

Zur Verteilung des Zuwachses zwischen den Bäumen eines Bestandes und Abhängigkeit des Verteilungsschlüssels von den Standortbedingungen¹⁾

(Mit 4 Abbildungen und 5 Tabellen)

H. PRETZSCH^{*)}

(Angenommen September 2009)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Ressourcenverteilung; Zuwachsallokation; größen-symmetrische Konkurrenz; asymmetrische Konkurrenz.

Resource distribution; matter allocation; size-symmetric competition; asymmetric competition.

1. EINLEITUNG

Im Mittelpunkt der Untersuchung steht die Frage, wie der Zuwachs in Waldbeständen zwischen den Bäumen verteilt wird und wie der Verteilungsmodus von den Standortbedingungen abhängt. Die Konkurrenz benachbarter Pflanzen um Ressourcen und auch die Zuwachsaufteilung zwischen ihnen liegt nach SCHWINNING und WEINER (1998) in dem Kontinuum zwischen völlig symmetrisch (alle Pflanzen erhalten die gleiche Menge an Ressourcen und bilden den gleichen Zuwachs, unabhängig von ihrer Größe) und völlig größen-asymmetrisch (die größenüberlegenen Pflanzen erhalten alle Ressourcen und aller Zuwachs konzentriert sich auf sie). Größen-asymmetrische Konkurrenz bedeutet, dass größere Individuen einen überproportionalen Anteil an Ressourcen und Zuwachs erhalten. Eine solche Art der Konkurrenz kann auf reichen Standorten erwartet werden, auf denen das Licht der limitierende Faktor ist und größere Bäume ihren besseren Zugang zum

Licht nutzbar machen können weil Wasser und Nährstoffe ausreichend zur Verfügung stehen (CANNELL and GRACE, 1993; WEINER and THOMAS, 1986). Größen-symmetrische Konkurrenz um Ressourcen und Zuwachsverteilung bedeutet, dass die Ressourcenaufnahme und der Zuwachs von Konkurrenten proportional zu deren Größe ist. Diese Art von Konkurrenz herrscht nach Untersuchungen in krautigen Pflanzenbeständen bei Limitierung durch bodengebundene Ressourcen wie Wasser und mineralische Nährstoffe vor. Denn bodengebundene Ressourcen sind sehr mobil, diffundieren schnell und können kaum durch größere Bäume im Voraus genutzt werden, wie das für Licht zutrifft (KUIJK et al., 2008; SCHWINNING und WEINER, 1998). Eine Reihe von Untersuchungen lässt vermuten, dass die Art der Konkurrenz (asymmetrisch/symmetrisch) sich entlang ökologischer Gradienten ändert (HARA, 1993), dass sie sich mit fortschreitender Bestandesentwicklung ändert (THOMAS and WEINER, 1989; WEINER and THOMAS, 1986), und dass sie auch bei wechselnden Wuchsbedingungen von Jahr zu Jahr unterschiedlich ausgeprägt sein kann. Letzteren Zusammenhang weist WICHMANN (2001) in dänischen Sitkafichten-Beständen nach. Dort ändert sich der Modus von größen-asymmetrischer Konkurrenz in niederschlagsreichen Jahren, wenn primär Licht der limitierende Faktor ist, zu größen-symmetrischer Konkurrenz in trockenen Jahren, wenn in erster Linie die bodengebundenen Ressourcen limitierend sind.

Die Art der Konkurrenz resultiert aus dem Verhältnis der Ressourcenausbeutung (Wasser, Licht, Nährstoffe) von Bestandegliedern unterschiedlicher Größe. Die Ressourcenverteilung ist direkt messtechnisch aber nur schwer zugänglich. Deshalb wird sie meistens indirekt aus der Zuwachsverteilung zwischen den Individuen

¹⁾ gewidmet Herrn Prof. Dr. rer. silv. habil. GÜNTER WENK, geboren am 9. Mai. 1931, gestorben am 18. Oktober 2008.

^{*)} HANS PRETZSCH, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany. Tel: +49-8161-714710, Fax: +49-8161-714721. E-Mail: H.Pretzsch@lrz.tum.de. Web: <http://www.wwk.forst.tu-muenchen.de>

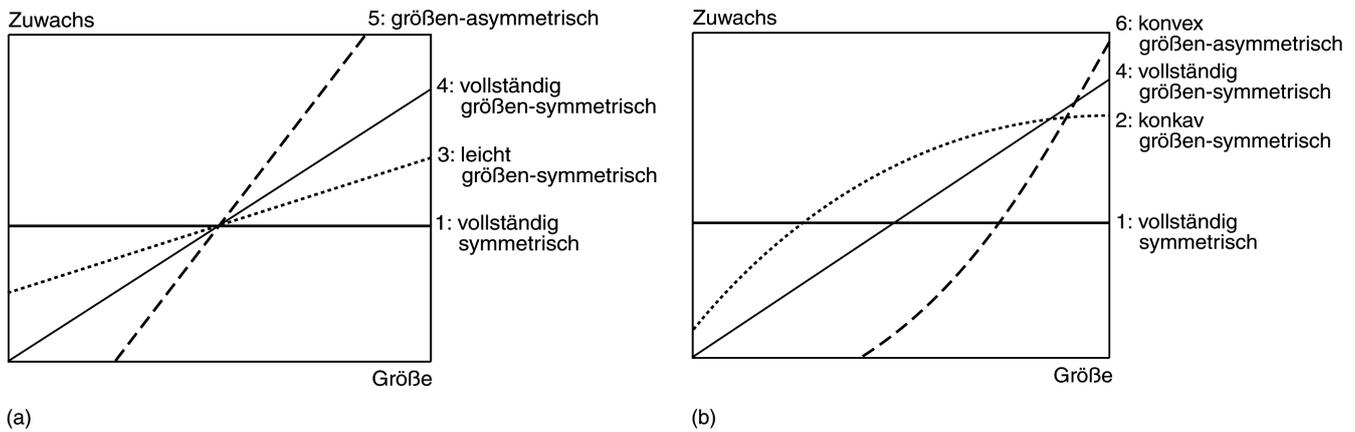


Abb. 1

Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Pflanzengröße und Zuwachs.

- (a) Unterschiedliche lineare Zusammenhänge zwischen Pflanzengröße und Zuwachs. Linie 1: Vollständig symmetrische Konkurrenz; Linie 3: leicht größen-symmetrische Konkurrenz; Linie 4: vollständig größen-symmetrische Konkurrenz; Linie 5: größen-asy-mmetrische Konkurrenz.
 (b) Nichtlineare Zusammenhänge zwischen Pflanzengröße und Zuwachs. Linie 2: nichtlineare konkave größen-symmetrische Konkurrenz; Linie 6: nichtlineare konvexe größen-asy-mmetrische Konkurrenz; Linien 1 und 4 wie in *Abb. 1a*.

Hypotheses on the relationship between plant size and growth rate.

- (a) Different linear relationships between size and growth. Line 1: perfect symmetric competition; Line 3: partial size-symmetric competition; Line 4: perfect size-symmetric competition; Line 5: size-asy-mmetric competition.
 (b) Nonlinear relationships between plant size and growth. Line 2: nonlinear concave size-symmetric competition; Line 6: nonlinear convex size-asy-mmetric competition; Lines 1 and 4 analogous to *Fig. 1a*.

abgeleitet. Es wird also der Zusammenhang zwischen Größe und Zuwachs analysiert (vgl. *Abb. 1*) und aus der Ausprägung dieses Zusammenhanges (Lage, Steilheit, Linearität oder Nichtlinearität der Größen-Zuwachs-Beziehung) auf die ansonsten schwer zugängliche Art der Ressourcenverteilung geschlossen.

Abbildung 1 zeigt einige (a) lineare und (b) nichtlineare Ausprägungen des Größen-Zuwachs-Zusammenhangs, die in dem Kontinuum zwischen vollständig symmetrischer Konkurrenz (Linie 1) und stark größen-asy-mmetrischer Konkurrenz (Linie 6) liegen. Mit zunehmender Steilheit der Kurven nimmt die Allokation von Ressourcen bzw. der Zuwachs zu Gunsten der großen Individuen im Bestand zu. Im Einzelnen sind folgende Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Pflanzengröße und Zuwachs dargestellt, die auf den Definitionen von Symmetrie und Asymmetrie der Konkurrenz von WEINER (1990) und SCHWINNING und WEINER (1998) beruhen:

Linie 1: Vollständig symmetrische Konkurrenz. Alle Pflanzen erhalten denselben Zuwachs, unabhängig von ihrer Größe. *Linie 2:* Konkav größen-symmetrische Konkurrenz. Der Zuwachs nimmt in diesem Fall degressiv mit der Pflanzengröße zu. *Linie 3:* Leicht größen-symmetrische Konkurrenz; der Zuwachs nimmt linear mit der Pflanzengröße zu. *Linie 4:* Vollständig größen-symmetrische Konkurrenz; der Zuwachs ist proportional zur Pflanzengröße. *Linie 5:* Leicht größen-asy-mmetrische Konkurrenz. Der Zuwachs nimmt linear mit der Pflanzengröße zu. *Linie 6:* Konvex größen-asy-mmetrische Konkurrenz; der Zuwachs steigt progressiv mit der Pflanzengröße an.

