

Vergleich der Produktivität von Rein- und Mischbeständen aus Eiche und Buche entlang eines ökologischen Gradienten

Hans Pretzsch

Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München

1 Einleitung

Analysiert wird die Produktivität von Rein- und Mischbeständen aus Eiche und Buche, die in der Vergangenheit, der Gegenwart und angesichts der Klimaänderung auch in der Zukunft in Mitteleuropa von großer Bedeutung sein werden. Ohne Einfluss des Menschen dürften Eiche und Buche über 2/3 der mitteleuropäischen Waldbedeckung ausmachen, anthropogen bedingt sind es gegenwärtig aber weniger als ein Drittel. Veränderungen hin zu einem trockeneren und wärmeren Klima dürften die beiden Baumarten wegen ihrer ökologischen Passfähigkeit wirtschaftlich weiter aufwerten.

In vielen Teilen Europas kämen Eiche und Buche unter natürlichen Bedingungen nicht nur in Reinbeständen, sondern auch in Mischung vor (MAYER 1984). Während das Produktionsoptimum beider Arten sehr ähnlich ist und auf fruchtbaren, gut wasserversorgten Standorten im milden Klimabereich liegt, ist ihr ökologisches Optimum deutlich unterschiedlich. Aufgrund ihrer überlegenen Fitness in einer breiten ökologischen Amplitude würde die Buche die Eiche ohne Einfluss des Menschen auf sehr trockene Standorte, sehr feuchte Standorte und Standorte mit niedrigen Wintertemperaturen und Spätfrösten zurückdrängen. Die Stieleiche würde insbesondere auf ausgesprochen feuchte und saure Standorte reduziert, die Traubeneiche auf trockene und saure Standorte. Eichen-Buchenbestände würden unter natürlichen Bedingungen im Übergangsbereich von nährstoffreich/frisch zu sauer/trocken vorkommen, also dort, wo sich die ökologischen Nischen von Buche und Eiche überlappen.

Angesichts der großen Bedeutung als natürliche, potentielle Vegetation und der vermutlich künftig weiter steigenden praktischen Bedeutung infolge von Klimaänderungen ist der Wissensstand über die Produktivität von Eichen-Buchen-Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen dieser Arten ausgesprochen gering. Sowohl auf Bestandesebene (ASSMANN 1961, WIEDEMANN 1942, 1951), als auch auf Einzelbaumbene (HEIN und DHÔTE 2006, JONARD et al. 2008, ANDRÉ et al. 2008) wurden Eiche und Buche im Rein- und Mischbestand zwar wiederholt auf ausgewählten Standorten in ihrer Struktur, Dynamik und in ihrer Produktivität im Rein- und Mischbestand analysiert. Bisher fehlt aber eine gründliche Analyse der Mischungseffekte in Abhängigkeit von den Standortbedingungen (SCHERER-LORENZEN 2005). Ob, in welcher Größenordnung und auf welchen Standorten Mischbestände mehr oder weniger produzieren als Reinbestände aus Eiche und Buche ist aber von größter Bedeutung, sowohl für die reguläre Forstwirtschaft unter gegenwärtigen Bedingungen als auch für eine standörtlich fundierte Planung der Baumartenzusammensetzung unter künftigen Klimabedingungen.

Für die vorliegende Auswertung wurden umfangreiche Datensätze von langfristigen Versuchsflächen in Rein- und Mischbeständen aus Eiche und Buche zusammengetragen, weil erst durch die zusammenfassende, standortübergreifende Analyse etwaige Zusammenhänge zwischen Standort und Mischungseffekt aufgedeckt werden können. Im einzelnen wurden Daten aus dem langfristigen ertragskundlichen Versuchswesen in Bayern zusammengetragen, Versuchsflächen die von der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt in Göttingen unter Beobachtung gehalten werden, sowie wertvolle Datensätze der Versuchsanstalten in Trippstadt/Rheinland Pfalz, Freiburg/Baden-Württemberg, Birmensdorf/Schweiz und Warschau/Polen. Viele der einbezogenen Mischbestandsversuche sind seit dem ausgehenden 19. Jahrhundert unter Beobachtung; die meisten der Versuchsflächen wurden bisher noch nicht für die systematische Analyse von Mischungseffekten verwendet. Im Einzelnen wird analysiert (i) wie die Produktivität von Eichen-Buchen-Mischbeständen im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen dieser Baumarten abschneidet, und (ii) wie etwaige Mischungseffekte zwischen den Baumarten (insbesondere Mehr- und Minderzuwachs) von den Standortbedingungen abhängen.

2 Material und Methoden

Material

Zur Beantwortung der Frage, wie Mischungseffekte mit den Standortbedingungen zusammenhängen, wurde ein Datensatz von 37 Mischbestandsversuchen zusammengetragen, der folgendes breite Standortspektrum abdeckt: die 37 Mischbestandsanlagen reichen von 54° 15' N im norddeutschen Diluvium bis zu 46° 52' N im Schweizer Jura. Am weitesten im Westen bei 6° 36' O liegen Experimente im Devon nahe der französischen Grenze. Die am weitesten östlich gelegenen Flächen bei 14° 43' O liegen im Quartär in Nordpolen. Die unterschiedlichen geologischen Ausgangsbedingungen der Experimente gewährleisteten ein breites Spektrum von Bodenfruchtbarkeit, das von nährstoffarmen trockenen diluvialen Sanden bis zu ausgesprochen nährstoffreichen und frischen Lösslehmen reicht. Die Versuchsflächen liegen in einer Höhenlage von 30–585 Meter über NN, die mittlere Jahrestemperatur reicht von 6,0 – 9,3° C und der mittlere jährliche Niederschlag von 550 - 1.120 mm. Im Einzelnen handelt es sich um die Mischbestandsversuche bei (von Norden nach Süden): Barlohe, Trittau, Gryfino, Chojna, Ankum, Hochstift, Herborn, Schlüchtern, Lahnstein, Jossgrund, Schweinfurt, Lohr, Trier, Rothenbuch, Soonwald, Rohrbrunn, Ebrach, Waldbrunn, Bad Mergentheim, Schöntal, Fischbach, Kelheim, Winterthur, Winznau, Gunzgen, Neuendorf, Boudry, Galmiz, Greng und Concise.

Seit der Gründung des Vereins Deutscher Forstlicher Versuchsanstalten im Jahr 1872 und der IUFRO im Jahre 1892 arbeiten europäische Forschungsinstitutionen bei der Versuchsanlage, der Versuchsauswertung und Ergebnisdarstellung nach gemeinsamen Standards. Vorliegende Auswertung ist ein weiteres Ergebnis der Kooperation zwischen verschiedenen Forschungsinstitutionen im Sinne des im Jahre 1872 gegründeten Vereins Deutscher Forstlicher Versuchsanstalten. Der Mehrwert der gemeinsamen Auswertung liegt darin, dass Versuchsflächendaten über ein breites Spektrum von ökologischen Ausgangsbedingungen, Standortqualitäten und Klimabedingungen zusammengeführt wird. Hierdurch lassen sich Zusammenhänge zwischen Standortbedingungen und Zuwachs ableiten, wie sie sich aus separaten Auswertungen einzelner Institutionen, die zwangsläufig immer nur ein enges Standortspektrum abdecken können, nicht ableiten lassen. Die vorliegenden Daten gehen aus Versuchsanlagen und Aufnahmen hervor, die über mehrere Generationen zurückreichen; ohne solche kontinuierlichen und langfristigen Vorarbeiten wäre die vorliegende Auswertung nicht möglich. Viele der in die Auswertung einbezogenen Daten wurden bisher nur auszugsweise publiziert, eine zusammenfassende Auswertung gab es bisher überhaupt noch nicht.

