Esf}}$ -values for isodensity lines are labelled with $\text{SDI} = 300, 600, 1.200$ and base on $\ln(N) = a - 1,664 \ln(\overline{d})$ with $a = 11,1, 11,8$ bzw. $12,5$ (Fig. 1). The circles represent the measured triplets N - \overline{d} - $\overline{\text{Esf}}$ on the 21 plots.

nimmt bei einer Stammzahlabnahme von 1% um 0,215% ab, bei einer Zunahme von \overline{d} um 1% dagegen um 0,924% zu. Der Effekt des Durchmessers ist positiv und mehr als 4 mal so groß wie der Stammzahleffekt.

In Abbildung 3 sind für Linien gleicher Bestandesdichte die $\overline{\text{Esf}}$ -Werte eingetragen: $\text{SDI} = 1.200$ repräsentiert die obere Grenzlinie für Fichtenbestände in Süddeutschland, $\text{SDI} = 600$ und $\text{SDI} = 300$ markieren mittlere und untere Dichtehaltung. Diese Linien lassen erkennen, dass bei gleichem SDI die $\overline{\text{Esf}}$ -Werte geringer sind, wenn sich dieser SDI aus vielen dünnen Bäumen aufbaut (linkes Ende der Isolinien) und sich fast verdoppeln, wenn derselbe SDI durch wenige dicke Bäume erbracht wird (rechtes Ende). Indem der SDI \overline{d} und N kombiniert, diese zwei Bestandesparameter aber einen sehr unterschiedlichen Effekt auf den Zuwachs ausüben, ist er nur begrenzt für die Beschreibung der Dichte-Zuwachs-Relation geeignet (gleiches gilt für die Bestandesgrundfläche). Der Zuwachs kann sich auch bei gleichem SDI erheblich unterscheiden, wenn dieser SDI auf wenigen großen Bäumen anstelle von vielen kleinen basiert. Aus demselben Grunde kann der Zuwachs in weitem Umfang stabil bleiben, wenn der SDI abnimmt. Denn der zuwachs-förderliche Größeneffekt kann in solchen Fällen den zuwachs-reduzierenden Baumzahleffekt kompensieren oder gar überkompensieren. Und eben hierdurch kommen die positiven Zuwachsreaktionen in Abb. 2, rechts zustande.

Die in Abb. 3 eingezeichneten 21 Punkte repräsentieren die auf den Parzellen in der Periode 1992–1996 gemessenen $\overline{\text{Esf}}$ -Werte. Die korrespondierenden SDI -Werte nehmen von der linken zur

rechten Seite der Punktwolke von 1.006 auf 152 ab. Für die Parzelle mit höchster Dichte ($\bar{d} = 9,4$, $N = 5.122$, $SDI = 1.006$) ergibt sich $\bar{Esf} = 0,94 \text{ kg m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$; für eine Parzelle mittlerer Dichte ($\bar{d} = 17,9$, $N = 758$, $SDI = 435$) $\bar{Esf} = 1,12 \text{ kg m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ und bei niedrigster Dichte ($\bar{d} = 14,2$, $N = 389$, $SDI = 152$) $\bar{Esf} = 0,79 \text{ kg m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$. Dass die \bar{Esf} -Werte trotz dieser Dichteunterschiede erstaunlich stabil bleiben ist also nicht der Baumzahl-senkung zu Periodenbeginn (direkter Durchforstungseffekt) sondern dem in der zurückliegenden Bestandesentwicklung erworbenen Größenvorteil der licht gehaltenen Parzellen zuzuschreiben. Zuwachsreduktionen treten erst bei stärksten Dichte-reduktionen auf.

Ist der Mitteldurchmesser auf einer durchforsteten Parzelle beispielsweise um 10% „weiter“ als auf der undurchforsteten Nachbarparzelle, dann bewirkt nach Gleichung (4) alleine diese Größenüberlegenheit einen Mehrzuwachs von 9,24%. Unter self-thinning-Bedingungen, also bei höchster Baumzahl bzw. geringstem mittleren Standflächenverbrauch pro Baum gilt $N \propto \bar{d}^{-1,664}$ (PRETZSCH und BIBER, 2005), d. h. der 10%ige Größenvorsprung ist gekoppelt mit einer Baumzahlreduktion von 1,664% pro Prozent Durchmesserüberlegenheit, das entspricht einer Baumzahlabnahme von 16,64% bei 10-prozentiger Größenüberlegenheit. Dieser Baumzahlrückgang löst nach Gleichung (4) einen \bar{Esf} -Rückgang von $16,6 \cdot 0,215\% = 3,58\%$ aus. Der \bar{Esf} -Gewinn durch die Größenzunahme (9,24%) ist also etwa 3-mal so hoch wie der damit verbundene Verlust durch die Stammzahlabnahme (3,58%). Zuwachsreduktionen treten erst ab Durchmesser-Stammzahl-Rückgängen von $N \propto \bar{d}^{-4,298}$ auf ($-4,298 = 0,924 / -0,215$), wenn also die Baumzahl-senkungen 2–3-mal so stark sind wie bei Selbstdurchforstung.

3.3 Standflächeneffizienz in Abhängigkeit von Baumgröße und Standflächenangebot

Um die unimodale Optimum-Beziehung zwischen Dichte und Zuwachs (vgl. Abb. 2) bis auf Bauebene zu verfolgen, berechnen wir baumweise die Effizienz der Standflächennutzung $Esf = w'/sf$ in ($\text{kg Jahr}^{-1} \text{ m}^{-2}$) als Quotient aus dem jährlichen Biomassenzuwachs des Baumes w' (kg Jahr^{-1}) und der ihm verfügbaren Standfläche sf (m^2). Esf erbringt nach Multiplikation mit 10 den Biomassenzuwachs des Baumes in $\text{t ha}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ (wegen $1 \text{ kg m}^{-2} = 10 \text{ t ha}^{-1}$), sodass die Werte direkt mit den auf Bestandesebene berechneten, verglichen werden können. $Esf_{\text{mittel}} = (Esf_1 + Esf_2 + \dots + Esf_n)/n$ erbringt die mittlere Standflächeneffizienz.

Entsprechend der Analyse auf Bestandesebene interessiert, wie Esf vom Standflächenangebot und von der Größe des Baumes abhängt. Wie zuvor wird für die Analyse die Zuwachsperiode 1992 bis 1996 herangezogen. Das Modell

$$\ln(Esf) = 3,977 + 0,64 \ln(sf) - 0,078 sf - 2,400 \ln(\bar{d}) + 0,288 \ln(\bar{d}) \ln(sf) \quad (5)$$

mit ($n = 3.616$, $r^2 = 0,52$, $p < 0,001$)

beschreibt Esf ($\text{kg Jahr}^{-1} \text{ m}^{-2}$) in Abhängigkeit von der baumindividuellen Standfläche sf (m^2) und dem Mitteldurchmesser \bar{d} (cm) des Bestandes zu Beginn der betrachteten Zuwachsperiode. Neben der einfachen Wirkung von sf auf die Standflächeneffizienz beschreibt das Modell über $\ln(sf) \times \ln(\bar{d})$ die Kombinationswirkung dieser Variablen auf Esf . Die auf *Abbildung 4* fett ausgezogenen Kurvenabschnitte repräsentieren den mit Messungen abgedeckten Wertebereich, Kreise die $\bar{Esf}_{\text{mittel}}$ -Werte. Dicht belassene Bestände mit geringem Durchmesser ($\bar{d} < 12 \text{ cm}$) zeigen einen steilen, fast linearen Anstieg der Standflächeneffizienz mit zunehmender Standfläche. Die mittlere Standflächeneffizienz ist in solchen Beständen aber suboptimal, denn die hohe Zahl kleiner Bäume mit geringer Standfläche zieht den Esf -Mittelwert nach unten. In Beständen mit \bar{d} -Werten von 12–14 cm werden nicht mehr so große Esf -Einzelwerte erreicht wie in undurchforsteten, Esf_{mittel}

