
Produktivitätsrelation zwischen Fichte und Fichte/Buche – Konsequenzen angesichts des Klimawandels

Hans Pretzsch

Schlüsselwörter: Fichte, Buche, Mischungseffekt, Konkurrenz, Zuwachs

Zusammenfassung: Der Beitrag versucht, bisher existierende Mosaiksteine über Wechselwirkungen zwischen Fichte und Buche zu einem Gesamtbild zusammenzufügen. Es wird gezeigt, dass die Baumarten Fichte und Buche in Mischung, je nach Standortsbedingungen, deutlich weniger, aber auch deutlich mehr Zuwachsleistung pro Fläche und Zeit erbringen können als die jeweiligen Reinbestände. Die Daten werden angesichts des Klimawandels auf der Basis von 23 langfristigen Versuchsflächen entlang eines weiten ökologischen Gradienten erhoben, der von der Schweiz über Süd- und Norddeutschland bis nach Polen reicht. Die Analyse des Zusammenhangs zwischen Mischungseffekt und Bestandesmerkmalen zeigt für die Fichte, dass eine Beimischung von Buche je nach Höhenbonität der Fichte einen positiven oder negativen Mischungseffekt bewirken kann. Auf armen Standorten übt die Beimischung der Buche einen positiven Mischungseffekt aus, der mit zunehmendem Buchenanteil ansteigt. Auf Fichten-Hochleistungsstandorten kann die Beimischung von Buche den Bestandeszuwachs negativ beeinflussen. Auf mittleren bis guten Standorten ist der Mischungseffekt für die Fichte eher neutral und läuft auf einen reinen Ersatzeffekt hinaus. Bei der Buche ist das Reaktionsmuster anders. Auch hier hängt der Mischungseffekt von der Standortsqualität ab; allerdings ist auf armen Standorten mit einer wesentlich geringeren Mischungsreaktion zu rechnen als auf fruchtbaren Standorten. Im Unterschied zur Fichte fällt der Mischungseffekt insgesamt größer, positiver und seltener negativ aus. Offenbar fördert die Beimischung von Buchen das Wachstum der Fichte auf armen Standorten. Auf Grund der Konkurrenzreduktion der Buche fördert eine Beimischung der Fichte besonders auf wüchsigen Standorten dagegen das Wachstum der Buche. Dass die Fichte auf ärmeren Standorten von der Buchenbeimischung deutlich profitiert, auf fruchtbaren Standorten aber sogar Einbußen erleiden kann, wird folgendermaßen interpretiert: Auf ärmeren Standorten dominieren die positive Effekte der verbesserten Nährstoffversorgung wegen der Begünstigungswirkung der Buche. Auf fruchtbaren Standorten dagegen dominieren negative Effekte, da die Buche dort ihre überlegene Expansionskraft im Kronen- und Wurzelraum zu Lasten der Fichte ausspielen kann. Die Buche pro-

fitiert auf fruchtbaren Standorten von der Fichtenbeimischung deutlich, auf ärmeren Standorten dagegen hat sie weniger Vorteil. Dies lässt folgende Vermutung zu: Auf fruchtbaren Standorten ist die intraspezifische Konkurrenz im Buchen-Reinbestand am größten, deshalb fällt auch die Konkurrenzreduktion auf Grund der Beimischung der Fichte am deutlichsten aus. Dagegen ist auf ärmeren Standorten der intraspezifische Ausscheidungskampf geringer, die Struktur reicher und damit auch die entspannende Wirkung einer Fichtenbeimischung zur Buche nicht so groß. Die Ergebnisse und die getroffene Interpretation korrespondieren mit dem von Holmgren et al. (1997) sowie Callaway und Walker (1997) eingeführten konzeptionellen Modell, wonach Begünstigung am deutlichsten auf ärmeren, limitierten Standorten zu finden ist und Konkurrenzreduktion durch Mischung am deutlichsten auf reichen, fruchtbaren Standorten auftritt.

Fragestellung

Wissenslücken über die Struktur und das Funktionieren von Waldökosystemen werden häufig erst dann alarmierend wahrgenommen und fieberhaft bearbeitet, wenn Störfaktoren die Waldökosysteme in Gefahr bringen. Geeignete Anpassungsmaßnahmen an Störfaktoren müssen dann unvermittelt entwickelt werden, obwohl das System selbst unter Normalbedingungen kaum verstanden ist. Man stelle sich eine Herzoperation zur Behebung von Rhythmusstörungen vor, ohne dass eine ausgereifte Modellvorstellung über Aufbau und Funktion des gesunden Herzens vorläge; dann wird klar, was gemeint ist und in welcher Lage sich die Forstwissenschaft und Forstwirtschaft etwa im Unterschied zur Medizin leider häufig befinden.

Bedauerlicherweise wird der Wald in seiner volkswirtschaftlichen Bedeutung chronisch unterschätzt und folglich seine Beforschung erst dann hochgefahren, wenn Schaden droht. So braucht es erst Waldgefährdungen wie sie in den letzten Jahrzehnten u. a. atmosphärische Stoffeinträge, Grundwasserabsenkungen oder Klimaänderungen auslösten, für die notwendige Forschungsförderung, Beseitigung von Wissenslücken,



Abbildung 1: Fichten- Buchen-Mischbestand Zwiesel 111 Parzelle 3 (Foto: L. Steinacker)

Wissenssynthese und letztlich für die Entwicklung einer ersten Ökosystemtheorie.

Mit der aktuellen Frage, inwieweit Mischbestände zur Risikostreuung, Anpassung an Klimawandel oder gar Minderung des Klimawandels beitragen können, gerät die Forstwissenschaft erneut in die skizzierte Lage und Bringschuld. Die Forstwissenschaft ist weit davon entfernt, Mischung, Ursache und Ausmaß von Mischungseffekten oder gar die Ursachen von Mischungseffekten unter stabilen Standortsbedingungen verstanden zu haben. In dem Übergang zu Mischbeständen, die bisher selbst unter Normalbedingungen kaum verstanden sind, wird nun aber angesichts des Klimawandels eine wirksame Anpassungsmaßnahme vermutet. Für die Einschätzung, inwieweit eine Baumartenmischung Zuwachsreaktionen, Störungen, Risiken bei künftigen Standortsänderungen abpuffern kann, sollte auf dem bisher vorliegenden Wissen über den Zusammenhang zwischen Standort und Mischungsdynamik aufgebaut werden. Voraussetzung dafür ist, ein solches Wissen zusammenzutragen, auszuwerten und als konzeptuelles Modell zusammenzufassen; und genau hierzu soll im Folgenden beigetragen werden.

Dieser Beitrag will, aufbauend auf den Daten langfristiger Versuchsflächen, das Wissen über die Produktivität der Mischung Fichte/Buche im Vergleich zu den jeweiligen Reinbeständen zusammenfassen und zu einer ersten Modellvorstellung bündeln. Im Mittelpunkt stehen eventuelle positive oder negative Mischungseffekte und deren Abhängigkeit von den bisher herrschenden Wuchsbedingungen. Die Daten wurden entlang eines ökologischen Gradienten erhoben, der warme/trockene und kühle/feuchte Standorte sowie gut und schlecht mit Nährstoffen versorgte Standorte abdeckt. Wird aus diesen Versuchen die Wirkung des Standortes auf die artspezifische Konkurrenz im Mischbestand, die Stresstoleranz und eventuelle Mehr- oder Minderleistungen von Misch- gegenüber Reinbeständen herausgearbeitet, lässt das auch Schlussfolgerungen über die Wirkung von Standortsveränderungen auf Mischbestände zu. In unserem Zusammenhang interessiert insbesondere, inwieweit Mischung eine Verstärkung oder aber eine Abpufferung von Produktionsverlusten erwarten lässt, wenn sich Ressourcenversorgung oder Umweltbedingungen z. B. auf Grund des Klimawandels verändern.