Die Frage, wie die Ausprägung solcher Größen-Zuwachs-Beziehung von den Standortbedingungen abhängt, wurde bisher vorwiegend an krautigen Pflanzen bzw. Beständen untersucht. Demnach steigt die Steilheit der Größen-Zuwachsbeziehung d.h. die Bevorzugung großer Pflanzen mit der Fruchtbarkeit des Standortes. Sollten diese bisher für krautige Bestände vermuteten Zusammenhänge aber auch für Waldbestände gelten, dann würde das bedeuten, dass sich die Art der Konkurrenz sowohl räumlich (in Abhängigkeit von den Standortbedingungen) als auch zeitlich von Jahr zu Jahr (in

Abhängigkeit von der Witterung als Komponente der Standortbedingungen) ändern kann. Durch Klärung dieser Zusammenhänge ließe sich die Standortabhängigkeit der Bestandesstruktur-dynamik verstehen. Beispielsweise ließe sich aufdecken, ob die vertikale Strukturierung von Beständen und der Erhalt ihrer Unterschicht durch die Standortbedingungen begünstigt oder erschwert werden. Die Modellbildung könnte durch eine standortabhängige Nachbildung der Konkurrenzprozesse zu genaueren Prognosen gelangen. Durchforstungsregeln könnten standortspezifischer ausgestaltet werden.

Wegen der großen wissenschaftlichen und praktischen Relevanz der Größen-Zuwachs-Beziehung werden auf der Grundlage von langfristigen Versuchsfeldern folgende drei Fragen bearbeitet:

Frage 1: Welcher der in *Abb. 1* dargestellten Ausprägungen folgt die Größen-Zuwachs-Beziehung in einer umfangreichen Stichprobe von Waldbeständen? Die in der Forstwissenschaft ansonsten eher für die Zuwachsschätzung eingesetzte Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung wird hier als Hilfsmittel für die Beschreibung und Quantifizierung des Konkurrenzmodus (symmetrisch/asy-mmetrisch) eingeführt (PRETZSCH, 2006).

Frage 2: Zeigt die Steigung der Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung außer der bekannten Abhängigkeit von Alter, Mitteldurchmesser und Bestandesdichte (WENK et al., 1990, S. 50 ff.) auch eine Abhängigkeit von der Standortgüte? Welcher Zusammenhang besteht zwischen den Standortbedingungen und der Ausprägung der Konkurrenz im Sinne von *Abb. 1*?

Frage 3: In welchem Ausmaß verschiebt sich die Zuwachsverteilung auf ärmeren Standorten zu Gunsten der kleineren und auf reichen Standorten zu Gunsten der größeren Nachbarn?

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Material

Der Auswertung liegen langfristige Versuchsfeldern in Reinbeständen im Flachland und Mittelgebirge von Bayern und Rheinland-Pfalz zu den Baumarten Fichte, Kiefer, Buche und Eiche

zugrunde. Im einzelnen handelt es sich um die 12 Fichtenversuchsflächen Sachsenried 3, Ottobeuren 8, Eglharting 72, 73, Denklingen 84, Mitterteich 101, Fichtelberg 227, Feuchtwangen 261, Eurach 605, Sachsenried 607, Weißenburg 613, Wackersdorf 619, die 4 Buchenversuchsflächen Mittelsinn 25, Hain 27, Starnberg 91, Mitterteich 101, die 14 Kiefernversuchsflächen Schlüsselfeld 50, Bayreuth 52, Kulmbach 53, Schnaittenbach 58, Dudenhofen 222, Heilsbronn 225, Pegnitz 226, Bodenwöhr 229, 230, Waldsassen 238, Schwabach 304, Falkenberg 305, Nürnberg 338, Weiden 614 und die 4 Eichenversuchsflächen Waldleiningen 88, Rohrbrunn 90, Elmstein 63, Rohrbrunn 620. Nähere Angaben zu Anlagezeitpunkt, Anzahl der Aufnahmen, geographische Lage usw. finden sich in *Tabelle 1*.

Um stabile Durchmesser-Zuwachsbeziehungen zu gewinnen, wurden nur Zuwachsperioden ≥ 5 Jahre einbezogen. Außerdem wurden nur solche Aufnahmen verwendet die auf mehr als 50 Bäumen beruhen, sowie frei von Mischbaumarten und Störungen waren. Übrig bleiben Aufnahmeergebnisse von Parzellen die ein relativ breites Spektrum hinsichtlich Höhenbonität, Bestandesalter, Größe des Mittelstammes und Bestandesdichte (undurchforstet bis stark hoch-/niederdurchforstet) abdecken. Die ertragskundlichen Basisdaten sind in *Tabelle 2* zusammengestellt.

2.2 Methoden

Die Untersuchung der Ausprägung der Größen-Zuwachs-Beziehung (*Frage 1*) erfolgt anhand der Beziehung zwischen

Brusthöhendurchmesser (d in mm) zu Beginn der Aufnahmeperiode und mittlerem jährlichen Durchmesserzuwachs (zd in mm) in der Periode. Die Pflanzengröße wird also über den Stammdurchmesser in der Höhe 1,30 m und der Größenzuwachs über den jährlichen Durchmesserzuwachs des Stammes in derselben Höhe beschrieben. Um die im Datensatz vorhandenen Größen-Zuwachs-Beziehungen den sechs Grundtypen in *Abbildung 1* zuzuordnen, wurden die Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Wertepaare sowohl über eine Gerade

$$zd = a_0 + a_1 \times d \quad (1)$$

als auch über ein Polynom zweiten Grades

$$zd = b_0 + b_1 \times d + b_2 \times d^2 \quad (2)$$

ausgeglichen. Weicht b_2 in Formel (2) signifikant von Null ab, so zeigt das einen nichtlinearen Verlauf an; ist b_2 positiv, so liegt ein überproportionaler Anstieg zugrunde (*Abb. 1b*, Linie 6), ist b_2 negativ, dann steckt ein degressiver Kurvenanstieg dahinter (*Abb. 1b*, Linie 2). In allen anderen Fällen wird von einem linearen Verlauf der Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung ausgegangen, wobei weiter folgende Fälle unterschieden werden: Vollständig größen-symmetrische Konkurrenz (*Abb. 1a*, Linie 4) falls a_0 nicht signifikant von 0 verschieden ist, vollständig symmetrische Konkurrenz (*Abb. 1a*, Linie 1), falls a_1 nicht signifikant von 0 verschieden ist, unterproportionale Zunahme des Zuwachse mit der Größe (*Abb. 1a*, Linie 3) falls a_1 signifikant größer als 0 ist, und

Tab. 1

Merkmale der einbezogenen Versuchsflächen gesondert nach Baumarten.
Characteristics of the long-term experimental plots included in this study separately for the four considered species.

Merkmale	Fichte	Kiefer	Buche	Eiche
Anzahl Versuchsflächen	12	14	4	4
Versuchsanlage, Jahr	1887-1988	1900-1975	1871-1966	1934-1972
Anzahl Parzellen	2-13	1-12	2-5	3-6
Anzahl Aufnahmen	3-13	4-11	5-11	3-9
Höhe ü. NN in m	380-830	315-520	400-645	350-620
Jahresmitteltemp. in °C	5.9-8.0	5.7-8.4	5.5-7.5	6.5-8.5
Jahresniederschlag in mm a ⁻¹	668-1,204	650-745	893-1,080	750-830

Tab. 2

Kennwerte der Untersuchungsbestände gesondert nach Baumarten. Angegeben sind Minimum, Maximum, Mittelwert und Standardabweichung für Bestandesalter, Höhe des Grundflächenmittelstammes der 100 stärksten Bäume im Alter 100 (h_0), Stand Density Index (SDI), Durchmesser des Grundflächenmittelstammes (d_g), und den Durchmesserzuwachs des Grundflächenmittelstammes (zd_g).

Essentials of the experimental plots: Minimum, maximum, mean and standard deviation of stand age (Alter), height of the quadratic mean diameter of the 100 thickest trees per hectare (h_0), Stand Density Index (SDI), quadratic mean diameter of the stand (d_g), and mean annual diameter increment of the quadratic mean diameter tree (zd_g).