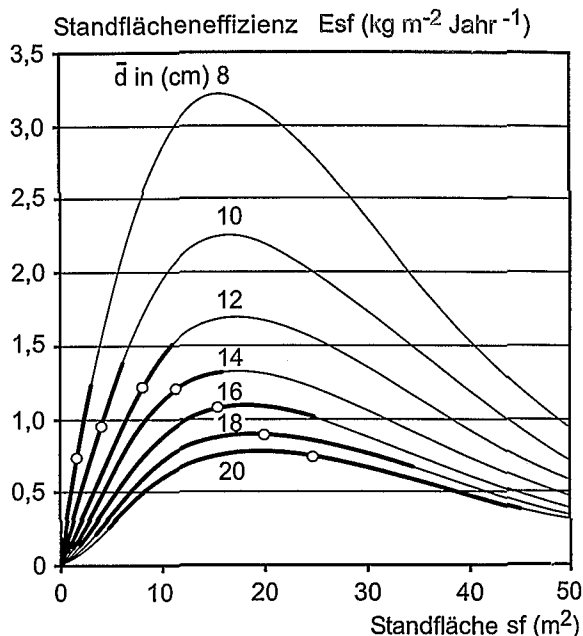


Abb. 4

Unimodale Optimumbeziehung zwischen Standflächeneffizienz Esf und Standfläche sf auf Einzelbauebene, dargestellt für Bestände mit quadratischem Mitteldurchmesser \bar{d} von 8–20 cm (Gleichung (5)). Fett ausgezogene Kurvenabschnitte repräsentieren den 1992–1996 mit Messwerten abgedeckten Wertebereich. Kreise zeigen die Entwicklung von Esf -Mittelwerten bei steigendem Mitteldurchmesser bzw. abnehmender Bestandesdichte an, und lassen wiederum eine unimodale Optimumkurve erkennen.

Unimodal optimum relationship between growing area efficiency Esf and growing area on individual trees level, displayed for stands with quadratic mean diameter \bar{d} from 8–20 cm (Equation (5)).

Bold curve sections represent the range of measurements in survey period 1992–1996. Circles show the development of mean Esf with increasing mean diameter resp. decreasing stand density, and again reflect an unimodal optimum curve.

steigt aber an, weil die Anzahl kleiner, ineffizienter Bäume abnimmt. Solche Bestände bilden maximale flächenbezogene Leistung. Geht \bar{d} über 14 cm hinaus, so kommt es zu Verlusten der flächenbezogenen Zuwachsleistung und einem Rückgang von Esf_{mittel} . Demnach kann die Standflächeneffizienz Esf durch Beschleunigung des Durchmesserwachstums bis zu einem gewissen Grad erhöht werden; Kombination von Größenvorschub und Standflächenangebot kann aber auch ein Abklingen der Standflächeneffizienz auslösen.

3.4 Der Effizienz- und Mengeneffekt beim Übergang von Baum auf Bestandesebene

Aus der Standflächeneffizienz Esf der Bäume alleine kann die Dichte-Zuwachs-Reaktion auf Bestandesebene nicht verstanden werden. Denn für die flächenbezogene Leistung eines Bestandes gilt $\bar{Esf} = (Esf_1 sf_1 + Esf_2 sf_2 + \dots + Esf_n sf_n) / (sf_1 + sf_2 + \dots + sf_n)$. \bar{Esf} ergibt sich demnach als Produkt aus den mit *Abbildung 4* aufgedeckten Effizienzen und den Standflächen sf der Bäume; relevant für das Reaktionsmuster auf Bestandesebene sind neben den größendeterminierten Esf -Werten (vgl. Gleichung (5)) auch die Flächenanteile, die Bäume solcher Effizienzen innehaben. Nur in dem Fall, wenn alle Bäume gleich große Standflächen haben ($sf_1 = sf_2 = \dots = sf_n$), gilt $\bar{Esf} = Esf_{\text{mittel}}$. In allen anderen Fällen kommt es zu einer Verlagerung der \bar{Esf} -Werte in Abhängigkeit von der Form der Standflächen-Häufigkeitsverteilung.

Deshalb wird die Häufigkeitsverteilung der Standflächen sf in Abhängigkeit vom Mitteldurchmesser berichtet, Basis bilden wie-

der die 21 Parzellen in der Zuwachsperiode 1992 bis 1996. Mit zunehmendem Durchmesser steigen Mittelwert, Minimum und Maximum der Standflächenverteilung an, während Schiefe und Kurtosis abnehmen (Abb. 5). Die eingetragenen Kurven basieren auf den doppel-logarithmischen Gleichungen

$$\ln(sf_{\min}) = -9,2 + 3,6 \ln(\bar{d}) \quad (n = 21, r^2 = 0,50, p < 0,001), \quad (6)$$

$$\ln(sf_{\max}) = -4,5 + 2,8 \ln(\bar{d}) \quad (n = 21, r^2 = 0,65, p < 0,001), \quad (7)$$

$$\ln(sf_{\text{mittel}}) = -6,1 + 3,1 \ln(\bar{d}) \quad (n = 21, r^2 = 0,73, p < 0,001), \quad (8)$$

bzw. halb-logarithmischen Modellen

$$sf_{\text{Kurt}} = -0,15 - 0,08 \ln(\bar{d}) \quad (n = 21, r^2 = 0,10, p < 0,001) \quad \text{und} \quad (9)$$

$$sf_{\text{Schiefe}} = 2,93 - 1,06 \ln(\bar{d}) \quad (n = 21, r^2 = 0,40, p < 0,001). \quad (10)$$

In Beständen mit geringem Mitteldurchmesser sind die Standflächen linkssteil verteilt, d. h. es akkumulieren sich viele Bäume mit geringer Standfläche. Je höher der Durchmesser, desto symmetrischer wird die Verteilung der sf-Werte. Bei mittleren Durchmessern liegt eine symmetrische Verteilung vor; maximale Durchmesser von 20 cm sind mit rechtssteilen sf-Verteilungen gekoppelt. Auf *Abbildung 6* ist die Kombinationswirkung von Häufigkeitsverteilung der Standflächen sf (oben) und Standflächeneffizienz der Einzelbäume Esf (unten) auf die \bar{Esf} -Werte (unten, eingetragene Kreise) für ausgewählte Bestandesdichten schematisch dargestellt. Dass hohe Dichten suboptimalen, mittlere Dichte maximalen und geringe Dichten wiederum suboptimalen Zuwachs erbringen, lässt sich demnach vom Reaktionsmuster der Einzelbäume über den Mittelstamm bis zur Bestandesebene verfolgen.

3.5 Optimale Zuwachsleistung pro Fläche beigrößensymmetrischer Konkurrenz?

Die Analysen auf Bestandes- und Einzelbauebene zeigen, dass es eine mittlere Dichte und Verteilungsstruktur gibt, bei der die Zuwachsverteilung auf Individuen verschiedener Größe offenbar so ausbalanciert ist, dass maximaler Zuwachs pro Fläche produziert wird. Diese zuwachsoptimale Zuwachs-Größen-Relation soll im

Folgenden untersucht werden, und zwar wiederum für die Periode 1992–1996. Hinter der Auswertung steckt die Hypothese, dass maximale Zuwachsleistung pro Fläche dann erzielt wird, wenn zwischen den Individuen größten-symmetrische Konkurrenz um Ressourcen besteht, d. h. wenn Ressourcenversorgung und Zuwachsleistung proportional zur Größe sind und folglich alle Bäume ähnliches Zuwachsprozent haben. Indikator dafür ist, dass der Zusammenhang zwischen Gewicht und Gewichtszunahme der Bäume einer Geraden ($y = a + b x$) mit Verlauf durch den Ursprung folgt (d. h. $a \approx 0$) (WEINER, 1990; HARA, 1992). Weicht a von 0 ab, so zeigt das asymmetrische Konkurrenz an: wenn $a < 0$, so liegt unterproportionales Wachstum der kleinen Bäume vor, wenn $a > 0$, dann wachsen die großen unterproportional.