Die Frage, ob Mischbestände mehr Zuwachs leisten als Reinbestände, beantworteten schon die Gründerväter der Forstwissenschaft unterschiedlich. Hartig (1791) verneinte und Cotta (1828) bejahte sie. Die zahlreichen bis in die Gegenwart reichenden Leistungsvergleiche auf Bestandesebene erbrachten selbst für die im deutschsprachigen Raum am gründlichsten erforschte Mischung aus Fichte und Buche bisher kein klares Bild (Assmann 1961; Burger 1941; Kennel 1965; Mettin 1985; Petri 1966; Wiedemann 1942). Neuere Arbeiten setzen auf Biogruppen- oder Baumebene an und enthüllen das baumartenspezifische Konkurrenzverhalten in Mischung (Keltly und Cameron 1995; Rothe 1997; Pretzsch und Schütze 2005, 2009). Allerdings erbrachten auch solche Feinanalysen bisher noch keine allgemeingültigen Aussagen, Gesetzmäßigkeiten oder gar theoretischen Grundlagen über die flächenbezogene Produktivität von Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen (Scherer-Lorenzen et al. 2005).

Die Gründe für das noch immer mangelhafte Wissen über Mischungseffekte und deren Abhängigkeit von Standortsbedingungen liegen u.a. in der uneinheitlichen Fragestellung bisheriger Arbeiten. Bei Petri (1966) beispielsweise stehen Strukturunterschiede zwischen Rein- und Mischbestand, bei Kennel (1965) Zuwachsunterschiede und bei von Lüpke und Spellmann (1997) sowie Spellmann (1996) Stabilitätsunterschiede zwischen Rein- und Mischbestand im Mittelpunkt. Weiter stützen

sich bisherige Berichterstattungen auf eine uneinheitliche Auswertungsmethodik; beispielsweise basieren Angaben zu Mischungsreaktionen teils auf Vergleichen mit benachbarten Reinbeständen (Kennel 1965), teils auf Vergleichen mit Ertragstafeln (Wiedemann 1942, 1951). Aber auch wenn dieselbe Referenz verwendet wurde, gründen Vergleiche manchmal auf Volumenzuwächsen (Wiedemann 1942; Rothe 1997), manchmal auf Biomassenzuwächsen (Kennel 1965; Pretzsch und Schütze 2005, 2009). Schließlich erschwert die zersplitterte Datenbasis, insbesondere die Ansiedlung der ohnehin nur wenigen bestehenden Versuchsfelder in unterschiedlichen Ländern und Bundesländern, an unterschiedlichen Versuchsanstalten und Instituten, eine Auswertung über Institutionen und Standortbedingungen hinweg.

Die heterogenen Ergebnisse bisheriger Mischbestandsuntersuchungen wurden mehrfach zusammengefasst (Kelty 1992; Olsthoorn et al. 1999; Pretzsch 2005) und werden hier nicht wiederholt. Dieser Beitrag will auch nicht eine weitere Einzelauswertung an die vorliegenden Befunde anreihen. Vielmehr wird am Beispiel der praxisrelevanten Mischung aus Fichte und Buche versucht, die bisherigen Mosaiksteine zu einem Gesamtbild über Mischungseffekte zusammenzufügen. Mit den publizierten Ergebnissen anderer Autoren, den Fichten-Buchen-Mischbestandsversuchen in Bayern und den dankenswerterweise von den Versuchsanstalten in Göttingen/Niedersachsen, Trippstadt/Rheinland-Pfalz, Freiburg/Baden-Württemberg und Birmensdorf/Schweiz beige-steuerten Versuchen wurde ein breites Datenmaterial zusammengeführt und nach einheitlichem Schema mit Blick auf die folgenden Fragen ausgewertet:

- In welcher Größenordnung liegen Mehr- oder Minderzuwächse der Mischbestände gegenüber den benachbarten Reinbeständen?
- Hängen Mehr- oder Minderzuwächse von den Standortbedingungen und dem Mischungsverhältnis zwischen Fichte und Buche ab?

Mit der übergreifenden Auswertung lassen sich bisher einzeln beobachtete und häufig widersprüchlich erscheinende Befunde zur Produktivitätsrelation von Rein- und Mischbeständen aus Fichte und Buche in ein Kontinuum warm-trockener bis kühl-feuchter sowie gut bis schlecht nährstoffversorgter Standorte einordnen und verstehen. Erste gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen Standort und Mischungsreaktionen sind zu erkennen.

Standortsspektrum der Versuchsfelder

Die Analyse zu Fichten-Buchen-Mischbeständen deckt mit langfristigen Versuchen in der Schweiz, in Bayern, Baden-Württemberg, Hessen, Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen und Polen ein breites Spektrum an Standorten ab (Versuchsfelder von Süden nach Norden: Murten, Galmwald, Schongau, Denklingen, Freising, Ehingen, Geislingen, Zwiesel, Morbach, Mitterteich, Daun, Dillenburg, Zobten, Uslar, Kupferhütte, Wieda, Neuenheerse, Knobben, Oderhaus und Westerhof). Das Gebiet erstreckt sich über circa 600 Kilometer von Süden nach Norden (46° bis 51° N) und 700 Kilometer von Westen nach Osten (7° bis 16° O). Die Höhenlagen reichen von 150 bis 800 Meter über NN, die Jahresmitteltemperaturen von 5,5 bis 8,5°C und die Jahressniederschläge von 700 bis 1.270 Millimeter. Vergleichsweise wärmere und trockenere Buchenstandorte im Hunsrück werden ebenso abgedeckt wie kühle und frische Fichtenstandorte im Bayerischen Wald. Beste Wuchsbedingungen für beide Baumarten finden sich auf nährstoffreichen Böden im niederschlagsreichen bayerischen Voralpenraum.

Bis auf wenige Ausnahmen wurden nur solche Versuchsanlagen einbezogen, die auf gleichem Standort eine Parzelle mit reiner Fichte, eine mit reiner Buche und mindestens einer Mischbestandsparzelle aus Fichte und Buche abdecken. Insgesamt liegen der Analyse 23 Versuche zugrunde, 52 Triplettens bestehend aus Fichte, Buche und Fichte/Buche. Der Datensatz gründet auf 207 Aufnahmeperioden. Die älteste Aufnahme reicht bis in das Jahr 1895 zurück, die jüngste Aufnahme erfolgte im Jahr 2009. Die Mischungsanteile (hergeleitet aus den Anteilen der Baumarten an der oberirdischen Biomasse, siehe Abschnitt Methoden zur Quantifizierung des Mischungseffektes) zwischen Fichte und Buche umfassen auf den Mischbestandsparzellen Mischungsverhältnisse von $m_{Fi}:m_{Bu}=0,05:0,95$; besonders häufig vertreten sind aber Verhältnisse von etwa 0,5:0,5.

Abbildung 2 gibt einen Überblick über das Leistungsspektrum der einbezogenen Versuche. Die Oberhöhe im Alter 100 (Abbildung 2a) liegt bei den Fichten-Reinbeständen zwischen $h_o = 19,7\text{--}52,1$ m (Mittelwert $h_o = 35,1$ m) und bei den Buchen-Reinbeständen bei $h_o = 18,8\text{--}45,1$ m (Mittelwert $h_o = 29,9$ m). Die Werte für den periodischen Volumenzuwachs betragen $ZV_{Fi} = 4,8\text{--}36,5$ $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ bei Fichte (Mittelwert $14,7$ $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$) und $ZV_{Bu} = 4,3\text{--}29,9$ $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ bei Buche (Mittelwert $10,5$ $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$). Die Leistungsrelation des Volumenzu-

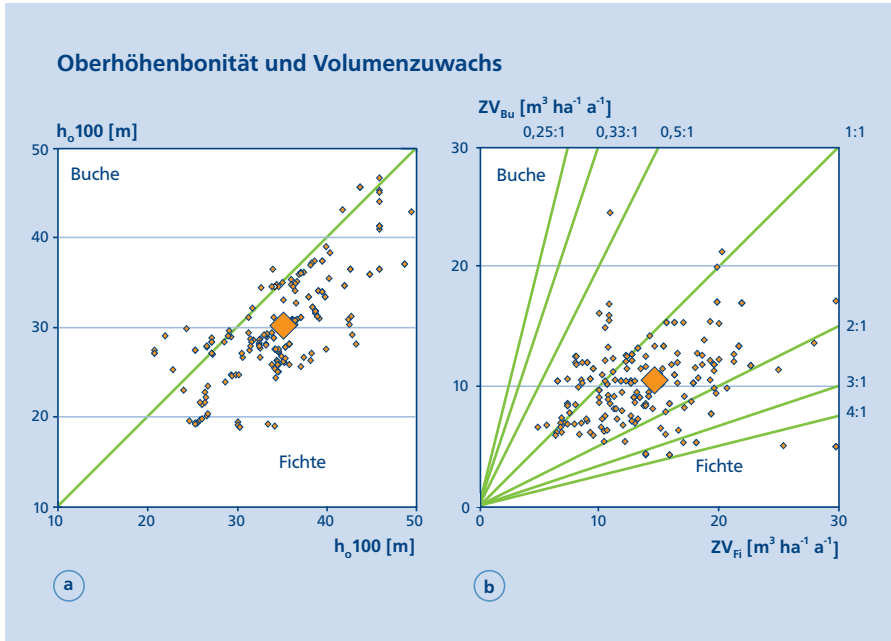


Abbildung 2: Charakteristika der Reinbestände aus Fichte und Buche, die bei der Analyse von Mischungseffekten als Referenz dienen; dargestellt ist (a) die Oberhöhenbonität der Reinbestände im Alter 100 und (b) der mittlere periodische Volumenzuwachs. Die großen Raute zeigen die Mittelwerte des Datensatzes für Fichte und Buche im Reinbestand an (h_0 Fichte 35,1 m, Buche 29,9 m; ZV Fichte $14,7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, Buche $10,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$).