Variablen	Statist. Kennwerte	Fichte n = 286	Kiefer n = 160	Buche n = 98	Eiche n = 27
Alter in Jahren	min - max Mittel (\pm Stdabw)	16 - 119 61.8 (\pm 25.0)	6 - 116 64.3 (\pm 16.7)	43 - 169 99.0 (\pm 36.4)	66 - 113 90.6 (\pm 15.5)
h_0 in m	min - max Mittel (\pm Stdabw)	19.5 - 48.7 35.7 (\pm 6.1)	14.9 - 35.8 24.5 (\pm 4.7)	27.5 - 38.0 33.0 (\pm 4.5)	28.0 - 30.0 29.4 (\pm 0.5)
SDI Bäume pro ha	min - max Mittel (\pm Stdabw)	283 - 1872 1.056 (\pm 286)	267 - 1261 732 (\pm 181)	434 - 950 704 (\pm 138)	460 - 900 681 (\pm 132)
d_g in mm	min - max Mittel (\pm Stdabw)	47.8 - 496.9 239.3 (\pm 95.0)	84.6 - 304.9 203.4 (\pm 52.7)	94.1 - 564.4 271.9 (\pm 112.1)	153.9 - 323.3 246.8 (\pm 49.0)
zd_g in mm a ⁻¹	min - max Mittel (\pm Stdabw)	0.30 - 11.95 2.97 (\pm 1.57)	0.93 - 4.89 2.54 (\pm 0.68)	0.62 - 5.28 2.17 (\pm 0.76)	1.21 - 2.85 2.17 (\pm 0.50)

überproportionale Zunahme (*Abb. 1a*, Linie 5) falls a_1 signifikant kleiner als 0 ist. Anhand dieser Regeln wurden auf den Regressionsparametern a_0 , a_1 und b_2 aufbauend, alle Größen-Zuwachs-Beziehungen einem der sechs in *Abb. 1* unterschiedenen Beziehungstypen zugeordnet.

Zur Prüfung, ob die Steigung der Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung auch von der Standortgüte abhängt (*Frage 2*) wird wieder die Durchmesser-Zuwachs-Gerade (*Gleichung 1*) eingesetzt (WENK et al., 1990, S. 50 ff.). Für alle n einbezogenen Versuchsflächen und alle vorhandenen Zuwachsperioden wird die Zuwachsgerade über OLS-Regression an die mittleren jährlichen Durchmesserzuwächse (mm Jahr^{-1}) und den Ausgangsdurchmesser (mm) angepasst. Es resultieren n aus a_0 und a_1 bestehende Wertepaare, die den jeweiligen y-Achsenabschnitt bzw. die Steigung der Zuwachsgeraden repräsentieren. Weiter wurde für alle einbezogenen Bestände und Aufnahmen die ertragskundlichen Kennwerte h_0 (Höhe des Grundflächenmittelstammes der 100 stärksten Bäume im Alter 100 in m), SDI (Bestandesdichte-Index nach REINEKE (1933)), Bestandesalter (in Jahren) und der d_g (Durchmesser des Grundflächenmittelstammes in cm) bestimmt.

Im Steigungsparameter a_1 kommt die Art der Größenabhängigkeit der Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen zum Ausdruck. Je steiler die Gerade (also je größer a_1), desto mehr profitieren große Bäume von ihrer Dominanz und reduzieren zugleich den Zuwachs kleinerer Nachbarn. Die Steigung verringert sich bekanntlich mit fortschreitendem Bestandesalter (PRODAN, 1965, S. 474–476). Die Durchmesser-Zuwachs-Gerade und ihre Lage- und Steigungsparameter a_0 bzw. a_1 werden dafür verwendet, die Zuwachsrelation zwischen Bäumen unterschiedlicher Größe innerhalb eines Bestandes zu beschreiben. Die Durchmesser-Zuwachs-Gerade eignet sich nicht dazu, den Zuwachs solcher Bäume zu schätzen, die im Durchmesser unter oder über dem im Bestand vertretenen Durchmesserspektrum liegen. Beispielsweise könnte eine unerlaubte Extrapolation in geringe, im Bestand nicht vorhandene Durchmesserbereiche, negative und damit unplausible Zuwachswerte erbringen.

Um den Einfluss des Standortes auf die Steigung bei gleichzeitiger Einwirkung anderer Effekte wie Alter, Bestandesdichte usw. zu prüfen, wurden die a_1 -Werte über ein lineares Modell in Beziehung zu den verfügbaren Bestandeskennwerten gesetzt. Letztlich erbrachten neben h_0 auch SDI und d_g einen signifikanten Beitrag zu Erklärung der Steigung a_1 . Die Beziehung

$$a_1 = c_0 + c_1 \times h_0 + c_2 \times \text{SDI} + c_3 \times d_g \quad (3)$$

wurde für die vier einbezogenen Baumarten an die Daten angepasst. Vorzeichen und Betrag der Parameter c_1 , c_2 und c_3 lassen erkennen, wie Standort, Bestandesdichte und Bestandesentwicklungsphase die Zuwachsverteilung zwischen den Bäumen determinieren.

Um zu verdeutlichen, in welchem Ausmaß sich die Zuwachsverteilung auf ärmeren Standorten zu Gunsten der kleineren und auf reichen Standorten zu Gunsten der größeren Nachbarn verschiebt (*Frage 3*) wird die Maßzahl E eingeführt

$$E = \frac{\ln(z_2) - \ln(z_1)}{\ln(d_2) - \ln(d_1)} = \frac{\ln(z_2/z_1)}{\ln(d_2/d_1)} \quad (4)$$

Darin bezeichnet d_1 den Durchmesser des Mittelstammes ($d_1 \equiv d_g$) und d_2 den Durchmesser eines Baumes der dem Mittelstamm um 1% im Durchmesser überlegen ist ($d_2 = d_1 \times 1.01$). Weiter stehen z_1 für den Durchmesserzuwachs des Mittelstammes und z_2 für den Durchmesserzuwachs des Baumes, der 1% dicker ist als der Mittelstamm. Der Kennwert gibt demnach an, um wie viel Prozent ein Baum im Durchmesserzuwachs überlegen ist, wenn sein Durchmesser um 1% größer ist als der Mitteldurchmesser d_g . Bei

größensymmetrischer Konkurrenz, gleichbedeutend mit proportionalem Zusammenhang zwischen Durchmesser und Durchmesserzuwachs, wäre eine Größenüberlegenheit um 1% mit einer Zuwachsüberlegenheit von 1% verbunden. E-Werte über bzw. unter 1.0 zeigen das Ausmaß über- bzw. unterproportionaler Zunahme von Ressourcenallokation und Zuwachs mit der Größe an.

Für die gesamte Analyse wurde der Baumdurchmesser als Maß für die Größe und der mittlere jährliche Durchmesserzuwachs als Maß für den Größenzuwachs verwendet. Deshalb stützt sich auch die Maßzahl E auf den Durchmesser bzw. Durchmesserzuwachs. Um gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen Standortbedingungen und Zuwachsallokation aufzudecken, sind Durchmesser bzw. Durchmesserzuwachs besonders geeignet. Denn damit werden hypothetische Annahmen über die Höhen- oder Formentwicklung der Bäume vermieden. Für praktische Zwecke und waldbauliche Entscheidungsfindung wären eine Auswertung auf Basis des Volumen- oder Biomassenzuwachses und der Bezug der Maßzahl E auf Volumen oder Biomasse sicher noch aufschlussreicher.

3. ERGEBNISSE

3.1 Welche Ausprägung hat die Größen-Zuwachs-Beziehung in den Untersuchungsbeständen?

Bei allen Baumarten verlaufen die Durchmesser-Zuwachsbeziehungen in der Mehrzahl der Fälle linear steigend (*Tabelle 3*, Linien 3, 4 und 5). Degressive Zunahme (Linie 2) bzw. progressive Zunahme (Linie 6) des Zuwachses mit der Größe kommen in 1–24% bzw. 1–6% der Fälle vor. In 1–3% der Fälle verläuft die Durchmesser-Zuwachsbeziehung parallel zur y-Achse (Linie 1).

Weil bei Fichte 82%, bei Kiefer 75%, Buche 98% und Eiche 92% der Beziehungen lineare Form besitzen (Linien 3, 4 oder 5), wird für die folgende Analyse in allen Fällen das lineare Modell (*Formel 1*) angewendet, d.h. die Analyse der Zusammenhänge basiert auf den Regressionsparametern a_0 und a_1 . Auch die eher nichtlinearen Durchmesser-Zuwachs-Punktmuster werden für die Beantwortung von *Frage 2* linear ausgeglichen. Die resultierende Steigung a_1 kann dann über Gleichung (3) nach einheitlichem Schema mit den Bestimmungsgrößen SDI, d_g und h_0 in Beziehung gesetzt werden. Die Verwendung der Zuwachsgeraden auch in solchen (eher seltener ausgeprägten) Fällen, wenn ein nichtlinearer Ausgleich den Daten besser entsprechen würde, muss bei der Ergebnisinterpretation beachtet werden: Im oberen und unteren Feld der Parameterwerte a_1 ist die Zuwachsakkumulation auf die großen Bäume in Wirklichkeit noch stärker bzw. noch schwächer als das durch das lineare Modell zum Ausdruck kommt. Die Ergebnisse des linearen Ausgleich stellen also eine eher vorsichtige Schätzung der Ressourcenallokation bzw. Zuwachsallokation in Abhängigkeit von den Größen SDI, Entwicklungsphase und Standort dar.