Für die weiterführende Auswertung wurden jeweils Tripletten gebildet, also Datensätze, die Zustands- und Zuwachsdaten von Eiche und Buche im Reinbestand und entsprechende Daten für einen benachbarten Mischbestand liefern. Insgesamt kamen 37 Versuchsflächen zusammen, aus denen 65 Tripletten gebildet werden können. Es resultierten daraus Zuwachs- und Zustandsdaten von insgesamt 525 Aufnahmeperioden, die den Zeitraum von 1890 bis 2011 abdecken. Die Versuche repräsentieren ein breites Spektrum von frischen bis trockenen und sauren bis alkalischen Standorten. Die Mischungsanteile zwischen Eiche und Buche betragen, auf die Trockenmasse bezogen 0,05 bis 0,95 bzw. zwischen Buche und Eiche 0,95 bis 0,05. Die Behandlung der Versuchspartellen reicht von undurchforsteten über mäßig durchforstete bis stark durchforstete Versuchspartellen. Für die Vergleiche wurden jeweils ähnlich behandelte Partellen zu Tripletten zusammengefügt. In solchen Fällen, wenn zwar eine oder mehrere Mischpartellen vorhanden waren, aber die entsprechenden Reinbestände als Referenz fehlten, wurden nach Möglichkeit geeignete Partellen benachbarter Durchforstungsversuche der entsprechenden Baumarten als Referenz verwendet.

Abbildung 1 (links) gibt eine Übersicht über die Höhenwuchsleistung bzw. die periodischen Volumenzuwächse auf den Reinbestandsflächen, die im Folgenden als Referenz für die Quantifizierung von Mischungseffekten eingesetzt werden. Es ist erkennbar, dass die Eiche ein breites Spektrum von Höhenwuchsleistung im Alter 100 abdeckt, das von 20 m bis etwa 35 m reicht. Die Buche schwankt noch weiter, nämlich zwischen 20 m und 45 m. Damit deutet sich eine ausgesprochen breite Variation der Standortbedingungen an, die durch die Volumenzuwächse weiter bestätigt wird (Abbildung 1, rechts). Die periodischen Volumenzuwächse reichen bei der Eiche von 1 bis 15 m³ pro ha und Jahr und bei der Buche von 1 bis 25 m³ pro ha und Jahr. Im Durchschnitt (in Klammer: Standardfehler) beträgt der mittlere periodische Volumenzuwachs auf den Partellen im Eichenreinbestand 7.81 (± 0.16) m³ ha⁻¹ Jahr⁻¹, bei der Buche 10.42 (± 0.26) m³ ha⁻¹ Jahr⁻¹. Im Mittel ist die Buche der Eiche sowohl in der Höhenwuchsleistung als auch im Volumenzuwachs deutlich überlegen.

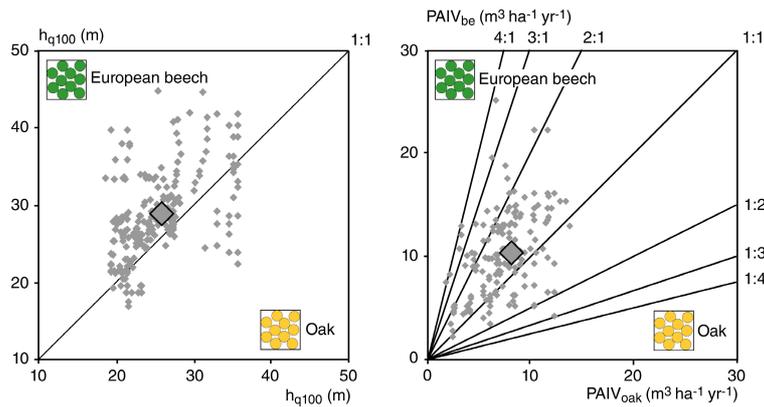


Abbildung 1: Übersicht über das Höhenwachstum (links) und den laufenden periodischen Volumenzuwachs (rechts) von Eiche und Buche in den Reinbeständen, die als Referenz für das Wachstum beider Baumarten in den benachbarten Mischbeständen verwendet werden. Dargestellt ist die Leistung der Buche über der Leistung der Eiche; jeder Punkt repräsentiert einen Versuch zu einem gegebenen Aufnahmezeitpunkt. Bei Gleichheit der Leistung von Eiche und Buche würden die Punkte auf der Winkelhalbierenden liegen. Die eingezeichneten Strahlen mit den angegebenen Verhältnissen (4:1, 3:1 usw.) bezeichnen das Abschneiden der Buche im Vergleich zur Eiche. Das mittlere Leistungsverhältnis ist durch die eingezeichneten Rauten abzulesen.

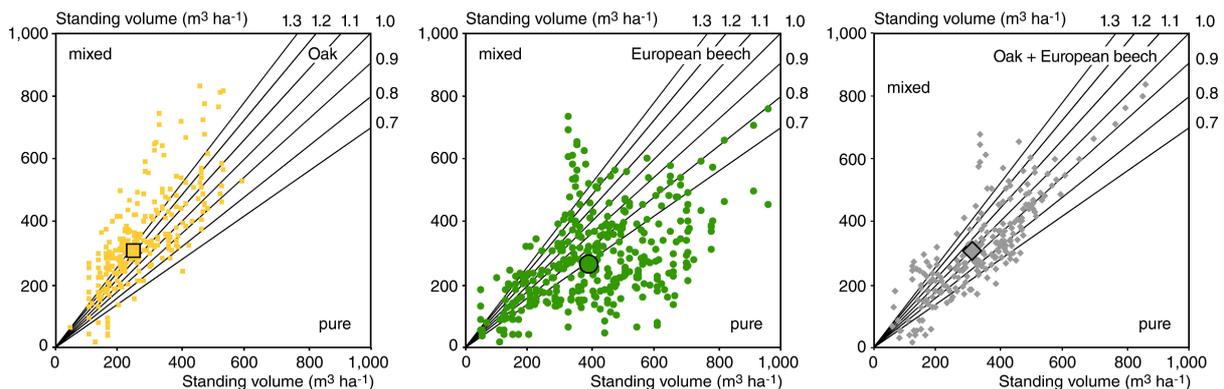


Abbildung 2: Stehender Vorrat von Eiche (links), Buche (Mitte), Eiche/Buche (rechts) im Mischbestand im Vergleich zu den Erwartungswerten im Reinbestand. Die eingezeichneten Strahlen verdeutlichen das Abschneiden des Mischbestandes im Vergleich zum Reinbestand. Das mittlere Abschneiden des Vorrates im Reinbestand im Vergleich zum Mischbestand ist durch Rechteck (Eiche), Kreis (Buche) und Raute (Eiche/Buche) hervorgehoben.

Abbildung 2 zeigt die Bevorratung der Mischbestände im Vergleich zum Reinbestand. Bei der Eiche liegt der im Mischbestand beobachtete Vorrat von $316 (\pm 9.43) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ deutlich über dem erwarteten von $255 (\pm 6.70) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Bei der Buche liegen die Verhältnisse mit $264 (\pm 6.70) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gegenüber $393 (\pm 8.60) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ andersherum. Das erbringt auf Bestandesebene keine signifikanten Unterschiede im Vorrat zwischen Rein- und Mischbestand; im Eichen-Buchen-Mischbestand wurden im Durchschnitt $295 (\pm 9.95) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gemessen und auf der Grundlage der benachbarten Reinbestände wären mit $309 (\pm 9.50) \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ähnlich hohe Vorräte zu erwarten. Abbildung 3 zeigt, dass der Mitteldurchmesser im Misch- und Reinbestand nahe beieinander liegen, während der Durchmesser der Buche im Mischbestand deutlich geringer ist als im Reinbestand. Der Mitteldurchmesser der Eiche beträgt im Mischbestand $33.20 (\pm 0.81) \text{ cm}$ und im Reinbestand $32.59 (\pm 0.72) \text{ cm}$. Bei der Buche wurden im Mischbestand durchschnittlich $19.88 (\pm 0.57) \text{ cm}$ gemessen und im Reinbestand mit $32.41 (\pm 0.67) \text{ cm}$ deutlich dickere Bäume.