Der Zusammenhang zwischen Ausgangsgröße von Bäumen und ihrem Zuwachs in der Folgeperiode wurde über das Modell $w' = a + b w$ an die Daten für die Periode 1992 bis 1996 angepasst. Für die 21 Parzellen resultieren mittlere a-Werte (Minimum, Maximum) von 0,56 (-1,06 bis 6,95) und b-Werte von 0,16 (0,13 bis 0,26). Intercept a und Steigung b korrelieren eng miteinander ($r_{ab} = +0,826, p < 0,001$). Ihr signifikanter Abfall mit zunehmender Dichte wird über die Modelle

$$a = -2,83 + 1636,71 (1/SDI) \quad (11)$$

mit ($n = 21, r^2 = 0,91, p < 0,001$) und

$$b = 0,12 + 21,73 (1/SDI) \quad (12)$$

mit ($n = 21, r^2 = 0,73, p < 0,001$) beschrieben.

Durch Einsetzen der parzellenspezifischen SDI-Werte in die Gleichungen (11) und (12) erhalten wir a- und b-Werte, aus denen die parzellenspezifischen Zuwachsgeraden erzeugt werden können, die auf *Abbildung 7* für alle 21 Parzellen dargestellt sind. Die dargestellten Geradenabschnitte repräsentieren jeweils den mit Messungen abgedeckten Wertebereich von w und w'. Obwohl Alter und Standortbedingung auf den Parzellen identisch sind, werden beträchtliche Unterschiede in Höhenlage und Steigung der Zuwachsgeraden sichtbar.

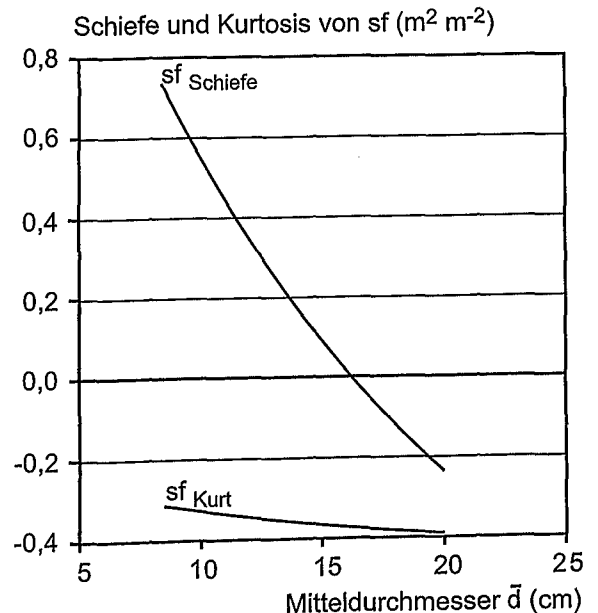
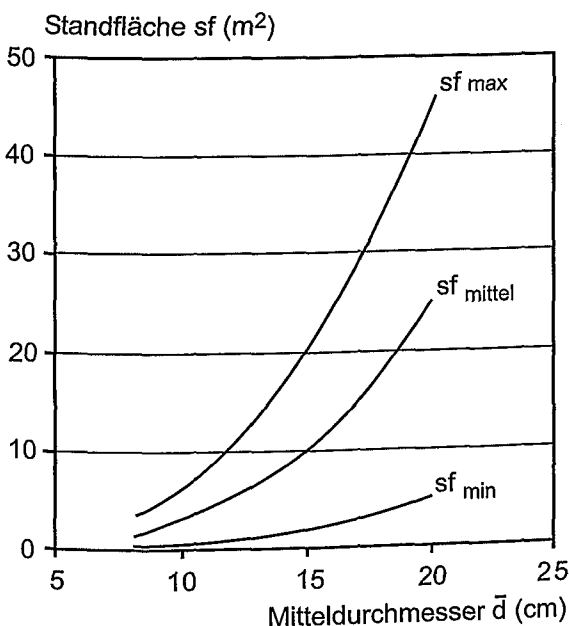


Abb. 5

Parameter der Häufigkeitsverteilung von Einzelbaum-Standflächen sf in Abhängigkeit vom Mitteldurchmesser bzw. der Dichte des Bestandes (Gleichungen (6)-(10)). Maximum, Mittelwert und Minimum der sf-Verteilung (links) und Schiefe und Kurtosis (rechts) in der Zuwachsperiode 1992–1996.

Attributes of the frequency distribution of individual trees' growing area sf in dependence on mean diameter resp. stand density (Equations (6)-(10)). Maximum, mean, minimum of the sf-distribution (left); skewness and kurtosis (right) in period 1992–1996.