3.2 Ist die Steigung der Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung von der Standortgüte abhängig?

Tabelle 2 zeigt gesondert für die Baumarten die statistischen Kennwerte für das Bestandesalter (A), die Höhe des Grundflächenmittelstammes der 100 stärksten Bäume im Alter 100 (h_0), den Stand Density Index (SDI) nach REINEKE (1933), berechnet mit artspezifischen Allometrieparametern nach PRETZSCH und BIBER (2005), den Durchmesser des Grundflächenmittelstammes (d_g), und den Durchmesserzuwachs des Grundflächenmittelstammes ($z(d_g)$). Die Regressionsanalyse erbrachte einen signifikanten Einfluss der Größen h_0 , SDI und d_g auf den Steigungswerte a_1 der Zuwachsgeraden. Parameter und statistische Kennwerte der Regressionsmodelle sind in *Tabelle 4* zusammengestellt. Alle in das Modell aufgenommenen Variablen sind mindestens auf dem Niveau $p < 0,05$ signifikant. Um die Dezimalstellen der Parameterwerte c_0 bis c_3 gering zu

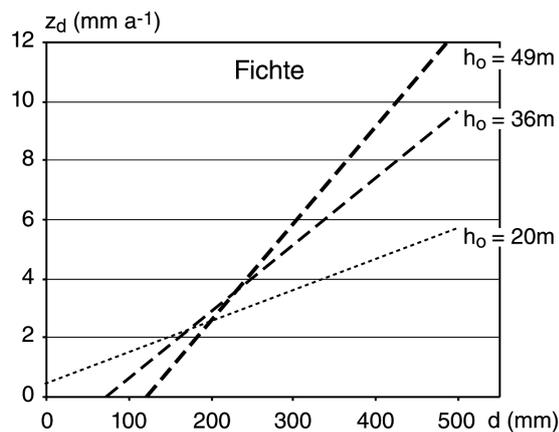
halten, wurden die unabhängigen Variablen jeweils vor Eingang in die Regressionsanalyse durch 1,000 geteilt.

Abbildung 2 enthält die wichtigste Aussage des Aufsatzes. Sie zeigt die Verteilung des Zuwachses auf Bäume unterschiedlicher Größe in Abhängigkeit von der Standortbonität (h_o) aber unter ansonsten gleichen Bedingungen. Die relative Zuwachsverteilung unter den Bäumen eines Bestandes kommt dabei in den unterschiedlichen Geradensteigungen zum Ausdruck. Die jeweils drei Geraden für die Baumarten (a) Fichte, (b) Kiefer, (c) Buche und (d) Eiche repräsentieren die Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Beziehung für die beste, mittlere und schlechteste Standortbonität im Datensatz der jeweiligen Baumart. Für die weiteren Einflussgrößen (SDI, d_g) wurden die baumartenspezifischen Mittelwerte in Gleichung (3) eingesetzt (vgl. Tabelle 2), z.B. SDI = 1,056 und $d_g = 239.3$ für die Fichte. Über Gleichung (3) kann dann die Stei-

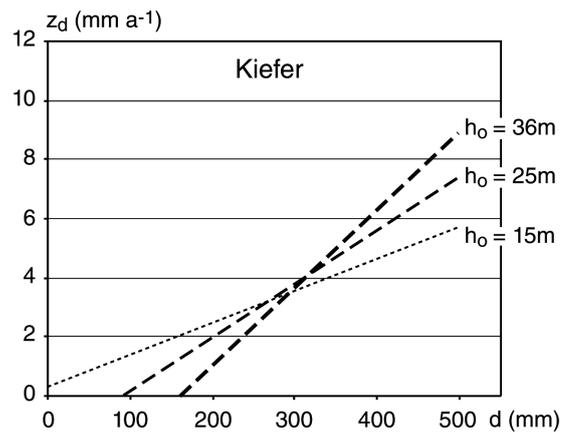
gung a_1 berechnet werden, der dazugehörige y-Achsenabschnitt der Geraden ergibt sich durch Umformung von Gleichung (1) in $a_0 = z_{d_g} - a_1 \times d_g$ und Einsetzen der z_{d_g} und d_g -Werte.

Die resultierenden Geraden zeigen, dass bei allen Baumarten die Steilheit, d.h. die Asymmetrie der Konkurrenz mit der Standortbonität zunimmt. Bei geringen Bonitäten weisen die Geraden leicht größen-symmetrische Konkurrenz auf, beim Übergang zu mittleren und besseren Bonitäten liegt vollständig größen-symmetrische Konkurrenz bzw. größen-asymmetrische Konkurrenz vor. Im Fall von Fichte und Kiefer schließt das Kurvenspektrum perfekt größen-symmetrische Konkurrenz mit ein.

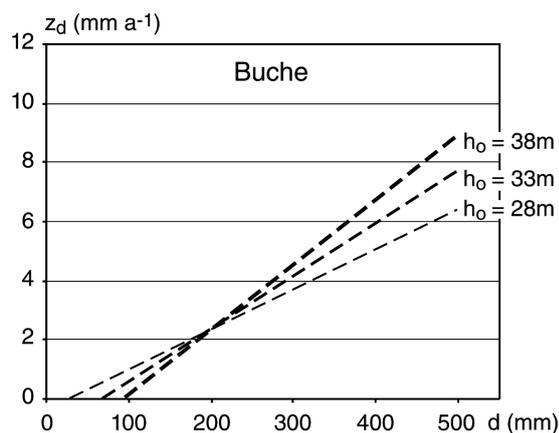
Die in Abbildung 2 dargestellten Geraden dienen zur Beschreibung der Zuwachsrelationen zwischen den kleinen und großen Bäumen innerhalb der Untersuchungsbestände und sollen verdeutlichen, wie sich diese Zuwachsrelationen zwischen kleinen und



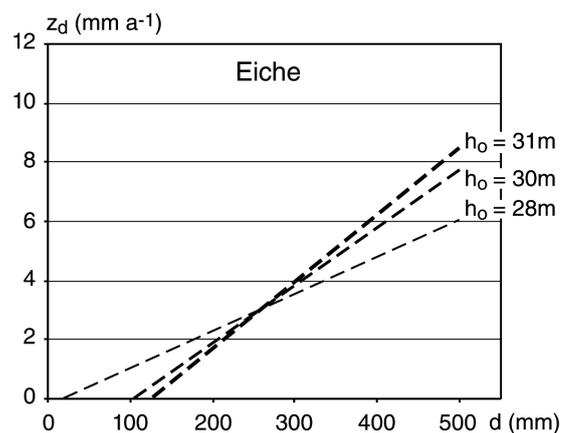
(a)



(b)



(c)



(d)

Abb. 2

Zusammenhänge zwischen Durchmesser und Durchmesserzuwachs auf mittel-, best- und schlechtwüchsigen Standorten für (a) Fichte, (b) Kiefer, (c) Buche und (d) Eiche.

Für jede Baumart ist die Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Gerade dargestellt für Standorte mit bester Oberhöhenbonität (steilste Gerade), mittlere Oberhöhenbonität (mittlere Gerade) und geringster Oberhöhenbonität (flachste Gerade).

Bei allen Baumarten nimmt die Steilheit der Geraden, d. h. die Asymmetrie der Konkurrenz mit der Standortbonität zu.

Im Fall von Fichte und Kiefer schließt das Kurvenspektrum perfekt größen-symmetrische Konkurrenz mit ein.

Relationship between stem diameter d and diameter growth z_d for medium, best and poorest site conditions for the species (a) Norway spruce, (b) Scots pine, (c) European beech, and (d) Sessile oak.

For each species is shown the diameter-diameter growth-relationship for sites with highest fertility (steepest line), medium fertility (medium line), and lowest site fertility (shallow line). For all species applies, that the steepness of the slope,

i. e. the asymmetry of the competition increases from poor to fertile sites. In the case of Norway spruce and Scots pine the range of straight lines includes perfect size-symmetric competition.

großen Bäumen in Abhängigkeit von den Standortbedingungen verändern. Die Geraden wurden nicht für die Schätzung von Durchmesserzuwachsen in Abhängigkeit vom Durchmesser entwickelt, und sie erbrächten bei unerlaubter Extrapolation in geringe oder hohe Durchmesserbereiche unplausibel negative bzw. unrealistisch hohe Zuwachswerte.

3.3 In welchem Ausmaß verschiebt sich die Zuwachsvverteilung auf ärmeren Standorten zu Gunsten der kleineren und auf reichen Standorten zu Gunsten der größeren Nachbarn?