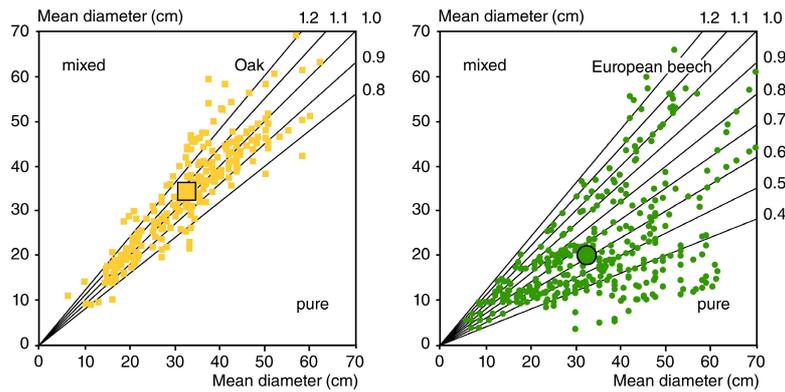


Abbildung 3: Mitteldurchmesser von Eiche (links) und Buche (rechts) im Mischbestand gegenüber den entsprechenden Mitteldurchmessern im Reinbestand. Das mittlere Abschneiden des Mitteldurchmessers im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand ist durch das große Quadrat (Eiche) bzw. den Kreis (Buche) hervorgehoben.

Methoden

HARPER (1977) und KELTY (1992) verwenden Kreuzdiagramme für die Diagnose von Mischungseffekten, wie sie in Abbildung 4 dargestellt sind. Da die Ergebnisse der folgenden Analysen anhand von solchen Kreuzdiagrammen veranschaulicht werden, seien diese kurz erläutert. Die linke Ordinate im Kreuzdiagramm repräsentiert die relative Produktivität von Art 1, die rechte Ordinate die relative Produktivität von Art 2. Die Abszisse beschreibt den Mischungsanteil. Bei neutralen Mischungseffekten würde die Produktivität des Mischbestandes insgesamt der horizontalen 1.0-Linie folgen. Die Produktivität von Baumart 1 würde sich durch die von links nach rechts fallende gestrichelte Gerade abbilden lassen, die Produktivität von Baumart 2 durch die von links nach rechts ansteigende gestrichelte Gerade. In solche Kreuzdiagramme werden dann die beobachteten Produktivitäten auf Bestandesebene differenziert nach Baumart 1 und 2 eingetragen.

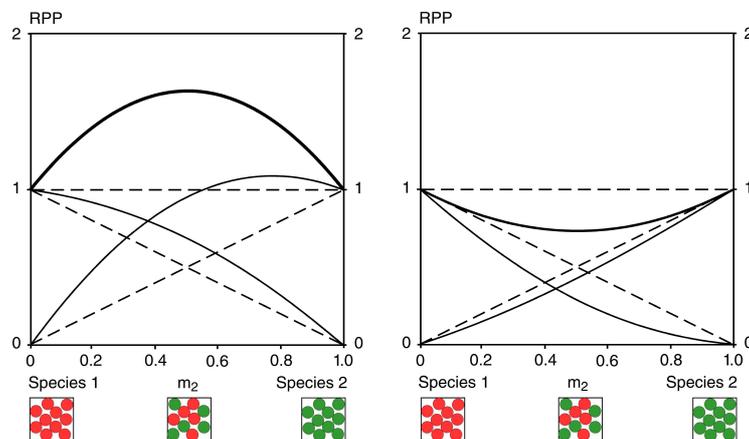


Abbildung 4: Kreuzdiagramme für die Visualisierung von Mischungseffekten nach Harper (1977) und Kelty (1992). Die Kreuzdiagramme veranschaulichen, wie in Zwei-Arten-Mischbeständen der Mischbestand insgesamt und die einzelnen Arten für sich betrachtet in Relation zu den benachbarten Reinbeständen abschneiden. So können auf der linken Abbildung sowohl auf Artenebene als auch für den Bestand insgesamt positive Mischungseffekte mit Mehrzuwächsen auf Bestandesebene von über 50 % abgelesen werden. Die rechte Grafik zeigt dagegen sowohl auf Bestandesebene als auch auf Artenebene negative Mischungseffekte, die insbesondere durch Produktivitätseinbußen der Art 1 ausgelöst werden (RPP steht für relative Produktivität, siehe folgender Abschnitt).

In Abbildung 4 repräsentieren die oberen fett durchgezogenen Kurven die relativen Produktivitäten auf Bestandesebene (beider Baumarten insgesamt). Die dünn durchgezogenen Kurven im unteren Bereich der Kreuzdiagramme repräsentieren die relativen Produktivitäten von Baumart 1 (von links nach rechts fallende Kurve) bzw. von Baumart 2 (von links nach rechts ansteigende Kurve). Je nachdem, ob die entsprechenden beobachteten Punkte bzw. Kurven die Referenzlinien über- oder unterschreiten liegt ein Mehr- bzw. Minderzuwachs vor. Im

linken Beispiel liegt die Produktivität auf Bestandesebene im Mischbestand um 50 bis 60 % über den Erwartungswerten des Reinbestandes, sofern die Arten in einer Mischung von 0.5 : 0.5 kombiniert werden. Die unteren Kurven repräsentieren den Beitrag der einzelnen Arten zu diesem Mehrzuwachs. Sie zeigen, dass Art 1, aber noch mehr Art 2 zu diesem Mehrzuwachs auf Bestandesebene beiträgt. Die Mischung fördert also sowohl die Produktivität von Baumart 1 als auch jene von Baumart 2, sodass eine wechselseitige Facilitation (gleichbedeutend mit Mutualismus) vorliegt. Im rechten Beispiel liegt die Produktivität sowohl auf Bestandesebene insgesamt, als auch die Produktivität der beteiligten Baumarten separat betrachtet, jeweils unter den Referenzwerten. Damit liegt Minderzuwachs vor, der einen Antagonismus zwischen beiden Baumarten indiziert.

Im Folgenden werden die relativen Produktivitäten auf den beobachteten Versuchsflächen jeweils über den Mischungsanteilen in solche Kreuzdiagramme eingetragen. Damit ergeben sich zunächst Punktwolken in den Kreuzdiagrammen, die dann regressionsanalytisch ausgeglichen werden und in ähnlichen Kurven münden, wie sie auf Abbildung 4 schematisch dargestellt sind. Die numerische Auswertung der Mischungsreaktionen folgt der Nomenklatur, wie sie bei einer ähnlich gelagerten Untersuchung in Fichten-Buchen-Mischbeständen entwickelt wurde (PRETZSCH et al. 2010). Für das Verständnis der folgenden Auswertung werden nur folgende Produktivitätsmaße relevant, die hier kurz erläutert werden:

Erstens werden die Werte $RPP_{1,(2)}$ und $RPP_{(1),2}$ verwendet, die den Beitrag von Baumart 1 bzw. Baumart 2 zur relativen Produktivität charakterisieren. Diese RPP-Werte ergeben sich durch Division der Produktivitätsanteile der Arten im Mischbestand ($pp_{1,(2)}$ bzw. $pp_{(1),2}$) durch die Produktivität dieser Art im benachbarten Reinbestand ($RPP_{1,(2)} = pp_{1,(2)}/p_1$ bzw. $RPP_{(1),2} = pp_{(1),2}/p_2$). Mit $pp_{1,(2)}$ bzw. $pp_{(1),2}$ werden die Produktivitätsanteile der zwei Baumarten im Mischbestand bezeichnet; die Produktivität des Mischbestandes insgesamt beträgt $p_{1,2} = pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}$. Der RPP-Wert für den Mischbestand insgesamt ergibt sich als Summe der RPP-Werte der beiden Baumarten: $RPP_{1,2} = RPP_{1,(2)} + RPP_{(1),2}$.