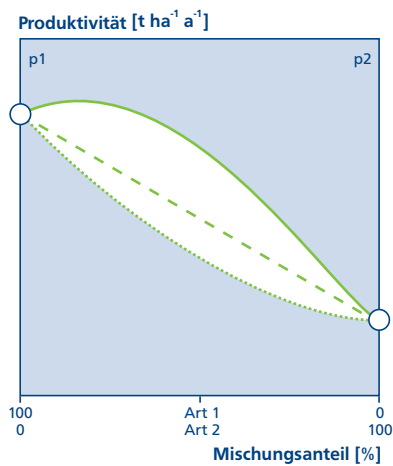


Abbildung 3: Hypothesen über den Effekt der Mischung zweier Arten auf ihre Produktivität in schematischer Darstellung; auf der linken und rechten y-Achse ist die Produktivität der Art 1 bzw. 2 (p_1 , p_2) im Reinbestand angegeben. Die x-Achse gibt den Mischungsanteil an. Liegt die Produktivität eines Mischbestandes auf der geraden Verbindungslinie (gestrichelt), so handelt es sich um einen neutralen Ersatzeffekt, liegt die Produktivität auf der von unten gesehen konvexen Linie (durchgezogen), so zeigt das einen Mehrzuwachs gegenüber dem Reinbestand an, liegt die Produktivität dagegen auf der von unten gesehen konkaven Linie (punktiert), so liegt Minderzuwachs vor.

wachses von Fichte zu Buche liegt im Wesentlichen zwischen 0,5:1,0 und 2,5:1 und geht damit weit über die von Assmann (1961, S. 351–353) beschriebene Leistungsrelation zwischen diesen Arten hinaus. Insbesondere werden auch solche Standorte (z. B. Schwäbische Alb,

Mitterteicher Basaltgebiet) abgedeckt, auf denen die Buche der Fichte im Zuwachs deutlich überlegen ist.

Methoden zur Quantifizierung des Mischungseffektes

Im Folgenden bezeichnet ZV_{Fi} und ZV_{Bu} die Zuwachseleistung von Fichte bzw. Buche im Reinbestand und $ZV_{Fi,Bu}$ die Leistung des jeweiligen Mischbestandes. Die Leistung von Fichte bzw. Buche im Mischbestand, hochskaliert auf einen Hektar, wird $ZV_{Fi,(Bu)}$ bzw. $ZV_{(Fi),Bu}$ genannt (vgl. Nomenklatur zur Analyse von Mischungseffekten bei Pretzsch und Schütze (2009)). Zum Leistungsvergleich zwischen Fichte und Buche wird der Mischungsanteil von Fichte bzw. Buche (m_{Fi} , m_{Bu}) im Mischbestand auf Basis des jeweiligen Vorrats an oberirdischer Biomasse in t ha^{-1} herangezogen.

Die Leistungsrelation ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) zwischen dem Volumenzuwachs von Fichte und Buche im Reinbestand wird über den Quotienten ZV_{Fi}/ZV_{Bu} beschrieben. Dagegen gibt $ZV_{Fi,(Bu)}/ZV_{(Fi),Bu}$ die analoge Leistungsrelation ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) für die Baumarten im Mischbestand an.

Eventuelle Mehr- oder Minderzuwächse des Gesamtbestandes werden über das Verhältnis zwischen der Leistung des Mischbestandes ($ZV_{Fi,Bu}$) und dem Erwartungswert für die Leistung des Mischbestands $\hat{ZV}_{Fi,Bu} = (ZV_{Fi} m_{Fi} + ZV_{Bu} m_{Bu})$ quantifiziert. Letztgenannter Referenzwert geht davon aus, dass Fichte und Buche im Mischbestand so wachsen wie in flächengleichen

Reinbeständen (gestrichelte Linie in Abbildung 3). Zur Bestimmung der absoluten Mehr- oder Minderzuwächse (durchgezogene bzw. punktierte Linie in Abbildung 3) wird die Differenz $ZV_{Fi,Bu} - \hat{Z}V_{Fi,Bu}$ gebildet und zur Bestimmung relativer Mehr- oder Minderzuwächse der Quotient $ZV_{Fi,Bu} / \hat{Z}V_{Fi,Bu}$. Analog zum absoluten und relativen Mehr- oder Minderzuwachs des Gesamtbestandes kann der Mischungseffekt gesondert nach Baumarten quantifiziert werden. Für die Fichte gibt die Differenz $ZV_{Fi,(Bu)} - (ZV_{Fi} m_{Fi})$ den absoluten Mischungseffekt und der Quotient $ZV_{Fi,(Bu)} / (ZV_{Fi} m_{Fi})$ den relativen Effekt an. Für die Buche repräsentieren die Terme $ZV_{(Fi),Bu} - (ZV_{Bu} m_{Bu})$ bzw. $ZV_{(Fi),Bu} / (ZV_{Bu} m_{Bu})$ den absoluten bzw. relativen Mischungseffekt an Volumenzuwachs. Analog können die absoluten und relativen Mischungseffekte an oberirdischem Biomassenzuwachs ZB für den Gesamtbestand ($ZB_{Fi,Bu} - \hat{Z}B_{Fi,Bu}$, $ZB_{Fi,Bu} / \hat{Z}B_{Fi,Bu}$) und gesondert für die Baumarten Fichte [$ZB_{Fi,(Bu)} - (ZB_{Fi} m_{Fi})$, $ZB_{Fi,(Bu)} / (ZB_{Fi} m_{Fi})$] und Buche [$ZB_{(Fi),Bu} - (ZB_{Bu} m_{Bu})$, $ZB_{(Fi),Bu} / (ZB_{Bu} m_{Bu})$] berechnet werden.

Die Auswertung wurde zum einen auf der Basis des Stammvolumens V (Schaftholz für Fichte, Derbholz für Buche) ausgeführt, zum anderen auf der Basis der Biomasse B. Zur Auswertung auf der Basis der oberirdischen Biomasse wurde ausgehend vom Stammdurchmesser in 1,30 Metern das oberirdische Baumgewicht b baumweise über Funktionen für Fichte $b=0,044d^{2,659}$ und Buche $b=0,114d^{2,503}$ (b = oberirdische Biomasse, d = Stammdurchmesser des Baumes in der Höhe 1,3 m; siehe Pretzsch und Schütze 2005) hochgerechnet. Die Be-