Kennwert E gibt an, um wieviel Prozent ein Baum im Durchmesserzuwachs überlegen ist, wenn sein Durchmesser um 1% größer ist als der Mitteldurchmesser d_g . Bei proportionalem Zusammenhang zwischen Durchmesser und Durchmesserzuwachs, also bei vollständig größen-symmetrischer Konkurrenz wäre eine Größenüberlegenheit um 1% mit einer Zuwachsüberlegenheit von 1% verbunden. E-Werte über 1.0 zeigen überproportionalen Anstieg von Zuwachs und Ressourcenallokation größerer Bäume an, E-Werte < 1.0 zeigen unterproportionale Versorgung größerer und überproportionale Versorgung kleinerer Bäume an.

Nach *Tabelle 5* herrscht in den untersuchten Eichen- und Buchenbeständen im Mittel ($E = 2.23$ bzw. 2.24) stärkere größen-asymmetrische Konkurrenz zugunsten der dominanten Bäume, während Fichte geringere ($E = 1.83$) und Kiefer ($E = 1.47$) geringere Zuwachsallokation zugunsten der herrschenden Bäume erkennen lassen. Im Vergleich zu Buche und Eiche spannen die Minimal- und Maximalwerte bei Fichte und Kiefer einen größeren Wertebereich auf. Dieser reicht von E-Werten unter 1.0 bis über 1.0 und schließt auch vollständig größen-symmetrische Konkurrenz ($E = 1.0$) ein. Bei Buche und Eiche ist das nicht der Fall. Hier indizieren selbst die Minimalwerte von E deutlich größen-asymmetrische Konkurrenz zugunsten größen-überlegener Nachbarn.

4. DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNG

Die Vielgestaltigkeit der gefundenen Durchmesser-Zuwachs-Beziehungen (*Tab. 3*) wird verständlich, wenn man vom Verlauf der potentiellen Durchmesser-Zuwachs-Entwicklung ausgeht, der in *Abbildung 3* schematisch dargestellt ist. Diese Zuwachskurve repräsentiert den Altersverlauf eines konkurrenzfrei erwachsenen Einzelbaumes (echte Zeitreihe) oder eine Chronosequenz konkur-

Tab. 3

Häufigkeit (%) mit der die Linientypen 1 bis 6 (vgl. *Abb. 1*) im analysierten Datensatz vertreten sind.
Frequency (%) of the shapes 1–6 (cf. *Fig. 1*) in the size-growth-relationships covered by the dataset.

Linie	Fichte n = 286 (%)	Kiefer n = 160 (%)	Buche n = 98 (%)	Eiche n = 27 (%)
1: vollständig symmetrisch	2	3	1	0
2: konkav größen-symmetrisch	12	24	1	8
3: leicht größen-symmetrisch	1	5	3	10
4: vollständig größen-symmetrisch	3	29	10	4
5: größen-asymmetrisch	76	38	84	78
6: konvex größen-asymmetrisch	6	1	1	0

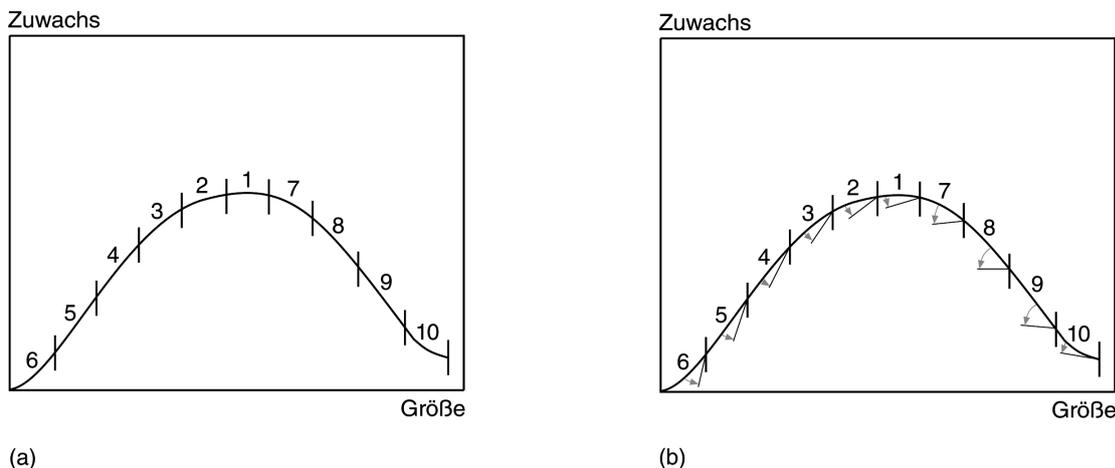


Abb. 3

Zusammenhang zwischen Größe und Zuwachs (a) ohne Einfluss von Konkurrenz und (b) mit Konkurrenzwirkung in schematischer Darstellung.

- (a) Der Größen-Zuwachs-Gang von konkurrenzfrei wachsenden Bäumen baut sich aus einer Vielzahl von Kurvenabschnitten auf, die in der Formenvielfalt über die in *Abbildung 1* isolierten Formen 1–6 hinausgehen.
- (b) Veränderung des Zusammenhangs zwischen Größe und Zuwachs durch Konkurrenzausübung von großen auf kleine Bäume. Zuwachsreduktion kleiner in Relation zu großen Bäumen ist durch Pfeile dargestellt.

Relationship between size and growth (a) without competition effect and (b) modification of this relationship by competition which large trees exert on small members of the same stand in schematic representation.

- (a) Without competition effect the course of growth in dependence on size consists of curve segments with a broad variety of curve shapes including those emphasized in *Fig. 1*.
- (b) Relationship between size and growth without competition effect (thin line) and growth reduction due to competition represented by arrows.

renzfrei erwachsener Bäume (unechte Zeitreihe). Ohne Konkurrenz-einfluss folgt die Größen-Zuwachs-Entwicklung in gleichaltrigen Reinbeständen einer uni-modalen Optimumkurve (u. a. AVERY und BURKHART, 1983, S. 266; SCHÜTZ, 1989, S. 4–5).

Abbildung 3b stellt schematisch dar, wie aus dem Verlauf der theoretischen, potentiellen Größen-Zuwachs-Entwicklung konkurrenzfrei erwachsener Bäume (glatte uni-modale Kurve) die vielgestaltigen Zuwachsgeraden entstehen (dünn ausgezogene Geradenabschnitte), wie sie für die Untersuchungsbestände beschrieben wurden (Abb. 1a und b). Die Ursache für diese Umbildung besteht darin, dass in gleichaltrigen Reinbeständen insbesondere der Zuwachs kleinerer Bäume durch die von größeren Nachbarn ausgehende Konkurrenz stark reduziert wird (grau eingetragene Pfeile) (SCHWINNING und WEINER, 1998). Er folgt dann nicht mehr der potentiellen Größen-Zuwachs-Entwicklung, sondern wird insbesondere jeweils im linken Bereich der eingetragenen Abschnitte 1 bis 10 stark reduziert. Denn die Bäume in diesem Dimensionsspektrum sind besonders klein und deshalb unterlegen. Durch diese konkurrenzbedingte Reduktion des Zuwachses vom potentiellen (glatte uni-modale Kurve) zum wirklichen Zuwachs (dünn ausgezogene Geradenabschnitte) entstehen in allen Stadien der Bestandesentwicklung überwiegend lineare, steigende Größen-Zuwachs-Beziehungen. Je nach Konkurrenzeinwirkung und Entwicklungsstadium ist dabei die Steigung der Größen-Zuwachs-Beziehung flacher oder steiler.

Die Reduktion des Zuwachses großen-unterlegener Bestandesglieder (Länge der Reduktionspfeile) hängt von der Bestandesdich-

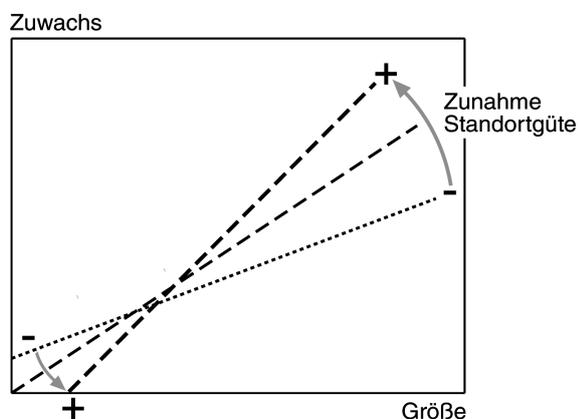


Abb. 4

Effekt der Standortgüte auf die Größen-Zuwachs-Beziehung in schematischer Darstellung.