Zweitens findet die relative Produktivität der beteiligten Baumarten RP, hochgerechnet auf die Einheitsfläche von einem ha, Verwendung. Sie wird quantifiziert, indem die Produktivitätsanteile von Baumart 1 bzw. Baumart 2 unter Verwendung ihrer Mischungsanteile auf den ha hochgerechnet werden ($RP_{1,(2)} = pp_{1,(2)}/(m_1 \times p_1)$ bzw. $RP_{(1),2} = pp_{(1),2}/(m_2 \times p_2)$). Die Mischungsanteile ergeben sich aus den Anteilen des Biomassevorrates auf Bestandesebene ($m_1 = W_1/(W_1 + W_2)$ usw.).

Drittens wird die relative Produktivität des Mischbestandes insgesamt berechnet. Sie ergibt sich aus der beobachteten Produktivität des Mischbestandes ($p_{1,2} = pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}$) dividiert durch die erwartete Produktivität des Mischbestandes ($\hat{p}_{1,2} = m_1 \times p_1 + m_2 \times p_2$) als $RP_{1,2} = p_{1,2}/\hat{p}_{1,2}$. Für die Berechnung der erwarteten Produktivität des Mischbestandes wird die Linearkombination aus der Produktivität der benachbarten Reinbestände und ihrer Mischungsanteile gebildet ($\hat{p}_{1,2} = m_1 \times p_1 + m_2 \times p_2$). Die folgende Gleichung zeigt, wie aus den artspezifischen relativen Produktivitäten $RPP_{1,(2)}$ und $RPP_{(1),2}$ durch Gewichtung mit der Produktivität der Reinbestände (p_1, p_2) und mit den artspezifischen Mischungsanteilen (m_1, m_2) die relative Produktivität auf Bestandesebene hervorgeht:

$$\begin{aligned} RP_{1,2} &= RPP_{1,(2)} \times [p_1/p_1 \times m_1 + p_2 \times m_2] + RPP_{(1),2} \times [p_2/p_1 \times m_1 + p_2 \times m_2] = \\ &= pp_{1,(2)} + pp_{(1),2}/p_1 \times m_1 + p_2 \times m_2 . \end{aligned}$$

Da sowohl die Raumdichten von Eiche und Buche sehr ähnlich sind (KNIGGE und SCHULZ 1966) als auch die Expansionsfaktoren, mit denen vom Stammvolumen auf das oberirdische Gesamtvolumen hochgerechnet werden könnte (BURSCHEL et al. 1993, GRUNDNER und SCHWAPPACH 1952), erfolgt die folgende Analyse auf der Grundlage der Volumenzuwächse. Das kann bei in der spezifischen Dichte des Holzes und der Biomasseallokation so ähnlichen Baumarten wie Eiche und Buche so gehandhabt werden, nicht aber bei Baumarten, die sich in Raumdichte oder Kronenallometrie so deutlich unterscheiden wie z. B. Fichte und Buche oder Lärche und Tanne. Dass die Auswertung ohne Hochrechnung auf Trockenmasse erfolgt, hat den Vorteil, dass alle folgenden Analysen nur gut abgesicherte Messdaten verwenden und ohne Hochskalierung und damit verbundenen weiteren Annahmen auskommen.

3 Ergebnisse

Im Folgenden werden die Ergebnisse des Vergleiches zwischen der Produktivität von Eiche und Buche im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand anhand von Kreuzdiagrammen (vgl. Abbildung 4) dargestellt. In einem ersten Schritt wird die mittlere Mischungsreaktion für Eiche, Buche und den Mischbestand insgesamt analysiert. In einem zweiten Schritt wird geprüft, inwieweit die aufgedeckten Mischungsreaktionen (Mehr- und Minderzuwächse) von den Standortbedingungen (indiziert durch die Mittelhöhe von Eiche und Buche im Alter 100 in m) modifiziert werden.

3.1 Mittlere Mischungsreaktion von Eiche und Buche im Mischbestand im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen

Abbildung 5 zeigt den Zusammenhang zwischen dem relativen Zuwachs der Eiche im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand. Es ist zu erkennen, dass der Großteil der eingetragenen Punkte über den Erwartungswerten für neutrale Mischungsreaktion liegt (fallende Gerade vom Punkt (1|1) zum Punkt (0|0)). Bei der Buche ist diese positive Mischungsreaktion weniger deutlich ausgeprägt. Etwa die Hälfte der eingetragenen Punkte (jeder Punkt repräsentiert eine Versuchsparzelle zu einem gegebenen Aufnahmezeitpunkt) liegt oberhalb bzw. unterhalb der Referenzlinie (steigende Gerade vom Punkt (0|1) zum Punkt (1|1)). Die Punktwolken werden mit einem einfachen nicht-linearen Modell ausgeglichen, das so aufgebaut ist, dass die erzeugten Kurven immer durch die Punkte (1|1) und (0|1) bei Eiche und durch die Punkte (0|0) und (1|1) bei Buche verlaufen. Für die Baumart Eiche ergibt sich das Modell

$$RPP_{\text{oak,(be)}} = m_{\text{oak}} \times (1 + 0,827 \times m_{\text{be}}) \quad (1)$$

$n = 297$, $R^2 = 0,38$, $p < 0,001$,

bei der Baumart Buche das Modell

$$RPP_{(\text{oak}),\text{be}} = m_{\text{be}} \times (1 + 0,363 \times m_{\text{oak}}) \quad (2)$$

$n = 464$, $R^2 = 0,33$, $p < 0,001$.

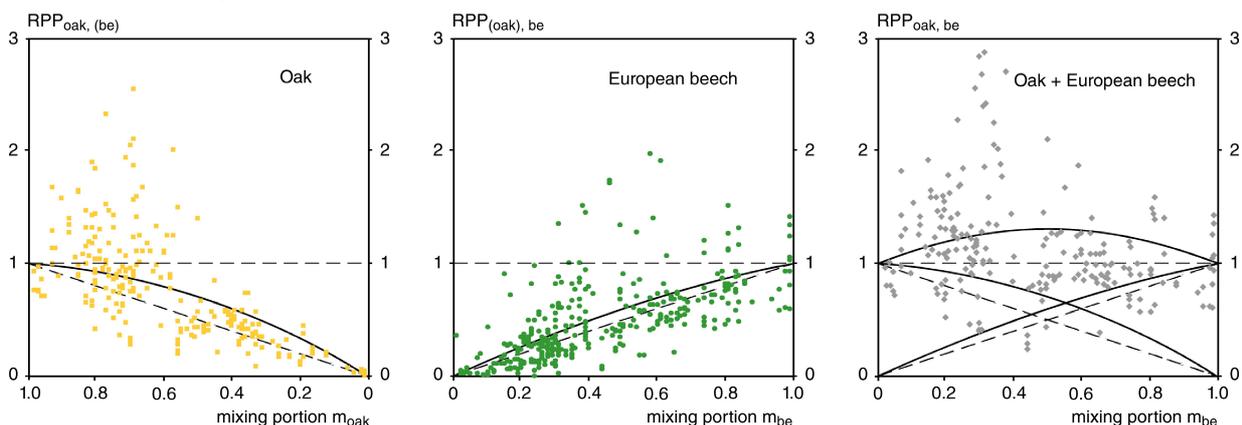


Abbildung 5: Relative Produktivität von Eiche (links), Buche (Mitte) und Mischbestand insgesamt (rechts) in Abhängigkeit vom Mischungsanteil. Die Punktwolken veranschaulichen die Mischungsreaktionen für jede einzelne einbezogene Zuwachsperiode. Durch die eingezeichneten Kurven wird die regressionsanalytisch ausgeglichene mittlere Mischungsreaktion verdeutlicht. Zur Erklärung der gestrichelten Referenzlinien siehe Abbildung 4 (Variablenbezeichnung RPP im Text).