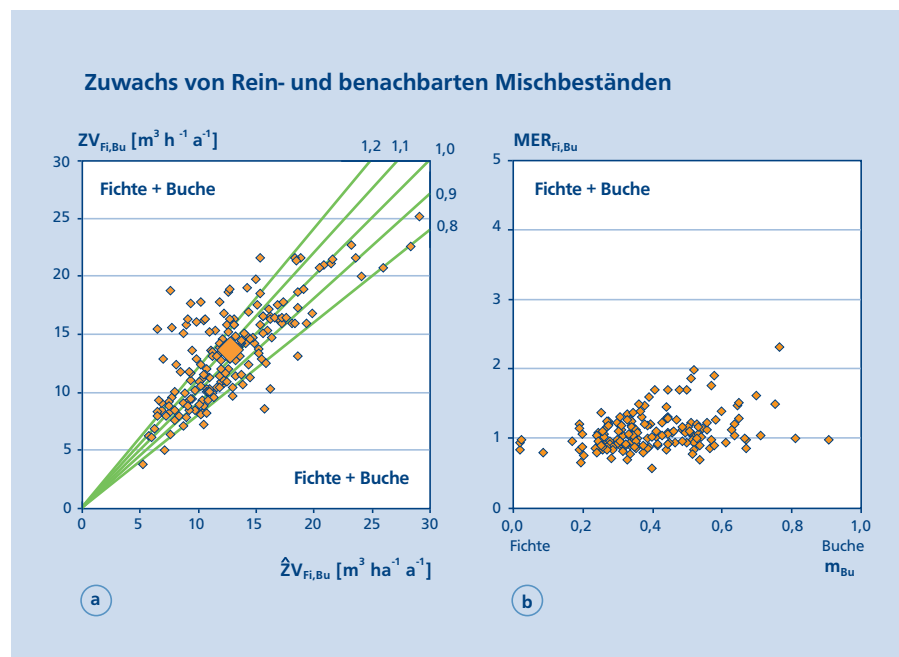
standesbiomasse B ergibt sich aus der Addition aller Einzelbaumbiomassen. Waren die Einzelbaumdimensionen im Datensatz nicht vorhanden, wurde auf der Basis der Durchmesser des Grundflächenmittelstammes (d_g) mit den genannten artspezifischen Funktionen hochgerechnet.

Größenordnung der Zuwächse der Mischbestände gegenüber den benachbarten Reinbeständen

Zuerst wird nach der absoluten Über- oder Unterlegenheit des Volumenzuwachses der Mischbestände im Vergleich zu den benachbarten Reinbeständen gefragt.

Abbildung 4a zeigt den beobachteten mittleren periodischen Volumenzuwachs ($m^3 ha^{-1} a^{-1}$) der Mischbestände über dem Erwartungswert $\hat{Z}V_{Fi,Bu}$. Je näher die eingetragenen Punkte der Winkelhalbierenden sind, umso geringer ist die Gesamtwirkung der Mischung. Im Mittel über alle Versuche liegt ein Mehrzuwachs von $+0,51 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ vor, aber sowohl Mehrzuwächse bis zu $11,06 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ als auch Minderzuwächse bis zu $-7,23 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ treten auf. Abbildung 4b zeigt die relativen Mehr- und Minderzuwächse auf der Grundlage der Biomassenzuwächse; bei neutralem Mischungseffekt (reiner Ersatzeffekt) würden alle Punkte auf der 1,0-Linie liegen. Es ist zu erkennen, dass die positiven und negativen Abweichungen von der 1,0-Linie mit zunehmendem Buchenanteil m_{Bu} zunächst ansteigen und dann bei höheren Mischungsanteilen wieder zurückgehen. Im Mit-

Abbildung 4: Zuwachs von Rein- und benachbarten Mischbeständen im Vergleich; dargestellt ist (a) der beobachtete absolute Volumenzuwachs der Mischbestände über dem Erwartungswert $\hat{Z}V_{Fi,Bu}$ und (b) der relative Mischungseffekt an oberirdischer Trockenstoffleistung ($t ha^{-1} a^{-1}$). Der absolute Mehrzuwachs des Mischbestandes beträgt im Mittel $+0,51 m^3 ha^{-1} a^{-1}$, der relative Mehrzuwachs an Biomasse beträgt $MER_{Fi,Bu} = +8\%$ (m_{Bu} steht für Mischungsanteil der Buche).



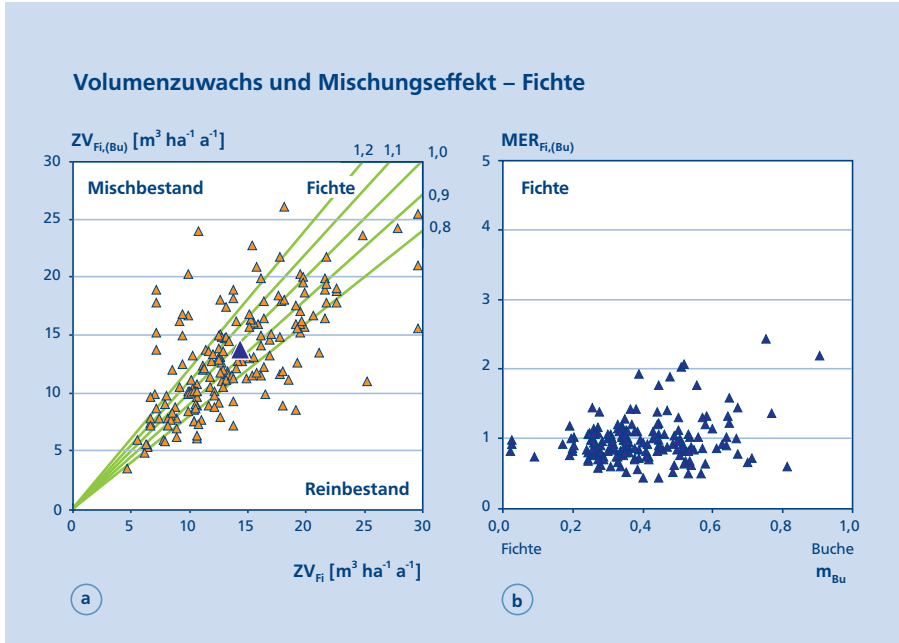


Abbildung 5: Zuwachs der Fichte im Mischbestand im Vergleich zum benachbarten Reinbestand; dargestellt ist (a) der beobachtete absolute Volumenzuwachs im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand und (b) der relative Mischungseffekt hinsichtlich der oberirdischen Trockenstoffleistung ($t ha^{-1} a^{-1}$). Der absolute Mischungseffekt der Fichte im Mischbestand beträgt im Mittel $-0,94 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ und der relative Effekt im Hinblick auf die oberirdische Trockenstoffleistung beträgt im Mittel $MER_{Fi,(Bu)} = +1 \%$.

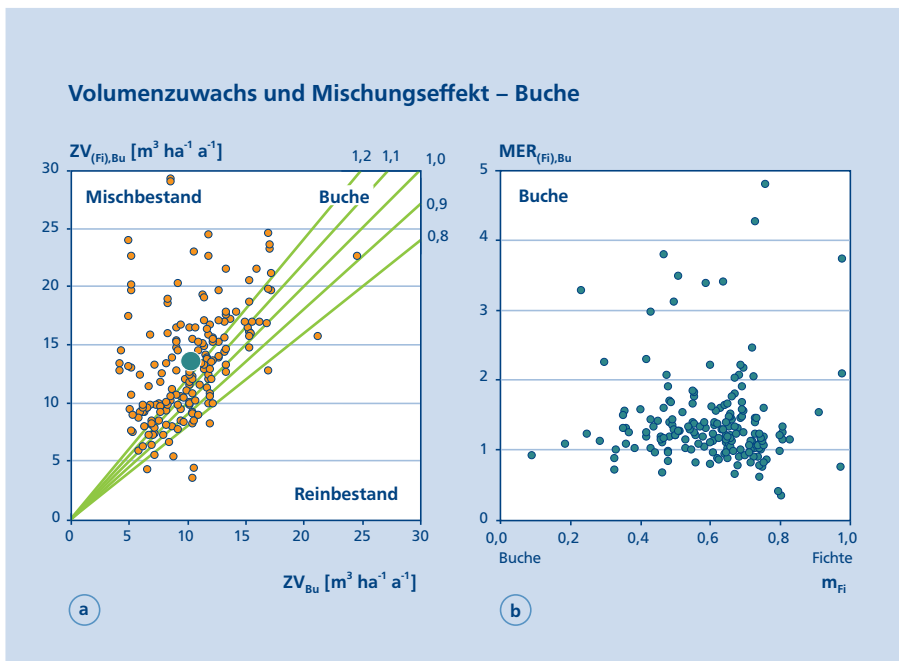
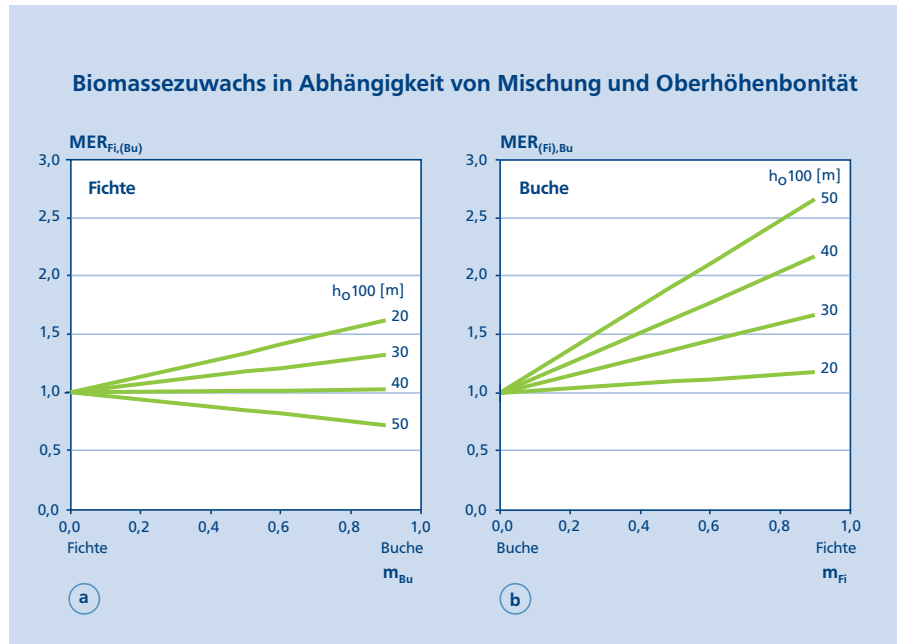