Effect of site fertility on the relationship between size and growth in schematic representation.

te (SDI), dem Entwicklungsstadium des Bestandes (d_g) und den Standortbedingungen (h_0) ab. Hinter der Vielgestaltigkeit der Größen-Zuwachs-Beziehungen (vgl. Häufigkeiten der verschiedenen Typen in Tabelle 3) steckt demnach der typische Verlauf einer Zuwachskurve mit konvexer Aufschwungphase, Plateau, und konkaver Abschwungphase. Und dieses uni-modale Grundmuster wird überprägt durch die Konkurrenzeinwirkung, die kleine im Vergleich zu großen Bäumen je nach Standortbedingungen in unterschiedlichem Maße im Zuwachs reduziert.

Ein wichtiger Befund besteht darin, dass die Steigung der Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Geraden einen klaren Zusammenhang mit der Standortbonität aufweist (Abb. 4) nachdem die Effekte des Entwicklungsstadiums (d_g) und der Bestandesdichte (SDI) eliminiert sind. Auf ärmeren Standorten verläuft die Beziehung eher flacher, d.h. der Unterschied im Zuwachs zwischen großen und kleinen Bäumen ist weniger stark ausgeprägt als auf besseren Standorten (Abb. 4, flachste Gerade). Der Zuwachs nimmt also auf ärmeren Standorten unterproportional zur Größe zu. Da sich der Zuwachs dort weniger stark auf die großen Bäume konzentriert, können auch kleine Bäume überleben und weisen relativ hohe Zuwächse auf. Bei mittlerer Standortgüte nimmt der Zuwachs proportional zur Größe zu und es besteht eher großen-symmetrische Konkurrenz (Abb. 4, Gerade mit mittlerer Steigung). Je besser der Standort, desto stärker profitieren große Bäume in Relation zu ihren kleineren Nachbarn. Auf Standorten mit bester Bonität nimmt der Zuwachs mit zunehmender Größe überproportional zu und zeigt stark großen-asymmetrische Konkurrenz an (Abb. 4, steilste Gerade).

Die Befunde werden vor dem Hintergrund der standortspezifischen Ressourcenlimitierung verständlich. Offenbar profitieren herrschende Bäume auf günstigen Standorten im Zuwachs überproportional, weil sie dort ihren überlegenen Zugang zum Licht ausschöpfen können. Indem sie den unterständigen Bäumen Licht vorenthalten, steigern sie ihren eigenen Zuwachs und bremsen zugleich den Zuwachs kleinerer Nachbarn. Dagegen können herrschende Bäume auf armen Standorten, wo der Zuwachs durch Wasser oder Nährstoffe limitiert ist, ihre Größenüberlegenheit weniger nutzbar machen. Im Darwin'schen Sinne ist nicht die absolute Höhe der Ressourcenversorgung oder des Zuwachses, sondern vielmehr der relative Vorteil eines Individuum gegenüber dem anderen maßgeblich für die erfolgreiche Entwicklung im Bestand und überlegene Fitness. Und die Zuwachsgerade ist eben deshalb so aufschlussreich, weil in ihrer Steigung die relativen Unterschiede in der Zuwachsallokation zwischen großen und kleinen Bäume zum Ausdruck kommen.

Die aufgedeckte Gesetzmäßigkeit trägt zur Theorie der Ressourcenallokation und Zuwachsverteilung und damit zum besseren Verständnis der Strukturndynamik von Waldbeständen bei (PRETZSCH,

Tab. 4

Parameter, einfacher Standardfehler und Bestimmtheitsmaß für das lineare Modell (Gleichung 3) zur Beschreibung der Steigung a_1 in Abhängigkeit von der Höhenbonität im Alter 100 (h_0), Bestandesdichteindex nach Reineke (SDI) und Durchmesser des Grundflächenmittelstammes (d_g).

Parameters (standard error) and coefficient of determination for the linear model (Equation 3) of slope a_1 in dependency on top height at age 100 (h_0), Stand Density Index according to Reineke (SDI), and quadratic mean diameter (d_g).

Parameter	Variable	Fichte n = 286	Kiefer n = 160	Buche n = 98	Eiche n = 27
c_0		0.012 (± 0.004)	0.032 (± 0.004)	0.003 (± 0.006)	-0.087 (± 0.044)
c_1	$h_0(\text{m})/1,000$	0.771 (± 0.120)	0.742 (± 0.114)	0.840 (± 0.129)	3.435 (± 1.614)
c_2	SDI (Bäume ha^{-1})/1,000	0.005 (± 0.003)	-0.008 (± 0.004)	0.009 (± 0.004)	0.017 (± 0.006)
c_3	$d_g(\text{mm})/1,000$	-0.093 (± 0.008)	-0.130 (± 0.011)	-0.072 (± 0.005)	-0.033 (± 0.012)
R^2		0.37	0.54	0.72	0.67
p-Wert		$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Tab. 5

Index E für mittlere, maximale und minimale Steigung der Zuwachsgeraden.
Der Kennwert gibt an, um wieviel Prozent ein Baum im Durchmesserzuwachs
überlegen ist, wenn sein Durchmesser um 1% größer ist als der Mitteldurchmesser d_g .
E = 1% entspricht größen-proportionaler Zunahme, E > 1% über- und E < 1%
unterproportionaler Zunahme des Zuwachses mit steigendem Durchmesser.

Index E for medium, maximal, and minimal steepness of the slope of the
diameter-diameter growth-relationship. E indicates by what percentage the diameter growth
of a tree increases when its diameter is by 1% larger than the quadratic mean diameter.
E = 1% represents size-proportional increase of growth with increasing diameter, E > 1%
indicates overproportional, E < 1% subproportional increase of growth in relation to size.

Steigung Zuwachsgerade	Fichte E bei 1%	Kiefer E bei 1%	Buche E bei 1%	Eiche E bei 1%
Mittel (%)	1.83	1.47	2.24	2.23
Min (%)	0.84	0.39	1.71	1.44
Max (%)	2.62	2.13	2.78	2.63

1997). Ähnliche Untersuchungen liegen bisher für krautige Bestände (CANNELL and GRACE, 1993; MÜLLER et al., 2000; WEINER and THOMAS, 1986) und nur vereinzelt für holzige Pflanzen (AMMER, 1996; HARA, 1993; KUIJK et al., 2008; THOMAS and WEINER, 1989; WEINER and THOMAS, 1986; WICHMANN, 2001) vor. Da die zugrundeliegenden Versuchsflächen über Jahrzehnte bis Jahrhunderte unter Beobachtung stehen, die Individuen darin dauerhaft und zerstörungsfrei zugänglich und in ihrer Entwicklung bekannt sind, und die Untersuchungsbestände außerdem über ein denkbar breites Spektrum von Standorten reichen (z. B. bei der Fichte von Oberhöhenbonität 20 m bis 49 m im Alter 100), kann mit ihnen erstmals eine klare Abhängigkeit der Größen-Zuwachs-Beziehung vom Standort nachgewiesen werden. Im Rahmen von Folgeauswertungen soll die bisher als Surrogatvariable für die Standortgüte verwendete Oberhöhenbonität durch eine differenzierte Beschreibung der Standorteigenschaften ersetzt werde. Auf diese Weise könnte die limitierende Wirkung von Licht, Wasser und mineralischen Nährstoffen auf die Größen-Zuwachs-Beziehung noch expliziter analysiert werden.

Je besser die Standortgüte, desto steiler ist die Zuwachsgerade. Und je steiler die Zuwachsgerade, desto weniger Ressourcen und Zuwachs entfallen auf die dünneren unterständigen Bäume, d.h. desto weniger wird solchen Unterständern das Überleben gelingen. Mit anderen Worten spiegelt die Steigung der Zuwachsgerade auch die strukturelle Differenzierung wider: Flach ausgeprägte Zuwachsgeraden stehen für hinreichende Existenzbedingungen für Unterständler, steile Geraden stehen für Ausdünnung des Unterstandes durch überproportionale Zuwachsallokation an dominanten Bäumen. Unter sonst gleichen Bedingungen nimmt demnach die Strukturdiversität mit abnehmender Standortbonität zu.

Der Zuwachsvorteil der mit einer Größenüberlegenheit von 1% einhergeht beträgt auf den fruchtbarsten Standorten das 1.63-fache (Buche) bis 5.46-fache (Kiefer) im Vergleich zu den ärmsten Standorten (Tabelle 5). Das bedeutet, dass reiche Standorte eher zu einer Hallenstruktur neigen, dass dort kleine im Vergleich zu großen Bäumen schlechter abschneiden und Größenförderung durch Freistellung einen stärkeren Zinseszinsseffekt im Sinne einer Zuwachskonzentration auf dominante freigestellte Bäume auslöst. Andersherum wird auf ärmeren Standorten eher strukturelle Diversität und Vielschichtigkeit ausgeprägt sein. Kleine Bäume werden weniger stark durch große Nachbarn konkurrenziert und auch eine Förderung ausgewählter dominanter Einzelbäume ist dort weniger wirksam, weil durch eine solche Förderung zugleich auch kleine unterständige Bäume überproportional begünstigt werden. Während große Bäume auf reichen Standorten oder in niederschlagsreichen Jahren ihre bevorzugte Lichtversorgung in Zuwachs umsetzen können, trägt auf Standorten mit Wasser- und Nähr-

stofflimitierung oder in Jahren der Trockenheit Licht weniger zur Zuwachsüberlegenheit bei; vielmehr kann dann die stärkere Besonnung herrschender Bäume sogar mit Respirationsverlusten zur Kühlung usw. verbunden sein.