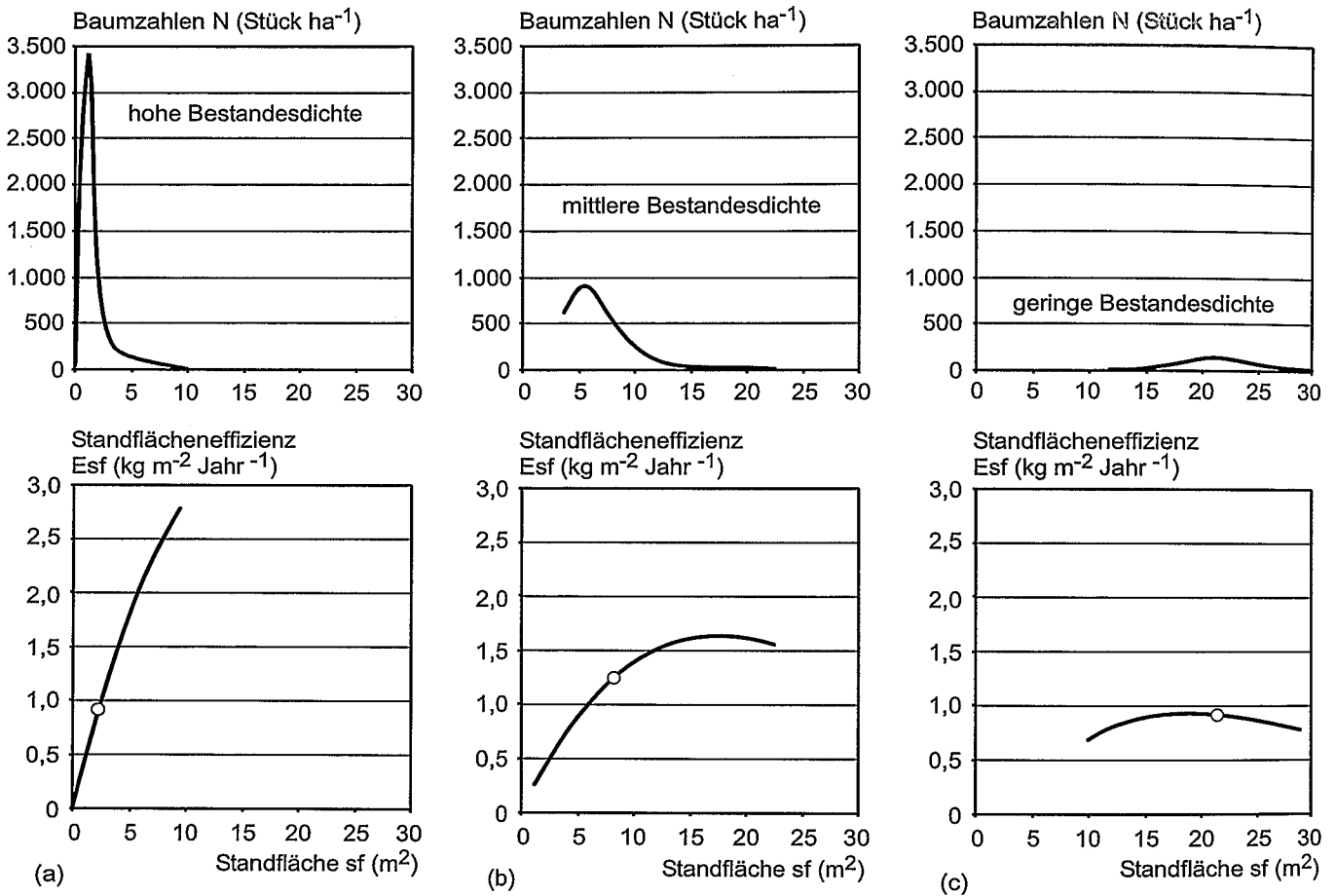


Abb. 6

Kombinationswirkung von Häufigkeitsverteilung der Standflächen sf (oben) und Standflächeneffizienz der Einzelbäume Esf (unten) auf den Biomassenzuwachs des Bestandes (unten, eingetragene Kreise) in schematischer Darstellung.

Dichte und stark aufgelichtete Bestände (a bzw. c) erbringen suboptimalen Zuwachs, bei mittlerer Dichte (b) ist der Bestandeszuwachs maximal.

Effect of frequency distribution of growing area sf (above) and efficiency of growing area of individual trees Esf (below) on the biomass increment on stand level (below, unfilled circles) in schematic representation.

Dense stands (a) and heavily thinned stands (c) achieve suboptimal biomass increment, in stands with mean density (b) increment is at maximum.

Durch Einsetzen von $a = 0$ in $a = -2,83 + 1636,71(1/\overline{SDI})$ und Auflösung nach \overline{SDI} erhalten wir $\overline{SDI} = 578$, d. h. den Wert, bei dem die Zuwachsgerade durch den Ursprung verläuft und größensymmetrische Konkurrenz besteht. Dieser \overline{SDI} -Wert liegt in dem Dichtebereich, in dem der flächenbezogene Zuwachs maximal ist. Einsetzen von 578 in $b = 0,12 + 21,73(1/\overline{SDI})$ erbringt $b = 0,1576$; $w' = a + bw$ vereinfacht sich zu $w' = bw = 0,1576 w$, d. h. alle Bäume haben ein Zuwachsprozent von 15,76%.

Die Kreise zeigen die Mittelwerte von w und w' an (Abb. 7). Ihre Position auf den Geraden macht deutlich, dass hohe Dichte stark linkssteile Häufigkeitsverteilungen erzeugen, mittlere Dichten die Mittelwerte nach rechts verschieben und in lichten Beständen nahezu symmetrische Häufigkeitsverteilungen von w und w' ausgeprägt sind.

3.6 Zusammenhang zwischen Bestandesdichte und Höhe, Durchmesser und Biomasse

Geprüft wird der Zusammenhang zwischen Bestandesdichte \overline{SDI} bis Alter 32 und Maximalhöhe (h_{max}), Mittelhöhe der 50 höchsten Bäume (h_{50}), Mittelhöhe der 100 höchsten Bäume (h_{100}) und Höhe des Grundflächenmittelstammes (h_{mittel}) im Alter 32. Durchmesser d und Biomasse w werden analog untersucht. Der \overline{SDI} beträgt auf der dichtesten Parzelle 626 Bäume ha^{-1} und geht herunter bis auf 137 Bäume ha^{-1} auf der lichtesten Parzelle. Die Höhen korrelieren

in keinem Fall mit dem \overline{SDI} (Abb. 8a). Der Maximaldurchmesser beträgt auf der am dichtesten bestockten Parzelle etwa 25 cm und steigt auf der lichtesten Parzelle auf fast 50 cm an. Die Korrelation von d_{max} , d_{50} , d_{100} und d_{mittel} mit \overline{SDI} liegt zwischen $r = -0,88$ und $-0,93$ und ist in allen Fällen signifikant ($p < 0,001$). Die oberirdische Biomasse liegt zwischen 0,2 t pro Baum auf der dichtesten Parzelle und 1,0 t auf der lichtesten. Der Rückgang von w_{max} , w_{50} , w_{100} und w_{mittel} mit zunehmender Dichte resultiert in Korrelationskoeffizienten von $r = -0,84$ bis $-0,89$ mit dem \overline{SDI} . Die Modelle

$$d_{max} = 107,7 - 12,7 \ln(\overline{SDI}) \quad (13)$$

mit ($n = 21$, $r^2 = 0,76$, $p < 0,001$) und

$$d_{mittel} = 91,1 - 11,6 \ln(\overline{SDI}) \quad (14)$$

mit ($n = 21$, $r^2 = 0,82$, $p < 0,001$) beschreiben den Zusammenhang zwischen Dichte und maximalem und mittlerem Durchmesser (cm) im Alter 32 (Abb. 8b). Die Modelle

$$w_{max} = 3722,3 - 544,6 \ln(\overline{SDI}) \quad (15)$$

mit ($n = 21$, $r^2 = 0,73$, $p < 0,001$) und

$$w_{mittel} = 1766,1 - 266,8 \ln(\overline{SDI}) \quad (16)$$

mit ($n = 21$, $r^2 = 0,79$, $p < 0,001$) bilden den Zusammenhang zwischen Dichte und Biomasse w (kg) ab (Abb. 8c).

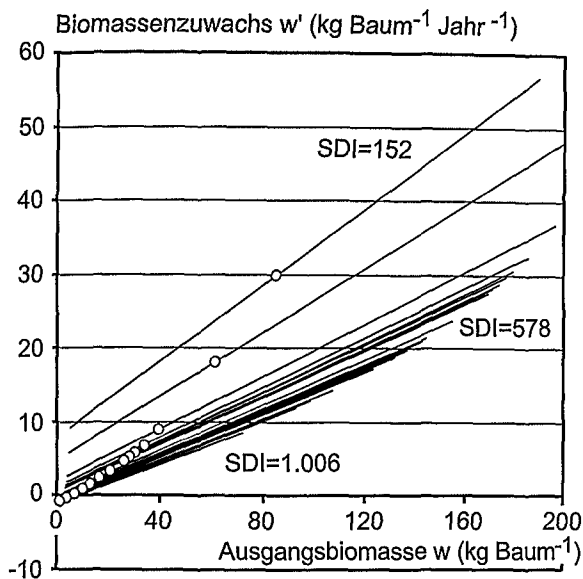


Abb. 7

Verlagerung der Zuwachsgerade $w' = a + bw$ (w' = mittlerer jährlicher Biomassenzuwachs der Einzelbäume in Periode 1992–1996, w = Ausgangsbiomasse der Bäume 1992) mit abnehmender Bestandesdichte.

Höhenlage a und Steigung b der Geraden werden über Hyperbeln (vgl. Gleichungen (11)-(12)) in Abhängigkeit vom SDI beschrieben.

Shifting of biomass increment line $w' = a + bw$ (w' = mean annual biomass increment of individual trees in period 1992-1996, w = biomass in 1992) with decreasing stand density SDI. Intercept a and slope b are fitted by hyperbolas (Equations (11)-(12)) and depend on SDI.