In Abbildung 5 sind die Kurvenverläufe als durchgezogene Linie eingetragen. Sie lassen erkennen, dass die durchschnittliche Mischungsreaktion bei der Eiche deutlich positiver ist als bei der Buche; die (von unten betrachtet) konkave Wölbung wird bei der Eiche durch einen Regressionskoeffizienten von 0,827, bei der Buche von nur 0,363 erzeugt. Regressionskoeffizienten von 0 würden eine neutrale Mischungsreaktion anzeigen. In beiden Fällen sind die Regressionskoeffizienten positiv und signifikant von 0 verschieden. Durch Kombination der artspezifischen Reaktionsmuster

$$RPP_{\text{oak,be}} = RPP_{\text{oak,(be)}} + RPP_{(\text{oak}),\text{be}} \quad (3)$$

ergibt sich die auf Abbildung 5 (rechts) dargestellte Gesamtreaktion (obere fett ausgezogene konkave Kurve). Die Gesamtkurve auf Bestandesebene ergibt sich durch einfache Addition der beiden artspezifischen Mischungsreaktion. Die Kombination aus der deutlich positiven Mischungsreaktion der Eiche und der leicht positiven Reaktion der Buche ergibt über alle Versuchsfelder im Durchschnitt eine deutlich positive Mischungsreaktion auf Bestandesebene. Eiche und Buche scheinen sich im Mittel positiv zu beeinflussen, sodass von wechselseitiger Facilitation, d. h. Mutualismus zwischen den beiden Baumarten auszugehen ist.

3.2 Mischungsreaktionen von Eiche und Buche in Abhängigkeit von den Standortbedingungen

Ein Teil der beträchtlichen Streuung der Produktivitätswerte um die auf Abbildung 5 dargestellten Mittellinien wird im Folgenden durch die Standortbedingungen erklärt. Insgesamt ist der Erklärungsbeitrag der Standortbedingungen eher gering, in allen Fällen aber statistisch signifikant. Die Standortbedingungen werden durch die Mittelhöhe der Baumarten Eiche und Buche im Alter 100 charakterisiert. Grundlage bilden die Höhenmessungen auf den Referenzflächen im Reinbestand. Diese werden deshalb herangezogen, weil die Höhe in den Mischbeständen stärker durch Behandlung und Konkurrenz beeinflusst erscheint und weniger geeignet für die Indizierung der standörtlichen Leistungsfähigkeit ist. Die in Abschnitt 3.1 dargestellten statistischen Analysen und bisher nur vom Mischungsanteil abhängigen Modellansätze werden durch die Kovariable Höhenbonität der Eiche bzw. Höhenbonität der Buche im Reinbestand im Alter 100 erweitert. Nach Anpassung an die Daten ergibt sich für die Eiche das Modell

$$RPP_{\text{oak,(be)}} = m_{\text{oak}} \times (1 + 4,685 \times m_{\text{be}} - 0,145 \times m_{\text{be}} \times hq_{\text{oak}}) \quad (4)$$

$n = 296, R^2 = 0,46, p < 0,01.$

Für die Buche resultiert

$$RPP_{(\text{oak}),\text{be}} = m_{\text{be}} \times (1 + 4,033 \times m_{\text{oak}} - 0,122 \times m_{\text{oak}} \times hq_{\text{be}}) \quad (5)$$

$n = 428, R^2 = 0,37, p < 0,01.$

Die Ergebnisse dieser statistischen Analyse sind auf Abbildung 6 grafisch dargestellt. Dort ist zu erkennen, dass bei beiden Baumarten eine signifikante Abhängigkeit der Mischungsreaktion von der Höhenbonität besteht. Je ungünstiger die Standortbedingungen, desto günstiger wirkt sich die Mischung von Eiche mit Buche bzw. Buche mit Eiche auf die Produktivität aus. Der Bonitätseffekt ist in beiden Fällen statistisch signifikant und führt zu erheblichen Produktivitätsunterschieden. Beispielsweise leisten Eiche und Buche im Mischbestand bei einer Bonität von 20 m im Alter 100 mehr als im Reinbestand, d. h. es kommt zu „transgressiveoveryielding“ (PRETZSCH 2009). Dagegen leisten beide Arten bei einer Höhenbonität von etwa 30 m im Alter 100 ähnlich viel wie im Reinbestand. Steigt die Höhenbonität weiter an, so kommt es z. B. bei Höhenbonitäten von 40 m im Alter 100 bei beiden Baumarten zu deutlichen Zuwachsverlusten im Vergleich zum Mischbestand („transgressive underyielding“).

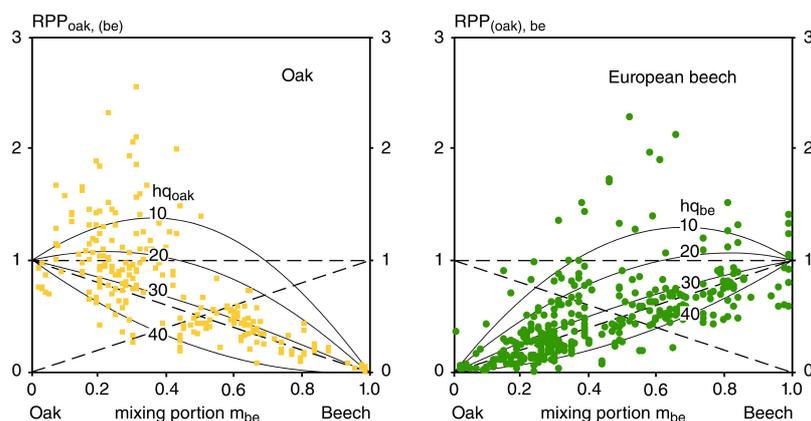


Abbildung 6: Relative Produktivität von Eiche (links) und Buche (rechts) im Mischbestand im Vergleich zum benachbarten Reinbestand. Eingezeichnet sind die Zuwachsbefunde für alle einbezogenen Versuchsflächen bzw. Aufnahmeperioden (Punkte). Die eingezeichneten Kurven zeigen die Mischungsreaktion in Abhängigkeit von der Mittelhöhe im Alter 100 an (durchgezogene Linien mit Beschriftung $hq = 10, 20, 30, 40$ m). Zur Erklärung der eingezeichneten gestrichelten Referenzlinien (vgl. Abbildung 4).