Abbildung 6: Zuwachs der Buche im Mischbestand im Vergleich zum benachbarten Reinbestand; dargestellt ist (a) der beobachtete absolute Volumenzuwachs im Mischbestand im Vergleich zum Reinbestand und (b) der relative Mischungseffekt hinsichtlich der oberirdischen Trockenstoffleistung ($t ha^{-1} a^{-1}$). Der absolute Mischungseffekt der Buche im Mischbestand beträgt im Mittel $+2,65 m^3 ha^{-1} a^{-1}$, der relative Effekt in Bezug auf die oberirdische Trockenstoffleistung beträgt im Mittel $MER_{(Fi),Bu} = 41 \%$.

tel liegt der relative Mischungseffekt bei 1,08, d. h. im Mittel über alle Flächen und Beobachtungszeitpunkte bilden die Mischbestände acht Prozent mehr oberirdischen Biomassenzuwachs als die benachbarten Reinbestände ($MER_{Fi,Bu} = 1,0$, d. h. der Mischbestand produziert wie Reinbestand, $MER_{Fi,Bu} = 1,5$ zeigt einen Mehrzuwachs von 50 Prozent gegenüber benachbarten Reinbeständen an). Aber auch besonders positive Mischungseffekte von 2,38 (Mehrzuwachs 138 %) und negative Mischungseffekte von 0,54 (Minderzuwachs 46 %) kommen vor.

Die Abbildungen 5 und 6 zeigen die entsprechenden Mehr- und Minderleistungen gesondert für die Baumarten Fichte bzw. Buche. Der Volumenzuwachs der Fichte (Abbildung 5) liegt im Mischbestand im Mittel über alle Versuche um $0,94 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ unter dem benachbarten Reinbestand. Bei besonders positivem bzw. negativem Mischungseffekt reichen die Mehr- und Minderzuwächse von $+13,11 m^3 ha^{-1} a^{-1}$ bis $-16,81 m^3 ha^{-1} a^{-1}$. Die relativen Mischungseffekte des Biomassenzuwachses liegen im Mittel bei 1,01 und reichen von 2,41 bis 0,43.

Abbildung 7: Effekt der Mischung auf den Biomassezuwachs; dargestellt ist (a) der zu erwartende Mischungseffekt für die Fichte in Abhängigkeit von der Beimischung an Buche und der Oberhöhenbonität der Fichte ($MER_{Fi,(Bu)}=1,0$, d. h. Zuwachs des Reinbestandes) und (b) der zu erwartende Mischungseffekt für die Buche in Abhängigkeit von der Beimischung an Fichte und der Oberhöhenbonität der Buche ($MER_{(Fi),Bu}=1,0$, d. h. Zuwachs des Reinbestandes).



Der Volumenzuwachs der Buche (Abbildung 6) liegt im Mischbestand im Mittel über alle Versuche um $2,65 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ über dem benachbarten Reinbestand. Bei besonders positivem bzw. negativem Mischungseffekt reichen die Mehr- und Minderzuwächse von $+14,82 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bis $-6,94 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Die relativen Mischungseffekte des Biomassezuwachses liegen bei der Buche im Mittel bei 1,41 und reichen von 4,80 bis 0,42. Der positive Mischungseffekt ist bei der Buche also weitaus deutlicher ausgeprägt als bei der Fichte.

Einfluss der Standortsbedingungen und des Mischungsverhältnisses zwischen Fichte und Buche auf den Zuwachs

Die auf der Grundlage des Biomassezuwachses nachgewiesenen relativen Mehr- und Minderzuwächse von Fichte und Buche (Abbildungen 5b und 6b) hängen mit der Bonität und den Mischungsanteilen zusammen. Zwischen dem in Biomasse gemessenen Mehr- oder Minderzuwachs und jenem in Stammzuwachs gemessenen besteht ein sehr enger linearer Zusammenhang mit Steigung geringfügig $<1,0$. Wenn der Mehrzuwachs an Biomasse insgesamt beispielsweise zehn Prozent beträgt, dann beträgt er beim Stammvolumen acht Prozent. Ähnliche Relationen gelten für den

separat betrachteten Mehrzuwachs von Fichte (10 % zu 9 %) und Buche (10 % zu 9 %). Auf Grund dieses engen Zusammenhangs wird der Zusammenhang zwischen Mischungseffekt und Bestandesmerkmalen im Folgenden nur auf der Grundlage des Biomassezuwachses dargestellt.

Der Zusammenhang zwischen dem relativen Mehr- oder Minderzuwachs an Biomasse von Fichte bzw. Buche ($MER_{Fi,(Bu)}$, $MER_{(Fi),Bu}$) und Bonität (h_o) bzw. Mischungsanteilen (m_{Fi} , m_{Bu}) lässt sich über Regressionen beschreiben, die in Abbildung 7 dargestellt sind. Abbildung 7a zeigt für die Fichte, dass eine Beimischung von Buche je nach Höhenbonität der Fichte einen positiven oder negativen Mischungseffekt bewirken kann. Auf armen Standorten übt die Beimischung der Buche einen positiven Mischungseffekt aus, der mit zunehmendem Buchenanteil ansteigt. Auf Fichten-Hochleistungsstandorten kann sich die Beimischung von Buche negativ auf den Bestandeszuwachs auswirken. Auf mittleren bis guten Standorten ist der Mischungseffekt für die Fichte eher neutral und läuft auf einen reinen Ersatzeffekt hinaus.

Bei der Buche ist das Reaktionsmuster entgegengesetzt (Abbildung 7b). Auch hier hängt der Mischungseffekt von der Höhenbonität ab, allerdings ist auf armen Standorten mit einer wesentlich geringeren Mischungseffekt zu rechnen als auf fruchtbaren Standorten. Unterschiede zur Fichte bestehen weiter darin, dass der Mischungseffekt insgesamt größer ist, positiver ausfällt und nur selten negative Werte annimmt. Die Regression deckt negative Mischungseffekte, wie sie aus den Originaldaten vereinzelt hervorgehen (Abbildung 6b) gar nicht mit ab. Die statistischen Zusammenhänge sind schwach und dienen hier eher der Bildung einer ersten Arbeitshypothese und weniger der Generalisierung oder gar weit reichenden Prognose. Die erste Arbeitshypothese wird auf Abbildung 8 grafisch skizziert. Dort werden die Befunde in Ökogramme eingetragen, die die Wuchsbedingungen der Baumarten Fichte (Abbildung 8a) bzw. Buche (Abbildung 8b) von minimal bis optimal aufspannen und auch schematisch die Limitierung durch Wasser bzw. mineralische Nährstoffe abbilden. Im Falle der Fichte (Abbildung 8a) sind die Mischungseffekt mit +20 bis +40 Prozent dann besonders groß, wenn die Bestände schwachwüchsig sind. Dagegen sind auf gutwüchsigen Standorten eher Zuwachseinbußen von -10 bis -30 Prozent zu erwarten. Bei der Buche (Abbildung 8b) können nahe der Limitierung nur geringe Verbesserungen oder neutrale Reaktionen (-20 bis +10 %) bei Beimischung von Fichten nachgewiesen werden. Dagegen treten bei guten Wuchsbedingungen positive Mischungseffekte von +40 bis +60 Prozent auf. Offenbar fördert die Beimischung von Buchen