4. DISKUSSION

Vorliegende Untersuchung über den Zusammenhang zwischen Bestandesdichte und Zuwachs geht über bisherige in den Ergebnissen häufig widersprüchliche Arbeiten (BRYNDUM, 1978, 1980; KRAMER, 1988; LANGSAETER, 1941; PRETZSCH, 2005; ZEIDE, 2002) hinaus. Bisher auf Bestandesebene statistisch beschriebene Dichte-Zuwachs-Reaktionen (ASSMANN, 1961, S. 222 ff.) werden in vorliegender Arbeit bis zur Baubeine verfolgt, um vom Beschreiben zum Verstehen zu gelangen. Am Beispiel des Fichten-Standraum-Durchforstungsversuchs Fürstfeldbruck 612 wird ein bisher kaum abgedecktes Dichtespektrum analysiert, das von unbehandelten Parzellen bis zu Solitärbedingungen reicht. Während sich bisherige Arbeiten auf Derbholz- oder Stammholzvolumen beziehen und dünnere Bäume, Äste und Nadeln ausschließen (CURTIS et al., 1997; SCHÖBER, 1972; ZEIDE, 2001) vermeidet die vorliegende durch Auswertung der gesamten oberirdischen Biomasse diese normative Beschränkung.

4.1 Unimodale Optimumbeziehung zwischen Bestandesdichte und Zuwachs

Die Gesamtwuchsleistung an Biomasse bis zum Alter 32 und die mittleren periodischen Zuwächse folgen bei abnehmender Dichte einer unimodalen Optimumbeziehung mit breitem Sattel (Abb. 2). Die Dichte-Zuwachs-Kurven gründen auf Dichte-Zuwachs-Wertepaaren von Parzellen, die zwar physikalisch alle das gleiche Alter haben, die sich allerdings durch Dichtereduktion bis auf 20% bereits im Alter 32 in völlig unterschiedlichen allometrischen Entwicklungsstadien und Zuwachsphasen befinden (Abb. 8). Und eben aus den unterschiedlichen Entwicklungsstadien resultieren Optimumbeziehung und Mehrzuwachs. Eine Interpretation, wonach der Zuwachsanstieg alleine eine unmittelbare Reaktion auf die Durchforstung zu Periodenbeginn ist, liefe auf eine weite Überschätzung der direkten Durchforstungsreaktion hinaus. Vielmehr muss zwischen dem periodischen Durchforstungseffekt bei identischen

Ausgangsbedingungen zu Periodenbeginn (initialer Durchforstungseffekt) und dem Zinseszinsseffekt früherer Durchforstungen (Größeneffekt) unterschieden werden. Auch bei den von Assmann (1961, S. 264 ff.) dargestellten Dichte-Zuwachs-Reaktionen werden Parzellen miteinander verglichen, die schon im Vorfeld unterschiedlich behandelt wurden und deshalb unterschiedliche Entwicklungsstadien repräsentieren. Die Überlegenheit der durchforsteten Varianten geht auf Kombinationswirkung von Größen- und Durchforstungseffekt zurück.

Die Separierung von Größen- und Durchforstungseffekt hat gezeigt, dass der Stand Density Index kein eindeutiges Dichtemaß für die Beschreibung der Dichte-Zuwachs-Relation ist. Indem sie Durchmesser und Stammzahl kombinieren, bleiben deren unterschiedliche Effekte auf den Zuwachs unberücksichtigt. Isolinien gleicher Dichte (Abb. 3) zeigen Zuwachsüberlegenheit an, wenn sich SDI-Werte aus geringen Stammzahlen und hohen Durchmessern aufbauen und Zuwachsunterlegenheit bei hohen Stammzahlen und geringeren Durchmessern. Mehrleistung gegenüber dichten Beständen ist demnach nicht durch einmalige Dichteabsenkungen und darauf folgende Bestandesreaktion zu haben, sondern nur durch frühzeitig und kontinuierlich hergestellte Größenüberlegenheit.

4.2 Skalenübergang vom Baum zum Bestand

Eine Erklärung der auf Bestandesebene gefundenen unimodalen Optimumbeziehung zwischen Dichte und Zuwachs (Abb. 2) läuft auf die Ableitung dieses Musters von der Baubeine heraus. In Theorie und Praxis finden sich widersprüchliche Aussagen darüber, ob denn kleine oder große Baumkronen günstigere Standflächenleistung erbringen (KENNEL, 1965; MAYER, 1958; PRETZSCH und SCHÜTZE, 2005; SPIECKER, 1986; WEBSTER und LORIMER, 2003). Die Auswertung zeigt, dass je nach Bestandeseentwicklungsphase die erste oder zweite Aussage zutreffen kann, denn es handelt sich um zwei Aspekte derselben Gesetzmäßigkeit. In wenig differenzierten Beständen nimmt die Effizienz von kleinen zu großen Standflächen stark zu (Abb. 4). Die Effizienz geht aber mit zunehmender Größe zurück, sodass auch die Überlegenheit großer Kronen innerhalb des Bestandes abklingt und große gegenüber kleinen Kronen zunehmend ungünstiger abschneiden. Gleichung (5) und Abb. 4 überführen beide Aussagen in ein Kontinuum. Durchforstung treibt die Drift durch das Kontinuum an: Je mehr die überlegene Effizienz herrschender Bäume ausgeschöpft und in Größenzuwachs umgesetzt wird, desto mehr nehmen sie an Größe zu, verlieren aber ihre Überlegenheit gegenüber kleineren Kronen.

Neben den größendeterminierten Standflächeneffizienzen sind die Flächenanteile, die Bäume solcher Effizienzen innehaben, für die unimodale Optimumbeziehung zwischen Dichte und Zuwachs verantwortlich. Denn das Reaktionsmuster auf Bestandesebene stellt sich auf Baubeine als kombinierter Größenverteilungs- und Zuwachseffekt dar (vgl. Abb. 6). In dichten Beständen (Abb. 6a) nimmt die Effizienz E_{sf} mit zunehmender Standfläche degressiv zu und erreicht Spitzenwerte. Allerdings sind die Häufigkeitsverteilungen linkssteil, d. h. nur wenige Bäume schöpfen diese hohe Effizienz aus. Die flächenbezogene Zuwachsleistung \bar{E}_{sf} , die sich als Summe des Produktes von Einzelbaumeffizienz und Häufigkeit darstellt, wird durch die vielen kleinen ineffizienten Bäume gebremst. Wird das Baumwachstum durch niedrigere Anfangsbaumzahlen oder Durchforstung beschleunigt, so reduziert das zwar die Standflächeneffizienz und ihre Zunahme bei vermehrter Standfläche. Aufgrund der fortgeschrittenen Bestandesentwicklung nimmt die Asymmetrie der Häufigkeitsverteilung aber ab, sodass viele Bäume mit mittlerer Effizienz einen maximalen \bar{E}_{sf} -Wert erbringen (Abb. 6b). Wird die Standfläche weiter erhöht, dann lässt die Kombination aus rückläufiger Standflächeneffizienz und rechtssteiler Häufigkeitsverteilung \bar{E}_{sf} sinken (Abb. 6c).

Im Vergleich zu krautigen Arten (z. B. Gras, Efeu) ist das laterale Expansionsvermögen und die damit verbundene Fähigkeit, frei gewordenen Raum durch Ausdehnung verbleibender Individuen zu besetzen und für die Zuwachsleistung auszuschöpfen, bei holzigen Pflanzen eher begrenzt (NIKLAS, 1994). Dass die Biomassenproduktion pro Fläche bei fortschreitender Dichtereduktion ab einem bestimmten Schwellenwert abnimmt, leuchtet deshalb unmittelbar ein. Demgegenüber ist aber der Zuwachsanstieg von maximaler zu

mittlerer Bestandesdichte bemerkenswert: Obwohl ja das Ressourcenangebot pro Fläche nicht zunimmt, steigt die Biomassenproduktion an. Die begrenzten Ressourcen werden erst bei mittlerer Dichte bestmöglich für die Zuwachsleistung ausgeschöpft.