Da die Untersuchung auf einem relativ breiten Spektrum von Standortbedingungen und Bestandesdichten gründet, erbringt sie klare Effekte dieser Faktoren auf das Muster der Zuwachsallokation zwischen den Bestandegliedern. Durch künftige Einbeziehung von Inventurdaten, die nahezu das gesamte vorkommende Spektrum an Standorten abdecken und durch Einbindung von Versuchsflächen mit extremen Behandlungsvarianten (0-Flächen, A-Grade, Solitärversuche, Nelder-Versuche) können die gefundenen Beziehungen zwischen Standortgüte und Modus der Konkurrenz noch weiter abgesichert und damit reif für die Verwendung in gängigen Waldwachstumssimulatoren wie MOSES, SILVA, BWINPRO oder Prognaus werden (cf. PRETZSCH, 2009, S. 423 ff.).

Bisher verwendete Einzelbaummodelle differenzieren bei der Konkurrenzschätzung nicht explizit nach der Standortgüte und dem resultierenden Modus der Konkurrenz (BIGING and DOBBERTIN, 1995). Vielmehr finden Konkurrenzindizes Verwendung, die vor allem die im Vergleich zum betrachteten Baum höheren Nachbarn in die Konkurrenzschätzung einbeziehen und den Zusammenhang zwischen Konkurrenzindex und Zuwachsreduktionsfaktor (Durchmesser- oder Höhe) für alle Standortbedingungen gleich beschreiben. Für primär lichtlimitierte Bäume auf gut mit Wasser und mineralischen Nährstoffen ausgestatteten Standorten ist dieser Ansatz der Konkurrenzschätzung sicher adäquat für die Vorhersage der Zuwachsleistung. Auf armen, wasser- oder nährstofflimitierten Standorten oder in Trockenjahren geht die Konkurrenz allerdings gleichermaßen von größeren und kleineren Nachbarn aus und wird symmetrischer. Die aufgedeckte Standortabhängigkeit der Größen-Zuwachs-Beziehung ebnet den Weg für eine explizit standortabhängige Konkurrenzschätzung in Wuchsmodellen. Für Szenarioanalysen zur standortgerechten Durchforstung von Beständen, zur Nachbildung der Bestandesdynamik bei der Wiederkehr von Trockenjahren oder für die Entwicklung adaptiver waldbaulicher Behandlungsmaßnahmen angesichts der Klimaänderungen ist ein verbessertes Verstehen und Vorhersagen der Zuwachsallokation auf die Bestandeglieder essentiell.

5. DANKSAGUNG

Die Auswertung ist im Rahmen des Sonderforschungsbereiches SFB 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert worden. Sie gründet auf den langfristigen Versuchsflächen des Ertragskundlichen Versuchswesens in Bayern, das dankenswerterweise über das Projekt W07 vom Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und

Forsten gefördert wird. Mein Dank richtet sich weiter an Dr. MARKUS WEIß für die Aufbereitung der Versuchsflächendaten, ULRICH KERN für die Anfertigung der Grafiken, JOCHEN DIELER für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes sowie an Herrn Prof. Dr. JÜRGEN NAGEL und einen anonymen Gutachter für deren konstruktive Kritik.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Mittelpunkt steht die Frage, nach welchem Schlüssel sich der Zuwachs auf die Bäume eines Bestandes verteilt. Insbesondere wird geprüft, ob der Verteilungsschlüssel von den Standortbedingungen abhängt. Damit soll zum einen die Theorie der Stoffallokation vorangebracht werden, die bisher anhand krautiger Pflanzen entwickelt, für Wäldbestände aber kaum geprüft wurde. Neben dem Verständnissgewinn hat Wissen über die Standortabhängigkeit der Zuwachsallokation auch praktische Relevanz, indem es erlaubt, Pflanzverband, Durchforstung oder Strukturierungsmaßnahmen standortspezifisch zu steuern.

Aufgebaut wird auf Daten von insgesamt 34 Versuchsflächen mit 571 Aufnahmen, die bis 1871 zurückgehen und die Baumarten Fichte, Kiefer, Buche und Eiche abdecken (Tabellen 1 und 2). Die Versuchsbestände decken ein breites Spektrum von Bonitäten, Bestandesdichten und Altersphasen ab (Tabelle 2). Für alle 571 Aufnahmezeitpunkte werden über OLS-Regression die Durchmesser-Durchmesserzuwachs-Geraden berechnet und deren Steigung als Indikator für die Art der Konkurrenz verwendet. Die Steigung wird in ihrer Abhängigkeit von Bestandesparametern analysiert (Tabelle 4) und enthüllt folgende Gesetzmäßigkeiten: Erwartungsgemäß nimmt die Steigung der Zuwachsgeraden im Zuge der Bestandesentwicklung ab (Tabelle 4). Bei Fichte, Buche und Eiche nimmt die Steigung der Zuwachsgeraden mit zunehmender Bestandesdichte zu (Tabelle 4). Das wichtigste Ergebnis aber ist, dass die Steigung der Zuwachsgeraden, unter sonst gleichen Bedingungen, mit zunehmender Oberhöhenbonität signifikant ansteigt (Tabelle 4 und Abbildung 2). Je fruchtbarer der Standort, desto größer ist der Zuwachs herrschender Bäume in Relation zu kleineren Nachbarn. Auf ärmeren Standorten dagegen sind unterständige im Vergleich zu größeren Nachbarn weniger benachteiligt (Abbildung 4).

Die Befunde werden vor dem Hintergrund der standorteigenen Ressourcenlimitierung diskutiert: Demnach kommen herrschende Bäume auf günstigen Standorten überproportional gut weg, weil sie dort ihren überlegenen Zugang zum Licht ausschöpfen können. Indem sie den unterständigen Bäumen diese Ressource vorenthalten, steigern sie ihren eigenen Zuwachs und bremsen zugleich den Zuwachs kleinerer Nachbarn. Dagegen können herrschende Bäume auf armen Standorten, auf denen Zuwachs durch Wasser oder Nährstoffe limitiert ist, ihre Größenüberlegenheit weniger nutzbar machen (Abbildung 4).

Diese Zusammenhänge haben Konsequenzen für die waldbauliche Steuerung und Modellierung von Konkurrenzreaktionen und sie tragen zur Theoriebildung bei. Beispielsweise sind auf guten Standorten – wegen der dort vorherrschenden Lichtlimitierung – Zuwächse leichter auf ein bemessenes Teilkollektiv zu lenken. Unterständige Bäume und Strukturierung lassen sich dagegen einfacher auf ärmeren durch Wasser oder mineralische Nährstoffe limitierten Standorten halten, weil dort auch kleine Bäume noch proportional zu ihrer Größe zuwachsen.

Die Verallgemeinerbarkeit einer Reduktionsfunktion für die Zuwachsmodellierung in Einzelbaummodellen wird in Frage gestellt. Den Ergebnissen nach dürfte auf schwachen Standorten bei gleichem Konkurrenzindex und gleicher Pflanzengröße mehr Zuwachs geleistet werden als auf wüchsigen Standorten. Bisherige theoretische Überlegungen zur Symmetrie und Asymmetrie von Konkurrenz in Waldbeständen werden durch das einzigartige Infor-

mationspotential langfristiger Versuchsflächen quantitativ weiterentwickelt.

7. Summary

Title of the paper: *On the distribution of growth among the trees in a stand and the dependency of the ratio of distribution on the respective site conditions.*

It is analysed how trees of different size share in stand growth and whether the mode of resource distribution depends on the stand's site conditions. The analysis aims at a further development of the theory of matter allocation on stand level, which is so far based on herbaceous rather than on woody plants. The knowledge about the site dependency of matter allocation should be considered by silvicultural prescriptions for spacing, thinning, and forming stand heterogeneity and thus has also a far-reaching practical relevance.

The analysis deals with Norway spruce, Scots pine, European beech, and Sessile oak and is based on data from 34 long-term experimental plots in stands of 571 surveys, the oldest dating back to 1871 (Table 1). The plots cover a considerable range of site conditions, stand densities, and age phases (Tables 1 and 2). For all survey periods we applied OLS-regression in order to fit the relationship between mean diameter growth of the trees in the period and diameter at the beginning of the period by a straight line. The slope of this straight lines is applied as indicator for the mode (symmetry/asymmetry) of competition and is analysed concerning its dependency on stand and site variables (Table 4).