Zur weiteren Analyse der Standortabhängigkeit des Mischungseffektes werden die relativen Produktivitäten von Eiche und Buche über lineare Modelle in Abhängigkeit von der jeweiligen Höhenbonität (Mittelhöhe der Eiche bzw. der Buche im Alter 100 in m) statistisch ausgeglichen. Die Ergebnisse sind auf Abbildung 7 für beide Baumarten gemeinsam dargestellt. Wäre die Produktivität im Mischbestand äquivalent zu jener im Reinbestand, so

würden die Geraden horizontal und auf dem Niveau der 1.0-Linie (gestrichelte Linie) verlaufen. Punktwolke und Ausgleichsgeraden lassen erkennen, dass ein deutlicher und statistisch signifikanter Abfall der Mischungsreaktion mit zunehmender Standortbonität festzustellen ist. Beide Baumarten weisen also auf armen Standorten positive Mischungsreaktionen auf. Auf mittleren Standorten zeigen sich leicht positive Mischungsreaktionen. Auf sehr fruchtbaren Standorten konkurrieren die Arten so miteinander, dass Produktivitätsverluste entstehen. Die entsprechenden Ausgleichsgeraden lauten für Eiche

$$RP_{\text{oak, (be)}} = 2,250 - 0,038 \times hq_{\text{oak}} \quad (6)$$

$n = 289, R^2=0,14, p<0,001$

und Buche

$$RP_{(\text{oak}), \text{be}} = 1,841 - 0,023 \times hq_{\text{be}} \quad (7)$$

$n = 420, R^2=0,05, p<0,01$

Zur Verdeutlichung der Mischungsreaktion des Gesamtbestandes (Eiche und Buche insgesamt) wurde dieselbe Analyse für die summarische Reaktion beider Arten ausgeführt und erbrachte das Modell

$$RP_{\text{oak, be}} = 1,816 (\pm 0,165) - 0,025 (\pm 0,006) \times hq_{\text{oak}} \quad (8)$$

$n = 242, R^2=0,07, p<0,001.$

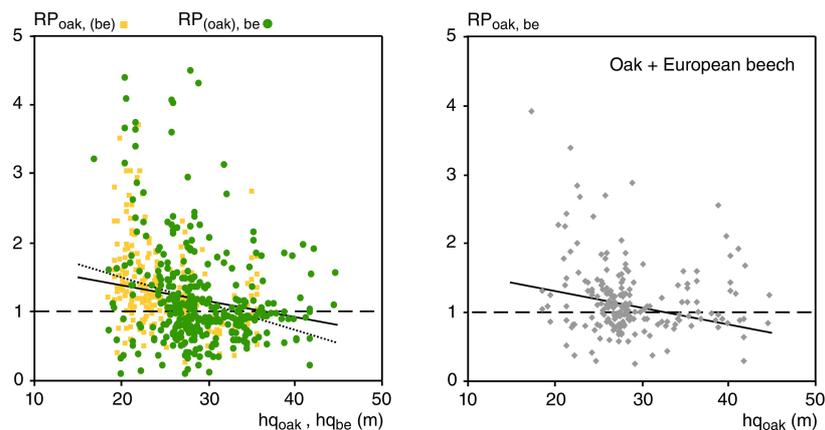


Abbildung 7: Zusammenhang zwischen relativer Produktivität von Eiche (hellgraue Punkte bzw. Linie) und Buche (dunkelgraue Punkte bzw. Linie), dargestellt über der Mittelhöhe im Alter 100 als Indikator für die Standortleistung. Dargestellt sind die Befunde für die einzelnen Versuche und Aufnahmezeitpunkte sowie Ausgleichsgeraden, die den Zusammenhang zwischen relativer Produktivität und Höhenbonität darstellen (Gleichungen 6-8). Auswertung gesondert nach Arten (links) und für den Mischbestand insgesamt (rechts). Die gestrichelt eingezeichnete 1.0-Linie repräsentiert die Leistung der benachbarten Reinbestände aus Eiche bzw. Buche.

Das Modell unterstreicht, dass die Mischungsreaktion insgesamt auf ungünstigen Standorten auf Zuwachsgewinne von ca. 30 % gegenüber dem Reinbestand hinauslaufen kann, auf mittleren Standorten auf Zuwachsgewinne von 10 bis 20 % und auf fruchtbaren Standorten auf Zuwachsverluste von 5 bis 10 %. Mischungseffekte mit Blick auf die Produktivität sind also abhängig von den Standortbedingungen. Die Auswertung für Abbildung 7 (rechts) basiert auf der Mittelhöhe der Eiche im Alter 100 als Kovariable; d. h. die relative Produktivität des Mischbestandes von Eiche und Buche wurde über der Höhenbonität der Eiche ausgeglichen. Dies erschien zulässig, weil die Höhenwuchsleistungen von Eiche und Buche relativ eng korrelieren (für die Korrelation hq_{oak} versus hq_{be} gilt $r_{\text{Pearson}}=+0,48$ **, $p<0,01, n=282$).

Es sei darauf hingewiesen, dass die Auswertung im Zusammenhang mit dem Kreuzdiagramm (vgl. Abbildung 5 und 6) auf den RPP-Werten basiert. Dagegen baut die zuletzt gezeigte Auswertung (Abbildung 7) auf den RP-Werten auf (siehe Abschnitt „2 Material und Methoden“). Die RPP-Werte beschreiben die relative Produktivität in

der Mischung gegenüber dem Reinbestand ohne dass auf ha-Fläche hochskaliert wird, die RP-Werte skalieren den Mischungseffekt auf die Einheitsfläche von einem ha hoch und sind deshalb für die übergreifende Auswertung, wie auf Abbildung 7 dargestellt, besonders geeignet.

4 Diskussion und Schlussfolgerungen

Auf den meisten der einbezogenen Versuchsflächen wird die Eiche durch die Traubeneiche repräsentiert, auf einigen durch die Stieleiche. Für den Vergleich zwischen Rein- und Mischbeständen wurden die zwei Eichenarten zusammengefasst. Das erscheint gerechtfertigt, weil beide Eichenarten sich in ihrer Unterlegenheit gegenüber der Buche sehr ähnlich sind (AAS 2000, 2002). Nur wenn die Buche im Wachstum durch Trockenheit, Kälte oder Sauerstoffmangel im Boden limitiert wird, werden die Eichenarten in der Konkurrenz überlegen. Bei der Interpretation der Ergebnisse ist zu berücksichtigen, dass die Traubeneiche höhere Schattentoleranz hat als die Stieleiche. Die Stieleiche kommt dagegen besser mit verdichteten, staunassen Böden sowie mit Winter- und Spätfrost zurecht (LEVY et al. 1992, PARELLE et al. 2006, 2007).

Mehr- oder Minderzuwächse durch Mischung

Im Mittel produzieren Mischbestände aus Eiche und Buche 30 % mehr als die benachbarten Reinbestände erwarten lassen würden; das macht ein Plus der oberirdischen Produktivität von Trockenmasse von 1,7 Tonnen pro ha und Jahr aus. Zu diesem Produktivitätsgewinn tragen sowohl Eiche als auch Buche im Mischbestand bei. Da die Mehrzahl der Mischbestände waldbaulich in der Weise behandelt wurde, dass die Eiche gefördert und die Buche eher zurückgenommen wurde, dürften sich die Produktivitätsrelationen unter ungestörten Verhältnissen etwas verschieben. Vermutlich wäre der Produktivitätsgewinn der Eiche in der Mischung etwas geringer, weil sie unter ungestörten Verhältnissen stärker durch die Buche konkurrenziert würde. Der Produktivitätsgewinn der Buche wäre vermutlich unter ungestörten Verhältnissen noch höher, weil sie in weiten Bereichen der Untersuchungsregion in ihrem ökologischen Optimum ist und über höchstmögliche Fitness, angezeigt durch effiziente Raumbesetzung und Raumausbeutung, verfügt. Die waldbauliche Förderung der Eiche zugunsten der Buche kommt u. a. in der Relation der Mitteldurchmesser beider Baumarten im Misch- gegenüber dem Reinbestand zum Ausdruck (vgl. Abbildung 3).