Zuwachsgeraden, die u. a. von PRODAN (1951) und KRAMER und AKÇA (1995) für Inventurzwecke und von HARA (1992), WEINER (1990) und WICHMANN (2002) für die Diagnose von Konkurrenz-

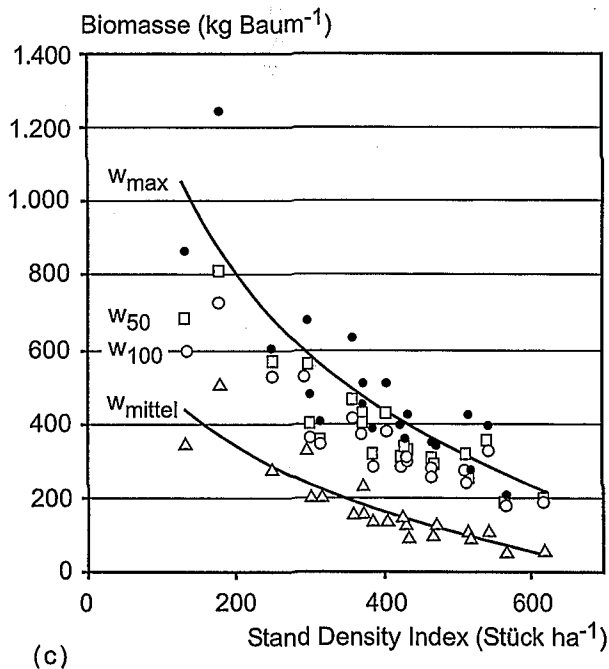
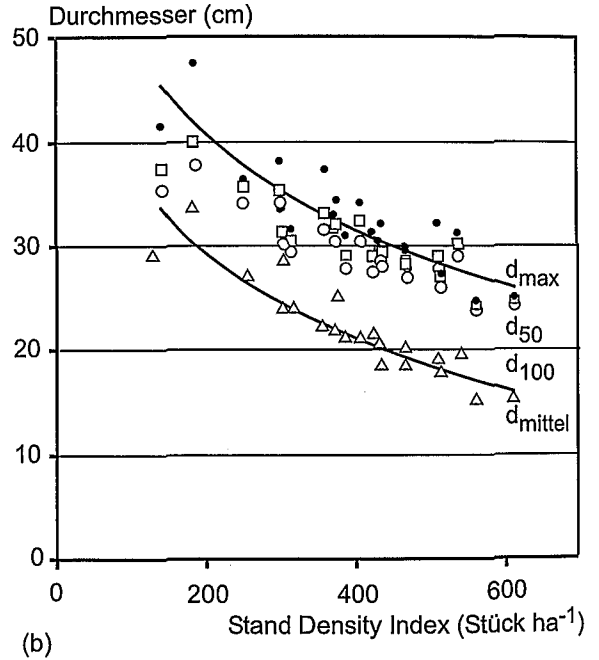
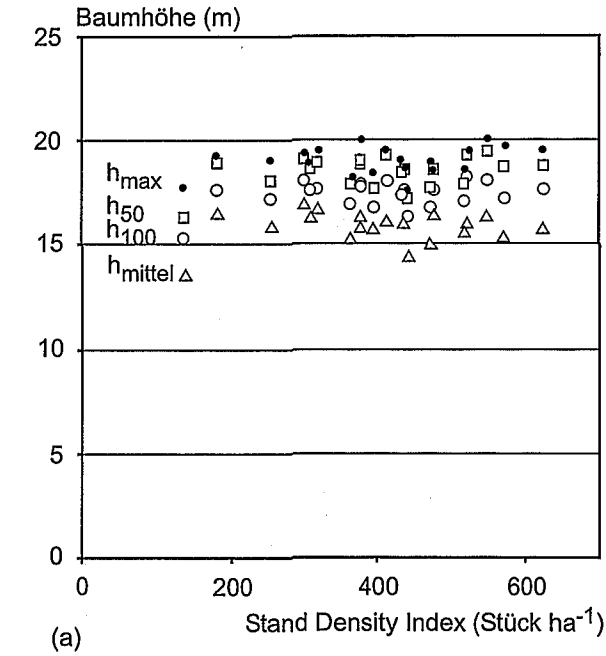


Abb. 8

Höhe h , Durchmesser d und oberirdische Biomasse w auf den 21 Parzellen im Alter 32 in Abhängigkeit vom mittleren periodischen Stand Density Index \bar{SDI} bis zum Alter 32. Maximalwerte (max) sind mit ausgefüllten Kreisen, Mittelwert der 50 größten (50) mit Rechtecken, Mittelwert der 100 größten (100) mit Kreisen, Mittelwert des Gesamtkollektivs (mittel) mit Dreiecken markiert.

Den eingezeichneten Kurven liegen die Modellgleichungen (13) bis (16) zugrunde.

Tree height h , tree diameter d , and aboveground tree biomass w on the 21 plots at age 32 in dependence on mean periodic Stand Density Index \bar{SDI} until age 32. Maximum values (max) are displayed by filled circles, means of the 50 largest trees (50) by rectangles, mean of the 100 largest trees (100) by circles, mean of the total stand (mittel) by triangles. The depicted curves are based on Equations (13) to (16).

ursachen eingesetzt werden, enthüllen hier die Ressourcen- und Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen. Hohe Bestandesdichten erbringen Zuwachsgeraden, die flach und auf niedrigerem Niveau verlaufen und asymmetrische Konkurrenz um Licht anzeigen. Kleine Bäume sind unterproportional mit Ressourcen versorgt und mindern durch ihre geringe Nettoproduktion die Bestandesleistung. Bei niedrigen Dichten verlaufen die Zuwachsgeraden steil und auf höherem Niveau. In diesem Fall geraten große Bäume an ihre Leistungsgrenze und kleine Bäume erbringen überproportionalen Zuwachs. Verläuft die Biomassen-Zuwachsgerade durch den Ursprung, so ist die Ressourcenverteilung auf Individuen verschiedener Größe offenbar so ausbalanciert, dass maximaler Zuwachs pro Fläche geleistet wird. Nur in diesem Fall gilt größen-symmetrische Konkurrenz um Ressourcen, sodass Ressourcenversorgung und Zuwachsleistung proportional zur Größe sind und gleiches Zuwachsprozent für alle Bäume gilt. Abweichungen von der Ursprungsgerade in die eine oder andere Richtung hingegen sind mit suboptimaler Ressourcenausbeutung und Zuwachsbildung gekoppelt.

4.3 Ökologische und ökonomische Relevanz

Der Wissensstand über den Zusammenhang zwischen Bestandesdichte und Zuwachs der Fichte gründet im Wesentlichen auf Versuchen in künstlich begründeten, regelmäßig bestockten und turnusmäßig durchforsteten Beständen mittlerer bis hoher Dichte (ASSMANN, 1961; KRAMER, 1988; SCHÖBER, 1979, 1980; WIEDEMANN, 1936). Versuche die das artspezifische Potential der Raumbesetzung widerspiegeln, indem sie Solitär- und self-thinning-Bedingungen sowie unregelmäßige Verteilungsmuster und Wachstum unter Schirm einschließen, sind Ausnahmen (NELDER, 1962; FABER, 1983). Gerade solche Extrembedingungen herrschen aber in natürlichen Beständen vor, in denen die Fichte unter Selektionsdruck ihre Konkurrenzfähigkeit stammesgeschichtlich entwickelt hat.