As expected the slope becomes shallower during stand development (Table 4). In the case of Norway spruce, European beech and Sessile oak an increase of stand density raises the slope of the growth-size-relationship. However, the most remarkable result is that the slope increases with increasing site index (Table 4 and Fig. 2). The more fertile the site the higher the growth of the dominant trees in relation to smaller neighbours. By contrast, on poor sites small trees are less inferior in growth in relation to their taller neighbours (Fig. 4).

The results are discussed with respect to the site specific resource limitation: On rich sites dominant trees come off disproportionately well compared with subdominant neighbours as they profit from pre-empting the light resource. By such a pre-emption they benefit twice, by increasing their own growth and restricting their smaller neighbours. In comparison, on poor sites where growth is restricted by water and mineral nutrient limitation, tall trees can make less use of their superiority in size and thus are less superior in growth (Fig. 4).

The consequences of these findings concern silvicultural treatment, modelling of competition, and extension of allocation theory. On rich sites e. g., with dominating light limitation, growth can be easier concentrated on a limited number of selected trees. However, on poor sites understory trees still grow proportional to their size and vertical structure is easier to maintain, as on such sites water and nutrients are the limiting factors and restrict the competition and superiority of dominant trees which is overwhelming on rich sites.

In view of the results generalisation of a function for the growth reduction in individual-tree models is hardly appropriate. On poor sites under same competition index and sizes trees grow still relatively more than on rich sites. The so far site independent reduction function in individual-tree models requires site-dependency. Theory concerning the symmetry and asymmetry of competition is substantiated by the unique data base of the long-term experimental plots in forests.

8. Résumé

Titre de l'article: *A propos de la répartition de l'accroissement entre les arbres d'un peuplement, et dépendance entre la clef de cette répartition et les conditions stationnelles.*

La question centrale est de déterminer selon quelle clef l'accroissement se répartit dans les arbres d'un peuplement. En particulier on cherche à savoir si la clef de répartition dépend des conditions stationnelles. A cet effet pour une fois on doit élargir la théorie de l'allocation de matière, qui jusqu'à maintenant développée dans le cas des plantes herbacées, n'avait été qu'à peine essayée dans le cas des peuplements forestiers.

En plus des progrès dans la compréhension des phénomènes, le savoir à propos de la dépendance stationnelle de l'allocation de croissance a un caractère pratique essentiel, dans la mesure où il permet de décider, spécifiquement à la station, de la distance entre les arbres, de l'éclaircie ou des mesures de structuration de peuplements.

L'étude a été construite à partir des données de 34 places d'expérience permanentes au total qui ont fourni 571 points de mesure, le plus ancien suivi depuis 1871, et portant sur quatre essences: épicéa, pin sylvestre, hêtre et chêne (*Tableaux 1 et 2*). Les peuplements de l'étude couvrent un large spectre de fertilités, de densités de peuplement et d'âges (*Tableau 2*). Pour l'ensemble des 571 points d'observation on a calculé par la méthode de régression OLS les caractéristiques des droites de régression diamètre – accroissement en diamètre et utilisé leur pente comme indicateur du type de concurrence. La pente a été analysée quant à sa dépendance avec les paramètres de peuplement (*Tableau 4*) et a révélé la validité de ces règles: conformément à notre attente la pente des droites d'accroissement décroît au cours du développement du peuplement (*Tableau 4*). Dans le cas de l'épicéa, du hêtre et du chêne la pente des droites d'accroissement croît avec une augmentation de la densité du peuplement (*Tableau 4*). Mais le résultat le plus important est que, toutes choses égales par ailleurs, la pente des droites d'accroissement augmente significativement avec la fertilité mesurée à partir de l'étage dominant (*Tableau 4 et Figure 2*). Plus la station est fertile, plus grand est l'accroissement des arbres dominants en comparaison avec celui de leurs voisins plus petits. Dans les stations plus pauvres ou contrairement les arbres dominés, en comparaison avec leurs plus grands voisins, sont moins défavorisés (*Figure 4*).

Les résultats sont discutés sur fond de limitation des ressources propre aux stations: selon ce point de vue les arbres dominants se développent plus que proportionnellement bien dans les stations favorables car ils peuvent y trouver leur accès privilégiée à la lumière; alors qu'ils privent de cette ressource les arbres dominés, ils accélèrent leur propre accroissement et freinent en même temps l'accroissement de leurs voisins plus petits. A l'inverse, dans les stations pauvres, où l'accroissement est limité par manque d'eau ou de substances nutritives, les arbres dominants voient leur dominance en hauteur moins productive (*Figure 4*).

Ces relations ont des conséquences pour la conduite de la sylviculture et la modélisation des réactions de concurrence et elles concourent à la formation de la théorie. Par exemple dans les bonnes stations, du fait de la prépondérance de la limitation de lumière qui y règne, les accroissements doivent être concentrés plus facilement sur un nombre limité d'arbres sélectionnés. Les arbres dominés se laissent plus facilement cultiver, et la structura-

tion du peuplement plus facilement organiser, dans les stations plus pauvres limitées par le manque d'eau et de substances nutritives, parce que même les petits arbres s'y accroissent encore proportionnellement à leur hauteur.

Il se pose ici la question de la généralisation d'une fonction de réduction pour la modélisation de l'accroissement dans des modèles d'arbre isolé. Selon les résultats, dans les stations pauvres, dans l'hypothèse d'un même index de concurrence et d'une même hauteur des arbres, il devrait se produire plus d'accroissement que sur les stations riches. Les réflexions théoriques menées jusqu'à maintenant sur la symétrie et l'asymétrie de la concurrence dans les peuplements forestiers sont en cours de développement marqué grâce au potentiel unique des places de recherche permanentes.

R. K.

9. Literatur

- AMMER, CH. (1996): Konkurrenz um Licht – Zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. Forst. Forschungsber. München, Forstwiss. Fak. der Univ. München, Nr. 158, 211 S.
- AVERY, T. E. und H. E. BURKHART (1983): Forest Measurements, 3rd edn. McGraw-Hill Inc, New York, 331 S.
- BIGING, G. S. und M. DOBBERTIN (1995): Evaluation of competition indices in individual tree growth models. For Sci **41**: 360–377.
- CANNELL, M. G. R. und J. GRACE (1993): Competition for light: detection, measurement, and quantification. Can. J. For. Res. **23**: 1969–1979.
- HARA, T. (1993): Mode of Competition and Size-structure Dynamics in Plant Communities. Plant Species Biol. **8**: 75–84.
- MÜLLER, I., B. SCHMID und J. WEINER (2000): The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **3/2**: 115–127.
- PRETZSCH, H. (1997): Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony. Forest Ecology and Management **97**: 237–253.
- PRETZSCH, H. (2006): Von der Standflächeneffizienz der Bäume zur Dichte-Zuwachs-Beziehung des Bestandes. Beitrag zur Integration von Baum- und Bestandesebene. Allg. Forst- u. J.-Ztg. **177(10/11)**: 188–199.
- PRETZSCH, H., P. BIBER und J. DURSKY (2002): The single tree based stand simulator SILVA. Construction, application and evaluation. Forest Ecology and Management **162**: 3–21.
- PRETZSCH, H. und P. BIBER (2005): A re-evaluation of Reineke's rule and Stand Density Index. For Sci **51**: 304–320.
- PRETZSCH, H., R. GROTE, B. REINEKE, TH. RÖTZER und ST. SEIFERT (2008): Models for Forest Ecosystem Management. A European Perspective. Annals of Botany **101**: 1065–1087.
- PRETZSCH, H. (2009): Forest dynamics, growth and yield. Springer, Berlin, Heidelberg, 664 S.
- PRODAN, M. (1951): Messung der Waldbestände. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 260 S.
- REINEKE, L. H. (1933): Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J Agr Res **46**: 627–638.
- SCHÜTZ, J.-PH. (1989) Der Plenterbetrieb, Fachbereich Waldbau, ETH, 1989, 54 S.
- SCHWINNING, S. und J. WEINER (1998): Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. Oecologia **113**: 447–455.
- THOMAS, S. C. und J. WEINER (1989): Growth, Death and Size Distribution Change in an *Impatiens Pallida* Population. Journal of Ecology **77**: 524–536.
- WEINER, J. und S. C. THOMAS (1986): Size variability and competition in plant monocultures. Oikos **47**: 211–222.
- WEINER, J. (1990): Asymmetric competition in plant populations. Tree **5 (11)**: 360–364.
- WEINER, J., P. STOLL, H. MÜLLER-LANDAU und A. JASENTULIYANA (2001): The Effects of Density, Spatial Pattern, and Competitive Symmetry on Size Variation in Simulated Plant Populations. The American Naturalist **158(4)**: 438–450.
- WENK, G., V. ANTANAITIS und Š. ŠMELKO (1990): Waldertragslehre. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 448 S.
- WICHMANN, L. (2001): Annual Variations in Competition Symmetry in Even-aged Sitka Spruce. Annals of Botany **88**: 145–151.