das Wachstum der Fichte auf armen Standorten. Auf Grund der Konkurrenzreduktion der Buche fördert eine Beimischung der Fichte besonders auf wüchsigen Standorten dagegen das Wachstum der Buche. Ausgehend von den baumartenspezifischen Mischungseffekten $MER_{Fi,(Bu)}$ und $MER_{(Fi),Bu}$ kann der Gesamteffekt der Mischung $MER_{Fi,Bu}$ berechnet werden als relativer Mischungseffekt $MER_{Fi,Bu} = MER_{Fi,(Bu)} \times m_{Fi} + MER_{(Fi),Bu} \times m_{Bu}$. Aus der Multiplikation der relativen Mischungseffekte mit dem für die jeweilige Bonität gültigen Biomassezuwachs ergibt sich der absolute Mischungseffekt in Abhängigkeit von der Bonität der Fichte und Buche sowie dem Mischungsanteil. Dabei ist zu beachten, dass $m_{Bu} = 1 - m_{Fi}$. Angenommen der Biomassezuwachs von Fichte bzw. Buche im Reinbestand beträgt ZB_{Fi} und ZB_{Bu} , dann ergibt sich für den absoluten Mischungseffekt (MEA = Mischungseffekt absolut) $MEA_{Fi,Bu} = MER_{Fi,(Bu)} \times m_{Fi} \times ZB_{Fi} + MER_{(Fi),Bu} \times m_{Bu} \times ZB_{Bu}$.

Abbildung 9 zeigt beispielhaft den Gesamteffekt der Interaktion zwischen Fichte und Buche für Standorte unterschiedlicher Bonität. Dargestellt ist der absolute Biomassezuwachs ($t\ ha^{-1}\ a^{-1}$) für Fichte bzw. Buche im Reinbestand jeweils am linken bzw. rechten Rand der Grafiken. Dazwischen kann die Leistung des Mischbestandes bei unterschiedlichen Mischungsanteilen abgelesen werden. Der Gesamteffekt der Mischung hängt ab von den absoluten Zuwächsen von Fichte und Buche, den jeweiligen Bonitäten dieser Baumarten und ihrem Mischungsanteil.

Zuwachs und Standortsbedingungen

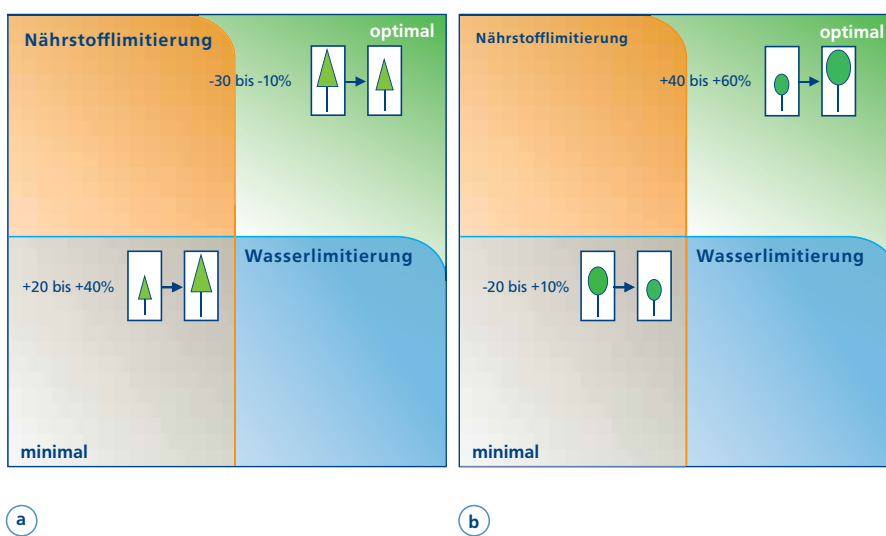


Abbildung 8: Mehr- bzw. Minderzuwachs von (a) Fichte und (b) Buche im Mischbestand in Abhängigkeit von den Standortbedingungen; die Fichte profitiert von der Mischung mit Buche am deutlichsten auf trockenen, nährstofflimitierten Standorten. Die Buche profitiert von der Beimischung am deutlichsten auf guten Buchenstandorten, weil dort die Reduktion der intraspezifischen Konkurrenz am größten ist.

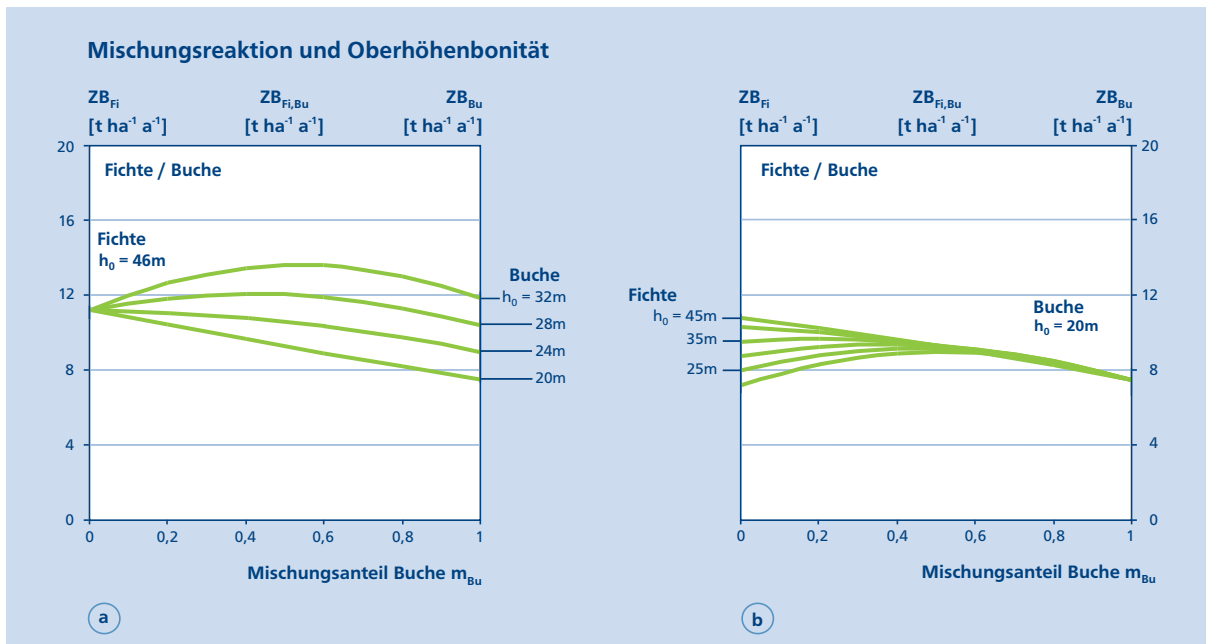


Abbildung 9: Gesamteffekt der Mischung auf den Biomassezuwachs in Abhängigkeit von Mischungsanteil und Höhenbonität von Fichte und Buche; dargestellt ist (a) die je nach Höhenbonität negative bis positive Mischungsreaktion, die sich aus der Einmischung von Buchen in bestwüchsige Fichtenbestände ergibt und (b) die zunehmend positive Mischungsreaktion, die sich bei abnehmender Bonität der Fichte einstellt.

Auf erstklassigen Fichtenstandorten (Abbildung 9a) finden wir je nach Bonität der Buche unterschiedliche Reaktionsmuster in der Mischung. Sie reichen von einem Mehrzuwachs bei hoher Buchenbonität über einen neutralen Mischungseffekt auf mittleren Standorten bis zu einem negativen Mischungseffekt auf ungünstigen Buchenstandorten. Damit werden Mischungsreaktionen wie Mehrzuwachs, neutraler Mischungseffekt und Minderzuwachs in einem Kontinuum abgebildet. Je nach Leistungsrelation zwischen den Baumarten kann das eine oder andere Reaktionsmuster beobachtet und prinzipiell über die zuletzt genannte sehr einfache Funktion beschrieben werden.