Der besondere Wert der Versuchfläche FFB 612 liegt darin, dass sie Solitärbedingungen mit abdeckt, wie sie in Naturwäldern für überlebende Einzelbäume nach Windwurf, Feuer oder Insektenkalamitäten innehaben. Andererseits umfasst der Versuch auch maximale Bestandesdichten, wie sie durch Naturverjüngung auf Freiflächen entstehen. Solitärbedingungen bzw. maximale Dichte stellen Grenzfälle in einem breiten Spektrum von unterschiedlichen Pfaden der Bestandesentwicklung dar. Hohe Dichte bedeutet Risikostreuung und kann die Wahrscheinlichkeit, dass zumindest einige Individuen der Population bis zur Maturität gelangen, erhöhen. Diese Risikostreuung kostet aber Zuwachs: Dicht bestockte Bestände wachsen langsamer und brauchen entsprechend lange bis zur Maturität. Das ist gleichbedeutend mit einer langen risikoreichen Zeit, in welcher Bestandesglieder u. a. durch Windwurf, Borkenkäferbefall oder Eisbruch noch vor Gelingen der Reproduktion ausfallen können. Geringe Dichte beschleunigt demgegenüber die Größenentwicklung, reduziert die Zeitspanne bis zur Maturität und die Eintrittswahrscheinlichkeit von Störungen vor der Reproduktion. Andererseits kostet auch diese zeitliche Reduktion der Risikexposition Zuwachs, und ist mit einer räumlichen Risikokonzentration auf wenige große Pflanzen verbunden. Es besteht also ein Trade-off zwischen räumlicher und zeitlicher Verteilung des Risikos, der populationsdynamisch und forstwirtschaftlich relevant ist. Denn es liegt im Interesse der Forstwirtschaft, möglichst ohne große flächenbezogene Zuwachseinbußen zu erntereifen Baumdimensionen zu gelangen.

Von größter phylogenetischer und wirtschaftlicher Bedeutung ist, dass in dem besonders störungsempfindlichen Jugendstadium ein denkbar breites Spektrum von Dichtehaltungen und von Alternativen räumlicher oder zeitlicher Risikostreuung realisiert werden kann, ohne dass der Zuwachs sonderlich gemindert wird. Diese

Fähigkeit zur beschleunigten Größenzunahme, Effizienzsteigerung und beschleunigten Ressourcenausbeute verschafft der Fichte Vorteile im Wettbewerb um Ressourcen und Resilienz bei Störungen. In frühem Entwicklungsstadium liegen lichte zwar zunächst jahrelang mit 1,0–2,0 t ha⁻¹ Jahr⁻¹ deutlich unter dem Zuwachs dichter Bestände (3,0 bis 4,0 t ha⁻¹ Jahr⁻¹). Diese suboptimale Dichtehaltung in der Initialphase kann aber Größenzunahme und Bestandesentwicklung so antreiben, dass die zunächst zuwachunterlegenen Bestände schneller in Phasen höherer Zuwachseffizienz gelangen, und dann durch Mehrzuwachs die früheren Zuwachseinbußen kompensieren oder gar überkompensieren. Da in früheren Entwicklungsphasen das absolute Zuwachsniveau noch gering ist, schlagen selbst hohe relative Zuwachseinbußen (im Vergleich zu voller Bestockung) zu diesem Zeitpunkt absolut viel weniger ins Gewicht als in späteren Phasen. Zuwachsoptimale Dichtehaltung Periode für Periode, führt über längeren Zeitraum paradoxerweise nicht zu maximaler Gesamtwachstumsleistung (PRETZSCH, 2005). Vielmehr kann Dichtereduktion die beschleunigte Größenzunahme verbleibender Bäume auslösen und die Effizienz ihrer Raumbesetzung steigern. Während in späten ontogenetischen Phasen Größenzunahme mit Effizienzverlusten einhergeht, verhilft beschleunigte Größenzunahme in frühen Phasen zu einer rascheren Ressourcenerschließung in Kronen- und Wurzelraum.

5. DANKSAGUNG

Der Autor dankt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung des Sonderforschungsbereiches 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ und dem Bayerischen Staatsministerium für Landwirtschaft und Forsten für die Förderung des Projektes W 07 „Ertragskundliches Versuchswesen“. Dank gilt ferner Dr. PETER BIBER für die gründliche Durchsicht des Manuskriptes, ULRICH KERN für die gewissenhafte Anfertigung der Grafiken und unbekannteren Gutachtern für ihre konstruktive Kritik.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Der Standraum-Durchforstungsversuch zur Fichte, Fürstenfeldbruck 612, eignet sich dafür, den Effekt unterschiedlicher Dichten von der Bestandesebene über den Mittelstamm bis hin zur Standflächeneffizienz des Einzelbaumes zu verfolgen. Dichteabsenkungen bis auf 20% des maximalen Stand Density Index beeinflussen das Größenzunahme so stark, dass dicht und licht gehaltene Bestände im Alter von 32 Jahren völlig unterschiedliche Entwicklungsstadien widerspiegeln. Die flächenbezogene Biomassenproduktion folgt dagegen bei Dichtereduktion einer unimodalen Optimumbeziehung mit breitem Sattel. In dichten Beständen nimmt die Standflächeneffizienz mit zunehmender Standfläche zu und erreicht Spitzenwerte. Allerdings dominieren in solchen Beständen kleine Bäume; nur wenige große Bäume schöpfen die hohe Standflächeneffizienz aus. Die flächenbezogene Zuwachsleistung wird durch die vielen kleinen ineffizienten Bäume gemindert. Wird das Baumwachstum durch niedrigere Anfangsbaumzahlen oder Durchforstung beschleunigt, so nimmt zwar die Standflächeneffizienz ab, da viele Bäume mit mittlerer Effizienz vorkommen, erbringen solche Bestände aber maximale Flächenleistung. Wird die Standfläche weiter erhöht, lassen deutlich rückläufige Standflächeneffizienz und rechtssteile Häufigkeitsverteilung den flächenbezogenen Zuwachs sinken. Die aufgedeckte Elastizität der Ressourcenerschließung und Biomasseallokation verschafft Jungbeständen eine große Zuwachsresilienz bei natürlichen Störungen und waldbaulichen Eingriffen. Die Relevanz der aufgedeckten Elastizität von Ressourcen- und Zuwachsallokation für die Populationsdynamik und Pflanzenproduktion wird diskutiert.

7. Summary

Title of the paper: *From the growing area efficiency of individual trees to the density-growth relationship of stands. Contribution to an integration of tree and stand level research.*

The spacing-thinning trial in Norway spruce, Fürstenfeldbruck 612, was applied to track the effect of different stand densities on biomass production from stand, to mean tree and individual tree level. Lowering of stand density down to 20% of the maximum Stand Density Index affects size growth to such an extent, that tightly packed resp. sparsely stocked stands represent very different ontogenetic stadia of stand development. However, when density is reduced, total biomass production follows a unimodal optimum curve with a broad plateau. In the tightly packed stands growing area efficiency increases with increasing supply of growing space and achieves highest values. However in such stands small-sized trees are dominating and only very few tall trees exploit the high efficiency. Stand growth is reduced by the high number of small and relatively inefficient crowns. When size growth is accelerated by reduction of stem number, growing area efficiency decreases. However, the high number of mean-sized trees with mean efficiency result in a maximum of biomass increment on stand level. A further widening of the growing area causes a decrease of growing area efficiency and a right hand sided steepness of the size frequency distribution what results in reduction of biomass increment on stand level. The high elasticity of resource and biomass allocation in respect to density means resilience under natural and man-made disturbances and is interpreted as the result of selective pressure.