Während die Produktivität beider Baumarten zusammen im Mischbestand im Mittel ca. 30 % über derjenigen der Reinbestände liegt, fallen die Produktivitätsgewinne auf armen Standorten mit bis zu 50 % noch deutlicher aus. Dagegen kommt es auf fruchtbaren Standorten zu neutralen oder sogar negativen Mischungsreaktionen mit Produktivitätseinbußen gegenüber den Reinbeständen von bis zu 5 %. Diese Produktivitätsreaktionen deuten auf eine Veränderung der Umweltbedingungen und Wuchsbedingungen im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand hin (VANDERMEER 1989). Über die Ursachen geben die reinen Produktivitätsdaten keinen Aufschluss, es seien aber folgende Spekulationen erlaubt: Der Befund, dass insbesondere auf armen Standorten positive Mischungsreaktionen eintreten spricht dafür, dass dort infolge der Mischung die Humusbildung und damit verbunden die Wasserspeicherung und Nährstoffversorgung verbessert wird (JONARD et al. 2008, SARIYILDIZ und ANDERSON 2003, WATT 1924). Die Buche dürfte auf allen Standorten durch eine Konkurrenzreduktion profitieren, weil die Buche in der Regel die schärfste Konkurrenz durch benachbarte Buchen erfährt, und alle anderen Baumarten in ihrer Nachbarschaft geringere Konkurrenz bedeuten (PRETZSCH et al. 2010). Die Eiche dürfte von der Buche insbesondere durch einen verbesserten Nährstoffumsatz, Humusbildung, günstigeres Bestandesinnenklima profitieren (ANDRÉ et al. 2008, HEIN und DHÔTE 2006).

Sowohl die Modelle für die mittleren Produktivitätsreaktionen (Abbildung 5) als auch die Modelle für die Produktivitätsreaktionen in Abhängigkeit von der Höhenbonität (Abbildung 6 und 7) erklären eher kleine Anteile der Gesamtstreuung. Das bedeutet, dass die Bonität zwar einen signifikanten Einfluss auf die Produktivitätsreaktionen hat, dass aber noch zahlreiche andere Kovariablen (z. B. waldbauliche Behandlung, räumliche Struktur der Mischung, Artenzusammensetzung bei der Eiche, genetische Ausprägung der Populationen) den Zusammenhang zwischen Produktivitätsreaktion und Mischung signifikant modifizieren.

Zuwachsresilienz von Eichen-Buchen-Mischbeständen gegenüber Reinbeständen

Die Ergebnisse deuten an, dass auf armen Standorten eher Zuwachsgewinne aufgrund von Facilitation zu erwarten sind, auf reichen Standorten dagegen Produktivitätseinbußen infolge verstärkter Konkurrenz. Beide Baumarten optimieren ihre Fitness auf Individualebene, und auf fruchtbaren Standorten kommt es offensichtlich in größerem

Ausmaße zur Konkurrenz zwischen beiden Arten. Dagegen ist die Nachbarschaft der jeweils anderen Art auf ärmeren Standorten der Fitnessoptimierung beider Baumarten offensichtlich zuträglicher als wenn die Baumarten einen gleichartigen Nachbarn hätten. Unter Stress sind demnach eher wechselseitig positive Reaktionen zu erwarten, bei günstigen Umweltfaktoren und Ressourcenangeboten dagegen eher negative Wechselwirkungen (CALLAWAY und WALKER 1997).

Daraus könnte gefolgert werden, dass zunehmender Stress durch Klimaveränderungen in Mischbeständen, die auf gegenwärtig armen Standorten stocken, weniger relative Produktivitätsverluste verursacht als auf günstigen Standorten. Insgesamt könnte demnach davon ausgegangen werden, dass größer werdender abiotischer Stress in Mischbeständen, in denen positive Interaktionen in Form von einseitiger oder beidseitiger Facilitation festzustellen sind, besser abgepuffert oder sogar kompensiert werden können.

Derartige Spekulationen über die Ursachen der Mischungseffekte und Ausprägung künftiger Mischungseffekte bei Klimaänderungen können systematisch geprüft werden, indem die bisher auf Bestandesebene analysierten Bestände künftig in höherer Auflösung, räumlich explizit, auf Individualebene und unter Einbeziehung differenzierter standörtlicher Informationen vertieft ausgewertet werden.

Praktische Relevanz und Umsetzung

Die Querschnittsanalyse zeigt, dass die Mischung aus Eiche und Buche durchschnittlich positive Produktionseffekte erbringt, die Auswirkung der Mischung auf die Produktivität aber vom Standort abhängt. Abbildung 7 zeigt diesen Zusammenhang in Abhängigkeit von der Höhenbonität als unspezifischen Weiser der Produktivität. Gegenwärtig reicht das Datenmaterial zu Eichen-Buchen-Mischbeständen nicht für eine weitere Differenzierung der Mischungsreaktionen nach Nährstoffversorgung, Wasserversorgung, pH-Wert, Temperatur, Niederschlag usw. aus. Läge eine solche differenzierte Standortansprache für ein breites Spektrum von Eichen-Buchen-Mischbeständen vor, und könnten die mit Blick auf ihre Produktivitätsgewinne und -verluste charakterisiert werden, so ließen sich die dadurch gewonnenen Informationen in Entscheidungsbäume umsetzen, welche die Produktivitätsgewinne und -verluste von Eiche und Buche in Abhängigkeit von den Standortbedingungen abbilden.

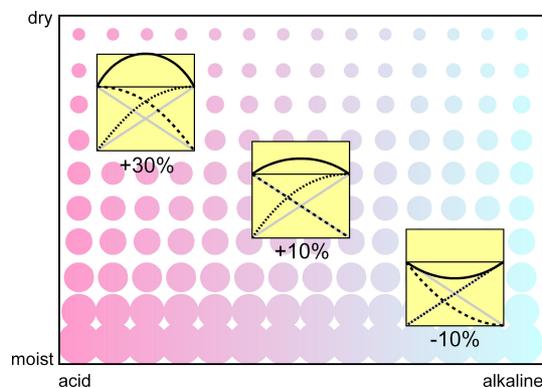


Abbildung 8: Ökogramm mit eingezeichneten Kreuzdiagrammen, die die Mischungsreaktionen von Eiche und Buche auf Artenebene und für den Bestand insgesamt symbolisieren. Unter ungünstigen Wuchsbedingungen (sauer/trocken) sind Mehrzuwächse von bis zu 30 % zu erwarten, zu denen beide Baumarten beitragen. Auf nährstoffreichen, frischen und feuchten Standorten, fallen die Mischungsreaktionen eher negativ aus und können sich auf minus 10 % belaufen, wobei die Zuwachsverluste vor allem auf die Eiche zurückzuführen sind. Zwischen diesen Extremata liegen Standorte mit Zuwachsgewinnen durch Mischung von 10 %. Insgesamt nimmt der Produktivitätsgewinn durch Mischung von armen zu reichen Standorten systematisch ab.