Diese Standortsabhängigkeit des Mischungseffektes hat u. a. Konsequenzen für die Bestandesreaktion auf Limitierung (z. B. periodische Trockenheit, Klimaänderungen). Abbildung 9b zeigt, dass Fichtenbestände unter günstigen Wuchsbedingungen kaum positive Zuwachsreaktionen auf eine Beimischung von Buche zeigen. Je

geringer die Bonität der Fichte wird, desto positiver wird der Förderungseffekt der Buche auf die Fichte. Während die obere Linie im Kurvenbündel auf Abbildung 9b fast den Verlauf einer Geraden hat, repräsentiert die untere Linie eine von unten gesehen konkave und eingipflige Verlaufsform, die gleichbedeutend mit einem Mehrzuwachs des Mischbestandes von circa 20 Prozent ist. Auf der Abbildung ist zu erkennen, dass der Förderungseffekt und positive Mischungseffekt umso größer wird, je ungünstiger die Wuchsbedingungen und je gravierender die Limitierung der Fichte ist. Das steht im Einklang mit dem u. a. von Holmgren et al. (1997) sowie Callaway und Walker (1997) eingeführten konzeptuellen Modell, wonach eine Begünstigung am deutlichsten auf ärmeren, limitierten Standorten zum Ausdruck kommt.

Interpretation der Ergebnisse

In der Vergangenheit setzten Mischbestandsanalysen im Wald meist bei unmittelbar praxisrelevanten Variablen wie z. B. beim Vergleich der Volumenproduktion, Stammqualität und Bestandesstabilität an. Das Abschneiden von Mischbeständen hinsichtlich dieser Größen ist für die forstliche Praxis natürlich höchst relevant. Solange die Mischbestandsforschung allerdings allein von dieser Seite her aufgerollt wird und Analysen der Biomasseproduktion mit dem Einwand abgetan wurden, diese seien nicht relevant, blieb der Weg zu grundlegenden ersten Gesetzmäßigkeiten der Misch-

bestandsdynamik und -leistung verstellt. Nach hiesiger Auffassung sollte am Beginn die Quantifizierung der Stoffproduktion im Rein- und Mischbestand stehen. Stammqualität oder Derbholzvolumen sind wohl forstpraktisch von Bedeutung, für das Verständnis von Konkurrenz und Fitness im Darwin'schen Sinne aber weniger zielführend. Erst gilt es auf der Basis der Biomasseproduktion Struktur, Interaktionen und Stoffallokation zu verstehen; dann werfen die gefundenen Zusammenhänge praxisrelevante Größen als Nebenprodukte ab.

In dieser Arbeit wurde nur das Nettoergebnis der Interaktionen erfasst. Über die Ursachen der aufgedeckten Mehr- oder Minderzuwächse kann nur spekuliert werden. Werden Fichte und Buche gemischt, kann das zum einen negative und positive Folgen für die Produktivität der Fichte (im Vergleich zum Reinbestand) haben. Hinter negativen Konkurrenzeffekten von Buchen auf Fichten kann sich die Beschattungswirkung eingemischter Buchen verbergen, die die Entwicklung der Fichten im Vergleich zum Reinbestand verzögern (Kenel 1965). Konkurrenz kann auch auf die tiefreichende Durchwurzelung der Buche zurückgehen, die den Wurzelraum der Fichte einengt und damit ihre Wasser- und Nährstoffversorgung im Mischbestand begrenzt (Rothe 1997). Als positiver Effekt, der zur Begünstigung der Fichte in Beimischung von Buche führt, wurde wiederholt der verbesserte Stoffumsatz bei Einmischung der Buche nachgewiesen. Zur Umsatzsteigerung tragen primär die im Vergleich zu den Fichtennadeln leichter zersetzbare Buchenstreu bei (Wiedemann 1942), die tiefere Wurzelung der Buche und die reichere Bodenflora unter Buchen, die sich in den unbelaubten Phasen des Frühjahres entwickeln kann (Wiedemann 1951)

Zum anderen kann die Mischung von Fichte und Buche negative und positive Folgen für die Buche haben. Konkurrenz und damit verbundene Produktionsminderung entsteht der Buche vor allem auf Grund der zu meist überlegenen Höhenwuchsleistung der Fichte und Vorenthaltung der Strahlung (Pretzsch und Schütze 2005, 2009). Eine wirkungsvolle Förderung und Produktionssteigerung der Buche im Mischbestand gegenüber dem Reinbestand wird anhand von Konkurrenzreduktion ermöglicht (Kely 1992). Auf Grund der großen intraspezifischen Konkurrenz in Buchenreinbeständen und der geringen Selbsttoleranz der Buche im Vergleich zu allen anderen einheimischen Baumarten (Pretzsch und Biber 2005; Zeide 1985) bedeutet die Beimischung jeder anderen Art eine Konkurrenzreduktion für die Buche. Werden im Buchenreinbestand Artgenossen von Fich-

ten ersetzt, verändert sich die im Reinbestand vorherrschende Hallenstruktur hin zu einer stärker mit Lichtschächten aufgelockerten Bestandesstruktur, in der auch zwischen- und unterständige Buchen Platz haben (Otto 1994).

Die nach Baumarten differenzierten Befunde zum Mischungseffekt (Abbildungen 5 und 6) repräsentieren das Nettoergebnis von Konkurrenz- und Begünstigungswirkung der Mischung je Baumart, ohne dass die negative und positive Komponente im Einzelnen aufgedeckt werden kann. Die Gesamtleistung der Mischbestände im Vergleich zu den benachbarten Reinbeständen (Abbildungen 4 und 9) bilanziert quasi die Einzeleffekte der Baumarten.

Dass die Fichte auf ärmeren Standorten von der Buchenbeimischung deutlich profitiert, auf fruchtbaren Standorten aber sogar Einbußen erleiden kann, wird folgendermaßen interpretiert: Auf ärmeren Standorten dominieren die positive Effekte der verbesserten Nährstoffversorgung wegen der Begünstigungswirkung der Buche. Auf fruchtbaren Standorten dagegen dominieren negative Effekte, da die Buche dort ihre überlegene Expansionskraft im Kronen- und Wurzelraum zu Lasten der Fichte ausspielen kann.

Die Buche profitiert auf fruchtbaren Standorten von der Fichtenbeimischung deutlich, auf ärmeren Standorten dagegen hat sie weniger Vorteil. Dies lässt folgende Vermutung zu: Auf fruchtbaren Standorten ist die intraspezifische Konkurrenz im Buchen-Reinbestand am größten, deshalb fällt auch die Konkurrenzreduktion durch Beimischung der Fichte am deutlichsten aus. Dagegen ist auf ärmeren Standorten der intraspezifische Ausscheidungskampf geringer, die Struktur reicher (Pretzsch 2009) und damit auch die entspannende Wirkung einer Fichtenbeimischung nicht so groß.

Die Ergebnisse und die getroffene Interpretation korrespondieren mit dem von Holmgren et al. (1997) sowie Callaway und Walker (1997) eingeführten konzeptuellen Modell, wonach Begünstigung am deutlichsten auf ärmeren, limitierten Standorten zu finden ist und Konkurrenz und damit auch Konkurrenzreduktion auf Grund von Mischung am deutlichsten auf reichen, fruchtbaren Standorten auftritt.