8. Résumé

Titre de l'article: *Sur l'efficience de l'espace disponible pour les arbres sur la corrélation densité-croissance. Contribution à l'intégration au niveau de l'arbre et à celui du peuplement.*

L'expérience sur l'éclaircie et l'espace disponible chez l'épicéa de Fürstenfeldbruck 612 convient bien pour suivre l'effet des différentes densités au niveau du peuplement, pour déterminer la bige moyenne et par suite l'efficience de l'espace dont dispose un arbre en tant qu'individu. Des abaissements de la densité jusqu'à 20% du «Stand Density Index» maximal influencent tellement la croissance en grosseur que des peuplements denses et des peuplements clairs, âgés l'un et l'autre de 32 ans, correspondent à des stades de développement totalement différents. En revanche, en ce qui concerne la production de biomasse à l'unité de surface, lors d'une réduction de la densité la courbe représentative de l'optimum est unimodale et très aplatie. Dans les peuplements denses l'efficience de la surface disponible s'accroît quand cet espace disponible augmente et atteint des valeurs records. Certes les petits arbres dominent dans de tels peuplements; seuls les quelques gros arbres profitent totalement de la haute efficience de l'espace disponible. La capacité d'accroissement à l'unité de surface est finalement diminuée en raison des nombreux petits arbres inefficients. Si la croissance des arbres a été accélérée soit en raison d'un nombre initial de sujet assez faible soit grâce à l'éclaircie l'efficience de l'espace disponible s'en trouve certes abaissée puisque sont présents de nombreux arbres dont l'efficience se trouve dans la moyenne, mais il n'en demeure pas moins que de tels peuplements ont la production à l'unité de surface maximale. Si la surface disponible augmente encore, son efficience se réduit nettement, de même que l'accroissement à l'unité de surface. L'élasticité ainsi découverte en ce qui concerne l'exploitation des ressources et la production de biomasse confère aux jeunes peuplements une grande résilience de la croissance consécutivement aux perturbations naturelles et aux interventions sylvicoles. On a enfin discuté les conséquences de cette élasticité du niveau des ressources et des accroissements pour la dynamique des populations et la production de plants. J.M.

9. Literatur

ABETZ, P. (1977): Der europäische Stammzahlversuch in Fichte (*Picea abies* Karst.). Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt 80: 1–80, Freiburg i. Br.

- ASSMANN, E. (1961): Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien.
- BRYNDUM, H. (1978): Der Einfluß verschiedener Durchforstungsstärken auf Massen- und Wertleistung der Fichte am Beispiel der dänischen Versuchsflächen. Forstw. Cbl. 97, 302–313.
- BRYNDUM, H. (1987): Buchen-Durchforstungsversuche in Dänemark. Allgem. Forst- und Jagdztg. 158: 115–122.
- COTTA, H. (1828): Anweisung zum Waldbau. Arnoldische Buchhandlung, Dresden und Leipzig, 413 S.
- CURTIS, R. O., D. D. MARSHALL und J. F. BELL (1997): LOGS. A pioneering example of silvicultural research in coast Douglas-fir. Journal of Forestry 95: 19–25.
- DITTMAR, O. (1959): Zur Frage des „Wuchsbeschleunigungseffektes“ durch starke Durchforstung im jungen Fichtenbestand. Archiv für Forstwesen 8: 923–945.
- EVANS, G. C. (1972): The Quantitative Analysis of Plant Growth, Studies in Ecology, Volume 1, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 734 S.
- FABER, P. J. (1983): Concurrentie en groei van de bomen binnen een opstand (Konkurrenz und Wachstum der Bäume in einem Waldbestand). Uitvoerig Verslag, Wageningen, Band 18, Nr. 1, 116 S.
- GADOW, K. VON (1987): Untersuchungen zur Konstruktion von Wuchsmodellen für schnellwüchsige Plantagenbaumarten. Forstliche Forschungsberichte München 77: 1–147.
- GROTE, R. und H. PRETZSCH (2002): A model for individual tree development based on physiological processes, Plant Biology 4: 167–180.
- HARA, T.: Effects of the mode of competition on stationary size distribution in plant populations. Annals of Botany 69: 509–513.
- HARTIG, G. L. (1975): Anweisung zu Taxation der Forsten oder zur Bestimmung des Holzertrags der Wälder. In Kommission bei Buchhändler Heyer, Gießen, 200 S.
- KENNEL, R. (1965): Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. Allgem. Forst- und Jagdztg. 136: 149–161 u. 173–189.
- KRAMER, H. (1988): Waldwachstumslehre. Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- KRAMER, H. und A. AKÇA (1995): Leitfaden zur Waldmeßlehre. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. Main.
- LANDSBERG, J. J. (1986): Physiological Ecology of Forest Production, Academic Press, London, 198 S.
- LANGSAETER, A. (1941): Om tynning i enaldret gran- og furuskog Maddel. Det Norske Skogforoksesvesen 8: 131–216.
- MAYER, R. (1958): Kronengröße und Zuwachsleistung der Traubeneiche auf süddeutschen Standorten. Allgem. Forst- und Jagdztg. 129: 105–114, 151–163 u. 191–201.
- NELDER, J. A. (1962): New kinds of systematic designs for spacing experiments. Biometrics, Vol. 18, 3: 283–307.
- NIKLAS, K. J. (1994): Plant Allometry, University of Chicago Press, Chicago, 395 S.
- PRETZSCH, H. (1992): Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein- und Mischbestände. Forstliche Forschungsberichte München, Nr. 115, 358 S.
- PRETZSCH, H. (2002): Grundlagen der Waldwachstumsforschung, Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien.
- PRETZSCH, H. (2005): Stand density and growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Evidence from long-term experimental plots. European Journal of Forest Research 124: 193–205.
- PRETZSCH, H. (2006): Species-specific allometric scaling under self-thinning: evidence from long-term plots in forest stands. Oecologia 146: 572–583.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2005): Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. Plant Biol 7: 628–639.
- PRETZSCH, H. und P. BIBER (2005): A Re-evaluation of Reineke's rule and stand density index, For Sci 51: 304–320.
- PRODAN, M. (1951): Messung der Waldbestände. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M.
- REINEKE, L. H. (1933): Perfecting a stand density index for even-aged forests. For Sci 37: 574–592.
- REVENTLOW, C. D. F. (1879): Forslag til en forbedret Skovdrift grundet, paa Undersogelser over Traeernes Vegetation I Danmarks og Slesvigs Skove. Kjobenhavn, 1879, Ed. in English 1960: A treatise of forestry, Horsholm Denmark, 142 S.
- SCHOBER, R. (1979): Massen-, Sorten- und Wertertrag der Fichte bei verschiedener Durchforstung. Teil 1, Allgem. Forst- und Jagdztg. 150: 129–152.
- SCHOBER, R. (1980): Massen-, Sorten- und Wertertrag der Fichte bei verschiedener Durchforstung. Teil 2, Allgem. Forst- und Jagdztg. 151: 1–21.
- SPIECKER, H. (1986): Das Wachstum der Tannen und Fichten auf Plenterwald-Versuchsflächen des Schwarzwaldes in der Zeit von 1950 bis 1984. Allgem. Forst- und Jagdztg. 157: 152–164.
- STERBA, H. (2005): Gibt es eine baumindividuelle zuwachsoptimale Überschlirmung – ein Beitrag zur Theorie des Einzelbaumwachstums. Centralblatt für das gesamte Forstwesen 122: 55–68.

- SCHWAPPACH, A. (1908): Die Kiefer. Verlag Neumann, Neudamm, 180 S.
- SCHWAPPACH, A. (1911): Die Rotbuche. Verlag Neumann, Neudamm, 231 S.
- WEBSTER, CH. R. und C. G. LORIMER (2003): Comparative growing space efficiency of four tree species in mixed conifer-hardwood forests, *Forest Ecology and Management* 177: 361–377.
- WEINER, J. (1990): Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecological Evolution* 5: 360–364.
- WICHMANN, L. (2002): Modelling the effects of competition between individual trees in forest stands. PhD thesis, Unit of Forestry, Department of Economics and Natural Resources, The Royal Veterinary and Agricultural University Copenhagen, Denmark.
- WIEDEMANN, E. (1936): Die Fichte 1936. Verlag M. & H. Schaper, Hannover.
- WITTKOPF, St. (2005): Bereitstellung von Hackgut zur thermischen Verwertung durch Forstbetriebe in Bayern, *Forstliche Forschungsberichte München* 200, 217 S.
- ZEIDE, B. (2001): Thinning and growth: A full turnaround. *Journal of Forestry* 99: 20–25.
- ZEIDE, B. (2002): Density and the growth of even-aged stands. *For. Sci.* 48: 743–754.