Bei jetzigem Informationsstand sehen wir die Höhenbonität als Indikator für die Standortbedingungen. Geringe Höhenbonitäten repräsentieren arme Standorte (trocken und nährstoffarm) und überlegene Höhenbonitäten fruchtbare Standorte (frisch und nährstoffreich). Setzen wir die Höhenbonitäten mit solchen Standortbedingungen gleich, so lassen sich die Resultate der Mischungsanalysen vereinfacht in einem Ökogramm abbilden (vgl. Abbildung 8). Dieses verdeutlicht, wie die Zuwachsgewinne auf armen Standorten und Zuwachsverluste auf reichen Standorten ausfallen, und wie die einzelnen Baumarten zu diesen Gewinnen und Verlusten beitragen. Hierfür wird wiederum Gebrauch von den Kreuzdiagrammen (vgl. Abbildung 4) gemacht, die auf der linken

Ordinate die relative Produktivität der Eiche, auf der rechten Ordinate die relative Produktivität der Buche abbilden. Auf der Abszisse ist der Mischungsanteil aufgetragen.

5 Zusammenfassung

Im Mittelpunkt des Aufsatzes stehen Rein- und Mischbestände aus Eiche und Buche. Es werden die Größenordnung von Mehr- bzw. Minderzuwachsen von Eichen-Buchen-Mischbeständen im Vergleich zu benachbarten Reinbeständen dieser Baumarten untersucht, der Beitrag der Arten Eiche und Buche zu den gefundenen Mehr- und Minderzuwachsen auf Bestandesebene quantifiziert und die gefundenen Mischungsreaktionen von Eiche und Buche entlang eines ökologischen Gradienten, der von armen bis zu fruchtbaren Standorten reicht, analysiert. Das Material für die Untersuchung bilden langfristige Mischbestandsversuche aus Polen, Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Rheinland-Pfalz, Hessen, Baden-Württemberg, Bayern und aus der Schweiz. Die benachbarten Reinbestände aus Eiche und Buche dienen jeweils als Referenz für die Ableitung von Mehr- und Minderzuwachsen dieser Baumarten in der Mischung. Gefundene Mehr- und Minderzuwächse werden in Abhängigkeit von der Höhenbonität analysiert. Die Eiche zieht insbesondere auf ärmeren Standorten Vorteile aus der Mischung mit Buche. Das trifft andersherum auch auf die Buche zu. Auf fruchtbaren Standorten verlieren beide Arten in Mischung an Produktivität gegenüber den benachbarten Reinbeständen. Auf armen Standorten überwiegt die gegenseitige Förderung mit durchschnittlichen Produktivitätsreaktionen von +20-30 %; auf fruchtbaren Standorten lösen Konkurrenz und Antagonismus zwischen den Arten Produktivitätsverluste von durchschnittlich 5 % aus. Dieses Reaktionsmuster entspricht den Vorhersagen der Stress-Gradienten-Hypothese. Die Ergebnisse unterstreichen, dass sich die vielfältigen Mischungsreaktionen erst durch standortübergreifende Untersuchungen zu einem Gesamtbild zusammenfügen. Verallgemeinerbare Aussagen über baumartenspezifische Reaktionen erfordern konsequentes Faktensammeln und institutionsübergreifende Analysen. Die Ausschöpfung von Mischungseffekten in der Praxis bedingt die Kenntnis der standortspezifischen Mischungsreaktion. Es wird dargelegt, wie sich die Ausprägung der standortspezifischen Mischungsreaktionen (Gewinne bzw. Verluste) beispielsweise durch Ökogramme oder Entscheidungsbäume für die praktische Verwendung vereinfacht darstellen lassen.

6 Danksagung

Mein besonderer Dank geht an meinen Mitarbeiter, Peter Biber, der die vorliegenden Ergebnisse anlässlich der Jahrestagung der Sektion Ertragskunde in Cottbus vom 06.-08.06.2011 wegen Terminüberschneidung an meiner Stelle vorgetragen hat. Außerdem danke ich Hermann Spellmann/NW-FVA Göttingen, Hans-Peter-Ehrhart/FAWF Trippstadt, Ulrich Kohnle/FVA Freiburg, Andreas Zingg/WSL Birmensdorf und Kamil Bielak, Michal Zasada, und Arkadiusz Bruchwald/Universität Warschau für die Bereitstellung wertvoller Datensätze langfristiger Versuche in Rein- und Mischbeständen aus Eiche und Buche.

7 Literatur

- AAS, G.: *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Traubeneiche. In: Schütt, P., Roloff, A., Weisgerber, H., Lang, U. M., Stimm, B. (Ed.): Enzyklopädie der Holzgewächse: 1-15. Wiley-VCH, Weinheim, 2000
- AAS, G.: *Quercus robur* L., Stieleiche. In: Schütt, P., Roloff, A., Weisgerber, H., Lang, U. M., Stimm, B. (Ed.): Enzyklopädie der Holzgewächse: 1-14. Wiley-VCH, Weinheim, 2002
- ANDRÉ, F., JONARD, M., PONETTE, Q.: Precipitation water storage capacity in a temperate mixed oak-beech canopy, *Hydrol. Process.* 22: 4130-4141, 2008
- ASSMANN, E.: Waldtragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, 490 p, 1961
- BURSCHEL, P., KÜRSTEN, E., LARSON, B.C.: Die Rolle von Wald und Forstwirtschaft im Kohlenstoffhaushalt, *Forstl Forschungsber München* 126, 135 p, 1993
- CALLAWAY, R. M. UND WALKER, L. R.: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965, 1997
- GRUNDNER, F. UND SCHWAPPACH, A.: Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Bestände. Verlag Paul Parey, Berlin, 216 p., 1952
- HARPER, J. L.: Population Biology of Plants. Academic Press, London, New York, pp. 776-778, 1977
- HEIN, S. UND DHÔTE, J. F.: Effect of species composition, stand density and site index on the basal area increment of oak trees (*Quercus* sp.) in mixed stands with beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern France, *Ann. For. Sci.* 63: 457-467, 2006
- JONARD, M., ANDRÉ, F., PONETTE, Q.: Tree species mediated effects on leaf litter dynamics in pure and mixed stands of oak and beech, *Can. J. For. Res.* 38: 528-538, 2008

- KELTY, M. J.: Comparative productivity of monocultures and mixed stands. In: Kelty MJ, Larson BC, Oliver CD (eds) The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 125-141, 1992
- KNIGGE, W., SCHULZ, H.: Grundriss der Forstbenutzung. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 584 p, 1966
- LEVY, G., BECKER, M., DUHAMEL, D.: A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: radial growth in the centre and northwest of France. *Forest Ecol & Manag.* 55: 51-63, 1992
- MAYER, H.: Wälder Europas, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 691 p, 1984
- PARELLE, J., BRENDEL, O., BODÉNÈS, C., BERVEILLER, D., DIZENGREMEL, P., JOLIVET, Y., DREYER, E.: Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Quercus robur* L.). *Ann. Sci. For* 63: 849-859, 2006
- PARELLE, J., BRENDEL, O., JOLIVET, Y., DREYER, E.: Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*). *Tree Physiology* 27: 1027-1034, 2007
- PRETZSCH, H.: Forest dynamics, growth and yield. From measurement to model, Springer, Berlin, Heidelberg, 664 p, 2009
- PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., DONG, P. H., KOHNLE, U., NAGEL, J., SPELLMANN, H., ZINGG, A.: Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67, DOI:10.1051/forest/2010037, 2010
- SARIYILDIZ, T. UND ANDERSON, J. M.: Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study, *Soil Biology and Biochemistry* 35 (3): 391-399, 2003
- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E-D.: Forest diversity and function. *Ecol Studies* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 399 p, 2005
- VANDERMEER, J.: The ecology of intercropping, Cambridge University Press, UK, 237 p, 1989
- WATT, A. S.: Competition between ash, oak and beech, *Journal of Ecology*, 12 (2): 193-202, 1924
- WIEDEMANN, E.: Der Eichenbestand mit Buchenunterwuchs, *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* 74: 305-335, 1942
- WIEDEMANN, E.: Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 1951