Mischungseffekte im Verlauf der Bestandesentwicklung

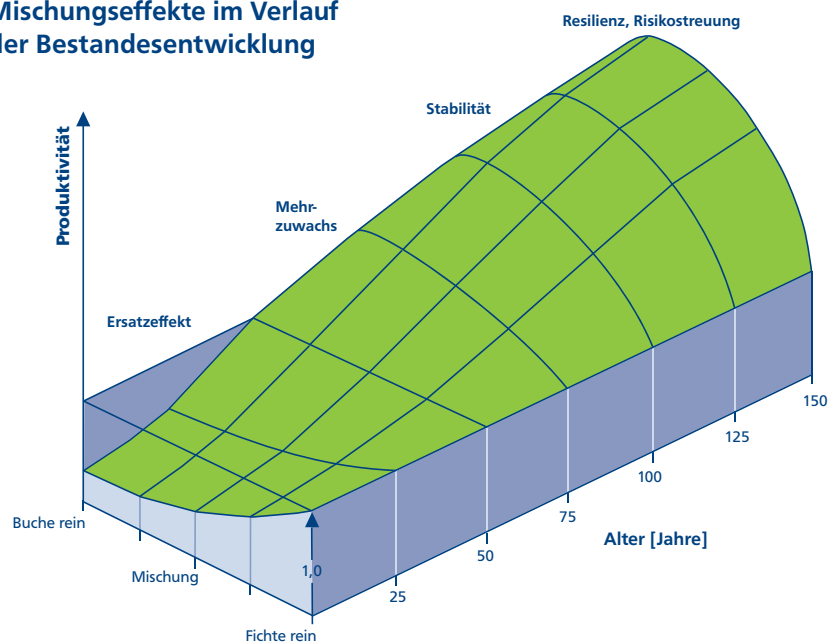


Abbildung 10: Mögliche Veränderung des Mischungseffektes zwischen Fichte und Buche im Verlaufe der Bestandesentwicklung in schematischer Darstellung

Schlussfolgerungen

Die hier behandelte Interaktion zwischen Mischbaumarten durch gegenseitige Förderung oder Konkurrenzreduktion bildet nur einen möglichen Mischungseffekt neben vielen anderen, die im Verlauf des Bestandeslebens auftreten können. Ob die Mischung positiv oder negativ in der Produktivität abschneidet, hängt ganz wesentlich davon ab, in welchem Zeitraum der Bestandesentwicklung (z. B. Jugendstadium, Zerfallsphase), wie lange (z. B. Zwei-Jahres-Periode im Gewächshaus oder 50-Jahres-Periode auf langfristigen Versuchsflächen) und unter welchen Rahmenbedingungen (Gewächshaus oder Freiland, stark oder gering risikobehafteter Standort usw.) die Mischung analysiert wird.

Abbildung 10 zeigt schematisch, wie sich bei einer Mischung aus Fichte und Buche die Produktivität im Vergleich zu den jeweiligen Reinbeständen (rechter bzw. linker Randbereich des Diagramms) im Verlaufe der Bestandesentwicklung ändern kann.

In den ersten Jahren dominiert in dem Beispiel der reine Ersatzeffekt: Der Fichten-Reinbestand ist dem Buchen-Reinbestand überlegen, die Leistung der Mischbestände weist keinen positiven Wechselwirkungseffekt auf. Wenn sich die Bestände schließen und die Arten in enge Interaktion treten, können gegenseitige Förderung und Konkurrenzreduktion zu erheblichen Mehrzuwächsen gegenüber dem Reinbestand führen (konkave Kurvenform von unten). Insbesondere in der zweiten Hälfte des Bestandeslebens können Stabilisierung, Risikostreuung oder Resilienz eine weitere Überlegenheit der Mischung erbringen. Die in diesem Aufsatz getroffenen Aussagen zu Mischungseffekten basieren auf Rein- und Mischbeständen, die im Beobachtungszeitraum normal und ohne gravierende Störungen (d. h. ohne Zerstörung durch Borkenkäfer, Wind, Schneebruch) erwachsen sind.

Abbildung 10 verdeutlicht weiter die Bedeutung der Altersphase und Zeitspanne von Mischbestandsanalysen für die Ergebnisse: Auch unter sonst gleichen Bedingungen werden Analysen in verschiedenen Altersphasen zu divergierenden Ergebnissen kommen. Zum Verstehen der Mischung sind kurzfristige Erhebungen in allen Phasen nützlich, Konsequenzen für die Forstwirtschaft lassen sich aber vor allem aus langfristigen Beobachtungen unter Einbeziehung möglichst vieler Interaktions- und Störungseffekte ableiten.

Literatur

- Assmann, E. (1961): *Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen*. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, 490 S.
- Burger, H. (1941): *Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände*. Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 22, S. 164–203
- Callaway, R. M.; Walker, L. R. (1997): *Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities*. Ecology 78 (7), S. 1.958–1.965
- v. Cotta, H. (1828): *Anweisung zum Waldbau*. Arnoldische Buchhandlung, Dresden, Leipzig
- Hartig, G. L. (1791): *Anweisung zur Holzzucht für Förster*. Neue Akademische Buchhandlung, Marburg
- Holmgren, M.; Scheffer, M.; Huston, M. A. (1997): *The interplay of facilitation and competition in plant communities*. Ecology 78 (7), S. 1.966–1.975
- Kelty, M. J. (1992): *Comparative productivity of monocultures and mixed stands*. In: Kelty M. J.; Larson, B. C.; Oliver, C. D. (Hrsg.): *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, S. 125–141
- Kelty, M. J.; Cameron, I. R.; (1995): *Plot design for the analysis of species interactions in mixed stands*. Com For Rev 74, S. 322–332
- Kennel, R. (1965): *Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand*. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 136, S. 149–161, 173–189
- v. Lüpke, B.; Spellmann, H. (1997): *Aspekte der Stabilität und des Wachstums von Mischbeständen aus Fichte und Buche als Grundlage für waldbauliche Entscheidungen*. Forstarchiv 68, S. 167–179
- Mettin, C. (1985): *Betriebswirtschaftliche und ökologische Zusammenhänge zwischen Standortskraft und Leistung in Fichtenreinbeständen und Fichten/Buchen-Mischbeständen*. Allgemeine Forstzeitschrift 40, S. 803–810
- Olsthoorn, A. F. M.; Bartelink, H. H.; Gardiner, J. J.; Pretzsch, H.; Hekhuis, H. J.; Franc, A. (1999): *Management of mixed-species forest: silviculture and economics*, IBN Scientific Contributions 15, 389 S.
- Petri, H. (1966): *Versuch einer standortgerechten, waldbaulichen und wirtschaftlichen Standortregelung von Buchen-Fichten-Mischbeständen*. Mitteilungen der Landesforstverwaltung Rheinland-Pfalz 13, 145 S.
- Pretzsch, H. (2009): *Zur Verteilung des Zuwachses zwischen den Bäumen eines Bestandes und Abhängigkeit des Verteilungsschlüssels von den Standortbedingungen*. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 180. Jg., im Druck
- Pretzsch, H.; Biber, P. (2005): *A re-evaluation of Reineke's rule and Stand Density Index*. Forest Science 51, S. 304–320
- Pretzsch, H.; Schütze, G. (2005): *Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands*. Plant Biology 7, S. 628–639
- Pretzsch, H.; Schütze, G. (2009): *Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level*. European Journal of Forest Research 128, S. 183–204
- Rothe, A. (1997): *Einfluß des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald*. Forstliche Forschungsberichte München Nr. 163, 174 S.
- Scherer-Lorenzen, M.; Körner, C.; Schulze, E.-D. (2005): *Forest diversity and function*. Ecol. Studies 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 399 S.
- Spellmann, H. (1996): *Leistung und Windstabilität von Fichten-Buchen-Mischbeständen*. Tagungsbericht des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, Neresheim, S. 46–56
- Wiedemann, E. (1942): *Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand*. Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft 13, S. 1–88
- Wiedemann, E. (1951): *Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft*. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main
- Otto, H.-J. (1994): *Waldökologie*. UTB für Wissenschaft, Eugen Ulmer, Stuttgart
- Zeide, B. (1985): *Tolerance and self-tolerance of trees*. For Ecol Mngt 13, S. 149–166

Key words: Norway spruce, European beech, admixture effect, competition, growth

Summary: It is described empirically and condensed in an interaction model that, when cultivated in mixture, Norway spruce and European beech can produce much less (-46 %) but also much more (+138 %) biomass growth compared with the respective pure stands depending on site conditions. The database form 23 long-term mixed stand plots covering an ecological gradient reaching from nutrient-poor/dry to nutrient-rich/moist sites in Switzerland, Germany, and Poland. Growth of Norway spruce is accelerated on poor sites on account of facilitation by European beech. Growth of beech is fostered on excellent sites because of competitive reduction by admixture of spruce. The results are integrated into a species interaction model according to which overyielding can be found especially on poor sites where facilitation by beech offsets limitations, but also on rich sites where admixture of spruce reduces beech's severe intra-specific competition.